

ПРОБЛЕМА ЦЕНТРА И ПЕРИФЕРИИ  
В СОВРЕМЕННОЙ ФИЗИОЛОГИИ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ  
АНОХИН ПЕТР КУЗЬМИЧ 1935 год

Одним из характернейших штрихов современной физиологии является попытка подвергнуть критике громадный эмпирический материал, полученный главным образом на пути аналитического исследования, и создать синтетическую картину сложных динамических процессов, протекающих в целом организме.

Взамен существующих грубых механических схем, пытающихся объяснить динамику жизненного процесса, в мировой литературе выставляются самые разнообразные синтетические концепции, в большинстве случаев имеющие явно виталистические тенденции.

Так, например, недавно была выдвинута теория органицизма (*organismic theory*), которая делает попытку обнять все многообразие отдельных физиологических проявлений под углом зрения координирующих влияний организма как целого. Горячим защитником и даже, пожалуй, основателем этой теории является Ritter. В своей книге «*Organismic conception etc*» он пытается проанализировать влияние организма как высшего синтеза на частные проявления его функции и приходит к выводу, что фактически мы не можем найти ни одного физиологического явления, которое могло бы быть рассматриваемо изолированно. Все явления связаны организмом как целым и протекают под его постоянным контролем. Кроме этого направления, в последнее время в американской литературе стало пользоваться успехом течение, известное под названием «холизма» (от английского слова *whole*).

Обнимая более широкие проблемы органических и неорганических процессов, холизм также стремится заменить господство аналитизма в естествознании господством целостного проявления всех процессов природы. Несомненно, в этих тенденциях есть положительные стороны, заключающиеся в естественной реакции против когда-то бывшего революционным механистического представления о физиологических процессах. Но в них имеется такой большой крен в сторону виталистического понимания целостности, что уже теряется правильная пропорция между анализом и синтезом, а сам синтез вырастает при этом в некоторый категорический императив, сближающийся с энтелехией.

В области физиологии нервной деятельности в последние годы выдвинут был также ряд точек зрения, которые направлены в сторону пересмотра господствующей до настоящего времени рефлекторной теории и замены ее более комплексными представлениями. Все эти представления области нервной деятельности являются по сути дела только разновидностями гештальтной теории, которая в настоящее время начинает проникать во все виды исследования биологических явлений. Сторонниками этой теории в физиологии нервной деятельности являются по преимуществу американские и немецкие неврологи, и некоторые из них известны читателю по переводам их статей, появившимся недавно в нашей печати (*Goldstein, Bethe, Weizsacker*). Общее влияние их на судьбу современной неврологии отмечалось неоднократно в ряде статей; в настоящем же очерке указанные работы будут рассмотрены главным образом в связи с попытками авторов объединить центральные и периферические факторы нервной деятельности в единый комплекс.

Эти попытки помогают нам выйти за пределы традиционной теории центров при объяснении сложных комплексов нервной деятельности и построить мировоззрение на базе постоянной взаимной связи центральных и периферических процессов. В этой новой постановке проблемы воспринимающие периферические аппараты и рабочие ответные органы составляют вместе с центральной нервной системой динамическое единство, в котором только для отдельных случаев можно с определенностью говорить о доминировании того или другого.

Естественно, что, вводя в систему нервной деятельности постоянную регулируемую и интегрирующую роль периферических аппаратов, эта новая точка зрения в значительной степени порывает с традиционным признанием прерогативы центральной нервной системы в регуляции нервной деятельности.

Такая перестройка точки зрения на нервную деятельность совершенно изменяет позиции исследователей во всех областях неврологии, меняет самые перспективы исследования и требует широкого ознакомления с рядом пограничных проблем. Вот почему отказ от теории центров, в значительной степени простой и схематичной, а потому удобной для манипулирования, происходит весьма медленно и неохотно. Положение вещей в значительной степени усугубляется и тем, что по сути дела мы не имеем на сегодняшний день какой-либо определенной, всеми признанной формулировки понятия центра. Такое положение вещей является странным, если принять во внимание, что о нервных центрах все начинают говорить уже со студенческой скамьи. В дальнейшем, однако, настолько свыкаются с этим не имеющим точного содержания словом, что уже редко кто задается целью установить его отношение к накапливающимся фактам нервной деятельности.

Постановка проблемы центра и периферии, а вместе с этим и более определенная формулировка этих понятий была дана впервые несколько лет назад Bethe (1931). Умело подобрав грандиозный экспериментальный и клинический материал, полученный на протяжении полустолетия разными авторами и в разных направлениях, он свел его в стройную систему, придав ему определенный смысл, которого часто не видели и сами исследователи. Советский читатель уже знаком с общей принципиальной позицией Bethe по его статье, напечатанной в одном из номеров журнала «Успехи современной биологии». В настоящей статье я ставлю перед собой задачу придать более развернутый вид этой проблеме, углубить ее физиологическую аргументацию на основании главным образом экспериментов моих сотрудников и попытаться понять эту проблему в свете онто- и филогенетического развития взаимоотношений центральных и периферических процессов.

## ЦЕНТР И ЕГО ХАРАКТЕРИСТИКА

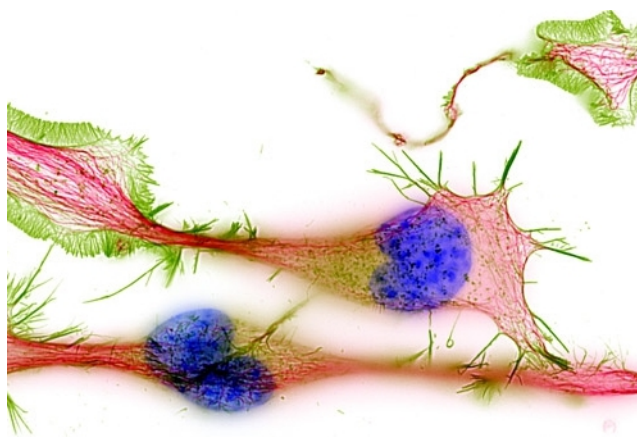
Прежде чем подойти ближе к тем динамическим представлениям, которые возникают в настоящее время под влиянием ряда новейших экспериментов, мы попытаемся дать более или менее точную расшифровку того, что обычно понимается под «центром» сторонниками точной локализации нервных функций.

Говоря о центрах, в первую очередь подразумевают те нервные образования, которые являются в полном смысле слова мозговыми концами различных периферических нервных стволов. Эти нервные стволы являются непосредственной связью любого периферического органа, воспринимающего или эффекторного, с ганглиозными элементами, которые могут лежать в различных отделах центральной нервной системы.

В качестве примера таких центров могут быть приведены центры отдельных мышц, центр блуждающего нерва, центры спинного мозга, воспринимающие кожные раздражения, и т. д. Эти центры, так сказать, в первой и последней инстанции осуществляют связь центральной нервной системы с периферией, они первыми принимают на себя все воздействия внешних и внутренних раздражений на организм («representant» по Uexkuhl) и они же принимают на себя в окончательном виде всякий нервный импульс, какой бы сложности он ни был и какой бы комплексный путь он до того ни прошел («конечный путь» по Sherrington). Как это следует из приведенных формулировок, эти центры первой степени наиболее зависимы от периферических органов и наиболее постоянно осуществляют свое влияние на них.

Но описанные центры, являясь входными и выходными воротами для разнообразных циркулирующих по центральной нервной системе импульсов, связаны между собой через целый ряд промежуточных нервных образований, в которых циркуляция нервного импульса благодаря их многосторонним связям представляется особенно комплексной.

Эти промежуточные нервные образования, к которым относятся преимущественно подкорковые образования и кора, с точки зрения теории центров усложняют течение нервного процесса и нервные проявления организма только благодаря своему суммарному функционированию. В каждый же отдельный момент и в разные моменты функционирования, как бы ни был сложен наличный комплекс возбуждения, отдельные центры, входящие в этот комплекс, никогда не теряют своей специфичности. В наиболее схематической форме эта точка зрения выражена в положении, что любой сложный нервный акт представляет собой сумму и взаимовлияние отдельных рефлекторных дуг. Совершенно очевидно, что, несмотря на видимую вариабельность поведения животного и человека, приведенная точка зрения вводит некоторую предопределенность в степень и характер участия отдельных центров. Свойства этих центров, как бы ни были сложны их комбинации с точки зрения теории локализации, строго анатомически фиксированы. Изменяемость и образование нового вида функционирования нервной системы, как это, например, проявляется при образовании условного рефлекса, не исключает приведенных положений теории центров, ибо объясняется только как новое замыкание между вполне предопределенными нервными центрами.



Архитектура взаимосвязей между ячейками нейронов человека (увеличение 1000 раз)

Из сказанного ясно, что если нервные центры всегда сохраняют свои Специфические свойства, то и те ассоциационные волокна, которые осуществляют соединения между ними, в значительной степени отражают ту же специфичность. Они несут всегда только такого типа возбуждения, которые образуются в соединяемых ими центрах.

Из этих положений естественным образом вытекает, что все многообразие деятельности центральной нервной системы есть результат многообразия соединений, взаимоисключений и т. д. отдельных нервных центров и их связей без потери ими своей специфичности.

Функциональная специфичность определенных нервных образований есть изначальное свойство, которое ни при каких условиях не изменяется. Вот те основные положения, которых обязательно придерживаются, сознательно или бессознательно, каждый клиницист и нейрофизиолог, стоящие на строго локализационной точке зрения.

В дальнейшем мы постараемся дать оценку этой позиции под углом зрения современных данных, сейчас же необходимо сделать разбор самих методов, с помощью которых устанавливались основные положения теории центров.

В середине прошлого столетия, когда достижения естественных наук открывали одну за другой новые стороны деятельности организма, когда технические усовершенствования давали возможность расчленить любое из органических проявлений на более подробные детали, — в это время особенного расцвета в отношении мозга достигли методы раздражения и экстирпации. С точки зрения аналитических тенденций эти методы давали как будто точное указание на наличие в центральной нервной системе того или иного центра.

В самом деле, мы знаем, что раздражение определенной зоны в коре дает сокращение определенных групп мускулатуры, достигающее особенной изолированности у приматов и человека, а экстирпация, положим, затылочной области приводит к устранению способности различать и даже воспринимать зрительные воздействия. С развитием гистологических методов и электрофизиологической техники стало возможным применять новые опознавательные признаки к отдельным локализованным центрам.

Метод изучения миелогенеза позволил точно установить, что определенные комплексные нервные образования миелинизируются одновременно, совместно и часто изолированными островами. Этот метод подчеркивает определенную локализацию нервных центров (Догель, Langwoursy). Запись электрических колебаний в коре головного мозга с помощью осциллографа, примененная в последнее время, как будто убеждает нас в том, что определенные корковые зоны имеют вполне специфическую кривую электрических колебаний.

Всякий раз, когда функционирует какой-либо воспринимающий аппарат, зона, соответствующая ему в коре, проявляет «электрические возмущения», характер которых имеет точные границы, соответствующие как физиологическим, так и citoархитектоническим свойствам этой зоны (С. А. Саркисов).

В последнее время в лаборатории проф. А. Г. Гурвича найден еще один весьма интересный способ характеристики нервного процесса, а вместе с тем и его локализации. Оказалось, что нервный импульс определенного качества и определенной интенсивности, будь это в периферическом нерве или в головном мозге, имеет вполне определенный митогенетический эффект, воспринимающийся дрожжевыми клетками. Как известно, лаборатория проф. А. Г. Гурвича нашла способ благодаря спектральному анализу качественно характеризовать этот митогенетический эффект. В отношении центральной нервной системы было показано, что раздражение оптического нерва дает различного качества спектры в п. Optiki, зрительном бугре и в оптической зоне коры.

Таким образом, в митогенетическом эффекте можно видеть могучее средство характеристики процесса возбуждения, «оставляющее по своей чувствительности и в особенности по своей физиологичности далеко за собой методы современной биохимии» (А. Г. Гурвич, 1934).

Вот такой арсенал средств и методов, которыми располагает современное естествознание для установления локализации нервных центров. Безусловно, нельзя отрицать значимости этих методов для обнаружения той или иной закономерности нервного процесса, но несомненно также и то, что они должны быть расценены только в тех пределах, в каких они могут помочь разрешению проблемы локализации. Между тем эти методы несомненно переоценены сторонниками теории нервных центров.

Если мы при раздражении какого-либо участка, положим коры, получаем тот или иной моторный эффект на периферии, то это никак не может быть истолковано в том смысле, что мы нашли двигательный центр, координирующий сложные моторные акты. Зона пирамидных клеток является для нервного импульса выходом на двигательные сегменты, т. е. до некоторой степени, выражаясь языком Шеррингтона, «чеком на предьявителя», хотя это выражение он употребляет в отношении спинного мозга.

Поэтому возбуждение какой-либо группы клеток может быть проявлением только результатов сложного комплексирования нервных процессов, протекающих до них, но никак не показателем конструирования целого двигательного акта. Несомненно, эта непосредственная связь двигательной зоны с эффекторным двигательным аппаратом очень помогает, например, невропатологу точно диагностировать очаг разрушения, но все же это есть только разрушение КОНЕЧНОГО ЗВЕНА в сложной картине циркуляции нервного импульса и ничего больше. Именно поэтому вся диагностика Органических нарушений центральной нервной системы и пользуется «включительно конечным двигательным звеном (движение конечностей, глагодвигательная функция, глотание и т. д.).

Точно так же метод экстирпации дает не больше, чем метод раздражения. Если экстирпация, положим, зрительной области у животного ведет к полной или частичной потере зрения, то из этого еще совершенно не значит, что мы исключили «зрительный центр». Vethe правильно замечает, что, несмотря на то что при перерезке оптического нерва устраняется целиком зрительная функция, никому в голову не придет утверждать, что в оптическом нерве помещается «зрительный центр», а между тем по отношению к зрительной области коры такое заключение делают большинство физиологов.

Удаляя зрительную область, мы удаляем первую инстанцию в Циркуляции воспринятого импульса по центральной нервной системе, и поэтому естественно, что мы и не видим в дальнейшем никаких обычных показателей этой циркуляции (движение, секреция и т. д.). Таким образом, в случае конечной эффекторной области и в случае Начальной воспринимающей мы производим перерыв циркуляции Нервного импульса на крайних его звеньях, тесно связанных с периферическими органами, — именно только так и могут быть оцениваемы все эксперименты, произведенные как методом раздражения. так и методом экстирпации.

Исходя из этих соображений, можно уже соответствующим образом расценивать и другие показатели локализации, как, например, электроцереброграмму, митогенетический эффект и миелинизацию. Если при раздражении сетчатки глаза в зрительной области коры могут быть записаны электрические колебания, отличные от таковых в других областях, то это говорит только о том, что зрительная область имеет более интимное, более близкое отношение к прохождению светового импульса, чем другие области.

Конечно, осциллограмма может помочь нам дифференцировать участие отдельных частей мозга в какой-либо функции, очертить более или менее точно границы отдельных зон, но это не значит установить локализацию определенной комплексной функции.

Точно так же миелинизация, представляя собой не только показатель функционирования системы, но и отчасти биологические перспективы данного организма (*overgrow* по Koghill), может говорить скорее о преимущественной циркуляции нервного импульса в данной стадии онтогенетического развития. Кроме того, хотя Langwoursy и настаивает на определенном параллелизме между началом функции нервной ткани и процессом ее миелинизации, все же в последнее время раздаются голоса, указывающие, что такой параллелизм чрезвычайно относительный и ни в коем случае не может служить каким-либо аргументом в пользу локализации функции (Anguio-Gonzalez, 1932).

Все сказанное в одинаковой мере относится к митогенетическому показателю: он служит показателем того, какие качественные изменения претерпевает нервный импульс при его циркуляции по отдельным участкам центральной нервной системы, но не может хоть сколько-нибудь помочь в констатировании центров, локализирующих и организующих ту или иную комплексную функцию.

Подытоживая все эти рассуждения по поводу методов изучения нервных центров, мы должны сказать, что в основном они всегда имеют дело или с усилением функции в конечном звене, или, что чаще всего, с перерывом хода возбуждения в каком-либо из многочисленных пунктов комплексного нервного импульса. Вот почему чем ближе к конечным звеньям этой сложной цепи, а значит, и к периферическим органам локализовано разрушение, тем демонстративнее и менее компенсированы происходящие при этом нарушения функции. И наоборот, если разрушение локализовано где-то в середине всей этой сложной переплетающейся системы, тем труднее обнаружить прямой результат этого разрушения, а значит, локализовать соответствующий центр. Если же принять во внимание (например, при экспериментах с экстирпацией) могучее влияние неизбежно наступающего *diasthisis* (Monakov, 1912), то все это делает совершенно недостоверным результат экстирпации.

## УЧЕНИЕ О ЦЕНТРАХ И СЛОЖНОЕ ПОВЕДЕНИЕ АФФЕРЕНТНЫЕ ЦЕНТРЫ КОРЫ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИИ

Если за показатель наличия нервных центров взять сложное комплексное поведение, то учение о нервных центрах оказывается особенно несостоятельным и идет вразрез с фактическим материалом современной нейрофизиологии. Так как с точки зрения классического учения о нервных центрах и их локализации надо допустить, что каждый центр, участвующий в сложном поведении, несет вполне определенную и нигде не повторяющуюся функцию, то следовало бы ожидать, что удаление того или иного центра должно было бы привести к некомпенсирующейся потере. На самом деле в опытах с устранением, восстановлением и воспроизведением навыков получается как раз обратное. Подавляющее большинство экспериментов, в которых после тех или иных экстирпаций и разъединений выработанный ранее навык или сохранялся, или мог быть вновь образован, убеждает, что участие той или иной части центральной нервной системы в сложном выработанном акте поведения не может быть признано незаменимым и во всяком случае решающим. С точки зрения общей компенсации сравнительно труднее компенсируется удаление тех или иных афферентных отделов коры и низших отделов центральной нервной системы вообще, но и то только, если говорить о восстановлении именно данной функции. Общее же приспособительное поведение перестраивается во всех подобных случаях достаточно эффективно, и это обеспечивает существование индивидуума. В последнее время школой Lashley произведено систематическое исследование и дана характеристика афферентной функции коры больших полушарий. Хотя Lashley занялся изучением исключительно зрительной воспринимающей зоны, нам интересно остановиться на его выводах потому, что все относящееся к зрительной функции в одинаковой мере применимо и к другим афферентным зонам коры. Общим выводом из его экспериментов, проведенных по методу экстирпации и последующей оценки «зрительного» поведения, является то, что сама зрительная часть коры даже у такого сравнительно просто организованного животного, как белая крыса, представляется более или менее определенно локализованной. Эти выводы, данные в целом ряде работ Lashley, несколько противоречат тому пониманию его экспериментов, которое сложилось у нас в советской неврологической литературе (Ющенко, Харитонов). Недоразумение происходит от того, что не совсем правильно понимается соотношение между двумя функциями корковой ткани: дифференцированной и эквипотенциальной, на которых настаивает Lashley.

Вот как высказывается по этому поводу сам Lashley (1931): «...одна и та же зона может функционировать иногда в качестве высокодифференцированной системы, а иногда в качестве единой массы». В различных корковых функциях имеется любая степень специализации от ограниченно точного соответствия клеток до условий абсолютной неспецифичности.

«Мы не делаем выбора между теорией локализации и теорией децентрализации, но нам следует развить более широкий взгляд, который признал бы рачение и взаимную зависимость обоих видов интеграции».

Из этих цитат видно, что Lashley отнюдь не отрицает и не исключает специальной функции определенных афферентных отделов коры больших полушарий, он только подчеркивает, что одна специальная функция не способна объяснить динамического воздействия корковой массы на все процессы, протекающие в нижележащих отделах центральной нервной системы. Это было показано в многочисленных экспериментах.

Мы не будем сейчас подробно останавливаться на формах и технике его экспериментов — об этом будет сказано в специальной рецензии на последние работы Lashley. Здесь же важно точнее формулировать эту дополнительную функцию центра, поддерживаемую в последнее время целым рядом других американских авторов. Указания на эту функцию вытекают главным образом из экспериментов, в которых навык разрушался только в зависимости от степени нарушения корковой массы, а не от места его. Причем степень

потери и нарушения лабиринтного навыка прямо пропорциональна только массе разрушенной корковой ткани вне зависимости от того, где это разрушение произведено. Наряду с этим Lashley показал, что если крыса вырабатывает навык, будучи предварительно ослепленной, то она все же теряет его при удалении зрительной зоны коры, причем почти в такой же степени, как если бы она его приобретала при помощи зрительного аппарата. Этот и другие подобные этому эксперименты и заставили Lashley говорить о том, что зрительная зона наряду со своей специфической зрительной функцией имеет еще неспецифическую, свойственную всем остальным зонам корковой ткани,— «не-зрительную функцию зрительной зоны». Эта функция «облегчения» (*facilitation*) и представляет собой то «эквипотенциальное» свойство мозговых; клеток, которое объединяет кору в единое целое.

«Нам неизвестно преобладание таких „облегчающих“ видов деятельности, но наша работа предполагает, что вся мозговая кора, а может быть, даже каждая часть нервной системы могут, кроме своих специфических функций, проявлять такое общее „облегчающее“ действие на другие части. Это может до некоторой степени объяснить количественные соотношения, имеющиеся между размером поражения и правильностью выполнения, причем размер „облегчения“ зависит только от числа действующих клеток» (Lashley, 1931).

Как видно из приведенного, вся теория эквипотенциальности, развиваемая Lashley, неизбежно предполагает наличие более или менее точно локализованной и специфической функции и ее почти невозможно отделить от постоянно ей сопутствующей недифференцированной функции — облегчения. В дальнейшем Lashley уточнил свою точку зрения в целом ряде специально поставленных экспериментов и стал говорить еще о взаимозамене и эквипотенциальности рецепторных элементов коры в пределах определенных зон.

«В противовес теории мозаичности функциональной деятельности специализированных зон имеются указания, что в пределах специальной зоны все части в определенных отношениях и для определенных функций являются эквивалентными».

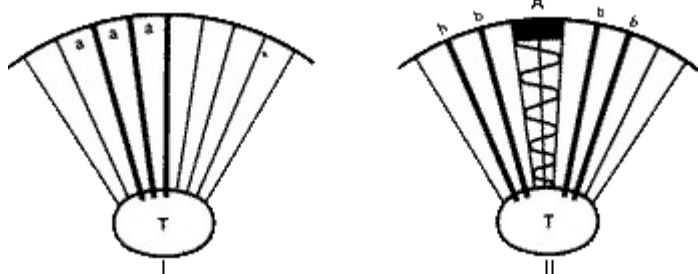
«Работа показывает, что в очень широких пределах абсолютные свойства стимула являются относительно неважными для поведения, и реакции определяются суммой возбуждения, которое является одинаково эффективным вне зависимости от того, к какой группе рецепторных клеток в пределах системы оно приложено» (Lashley, 1933).

Все эти заключения подкрепляются главным образом теми экспериментами Lashley, в которых, несмотря на удаление 50% зрительной зоны коры, в обоих полушариях и вне зависимости от локализации разрушения, выработанной до этого, сложный зрительный навык сохраняется. Оценивая все эти и вышеприведенные результаты он заключает: «они показывают, что представление о простых проводящих путях от рецептора к коре с установлением там интеграции между отдельными нейронами совершенно не соответствует действительной картине афферентного механизма» (разрядка моя. — П. А.). Не удивительно поэтому, что в последнее время в работах как самого Lashley, так и ряда других авторов делается попытка найти морфологический коррелят тем динамическим представлениям, которые вытекают из описанных выше экспериментов. Главным вопросом, который подвергся атаке со стороны чисто морфологических исследований, был вопрос о том, соответствуют ли определенные пункты сетчатки вполне определенным и постоянным участкам зрительной зоны коры. Вопрос имеет принципиальное значение, потому что известно, что обратное изображение какого-либо движущегося предмета может перемещаться по сетчатке и тем не менее человек или животное имеет вполне определенное и постоянное представление о форме, размерах и других свойствах предмета.

Как сочетать этот факт с учением о точной и фиксированной локализации?

Наиболее полные и систематические исследования по методу дегенерации были проделаны Poljak. Его данные, весьма обстоятельные, опубликованные в 1933 г., показали,

что между ретиной и корой имеется точное зональное соответствие, в некоторых случаях являющееся действительно отношением «пункт к пункту». Наряду с этим было показано, что границы оптической зоны в коре отчетливо ограничены, так что нельзя с их точки зрения говорить о рассеивании зрительных элементов в соседних корковых зонах. Эти чисто гистологические наблюдения, основанные на прослеживании определенных перерожденных путей, говорят как будто против теории «рассеянных» нервных элементов, которую выдвинул в последнее время И. П. Павлов. По этой теории наряду с ядерным, так сказать, образованием какой-либо рецепторной или эффекторной зоны коры имеются еще рассеянные элементы с такой же функцией, разбросанные по всей коре далеко за пределами данной ядерной зоны. Мы не будем входить сейчас в обсуждение того, имеются ли какие-либо морфологические корреляты тому явлению компенсации, которое констатировано в лаборатории И. П. Павлова исключительно по функциональному призраку. Важно указать только, что противоречие теории «рассеянных элементов» с данными Poljak может быть устранено и на других основаниях. Несомненно, при устранении основного, положим зрительного, ядра общая генерализация возбуждающего импульса, приходящего в промежуточные ядерные образования (положим, таламус), делает его доступным всем оставшимся частям корковой ткани. Будет ли при этом производиться специфическая зрительная функция этих новых элементов или они будут по типу «facilitation» уточнять и стимулировать работу подкоркового аппарата, как это было, кажется, в опытах Lashley, этот вопрос подлежит еще дальнейшему глубокому изучению. Но мне кажется несомненным, что всякий процесс компенсации при разрушении корковой ткани протекает в первую очередь через усиленную генерализацию импульса в первичных ядрах, лежащих близко к периферическому рецепторному аппарату, и только уже через это включаются новые корковые зоны. Схематически это можно себе представить так, как показано на рис. 1.



1. Рисунок показывает механизм компенсации очаговых корковых поражений.  
I — до разрушения; II — после разрушения.

A — очаг разрушения; T — thalamus; a — пути специальных связей коры с таламической областью; b — пути, дающие усиление возбуждения после разрушения.

На это отчасти указывают опыты нашей лаборатории (П. Федотов) с разрушением отдельных частей таламуса. Последние компенсируются гораздо медленнее и труднее, чем гораздо более значительные разрушения корковой ткани, и это, несомненно, связано с их промежуточными положениями по отношению к проходящему афферентному импульсу. Интересен один факт в исследовании Poljak, Несмотря на то что между сетчаткой и зрительной зоной коры было констатировано определенное, точно пригнанное взаимоотношение, между сетчаткой и коленчатыми телами отношения оказались более диффузными и не могли быть точно локализованы (Poljak, 1933). Это указание имеет большой физиологический смысл. В самом деле, как представить себе, что импульс, начавшись с определенного пункта сетчатки, соответствующего определенной зоне коры, в промежуточных ядерных образованиях является диффузным, не приуроченным к каким-либо определенным частям этих образований?

Этими отношениями лишней раз подчеркивается, что при учете действия какого-либо раздражителя на кору головного мозга нельзя не считаться с весьма интересными отношениями и распространением импульса, возникающими уже в первых ядерных



инстанциях на пути его циркуляции. Но об этом ниже. Задавшись целью исследовать именно этот отрезок проблемы, Lashley в самое последнее время опубликовал седьмое сообщение по «Mechanism of vision», в котором представил ряд гистологических доказательств того, что перекрещивающиеся и неперекрещивающиеся волокна сетчатки локализируются более или менее постоянно в определенных первичных оптических центрах. Так, например, перекрещивающиеся волокна не оканчиваются в латеральных колленчатых телах, а проходят в верхние бугры четверохолмия, в то время как неперекрещивающиеся волокна, наоборот, оканчиваются предпочтительно в колленчатых телах. Эти данные как будто противоречат результатам Poljak, но по сути они не говорят ничего об общении импульса, а констатируют только различное поведение перекрещенных и неперекрещенных волокон оптического нерва (Lashley, 1934).

Таким образом, перед нейрофизиологической характеристикой афферентных центров стоит большая проблема: как сочетать данные морфологии, указывающие на более или менее точную фиксированность и специализацию нервных элементов корковой зоны, с данными нейрофизиологии, говорящими в пользу того, что эта специализация не играет определяющей роли в динамике функции целой центральной нервной системы. Наоборот, там, где речь идет о взаимозамене отдельных частей зрительной зоны в сравнительно примитивной функции, они все оказываются равноценными (эквипотенциальными). Такая же проблема стоит и перед нейроморфологами — выяснить, существуют ли какие-либо морфологические корреляты для обобщающей нейродинамической функции типа *facilitation* или она выполняется теми же нервными элементами, которые несут и специальную функцию. И если налицо это последнее обстоятельство, то следует до конца изучить этот функциональный полиморфизм корковых клеток. Несомненно, эта задача очень трудная и может быть решена только с помощью весьма тонких методов, если она вообще может быть решена. В связи с этим приобретают особенное значение методы послойной экстирпации, дающие возможность удалять с помощью определенных фиксирующих средств отдельные морфологические слои коры (сверху) (Dusser de Barrene, 1934).

Вне зависимости от того, найден ли будет морфологический коррелят облегчающей функции, мы можем утверждать, что физиологически оба эти процесса в каждом отдельном проявлении нервной функции настолько тесно увязаны друг с другом, что можно говорить о их полном единстве. Вот почему разрушение определенных участков коры, как будто не заинтересованных и выработке данного навыка, тем не менее отражается на тонкости поведения животного и даже в не меньшей степени, чем разрушение специальной зоны. Таким образом, говоря об афферентных центрах коры, мы должны помнить, что этому понятию по сути дела ничто не соответствует. Имеется предпочтительное распространение импульса в первых инстанциях его циркуляции, связанное с ближайшим отношением с воспринимающим органом, но уже в этих же первых инстанциях он делается и генерализованным благодаря универсальным связям с корой таких промежуточных образований, как таламус. Признание «рассеянных» элементов по сути дела приводит к такому же заключению, ибо если каждый из очагов, имеющих специальную функцию, имеет свои элементы в остальных частях коры, то, принимая во внимание все специальные образования, мы должны будем, очевидно, принять, что в любой функции кора ведет себя как единое целое. Нельзя забывать, конечно, что усложнение животной организации в процессе филогенетического развития значительно изменяет соотношение описанных выше двух функций корковой ткани — специализированной и эквипотенциальной. На низших ступенях, показывающих очень слабое развитие первичной корковой ткани (*huporallium*), главным действующим фактором, несомненно, является облегчающая функция корковой ткани, в то время как у высоко развитых млекопитающих животных и в особенности у человека момент специализации имеет, очевидно, ведущее значение. Именно этим и могут быть объяснены все увлечения схематическими представлениями о локализации функций в коре.

Доказательством этой точки зрения могут служить эксперименты с раздражением области двигательной зоны у крокодила. Достаточно обширная часть коры, лежащая ближе лобной части, дает общие диффузные движения всего тела, но никаких намеков на локальные изолированные движения получить не удастся (Herrick, 1926). Всем, конечно, известно, легко этот эксперимент удастся у высших позвоночных и особенно у приматов и человека.

Подытоживая весь материал и соображения по этому поводу, мы должны сказать, что вряд ли имеет какой-либо физиологический смысл говорить об афферентных центрах коры головного мозга. Этот вывод не исключает ее специального значения одних областей, чем других, в каком-либо нервном процессе, но сами эти специальные области могут быть рассматриваемы только как определенные пути и точки распространения афферентного импульса, причем точки, безусловно, только начальные и несущие в себе поэтому неизбежные результаты специфичности импульса и или другой воспринимающей поверхности. Кроме того, эти очаги и зоны, связанные с различными воспринимающими органами, не могут функционировать только специально, они неизбежно несут общую с другими зонами эквипотенциальную функцию, облегчающую протекание подкорковых процессов. Но особенно важным для ряда схематических построений рефлекторной теории является то, что корковые афферентные зоны чувствуют в восприятии внешних раздражений не по принципу линейного распространения импульса в виде дуги рефлекса, а специальные и нейродинамические образования, влияя все время на индексирование и внешнее разрешение процессов в сложных подкорковых образованиях. Внешний импульс, попадая в головной мозг, не идет линейно в одном направлении, а, как выразился Шеррингтон в своей недавней лекции, «колеблется» между отдельными; узловыми пунктами, устанавливая своеобразные местные соотношения процессов возбуждения (Sherrington, 1933). На это же, как будто, указывает работа Adrian с записью биотоков в коре головного мозга.

Весьма вероятно (и на это имеются указания со стороны филогенеза корковой ткани), что в кору афферентный импульс затекает по коллатерали, причем, раз попав в кору, он в дальнейшем продельвает многочисленную круговую циркуляцию между корой и подкорковыми образованиями, пока не произойдет то или иное внешнее проявление.

Учитывая скорость распространения возбуждения и незначительность размеров нейронов большого мозга у большинства животных, мы должны сказать, что периоды этих циркуляций должны быть чрезвычайно кратковременны. Отсюда понятно, что всякая схема, представляющая собой линейное, в одну сторону направленное распространение возбуждения, является неправильной. Практически мы должны себе представить, что в ответ на всякий стимул головной мозг превращается в сложную динамически-напряженную систему, в которой периоды и размеры нервных осцилляции между отдельными пунктами целого мозга выходят пока за пределы наших современных технических возможностей (см. ниже). Тем не менее знание афферентных узловых пунктов головного мозга дает нам возможность говорить о преимущественном распространении и циркуляции нервного импульса, вызванного любым внешним стимулом.

### ЭФФЕРЕНТНЫЕ ЦЕНТРЫ

Мы уже касались вкратце главных эффекторных образований, которые давно известны под названием «двигательных центров». Их можно назвать центрами только в очень условном значении этого слова. Они не концентрируют в себе управления каким-либо из двигательных проявлений, а служат только конечным полем, на которое поступает нервный процесс, подвергшийся где-то до двигательных центров комплексной и аналитической обработке. С этой точки зрения весьма интересно отметить особенное отношение корковой двигательной зоны к двигательным актам различной сложности. Общая характеристика корковой двигательной зоны заключается в том, что ей

приписывается концентрирование всех процессов выработки двигательных навыков. Это значит, что под действием внешних стимулов всякий приобретенный двигательный акт должен проявиться в конце концов через корковую двигательную зону.

Именно в этом получает свой смысл утверждение, что приобретенные реакции являются функцией коры больших полушарий. Из этого следует, наконец, что если бы удалить нацело корковую двигательную зону, то осуществление приобретенных двигательных реакций стало бы невозможным.

Данные Wagner (1905), В. М. Бехтерева (1915), Gierlich (1913), Н. И. Красногорского (1915), В. П. Протопопова (1925) показывают, что предварительная выработка двигательного навыка устраняется, если у животных произвести экстирпацию двигательной зоны соответствующей стороны. Точно также Pike и Chappell (1930) показали, что способность в двигательной тренировке у кошки значительно понижается при весьма незначительном нарушении моторной зоны. Lashleu объясняет недостаток двигательной функции во всех этих экспериментах тем, что удалялась двигательная зона одной стороны и, таким образом, общее двигательное приспособление могло быть с успехом осуществлено и за счет оставшейся здоровой конечности, т. е. стимула для восстановления потерянного двигательного навыка было недостаточно.

Что эти соображения могут иметь значение, на это указывают эксперименты Trendelenberg (1915) и Oden и Fanz (1917). При удалении или разрушении двигательных зон обеих сторон восстановление приобретенных двигательных навыков шло значительно быстрее.

Точно так же еще старые эксперименты Marigue (1885), Exner и Paneth (1889) показали, что если круговым вертикальным надрезом вокруг корковой двигательной зоны отделить ее от всей остальной массы Кору, то получается тот же эффект, какой наблюдается и при полной экстирпации двигательной зоны. Но наряду с этими локализационными данными уже очень давно были получены указания на то, что двигательная зона коры отнюдь не является решающим фактором в регуляции в восстановлении приобретенного двигательного навыка. Уже Golz (1881) в своих экспериментах получил намек на не абсолютное значение двигательных зон.

Эксперименты же последнего времени, произведенные со специальной целью проверить абсолютную значимость двигательных зон для выработки и удержания приобретенных двигательных навыков, дали как раз обратные результаты. Graham Brown (1916), Trendelenberg (1915), Lashleu (1924) показали, что экстирпация двигательных зон не устраняет возможности выработки нового двигательного навыка и восстановления старого, хотя достаточность удаления была подтверждена в некоторых случаях гистологическими исследованиями. Lashleu (1924) производил выработку сложного двигательного навыка у обезьян и показал, что после последовательной экстирпации одной и другой двигательной зоны навык осуществляется в конце концов без особенных изменений. В нашей лаборатории эта проблема была испытана на материале активного выбора на станке с двумя противопоставленными кормушками. При анализе выработанного двигательного акта мы встретились с необходимостью установить, в какой мере решающим является участие корковой двигательной зоны в осуществлении этого навыка. Эксперимент производился в следующей последовательности: сначала на определенные условные раздражители животное приучено было к еде то на правой, то на левой стороне. В каждом отдельном случае при даче условного раздражителя животное ставилось в условия активного предпочтения той или иной стороны станка (П. К. Анохин, 1932). Активный выбор обнаруживался при большом количестве проб, движений и заглядывания животного на обе стороны станка за время действия основного раздражителя. Одновременное удаление двигательных зон на их полушариях показало, что через несколько дней после операции, без всякой предварительной тренировки, несмотря на сравнительно расстроенную моторику, правильный выбор соответствующей стороны проявился с первой же пробы условного раздражителя (опыты А. Н. Черневского).

Эти эксперименты демонстративно показали, что данные Lashleu и других авторов указывают на весьма закономерное явление, которое может быть получено в различных ситуациях выработки двигательных навыков.

Как понять такие результаты?

Как понять тот факт, что корковая двигательная зона не играет решающей роли в выработке условных двигательных навыков? Объяснение этих результатов могло бы прийти с трех сторон. Во-первых, можно было бы думать, что двигательная функция, принадлежащая ранее двигательным зонам полушарий, перешла после их удаления в подкорковые образования. Наиболее вероятным является переход этой функции в отделы, которые филогенетически близки к корковым образованиям.

Lashleu (1924), получив полное восстановление двигательного навыка после экстирпации корковой двигательной зоны, разрушил потом еще значительную часть nucl. caudatus обеих сторон. Опыт показал, что восстановившийся навык при этом в значительной мере сохранялся. Таким образом, в этом случае подкорка не заменила коры. Однако опыты того же Lashleu, доказавшие восстановление рецептивной зрительной функции через ближайшие подкорковые образования (таламус), убеждают нас в том, что вопрос о возможной субституции корковой функции через подкорковые образования должен подвергнуться тщательной и многосторонней проработке. Тем не менее в отношении субституции двигательной функции, очевидно, надо прийти к отрицательному выводу.

Второе объяснение было предложено еще Fanz (1907) и особенно полно разработано школой акад. И. П. Павлова. Fanz полагал, что после удаления двигательной зоны утраченная вначале функция переходит к лимитрофным образованиям корковой массы, которые вполне адекватно восстанавливают утраченный двигательный навык.

Лабораторией акад. И. П. Павлова признается, что распространение двигательных нервных элементов не ограничивается так называемой двигательной зоной; наоборот, они оказываются рассеянными по всей корковой массе, как и афферентные клетки, о которых мы уже упоминали. (Как выражается акад. И. П. Павлов, имеется «механический иммунитет».) Такому пониманию «рассеянных» элементов, основанному на чисто функциональных соображениях, вполне соответствуют цитоархитектонические данные о строении лимитрофных образований. По мнению специалистов-морфологов, идея рассеянных двигательных элементов вполне может быть подкреплена цитоархитектоническими данными (личная консультация автора с проф. Л. Я. Пинесом).

В последнее время эта проблема, атакованная с разных сторон, получила несколько иное освещение благодаря целому ряду специальных экспериментов. Вопрос ставится таким образом: происходит ли компенсация за счет рассеянных элементов или вся оставшаяся масса мозга, какими бы элементами она ни располагала, принимает участие и достигает компенсации потерянной функции. Совершенно очевидно, что здесь сталкиваются две принципиально различные точки зрения: функцию компенсируют или элементы с определенной, фиксированной за ними способностью (рассеянные), или вся центральная нервная система производит перестройку оставшихся элементов таким образом, что вне зависимости от фиксированной за ними функции они более или менее полноценно восстанавливают утраченные способности организма, причем в этом втором предположении допускается, что оставшаяся неразрушенной корковая масса может участвовать в восстановлении эффекта и неспециализированной деятельностью.

Для проверки упомянутых выше предположений Fanz были проделаны специальные эксперименты Leyton и Sherrington. Опыт ставили таким образом: сначала образовывали навык, потом экстирпировали двигательную зону и, когда двигательная функция восстанавливалась, вновь удаляли участки коры, ближайшие к первоначально экстирпированной зоне. Наблюдения над животными показали, что восстановившиеся двигательные функции не устранились в более или менее заметном виде.

Результаты этих экспериментов заставляют нас в некоторой степени иначе понимать идею рассеянных элементов.

В самом деле, если принять, что рассеивание клеточных элементов определенной функции происходит с некоторой градиентностью от основного ядра, то, очевидно, ближайšie к этому ядру корковые зоны должны были взять на себя главную часть восстановившейся функции. Это значит, что при вторичной экстирпации соседних зон восстановившаяся двигательная функция должна была бы потеряться почти полностью. На самом деле этого не было.

Все эти данные заставляют думать, что восстановление той или иной деятельности после экстирпации специфической зоны не может быть объяснено участием специфических элементов коры, имеющих как бы «про запас». Данные Colz (1881), Lashley (1929), Bornstein (1932) и др. убеждают в том, что налицо некоторая динамическая эквипотенциальность нервных элементов различных зон, которая может быть вовлечена в процесс компенсации вне зависимости от того, где, в какой специфической зоне произошло нарушение. Отсюда возникает целая серия экспериментов, сделанных различными авторами, которые в общем направлены на разрешение вопроса: имеется ли какое-либо определенное и закономерное соответствие между разрушением коры головного мозга и выпадением той или иной функции. Общий вывод из этих экспериментов так формулируется Lashley: «значительный результат этих наблюдений заключается в том, что ограниченные разрушения не понижают какую-либо одну соответствующую функцию, оставляя другие нетронутыми, но уменьшают способность ко всем видам функций» (Lashley, 1933).

«Моторные акты, однажды приобретенные (например, открывание затвора ящика), могут быть произведены непосредственно моторными органами, которые не были связаны с этими актами во время тренировки» (Lashley, 1933). Все приведенные и многие другие опущенные за недостатком места опыты говорят о том, что нет никакой возможности объяснить сложную двигательную координацию и выработку двигательных навыков, держась только в пределах старых локализационных «центристских» положений. Идея строгой специфичности нервных элементов, возникшая в связи с развитием наших гистологических знаний о центральной нервной системе, должна быть изменена и пополнена под углом зрения тех синтетических представлений, которые возникли на базе нейродинамического эксперимента. Тот факт, что в нашей советской нейрологической литературе синтетические взгляды, например Lashley, подвергаются критике на основе совершенно правильного представления о линии его развития, не должен, однако, устранять из нашего поля зрения подчас очень ценный фактический материал.

Можно было бы думать, что если центральные отношения многосторонни и легко компенсируют всякие нарушения, то проводящие пути, по которым идет уже готовый, сформированный в центральной нервной системе импульс, должны были быть строго специфичными. На самом деле этого тоже нет. Уже старые эксперименты Starlinger, Osawa, и Rothman с двусторонней перерезкой пирамидного пути и последующим восстановлением двигательной координации говорят против этого. С точки зрения компенсаторных процессов особенного внимания заслуживают опыты Osawa. Делая последовательные перерезки столбов спинного мозга то на одной, то на другой стороне, он получал каждый раз восстановление совершенно адекватной координации.

Совершенно очевидно, что в этом случае «специфичность» проводящих путей и клеточных образований менялась с каждой новой операцией. Заключая оценку целой серии подобного рода экспериментов, Bethe говорит: «Отсюда делается хорошо понятным, что определенные соединения волокон служат одной определенной, если не исключительной, задаче проведения, подобно тому как паровоз между большими станциями курсирует по вполне определенному пути. Если же этот наиудобный и наиболее проходимый путь будет разрушен, то более или менее быстро образуется из имеющихся других путей новый, который, однако, является менее удобным и

проходимым. Каждый пункт с каждым другим соединен многими путями — прямыми и непрямыми, но нет путей специфичных, которые представляли бы собой одну единственную связь (Bethe, 1931).

Таким образом, в виде общего вывода из всего этого материала и его интерпретации можно сказать, что у взрослого, созревшего животного, с которым преимущественно и экспериментировали физиологи, в нормальных условиях существует определенное преобладание одного проводящего пути и одного центра над другим. Но это предпочтение не является показателем абсолютной специфичности и неизменяемости нервных образований, оно изменяется всякий раз, как только нарушается нормальная циркуляция импульса: это преобладание динамично по своей природе. Из этого видно, что нейродинамическое представление не утверждает голую равноценность мозговых элементов, как это утверждают некоторые.

От отрицания абсолютной специфичности нервных образований с динамической точки зрения мы переходим к проблеме: как и благодаря каким действующим факторам в процессе онтогенеза развилась эта предпочтительная циркуляция импульса и особенная характеристика узловых пунктов центральной нервной системы, имеющих у взрослого животного.

Как и благодаря чему происходит компенсация функции при разрушении определенных зон центральной нервной системы?

В то время как локализационная теория опирается почти на предначертанные проводящие пути и центры, динамическая теория нервной деятельности ставит вопрос об исторической детерминированности структуры и функции центральной нервной системы. Короче говоря, решительно ставится вопрос об онтогенетическом развитии нервной деятельности начиная с самых первых моментов эмбриогенеза. Этому вопросу и будут посвящены последние главы нашего обзора.

### ПРОБЛЕМА СПЕЦИФИЧНОСТИ НИЗШИХ ЦЕНТРОВ

Если общая динамическая характеристика коры головного мозга и сложных актов поведения животного привела нас к выводу об отсутствии абсолютной специфичности нервных образований, то тем более важны и принципиальны эксперименты с изменением специфических свойств низших нервных образований, таких, например, как спинной и продолговатый мозг. Здесь, в этих отделах, функция, принадлежащая определенным ядрам, издавна считалась врожденной, наследственно закрепленной и не подлежащей никакому изменению. В сущности, каждый из экспериментов этой области, направленный на проверку центров, сам по себе способен был вызвать революцию в наших нейрологических представлениях, но большинство из них было предано забвению, а остальные хотя и вошли современную физиологию, но никакого заметного влияния на рефлекторную концепцию не оказали. А между тем их действительное значение именно в том и заключается, что они ставят под вопрос принцип рефлекса со всеми свойственными ему чертами (П. К. Анохин, 1933).

Этот случай не единственный в истории науки. Многие из ее ценнейших достижений оставались в архивах до тех пор, пока не созревала соответствующая обстановка, достигающая уровня забытых экспериментов. Рефлекторная концепция слишком прочно вошла в умы физиологов, и отдельные даже поразительные результаты, говорящие против нее, оставались просто незамеченными. Основной принцип всех экспериментов этой серии заключается в том, что определенному нервному центру, исторически связанному с определенными периферическими органами, искусственно придаются другие, несвойственные ему периферические органы. Технически это осуществляется с помощью сшивания разнородных нервных стволов. Этот способ испытания специфичности нервных центров представляет собой большое удобство: он позволяет заранее назначить нужную искусственную гетерогенную связь. Исторически этот способ применялся главным образом с хирургической целью, и только очень немногие экспериментаторы делали это с

целью физиологического эксперимента. Эксперименты с перекрестным сшиванием нервных стволов показали, что если разнородные нервы соединить с несвойственными им периферическими органами, то в конце концов это приводит к тому, что и «центр», и » «периферия» срабатываются и вступают в адекватные отношения. Это «срабатывание» происходит безусловно с потерей первоначальной специализации нервных центров, вовлеченных в этот процесс. Приходится пожалеть, что нейрофизиология незаслуженно игнорировала подобного рода эксперименты, ибо первый из них и, пожалуй, важнейший из всех был проделан Flourens еще в 1848 г.

Производя перекрестное сшивание нервов, дающих экстензию крыла петуха, с нервами флексорными, он получил в конечном итоге восстановление первоначальной функции крыла. Этот эксперимент, проделанный, как выражается Bethe, с «явным намерением испытать центры», в Сущности выполнен был в таком классическом виде, что все последующие эксперименты с перекрестом именно соматических стволов не могли дать чего-либо лучшего. Даже эксперименты самого Bethe, проделанные в 1912 г. с перекрестом противоположных седалищных нервов, по сути дела показывают лишь, что нарушение специфичности центров может происходить не только между флексией и экстензией на одной стороне, но возможна подмена центров и противоположного значения.

Эксперименты Bethe (1912), Kennedu (1911), Osborn и Klivingston (1911), проделанные в том же направлении, показали, что процесс замены специфичности центров заканчивается соответствующим включением в функцию и двигательной зоны — коры больших полушарий. Если после полного восстановления двигательной функции в области нервного перекреста раздражать соответствующую оперированной стороне область коры, то получают сокращения мышц, получивших измененную иннервацию. Не совсем точно установлено, всегда ли в этих условиях сохраняются локализационные отношения в коре соответственно вновь иннервированным областям, но во всяком случае управление этой областью всегда сосредоточено, в двигательной зоне соответствующей стороны (Osborn, Klivingston, 1911).

Приведённые эксперименты являются основными, констатировавшими возможность изменения специфичности спинномозговых центров. Конечно, этими экспериментами дело не ограничивается: было проделано громадное количество операций в хирургической клинике, которые, преследуя чисто практические задачи, фактически покоятся на том же теоретическом фундаменте (Bayer, Perce и др.).

Важным выводом из этих экспериментов является прежде всего то, что спинномозговые центры не являются специфическими, с раз навсегда зафиксированной функцией, а могут в пределах очень ограниченного времени изменить ее на диаметрально противоположную. Этот факт сам по себе говорит против общепринятой точки зрения, что всю центральную нервную систему можно разделить на отделы с индивидуально изменяющейся деятельностью и на отделы с наследственно зафиксированной.

Исходя из того факта, что, несмотря на изменчивость спинномозговых центров, при окончательном установлении правильной координации кора головного мозга вступает в старые локализационные отношения, можно было бы думать, что вся эта перестройка спинномозговых центров происходит под влиянием коры головного мозга. В сущности такие именно выводы и делали все те авторы, которые пытались установить связь реинтегрированного участка спинного мозга с корой головного мозга. Мы проверили этот факт в более тонком эксперименте с помощью метода условных рефлексов. У животного делался перекрест *n. obturatorius* и *n. femoralis* на обеих задних конечностях. В результате этого перекреста задние конечности животного сравнительно долгое время вырабатывали новую координационную связь со всем локомоторным аппаратом. Эта выработка позы координационной связи могла быть подразделена на четыре периода.

Первый период — животное, лишенное четырех нервных стволов, со значительным параличом задних конечностей компенсаторно приспособляет свою локомоцию к этому

дефекту. Здесь можно говорить только, может быть, об ускорении регенеративного процесса благодаря постоянным центральным импульсам, осуществляющим компенсаторный процесс, но самый процесс регенерации еще не закончен.

Второй период — нервные волокна центральных отрезков достигают эффекторного аппарата, т. е. мышцы. Начинается установление элементарной связи центров спинного мозга с мышцами, никогда ими не иннервированными (благодаря перекресту нервных стволов). Животное хотя и начинает слегка становиться на ноги, но мышцы определенно обладают астенией и долго в таком положении оно удержаться не может.

В следующем, третьем, периоде начинается выработка локомоторных актов, и если вначале, во втором периоде, эти движения у животного осуществлялись синхронным движением обеих задних конечностей, то теперь начинает вырабатываться заметная реципрокность между правой и левой конечностями. Животное в этом периоде представляет собой чрезвычайно интересный объект для изучения. Во время его хода передние и задние конечности работают несогласованно: задние перебирают в своем ритме, а передние перебирают в своем ритме. Таким образом, этот период надо признать периодом установления общей координации, т. е. вовлечения реинтегративного участка спинного мозга в общий локомоторный комплекс.

И, наконец, в четвертом периоде все конечности правильно распределяют между собой функцию, задние конечности работают в полном соответствии с общей координационной установкой и в нормальном соотношении с передними конечностями. Интересно отметить, что всякое препятствие, которое ставится животному в этом периоде во время его движения, вызывает, однако, хаотическую, сбивчивую реакцию и оно не может преодолеть это препятствие.

Именно в этом периоде мы проделали испытания в отношении того, насколько кора головного мозга приняла участие в этом реинтегративном процессе, или, точнее, в какой степени к этому моменту уже установилась связь между корой и соответствующими мышечными группами. Для проверки мы поступали следующим образом. Мы вырабатывали у животного условный оборонительный рефлекс на правую заднюю конечность, т. е. на конечность, у которой был произведен до того перекрест нервных стволов. Безусловная реакция этой конечности на раздражение электрическим током была совершенно нормальной, т. е. по крайней мере внешне не отличалась от обычной безусловной реакции: при раздражении током животное высоко отбрасывало ногу, сгибая ее в бедре и колене, причем при сгибании в бедре принимали участие все те группы мускулатуры, которые получали перекрестную иннервацию. Несмотря на правильность и достаточность безусловной реакции, условного рефлекса мы не могли получить даже после 400 раз подкрепления электрическим током. Вообще условная реакция у животного на условный оборонительный раздражитель вырабатывалась очень рано — уже примерно к 15-му применению условного раздражителя животное стало выражать беспокойство, повизгивать и производить общие движения.

Эти наблюдения говорят о том, что условная реакция как реакция целого организма у животного на данную ситуацию выработалась, но условного оборонительного отдергивания реинтегрированной конечности мы выработать к этому сроку не могли.

Этот эксперимент в значительной степени убедил нас в том, что кора головного мозга не осуществляет еще тонкого локального контроля над реинтегрированной областью. Если эти наблюдения сравнить с другими фактами, которые нами были получены, именно с фактами экстирпации двигательной зоны у животного после того, как конечность с перекрестом нервных стволов, видимо, восстановила свою функцию, то окажется, что удаление этой зоны вызывает паралич той области, которая включена в зону перекреста.

Эти два противоположных по смыслу эксперимента ставят перед нами вопрос: как понять, что кора головного мозга не осуществляет тонкого локализационного контроля и в то же время ее исключение приводит к параличу мышц, участвующих в перекресте? Мы попытались объяснить это темп соображениями, которые были развиты Lashley и его



учениками (см. выше). Если предположить, что кора головного мозга осуществляет не только специфическую, в некоторой степени локализационную функцию, но и общую, не специфическую, в виде динамогенного воздействия коры на все близлежащие центры, то станет понятно, что это общее воздействие, являясь более или менее диффузным, проявляется уже в очень раннем периоде реинтегративного процесса, именно в тот момент, когда спинномозговые центры получили связь с периферическими органами, с мышцами. Но к этому моменту тонкое локальное специфическое воздействие коры на данный орган еще не осуществилось.

Этот анализ позволяет нам сделать ряд заключений о форме участия коры головного мозга в реинтегративном процессе. Из исследования Wachholder и др. нам известно, что ритм, с которым импульс приходит от коры головного мозга к спинномозговым сегментарным центрам, значительно отличается от ритма, с помощью которого осуществляется переход импульса на эффекторный аппарат, и, таким образом, местный сегментарный рефлекс (типа Eigenreflex) может существовать в некоторой степени независимо от коркового импульса. Именно в этом обстоятельстве, как нам кажется, и лежит объяснение описанного выше парадоксального явления. Очевидно, после перекрестов происходит установка, взаимная синхронизация тех рефлекторных отношений и тех циркуляции импульсов, которые протекают на уровне сегмента. Это особенно необходимо, потому что при перекресте нервных стволов мы изменили отношение между центром и периферией.

Таким образом, специфическое тонкое влияние с коры головного мозга может быть осуществлено только в том случае, если эти тонкие изохронические отношения уже сложились на уровне данных сегментов спинного мозга, между тем как общая диффузная связь с центрами спинного мозга у коры осталась прежней. Это неспецифическое влияние, весьма вероятно, держит под своим контролем весь ход регенеративного процесса и вступает в отношения с мышцами сейчас же, как только регенерирующие волокна до них доросли. Именно этим, очевидно, нужно объяснить тот парадоксальный факт, что кора — наиболее подвижный и лабильный орган — не устанавливает условной связи с реинтегрированным участком спинного мозга.

Наряду с этими исследованиями мы сделали ряд специальных экспериментов, в которых пытались выяснить роль афферентной сигнализации от органов ответа в реинтегративном процессе спинного мозга. С этой целью, делая перекресты нервных стволов на обеих конечностях, мы одну из них деафферентировали. Опыт показал, что та атаксия, которая образуется у задней конечности в результате ее деафферентации, остается весьма стабильной на всем протяжении реинтегративного процесса, в то время как нормальная конечность уже устанавливает свои нормальные отношения.

Таким образом, мы пришли к выводу, что реинтегративный процесс в значительно большей степени зависит от афферентной сигнализации периферических органов, чем от влияния коры головного мозга, по крайней мере в первом периоде реинтеграции. Этот же факт подкрепляется другими экспериментами, в которых мы за некоторое время до перекреста нервных стволов целиком удаляли соответствующее полушарие головного мозга. Ниже мы остановимся на подробной характеристике этих соотношений, когда будем говорить о нейродинамическом понимании происхождения и осуществления рефлекса, а сейчас перейдем к тем экспериментам, которые являются для нас особенно важными, так как они открыли нам ряд закономерностей и перестройке нервных центров в условиях анастомоза.

Здесь уместно будет коротко остановиться на всем том, что в области нервных анастомозов сделала прежняя физиология, или, вернее, почему она ничего не сделала. Мы уже говорили, что каждый из экспериментов с перекрестом нервных стволов сам по себе способен был вызвать революцию, однако этого не произошло, и, в частности, в области анастомозов вегетативных нервов не было ничего добавлено к тому, что мы знали о функции вегетативной нервной системы. Были сделаны только общие заключения о том, что нервные центры могут перестраиваться, но какие факторы к этому приводят, какие

промежуточные процессы разыгрываются в центральной нервной системе — это ушло из поля зрения физиологов. Именно отсутствием такого анализа можно объяснить, что все эксперименты, утверждающие, что вегетативные центры могут перестраивать свою функцию абсолютно неправильно. Основными недостатками этих экспериментов являлись, во-первых, неправильная констатация самого факта перестройки нервного центра и, во-вторых, отсутствие каких-либо определенных, прочных показателей, которые на всем протяжении реинтегративного процесса, т. е. перестройки нервного центра, могли бы быть взяты как индексы этой перестройки. Что касается первого недостатка, то он определяется не совсем логичным, заключением из эксперимента. В самом деле, если вы присоединяете перерезанные нервные стволы, то в конце регенерации, как показал еще Langleu, волокна центрального отрезка какому бы нерву они ни принадлежали, будут вращаться в периферический отрезок и в соответствующий периферический аппарат. Но одно обстоятельство, определяющееся закономерностями регенеративного процесса, ни в какой мере не определяет еще участия центральной нервной системы в этом процессе или ее собственной перестройки. Подавляющее большинство прежних исследователей, раздражая в этих условиях нерв выше места анастомоза и получая при этом, положим, сокращение мышцы, делали вывод, что новый центр управляет теперь новой периферией. Мы утверждаем на основании целого ряда наших экспериментов, что это заключение лишено всякого логического смысла. Между моментом, когда нерв вращается в периферический аппарат, и моментом, когда центр включает этот периферический аппарат в свою активную работу, — дистанция огромного размера, и для многих нервных центров, как увидим ниже, этот процесс вообще неосуществим. А между тем это неправильное заключение во всех прежних исследованиях и в сводном обзоре этих исследований Bethe является постулатом, утверждающим изменчивость нервных центров. Общая же оценка перестройки нервных центров, какую можно произвести по восстановлению локомоторной функции, как это делали Flourens, Bethe и мы в приведенных выше наших исследованиях, характеризуя собственно только конец компенсаторного процесса, недостаточна. Потому мы так остро ставим этот вопрос, что целый ряд наших исследований, посвященных характеристике нервного рубца, образующегося в условиях анастомоза, убедил нас в том, что этот участок, никем не замеченный, никем не изученный, принимает чрезвычайно активное участие во всем процессе перестройки. Там, где, например, Bethe говорит об обязательной перестройке нервных центров (как, например, в случае регенерации отрезков того же самого нерва), мы благодаря рубцу имеем восстановление старых, дооперационных отношений без всякой перестановки нервных центров. Именно поэтому, хотя общая локомоторная функция организма в результате перекреста нервных стволов восстанавливается, для того чтобы говорить, что это восстановление прошло через перестановку фиксированных отношений нервных центров, надо произвести целый ряд дополнительных исследований. Для того чтобы следить за перестройкой нервного центра на протяжении длительного срока надо иметь определенный показатель его функции на периферии и иметь доступ с периферии. Короче говоря, для успешного анализа реинтегративного процесса мы должны, иметь и афферентный и эфферентный показатели функции центра.

Из этих соображений нам казалось наиболее удобным взять для изучения ядро блуждающего нерва, которое располагает вполне специфическими функциями и специфическими ответами на афферентные раздражения. Идея эксперимента заключалась в том, чтобы ядро блуждающего нерва проецировать на мышечный аппарат, доступный для регистрации, и кожу, доступную для раздражения. Очевидно, эта идея могла быть осуществлена анастомозом блуждающего нерва с одним из смешанных нервов передней конечности.

Мы проделали эту операцию в нескольких модификациях. Вначале мы анастомозировали центральный отрезок блуждающего нерва с тремя или четырьмя корешками плечевого сплетения, накладывая нервный шов до самого сплетения. При этом для более тонкого

анализа мы стали центральный отрезок блуждающего нерва пришивать к одному, двум или трем нервам передней конечности, уже вышедшим за пределы сплетения, т. е. там, где они уже получили свое определенное значение и зону распространения (П. К. Анохин, А. Г. Иванов). Мы надеялись, что в результате этой операции волокна блуждающего нерва вырастут в периферические отрезки и дорастут до кожи и мышц. Таким образом, мы смогли бы при раздражении кожи получать какие-то ответы с ядра блуждающего нерва, а ядро блуждающего нерва со своей стороны могло посылать импульсы к мышцам, получающим иннервацию от вагуса. Наш расчет подтвердился целиком. Оказалось, что через определенный срок, после того как закончится регенеративный процесс, почесывание кожи в области плеча вызывает сначала легкое покашливание, а дальше все более и более сильный кашель, переходящий в рвоту. Этот феномен представляет собой, конечно, исключительно важное явление в физиологии; для нас же он представлял особую ценность еще потому, что являлся чрезвычайно постоянным во всех наших экспериментах. Несмотря на многочисленные эксперименты подобных анастомозов, мы не имели ни одного случая, где бы не было кашля в ответ на почесывание кожи, и именно это постоянство представляло для нас чрезвычайно большие удобства для учета того, как отношения между разнородными периферией и центром меняются во времени. С точки зрения удобства понимания всего этого материала нам выгоднее распределить его на две части — характеристику афферентных явлений и характеристику эфферентных явлений. Прежде всего оказалось, что центральная нервная система, в данном случае ядро блуждающего нерва, реагирует чрезвычайно точно на определенный вид раздражителя. В то время как кашель всегда происходит в ответ на почесывание кожи, висцеральная рвота с явными признаками тошноты перед ней происходит только в ответ на разминание мышц, получивших иннервацию от вагуса. Эти явления, постоянные в смысле их появления у всех оперированных животных, отличаются, однако, определенной изменчивостью в связи с процессом регенерации. Они достигают максимума на 4—5-м месяце регенеративного процесса и потом постепенно идут на убыль, так что около годовичного срока регенерации получают с большим трудом, а иногда даже никакими усилиями нельзя вызвать ни кашля, ни рвоты.

Несомненно, этот процесс является глубоко знаменательным для понимания адаптации центра к периферии, ибо говорит о том, что импульсы, раньше легко вызывающие определенные рабочие комплексы к действию, теперь проходят мимо них. Что этот процесс регенеративных изменений не навсегда устраняет прежние формы отношений, можно видеть из того, что при искусственном повышении возбудимости продолговатого мозга и ядра блуждающего нерва мы можем вновь восстановить все явления кашля и рвоты. Мы производили это многими способами, о которых здесь говорить не будем (см. работы сборника «Проблема центра и периферии в физиологии нервной деятельности»). Упомянем только одно из них — приложение горячей пробирки к той области кожи, откуда раньше можно было легко вызвать кашель. Образующийся ожог второй степени переходил в маленькую язвочку, и через несколько дней легким почесыванием вокруг этой точки можно было легко вызвать и кашель, и рвотные движения. Надо думать, что этот пункт-язвочка, являющийся пунктом длительного раздражения окончаний блуждающего нерва, создает в ядре последнего повышенное тоническое состояние, и теперь на этом фоне прежнее раздражение вызывает вновь и прежнюю реакцию.

Чрезвычайно интересно, конечно, проследить внутренний механизм этих явлений. Восстанавливаются ли при этом остатки прежних отношений или решение отношения вообще не устранены, а только заменены какими-то новыми? Этот вопрос имеет принципиальное значение, ибо связан с характеристикой первого центрального синапса, принимающего на себя разнообразные формы периферических возбуждений. Происходит ли его перестройка, такая перестройка, которая имела бы уже иной функциональный знак, или не происходит? Мы имеем основания думать, что такая переделка синапса благодаря иному характеру постоянно притекающих с периферии импульсов происходит.

Доказывается это тем, что блуждающий нерв той стороны, на которой сделан анастомоз, через значительное время после этой операции (около 2 лет) при его раздражении электрическим током дает иной центральный эффект, чем формальный вагус противоположной стороны. В то время как раздражение нормального вагуса вызывает обычное замедление дыхательных сокращений или их полную остановку, раздражение противоположного вагуса приводит к явно болевой реакции животного (визг, общие мышечные сокращения и т. д.). Сила тока оставалась при этом одна и та же.

Другим доказательством служит то, что вторичная перерезка вагус в той стадии, после конца регенерации, не приводит к возобновлению вагусных явлений.

В дальнейшем мы остановимся на этом вопросе и постараемся более глубоко проанализировать значение синапса, а сейчас перейдем к характеристике тех эффекторных явлений, которые получаются в условиях нашего анастомоза.

Хронологически вначале появляется сокращение мышц в ответ на прямое раздражение нервов, т. е. то, что обычно было для прежних авторов доказательством перестройки нервного центра. Но этот факт никакой доказательной силы не имеет и только констатирует, что волокна блуждающего нерва доросли до мышц. Это видно из того, что в этом периоде (месяц и 10 дней) мышцы никакого участия в активной функции ядра блуждающего нерва не принимают. Через полмесяца или месяц после этого мы замечаем, что мышцы, получившие иннервацию от вагуса, начинают сокращаться синхронно с дыхательным ритмом.

Каждое дыхание точно сопровождается сокращением мышц, и малейшее изменение в дыхательном ритме точно так же отражается на ряде мышечных сокращений. Если, например, зажать трахею или дать наркоз, или еще как-нибудь воздействовать на состояние дыхательного центра и на дыхательные движения, то мышца, получившая иннервацию от вагуса, абсолютно точно отражает все изменения дыхательного ритма (Б. А. Матвеев, А. Г. Иванов, П. К. Анохин, 1935).

Этот факт мы подвергли тончайшему анализу с записью камертонных колебаний, и оказалось, что сокращение мышцы не всегда идет точно синхронно с дыхательным актом, иногда оно опережает расширение грудной клетки, иногда запаздывает по сравнению с ним, а иногда точно следует этому ритму.

Мы уделили много внимания анализу этого факта и в результате этого выработали рабочую гипотезу о тех формах распространения возбуждения, которые существуют в пределах определенной функциональной системы.

Наряду с этими дыхательными сокращениями мышцы она также участвует и в глотательном акте. Если, например, искусственно вызвать глотательный акт, то в каком-то этапе развития этого акта вагусная мышца вступает в деятельность и продельывает или одно, или ряд сокращений, причем в развитии самой формы сокращения можно проследить несколько этапов.

Впервые, когда только что появляется глотательное сокращение вагусной мышцы, она сокращается одиночно, с небольшой последующей дикротической волной. По наблюдениям над самим глотательным актом, это одиночное сокращение соответствует как раз тому моменту, когда сокращается глоточное кольцо и движется хрящевой аппарат гортани. В дальнейшем, с развитием включения мышц в активную работу ядра блуждающего нерва, к этой одиночной волне начинают добавляться дополнительные маленькие волночки, которые соответствуют какому-то последующему моменту в развитии глотательного акта (Б. А. Матвеев, А. Г. Иванов, П. К. Анохин, 1935). Это обстоятельство представляет особенный интерес. Оно убеждает нас в том, что включение гетерогенного периферического органа в систему активной работы несвойственного ему центра происходит этапами и, очевидно, в каждом отдельном этапе имеются свои факторы, включающие ту или иную часть мышцы в работу. Что это именно так, можно убедиться, раздражая непосредственно блуждающий нерв и наблюдая сокращение мышц. Сокращение это всегда более обширное и более мощное, чем сокращение на естественные

активные импульсы ядра блуждающего нерва. Это убеждает нас в том, что происходит избирательное включение мышц в активную работу данного центра. Характер сокращений мышцы, принимающей участие в акте глотания, имеет удивительно одинаковую форму у самых различных экспериментальных животных. Это указывает на то, что импульс, посылаемый центральной нервной системой к мышце, всегда приурочен к какому-то определенному этапу развития глотательного акта.

Продолжая развитие наших экспериментов, мы поставили перед собой задачу испытать в качестве индикаторов специфических свойств возбуждения в центральных нервных образованиях самые разнообразные воспринимающие поверхности, располагающие различными рецепторными образованиями. Наиболее подходящим в этом отношении объектом была роговица глаза. Она имеет определенную ограниченную локализацию, что представляет большие удобства для раздражения. Она возбуждается не только механическими и температурными факторами, но вполне отчетливо и химическими и т. д. Для осуществления связи роговицы с ядром блуждающего нерва мы проделали анастомоз центрального отрезка блуждающего нерва с перерезанным оптическим нервом. Операция эта представляет большие технические трудности, так как по целому ряду условий необходимо сохранить питание сетчатки. Однако все эти трудности вполне окупаются полученными результатами. Мы не будем здесь подробно останавливаться на результатах этой операции и отошлем читателя к работе А. И. Шумиловой (1935), где он подробно ознакомится со всеми деталями. Здесь же можно сказать, что такая воспринимающая поверхность, как роговица, распределила формы раздражителей в таком же порядке, как кожа, т. е. кашель и рвотные движения вызывались только механическими раздражениями в почесывании роговицы, никакие другие формы возбуждения — ни химиков, ни температурное — не вызывали этой реакции. Только электрический ток при достаточной его силе иногда вызывал кашлевые явления, но в этом случае мы все же не знаем точно, в какой мере исключено механическое раздражение от прикладываемых ватных электродов. Значит, расчесывание как определенный вид раздражения, стимулирующий, очевидно, только определенную форму рецепторного аппарата в коже, по своему характеру совершенно идентично и почесыванию роговицы, хотя последняя, как мы знаем, не имеет специальных рецепторных аппаратов. Эти наблюдения при их сравнительной оценке приводят нас к большому обобщению по характеристике тканей с точки зрения их способности отвечать на ту или другую форму раздражения. Несомненно, что онтогенетическое родство кожи и роговицы имеет большое значение для такой формы реакции.

Представляло большой интерес взять такую рецепторную поверхность, которая имела бы иные рецепторы и иное происхождение. Прекрасным объектом с этой точки зрения является слизистая оболочка вообще и слизистая оболочка полости рта в частности. Для того чтобы связать слизистую оболочку языка, положим, с ядром блуждающего нерва, мы проделали ряд операций анастомоза блуждающего нерва с обоими язычными нервами. Результат этой операции весьма отличался от всех наших прежних операций. Прежде всего мы имели совершенно иные временные отношения в появлении отдельных афферентных явлений. В то время как при анастомозе вагуса с кожным нервом в самом начале всегда отмечались кашлевые явления (в виде легкого откашливания), при анастомозе с язычным нервом никакое почесывание языка не выдавало кашлевых явлений, и наоборот, электрическое раздражение, которое на коже не вызывало никакой реакции, в данном случае при раздражении языка вызывало только рвотные явления. Однако впоследствии, через несколько месяцев, можно было вызывать и кашлевые явления.

Таким образом, в этом случае оказалось, что импульсы, посылаемые рецепторной поверхностью в центральную нервную систему, значительно разнятся при одном и том же виде раздражения. Является ли это различие результатом только физических констант (ритма, амплитуды) или это есть результат каких-то еще дополнительных факторов, в

настоящее время трудно решить без осциллографического анализа этих явлений. Во всяком случае они как будто допускают на настоящем этапе объяснения в согласии с общей позицией Adgrian (см. следующий раздел этой работы).

Одним из интереснейших явлений при этом анастомозе (А. Г. Иванов) является то, что слюнная железа, которая попадает как эффекторный орган в систему анастомоза, секреторирует в ответ на целый ряд состояний ядра блуждающего нерва. Так, например, если в желудок собаки ввести мясной бульон, т. е. заставить активно секретировать желудочный сок, то параллельно с этим происходит нарастание и секреции слюнной железы. В результате анастомоза слюнная железа, несомненно, получила волокна блуждающего нерва, связанные с секреторным аппаратом желудка и кишечника, и, таким образом, ее совместная с желудком секреция убеждает нас в том, что секреторный импульс является дифференцированным на протяжении всего кишечного тракта не столько по своей эффекторной части, сколько по афферентным импульсам. Каждый отдел кишечника располагает, очевидно, определенной формой рецепторов, которые анатомически направляются в определенные нервные образования, и так как нами было установлено, что в первичных афферентных центрах иррадиации не происходит, то, очевидно, это и способствует локализованному распространению на эффекторную часть ядра блуждающего нерва. Сам же импульс в афферентной части вряд ли отличается от импульсов к другим железам. Во всяком случае эта проблема требует дальнейшего исследования.

#### ПРОБЛЕМА СПЕЦИФИЧНОСТИ ВОЗБУЖДЕНИЯ

Вопросы, касающиеся характеристики различных форм возбуждения, неоднократно встречались нам в процессе наших экспериментов и неоднократно настойчиво требовали своего разрешения.

В настоящей статье мы не думаем дать окончательный ответ на этот вопрос, но наш материал дает возможность уточнить самую постановку проблемы и указать тот пункт, где надо искать ответ на этот вопрос, так долго мучающий физиологов. Начиная со времен Иоганнеса Мюллера, проблема специфической формы энергии не перестает быть в центре внимания нейрофизиолога и физиолога органов чувств. За истекший период она ставилась в самых разнообразных формах, принимая то идеалистическое, то механистическое толкование.

В своих исследованиях мы не раз должны были решать вопрос о том, какие факторы способствуют тому, что импульс, приходящий по любому нервному волокну, только благодаря своей характеристике вызывает определенную форму реакции организма. Если весь вышеприведенный материал рассматривать под углом зрения этой проблемы, то окажется, что разрешить ее мы сможем только тогда, когда установим причины адекватного отношения центрального и периферического конца нейрона.

Припомним те эксперименты, которые являются исходными для постановки вопроса о специфических формах возбуждения. Если определенный и очень ограниченный участок кожи, получивший иннервацию от блуждающего нерва, раздражать легким почесыванием, то животное проделывает ритмические кашлевые движения. Если пощелкивать этот участок кожи, положим, ручкой скальпеля, то кашлевые движения могут сопутствовать каждому удару. Но если к этому же самому участку приложить долевым стимул или высокую температуру, или укол булавкой, то животное реагирует адекватно, как на болевое раздражение, причем реакция направлена к месту приложения стимула. Тепло вообще, не в максимальных пределах приложенное к этому пункту, не дает никакой реакции. На роговице мы встретились с такими же отношениями; на языке, как уже упоминалось, мы обнаружили значительное извращение этих отношений, а разминание мышц всегда, за несколькими сомнительными исключениями, дает рвотные явления висцерального характера. Если блуждающий нерв, взятый для анастомоза, перерезать ниже отхождения рекурренса, т. е. исключить участие в анастомозе волокон,

иннервирующих слизистую оболочку гортани, то в этом случае вагус хотя и вращает также в кожу и мышцы, но никакое раздражение кожи не дает нам кашля; наоборот, разминание мышцы всегда, как правило, дает висцеральную рвоту.

Весь этот ряд экспериментов, далеко не полный, ставит вопрос о том, чем объяснить, что один и тот же участок кожи посылает импульсы, то воспринимающиеся центральным аппаратом вагуса, то пропускаемые им за другие адекватные комплексы. Мы подчеркиваем здесь особенность наших экспериментов по сравнению с экспериментами Abrian. Одним из уязвимых мест эдриановской школы, и именно в ее точке зрения на характер возбуждения, является то, что по сути дела во всех исследованиях Abrian осциллографическая запись афферентного импульса, полученная около рецептора, никогда не контролировалась тем физиологическим ответом, который может развиваться на этот стимул. Короче говоря, физический феномен нервного импульса в месте его возникновения не получал своего физиологического выхода и, значит, соответствующей корреляции. Все же рассуждения Эдриана о центральной природе импульса связаны преимущественно с субъективными переносами — болью, зрительными ощущениями и т. д. Именно поэтому, как нам кажется, нет никакого основания говорить о ритме как о единственной исчерпывающей характеристике нервного импульса. Пожалуй, даже можно уточнить это заключение. Мы можем говорить о ритме, как о характеристике импульса, возникающего у рецептора, и не больше. Вся же дальнейшая судьба импульса, возникшего у рецептора, есть результат глубоких исторических процессов, которые данную форму энергии откristаллизовали в адекватных признаках периферического и центрального синапсов (анализатор по И. П. Павлову).

Возвратимся к нашим результатам. Они показывают, что каждой определенной форме периферического возбуждения соответствует определенная форма центральной реакции. Как объяснить это соответствие? Какие факторы позволяют так тонко локализовать и специализировать протекание импульса? Чтобы понять это, мы приводим один из наших экспериментов, который убедил нас в исключительной специализации первичного афферентного центра (А. Г. Иванов). Этот эксперимент заключается в следующем. При анастомозе вагуса, взятого ниже отхождения рекурренса, как уже говорилось, никакими почесываниями кожи мы не можем вызвать кашлевого эффекта, и вообще в этих условиях кашлевой эффект отсутствует. Таким образом, уже одно это убеждает нас, что кашлевая реакция в прежних экспериментах была связана с участием волокон рекурренса в системе анастомоза, а это значит, что всякий импульс, где бы он ни возникал, на периферическом аппарате кожи всегда возбуждал только определенную часть ядра блуждающего нерва, именно его соматическую часть, и наоборот, в последней форме анастомоза без рекурренса только разминание мышцы способно вызвать лишь рвотные явления, но не кашель. Это значит, что при данной форме возбуждения периферических рецепторов происходит возбуждение только вполне определенных частей висцерального ядра блуждающего нерва. На основании этого мы приходим к более общему выводу. В пределах ядра блуждающего нерва происходит чрезвычайно точное разграничение пунктов приложения афферентного стимула: висцеральная часть возбуждается импульсами определенной специфической характеристики, которые адекватны, очевидно, импульсам, возникающим в аппаратах мышцы, а соматическая часть возбуждается импульсами, адекватными импульсам кожи. Несмотря на анатомическую близость и наличие массы связей, эти формы возбуждения никогда между собой не смешиваются, хотя есть основания думать, что они могут охватывать все участки ядра блуждающего нерва.

Можно было бы думать, что в анастомозе второго типа, т. е. без рекурренса, волокна вагуса не попадают в кожу, и именно поэтому почесывание кожи не сопровождается кашлем. Это ставило бы перед нами вопрос об избирательном вращании определенной части вагуса в определенный периферический орган. Чтобы это проверить, мы проделали следующий эксперимент, который дал нам совершенно неожиданные результаты.

Дождавшись того момента, когда при безрекуррентном анастомозе разминание мышц давало рвоту, а почесывание кожи никакого кашля не вызывало, мы перерезали целый рекуррент и вставили его центральный конец с небольшой надрезкой в рубец (А. Г. Иванов, 1935).

С точки зрения обычных закономерностей регенеративного процесса мы должны были бы ожидать, что через 1½ мес. волокна рекуррента дорастут по свободным нервным футлярам до периферических органов (кожи) и тогда почесывание кожи даст нам кашлевой ответ. Каково же было наше удивление, когда мы увидели, что через 3, 5 и 7 дней после операции почесывание кожи вызывает определенные кашлевые явления. Как объяснить этот факт? Нам кажется, что мы можем дать только единственное объяснение: во-первых, рубцовая ткань представляет собой диффузную ткань, обобщающую каждый импульс, приходящий с периферии;

во-вторых, импульсы, приходящие с периферии, поступают на все волокна центрального отрезка и распределяются в зависимости от специфичности центрального синапса нейрона. В самом деле, раз кашлевые явления получились через 3 дня после врезания рекуррента, то, очевидно, в коже имелись окончания вагуса и импульсы от них наверняка попадали в ядро блуждающего нерва и до этой операции. Тем не менее кашлевого ответа не было. А теперь достаточно было регенерирующим волокнам рекуррента попасть в рубец, чтобы они уже смогли принять на свой центральный аппарат эти кожные импульсы и послать их на соответствующий кашлевой эффекторный путь.

Не говоря уже о важности восприятия регенерирующими волокнами определенного импульса, в этом эксперименте мы получили доказательство того, что успех каждого афферентного импульса складывается из его возникновения на периферии и из его попадания на определенные центральные синаптические отношения. Импульс может и попадать в центральную нервную систему, но, не встречая соответствующего ему природе синапса, никаких ответных реакций организма не вызывает.

Таким образом, мы пришли к заключению, что в центральной нервной системе распределение импульсов идет и по анатомическому, и по функциональному принципу, а если явление рассмотреть еще глубже, то окажется, что функциональный энергетический принцип является основой создания определенных форм синаптических отношений между центром и периферией.

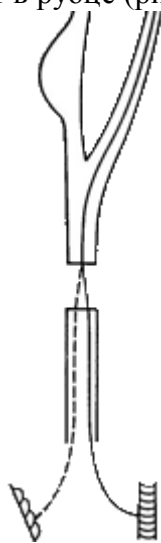
С этой точки зрения совершенно иначе выглядят все результаты экспериментов, в которых употреблялись нервные швы для доказательства полной перестройки нервного центра. Так, например, Bethe утверждает (и в первом периоде наших исследований мы в этом отношении присоединялись к нему), что даже при простой перерезке нервного ствола ввиду полной невозможности восстановления точной связи между осевыми цилиндрами происходит в конце концов перестройка нервных центров. Это, конечно, не так. Нервный рубец обобщает всякие импульсы, пришедшие в него даже по изолированному нервному волокну, и посылает эти импульсы по всем волокнам центрального отрезка, и только тот импульс достигает эффекторного разряда, который встречает в центральной нервной системе адекватные ему синаптические отношения. Именно на этом основании при простой перерезке нервного ствола и образовании рубца каждый афферентный импульс, возникающий в периферическом аппарате, неизбежно должен найти свою клетку в центральной нервной системе.

Для проверки правильности этих соображений мы проделали ряд экспериментов специально с испытанием передачи импульса через рубец (С. Л. Балакин, Т. Т. Алексеева). Если перерезать нервный ствол (С. Л. Балакин) и сшить его концы, то происходит, как известно, полное восстановление функций. Возникает вопрос, происходит ли врастание в рубец избирательно или неизбирательно. Дальше мы рассуждали следующим образом. Если происходит неизбирательный рост, к которому склоняются большинство исследователей, то мы должны ожидать, что какие-то волокна заднего корешка должны врасти в футляры волокон переднего корешка (в периферическом отрезке); таким



образом, на каком-то этапе регенерации мы могли бы при раздражении задних корешков получить сокращение мышцы.

Мы делали испытания в разные сроки регенеративного процесса — от одного месяца до года, и никогда раздражение заднего корешка не давало хоть сколько-нибудь заметного сокращения. Таким образом, совершенно очевидно, что старая точка зрения о неизбирательном росте не учитывает одного в высшей степени важного функционально-специфического фактора — обобщающей и распределяющей функции рубца. А между тем в описанном опыте процесс протекает, очевидно, в следующем порядке. Волокна центрального отрезка врастают в рубец действительно неизбирательно и растут в периферических футлярах, подчиняясь только общим закономерностям регенерации. В самом же рубце, как показал Рамон-и-Кахаль, отдельные нейрофибриллы могут быть многосторонне связанными между собой благодаря ветвлению их при врастании в периферические футляры. Поэтому хотя в периферических отростках нервные фибриллы и растут неизбирательно, но их многосторонние связи в рубце представляют собой возможности многосторонних связей по функциональному признаку. В тот момент, когда все волокна, растущие по периферическим футлярам, подрастают периферическим органам и устанавливают органные синапсы, между органом и центральным аппаратом сразу же устанавливается связь по принципу функциональной настройки. Именно поэтому любое периферическое волокно, доросшее, положим, до мышц, неизбежно в рубце связывается с тем центральным волокном, которое несет импульс от моторных центров. Этот процесс протекает, очевидно, в бесконечно малые отрезки, и именно поэтому экспериментатор всегда стоит уже перед сверившимся фактом, когда он желает испытать неизбирательный рост в рубце (рис. 2).



2. Рисунок показывает связь передних и задних корешков с периферическими органами в условиях регенерации перерезанного нерва.

Фактически, исходя из этих результатов, мы можем утверждать, что в иной регенерации однородного нерва не происходит никакой перестановки в центрах, а происходит взаимное нахождение центров и периферией друга благодаря функциональной специфичности импульса. На этом же основании волокна периферического отрезка, подросшие к рецепторному аппарату, принимая на себя импульсы от этих рецепторных аппаратов, в рубце хотя и распространяются на все волокна центрального отрезка, но проходить они могут только синапсы заднего корешка. Этим утверждается адекватная связь между первым центральным и органным синапсом. То, мы имеем обычно в центральной нервной системе взрослого и сложившегося животного, представляет собой результат длительной онтогенетической настройки первых центральных синапсов на определенную форму возбуждения, посылаемого периферическим аппаратом, и именно с

этим уже сформировавшимся аппаратом синапсов, обуславливающих специфичность локализации импульса, приходится считаться при так называемом переучивании нервных центров.

Надо думать, что тот период, который протекает от момента вставания волокон регенерирующего нерва в периферические органы до полного установления координированной локомоторной функции, и представляет собой период изменения сложившихся форм межнейральной связи.

Что же изменяет эти межнейральные связи? Нам кажется, что это изменение производит новая форма импульса, получаемого теперь после анастомоза периферическим рецепторным аппаратом. Наряду с этим эта же новая форма афферентного импульса содействует тому, что эффекторная часть процесса также развивается на иных нервных путях. Именно поэтому а priori можно сказать, что переучивание или установление новой координации в тех случаях, когда нужна перестройка межневрональных синапсов, должно протекать гораздо труднее, чем в случаях, когда эта перестройка не требуется. Эти соображения подкрепляются экспериментами, выполненными в нашей лаборатории И. И. Лаптевым. Они были проделаны по следующим соображениям. В тех случаях, когда мы делали перекрестные анастомозы, мы, перерезая нервы и прикрепляя их крест-накрест, тем самым изменяли адекватное отношение между органическим и центральным синапсом. Если же взять периферический аппарат, т. е. мышцу, и изменить функцию ее на обратную, не нарушая целостности нерва, то, очевидно, ее отношение к центральной нервной системе будет заключаться только в функциональном нарушении, но не в морфологическом. Интересно было бы поэтому взять часть мышцы определенного знака и переменить ее прикрепление с приданием ей противоположной функции (часть разгибателя на место сгибателя). В результате этой операции мы должны были бы получить такое отношение, которое в конце концов привело бы к полному изменению участия пересаженной мышцы в моторном функциональном комплексе: она должна была бы работать вместе с флексорами, а не с экстензорами. Такая операция и была проделана И. И. Лаптевым (1935).

Особый интерес представлял процесс перестройки функции этой мышцы. Животное (кошка), оперированное таким образом, что часть мышцы (*m. quadriceps femoris*) пересаживалась на место флексоров, по выходе из клетки проделывало ряд интереснейших движений, которые заслуживают специального описания. При первой же попытке двигать оперированной конечностью животное быстро ее вытягивало назад, как бы отбрасывая от себя, и вслед за этим сейчас же вытягивалась и вторая конечность. В результате это животное оказывалось лежащим на животе при вытянутых задних конечностях. Это расстройство координации переходило и на передние конечности, а затем постепенно координация восстанавливалась и животное с некоторым скандированием отдельных шагов ходило по комнате. Нарушение, которое явно связано с пересадкой части мышцы, протекало настолько быстро и динамично, что положительно у нас на глазах животное от первоначального беспомощного положения переходило к такому, когда оно делалось вполне нормальным. Такая картина повторялась всякий раз, как только животное выпускали из клетки. Эти явления были особенно отчетливыми в первые месяцы после операции. В последующем они проявлялись редко и не так отчетливо.

В этих наблюдениях нужно обратить внимание на два факта. Прежде всего пересаженный участок мышцы, несмотря на незначительную величину по сравнению с общей массой мышц бедра, все же был способен благодаря несвоевременности его афферентных проприоцептивных импульсов рушить всю координационную установку двигательного аппарата, и только в последующем этот импульс, так сказать, находил себя в новой динамической структуре возбуждения. Совершенно очевидно, что начало этого разрушения координации лежало в вынужденном растяжении саженного участка при экстензии. В этот момент экстензорные мышцы получили импульс к активному

сокращению. Пересаженный нами участок также получил импульс к активному сокращению, но благодаря новому прикреплению он при разгибании должен был неизбежно растягиваться, в то время как сгибательные мышцы пассивно расслаблялись. Таким образом, в пересаженном участке происходило столкновение двух импульсов — к активному сокращению и вместе с тем к вынужденному растяжению. Вот эти проприоцептивные импульсы и нарушали центральную картину возбуждения.

Другой чрезвычайно важный в этих экспериментах момент — это быстрота перестройки разрушенного комплекса координации на новые динамические отношения. Именно это обстоятельство подчеркивает особенность операции пересадки мышц по сравнению с перекрестом нервных стволов. В то время как там нужно длительное время для новой настройки синапсов, здесь синапс мышцы и первый центральный синапс сохраняют свою адекватность, и только в динамике целого комплекса импульсы должны перестроить свое расположение. Очевидно, такая динамическая перестройка в центральной нервной системе очень часто встречается в нормальных функциональных условиях организма. Эти эксперименты опять-таки подтверждают высказанную нами выше мысль об адекватности первого и центрального синапсов и о значении адекватности в процессе перестройки межцентральных связей.

Чтобы проверить, насколько прочно эти динамические изменения, наблюдаемые нами каждый раз при выпуске животного из клетки, фиксируются в центральной нервной системе, мы проделали специальные эксперименты по методу Шеррингтона для проверки сокращений обоих участков мышцы — нормального и пересаженного. Эксперименты ставились в различные сроки — от момента операции до полутора лет после нее. Они показали, что несмотря на то что животное уже выработало нормальную походку, казалось бы, пересаженная часть мышцы установила новые межцентральные связи, тем не менее при раздражении контралатерального седалищного нерва обе части мышцы сокращались синергично. Правда, в поздние сроки (около года) мы наблюдали некоторое расхождение этих мышц как в отношении порогов раздражения, так и при спонтанных сокращениях. Но эти признаки были не так выражены, чтобы они могли быть показателями полной перестройки нервного центра. Можно было думать, отделение мышц от места их прикрепления для учета по Шеррингтону приводит к их функциональному уравниванию, а в своем естественном положении они работают по-новому, т. е. как антагонисты.

Для проверки этих соображений мы у децеребрированного животного при неизменном отношении этих мышц (*in situ*) и при раздражении противоположного седалищного нерва записывали электромиограммы. Оказалось, что и в этом случае они показывают синергичную деятельность. (Электромиограммы были получены доктором Л. Г. Трофимовым в лаборатории проф. А. Н. Магницкого, и мы пользуемся случаем, чтобы принести им за их любезность глубокую благодарность.)

Эксперименты эти чрезвычайно доказательны в отношении наших прежних выводов. Они убеждают, что надо отличать динамическую подвижность нервного процесса в центральной нервной системе, которая может протекать в условиях моментальных перестроек, но при неизменных морфологических отношениях центрального синапса, от других перестроек, которые протекают длительно и связаны с новой сонстройкой между периферией и центром.

Для удобства исследования мы ввели понятие динамической и структурной перестройки нервных центров.

#### ЗАВИСИМОСТЬ КАРТИНЫ ЦЕНТРАЛЬНОГО ВОЗБУЖДЕНИЯ ОТ ПЕРИФЕРИЧЕСКИХ ОРГАНОВ

Во всех приведенных выше экспериментах и теоретических рассуждениях по поводу их результатов мы касались преимущественно отношения на первом и последнем этапах движения нервного импульса, т. е. отношения между органом и первым центральным

синапсом. Между тем этим не ограничивается вся картина, развертывающаяся в центральной нервной системе вслед за поступлением импульса с периферии. Как распространяется дальше нервный процесс? Почему он в одних случаях возбуждает одни эффекторные аппараты, а в других — другие эффекторные аппараты? Короче говоря, как заполнен путь между первичным афферентным и конечным эффекторным нейроном?

Наш материал, касающийся этого вопроса, относится пока к отдельным функциональным проявлениям организма, но он дает основание сделать заключение о том, как ведет себя возбуждение в центральной нервной системе. Мы уже говорили, что первичные афферентные центры представляют собой центры, обладающие подчеркнутой специфичностью и дифференцированностью. Значит, только в том случае, если через данный афферентный центр импульс может пройти первые центральные синапсы, он делается импульсом, способным развить эффекторные ответы. И вот здесь-то этот путь до эффекторных ответов чрезвычайно важно оценить с точки зрения наших результатов.

Для ясности в этом вопросе мы исходим из понятия функциональной системы. Под функциональной системой мы понимаем круг определенных физиологических проявлений, связанных с выполнением какой-то определенной функции (акт дыхания, акт глотания, локомоторный акт и т. д.). Каждая такая функциональная система, представляя собой до некоторой степени замкнутую систему, протекает благодаря постоянной связи с периферическими органами и в особенности с наличием постоянной афферентации от этих органов. Мы считаем, что каждая функциональная система имеет определенный комплекс афферентных сигнализаций, который направляет и корригирует выполнение этой функции. Отдельные афферентные импульсы в данной функциональной системе могут исходить от самых разнообразных и часто топографически удаленных друг от друга органов. Например, при дыхательном акте такие афферентные импульсы идут от диафрагмы, межреберных мышц, легкого, трахеи и т. д., но, несмотря на их различное происхождение, эти импульсы объединяются в центральной нервной системе благодаря тончайшим временным отношениям между ними. Они связаны по принципу сопряженного возбуждения рецепторов, и это устанавливает между ними теснейшую функциональную связь. Поскольку каждая функциональная система связана тонкими временными отношениями, перестройка в пределах этой функциональной системы не имеет большого значения, ибо возбуждение может распределиться на основе новых временных отношений. Связь отдельных органов и процессов в каждой функциональной системе вырабатывается онтогенетически и способствует первичному развитию данной функции. В такой функциональной системе, несмотря на то что она представляет собой нечто динамически целое, отдельные части ее могут находиться в более дифференцированных отношениях, и в этом заключается глубокая идея онтогенетического развития нервной деятельности. Дифференцируясь на детали, эти части процесса никогда не покидают своей связи с динамическим протеканием целого процесса. Так, сокращение определенных мышц, например мышц голосовых связок, производящих определенную установку мышц гортани при прохождении воздуха, является, конечно, выражением картины возбуждения во всей функциональной системе дыхания; тем не менее, этот эффекторный акт имеет определенную связь с вполне определенной афферентной сигнализацией по типу Eigenreflex.

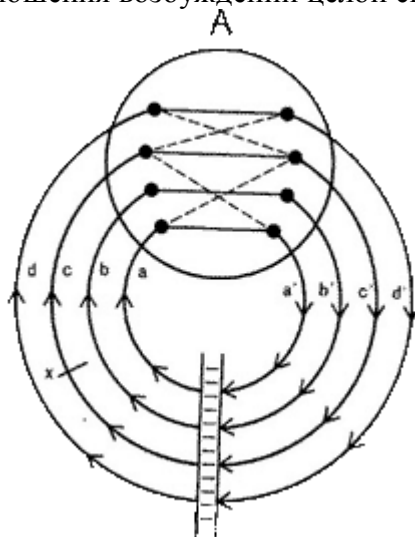
Мы это продемонстрировали в специальном эксперименте. Если, положим, поперечнополосатая мышца передней конечности сокращается синхронно с актом дыхания, то всякое изменение общего состояния дыхательного центра приводит к изменению и в интенсивности этого сокращения. Если же произвести перерезку ряда нервных волокон, идущих от гортани, на противоположной нормальной стороне, то это ритмически сокращающаяся мышца вдруг моментально становится покойной. Мы исключили какую-то очень малую долю афферентной сигнализации в дыхательном акте, и этого было достаточно, чтобы наш индикатор остался в покое. Этот факт чрезвычайно

интересный и показывает тончайшие адекватные связи между отдельными частями в пределах целой функциональной системы.

Мы поставили перед собой вопрос, является ли это исчезновение сокращения вагусной мышцы постоянным или оно только динамичное, временное. Иначе говоря, может ли возбуждение вновь попасть на данный конечный путь ядра вагуса, приводящий к сокращению мышцы? Мы применили ряд приемов, с помощью которых пытались изменить картину центрального возбуждения в зависимости от новых дополнительных афферентных стимулов. Прежде всего, мы пошли по пути повышения общей возбудимости. Мы зажимали трахею, плотно прижимали наркозную маску и т. д. Оказалось, что после всех этих манипуляций постепенно, сначала с очень маленькой амплитудой, восстанавливаются сокращения вагусной мышцы. Они продолжаются некоторое время, а затем также постепенно исчезают. Таким образом, мы получили возможность восстанавливать и заново строить распорядок возбуждения центральной нервной системы. Оказалось, что исчезнувшее сокращение мышцы, иннервированной блуждающим нервом, мы можем также восстановить с помощью раздражения электрическим током противоположного блуждающего нерва. Если приложить ток относительно умеренной силы, то сокращения вагусной мышцы вновь наступят, продолжатся некоторое время и за пределами самого раздражения, а потом также прекращаются.

О чем говорят эти эксперименты и наблюдения? Они говорят о том, что в пределах цельной функциональной системы возбуждение распределяется в зависимости от определенных афферентных сигнализаций, причем каждому насколько можно дифференцированному афферентному сигналу соответствует своя зона эффекторного разряда, и это есть то, что характеризует предел онтогенетической дифференциации нервной системы. Но эта связь не единственная. На тот же самый конечный путь в пределах этой же системы могут проникать и другие возбуждения от других афферентных систем при повышении общей возбудимости. Так, например, несмотря на то что мышца перестала участвовать в дыхательных сокращениях, при глотательном акте она прodelывает, как и раньше, определенной формы сокращение; другая система имеет свою афферентацию.

Все наблюдения этого рода привели нас к мысли, что перестройка в пределах определенной функциональной системы всегда имеет динамический характер, протекает при помощи тончайших временных отношений, может быть сравнительно легко произведена. В нормальных же, обычных условиях каждый эффекторный импульс тесно связан с определенной зоной афферентной сигнализации и эта связь осуществляется не изолированно, а на фоне соотношения возбуждений целой системы (рис. 3).



3. Рисунок показывает соотношения между отдельными компонентами функциональной системы. А — центральный нервный комплекс, соответствующий какой-либо

функциональной системе; a, b, c, d — комплекс афферентных стимулов, поддерживающих функционирование системы A; a', b', c', d' — соответствующие эффекторные компоненты; x — место перерыва в афферентной части, что приводит к выпадению соответствующего компонента в эффекторной части (c'). Повышение возбудимости всех частей центрального комплекса (например, асфиксия) приводит к восстановлению выпавшего компонента. Это убеждает в комплексной многосторонней связи всех частей комплекса (пунктирные линии).

Исходя из всех этих соображений, мы подразделили анастомозы нервных стволов на две категории — гомосистемные и гетеросистемные. Под гомосистемным мы подразумеваем такой анастомоз, который включает в себя нервные стволы, участвующие в функции одной системы. Под гетеросистемным мы подразумеваем такой анастомоз, в котором участвуют нервные стволы, принадлежащие к различным функциональным системам. С точки зрения возможности перестройки в нервных центрах мы, конечно, имеем значительное облегчение перестройки при гомосистемном анастомозе и значительное затруднение при гетеросистемном. Эта трудность во втором случае определяется тем, что новое соотношение центров, никогда одновременно не функционировавших или не имевших замкнутой циклической афферентно-эфферентной связи, не связано поэтому и тончайшими временными отношениями. Активность же нервных центров при перестройке их работы в условиях анастомоза только тогда и может быть включена в новую координационную систему, когда возбужденные пункты связаны тончайшими и наименьшими временными промежутками. Естественно поэтому, что одновременное возбуждение различных пунктов центральной нервной системы, протекающее в ближайшие промежутки времени, быстрее образует новые отношения и связи, чем возбуждение участков, функционирующих в большие промежутки времени. Здесь осуществляется принцип врезных связей, подобный до некоторой степени принципу условного рефлекса. Именно поэтому мы думаем, что нервный анастомоз, приводя центры и периферию к их первоначальной неадекватности, устанавливает новые отношения по принципу совпадения возбуждений, а этот принцип по своей основе подобен принципу условного рефлекса.

Нельзя, конечно, думать, что условный рефлекс, вырабатывающийся по классическому методу с участием коры больших полушарий, идентичен наработке новых связей в спинномозговых сегментах, которую мы производим в системе анастомоза нервов. Несомненно, однако, то, что между тем и другим имеются черты сходства, и на этом мы подробно остановимся в последнем разделе нашей статьи. Сейчас же мы разберем приведенные выше данные под углом зрения их значения для перестройки нервных центров.

Выше мы упоминали, что прежние авторы, работавшие с анастомозами нервов, весьма неосновательно заявляли о возможности переучивания каждого нервного центра на новую функцию (Bethe и др.). Мы стоим принципиально на той же позиции, т. е. принимаем, что теоретически каждый нервный центр может изменять свои специфические свойства, но только мы прибавляем, что для осуществления этого изменения необходимо соблюсти ряд условий, которые были обнаружены нашими экспериментами. Чтобы изменить наверняка специфические свойства нервного центра, необходимо отнять от него всю его собственную афферентную сигнализацию и придать ему афферентную сигнализацию от тех органов, которые приданы ему операцией анастомоза. Значит, это утверждение основывается на допущении, что всякая нервная клетка и нервный синапс потенциально могут быть изменены в своей характеристике, но для этого нужно, чтобы через данный участок центральной нервной системы проходил нервный импульс новой формы.

Совершенно очевидно, что для целого ряда нервных анастомозов такое условие неосуществимо. В самом деле, для того чтобы отнять афферентную систему, положим, от ядра вагуса, нужно устранить не только афферентные волокна, лежащие в его составе, но

и все афферентные импульсы, исходящие от различных отделов и органов, участвующих в дыхании. Совершенно очевидно, что такая операция невозможна. Поэтому ядро блуждающего нерва, до тех пор пока будет существовать дыхательный акт, будет получать афферентную сигнализацию по старым, свойственным ему закономерностям. А это значит, что его эфферентные ответы будут в значительной мере постоянны. Именно этим объясняется чрезвычайная медленность в перестройке функциональной специфичности ядра блуждающего нерва, и, как указывалось выше, если эта перестройка и происходит, то по преимуществу благодаря влиянию потока кожных и мышечных проприоцептивных импульсов. Для других же типов анастомоза, например *n. hyoglossus – chorda tumpani*, эта перестройка еще больше затруднена, ибо состав афферентных стимулов, приводящих к деятельности слюнной железы (от слизистой оболочки полости рта), совершенно не входит в систему анастомоза.

Все эти соображения заставляют нас несколько изменить нашу исходную точку зрения на переучиваемость нервных центров и делают понятной исключительную трудность перестройки в случаях последнего анастомоза.

Начав с общего положения, что каждый нервный центр может произвести перестройку, мы в процессе отыскания закономерностей этой перестройки вскрыли чрезвычайно интересные факты, которые и помогли нам выработать правила перестройки нервных центров.

#### РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЭФФЕРЕНТНОГО ИМПУЛЬСА ПО ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЕ

Опыты Kohgill установили, что в раннем эмбриогенетическом развитии моторный импульс охватывает целиком эффекторные части центральной нервной системы и при каждом отдельном импульсе возбуждаются все нервные моторные элементы. На высших стадиях онтогенеза, когда мы имеем дело со сложившимся животным, это обобщение (*mass action*) уступает место тонко дифференцированным или, как выражается Kohgill, индивидуированным актам. Тем не менее, центральная нервная система имеет потенциальные возможности перейти на этот эмбриональный тип реагирования, т. е. произвести диффузное возбуждение всего моторного аппарата. (Желающих подробнее ознакомиться с результатами исследования мы отсылаем к его книге «Анатомия и проблема поведения», 1934, Биомедгмз, и к нашей статье в журнале «Успехи современной биологии», 1933, т. 2, в. 6, с. 40.)

Из прежнего нашего изложения уже следует, что это общее возбуждение может вполне сочетаться с дифференцированным эффекторным актом благодаря тому, что каждый органнй синапс и синапс конечного нейрона адекватны определенной форме возбуждения. Именно в этом аспекте надо понимать «теорию резонанса» Пауля Вейса. Тем не менее, эта теория не отвечает всем тем результатам, которые мы получили в наших экспериментах. С точки зрения теории Вейса, всякое возбуждение в его эффекторной части является общим и попадает абсолютно на все эффекторные нервы данного значения. Положим, всякий моторный импульс, идущий от коры головного мозга к какому-либо участку мускулатуры, является также импульсом, проникающим и на другие нервные моторные стволы. По Вейсу, этот импульс возбуждает только определенную группу мускулатуры на основании того, что данная мышца «резонирует» на данную форму возбуждения: «Как каждый человек имеет своей собственностью имя, на которое он только и отзывается, точно так же и каждая мышца имеет свою собственную форму возбуждения, в ответ на которое она сокращается».

Мы не можем согласиться с Вейсом, что всякий моторный импульс является диффузным, ибо наши эксперименты с анастомозом блуждающего нерва ниже места отхождения рекурренса убеждают нас в том, что одна часть ядра блуждающего нерва способна посылать моторный импульс, а другая, несмотря на самые крайние меры, которые мы принимали, никогда этого импульса в норме не посылает. Это подчеркивает четкую

дифференцированность последнего эффекторного нейрона, по крайней мере в данном случае, и не согласуется с теорией диффузности моторного импульса. Тем не менее мы полагаем, что диффузность в пределах определенной функциональной системы (опыты с исчезновением сокращения вагусной мышцы) может иметь место. Так как локомоторный акт, обеспечивающий правильную координацию движений животного, является по сути дела целой функциональной системой, то можно допустить наличие обобщения и в этой системе, приняв только во внимание, что это общее возбуждение дифференцируется на отдельных этапах его распространения афферентными импульсами с периферии.

В этом отношении много дали эксперименты, проделанные проф. Л. А. Орбели и Кларой Кунстман. Эти авторы деафферентировали заднюю конечность собаки, перерезав задние корешки в нижней части спинного мозга. В результате этой операции они получили интересный феномен. Деафферентированная конечность, которая, естественно, должна была в первое время быть пассивной, производила ритмические движения синхронно с актом дыхания. Этот феномен дал основание авторам сделать вывод, что возбуждение распространяется по центральной нервной системе диффузно и, таким образом, от дыхательного центра попадает на передние корешки задней конечности. С точки зрения авторов, нормальный афферентный импульс задней конечности тормозит нервные клетки передних рогов, благодаря чему в норме дыхательное движение отсутствует. Этот чрезвычайно интересный феномен как будто подтверждает точку зрения Вейса о диффузном распространении моторного импульса.

А. Н. Чернявский в нашей лаборатории по ходу своих экспериментов должен был проделать также деафферентацию задней конечности (изучение перекрестов нервных стволов); он наблюдал те же самые феномены, которые были описаны Л. А. Орбели и К. Кунстман. Мы подробнее остановились на их физиологическом анализе. При этом оказалось, что дыхательные движения конечности не являются постоянными, а сменяются или полным покоем конечности, или другими постоянно перемежающимися движениями. В некоторых случаях эти дыхательные движения вдруг восстанавливались спонтанно.

Мы провели ряд наблюдений над другими формами реакции деафферентированной конечности, и оказалось, что конечность реагирует на каждое активное движение, проделанное головой, — в направлении звука, в направлении поданной пищи. Эти реакции на поворот головы также были непостоянными — иногда они появлялись, а иногда нет. Мы старались раскрыть механизм этих феноменов, желая объяснить такую их изменчивость, и пришли к заключению, что их появление связано с общим состоянием нервных элементов, входящих в систему локомоторного комплекса. Так, например, если дыхательный акт протекает с включением ограниченной группы дыхательной мускулатуры, то дыхательные движения большей частью не появляются. При каком-то среднем состоянии, когда дыхание и ровное и включает в себя широкий круг дыхательной мускулатуры, происходит включение и деафферентированной конечности. Дальнейшее повышение общего возбуждения приводит либо к неритмическим подергиваниям конечности, либо к общему тетаническому стоянию. Особенно отчетливое и интересное явление мы наблюдали у этого деафферентированного животного — изменение чесательного рефлекса Шеррингтона. При незначительном почесывании за ухом одноименной стороны животное проделало ряд ритмических чесательных движений деафферентированной конечностью. Мы обратили внимание при этом на то, как форма чесательных движений, так и их интенсивность меняются в зависимости от пункта раздражения: при раздражении некоторых пунктов чесательные движения происходят с преимущественной флексией и конечность оказывается подтянутой к животу, а при раздражении других полей чесательное движение прodelывается кзади с некоторым преимуществом экстензии. Можно было, почесывая, идти по кожной поверхности и управлять этими различными формами чесательных движений.

Специально нужно отметить, что деафферентированная конечность сохраняет способность к ритмическим сокращениям мышц, ибо этот факт имеет большое значение с



точки зрения онтогенетического происхождения вообще всей координации (Wintrebert). У животного были удалены корешки L4, L5, L6, L7, S1, S2. Таким образом, какая-то часть седалищного нерва, относящаяся к нижней части конечности, очевидно, сохранила некоторую долю своей афферентной сигнализации. Это можно было обнаружить исследованием путем булавочных уколов, и это проявлялось в дальнейшем исключительно важном наблюдении.

Все описанные выше формы наблюдения касались исключительно того периода (около 4 мес), в котором конечность хотя и способна была на активное сокращение, но находилась преимущественно на весу. С того момента, как только животное стало прикасаться ногой к полу, все формы отраженных движений исчезли и можно было отчетливо видеть, что почесывание кожи, которое раньше вызывало чесательный рефлекс, теперь заставляло животное немножко присесть на задних лапах с несколько abortивными попытками к движению деафферентированной конечностью. Если конечность отвести от пола и исключить реакцию опоры, то почесывание кожи вновь способно вызывать ритмические чесательные движения.

В этом факте интересно то, что наличие незначительной доли афферентных стимулов и проявление в деафферентированной конечности реакции опоры сразу же меняют центральную картину возбуждения: возбуждение вышележащих нервных образований, распространявшееся раньше на эту конечность, теперь встречает здесь замкнутый круг местных сегментных возбуждений и не проникает так свободно к мышцам деафферентированной конечности.

Несомненно, и в нормальных условиях, когда животное ходит на четырех здоровых конечностях, спинной мозг надо представить себе как поле, по которому наряду с импульсами, имеющими центральное происхождение, циркулируют круговые импульсы, связанные с афферентной сигнализацией в пределах данного сегмента. Именно из соотношения того и другого, из их изохронических отношений и вытекает, очевидно, та или иная форма реакции моторного аппарата.

Эти наши эксперименты очень напоминают эксперименты Вауер, который с помощью включения чувствительности от неповрежденного участка кожи у человека, больного спинной сухоткой, восстановил потерянную локомоцию. Мы также думаем, что пассивная отраженная моторная деятельность деафферентированной конечности есть результат того, что ее собственная афферентная сигнализация, исчезнувшая после операции, не производит соответствующей сонастройки, т. е. подготовки синапсов передних рогов спинного мозга. Появление такой чувствительности устанавливает уже определенную круговую циркуляцию импульса местного значения, и надо думать, что эта циркуляция и производит ту тонкую адаптацию, на которую способен в норме конечный моторный нейрон, идущий к мышце. На этом основании вряд ли можно думать, что афферентные импульсы конечности оказывают тормозящее влияние на клетки передних рогов (Л. А. Орбели, К. Кунстман). Нам думается, что влияние афферентных импульсов вообще и конечностей и моторного аппарата в частности заключается в специфической настройке синапсов передних рогов, получающих теперь способность дифференцирование относиться к различным импульсам вышележащих отделов.

Точно так же эти эксперименты заставляют нас возражать против точки зрения Вейса о диффузном распространении импульса. Вряд ли каждый дифференцированный моторный импульс попадает на все моторные нервные стволы, как это уже отметил Wiersma. Можно говорить о том, что в пределах определенной функциональной системы импульс является диффузным, но в этой же функциональной системе этот импульс дифференцированно относится ко всем местным очагам, созданным специфической афферентацией. Именно поэтому путь дыхательному импульсу к деафферентированной конечности закрывается, как только местные афферентные импульсы создают в соответствующем участке спинного мозга свой очаг возбуждения.

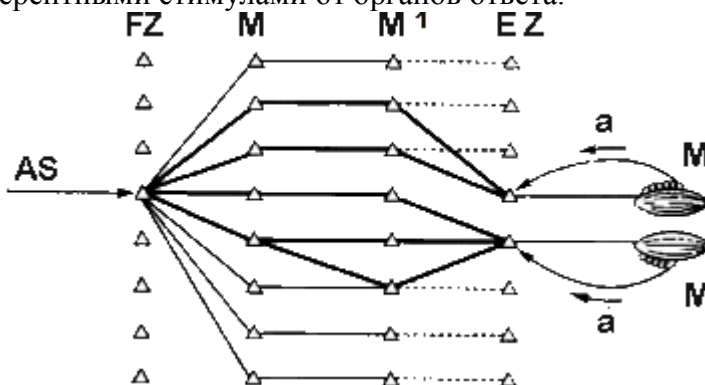
Совершенно очевидно, что это специфическое действие не может быть приравнено к тормозному процессу.

Мы не имеем еще достаточного материала, чтобы указать все детали распространения моторного импульса. Несомненно, что в этом распространении исключительную роль играют те микровременные отношения, на которые способен нервный импульс. Несомненно, ведущую роль в этом отношении играют физические константы, определяющие полноту связи между отдельными участками центральной нервной системы. Если принять внимание последние достижения нейрофизиологии, подробно представленные в работе Wachholder, то можно сказать более или менее точно, что отношения между отдельными участками спинного мозга в одном и том же сегменте строятся в промежутках около 1/50 000 доли секунды.

Этот тончайший анализ показывает, что наши обычные представления о рефлексах, о моторном акте, о механизме его возникновения чрезвычайно грубы и необоснованны. Надо помнить, что когда мы говорим об ответной реакции мышцы, то вообще, прежде чем мы можем наблюдать эти ответные мышечные сокращения, она уже успевает послать от себя десятки афферентных импульсов в соответствующие сегменты; таким образом, получается, что самый процесс сокращения находится под Достоянным контролем и коррекцией этих афферентных импульсов.

Этот микрофизиологический анализ дает нам возможность понять стройность координации в пределах, положим, мышечных групп целой конечности. Если все флексоры конечности сократятся одновременно, то только поэтому они сокращаются в математически разные моменты и не могут по механическим условиям быть одновременно одинаково сокращенными. Уже одно это определяет разницу между ними в центральном нервном аппарате, одно это создает известный градиент временных отношений, которые способствуют более быстрой или более медленной связи между отдельными участками центральной нервной системы. Поэтому когда мы говорим о распространении моторного импульса, то по сути дела это выражение схоластически отрывает только эфферентный импульс от постоянно сопровождающей его тени — афферентного импульса. Крупный невропатолог Wetzacker в одной из своих последних работ («Gestaltkreis», 1933) уделяет вопросам циркулярной связи периферического и центрального аппарата исключительно большое внимание. В этой работе он стоит на точке зрения, которая нами уже неоднократно была отмечена в прежних работах (П. К. Анохин, 1932).

Подводя итоги всему этому материалу, характеризующему распространение эфферентного импульса по центральной нервной системе, мы видим, уже с самого начала его возникновения, связанного с наличием афферентного стимула, он в дальнейшем на всем протяжении своего развития неизбежно сопровождается коррекцией теми или иными меняющимися афферентными стимулами от органов ответа.



4. Рисунок демонстрирует распространение эффекторного импульса по центральной нервной системе.

AS — афферентный стимул; AZ — первичный афферентный центр; M, M' — промежуточные нервные образования; EZ — эффекторные центры; а — проприоцептивные и прочие импульсы, сопровождающие сокращение мышцы.

Схематически мы себе это представляем, как показано на рис. 4. Из рисунка видно, что эффекторный ответ является только эпизодом на фоне непрерывно циркулирующих афферентных стимулов. Эта же схема показывает, что направление афферентного импульса определяется местной афферентной сигнализацией. Вероятно, в связи с этими физиологическими особенностями афферентного импульса и находится исследование Donaldson и Inglert, показавших, что афферентных волокон у животного в 3 раза больше, чем афферентных, а в области головы даже в 5 раз больше. Одна эта анатомическая справка убеждает в грандиозном значении афферентной системы в конструировании целостных функциональных комплексов.

#### ТЕОРИЯ ПЕРЕСТРОЙКИ НЕРВНЫХ ЦЕНТРОВ И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ТЕОРИЯ РЕФЛЕКСА

Мы сознательно объединили оба эти понятия, ибо наши исследования показывают, что и тот, и другой процесс протекают по одним и тем же закономерностям; больше того, можно думать, что перестройка нервных центров происходит при помощи закономерностей, лежащих в раннем онтогенезе и вновь воспроизведенных операцией анастомоза. Для более глубокого понимания тех процессов, которые должны происходить при перестройке нервных отношений в условиях анастомоза, нам необходимо начать с самого момента операции. Сейчас же после перерезки нервов, из которых сделан анастомоз, конечность лишается центробежных импульсов и вместе с этим не может послать от себя афферентных импульсов.

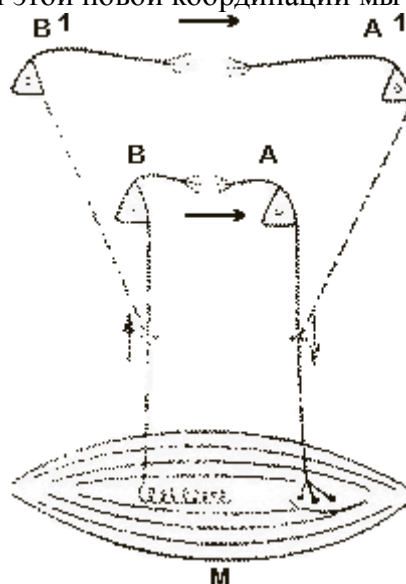
Так как в нормальных условиях каждый двигательный импульс сейчас же имеет отзвук с периферии и этот отзвук является направляющим фактором, то после перерезки нервного ствола создаются несколько иные отношения. Афферентный импульс, посылаемый в пределах целой системы, в области перерезанных нервов стволов не достигает эффекторного аппарата и поэтому клетки передних рогов соответствующих сегментов не имеют подкрепляющего их с периферии афферентного импульса. Создается положение, при котором в определенных сегментах, соответствующих культям нервных стволов, возбуждение не замыкается в циркуляторном процессе. Благодаря этому клетки передних рогов получают все большие и большие стимулы от вышележащих отделов. Это и приводит, очевидно, к повышенной возбудимости соответствующих отделов спинного мозга.

Нам не известно из литературы, были ли проделаны кем-нибудь исследования того, как меняется интенсивность токов действия в перерезанном нерве в различные моменты после перерезки. Но очевидно, эти токи действия должны отражать собой общую повышенную возбудимость в соответствующих сегментах. В настоящее время наша лаборатория приступила к этим исследованиям.

Таким образом, вследствие того что в общей картине возбуждения в Центральной нервной системе, нормально получающей афферентные стимулы от аппарата и подкрепляющей таким образом себя на отдельных участках, получается разрыв, некоторые пункты не получают такого подкрепления (область анастомозов) и, значит, центральная картина возбуждения разрушается. Вот тот первый этап, от которого начинается весь дальнейший ход установления новой координации. Так как это разрушение всей картины центрального возбуждения связано с нарушением положения тела в пространстве, т. е. с сильнейшими лабиринтными стимулами, то создается состояние, при котором все отделы центральной нервной системы до тех пор будут в повышенном возбуждении и до некоторой степени в хаотическом возбуждении, пока вновь не сформируется определенная, онтогенетически выработанная сигнализация от лабиринта, свидетельствующая о выравненном положении

тела. Значит, в этой ситуации после перерезки нервных стволов и нарушения локомоторной деятельности, а вместе тем нарушения равновесия подкрепляющим и регулирующим конечный момент динамической перестройки является лабиринтный фактор.

Таким образом, новая картина возбуждения, динамически созданная благодаря прежнему разрыву, так сказать, санкционируется лабиринтными импульсами и из соотношения того и другого строится новая картина возбуждения. Эти же закономерности перестройки лежат не только в основе перерезки нервных стволов, которые мы берем для анастомоза, но, очевидно, вообще в основе всех тех экспериментов, которые связаны с образованием нервной культи, в частности в ампутационных опытах Bethe. Такое положение продолжается до того момента, пока волокна центрального отрезка не дорастут до мышечного аппарата. Как только импульсы передних рогов становятся способными вызывать мышечные сокращения и получать, таким образом, обратный афферентный ответ, начинается установление новой координационной системы возбуждения. Закономерностями выработки этой новой координации мы сейчас и займемся (рис. 5).



5. Рисунок демонстрирует механизм временной связи в спинном мозге в условиях реинтегративного процесса.

Если мы проделываем перекрестный анастомоз нервных стволов с противоположной функцией, то, очевидно, первичная циркуляторная связь между чувствительными и двигательными элементами в спинном мозге должна измениться. Предположим, что клетка передних рогов А представляет собой моторную клетку, которая в нормальных, условиях посылала импульс к мышце М, а клетка В является клеткой первого афферентного нейрона, связанного с проприоцептивным импульсом от данной мышцы или мышечного волокна. (Как показано стрелками, импульс, идущий из А к мышце, моментально получает подкрепляющий импульс со стороны В, и, очевидно, синаптические связи между В и А являются связями, созданными в самом раннем онтогенезе, ибо отношение между первой частью импульса и второй его частью никогда в обычной жизни у животного не изменяется. Допустим (а мы имеем на это полное основание), что в результате перекрестного анастомоза в конце регенеративного процесса импульс в мышцу посылается уже из клетки А', которая относится совсем к другому сегменту, а импульс от мышцы поступает в клетку В', находящуюся еще в каком-то другом сегменте. Таким образом, те тончайшие временные отношения между клетками А и В, которые существовали на всем протяжении онтогенеза животного и образовали между собою специфические синаптические связи, теперь должны установиться между клетками А' и В'.

Спрашивается, какие шансы имеет этот процесс на успешное его завершение. Ответом могут послужить те данные о микрофизиологических временных отношениях между отдельными возбужденными центрами, которые были нами приведены выше.

Учитывая близкое расположение клеток А' и В', хотя бы даже и в разных сегментах, мы должны сказать, что их соединение между собой по принципу ближайшего по времени совместного функционирования, вызванного сокращением мышцы М, образуется наиболее успешно, причем из всех возможных временных комбинаций между перестроенными нервными элементами с охраняется и закрепляется та, которая позволяет сбрасываться оптимальным условиям в лабиринтном аппарате. Как видно, лабиринтный аппарат является очень важным фактором, регулирующим и направляющим выработку этой новой структуры возбуждения. В этом и заключается его важнейшая роль в онтогенезе нервной деятельности, а весь процесс нахождения одной клетки другою в разрушенном центральном комплексе возбуждения после перекреста нервов надо представить себе как процесс дифференциации на относительно диффузном поле возбуждения. Представим себе, что в результате перекреста нервных стволов какая-то довольно значительная зона спинного мозга является зоной, в которой клетки функционируют не синхронно и координировано, а в разнорядной. Мы можем допустить поэтому, что в момент, когда мышцы получают возможность сокращаться и посылать от себя импульс в центральную нервную систему, какая-то клетка, положим, одновременно в промежутке 1/50 000 доли секунды функционирует с клеткой С-20. Несмотря на то что они расположены в разных сегментах и никогда раньше совместно не функционировали, очень много шансов за то, что между ними образуется новая связь.

Из всего сказанного вытекает один важнейший вывод, что установка новых связей в области спинномозговых отношений происходит по принципу временных связей, т. е. по принципу условного рефлекса. Вот почему мы высказали предположение, что нервный анастомоз может быть методом изучения образования временных связей на уровне спинного мозга.

Если посмотреть на дело с точки зрения истории развития нервной функции, то окажется, что этот прием нервной системы является наиболее древним и едва ли не первым на самом раннем этапе эмбриогенетического развития. Как показал Kohgill, в определенной стадии развития амблистомы между моторным импульсом, который двигает животное, и афферентным импульсом, который получается в результате сокращения мышц и общения животного с внешней средой, не существует морфологического контакта. Поэтому животное, способное спонтанно производить ряд обобщенных движений, не способно реагировать на внешние экстероцептивные раздражения. Этот факт исключительно важен, потому что он является исходным моментом для образования избирательной временной связи в условиях спинномозговых отношений. Только между теми нервными элементами устанавливается наиболее прочная связь, которые функционируют на очень близких, тонких временных отношениях. Именно этот принцип, как нам кажется, и сопровождает весь период организации морфологического замыкания между афферентной и эфферентной частями дуги.

Нельзя не отметить, что такая комбинация является физиологически чрезвычайно целесообразной, ибо замыкание фактически может образоваться только там, где спонтанное действие сопровождается каким-то подкрепляющим стимулом из внешнего мира. Именно спонтанное действие в условиях амблистомы и, вероятно, и других животных (Minkovskii, Windle, Zing Jang Kuo) является моментом, дифференцирующим отношение животного к внешнему раздражению.

Таким образом, и в этих условиях мы имеем также временные связи, образующиеся в результате тонких соотношений между эфферентной и афферентной частями спинного мозга. Закономерности, подмеченные Kohgill, являются, очевидно, общими для всего ряда животных до человека включительно, и в очень раннем эмбриогенезе, когда мышечные элементы впервые получают возможность сокращаться под влиянием центральных

импульсов, эти закономерности, несомненно, являются ведущими в организации первичной спинномозговой координации. Иначе говоря, первые рефлекторные проявления организма, связанные со спинным мозгом, которые мы в дальнейшем у взрослого животного называем «безусловными», организуются в раннем эмбриогенезе по принципу временных связей или по принципу условного рефлекса, установленному в науке акад. И. П. Павловым.

Несомненно, многим физиологам такое сопоставление может показаться странным и парадоксальным, ибо разделение на «безусловную», врожденную, деятельность и «условную», приобретенную, деятельность является столь утвержденным и столь нерушимым, что наши заключения могут показаться попыткой ревизовать это разделение. На самом деле, в наших выводах мы не стремимся ни к какой ревизии, но мы, безусловно, настаиваем на расширении принципа временных связей и на понимании его в историческом аспекте.

Humphrey в одной из своих работ говорит об обучаемости, как вообще об универсальном принципе жизни, и в этом нельзя не видеть некоторой доли истины. Обучаемость в широком смысле слова есть функция закрепления и воспроизведения временных соотношений, и центральная нервная система в самых ранних стадиях ее организации прежде всего и строит свою деятельность на основе этого принципа. Дальнейшая тренировка этих вначале функциональных совпадений во времени наряду с наследственными тканевыми особенностями способствует образованию уже специфических форм отношений, представленных в особой форме периферического и центрального синапсов. И то, что мы обычно понимаем под «безусловным» рефлексом у взрослого, сложившегося животного, представляет собой рефлекс или функцию, в которой анатомические отношения между эфферентной и афферентной частями остаются неизменяемыми с самых ранних стадий эмбриогенеза. Каждый же «безусловный» рефлекс в этом раннем эмбриогенезе должен был неизбежно пройти стадию условной или временной связи, т. е. «приобретался», как приобретается условный рефлекс у взрослого.

Каждый «безусловный» рефлекс, наблюдаемый нами у взрослого животного (и в особенности все моторные рефлексы), является по своему происхождению безусловным рефлексом, который однако, благодаря абсолютно неизменяемым отношениям импульсов, зависящих от постоянства анатомических связей, был уже в раннем эмбриогенетическом развитии вполне автоматизированным. Отсюда его кажущаяся «безусловность» у взрослого животного. Но достаточно изменить постоянство анатомических связей между центром и периферией, чтобы началось новое срабатывание по принципу временных связей. Этот факт указывает на то, какие широкие потенциальные возможности содержит в себе, казалось бы, уже «фиксированная» часть нервных отношений.

С другой стороны, и наиболее переменная часть нервных функций, связанная с корковой деятельностью, при постоянстве отношений между стимулом и реакцией делается неизбежно автоматизированной. Автоматизация, например, двигательного навыка может быть столь прочной (опыты Б. А. Глассона в нашей лаборатории), что даже после ряда месяцев ее разрушения она все же остается в силе.

Таким образом, становится ясным, что способность при неизменяемых отношениях рецептивной зоны и эффекторных отделов образовывать автоматизированную функцию является универсальной способностью центральной нервной системы.

Онтогенетически эта способность, очевидно, развивается прежде всего в дистальных частях центральной нервной системы и уменьшается в направлении к проксимальной и головной частям, где переменность благодаря многообразной изменчивости рецепции является особенно развитой.

Из таких предпосылок, на наш взгляд, и должна исходить историческая оценка условной и безусловной реакции. Подробнее и применительно к проблемам динамики высшей нервной деятельности мы коснемся этого вопроса в специальной работе.

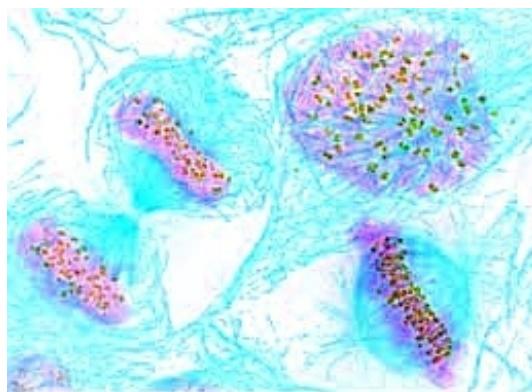
## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мы не ошибемся, если скажем, что прошлое физиологии нервной деятельности развивалось в значительной степени под влиянием анатомического принципа. Каждый процесс мыслился не иначе, как на какой-то территории или в определенной фиксированной структуре. Несомненно, вопросы структуры имеют большое значение в нервной функции — мы этого и не собираемся отрицать. Но, несомненно также и то, что благодаря наглядности и простой схематичности этого принципа (особенно если учесть достижения нейрогистологии) из поля зрения нейрофизиологов надолго ушли факты, подчеркивающие специфически-функциональный принцип в координации отдельных моментов нервной деятельности.

Конечно, и структурный и функциональный принципы исторически очень тесно связаны между собой, и, как показывают наши исследования, удельный вес каждого из них значительно меняется в зависимости от стадии онтогенетического развития.

Отсутствие функциональной интерпретации нервной деятельности делало выводы экспериментов схематическими, бледными и лишенными того многообразия, которым располагает действительная нервная функция.

Наша советская физиология в лице акад. Л. А. Орбели (онтогенез нервной функции) и акад. А. А. Ухтомского (теория лабильности нервного процесса) уже близко подходит к этим проблемам, и надо думать, что упомянутые выше кардинальные проблемы нейрофизиологии найдут у нас признание. В области патофизиологических проблем лаборатория проф. А. Д. Сперанского давно уже вступила на путь, который совершенно порывает с анатомическим принципом и ведет в область функционально-специфических корреляций. Все чаще и чаще приходится встречаться с высказываниями, которые стремятся ограничить господство анатомического принципа в нейрофизиологии.



Ячейка человеческого мозга (видна связь между нейронами) (увеличение 1000 раз)

Именно этим господством принципа можно объяснить тот переворот в наших воззрениях, который произвели эксперименты П. Вейса. Они застали физиолога в полном смысле этого слова врасплох, и он не мог найти в арсенале своих достижений ничего, что могло бы хоть немного ослабить этот удар.

Наоборот, исследования П. Вейса до сих пор встречаются в среде физиологов гробовое молчание, несмотря на то, что установки старой нейрофизиологии должны быть коренным образом изменены. Вместо того чтобы немедленно взять за исправление фундамента, давшего катастрофическую трещину, нейрофизиологи продолжают беспечно украшать верхние этажи этого несовершенного здания.

Надо признать, что нервная система осуществляет свою интегративную деятельность не только по структурным, но еще и по специфически-функциональным принципам, которые у формирующейся нервной системы имеют превалирующее значение. Этим и обуславливается то динамическое единство специфичности и целостности, с которыми мы встречаемся при изучении нервной деятельности у взрослого животного.

В наших дальнейших исследованиях мы продолжаем исходить из этих основных установок, которые уже дали нам богатый материал к построению динамической теории нервной деятельности.