

Высшее профессиональное образование
БАКАЛАВРИАТ

В. В. ШУЛЬГОВСКИЙ

ФИЗИОЛОГИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Учебник

*Рекомендовано
Учебно-методическим объединением
по классическому университетскому образованию
в качестве учебника для студентов высших учебных заведений,
обучающихся по направлению «Биология»*

3-е издание, переработанное



Москва
Издательский центр «Академия»
2014

УДК 612:577.25(075.8)

ББК 28.073я73

Ш957

Рецензенты:

акад. РАН, проф. *К. В. Судаков* (зав. кафедрой нормальной физиологии Московской медицинской академии им. И. М. Сеченова);
проф. *А. А. Каменский* (зав. кафедрой физиологии человека и животных биологического факультета Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова)

Шульговский В. В.

Ш957 **Физиология высшей нервной деятельности : учебник для студ. учреждений высш. проф. образования / В. В. Шульговский. — 3-е изд., перераб. — М. : Издательский центр «Академия», 2014. — 384 с. — (Сер. Бакалавриат).**

ISBN 978-5-4468-0356-9

Учебник создан в соответствии с Федеральным государственным образовательным стандартом по направлению подготовки «Биология» (квалификация «бакалавр»).

Приведены классические и современные сведения по проблемам обучения и памяти, изложены данные о современном состоянии физиологии головного мозга. Отражены такие вопросы, как роль мотиваций в формировании поведения, типы высшей нервной деятельности, проблема асимметрии полушарий головного мозга человека, участие генома в процессах обучения и памяти и ряд других. Учебник выходил под названием «Физиология высшей нервной деятельности с основами нейробиологии» (2-е издание — 2008 г.).

Для студентов учреждений высшего профессионального образования.

УДК 612:577.25(075.8)

ББК 28.073я73

Учебное издание

Шульговский Валерий Викторович

Физиология высшей нервной деятельности

Учебник

Редактор *Т. А. Рыкова*. Технический редактор *О. С. Александрова*
Компьютерная верстка: *Г. Ю. Никитина*. Корректор *Г. Н. Петрова*

Изд. № 103116925. Подписано в печать 27.09.2013. Формат 60 × 90/16. Гарнитура «Ньютон». Печать офсетная. Бумага офс. № 1. Усл. печ. л. 24,0. Тираж 1 000 экз. Заказ №

ООО «Издательский центр «Академия». www.academia-moscow.ru

129085, Москва, пр-т Мира, 101 В, стр. 1. Тел./факс: (495)648-0507, 616-0029.

Санитарно-эпидемиологическое заключение № РОСС RU. АЕ51. Н 16476 от 05.04.2013.

Отпечатано в ОАО «Саратовский полиграфический комбинат». www.sarpk.ru
410004, г. Саратов, ул. Чернышевского, 59.

*Оригинал-макет данного издания является собственностью
Издательского центра «Академия», и его воспроизведение любым способом
без согласия правообладателя запрещается*

© Шульговский В. В., 2014

© Образовательно-издательский центр «Академия», 2014

© Оформление. Издательский центр «Академия», 2014

ISBN 978-5-4468-0356-9

ПРЕДИСЛОВИЕ

Светлой памяти Леонида Георгиевича Воронина

В учебник вошли современные данные по физиологии высшей нервной деятельности, которые существенно дополнили факты, открытые И. П. Павловым.

Известно, что И. П. Павлов в 1903 г. на Мадридском международном конгрессе прочитал доклад, в котором содержался план развития новейшего для того времени раздела физиологии головного мозга — физиологии коры больших полушарий головного мозга (по И. П. Павлову). Ученый сформулировал основные проблемы исследований в этой области и написал в своей книге «Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных» следующее: «Деятельность высшего отдела нервной системы представлялась нам в виде двух основных нервных механизмов: во-первых, в виде *механизма временной связи* (курсив мой. — *Авт.*), как бы временного замыкания проводниковых цепей между явлениями внешнего мира и реакциями на них организма, и, во-вторых, — *механизма анализаторов* (курсив мой. — *Авт.*)» (Павлов И. П. Полн. собр. соч. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. — Т. III. — Кн. 1. — С. 116).

В настоящем учебнике дана картина развития нейробиологии XX столетия, изложена история развития физиологии высшей нервной деятельности. В книге нашли отражение успехи современной молекулярной нейробиологии, этологии, нейрогенетики. При описании физиологии сна и измененных состояний психики наряду с современными представлениями приведены также воззрения И. П. Павлова и его учеников. Читатель может сравнить концепции того времени и настоящее состояние этих разделов знания.

В новом издании учебника уточнены некоторые определения. Объем книги сокращен за счет удаления некоторого количества таблиц и графиков. Все это позволило сделать учебник более компактным ориентировать его на бакалавров. Небольшие изменения внесены и в ряд глав учебника. Однако в целом в книге сохранена прежняя логика изложения учебного материала.

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время на Земле обитают тысячи видов животных. Все многоклеточные животные имеют более или менее сложную нервную систему, при участии которой они приспосабливаются к условиям существования. Приведем два примера. Один пример — примитивное многоклеточное животное — пресноводная гидра, обычный обитатель пресноводных водоемов, размером от 1 до 3 мм. Мешкообразное тело гидры базальным концом прикреплено к субстрату, а на другом его конце находится отверстие, окаймленное щупальцами: ими животное непрерывно «ощупывает» окружающее пространство. Если гидру поместить близко к краю так, что в своих поисковых движениях она будет периодически ощупывать воздух, то движения в сторону суши будут постепенно сокращаться и наконец полностью исчезнут (рис. В.1); наступит *привыкание*. Другой пример — асцидии, которые ведут сидячий образ жизни, прикрепившись основанием к каменистому дну моря. Эти животные в личиночной стадии имеют хорду, но у взрослых форм она утрачивается, и асцидии переходят к неподвижному существованию фильтраторов. На рис. В.2 изображена установка для изучения поведения асцидии. Безусловным сигналом была капля воды, которая падала на поверхность аквариума, в ответ животное закрывало сифон. Условным сигналом служил электрический звонок, укрепленный на столе. Звонок включали на 5 с, и в самом конце этого интервала падала капля воды. Через 20—30 таких сочетаний лишь включение звонка вызывало у асцидии защитный рефлекс сжимания сифона. Однако подобная реакция возникала у нее не только на звонок, но и на легкое постукивание по столу. Другими словами, образовался примитивный условный рефлекс в виде повышения возбудимости животного. Такой тип обучения получил название *суммационного рефлекса*.

На рис. В.3 показана схема «древа жизни». Линией *АВ* отмечена водная поверхность: все живые организмы ниже этой линии развиваются в воде, те, что выше, — на суше. В самой нижней части схемы находятся очень простые организмы — бактерии, грибы и пр. Затем образуются две мощные филы: одна ведет к типу членистоногих, другая — к позвоночным животным. У животных обеих фил

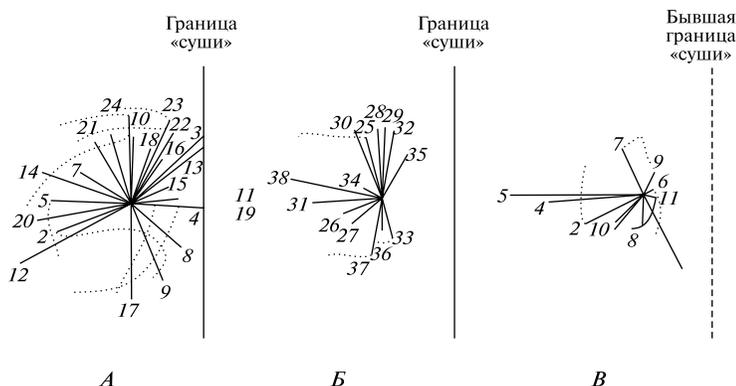


Рис. В.1. Изменение направлений поисковых движений пресноводной гидры (*Hydra vulgaris*):

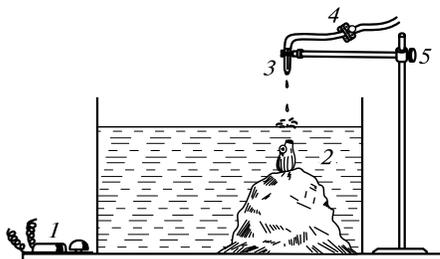
A — вытягивание щупальцев в течение первых 67 мин после прикрепления на расстоянии 5 мм от края водоема; *B* — то же, в течение следующих 93 мин; *B* — то же, в течение 77 мин после отдаления границы между водой и «сушей» до 20 мм. Учитывались длина и продолжительность вытягивания. Пунктиром отмечены отклонения от первоначального направления вытягивания. Цифрами обозначено количество вытягиваний щупальцев в каждом направлении

развивается нервная система. С ее появлением реакции организмов на внешние воздействия становятся сложными и даже складываются в целостные поведенческие акты. По мере нарастания количества нейронов в нервной системе поведение животных все более усложняется.

Прогрессивное направление развития животных на Земле характеризуется увеличением массы их головного мозга. Эта закономерность хорошо видна по индексу цефализации — отношению массы головного мозга к массе тела. Человек имеет самый высокий индекс цефализации, затем следует дельфин и только на третьем месте находится ближайший «родственник» человека — шимпанзе (табл. В.1). Возможно, приведенная схема не совсем соответствует реальной эволюции этих животных. Например, известно, что предки современных дельфинов, не выдержав конкуренции на суше,

Рис. В.2. Выработка условных рефлексов у асцидии:

1 — звонок; 2 — асцидия; 3 — капельница; 4 — зажим; 5 — винт для закрепления капельницы на разной высоте



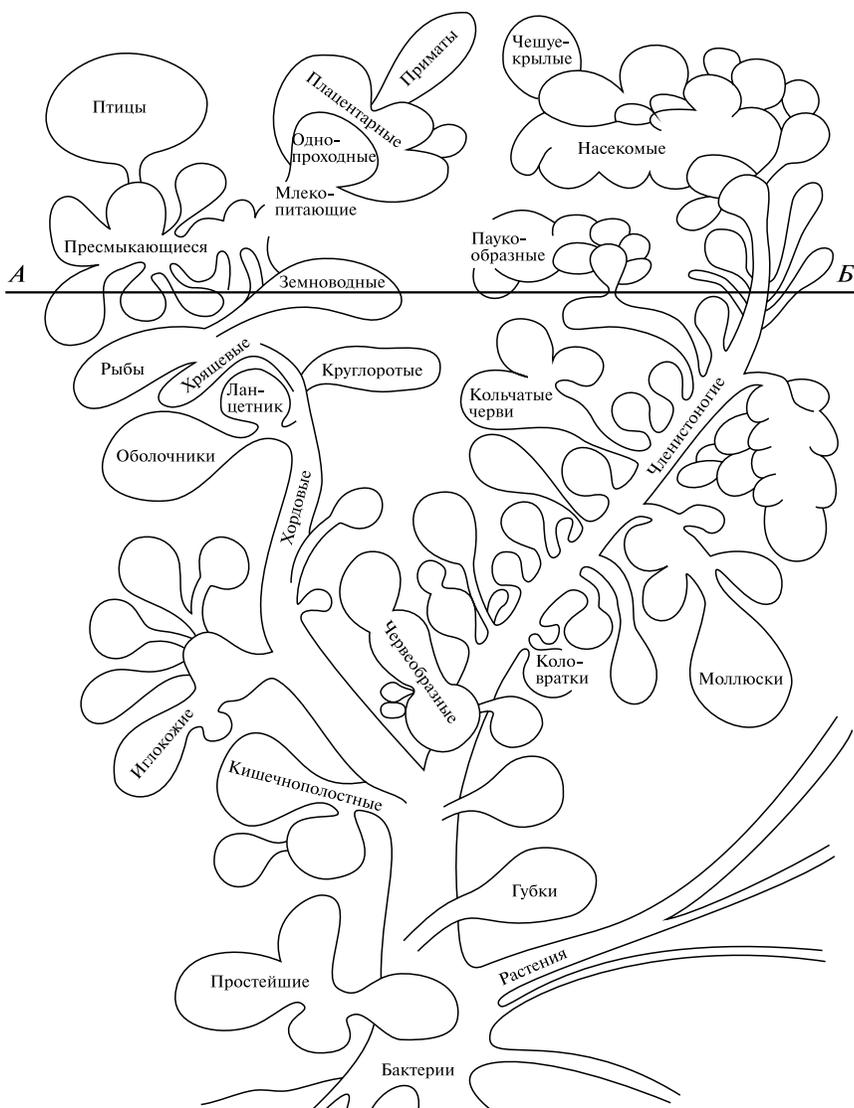


Рис. В.3. «Древо жизни» современных животных. Линия АБ разделяет водных и наземных животных

ушли в океан вторично. Мозг дельфинов по своей конструкции, которую можно объективно оценить по характеру образования борозд и извилин (герификации коры больших полушарий), ближе всего соответствует мозгу хищных, копытных и подобных им животных.

Таблица В.1. **Индексы цефализации для 21 вида млекопитающих**
(по Дж.Расселу, 1979)

1. Человек	0,89	12. Собака	0,14
2. Дельфин афалина	0,64	13. Белка	0,13
3. Шимпанзе	0,30	14. Дикая свинья	0,12
4. Беличья обезьяна	0,28	15. Кошка	0,12
5. Макака-резус	0,25	16. Лошадь	0,10
6. Слон	0,22	17. Овца	0,10
7. Кит	0,21	18. Вол	0,06
8. Мармозетка	0,21	19. Мышь	0,06
9. Лиса	0,19	20. Крыса	0,05
10. Морж	0,15	21. Кролик	0,05
11. Верблюд	0,14		

Несмотря на то что индекс цефализации является довольно грубой оценкой уровня развитости головного мозга, он все же дает некоторый ориентир в оценке сложности поведения животных с разной массой головного мозга. Общая тенденция состоит в том, что чем больше масса головного мозга, тем более сложным поведением обладает данный вид животного. На рис. В.4 показаны полигоны «масса мозга — масса тела». Так, полигон, соответствующий птицам, совпадает в своей нижней части с полигоном для млекопитающих и даже частично перекрывается полигоном для отряда приматов. Действительно, по способности решать логические задачи некоторые птицы, например из семейства врановых, не уступают по некоторым показателям низшим обезьянам. Полигон, соответствующий хрящевым рыбам, также перекрывается полигоном млекопитающих, тогда как полигон костистых рыб находится заметно ниже. Это противоречит мнению зоологов о примитивности хрящевых рыб по сравнению с костистыми, сменившими их в эволюции. С точки зрения нейробиолога, хрящевые рыбы, несмотря на достаточную примитивность их строения (отсутствие костного скелета, плавательного пузыря и некоторые другие примитивы, с точки зрения зоолога), выигрывают битву за существование благодаря массе своего головного мозга.

Следует обратить внимание еще на некоторые обстоятельства. Первое из них — генетика формирования нейронов. Несмотря на большое разнообразие форм нейронов у позвоночных и беспозво-

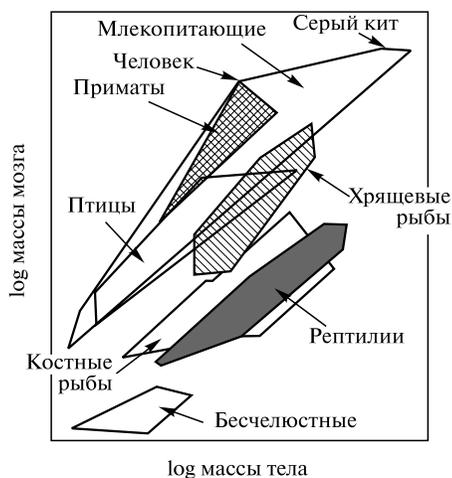


Рис. В.4. Полигоны «масса мозга — масса тела» у животных разных классов

ночных животных, гены, определяющие их развитие из стволовых клеток примитивного эпителия, одинаковы в обеих филах (см. рис. В.3). Это может свидетельствовать только об одном: сложность строения головного мозга определяется исключительной сложностью конструкции нейронной сети. Совершенно очевидно, что количество нейронов при известных условиях должно «переходить в качество», т.е. обеспечивать новые, более высокоорганизованные формы поведения.

В двух филах, о которых говорилось ранее, формирование мозга также идет разными путями. В филе, ведущей к членистоногим, нервная система формируется по типу ганглиев. В типе членистоногих образуется внешний скелет (экзоскелет), что, по-видимому, накладывает ограничения на размеры головного мозга. У хордовых животных развивается трубчатая нервная система, передний конец которой преобразуется в головной мозг. В данной группе животных развивается внутренний скелет (эндоскелет), который не ограничивает жестко размеры животного, в том числе размеры его головного мозга. Именно в этой филе, в ее высшей точке, появляется отряд приматов, в котором и формируется человек с головным мозгом чрезвычайно больших размеров.

Из сказанного можно сделать важный вывод: с приобретением и развитием нервной системы животные обладают все более сложным поведением. Другими словами, животные приобретают чрезвычайно пластичный и оперативный инструмент приспособления к условиям обитания. Примитивные животные осуществляют приспособление за счет «сверхпроизводства» потомства. Многие из них погибают, но некоторые выживают и снова дают многочисленное потомство. К та-

ким животным принадлежат практически все беспозвоночные, а из позвоночных — например, рыбы. Животные с достаточно сложным поведением приносят немногочисленное потомство и воспитывают его, обучают выживать в условиях среды. Цель данного курса и состоит в том, чтобы описать механизмы высшей нервной деятельности (поведения), которые позволяют успешно справляться с этой великой задачей.

Какие достижения в нейробиологии составили основу современных представлений о механизмах поведения? На первое место можно поставить исследования строения и деятельности отдельного нейрона, его взаимодействия с другой клеткой головного мозга — глиальной клеткой. К началу XX столетия полностью утвердилась нейронная доктрина строения нервной ткани. Выдающаяся роль в формировании данной доктрины принадлежит итальянцу К. Гольджи и испанцу С. Рамону-Кахало. Первый изобрел метод окраски нейронов серебрением, а второй подвел итог многочисленным исследованиям, которые бесповоротно утвердили *нейронную доктрину*.

В XX в. завершилось формирование представлений о деятельности нейрона. Окончательно была определена роль поверхностной мембраны нейрона в процессах его возбуждения и проведения этого возбуждения в виде потенциала действия к другим клеткам — другим нейронам, мышечным и железистым клеткам. Сложилось достаточно полное понимание процессов возбуждения и торможения применительно к нейрону. Еще в конце XIX в. физиологи считали, что торможение — это отсутствие возбуждения. Торможение в нервной системе даже называли «дренажем возбуждения». И. М. Сеченов в 1863 г. впервые показал, что торможение в нервной системе может быть *самостоятельным (активным) процессом*. Однако только в XX в. исследования физиологов поставили точку в данном вопросе.

В начале XX в. Ю. Бернштейн формулирует представление о *полупроницаемой мембране*, но неправильно понимает роль ионов (в частности, иона калия) в процессах возбуждения. А. Ходжкин и А. Хаксли (1952) подводят итог исследованиям механизмов возбуждения. С их именами связана «натриевая» гипотеза возбуждения, которая послужила основой многочисленных исследований строения и физиологии биологических мембран. Стали очевидными удивительное единообразие строения биологических мембран (даже заговорили о «мембранной биологии») и чрезвычайная важность их в жизнедеятельности не только нейронов, но и всех живых клеток.

Ч. Шеррингтон, обозначив место контакта между аксоном нейрона и другой клеткой как *синапс* (контакт), открыл тем самым новую главу в нейробиологии. Другим основополагающим открытием было убедительное обоснование Отто Леви *химической природы синаптической передачи* (20-е годы XX в.). До него существовали лишь косвенные свидетельства химической передачи между нейроном

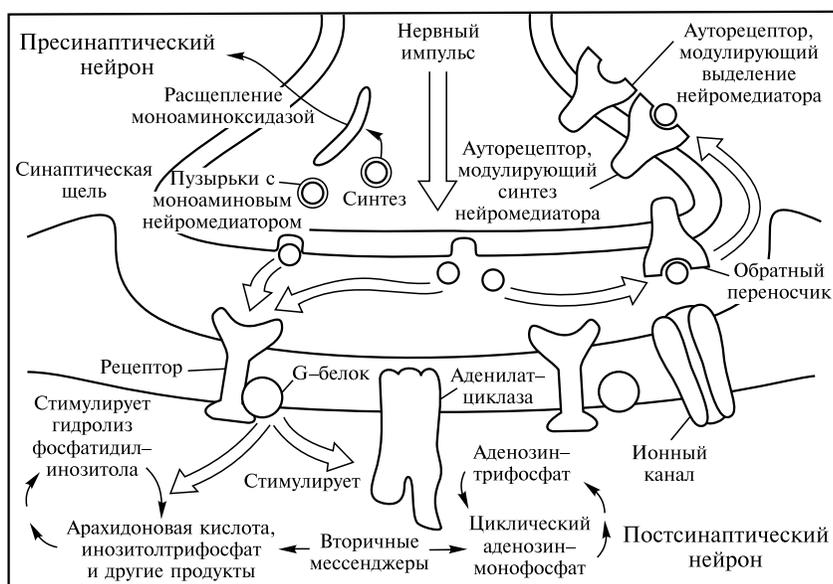


Рис. В.5. Схема синапса

Показаны возможные молекулярные события в синапсе, постсинаптической клетке и синаптической щели

и другими клетками. Например, А. Ф. Самойлов, измерив Q_{10}^1 , предположил, что синаптическое проведение связано с химической реакцией, так как Q_{10} приблизительно был равен 3. Леви не только описал сам процесс передачи возбуждения от окончания вегетативного нейрона на сердечную мышцу, но и открыл вещество-посредник, выделяющийся в синаптическую щель, — *медиатор*, в данном случае *ацетилхолин*, и фермент *ацетилхолинэстеразу*, который быстро разрушает использованный медиатор. Таким образом, впервые была представлена вся последовательность возможных реакций перехода возбуждения с нервного волокна на мышцу. На рис. В.5 показана значительно упрощенная схема синапса.

Современные исследования структуры синапса сделали очевидной его важность для передачи возбуждения от нейрона к другим клеткам, а также для процессов, определяющих обучение, память и другие явления психики. В этом особую роль сыграли представления американского теоретика Д. Хебба, получившие в научном мире название «синапс Хебба». По сути, Хебб переформулировал применительно к синапсу понятие временной связи, разработанное в школе

¹ Q_{10} — коэффициент ускорения реакции при повышении температуры на 10°C . Для химической реакции $Q_{10} \approx 3$, а для физического процесса $Q_{10} \approx 1$. Для проведения через нервно-мышечный синапс $Q_{10} \approx 3$.

И. П. Павлова. В соответствии с концепцией Хебба (рис. В.6) на нейроне есть два типа синапсов: одни настолько мощные (R), что всегда возбуждают данный нейрон, другие слабые (S), исходно не способные его возбудить. Однако если возбуждение нейрона через эти синапсы совпадает по времени, то это «усиливает» проведение через «слабый» синапс и, как следствие, при достаточном количестве сочетаний сигналов, приходящих к данному нейрону по S - и R -синапсам, для возбуждения нейрона достаточно активации только S -входа. В павловской школе такой процесс называют *замыканием временной связи*. Идея была сформулирована Д. Хеббом в 50-х годах XX столетия и стимулировала поиск клеточных механизмов обучения и памяти. Эти поиски привели к открытию явления потенциации в нейронных цепях гиппокампа позвоночных (см. гл. 6), а позже и в нервных системах других животных. Вообще нужно отметить, что успехи нейробиологии в понимании механизмов высшей нервной деятельности в значительной степени обязаны исследованиям на простых аналогах нервных систем, таких, как прижизненные срезы (слайсы) гиппокампа, мозжечка и некоторых других структур головного мозга, а также нервные системы моллюсков, насекомых и других беспозвоночных животных. Основанием для такого рода исследований служат единые генетические программы, обуславливающие формирование нейронов, а следовательно, и их свойства. Исследования простых нервных систем рассмотрены в гл. 6.

И. П. Павлов очень интересовался генетикой высшей нервной деятельности. В г. Колтуши, «столице условных рефлексов», впервые было построено здание лаборатории генетики высшей нервной деятельности и перед ним установлен бюст основоположника классической генетики Грегора Менделя. Для И. П. Павлова была очевидна наследуемость характеристик нервных процессов, лежащих в основе высшей нервной деятельности, — так называемые типы высшей нервной деятельности (подробнее см. в гл. 9). Однако нужно признать, что в те годы успехи в анализе генетики типов высшей нервной деятельности были очень скромными ввиду крайней сложности генетических исследований этого феномена на собаках в лабораторных условиях. Сейчас это легко объяснить тем, что наследование такого сложного фенотипического признака осуществляется огромным числом генов (*полигения*) и каждый из них влияет на большое

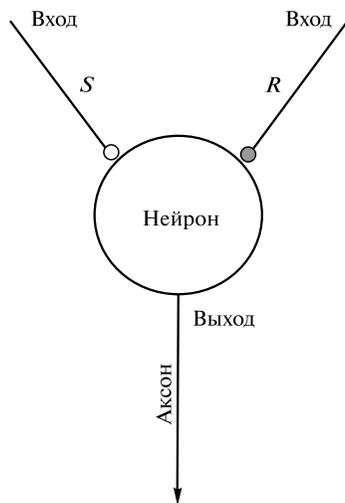


Рис. В.6. Синапс Д. Хебба

число признаков (*плейотропия*). Геном принимает непосредственное участие не только в наследовании определенных признаков поведения, но и в процессах обучения и памяти (см. гл. 6).

Весь XIX и начало XX в. были посвящены описанию и изучению рефлексов, которые И. П. Павлов обозначил как *безусловные*. Они формируются в нервной системе в процессе ее развития. Другими словами, эти рефлексы генетически обусловлены. В данной области были сделаны выдающиеся открытия. Назовем двух ученых, которым удалось обобщить результаты, полученные трудами многих исследователей. Это Ч. Шеррингтон и Р. Магнус. Ч. Шеррингтону принадлежит *описание основных рефлексов и нервных процессов спинного мозга* — иррадиации, суммации, общего конечного пути и др. Р. Магнус подробно описал *рефлексы мозгового ствола*, связанные с установкой тела, головы и туловища в пространстве, в поле земного притяжения. Исследования Магнуса послужили фундаментом современной авиационной и космической физиологии.

Работы Шеррингтона и Магнуса сыграли двоякую роль в понимании процессов высшей нервной деятельности. Во-первых, понятие рефлекса, имевшее уже многовековую историю (см. гл. 1), наполнилось новым физиологическим смыслом. Выяснилось, что рефлексы могут быть достаточно сложными, вовлекающими при своем осуществлении целые системы органов. Примеры таких рефлексов — ходьба, установка головы, глаз и туловища в пространстве. Было показано, что рефлекторный принцип лежит в основе всех процессов в организме, связанных с поддержанием жизнедеятельности (дыхания, кровообращения, пищеварения и др.), двигательной активностью, процессами восприятия и т. д. Во-вторых, при исследовании отдельных рефлексов были выработаны такие понятия, как рефлекторная дуга, рецептивное поле, порог и ряд других. Физиологи, стремясь изучить механизмы разнообразных рефлексов, сформулировали некоторые положения, например возбуждение и торможение, иррадиация, суммация и пр. Другими словами, возникли представления о *нервных процессах и их взаимодействии* при осуществлении того или иного рефлекса. Эти понятия, как известно, стали широко применяться в павловской школе для описания условных рефлексов.

Нейрофизиология XX столетия сделала выдающиеся успехи в изучении функционирования отдельных структур и систем головного мозга. Перечислим только самые важные, к которым будем неоднократно возвращаться. Мнение И. П. Павлова о решающей роли коры больших полушарий в высшей нервной деятельности полностью оправдалось. Например, нейропсихология собрала огромный клинический материал по исследованию нарушений психических функций (речи, восприятия, регуляции мнестических и интеллектуальных действий и др.) вследствие поражения коры больших полушарий головного мозга человека. В начале XX в. И. П. Павлов в соответствии

с известными в то время фактами рассматривал кору больших полушарий как гигантскую станцию («телефонная станция») для образования многообразных временных (условных) связей между корковыми ядрами отдельных анализаторов. Современные исследования коры больших полушарий головного мозга оставляют все меньше «молчащих» ассоциативных областей; они заполняются проекционными зонами. В качестве примера приведем структуру зрительной системы: в ней насчитывают уже более 30 каналов, которые заканчиваются корковыми проекционными зонами. Эти зоны занимают области стыка между затылочными, т. е. «классическими» зрительными полями (17, 18, 19), теменными и височными областями коры (см. гл. 14).

Исследования тех структур головного мозга, которые во времена И. П. Павлова обозначались как «подкорка», в наши дни наполнились ясным смыслом. Например, в конце XIX — первой трети XX в. ничего не было известно о функциях ретикулярной формации мозгового ствола, гиппокампа, миндалина и других структур, которые сейчас объединяют в *лимбическую систему головного мозга*. Исследования функции этих мозговых структур позволили расшифровать ряд процессов высшей нервной деятельности. Например, во времена И. П. Павлова нейрофизиологический механизм пищевых условных рефлексов практически полностью связывали только с пищевым возбуждением. Сейчас очевидно, что к нему причастны определенные ядра гипоталамуса (этот вопрос специально разобран в гл. 5 и 8), кроме того, известны медиаторы и нейропептиды, с помощью которых этот механизм функционирует. Накопление знаний в данной области способствует все более глубокому проникновению в нейробиологические процессы высшей нервной деятельности.

К важнейшим направлениям физиологии высшей нервной деятельности относится *физиология второй сигнальной системы*, исследование которой было начато в лаборатории И. П. Павлова. В наши дни совершенно ясно, что ключевую роль в работе второй сигнальной системы играет *асимметрия полушарий* головного мозга человека. На это указывает открытие в левом полушарии у правшей моторного и сенсорного центров речи, сделанное в XIX столетии П. Брока и К. Вернике. Возникновение человеческого языка имеет, по видимому, биологические корни. Высокоразвитые «языки» есть у беспозвоночных (перепончатокрылых), млекопитающих (например, у китообразных, высших обезьян) и других животных. Шимпанзе можно научить языку глухонемых или другим способам сигнализации. Но все это не идет ни в какое сравнение с языком человека (подробно речевая функция рассмотрена в гл. 17). Конструкция мозга человека уникальна за счет *асимметрии полушарий* головного мозга. Асимметрия делает возможным своеобразное «удвоение» копии окружающего мира: левое полушарие создает логическую копию событий внешнего мира, а правое — образную. Вторым свойством

языка является *овладение памятью*, не только текущей, но и исторической (памятью о прошлом). Именно благодаря этому появилась наша цивилизация, которая продолжает стремительно накапливать знания. Нужно заметить, что появление языка — уникальное явление в естественной истории Земли.

Одним из важнейших отличий языка человека от «языка» животных является то, что человек создал его *внешние знаки* (алфавит, систему счисления и пр.). Благодаря им пользование языком у человека иное, чем у животных. Человек невероятно развил знаковые обозначения языка. Они начинают играть двоякую роль, прежде всего с опорой на них может разворачиваться сама *психическая функция*. Л. С. Выготский называл это свойство *экстракортикальной локализацией* психических функций в коре головного мозга человека (1999). Внешний знак — это способ передачи и накопления человеком гигантской информации (историческая память).

Благодаря второй сигнальной системе у человека формируется *праксис* (целенаправленные действия). Ярким примером сохранения всего объема двигательной функции при полной потере праксиса являются больные с поражениями лобных областей головного мозга. Нужно упомянуть, что некоторые свойства таких нарушений демонстрируют и животные (кошки, собаки) при разрушении лобных областей мозга. Исследования становления языковой функции в онтогенезе показывают ее роль в формировании произвольных действий человека. Л. С. Выготский в своей известной дискуссии с Ж. Пиаже выделяет в процессе развития ребенка речь эгоцентрическую, шепотную и, наконец, интаризацию — возникновение *внутренней речи*. Под влиянием внутренней речи меняется поведение ребенка от условно-рефлекторного к так называемому произвольному.

Нейронауки в своем развитии сейчас подошли к возможности обсудить проблему *сознания* в ряду других нейробиологических проблем. Трудности проблемы сознания связаны прежде всего с решением вопроса: есть ли биологические предтечи этой функции? Например, П. В. Симонов полагает, что «...сознание определяется как знание, которое с помощью слов, математических символов и обобщающих художественных произведений может быть передано, может стать достоянием других членов общества. Сознание — это знание вместе с кем-то (сравните: со-чувствование, со-переживание, сотрудничество и т. п.). Осознать — значит приобрести потенциальную возможность сообщить, передать свое знание другому, в том числе другим поколениям в виде памятников культуры...» (2001). Другими словами, сознанием обладает только человек — единственное существо на Земле, владеющее языком. Вместе с тем довольно сложный семантический анализ может проходить без участия сознания. Например, анализ информации, направленной только в правое полушарие, не вербализуется; субъект не в состоянии что-либо произнести, и для внешнего наблюдателя это может означать, что знание

не осознается субъектом. Однако тот же человек на предъявленное в правое полушарие изображение предмета может его выбрать левой рукой (см. гл. 13). Это безусловно свидетельствует о том, что семантический анализ не требует сознания в вышеуказанном смысле этого слова (т. е. вербализации). Известно также, что ассоциативное (павловское) обучение может происходить помимо сознания субъекта. В качестве другого примера приведем феномен «слепозрячих» больных (см. гл. 14). Это люди, получившие обширные травмы области корковой проекции зрения. Сами они характеризуют себя как «слепые», но могут скопировать рисунок, хотя не способны понять, что нарисовано. Высказывается гипотеза, что для восприятия как психического феномена необходим синтез сенсорной информации со следами памяти. Сопоставление сенсорной и несенсорной информации обеспечивается механизмом возврата возбуждения из подкорковых центров эмоций и мотиваций и некоторых отделов коры, включая ассоциативные зоны, в область первичной проекции зрительного анализатора. В случае «слепозрячих» из-за отсутствия зоны первичной проекции в результате травмы мозга такое наложение становится невозможным и осознания зрительного образа в виде психического акта зрительного восприятия не происходит.

Сознание и другие психические феномены являются самым высоким уровнем деятельности мозга, но у биологов не должно быть сомнений в том, что в их основе лежат *нейробиологические процессы мозга*. Проблема состоит в детальном объяснении, как в этих случаях работает мозг. Возможно, в XXI столетии решение проблемы нейробиологии сознания станет самым важным открытием третьего тысячелетия. Вероятно, мы заблуждаемся, считая, что нейроны и синапсы — анатомические единицы сознания. Скорее всего, оно является результатом кооперативной деятельности ряда мозговых систем, а для человека — и речевого полушария (подробнее данная проблема обсуждается в гл. 8, 10, 11, 12, 14, 17).

Изучение коммуникации высших млекопитающих животных дает нам доказательства, что они обладают психическими переживаниями и сознательно общаются друг с другом. Многие животные (кошки, собаки и др.) реагируют на зеркало, как будто они видят других особей своего вида. С другой стороны, шимпанзе и орангутаны могут узнавать в зеркале себя. Молодые шимпанзе, рожденные на воле, пользовались зеркалом, чтобы чистить те части своего тела, которые другим путем видеть невозможно. Все это может свидетельствовать о том, что у высших антропоидов есть определенные элементы сознания.

Вместе с тем сознание — трудный объект для научных исследований, потому что его чрезвычайно трудно определить. Мы не можем подобрать в той или иной степени подходящее научное определение сознания, а само сознание не просто наблюдать. Сознание субъективно, поэтому полно мистики. Можно думать, что сознание явля-

ется внутренним качественным субъективным состоянием, обычно присущим человеку и высшим млекопитающим. Сейчас неизвестно, насколько далеко по филогенетической шкале простирается это свойство, и до сих пор нет адекватного научного определения свойства сознания, которое позволит избежать ошибок, например, при ответе на вопросы: «Есть ли сознание у улитки?» и «Какова эволюционная функция сознания?» Для иллюстрации того, что может представлять собой сознание, приведем аналогию из молекулярной физики. Температура газа есть мода распределения скоростей молекул газа в данном объеме. Следовательно, это статистическая функция, и ее нельзя приписать одной молекуле или малой группе молекул. Молекул должно быть много, чтобы эта величина имела устойчивое (в статистическом смысле слова) значение. Будущим исследователям необходимо показать, что *сознание есть не что иное, как активность нейронов*. И ничто другое.

В начале XX в. И. П. Павлов определил *предметом физиологии высшей нервной деятельности исследование высших (психических) форм деятельности мозга*. Клеточкой, единицей этой деятельности, был назван *условный рефлекс*: в нем отражается весь сложный мир процессов высшей нервной деятельности.

Размышляя на эту тему, профессор Л. Г. Воронин (1975) предложил выделять *филогенетические уровни высшей нервной деятельности*: до-условно-рефлекторные рефлексы (суммационный рефлекс и другие формы изменения возбудимости нервной системы), нестойкий условный рефлекс (начиная с круглых червей), стойкий условный рефлекс (начиная с кольчатых червей), сложные формы условно-рефлекторной деятельности, такие, например, как цепные условные рефлексы, перенос, рефлексы n -го порядка и многие другие, и, наконец, абстрактно-логические условные связи, определяющие абстрактно-логические функции мозга высших млекопитающих, прежде всего человека. Таким образом, в работах Л. Г. Воронина и его сотрудников было показано, что психогенез зарождается уже у животных с весьма простой нервной системой (см. гл. 4).

Профессор Л. В. Крушинский (1977) выделил еще один не условно-рефлекторный тип высшей нервной деятельности — *рассудочную деятельность*, которую, по мысли автора, следует считать биологической предтечей интеллекта. Такая форма высшей нервной деятельности есть только у высших млекопитающих и представителей некоторых семейств птиц (см. гл. 7).

Глава 1

КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЯ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ И ЧЕЛОВЕКА

Античная наука и ее попытки понять место человека в Природе. Идея рефлекса у Р. Декарта. Закон Белла—Мажанди. «Рефлексы головного мозга» И. М. Сеченова. Московская и петербургская физиологические школы. Возникновение и развитие физиологии высшей нервной деятельности в России. Научная деятельность И. П. Павлова

Античная наука о Природе породила многочисленные попытки проникнуть в сущность мыслительной деятельности человека. Под влиянием повседневных наблюдений, под впечатлением, например, картин смерти, когда с последним вздохом от человека отлетает сознание и он превращается в бесчувственный, неподвижный труп, в умах древних мыслителей складывалось понятие *психического* (от греч. *psychos* — душа). Однако надо признать, что древние греки еще не вкладывали в него религиозно-мистического содержания, это произошло позднее, в эпоху Средневековья.

Два великих мыслителя IV в. до н.э. Платон и Аристотель были родоначальниками европейского идеализма и на протяжении многих веков оказывали глубокое влияние на философскую мысль человечества. В философии Аристотеля хотя и содержались некоторые постулаты идеализма (прежде всего постулат о том, что двигателем всех земных существ является высшая бестелесная форма), его учение имело некоторые черты биологического направления, другими словами, в нем доминировали материалистические тенденции. Аристотель учил, что душа состоит из трех частей. Растительная часть регулирует питание, рост, размножение. Животная часть ведаёт простой чувствительностью, подвижностью, эмоциями. Наконец, человеческая часть осуществляет мышление, т.е. умственную деятельность. Душа, согласно Аристотелю, — это целесообразно работающая органическая система. «Если бы глаз был живым существом, душою его было бы зрение», — писал Аристотель (цит. по М. Г. Ярошевскому, 1985). С Аристотелем связывают также первую попытку определить физиологический механизм ассоциаций. Он полагал, что душа обладает способностью посредством «общего чувствилища» восстанавливать в органах чувств следы прежних впечатлений, которые производились внешними объектами. С именем Аристотеля связано

описание некоторых феноменов психики. Например, он описал последовательные образы, явления сенсорной адаптации, некоторые иллюзии восприятия и вместе с тем отвергал представление о том, что органом психики является мозг. Аристотель исходил из установленного факта, что поверхность мозга не обладает чувствительностью¹.

Римский врач К. Гален (II в. н. э.) высказал догадку, что душевная деятельность осуществляется головным мозгом и собственно является его функцией. Имеются сведения, что опыты ставились на живых людях (на гладиаторах и приговоренных к смерти преступниках), которым, например, механическим путем раздражали обнаженный мозг. Органами души Гален считал мозг, сердце и печень. Каждому из них приписывалась одна из психических функций, предложенных еще Платоном: печень — носитель вожделений, сердце — гнева, мозг — разума. Гален указывал, что в головном мозге есть центры глотания, жевания, мимики. Другой выдающийся врач древности Гиппократ предложил теорию темпераментов человека, которая дошла до наших дней (см. гл. 9). Нужно отметить, что развитие психофизиологических представлений в античном мире приостановилось на уровне системы представлений Галена. Только спустя примерно полторы тысячи лет научное знание о строении и функциях организма получило свое дальнейшее развитие.

Наряду с этими догадками начинают складываться и религиозно-мистические представления о деятельности психики человека — духовное противопоставляется телесному. Таковы, например, «бессмертная душа» Дальгона или «энтелехия» позднего Аристотеля. С усилением религиозных влияний подобные взгляды получают все более широкое распространение. Душа отделяется от тела, и «душевное» становится мистическим.

Глубокие изменения в Средние века произошли в анатомии и медицине. Был поколеблен, а затем низвергнут авторитет Галена. Появился трактат А. Везалия (1514—1564) «О строении человеческого тела» (1543). Одновременно появилась знаменитая книга Н. Коперника «Об обращении небесных сфер», которая произвела переворот не только в астрономии, но и в мировоззрении людей того времени.

У истоков материалистической мысли стоит Р. Декарт (1596—1650). Начиная с Декарта термины «тело» и «душа» наполняются новым содержанием. Во всех воззрениях до Декарта устройство организма мыслилось подобным механическим машинам и организующим началом считалась душа. Декарт выдвинул гипотезу, согласно которой есть две сущности. Тело является одной сущностью — протяженной субстанцией, тогда как душа является субстанцией, т. е. особой сущностью. Душа состоит из непротяженных явлений со-

¹ Эти наблюдения были сделаны преимущественно на гладиаторах, которые в результате схваток на арене цирка получали смертельные ранения.

знания, или «мыслей». К этой категории были отнесены не только разум, но и ощущения, чувства, представления — все, что осознается. Так возникло знаменитое высказывание Декарта: «*cogito ergo sum*» («Я мыслю, следовательно, я существую»).

Крупнейшим событием XVII в. было открытие рефлекторного принципа в поведении организмов. Понятие о рефлексе возникло в физике Декарта и было призвано завершить механистическую картину мира, включив в нее и поведение живых существ. Декарт полагал, что взаимодействие организма с внешней средой опосредовано «нервной машиной», состоящей из мозга как центра и нервных трубок, расходящихся от него радиусами. Такая конструкция очень напоминала систему кровообращения, открытую У. Гарвеем. Нервный импульс мыслился близким по составу и способу действия процессу перемещения крови по сосудам. Потoki этих частиц Декарт обозначил термином «животные духи», который часто употреблялся учеными того времени. Термин «рефлекс» в трудах Декарта отсутствовал, но основные контуры этого понятия были четко намечены. Рефлекторную реакцию Р. Декарт представлял так: «Если, например, огонь приближается к ноге, то мельчайшие частицы этого огня, движущиеся, как вам известно, с большой скоростью, обладают способностью привести в движение то место кожи, к которому они прикасаются. Нажимая этим самым на нежное волокно, прикрепленное к этому месту кожи, они в тот же момент открывают поры (мозга), у которых заканчивается это волоконец, так же, как мы дергаем за веревку, чтобы зазвонил колокольчик на другом ее конце. Когда эти поры открыты, то животные духи из углубления входят в трубку и переносятся ею частично к мускулам, отдергивающим ногу от огня, частично к тем мускулам, которые заставляют голову повернуть к огню и глаза смотреть на огонь, и, наконец, к тем, которые служат для того, чтобы протянуть руки и согнуть все тело для его предохранения» (цит. по П. К. Анохину, 1945). «Животные духи» по трубкам от места ожога устремляются к мозгу, затем отражаются от шишковидной железы возвращаются назад и «раздувают» соответствующие мышцы, что и вызывает реакцию отдергивания (рис. 1.1).

Р. Декарт отдавал себе отчет в сложности рефлексов. Например, он строил замысловатые схемы расположения нервных «трубочек», по которым «животные духи» могли не только приводить в движение мышцы, но и усиливать при этом кровообращение. Декарт, в частности, считал, что жизненный опыт может «настроить» мозг и зрительный образ посредством чувствительных нервов будет направлять «животные духи» по другим двигательным нервам, чем раньше. Согласно его концепции, если жизненный опыт показывает, что вид чего-либо является признаком опасности, то будут открываться заслонки в такие нервные трубочки, которые приводят в движение ноги, т. е. идет подготовка к бегству. Вместе с тем Декарт не распространял рефлекторный принцип деятельности на «высший разум».



Рис. 1.1. Ответная реакция организма (по Р.Декарту)

В этом, безусловно, проявлялся его дуализм: сознательная жизнь людей не подчинялась материалистическому объяснению.

XVIII столетие ознаменовалось тем, что понятие рефлекса, которое строилось на принципах физики, получило в трудах чешского физиолога И. Прохазки (1749 — 1820) биологическое обоснование. Он ввел термин «рефлекс» и развивал представления о рефлексах как механизме приспособления организма к условиям жизни. В работе «Физиология, или Учение о человеке» Прохазка утверждал, что понятие рефлекса должно объяснить деятельность всей нервной системы, включая головной мозг. «Тем самым учение о рефлекторной структуре поведения было обогащено рядом новых идей: понятием о биологическом назначении этой структуры (биология, а не механика), о пригодности ее для анализа всех уровней психической деятельности (монизм, а не дуализм), о детерминирующем влиянии чувствования (утверждение активного участия психики в регуляции поведения, а не эпифеноменализм)», — пишет известный историк науки М. Г. Ярошевский (1985).

Материалистические идеи стали чрезвычайно быстро распространяться по Европе и прежде всего во Франции. Это был канун Великой французской революции. Очень интересна фигура французского врача Ж. О. де Ламетри (1709 — 1751). Он писал, что разделение Декартом двух субстанций представляло собой не более чем «стилистическую хитрость», придуманную для обмана теологов. Душа действительно существует, но ее невозможно отделить от тела. Если тело — машина, то и человек в целом со всеми его душевными способностями всего лишь чувствующая, мыслящая и стремящаяся

к наслаждениям машина. В 1748 г. Ламетри издал книгу «Человек — машина». Даже само название книги для современников звучало как вызов. Эта книга ознаменовала поворот философской мысли к воинствующему материализму.

Представление о различных уровнях интеграции органов «человеческой машины» развил П. Ж. Кабанис (1757 — 1808). Он был непосредственным участником французской революции. Именно ему Конвент поручил выяснить, не причиняет ли нож гильотины физические страдания человеку, которому отсекают голову. Ответ Кабаниса был отрицательным. Он заключил, что движения обезглавленного тела носят чисто рефлекторный характер, а сознательные ощущения после отсечения головы невозможны. По странному стечению обстоятельств, И. П. Павлов также интересовался этой проблемой¹. Вывод Кабаниса был основан на представлении о трех уровнях поведения: рефлекторном, полусознательном и сознательном. Преемственность между ними, по его мнению, выражалась в том, что «низшие центры при отпадении высших способны к самостоятельной активности».

Открытия в области анатомии спинного мозга, сделанные в XIX в., еще больше укрепляют учение о рефлексах. Английский невролог Ч. Белл (1774 — 1842) установил различие в функции задних и передних корешков спинного мозга. Благодаря этому открытию достаточно умозрительное представление о рефлексе превратилось в естественно-научный факт. Независимо от Белла к такому же выводу пришел французский физиолог Ф. Мажанди (1783 — 1855). Переход импульсов с задних корешков на передние корешки спинного мозга получил название закона Белла — Мажанди. Таким образом, идея рефлекса впервые получила беспорное анатомическое подтверждение.

Другим важным направлением в европейской науке была физиология органов чувств. Немецкий ученый И. Мюллер (середина XIX столетия) провозгласил принцип «специфической энергии органов чувств». Согласно этому принципу, каждый из органов чувств воспринимает только специфическую для него энергию. Даже если орган чувств (глаз, ухо и др.) возбудить не свойственным ему видом энергии, например вместо световой энергии нанести по глазу механический удар, все равно в нашем мозгу возникнет световое ощущение, так называемый фосфен. На этой идее ученики и последователи Мюллера построили трехкомпонентную теорию цветового зрения (теория Юнга — Гельмгольца). Этот период характеризуется открытиями в физиологии зрения аккомодации, закона смешения цветов (Г. Гельмгольц). Английский физик Ч. Уитстон (1802 — 1875) открыл дисперсность сетчаточных изображений, которая лежит в основе стереоскопии зрения. Чешский ученый Я. Пуркинье (1787 — 1869)

¹ Павлов И. П. Полн. собр. соч. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. — Т. II. — Кн. I. — С. 242.

открыл ряд феноменов зрительного восприятия: «фигура Пуркинье» (наблюдение кровеносных сосудов сетчатки), «феномен Пуркинье» (изменение светло-синего и красного цветов при сумеречном освещении). Это был период формирования психофизики. В западной науке XIX столетия он был завершен Г. Фехнером и Е. Вебером, сформулировавшими основной закон психофизики: постоянство дифференциального порога (см. гл. 14).

Ученые Средневековья знали о существовании желудочков головного мозга и в каждый из желудочков помещали одну из известных в то время психических функций (см. рис. 13.1). В XVIII столетии в качестве субстрата психической деятельности стала рассматриваться кора головного мозга, а не его желудочки. Возникает учение австрийского врача и анатома Ф. Галля (1758 — 1828) — френология, основанная на том, что различные психические способности (ум, память и др.) локализуются в определенных областях головного мозга. По мнению Галля и его последователей, этим областям коры соответствуют «шишки» и другие рельефы на поверхности черепа (см. рис. 13.2). Однако довольно скоро французский физиолог Ж. Флуранс (1794 — 1867) опроверг френологию как науку. Применив метод экстирпации, он пришел к выводу, что основные психические процессы (интеллект, восприятие и др.) являются продуктом головного мозга как целостного органа. Флуранс впервые экспериментально установил, например, что мозжечок координирует движения, а четверохолмия связаны со зрением.

В 40-х годах XIX в. в Германии группа учеников И. Мюллера, среди которых были Г. Гельмгольц (создатель физиологической оптики) и Э. Дюбуа-Реймон (основоположник электрофизиологии), образовала «незримый колледж», известный в истории как физико-химическая школа. В число «вождей» этой школы вошли будущие корифеи европейской науки — Г. Гельмгольц, Э. Дюбуа-Реймон, К. Людвиг, Э. Брюкке и др. Нужно признать, что они явились, по сути, основоположниками современного здания европейских физиологических научных школ.

Огромная роль в создании современной физиологии принадлежит выдающемуся французскому ученому К. Бернару (1813 — 1878). Он разработал концепцию, согласно которой все клетки организма находятся в межклеточной среде (*milieu interieur*) с постоянными параметрами — постоянным солевым составом, напряжением кислорода и других газов и т. п. Поддержание постоянства внутренней среды организма происходит вопреки постоянным дестабилизирующим факторам внешней среды. Таким образом, Бернар ввел понятие *саморегуляции* как основополагающего принципа жизнедеятельности. Идеи К. Бернара благодаря работам выдающегося американского физиолога У. Кеннона (1871 — 1945) прочно вошли в арсенал современной физиологии. Кеннон обозначил саморегуляцию внутренней среды термином *гомеостаз*, который закрепился в современной

науке. Важное отличие концепции гомеостаза от предшествующих воззрений состояло в том, что организм регулируется собственными компонентами, т. е. саморегулируется. В отличие от этого «живые машины», по мысли ученых того времени, от Декарта до Ламетри, управлялись рукой существа (Всевышнего), одаренного Сознанием и Волей.

В XIX в. на повестку науки был поставлен вопрос о включении живых организмов в физическую картину природы. Задача была принципиально решена Ч. Дарвином в «Происхождении видов...» (1859). Был сформулирован новый объяснительный принцип — *движущая сила развития организмов лежит в приспособительных взаимоотношениях с окружающей средой*. Книга имела чрезвычайную убедительность для ученых также потому, что содержала огромное количество доказательств, взятых непосредственно из природы. Коренным образом изменилось понимание организма. Предшествующая биология со времен К. Линнея (1707 — 1778) считала виды неизменными, а организм животного своеобразной машиной с фиксированной (сотворенной) физической и психической конструкцией. По Дарвину, организм есть продукт постоянного взаимодействия со средой. Развитие организма в онто- и филогенетическом смысле обусловлено законами эволюции. Согласно концепции Дарвина, наследственность становится важнейшей детерминантой жизни отдельной особи. Известно, что первым переводчиком книги Дарвина «Происхождение видов...» на русский язык была супруга И. М. Сеченова, на мировоззрение которого этот труд, безусловно, оказал огромное влияние.

Внешним проявлением функции мозга является *поведение*. Свою самую известную книгу И. П. Павлов назвал «Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных». Анализ поведения, его физиологических механизмов имеет богатую историю в науке. Под поведением понимают комплекс ответных реакций, обусловленных действием на организм внешних и внутренних условий. Благодаря поведению организм осуществляет связь с внешней средой. Человеку в отличие от животных свойственна *деятельность* — процесс, всегда связанный с трудом, в результате которого создается продукт труда. Мы неоднократно будем сравнивать человека и животных. Это сопоставление на протяжении многих веков было камнем преткновения как для философов, так и для биологов, психологов, врачей.

Тенденцией последнего времени является создание целого комплекса нейронаук — *нейробиологии*. Она включает все научные направления, связанные с изучением строения и функций нервной системы.

Поведение животных характеризуется прежде всего *целенаправленностью*. Со времен Г. Гегеля именно понятие «цель» лежало в основе объяснения различий между техническими устройствами

и живыми организмами. Понятие «цель» имеет богатую научную историю. Древние философы формулировали его как «телос» или «энтелехия» (душа). В то время понятия «детерминизм» и «цель» не противопоставлялись. По мере развития механики стали противопоставлять «цель» и «причину». Единственно научным считалось объяснение явлений природы в терминах линейно связанных причин и следствий. Философская телеология стала изгоняться из науки, а вместе с ней и понятие «цель», даже по отношению к поведению человека. Ч. Дарвину биологическая наука обязана тем, что *целесообразность* в живой природе была признана реальным фактом и из нее была удалена «энтелехия» (душа). Целесообразность стала научным фактом, требующим объяснения и исследования. Таким образом, при анализе поведения животных и человека ставятся два вопроса: «для чего?» (цель) и «почему?» (причина); эти два вопроса не исключают друг друга. Задача физиологии высшей нервной деятельности может состоять в нахождении причины (физиологических механизмов, как любил повторять мой учитель профессор Л. Г. Воронин) целесообразной деятельности (поведения) животных и человека.

Благодаря провозглашенному рефлекторному принципу деятельности нервной системы естествознание начинает приближаться к пониманию сложнейших проявлений поведения животных и человека, включая психические процессы. Поведение стали понимать как результат сложнейшей работы нервной системы. Вместе с тем на этом пути были и крайности, и упрощения. Например, в исследованиях середины XIX — начала XX в. нередко утверждалось, что «мозг выделяет мысль, как печень выделяет желчь». Такое толкование, безусловно, можно отнести к вульгарно-материалистическому. Подобные воззрения, распространившиеся в середине XIX в., не могли объяснить своеобразия психического и оказывались бессильными перед вечным вопросом о соотношении духа и тела.

Знаменательный шаг в исследовании психического был сделан русским физиологом Иваном Михайловичем Сеченовым. В 1863 г. он опубликовал книгу «Рефлексы головного мозга», где приводил убедительные доказательства рефлекторной природы психической деятельности. Сеченов писал, что ни одно впечатление, ни одна мысль не возникают сами по себе, а всегда по какому-нибудь поводу, в результате действия какой-нибудь причины — физиологического раздражителя. С другой стороны, самые разнообразные переживания, чувства, мысли в конечном итоге ведут, как правило, к каким-то ответным действиям. Он писал: «Смеется ли ребенок при виде игрушки, улыбается ли Гарибальди, когда его гонят за излишнюю любовь к Родине, дрожит ли девушка при первой мысли о любви, создает ли Ньютон мировые законы и пишет их на бумаге — везде окончательным фактом является мышечное движение». Сеченов не оставил без объяснения и такие случаи, когда человек только подумал



И. М. Сеченов

о чем-то, но ничего не сделал. Этот факт он объяснял торможением исполнительного звена рефлекса. Такой рефлекс с «задержанным концом» является, по И. М. Сеченову, основой мысли, не приведенной в действие.

Обширный материал был получен Сеченовым во время тщательных наблюдений за формированием поведения и сознания ребенка (см. гл. 16). Эти наблюдения ясно показывали, как простые врожденные рефлексы с возрастом постепенно усложняются. Благодаря воспитанию и обучению они входят во все новые отношения друг с другом и в конечном итоге создают громадную сложность человеческого поведения. И. М. Сеченов был убежден, что «...все, даже самые сложные проявления психической деятельности, по способу своего происхождения суть — рефлексы». Его книга положила начало экспериментальному научному исследованию явлений психики.

Отношение к книге И. М. Сеченова в России со стороны общественности и официальных властей было прямо противоположным. Она была арестована, автор привлечен к суду. Обвинительный акт гласил: «Эта материалистическая теория, разрушая моральные устои общества в земной жизни, уничтожает и религиозный догмат жизни будущей; она не согласна ни с христианством, ни с уголовно-юридическими воззрением и ведет положительно к развращению нравов». В ожидании суда Сеченов говорил друзьям: «Не буду я брать адвокатов, а возьму с собой лягушку и покажу судьям мои опыты: пусть

прокурор их опровергает». Однако протест широких общественных кругов предотвратил судебную расправу над ученым. В год 100-летнего юбилея «Рефлексов головного мозга» ЮНЕСКО объявило день выхода книги И. М. Сеченова в свет Днем этой книги. Труды научной конференции, прошедшей в Москве в 1965 г., были опубликованы на русском и английском языках.

В ряде статей Сеченов доказывает, что материальные процессы мозговой деятельности являются первичными, а психические, духовные — вторичными. Наше сознание представляет собой лишь отражение действительности окружающего мира. Развитие психики обусловлено совершенствованием нервной организации мозга, его историческим и индивидуальным развитием.

Исторические предпосылки возникновения физиологии высшей нервной деятельности в России. Заглянем в далекий для нас XIX в. Для подготовки к профессорскому званию в области физиологии в Дерптский университет (1827) из Москвы прибыл Н. И. Пирогов, из Петербурга — П. А. Загорский, из Харькова — А. М. Филомафитский.

А. М. Филомафитский (1807 — 1849) стал впоследствии основоположником Московской университетской физиологической школы. Успешно закончив курс в Дерптском университете, Филомафитский направляется в лабораторию И. Мюллера, где основательно овладевает современными методами исследования, входя в курс тех проблем, которые волнуют мировую (европейскую) физиологию. В 1835 г. Филомафитский становится преподавателем Московского университета по курсу физиологии. Предмет вводится в университете на втором (физико-математическом) отделении философского факультета как «Физиология и сравнительная анатомия», а на медицинском факультете — как «Физиология здорового человека». Филомафитский выступает горячим поборником экспериментального метода в физиологии. Его книга «Физиология, изданная для руководства своих слушателей» (1836) была первым в России учебником по экспериментальной физиологии. Она получила высокую оценку современников и была награждена Демидовской премией Академии наук в 1841 г. (премия присуждалась с 1831 г.). Рецензент академик К. Бэр в своем отзыве писал, что учебник Филомафитского стоит на уровне лучших руководств по физиологии.



А. М. Филомафитский

А. М. Филомафитский одним из первых в России применил микроскоп

Плесля для исследования кровяных телец. Интересными и новыми для того времени были его эксперименты с перерезкой блуждающего нерва для исследования нервно-рефлекторного характера реакции кашля. С применением метода перерезки блуждающего нерва Филомафитский исследовал химизм желудочного пищеварения. Архивные материалы свидетельствуют, что медицинский факультет Московского университета получал деньги на экспериментальное исследование действия болеутоляющих веществ. К работе привлекались профессор физиологии А. М. Филомафитский и профессор хирургии Н. И. Пирогов. Результатом этих исследований было применение Пироговым эфира в качестве обезболивающего средства при оказании помощи раненым во время осады Салты. Н. И. Пирогов с гордостью писал: «Россия, опередив Европу нашими действиями при осаде Салты, показывает всему просвещенному миру не только возможность в претворении, но неоспоримое благодетельное действие эфирования над ранеными, на поле самой битвы. Мы надеемся, что отныне эфирный прибор будет составлять, точно так же как и хирургический нож, необходимую принадлежность каждого врача во время его действия на бранном поле»¹.

Значение учебника А. М. Филомафитского было огромно: по этой книге выучилось целое поколение русских врачей и физиологов, в том числе И. М. Сеченов. Особенной заслугой Филомафитского было также то, что он впервые ввел в преподавание физиологии демонстрацию опытов на животных. На своих лекциях он демонстрировал собак с операцией искусственного свища, наложенного его современником, профессором-хирургом В. А. Басовым (1812 — 1879), в то время занимавшим в Московском университете кафедру хирургии.

В Москве в 40-е годы XIX в. выходит ряд ценных книг по физиологии и фармакологии. На русский язык были переведены две книги выдающегося французского ученого Ф. Мажанди — «Краткое основание физиологии» и «Фармакография». В Петербурге в переводе с немецкого было издано руководство по физиологии Эбле — «Ручная книга физиологии человека».

В 1851 г. студентом медицинского факультета Московского университета стал И. М. Сеченов. (К этому времени 22-летний Сеченов окончил курс Михайловского инженерного училища и в чине прапорщика находился на военной службе в саперной части в Киеве. Перед поступлением в университет вышел в отставку.) В университете учителем И. М. Сеченова по физиологии был профессор И. Т. Глебов (1806 — 1884). Глебов много работал в лучших лабораториях Европы и был горячим поклонником французских физиологов К. Бернара и Ж. Флуранса. Он был также одним из переводчиков книг Ф. Мажанди на русский язык. Наряду с Глебовым лекции по физиологии в тот период в Московском университете читал профессор

¹ Военно-медицинский журнал. — 1847. — Ч. 40. — № 1.

Н. А. Варнек (1823—1876). Лекции этих физиологов сумели заинтересовать молодого Сеченова: «В этом же году я убедился, что не призван быть медиком, и стал мечтать о физиологии...» (И. М. Сеченов, 1945. С. 64).

Лекции по фармакологии на медицинском факультете читал декан медицинского факультета Н. Б. Анке (1803—1873), о котором Сеченов в «Автобиографических записках» вспоминает как о профессоре, возглавлявшем немецкую партию. В связи с этим вопреки мнению группы профессоров, которую возглавлял профессор А. И. Иноземцев, на кафедру физиологии университета после окончания срокаграничной командировки был избран не Сеченов, а его однокурсник — немец Ф. Эйнброт. Этот период в России характеризуется деятельностью выдающихся писателей-демократов — Н. Г. Чернышевского, Н. А. Добролюбова и др. Выходит роман И. С. Тургенева «Отцы и дети» (1858), в котором впервые в мировой литературе главным героем является революционер-натуралист Базаров. Базаров, а также Кирсанов из романа Чернышевского «Что делать?» — это врачи-физиологи, новые люди русской общественной жизни.

Русские физиологи второй половины XIX в. переняли лучшие традиции физиологов европейской экспериментальной школы — Я. Пуркинью, Г. Гельмгольца, К. Бернара, Л. Людвига. Так, в лаборатории Гельмгольца Сеченов производит наблюдения за флуоресценцией хрусталика глаза. Приехав в эту лабораторию учеником, он предлагает свою конструкцию абсорбциометра. Об оценке успехов Сеченова мы узнаем из писем Людвига к нему. В письме от 29 августа 1859 г. он пишет: «Если Вы мне позволите, я бы хотел в учебнике упомянуть о сделанном Вами наблюдении». Гельмголец писал Брюкке: «...Вы открыли ясно выраженную флуоресценцию хрусталика...». В письме от 2 января 1860 г. Людвиг пишет Сеченову: «Я с удовольствием прочел Вашу статью о флуоресценции хрусталика, она не уступает работе Вашего парижского конкурента. Очень благодарен за Ваши заботы о газовом аппарате. Когда доктор Шеффер, наконец, приступит к работе, мы воспользуемся Вашим советом... Между нами говоря, хотя он хороший и ловкий человек и обладает эрудицией, но ему не хватает Вашей подвижности и энергии в работе. Если бы Вы были, у нас многое было бы сделано» (цит. по Х. С. Коштыянцу, 1946. С. 167).

Современниками И. М. Сеченова в России были выдающиеся физиологи, впоследствии основавшие собственные научные направления, — А. И. Бабухин, Н. М. Якубович и Ф. В. Овсянников.

А. И. Бабухин (1835—1891) — крупный гистолог и основоположник московской гистологической школы. Обучался в Московском университете с Сеченовым и одновременно с ним начал научную деятельность. После окончания университета был зачислен прозектором по кафедре физиологии (1859). В 1860 г. Бабухин опубликовал первую научную работу «Тетаническое сокращение сердца», а в

1862 г. — свою диссертацию «Об отношении блуждающего нерва к сердцу». Наибольшую известность ему принесли работы по изучению электрических органов рыб и двустороннему распространению возбуждения в нервах. Эти работы оказали заметное влияние на развитие нервно-мышечной физиологии и электрофизиологии.

Н. М. Якубович (1817 — 1879) с 1857 г. был профессором гистологии и физиологии Военно-медицинской академии. Он выполнил фундаментальные работы по гистологии центральной нервной системы, удостоенные Монтионовской премии Парижской академии наук. Совместно с Овсянниковым Якубович опубликовал работу «Микроскопическое исследование начал нервов в большом мозге». Эта работа положила начало правильному пониманию происхождения симпатической нервной системы. Именем Якубовича названо одно из ядер III пары черепно-мозговых нервов (глазодвигательного нерва).

Ф. В. Овсянников (1827 — 1906), один из основоположников самостоятельных школ русских физиологов в Казанском и Петербургском университетах, долгие годы занимал кафедру физиологии Академии Наук. В 1860 г. Овсянников работал в лаборатории К. Бернара. В Петербургском университете занимал кафедру физиологии с 1864 по 1875 г. В числе его учеников был И. П. Павлов. Ф. В. Овсянников опубликовал ряд исследований по рефлекторной регуляции дыхательных движений и сосудистых центров. Он был разносторонним биологом и выполнил ряд исследований в области гистологии и эмбриологии.

Хотя в трудах Бабухина, Якубовича и Овсянникова преобладали исследования по гистологии, ценнейшие исследования они выполнили и в области физиологии.

В 60-х годах XIX в. начали свою научную деятельность такие выдающиеся физиологи, как И. Ф. Цион, И. П. Щелков, Н. Н. Бакст, В. Я. Данилевский и др.

К концу 1858 г. И. М. Сеченов фактически заканчивает свои научные исследования за границей. В 1860 г. (1 февраля) он приезжает в Петербург, и его утверждают адъюнктом Академии. Профессора Якубович и Сеченов поделили между собой преподавание. Первые лекции Сеченова о животном электричестве сопровождались прекрасно обставленными, демонстративными и эффектными электрофизиологическими опытами. Они производили огромное впечатление на студентов. Их описание скоро вышло отдельным изданием. За работу «О животном электричестве» Сеченов получил Демидовскую премию. Отзыв о ней дал профессор Ф. В. Овсянников.

В дальнейшем Овсянников, уже будучи академиком, приглашается в Петербургский университет организатором и руководителем физиологического кабинета. В качестве преподавателей он приглашает (1866 — 1868) физиологов И. Ф. Циона и Н. Н. Бакста. Цион был тогда известен благодаря открытию нерва-депрессора и описанию

новой рефлекторной формы регуляции сердечно-сосудистой системы, а Бакст зарекомендовал себя чрезвычайно тонкими работами в области нервной физиологии, выполненными в лаборатории Гельгольца.

Овсянников, Цион и Бакст не только поставили на высокий уровень преподавание физиологии, но и организовали научно-исследовательскую работу в физиологическом кабинете, куда с начала 70-х годов стали тянуться наиболее талантливые студенты. Сюда в 1870 г. пришел студент Иван Павлов.

Научный авторитет И. М. Сеченова особенно возрос после открытия им в 1862 г. *центрального торможения*. С этим открытием его имя вошло в мировую физиологию. Работая в 1862 г. в Париже в лаборатории К. Бернара, Сеченов показал, что при послыном отделении головного мозга от спинного можно установить определенный участок головного мозга лягушки, раздражение которого наложением на поперечный срез кристаллика соли вызывает угнетение спинномозговых рефлексов. Работа Сеченова была опубликована в трудах Парижской академии наук по представлению К. Бернара. В 1863 г. Сеченов опубликовал ее в России.

В 1871 г. Сеченов покидает Медико-хирургическую академию. Официальным поводом послужило забаллотирование в профессора академии его друга, профессора И. И. Мечникова. В этом же году Сеченов переехал работать в Новороссийский университет. В Одессе он пробыл в качестве профессора около 6 лет и в этот период выполнил свои выдающиеся работы по газовому составу крови. Вместо Сеченова профессором физиологии Медико-хирургической академии был назначен И. Ф. Цион. В 1875 г. Цион уехал во Францию, а на кафедру физиологии академии был избран молодой физиолог И. Р. Тарханов (Моурави Тархнишвили, 1846—1908). И. Р. Тарханов руководил кафедрой почти 20 лет. Выйдя в отставку в 1894/95 г., он продолжил чтение лекций по общей физиологии в Петербургском университете.

Возникновение и развитие физиологии высшей нервной деятельности в России

В России становление и развитие исследований высшей нервной деятельности связаны с именем Ивана Петровича Павлова. Он не был прямым учеником И. М. Сеченова. Судьба распорядилась так, что когда Павлов обучался в Медико-хирургической академии, там уже не было Сеченова, а физиологической кафедрой руководил И. Ф. Цион. Когда Сеченов вновь вернулся в Петербург в 1876 г. в качестве профессора Петербургского университета, И. П. Павлов в 1875 г. уже закончил обучение вначале в университете, а затем

в академии. Учителями И. П. Павлова в Петербургском университете и Медико-хирургической академии были И. Ф. Цион и Ф. В. Овсянников. Вместе с тем Павлов неоднократно указывал на огромное влияние, которое оказала на него в юношеские годы (в период его обучения в Рязанской духовной семинарии) книга И. М. Сеченова «Рефлексы головного мозга».

Научная деятельность И. П. Павлова. Исследование И. П. Павловым физиологии условных рефлексов было подготовлено всей предшествующей его научной деятельностью. В своей диссертации «О центробежных нервах сердца» и особенно в работе «Блуждающий нерв как регулятор общего кровяного давления» И. П. Павлов открывает новые пути в физиологических исследованиях. Он переходит от исследования влияний отдельных нервов к исследованию физиологических регуляций в целом, в основе которых лежат рефлексы нервной системы. И. П. Павлов ищет новые приемы физиологического исследования, которые позволили бы избежать вивисекционных экспериментов на наркотизированных, обездвиженных животных. Он записывает кривую кровяного давления у здоровой собаки, приученной спокойно лежать на столе во время опыта. Впервые в практике физиологического эксперимента стало возможно наблюдать в условиях целого организма работу сложных рефлексов, регулирующих кровообращение.

Новые приемы физиологического эксперимента, разработанные И. П. Павловым при исследовании кровообращения, получили дальнейшее развитие в изучении системы пищеварения. Павлов выполнил классические исследования деятельности пищеварительных желез в условиях хронического эксперимента, за которые был удостоен в 1904 г. Нобелевской премии. До этих работ физиологи считали, что выделение желудочного сока происходит в результате соприкосновения пищи со стенками желудка, т. е. без участия нервной системы. Вместе с тем наблюдения в лаборатории показывали, что на работу желудка влияют многие факторы, среди которых немало психических (время суток, наличие или отсутствие аппетита, настроение и др.). Доказательство нервного влияния на отделение желудочного сока было получено И. П. Павловым в опыте «мнимого кормления» (рис. 1.2). Собака с перерезанным пищеводом и фистулой желудка нормально ест. Однако пища вываливается обратно в миску, не попадая в желудок, тем не менее в пустом желудке железы выделяют пищеварительный сок. Каким образом пища, не находящаяся в желудке, заставляет работать его пищеварительные железы? При перерезке блуждающего нерва сокоотделение прекращается — это и есть ответ на заданный вопрос.

Другой пример хронического эксперимента, разработанный И. П. Павловым, — операция «малого желудочка». Опыт «мнимого кормления» объяснял лишь начало нормального сокоотделения, но оставалось неясным, как продолжают функционировать железы же-

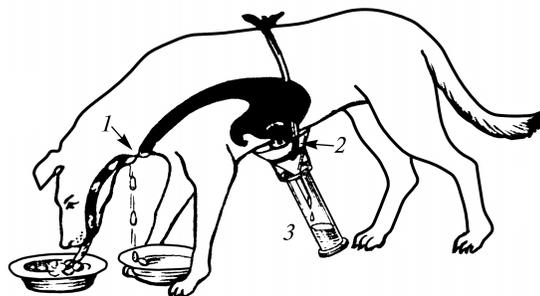


Рис. 1.2. Опыт «мнимого кормления» собаки (по И.П.Павлову):

1 — выведенный наружу отрезок пищевода; 2 — фистула желудка; 3 — цилиндр для собирания желудочного сока

лудка при контакте с пищей. Чтобы увидеть картину естественной работы пищеварительных желез, И. П. Павлов отделил от желудка так называемый «малый» желудочек, сохранив все его нервные связи с основным желудком. Хронический эксперимент позволил исследовать физиологические механизмы регуляции желудочного сокоотделения. Именно цикл работ по созданию, как писал И. П. Павлов, «настоящей физиологии пищеварения» принес ему всемирную известность.

Начало работ по исследованию физиологии условных рефлексов. Как было показано ранее, исследования физиологии условных рефлексов были подготовлены предшествующей научной деятельностью И. П. Павлова. Сохраняя идейную преемственность, Павлов в основу физиологического анализа психической деятельности положил *рефлекс* как самое общее явление в деятельности нервной системы. Толчок этим исследованиям дали работы по пищеварению. На собаках, подготовленных для исследования пищеварительных желез желудка, ученый неоднократно наблюдал, как прием пищи и сопровождающие его события (приход служителя, вид миски и т. п.) заставляют работать слюнные железы. Он обратил внимание, что слюна у собаки начинает отделяться задолго до приема пищи. То же самое мы можем наблюдать на себе: достаточно бывает напоминания о вкусной пище, как у нас «текут слюнки». Это явление до Павлова считали родом психической деятельности и, следовательно, оставляли его в ведении психологов, физиологическое объяснение такой деятельности в то время исключалось.

И. П. Павлов подошел к решению проблемы прагматически. Он исходил из того, что «психическое слюноотделение» не беспричинно: в одних случаях оно вызывается звуком шагов, в других — запахом и видом пищи, т. е. физиологическими раздражителями, создающими очаги возбуждения в соответствующих областях головного мозга. Следовательно, из этих областей возбуждение проводится к слюно-

отделительному центру. Таким образом, «психическое слюноотделение» имеет все признаки настоящего рефлекса с чувствительным (афферентным), центральным и исполнительным (эфферентным) звеньями (отделами). Как возникают такие «психические рефлексы»? Можно предположить, что ход мыслей И. П. Павлова был, по-видимому, следующий. У собаки, впервые попавшей в лабораторию, шаги служителя не вызывают никакого слюноотделения. Другими словами, возбуждение от слуховой области коры не имеет пути к слюноотделительному центру, а потом этот путь образуется — после того, как шаги служителя постоянно сопровождалась кормлением, и после того, как возбуждение слуховой области коры многократно сочеталось с возбуждением слюноотделительного центра при акте еды. Следовательно, в мозге собаки образовалась связь (временная), замыкающая путь нового рефлекса (условного), отражающего предшествующий опыт «психического рефлекса». И. П. Павлов пришел к замечательному выводу: *высшая (психическая) деятельность головного мозга заключается в образовании временных связей между нервными центрами, т. е. в образовании новых условных рефлексов.*

Таким образом, в отличие от постоянных, врожденных рефлексов, обеспечивающих жизнедеятельность организма (кровообращение, дыхание, пищеварение и др.), условные рефлексы бесконечно разнообразны, изменчивы и точно приспособливают организм к постоянно меняющимся условиям жизни.

И. П. Павлов полностью отвергал объяснения психической деятельности антропоморфическими рассуждениями. Его противники



И. П. Павлов

утверждали, что у собаки «слюнки текут» от приятных переживаний, от чувства благодарности к хозяину и т. п. Сотрудница Павлова М. Ерофеева поставила опыт, в котором голодную собаку кормили во время ударов по лапе электрическим током. Голодная собака, повизгивая от боли, съедала пищу. С едкой иронией И. П. Павлов спрашивал своих оппонентов: «Не объяснят ли господа, от каких душевных переживаний у собаки слюнки текут — от любви к боли или благодарности электрическому току?».

И. П. Павлов всецело отдается исследованию физиологии условных рефлексов. Его научные заслуги признаются мировой общественностью. В Кембриджском университете в 1912 г. происходит торжественная церемония присуждения Павлову почетного звания доктора наук. В этот момент с балкона актового зала студенты спускают собачку, унизанную пробирками, символически повторяя шутку с игрушечной обезьянкой, которой в свое время чествовали творца эволюционной теории Чарлза Дарвина.

Нужно сказать, что советское правительство чрезвычайно внимательно отнеслось к исследованиям И. П. Павлова. В тяжелую зиму 1921 г. Председатель Совмина В. И. Ленин подписывает специальное постановление Совета Народных Комиссаров о поддержке проводимых исследований. Строится знаменитая «столица условных рефлексов» в Колтушах под Ленинградом. В 1923 г. выходит в свет сборник «Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных», а спустя 3 года — «Лекции о работе больших полушарий головного мозга».

Собравшийся в 1935 г. в Ленинграде XV Международный конгресс физиологов избирает И. П. Павлова своим Почетным Президентом. Бурными аплодисментами встречают 1 500 делегатов, представляющих 37 государств, предложение присвоить выдающемуся ученому звание «старейшины физиологов мира» (*princeps physiologorum mundi*). Это был последний конгресс, в котором участвовал И. П. Павлов. Через год он закончил свой жизненный путь.