

П. К. Анохін, Внутрішнє гальмування як проблема фізіології

Є книги, які, узагальнюючи науковий фактичний і теоретичний матеріал, в основному підбивають підсумки. Є книги, які, узагальнюючи, не тільки, а можливо, навіть не стільки підсумовують, скільки відкривають широкі перспективи постановкою нових питань. Монографія П. К. Анохіна «Внутрішнє гальмування як проблема фізіології», що недавно вийшла з друку, може бути віднесена саме до другого типу проблемних книг.

Назва її мимовільно нагадує про те, що через якихось 3—4 роки вітчизняна фізіологія відзначить знаменну дату — 100-річчя відкриття І. М. Сеченовим центрального гальмування. Може здатися дивовижним, що за такий великий історичний період, незважаючи на безліч експериментальних праць і ряд оглядів з окремих питань проблеми гальмування, не було написано жодної великої монографії, яка відбила б цю багатогранну проблему в цілому. Тим з більшим інтересом має бути зустрінена перша спроба створити таку відповідальну і серйозну працю.

Книга П. К. Анохіна, об'ємом близько п'ятисот сторінок, охоплює велике коло найважливіших теоретичних питань у широкому дискусійному аспекті і насичена багатим експериментальним матеріалом як із спадщини попередніх фізіологічних шкіл, так і власними даними автора та його учнів, нагромадженими на протязі 30 років. Цінним є те, що автор спромігся об'єднати величезну кількість розрізнених фактів і спірних теорій у цільну логічну систему викладення. Досягнуто це чіткою постановкою трьох питань, які П. К. Анохін вважає кардинальними в проблемі гальмування і які немов стають трьома лініями викладу: 1) фізіологічні механізми виникнення гальмівного процесу, 2) його локалізація, 3) механізми поширення гальмування по нервових структурах.

Крім того, монографія пройнята єдиною ідеєю, яку можна висловити так: гальмування як функція цілісного організму. Здавалося б, ідея вивчення функцій і процесів у цілісному організмі є здобутком школи І. П. Павлова. Можливо, нам не варто акцентувати увагу на тому, що само собою зрозуміло, коли зважити до того ж, що сам автор є представником школи великого фізіолога, який втілює в собі її кращі традиції. Проте слід підкреслити, що ідея вивчення процесів вищої нервової діяльності в цілісному організмі дістала у П. К. Анохіна і цілком особливий і найбільш опуклий вираз.

Тут ідеться не тільки про методологічний принцип. Умовна реакція, за уявленням П. К. Анохіна, не може бути виражена одним компонентом, скажімо, тільки секрецією або тільки рухом. Умовну реакцію треба розглядати як результуючу цілого ряду окремих компонентів, отже, ряду систем збуджень, що організують цілісний пристосувальний акт тварини. Так, позитивна умовна харчова реакція поряд із секреторним

індикатором м
прямку до їжі
діяльності зал
вати, оцінююч

Все це, ма
як справедливо

Щоб мати
умовного рефл
в його лабора
двобічним

Результати
методики, прив

ваного для орт
мування одног

секреції) не є п
побудоване, зог

внаслідок проц
зменшилась абс

реакції (рухови
зміненими, а, на

своє позитивне
У свій час

стий спінальний
динаційної діял

треба враховув
тивне і гальмівн

відношення. В т
ність головного

лізувати і пізна
умовного рефлекс

Центральне
автора про фізіол

ня (розділи V, VI
важливішого пит

гадками, висловл
зору Попова (191

теоретичним погл
лова (Ф. К. Федос

На підставі ц
лення як основн

є усунення фактор
останній неминуче

ізолюваного умов
гальмо). Отже, і

умовного сигналу
(або життєвої си

шись сам по собі,
яке потім змінюєт

лов).
Зовсім іншої

не підкріплен
ший перебіг вироб

лення тварини їжі
умовного подразни
чуває «незадоволен

індикатором має в своєму складі багато інших компонентів: рух в напрямку до їжі, зміну дихальної і серцево-судинної функцій, активування діяльності залоз внутрішньої секреції тощо, які не можна не враховувати, оцінюючи формування умовного харчового рефлексу.

Все це, мабуть, і мали на думці попередні дослідники, але з цього, як справедливо відзначає автор, «не були зроблені необхідні висновки».

Щоб мати можливість одночасно враховувати ряд компонентів умовного рефлексу, автор розробляє оригінальну методику, яка дістала в його лабораторії назву секреторно-рухової методики з двобічним підкріпленням.

Результати численних експериментів, одержані за допомогою цієї методики, привели автора до принципіально важливого і дещо несподіваного для ортодоксальних настанов павловської школи висновку: гальмування одного з компонентів харчового умовного рефлексу (затримка секреції) не є ще гальмуванням цілісної умовної реакції. Це положення побудоване, зокрема, на тому факті, що в той момент, коли секреція внаслідок процедури згашення або диференціювання, яка почалася, зменшилась або зовсім припинилась, інші умовні компоненти харчової реакції (руховий, дихальний) не тільки не зникали або залишались незмінними, а, навпаки, різко посилювались або змінювались, зберігаючи своє позитивне значення.

У свій час у фізіології було висунуте положення про те, що простий спінальний рефлекс — це фікція; що для розуміння складної координаційної діяльності на нижчих рівнях центральної нервової системи треба враховувати взаємодію ряду рефлекторних дуг, які мають позитивне і гальмівне значення, а також субординаційні інтрацентральні відношення. В тому ж розумінні безмірно складну інтегративну діяльність головного мозку — вищу нервову діяльність можна — успішно аналізувати і пізнати, ураховуючи складні взаємодії усіх компонентів умовного рефлексу в їх ефекторному виразі.

Центральне місце в книзі П. К. Анохіна займає виклад уявлень автора про фізіологічні механізми вироблення внутрішнього гальмування (розділи V, VI, VII, IX). Слід зробити застереження, що з цього найважливішого питання фізіологія досі користувалась лише деякими здогадками, висловленими ще за життя І. П. Павлова, пізнішою точкою зору Попова (1919), яка не дістала достатнього відгуку в літературі, і теоретичним поглядом, недавно сформульованим в лабораторії Купалова (Ф. К. Федоров, 1949; П. С. Купалов, 1957).

На підставі цих даних міцно утвердився погляд, що не підкріплення як основна умова вироблення внутрішнього гальмування — це є усунення фактора, який перешкоджає розвиткові гальмівного процесу; останній неминує має розвинути при відносно частому повторюванні ізольованого умовного подразника (згашення, диференціювання, умовне гальмо). Отже, не підкріплення харчовим безумовним подразником умовного сигналу розглядалось як пасивний прийом експериментатора (або життєвої ситуації), після чого умовний подразник, залишившись сам по собі, здійснює активне гальмування спочатку безумовне, яке потім змінюється умовним внутрішнім гальмуванням (П. С. Купалов).

Зовсім іншої точки зору додержується П. К. Анохін. Для нього не підкріплення — це активне начало, яке визначає весь дальший перебіг вироблення внутрішнього гальмування. Справді, позбавлення тварини їжі в той момент, коли почалося харчове збудження від умовного подразника, має викликати негативну реакцію: тварина відчуває «незадоволення» відсутністю їжі, вона не відразу примиряється

з цією несприятливою обставиною. В момент непідкріплення тварина відчуває особливий стан, який автор слідом за І. П. Павловим називає «скрутним станом». Об'єктивно він виражається в гарчанні, скигленні, іноді в агресивному шуканні їжі, а також, як показали спеціальні дослідження в лабораторії П. К. Анохіна, у своєрідній зміні функції дихання в напрямі посилення.

Отже, «скрутний стан» у перекладі на фізіологічну мову має означати утворення в центральній нервовій системі нового комплексу збуджень біологічно негативного значення внаслідок непідкріплення їжею умовного подразника. Нова система збуджень (від непідкріплення) вступає у конфлікт із старою системою збудження від позитивного умовного подразника. Гору бере та з них, яка в даний момент сильніша.

«Внутрішнє гальмування», — робить висновок автор, — є обов'язковим наслідком конфліктної зустрічі двох збуджень, двох цілісних діяльностей організму» (стор. 156).

Конфлікт двох систем збуджень, детально викладений і аргументований автором, чудово пояснює виникнення того виду процесу коркового гальмування, який дістав у лабораторії І. П. Павлова назву зовнішнього гальмування. Але внутрішнє гальмування відрізняється від зовнішнього і від усіх видів природжених форм затримуючих процесів тим, що воно виробляється не відразу, а поступово в нервових елементах. І, що є найголовнішим, у процесі поступового вироблення усуваються усі ті явища, які об'єднуються у поняття «скрутний стан». Адже в кінцевому підсумку в міру розвитку внутрішнього гальмування піддослідна тварина стає, так би мовити, «слухняною» щодо гальмівного подразника із сигнальним значенням «ні» без видимої боротьби двох діяльностей.

До цього загадкового явища П. К. Анохін повертається у кількох місцях своєї монографії. Він експериментально довів, що в цей другий період вироблення внутрішнього гальмування, який автор назвав «безконфліктним», нормалізується функція дихання. Це надзвичайно цікавий факт. П. К. Анохін схильний шукати в безконфліктному періоді вироблення внутрішнього гальмування «інший механізм і інший фізіологічний зміст» (стор. 210). У автора з'являється думка пристосувати другий економічніший період вироблення, — коли гальмування є в наявності, а «скрутного стану» вже немає, — до концентрації гальмування в корі. Але пояснення це, видимо, не повністю задовольняє, бо трохи пізніше (стор. 215) автор закликає до дальшого вивчення цього ще не зовсім розв'язаного питання.

Ряд посередніх фактів, здобутих у лабораторії автора, настановив його на думку висловити також припущення, що між умовним подразненням і негативною реакцією тварини на непідкріплення наприкінці процедури згашення може встановитись тимчасовий зв'язок негативного характеру. На цьому цікавому міркуванні, яке могло б пояснити другий «безконфліктний» період внутрішнього гальмування, варто було акцентувати більшу увагу.

З метою уточнення і більш глибокого розуміння механізму внутрішнього гальмування П. К. Анохін впроваджує цілком нові фізіологічні поняття: «зворотна аферентація» (імпульси, що надходять з периферії у коркове представництво безумовного рефлексу) і «акцептор дії» (додатковий комплекс аферентних імпульсів від умовного подразника). Між цими двома імпульсаціями у нормальних умовах після деякого періоду вироблення встановлюється адекватність, яка і «визначає нормальний перебіг виробленої поведінки тварин». Порушення цієї адекватності, зокрема усунення зворотної аферентації непідкріпленням їжею,

створює дисбаланс сильної, біологічної, коректорного ко

Надаючи розглядаючи і розвитку центру, де відбувається відповіді на історію в учасності внутрішнього. Старе уявлення рефлексів, про них клітинах і подразник, П. речення: а) став пануючим на спеціальноного збудження, де нібито має бути загальмовано, якщо припустити лізаторі? і, наприклад, умовної реакції, ясними з загальмування.

Детальний тів умовного х. з двобічним безумовного компонента збуджень, тобто межами коркового

В зв'язку з проголошеного центральний шлях». Хоч відношення до л. повніше відбити закономірності з

Визначаючи першопричини шлях» аферентних категорично заперечує про те, що «боротися у мотонейронах» результат штучно створеної фізіології переконав від роду нервових від 22 до 86 м в у даного «кінцевого до їх виходу на

Таким чином, би мовити зверху аналізатора) і зникнення шляху» мотонейронах сновку: центральне джен утворюється забезпечували цілі

створює дисгармонію, конфлікт, «скрутий стан», тобто виникнення сильної, біологічно негативної діяльності і сполучене гальмування секреторного компонента харчової умовної реакції.

Надаючи виняткового значення конфлікту двох систем збуджень, розглядаючи його у певній мірі як універсальний принцип для розуміння розвитку центрального гальмування, автор намагається визначити місце, де відбувається взаємодія двох збуджень. Цілком зрозуміло, що відповіді на це запитання — означає пролити світло на ще одну неясну сторінку в ученні про вищу нервову діяльність, яка стосується локалізації внутрішнього гальмування.

Старе уявлення, яке склалося ще на світанку вчення про умовні рефлекси, про те, що внутрішнє гальмування розвивається у проекційних клітинах кори того аналізатора, до якого адресується гальмівний подразник, П. К. Анохін вважає неспроможним, висуваючи такі заперечення: а) старий погляд на локалізацію гальмівного процесу, який став пануючим, по суті мав гіпотетичний характер і не був оснований на спеціально поставлених дослідженнях; б) відомо, що процес умовного збудження поширюється далеко за межі тієї частини аналізатора, де нібито має розвинути гальмування; в) якими механізмами має бути загальмоване коркове представництво слиновидільного центра, якщо припустити, що внутрішнє гальмування виникає в слуховому аналізаторі? і, нарешті; г) факт дисоціації харчового і рухового компонентів умовної реакції, виявленої в лабораторії автора, також не можна пояснити з загальноприйнятої точки зору про локалізацію умовного гальмування.

Детальний фізіологічний аналіз рухового і секреторного компонентів умовного харчового рефлексу за секреторно-руховою методикою з двобічним безумовним підкріпленням і урахуванням змін дихального умовного компонента привів П. К. Анохіна до висновку, що зустріч двох збуджень, тобто розвиток внутрішнього гальмування, відбувається за межами коркового кільця аналізатора.

В зв'язку з цим доречно висвітлити критичне ставлення автора до проголошеного Ч. Шеррінгтоном відомого принципу «боротьби за кінцевий шлях». Хоч це питання, на перший погляд, не має безпосереднього відношення до локалізації коркового гальмування, все ж воно може повніше відбити загальне ставлення автора до значення розкритої ним закономірності зустрічі двох конфліктних систем збуджень.

Визнаючи першу половину принципу Шеррінгтона про «кінцевий шлях» аферентних і центральних імпульсів у мотонейрона, П. К. Анохін категорично заперечує другу половину цього принципу, тобто уявлення про те, що «боротьба» різних аферентних імпульсацій також відбувається у мотонейрона і вважає, що таке положення могло виникнути як результат штучно створених експериментальних умов. Дані загальної фізіології переконливо вказують на те, що до мотонейрона, в залежності від роду нервових шляхів, адресуються імпульси з різною швидкістю — від 22 до 86 м в 1 сек. Про яку ж боротьбу імпульсів може бути мова у даного «кінцевого шляху»? Боротьба імпульсів, отже, відбувається до їх виходу на «кінцевий шлях».

Таким чином, критикуючи уявлення, які склалися в науці, так би мовити зверху (заперечення конфлікту збуджень у корковому кінці аналізатора) і знизу (заперечення конфлікту збуджень у «кінцевого шляху» мотонейрона), автор приходить до такого узагальнюючого висновку: центральне гальмування як результат зустрічі двох систем збуджень утворюється там, де відбувалось формування тих збуджень, які забезпечували цілісний характер біологічної реакції тварини, тобто на

проміжних інстанціях центральної нервової системи, протяжність яких може бути досить великою.

Серйозну увагу приділяє П. К. Анохін і третьому питанню — про поширення умовного гальмування.

Автор зосереджує увагу на одній важливій обставині, яка часто не враховується при пояснюванні іррадіації гальмівного процесу по корі головного мозку. Достовірно відомо, що по нервових волокнах може поширюватись тільки процес збудження. Гальмування ж як таке по нервових провідниках пересуватись не може; воно обмежується тими центральними структурами, де воно первісно виникло.

Отже, уявлення, яке склалося, про те, що гальмування поширюється по корі великих півкуль або «спускається» вниз на підкорку, вступає у протиріччя з тими фактами, які встановлені загальною фізіологією.

Розвиваючи нове уявлення про суть феномена іррадіації умовного гальмування, П. К. Анохін базується, з одного боку, на вченні про доміану і, з другого — на новітніх даних нейрофізіології (Мерун, 1949; Джаспер, 1954; Делл, Бонвале, 1956; Гасто, 1957; Анохін, 1958) про роль півкоркових утворень, зокрема таламо-кортикальних зв'язків і висхідної частини ретикулярної формації як адренергічної системи.

Біологічно негативна реакція або вже відомий нам «скрутий стан», який виник від непідкріплення безумовним подразником, за даними школи І. П. Павлова (Абуладзе), а також лабораторії П. К. Анохіна (Шуміліна, Семененко), має виражений доміантний характер. Джерело сили і стійкості біологічно негативної доміанти, за уявленням автора, черпається не тільки з нервових структур, зокрема специфічних шляхів лемніскової системи, а й за рахунок тривалого збудження неспецифічної дифузної активуючої системи, в якому найважливішу роль відіграють гуморальні фактори (адреналін).

Складна система домінування, яка склалася таким чином, і приводить до того відомого з фізіології вищої нервової діяльності факту, що подразник, за якістю більш-менш близький до гальмівного, посилюватиме наявний стан нервової системи, в даному випадку — умовне гальмування. Якщо стати на точку зору автора, то старе поняття «іррадіація» у пристосуванні до руху гальмівного процесу по корі може бути замінено поняттям доміанти, створеної біологічно негативною системою збудження в підкорково-кортикальних структурах.

Детально викладена й аргументована численними фактами концепція П. К. Анохіна про виникнення, локалізацію і поширення процесу внутрішнього гальмування створює уявлення про механізм цього процесу. Автор робить ще один крок і висловлює певні міркування про саму суть процесу гальмування, про його природу.

Зрозуміло, такий поділ на «механізм» і «природу» має суто умовний характер. Але до нього доводиться вдаватись в зв'язку з тією безоднею, яка лежить між нашими знаннями про закономірності окремих функцій і процесів про те, як вони проявляються при зовнішніх діяльностях цілісного організму, і фізико-хімічною суттю самих нервових процесів.

Автор детально викладає (розділи IV і V) блискучі досягнення електрофізіології і гістофізіології за останнє десятиріччя в галузі вивчення інтимних процесів, що відбуваються в нервових клітинах, дендритах і синапсах (Ікклс, Гочкін, Берітов і Ройтбак, Макаров, Воронцов). Але виявляється, що цих знань ще недосить для пояснення механізму складних актів поведінки цілісного організму тварин. «... при розв'язанні основних питань про виникнення внутрішнього гальмуван-

ня,—пише П. етапом фізіологічним для сного організм дають нам на

У наведені слення різних ної природи в до пізнання і в денцією ширше ться у ваганні коркової кліти вих клітин ниж чайно складни ва, звичайно, н

Як модель в центральній джень, П. К. А Введенського. І нують автору в флікт двох сист

Створюється гальмування зв ся того моністи мультимедійний Вв них цілей іноді д

Монографія внутрішнього гальмування про гальмування фізіологічних шкіль аналізує ряд яв умовного гальму емовідношення і досягнень заруб рефлексів; фізіо. них станів з точ функцій вегетатив теорій про приро

Майже кож дів І. П. Павлов треба відзначити учнів великого ф він тільки при п небезпечного дог справді творчий

Поява книги фізіології»—круп гачує знаннями, а

ня,—пише П. К. Анохін,—синаптичний механізм має бути кінцевим етапом фізіологічного аналізу, а не відправним пунктом, свого роду еталоном для розуміння гальмівних умовних рефлексів як активів цілісного організму. Наші знання з фізіології синаптичних апаратів не дають нам на це підстави» (стор. 27).

У наведеній цитаті відбилися дві історично складені системи мислення різних фізіологічних шкіл: для одних—розкриття фізико-хімічної природи в діяльності окремих нервових елементів—це єдиний шлях до пізнання і всіх форм поведінки і порушень при патології. Інші з тенденцією ширшого біологічного охоплення життєвих процесів зупиняються у ваганні перед тим фактом, що фізико-хімічні прояви окремої коркової клітини мало відрізняються від аналогічних проявів нервових клітин нижчих структур. Як же зіставити цю обставину з надзвичайно складним функціонуванням цілої кори великих півкуль? Справа, звичайно, не в простій сумі роботи мільйонів нервових клітин.

Як модель для пояснення природи тих процесів, що розвиваються в центральній нервовій системі при зустрічі двох конкуруючих збуджень, П. К. Анохін бере феномен субнормальності Гассера і песимум Введенського. Ці дві теорії, які взаємно доповнюють одна одну, імпонують автору в його уявленні про умовне гальмування як про конфлікт двох систем збуджень.

Створюється враження, що автор схильний усі види центрального гальмування звести до песимуму. Видимо, П. К. Анохін додержується того моністичного погляду, який був колись образно і коротко сформульований Введенським: «Жива природа досягає дуже різноманітних цілей іноді дуже простими варіаціями того самого основного мотиву».

* *

Монографія П. К. Анохіна виходить за рамки викладу проблеми внутрішнього гальмування. Читач знайомиться в ній з історією вчення про гальмування взагалі, в книзі доведено пріоритет вітчизняних фізіологічних шкіл у створенні і розвитку цього вчення. Автор глибоко аналізує ряд явищ, які прямо або посередньо стосуються проблеми умовного гальмування. Найбільш важливе з них — функціональне взаємовідношення кори і підкоркових утворень з урахуванням останніх досягнень зарубіжної нейрофізіології: механізми формування умовних рефлексів; фізіологічні механізми сну; фізіологічний аналіз невротичних станів з точки зору боротьби процесів збудження і гальмування і функцій вегетативної нервової системи; критичний розгляд існуючих теорій про природу гальмування.

Майже кожний розділ монографії автор починає з викладу поглядів І. П. Павлова та його школи з даного питання. З задоволенням треба відзначити, що в своїй книзі П. К. Анохін, можливо, перший з учнів великого фізіолога, чітко диференціює, що вчитель до в і в, а що він тільки п р и п у с к а в. Змішувати ці поняття—значить стати на шлях небезпечного догматизму. Нові положення автора слід розглядати як справді творчий розвиток вчення про вищу нервову діяльність.

Поява книги П. К. Анохіна «Внутрішнє гальмування як проблема фізіології»—крупний вклад у фізіологічну науку. Вона не тільки збагачує знаннями, а й примушує і спорити, і думати.

В. О. Черкес