

П.К. Анохин

**Очерки по физиологии функциональных
систем**

**Москва
«Книга по Требованию»**

УДК 61(035)
ББК 51.1
П11

П11 **П.К. Анохин**
Очерки по физиологии функциональных систем / П.К. Анохин – М.: Книга по Требованию, 2023. – 450 с.

ISBN 978-5-458-38439-1

ISBN 978-5-458-38439-1

© Издание на русском языке, оформление
«YOYO Media», 2023
© Издание на русском языке, оцифровка,
«Книга по Требованию», 2023

Эта книга является репринтом оригинала, который мы создали специально для Вас, используя запатентованные технологии производства репринтных книг и печати по требованию.

Сначала мы отсканировали каждую страницу оригинала этой редкой книги на профессиональном оборудовании. Затем с помощью специально разработанных программ мы произвели очистку изображения от пятен, клякс, перегибов и попытались отбелить и выровнять каждую страницу книги. К сожалению, некоторые страницы нельзя вернуть в изначальное состояние, и если их было трудно читать в оригинале, то даже при цифровой реставрации их невозможно улучшить.

Разумеется, автоматизированная программная обработка репринтных книг – не самое лучшее решение для восстановления текста в его первоизданном виде, однако, наша цель – вернуть читателю точную копию книги, которой может быть несколько веков.

Поэтому мы предупреждаем о возможных погрешностях восстановленного репринтного издания. В издании могут отсутствовать одна или несколько страниц текста, могут встретиться невыводимые пятна и кляксы, надписи на полях или подчеркивания в тексте, нечитаемые фрагменты текста или загибы страниц. Покупать или не покупать подобные издания – решать Вам, мы же делаем все возможное, чтобы редкие и ценные книги, еще недавно утраченные и несправедливо забытые, вновь стали доступными для всех читателей.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	5
ПРИНЦИПИАЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ ОБЩЕЙ ТЕОРИИ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ СИСТЕМ	17
Общие предпосылки	17
Особенности отдельных тенденций в разработке теории систем	23
Решающая роль системообразующего фактора	24
Математическая теория систем	27
Понятие системы	30
Конкретный результат деятельности системы как системообразующий фактор	33
Состав функциональной системы и иерархия систем	40
Внутренняя операциональная архитектура функциональной системы	45
Заключение	55
ПРОБЛЕМА ЦЕНТРА И ПЕРИФЕРИИ В СОВРЕМЕННОЙ ФИЗИОЛОГИИ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ	63
Центр и его характеристика	64
Учение о центрах и сложное поведение	68
Проблема специфичности низших центров	78
Проблема специфичности возбуждения	88
Зависимость картины центрального возбуждения от периферических органов	94
Распространение эфферентного импульса по центральной нервной системе	98
Теория перестройки нервных центров и онтогенетическая теория рефлекса	102
Заключение	106
УЗЛОВЫЕ ВОПРОСЫ В ИЗУЧЕНИИ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ	108
Вступление	108
Безусловный рефлекс как интегральное явление нервной системы	117
Условный рефлекс как целостная реакция животного	139
Физиологическая архитектура эмоций и их место в развитии условных реакций	155
Секреторно-двигательный метод в изучении сложных форм высшей нервной деятельности	183
Проблема локализации условнорефлекторной деятельности в центральной нервной системе	204
Роль лобных отделов коры головного мозга в интеграции процессов высшей нервной деятельности	218
Заключение	223
МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ УЗЛОВЫХ ПРОБЛЕМ УСЛОВНОГО РЕФЛЕКСА	227
Вступительные замечания	227
Условный рефлекс как отражение пространственно-временной структуры мира	232
Опыт преобразования рефлекторной теории Декарта	253
Заключение	270
СИСТЕМОГЕНЕЗ КАК ОБЩАЯ ЗАКОНОМЕРНОСТЬ РАЗВИТИЯ МОЗГА	273
Теория функциональной системы	275
Гетерохрония роста, функциональная система и системогенез	276
Химические предпосылки в созревании функциональных систем мозга	278
Некоторые примеры гетерогенного созревания компонентов различных функциональных систем	281
Системогенез как регулятор развития врожденной нервной деятельности	287
Онтогенетическое развитие восходящих влияний на кору головного мозга	292
УЗЛОВЫЕ МЕХАНИЗМЫ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ СИСТЕМЫ КАК АППАРАТА САМОРЕГУЛЯЦИИ	307

МЕТОДОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ КИБЕРНЕТИЧЕСКИХ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ	322
Общие предпосылки	322
Система и результат	323
Стадия афферентного синтеза	327
Принятие решения	328
Нейрофизиологическая природа акцептора действия	329
Механизм обратной афферентации	332
Опыт расширения диалектико-материалистической формулы жизни	334
Результат как критерий для оценки кибернетических закономерностей	340
Заключение	345
СИСТЕМНЫЙ АНАЛИЗ ИНТЕГРАТИВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ НЕЙРОНА	347
Общие замечания	347
Постановка вопроса об интегративной деятельности нейрона	348
Первые попытки сформулировать смысл деятельности целого нейрона	352
Традиционные парадоксы нейрофизиологии	359
Существуют ли реальные биофизические условия для проведения потенциалов по поверхностной мембране нейрона?	373
Структурные особенности субсинаптической области	383
Гетерохимический характер синаптических образований	407
Нейрохимическое значение сформулированных выше концепций об интегративной деятельности нейрона	421
Заключение	433
Именной указатель	441
Предметный указатель	444

Предисловие

Издание этой монографии было задумано еще П. К. Анохиным, и он сам отбирал из многочисленных публикаций те, которые наиболее полно освещают весь творческий процесс создания общей теории функциональных систем. Это издание представлялось совершенно необходимым ввиду того, что системный подход в различных областях знаний в последние годы получил широкое распространение, в связи с чем возможны иные интерпретации теории, ее невольные искажения и псудачные применения.

Некоторые работы П. К. Анохина, как, например, «Проблема центра и периферии в современной физиологии нервной деятельности» (1935), «Узловые вопросы в изучении высшей нервной деятельности» (1949), являются в настоящее время библиографической редкостью. При огромном потоке современной информации вряд ли можно рассчитывать на то, что материалы сорокалетней давности по этим вопросам известны молодому поколению, хотя они очень поучительны для понимания исследовательской мысли творца теории функциональных систем. Именно в этих ранних работах на основании полученных к тому времени экспериментальных фактов зародилась мысль о необходимости расширения понятия условного рефлекса и выработка нового направления — системного подхода к изучению интегративной деятельности мозга. Создание этого направления в большой мере обусловлено характерологическими особенностями П. К. Анохина как исследователя. В монографии «Иван Петрович Павлов» (1949) П. К. Анохин так характеризует создателя учения о высшей нервной деятельности: «Вся многолетняя творческая жизнь И. П. Павлова представляет собой демонстративный пример подлинной борьбы с рутинностью в науке. Во всех перипетиях своей научной деятельности он выступает как пламенный новатор, для которого не существует «утрамбованных» дорог в науке. С удивительной смелостью он покидает эти дороги и продвигается в неизвестное, обогащая науку все новыми и новыми достижениями» (с. 397).

Эти слова как нельзя более точно характеризуют П. К. Анохина как исследователя, который всю свою творческую жизнь посвятил борьбе с теми устоявшимися представлениями физиологии, которые вступили в противоречие с новыми фактическими данными и требовали иных подходов к исследованию и созданию новых оригинальных концепций.

Основной чертой П. К. Анохина — исследователя, так же как и его учителя И. П. Павлова, была близость к «госпоже действительности», стремление всегда и во всем исходить из конкретных фактов, полученных в эксперименте. Уже в самых первых самостоятельных работах П. К. Анохин столкнулся с тем, что полученные им экспериментальные данные по своим нейрофизиологическим механизмам нельзя было объяснить линейным распространением возбуждений в центральной нервной системе по принципу рефлекторной дуги, что и явилось причиной постановки новых специальных экспериментов для решения возникших вопросов. Результаты этих опытов еще в 1932 г. привели П. К. Анохина к представлению о системной организации нервных функций, в основу которого он положил новую единицу интегративной деятельности организма — функциональную систему. Разработке этого представления он посвятил всю жизнь. Им и

его многочисленными учениками были заложены основы системного подхода к анализу деятельности центральной нервной системы.

На этом пути первые работы П. К. Анохина, выполненные в собственной лаборатории (сборник «Проблема центра и периферии в физиологии нервной деятельности», Горький, 1935), представляют исключительный интерес как по количеству совершенно новых оригинальных фактов и новых методов исследования, так и по смелости и новизне высказываемых в них суждений. В этих исследованиях вырисовывается облик П. К. Анохина как новатора в науке, человека, смело разрушающего установившиеся теоретические представления, не соответствующие полученным фактам. Это экспериментатор, чутко реагирующий на все новое, имеющий дар научного предвидения, который позволил ему в 30-е годы предсказать самые плодотворные пути исследования физиологии центральной нервной системы.

В статье «Анализ и синтез в творчестве академика И. П. Павлова» П. К. Анохин так определяет пути развития физиологии в нашей стране: «...возможны две линии поведения физиолога, который оценивает, понимает и дорожит великими достижениями учения о высшей нервной деятельности. Первая линия — дальнейшее развитие, углубление и накопление материала в пределах классической схемы условного рефлекса. Эта линия предполагает некоторое игнорирование общеневрологических и общепсихологических достижений последних лет и их значения для изучения нервной деятельности. Это, так сказать, сугубо ортодоксальная линия поведения, хотя это и неправильно, ибо сам академик Павлов никогда не поощрял возведения в догму всякой, хотя бы и цепной рабочей гипотезы. Другая линия поведения, на мой взгляд, может заключаться в том, чтобы, сохранив все принципиальные и новые для мировой науки черты учения об условных рефлексах: их вариабельность, вырабатываемость, приспособляемость, физиологическую природу условного рефлекса, связь с материальным субстратом, и т. д., суметь все это оплодотворить современными данными онтогенеза, филогенеза и патологии нервной системы. Это значит, что все узкие неврологические факты должны быть подчинены более универсальному — принципу нервных отношений в природе — условно-рефлекторной концепции. При этом особое внимание надо уделять общеневрологическому анализу механизма условного рефлекса. Эта работа вполне возможна и не утопична. Она не только не повредит учению об условных рефлексах, но позволит ему стать боевой, широко распространенной концепцией. Важно только, чтобы в это дело была вложена соответствующая доля экспериментальной честности и искренней заботы не только о сегодняшнем дне, но и о будущем теории условных рефлексов. Надо помнить все время, что наиболее уязвимым пунктом учения об условных рефлексах является его отрыв от общеневрологической мировой мысли...» («Успехи современной биологии», т. 5, 1936, с. 616).

Не трудно видеть, что все исследования сегодняшнего дня, через 40 лет после того, как были написаны эти строки, блестяще подтверждают предвидение путей развития физиологии нервной системы и правильность творческих поисков П. К. Анохина.

Для того чтобы понять развитие идей П. К. Анохина, необходимо представить себе положение в физиологии в конце 30-х и начале 40-х годов. В это время в Советском Союзе интенсивно развивалось учение И. П. Павлова о высшей нервной деятельности, его теория условных рефлексов. Появились многочисленные работы, экспериментально подтверждающие и расширяющие представления об условнорефлекторной деятель-

ности организма. В лаборатории акад. Л. А. Орбели начали успешно разрабатывать проблемы сравнительной физиологии. Работами акад. К. М. Быкова и его сотрудников были представлены многочисленные факты, показывающие участие коры в висцеральных функциях и возможность выработки условных рефлексов на раздражение внутренних органов. Исследованиями А. Г. Иванова-Смоленского и его учеников была дана характеристика условнорефлекторной деятельности человека и т. д.

В это время в зарубежной литературе, особенно американской, публиковались результаты многочисленных исследований в самых разнообразных областях биологии и медицины — от экспериментальной зоологии до психологии и невропатологии, которые привели к созданию новых синтетических концепций, объясняющих деятельность нервной системы. Результаты целой серии эмбриологических и сравнительно-неврологических работ позволили поставить такие серьезные проблемы, как соотношение эндогенных и экзогенных факторов в развитии нервной деятельности, проблема части и целого, центра и периферии и т. д. Одним из представителей этого направления был видный американский эмбриолог Когхилл. Суть его исследований заключалась в тщательном сопоставлении развивающихся структур нервной системы личинки амблостомы с ее поведением. Итогом этих исследований явилась монография «Анатомия и проблема поведения», вышедшая в 1929 г. (в русском переводе — в 1934 г.). Анализируя полученные результаты, автор приходит к выводу, что рефлекс не является единицей нервной деятельности, на основе которого строится все поведение, а представляет продукт «индивидуации», т. е. выделения части из целого. По его мнению, рефлекс — оптогенетически более позднее образование, формирующееся в результате внешнего опыта животного и развития нервной структуры.

Эта и ряд других теорий (гештальт-теория, теория физиологического градиента Чайльда, теория резонанса П. Вейса и т. д.) не могли пройти мимо внимания П. К. Анохина, который в 1933 г. опубликовал статью «Проблемы эмбриогенеза нервной деятельности» («Успехи современной биологии», т. 2, вып. 6, с. 40—68), где обосновал положение о том, что назревает кризис рефлекторной теории. Суть этого кризиса, по его мнению, заключалась в том, что в литературе все больше накапливалось фактов, которые не могли быть объяснены с позиций рефлекторной теории и требовали более динамического и комплексного понимания нервной деятельности. Подробно анализируя работы Когхилла, П. К. Анохин обратил внимание на необходимость расширения в Советском Союзе эмбриологических и сравнительно-неврологических исследований, которые, по его мнению, должны были помочь выяснению ряда спорных вопросов физиологии нервной деятельности. Подчеркивая отсутствие исторического подхода в исследованиях советских неврологов, проводящих работы только на взрослых животных, у которых уже сложились все межцентральные отношения, П. К. Анохин в своей лаборатории ставит серии опытов по проверке этих теорий, используя в исследованиях высшей нервной деятельности фило- и оптогенетические подходы.

История любой науки показывает, что, когда появляется подлинно великий исследователь — новатор, он чаще всего не идет проторенными путями и не продолжает классические исследования своих непосредственных предшественников, а создает собственные, оригинальные приемы и методы исследования, используя для этого опыт и достижения смежных линий. Такими «линиями» для П. К. Анохина, ближайшего ученика И. П. Павлова, явились исследования по созданию анастомозов гетероген-

ных периферических нервов и исследования в области эмбриогенеза нервной деятельности параллельно с изучением условнорефлекторных реакций организма. Однако и в области исследований высшей нервной деятельности он выступает как новатор, вводя, помимо регистрации слюны, учет вегетативных компонентов (дыхание) и двигательных реакций животного — активный выбор одной из двух сторон подкрепления. Вот почему исследования П. К. Анохина столь разносторонни и, казалось бы, никак не связаны общей нитью: высшая нервная деятельность, нейрофизиология, онто- и филогенез. Но именно этот единый с точки зрения системы подход к исследованиям различных областей физиологии и биологии и послужил поводом для многочисленных упреков.

Одной из основных проблем, занимавших П. К. Анохина в эти годы, явилась проблема центра и периферии. Для выяснения соотношения центральных и периферических факторов в деятельности целого организма лаборатория П. К. Анохина в 30-е годы начала серию экспериментов с гетерогенными анастомозами периферических нервов. Особенностью одной из целой серии таких опытов являлось то, что центральный отрезок блуждающего нерва вместе с проходящим в нем возвратным первым соединялся в различных комбинациях с периферическим отрезком нерва передних конечностей: срединным, лучевым или локтевым. Основной вопрос, который предстояло разрешить в этих экспериментах, заключался в том, как будет вести себя центр, в данном случае центр блуждающего нерва, при придании не ему свойственной периферии — кожи и мышц передней конечности. Таким образом, искусственно были созданы условия, в которых парасимпатический нерв, иннервирующий висцеральные органы, должен был иннервировать мышцы и кожу лапы. Оказалось, что через 1½—2 мес после операции у собак с анастомозом вагус — лучевой нерв при почесывании кожи оперированной конечности наступали приступы затяжного кашля, а при разминании мышц этой же конечности появлялись рвотные движения, а затем длительная рвота. На болевые раздражения (укол булавкой или электрическое раздражение) реакции не было. В дальнейшем реиннервированная конечность начинала «дышать», т. е. в ней появлялись ритмические сокращения мышечных волокон, синхронные с дыхательными движениями грудной клетки. В акте же локомоции оперированная конечность не участвовала, собака держала ее согнутой и перемещалась на трех остальных. Специфические вагусные явления, возникающие в ответ на раздражение оперированной конечности, были устойчивы и сохранялись длительное время — до 4—6 мес, затем выраженность их постепенно уменьшалась и, наконец, они совершенно исчезали. К этому времени реиннервированная лапа начинала принимать участие в локомоции. Однако вагусные явления исчезали не совсем: в некоторых случаях, таких, как нарушение функции кишечника, локальный ожог оперированной конечности и др., они возникали вновь.

Длительную и выраженную специфику вагусных реакций можно было объяснить тем, что поступающая к ядру блуждающего нерва афферентация от рецепторных аппаратов не свойственной ему периферии — мышц и кожи конечности переадресовывается синаптическими организациями этого ядра в центральные структуры ствола, объединенные в единую систему, основной афферентацией которой является импульсация от вагуса. Однако непрерывная бомбардировка этого ядра афферентными импульсами от реиннервированной вагусом лапы приводит к тому, что старые функциональные связи подавляются и формируются новые, которые включают ядро вагуса в новую функциональную систему локомоции.

Контрольные эксперименты с перекрестным анастомозом первов конечности, которые входили в состав одной локомоторной системы, обеспечивающей ходьбу животного — анастомозы бедренного и запирающего нервов, подтвердили факт подобной перестройки работы центров. В этих условиях перестройка деятельности центров происходила очень быстро и у собаки успешно восстанавливалась координированная ходьба.

Таким образом, в проведенных опытах была подчеркнута роль периферических рецепторных аппаратов и установлено, что «...воспринимающие периферические аппараты и рабочие ответные органы составляют вместе с центральной нервной системой динамическое единство, в котором только для отдельных случаев можно говорить с определенностью о доминировании того или другого» (см. с. 64 настоящего издания). Эти и многие другие варианты анастомозов гетерогенных нервов (вагус — зрительный и цилиарный, язычный и моторный нервы и т. д.) привели П. К. Анохина к общему выводу об организации в подобных случаях новой системы периферических и центральных взаимоотношений, которую он назвал функциональной.

Предположив, что в основе перестройки нервных центров лежат те же закономерности, что и в основе созревания функций в раннем онтогенезе, и что они вновь воспроизводятся в результате операции анастомоза, П. К. Анохин начал изучение онтогенетического формирования функций. Это был вполне логичный и обоснованный переход к исследованию именно тех закономерностей, которые складываются в процессе развития животного. В 30-х годах началась целая серия исследований в области филогенеза, которые особенно широко развернулись в лабораториях П. К. Анохина в Институте экспериментальной медицины имени А. М. Горького в Москве. Однако первые результаты этих исследований были опубликованы еще в Нижегородском медицинском журнале, а в 1933 г. вышла одна из основных работ П. К. Анохина «Проблемы эмбриогенеза нервной деятельности».

Вслед за этим появилась серия статей с критикой концепции Когхилла, теории резонанса П. Вейса и обсуждением работ Чайльда по физиологическому градиенту. Основная идея этих статей сводится к тому, что точная «пригнанность» эмбриогенеза к экологическим факторам данного вида обеспечивается избирательным и ускоренным созреванием именно тех нервных структур и соответствующих им рабочих аппаратов зародыша, которые составляют необходимую для поворожденного функциональную систему, обеспечивающую после рождения приспособление поворожденного к новым для него условиям среды. Таким образом, морфологическое созревание осуществляется не по принципу органогенеза, а за счет развития только тех структур или частей какого-либо органа, которые участвуют в данной конкретной деятельности. Результаты опытов, проведенных на разных видах животных, показали, что уже очень рано в эмбриогенезе, в зависимости от экологии животного, нарушается развитие структур по принципу осевого градиента, а теория Когхилла, суть которой заключается в примате целого над частью и развитии последней из целого путем «индивидуации», не выдерживает критики. Этот принцип развития функций в онтогенезе получил название системогенеза и подробно развивается в статье П. К. Анохина «Системогенез как общая закономерность эволюционного процесса» («Бюллетень экспериментальной биологии и медицины», 1948, 26, 9—10, с. 168), а ранее публикуется в тезисах трудов VII съезда физиологов СССР (1947) под названием «Функциональная система как основа интеграции нервных процессов в эмбриогенезе». В закон-

ченном виде концепция системогенеза опубликована в 1964 г. в «Progress in Brain Research», v. 9, 54—86 под названием «Системогенез как основной регулятор развития мозга».

В настоящее время, по общему мнению, теория системогенеза П. К. Анохина является более прогрессивной по сравнению с широко распространенными в биологии теориями морфо- и органогенеза. По выражению известного американского ученого Г. Химвича, она представляется как «концепция революционная для ученых всего мира» (Г. Химвич, 1962).

Одновременно с этим П. К. Анохин вместе с сотрудниками продолжает исследования высшей нервной деятельности по разработанному им методу условных секреторно-двигательных реакций активного выбора стороны подкрепления на станке с двумя кормушками. Эта методика позволяла одновременно учитывать секрецию и движения животного и оценивать особенности каждого из этих показателей в целенаправленном поведении. Параллельно с этим регистрировались дыхательные движения животного, что увеличивало возможности анализа поведения. Оказалось, что именно двигательная реакция наиболее четко отражает изменения нервной деятельности, происходящие во время выработки условной реакции в процессе активного выбора. Эти исследования привели к представлению о том, что любая условная реакция с момента своего формирования в центральной нервной системе является целостной и что все ее эффекторные проявления — вегетативные и соматические есть отражение центральной интеграции, которая представляет собой вновь формирующуюся функциональную систему.

Все последующие многолетние исследования П. К. Анохина и его многочисленных сотрудников были направлены на изучение принципиальных особенностей и конструкции функциональной системы от момента ее формирования в онтогенезе до экстремно складывающихся динамических систем для осуществления конкретного поведенческого акта. Было установлено, что функциональная система представляет собой замкнутую динамическую организацию центральных и периферических механизмов, направленную на достижение приспособительного для организма результата. При этом системообразующим фактором любой функциональной системы является конечный приспособительный результат. Еще в 1935 г., за 12 лет до появления основных работ по кибернетике, П. К. Анохин сформулировал представление об «обратной афферентации» — сигнализации, которая непрерывно поступает от периферических органов в центральную нервную систему о выполняемом действии, т. е. о состоянии результата действия системы. Эти представления и их детальная расшифровка на много лет определили понятие об обратной связи технической кибернетики. Тогда же были выяснены конкретные узловые механизмы, лежащие в основе любой функциональной системы: афферентный синтез, принятие решения, акцентор результатов действия. П. К. Анохин одним из первых в Советском Союзе применил электроэнцефалографическую технику для анализа условнорефлекторных реакций и тонкую электрофизиологическую методику для анализа закономерностей распространения возбуждений различной модальности по афферентному нерву (исследования И. И. Лаптева, 1949).

К числу особо важных результатов использования функциональной системы в физиологии высшей нервной деятельности относится открытие специфической функции лобных долей. В опытах на собаках по секреторно-двигательному методу активного выбора стороны безусловного подкрепления было обнаружено, что после удаления лобных отделов происходит

резкое изменение поведения в виде непрерывных маятникообразных перебежек животного от одной кормушки к другой независимо от действия условного раздражителя. Анализ изменившегося поведения в разнообразных вариантах опытов с позиций функциональной системы показал, что лобные отделы играют решающую роль в процессах афферентного синтеза разнообразных воздействий, начальной стадии любого поведенческого акта, на основе которого принимается решение, что делать, и формируется аппарат оценки результатов действия в виде афферентной модели будущего результата. Лишенная лобных долей собака не распределяет во времени обстановочных и пусковых афферентаций и не приурочивает свое поведение к действию пускового стимула. Для нее становятся пусковыми все обстановочные воздействия, и поэтому она на протяжении всего опыта перебегает от одной кормушки к другой. Наряду с этим у нее страдает и аппарат акцептора результатов действия. Не получая подкрепления при маятникообразных перебежках от одной кормушки к другой, она не прекращает их в течение всего опыта.

На основании всех работ, связанных с развитием теории функциональных систем в различных физиологических направлениях, П. К. Апохиным была построена универсальная модель работы мозга с формулировкой основных узловых центральных механизмов целостных приспособительных актов любой степени сложности. Структура функциональных систем представлена следующим образом.

Начальной стадией формирования приспособительного акта является стадия афферентного синтеза. Биологический смысл этой стадии состоит в том, что здесь происходит тщательная обработка и синтез всей необходимой организму информации для реализации наиболее адекватного в данных условиях приспособительного акта. В процессе афферентного синтеза происходит решение трех основных вопросов: что делать, как делать, когда делать. Были установлены четыре ведущих компонента афферентного синтеза: исходная доминирующая мотивация; обстановочные и пусковая афферентации; память. Общий принцип формирования стадий афферентного синтеза представляется следующим образом. На основе исходной доминирующей мотивации (возникающей как результат определенной потребности организма под влиянием в первую очередь гуморальных факторов) и прошлого опыта из всего разнообразия внешних стимулов отбираются наиболее значимые по критерию их пригодности для реализации данного мотивационного состояния. Итогом адекватного синтеза отобранной информации является принятие конкретного решения к действию, максимально способствующего получению полезного приспособительного эффекта.

Все эти процессы строятся на основе множественных восходящих активирующих влияний от подкорковых образований на кору головного мозга. Эти влияния, как было показано в лаборатории П. К. Апохина, конвергируют к одним и тем же корковым нейронам. Однако, в отличие от общепринятой точки зрения о неспецифическом характере некоторых из этих влияний, было установлено, что подкорковые образования оказывают на кору мозга специфическое активирующее действие, обусловленное не только сенсорной модальностью раздражителя, но и его биологическим качеством, и выдвинуто новое представление о сенсорно-биологической конвергенции возбуждений на нейронах коры головного мозга. В микрофизиологических исследованиях было обнаружено, что адресованные к одной и той же клетке возбуждения различных сенсорных и биологических модальностей опосредуются различными же специфическими химическими меха-

низмами. На основе этих исследований П. К. Анохиным было высказано предположение, что благодаря химической специфике этих возбуждений в цитоплазме нейрона создаются предпосылки для специфического взаимодействия поступающих в него разнообразных возбуждений на основе ферментативных реакций.

Одним из наиболее интригующих и, вероятно, необычно сложных аппаратов функциональной системы П. К. Анохин считал акцептор результатов действия. Формируясь одновременно с принятием решения, он представляет аппарат прогнозирования признаков будущего результата и сличения их с помощью обратной афферентации с параметрами реально полученных результатов. Представления об акцепторе результатов действия сложились у П. К. Анохина еще в 1933 г. на основании опытов с выработкой условных рефлексов при активном выборе стороны подкрепления. Обнаружилось, что внезапная подмена подкрепления (появление в кормушке мяса вместо сухарей) вызвала «рассогласование» между сформированной в акцепторе действия моделью афферентного подкрепления в виде сухарей и неожиданно поданным мясом. В результате рассогласования у собаки возникла ориентировочно-исследовательская реакция, и только через несколько секунд после этого она принялась за еду (П. К. Анохин, Е. Ф. Стрел, 1933).

Каждому из нас хорошо известна эта реакция удивления, когда вместо одного ожидаемого события происходит другое, однако случай, по выражению Пастера, благоприятствует умам подготовленным. Исследование процесса формирования акцептора результата действия привело П. К. Анохина к убеждению, что общепринятое представление о поступательном линейном распространении возбуждения в нервной системе, составляющее основу рефлекторной доктрины, не выдерживает критики. Аппарат акцептора результатов действия, формируясь на основе адекватного афферентного синтеза, предвосхищает афферентные свойства именно того результата, который должен быть еще только получен в соответствии с принятым решением, т. е. еще до совершения действия, и таким образом, он опережает реальную последовательность событий в отношениях между организмом и средой. Именно акцептор результатов действия предоставляет организму единственную возможность исправить ошибку поведения.

В дальнейших исследованиях было показано, что в формировании акцептора действия, кроме афферентных возбуждений, составляющих признаки будущего результата действия, принимают участие и эфферентные возбуждения. Они распространяются по коллатералям пирамидного тракта ко многим вставочным нейронам, расположенным на различных уровнях центральной нервной системы. В дальнейшем, после реализации действия, на эти же нейроны поступает афферентация, характеризующая параметры полученного результата. Процесс оценки полученного реального результата заключается в сличении прогнозируемых параметров с параметрами реально совершившегося действия. Результат оценки в свою очередь определяет дальнейшее поведение. В случае несоответствия реально полученного результата с прогнозируемым наступает рассогласование, активизирующее ориентировочно-исследовательскую реакцию, которая помогает подбору дополнительной афферентации для построения нового синтеза и новой формы поведения, обеспечивающей достижение полезного результата.

Принципиальное значение такого механизма состоит в том, что физиологи приблизились к пониманию процессов, благодаря которым происходит прогнозирование будущего. Представление об акцепторе результатов дей-