

## РЕФЛЕКТОРНЫЕ МЕХАНИЗМЫ

### ДЕЙСТВИЯ РАЗДРАЖИТЕЛЯ НА АНАЛИЗАТОРЫ<sup>1</sup>

Целостная картина того, как осуществляется процесс восприятия и в каком отношении находится рецепция к механизмам образования условных рефлексов, неотделима от нового понимания самого механизма анализатора, которое складывается в настоящее время в связи с исследованиями в области физиологии нервной системы (см. Брейзье, 1955; Готчик, 1955).

В отличие от классического представления о проведении возбуждения в анализаторе по специфически связанным с данным рецептором путям нужно представить себе не один, а по крайней мере два пути проведения возбуждения: *специфический* и *неспецифический*. В качестве примера можно указать на зрительный анализатор, специфический путь которого, начинаясь в фоторецепторах сетчатки, через систему биполярных и ганглиозных клеток сетчатки следует в наружное колленчатое тело и оттуда к четвертому слою коркового отдела, расположенного в затылочной области (17-е поле по Бродману). Этот хорошо известный путь распространения возбуждения является специфическим для следования специальных сигналов в зрительной системе.

Однако это не единственный путь распространения возбуждения, вызванного действием светового раздражителя. От зрительного пути отходят коллатерали к *ретикулярной системе* — сложному клеточному образованию, начинающемуся от спинного мозга и заканчивающемуся в неспецифических ядрах таламуса. Эта система также передает возбуждение в кору. Но в отличие от импульсов, идущих по специфическому пути проведения возбуждения, импульсы, поступающие в ретикулярную систему, многократно отражаясь, не передают специальную информацию, связанную с тонким различением свойств предмета, а регулируют возбудимость корковых клеток, заканчиваясь в коре синапсами неспецифических волокон.

Итак, специфический путь связан с передачей специальной информации. Путь неспецифический, как это следует из данных Лоранте де Но (1943; см. Фултон, 1951), выходит на все слои коры и служит для передачи тонизирующих активирующих влияний. Различие этих двух систем проведения возбуждения выражается в различных электрических показателях: проведение импульса в специфической системе характеризуется возникновением в коре потенциала действия первичного ответа коры; проведение же возбуждения по неспецифическому пути характеризуется вторичным ответом и затянутым действием, состоящим в эффекте изменения фоновой ритмики коры. Этот эффект выражается в появлении быстрых

высокоамплитудных колебаний, сменяющих более медленный ритм. Он объясняется десинхронизацией — нарушением ритмичности в разряде нервных клеток коры в связи с влиянием ретикулярной системы.

Специфический и неспецифический пути проведения возбуждения различаются областью распространения возбуждения в коре. В то время как специфический ответ возникает в точках коры, представляющих по принципу сомато-топической проекции соответствующие точки рецепторной поверхности на периферии, неспецифическое влияние вызывает генерализованное воздействие в широких областях коры. Отличаются обе системы и временем проведения возбуждения. Так, первичный ответ на свет, связанный со специфической системой, достигает максимума через 67,5 мсек. Вторичный ответ, связанный с ретикулярной системой, достигает максимума спустя 117,5 мсек. (Монье, 1956). Изменение фоновой ритмики наступает с латентным периодом около 300 мсек.

В передаче активирующего влияния на корковые нейроны участвуют две основные части ретикулярной системы — стволовая и таламическая, отличающиеся по характеру своего действия. К этим отделам ретикулярной системы на разных уровнях отходят специальные коллатерали, так что изолированное разрушение одной системы не исключает действия другой. Стволовая ретикулярная система оказывает влияние на всю кору, вызывая широко распространенную депрессию (десинхронизацию) медленных корковых ритмов. В отличие от нее ретикулярная система таламуса обладает более избирательным действием; одни ее отделы локально влияют на передние сенсомоторные, а другие — на задние области коры, связанные с переработкой зрительно-слуховой информации.

Условия проведения возбуждения в специфическом и неспецифических путях значительно отличаются друг от друга.

Это позволяет рассматривать их в известном отношении независимо. Так, в условиях сна (естественного или медикаментозного) проводимость специфического пути сохраняется высокой, и первичный ответ коры регистрируется при этом наиболее отчетливо. Вместе с тем сон, связанный с выключением ретикулярной системы, лишает кору тех активирующих воздействий, которые возникают под влиянием возбуждения ретикулярной формации. При этом специфическое возбуждение, отчетливо выражающееся в появлении первичного ответа коры, не ведет к поведенческому акту (в опытах у животных). Анестезированное животное не реагирует изменением своего поведения на пришедший в кору специфический для данного анализатора раздражитель. Во сне у человека, когда активирующая деятельность ретикулярной системы снижена и кора заторможена, специфический раздражитель также не воспринимается и не

вызывает изменений поведения. Следовательно, хотя специфическая и неспецифическая системы афферентации и могут рассматриваться в целях анализа независимо друг от друга, только их совместная деятельность может обеспечить рецепцию раздражителя и его использование в регуляции поведения (Эдриан, 1954; Хебб, 1955). Таким образом, анализатор, участвуя в актах восприятия, образует единое целое только при взаимодействии специфической и неспецифической систем возбуждения.

Итак, первым принципом, существенно дополняющим наши представления об анализаторе, является *принцип взаимодействия специфического и неспецифического путей проведения возбуждения*.

Вторым, не менее важным принципом, развивающим наши представления об анализаторе как собственно афферентной системе, является принцип, *требующий рассмотрения анализатора как афферентно-эфферентной системы*. Периферические воспринимающие приборы, участвующие в деятельности анализатора, ведут себя не только как рецепторы, но и как эфферторы. Применяя к анализатору термин, получивший широкое распространение в кибернетике, можно сказать, что он работает как система с *обратной* связью, изменяя функциональное состояние рецепторов под влиянием сигналов, поступающих из вышележащих отделов (Гранит, 1955). Эти обратные связи имеются на разных уровнях анализатора. Элементарной формой такой обратной связи являются волокна, возвращающиеся к нервной клетке назад от основного пути передачи возбуждения (Экклс, 1953).

Обратные связи имеют место как в системе специфического, так и неспецифического путей проведения возбуждения. Раздражение специфических ядер, например наружного колленчатого тела для зрительного анализатора, приводит к проведению возбуждения в направлении к сетчатке (Додт, 1956). Обратная связь существует между корой и специфической системой таламуса. Так, раздражение зрительного нерва позволяет обнаружить при отведении от коры и таламуса многократные отражения этого импульса («эффект реверберации» Чанга, 1950).

Но сильные влияния на рецептор оказывает и неспецифическая (ретикулярная) система, связанная с рецептором эфферентными волокнами. Активирующее влияние ретикулярной системы на рецептор приводит к снижению порога его возбуждения и возрастанию лабильности (Гранит, 1955). Столь же важное значение имеют непрерывные обратные связи между неспецифической ретикулярной системой и корой. Этим влияниям, осуществляющимся через таламокортикальные связи в виде непрерывных циклов возбуждения, принадлежит важное место в поддержании уровня возбуждения, на котором разыгрывается динамика приходящих в

кору специальных информации. Доказательством важности этих обратных связей между корой и подкоркой в организации определенного уровня возбуждения служит то, что участок коры, теряющей эти таламокортикальные связи, теряет и способность генерировать ритмические колебания (Берне, 1951).

Таким образом, важнейшим выводом относительно анализатора как афферентно-эфферентной системы является положение об участии в деятельности анализатора систем обратных связей, включающихся на разных уровнях анализаторного прибора и осуществляющих функцию саморегуляции анализатора в зависимости от характера действующего на него раздражителя.

Можно предположить, что эти системы обратных связей являются существенным механизмом отбора и переработки сигналов, поступающих от рецепторных окончаний при действии предметов внешнего мира.

Но принцип обратной связи выражается не только в прямом обмене афферентных сигналов и эфферентных «команд»; настраивающих анализатор через механизм неспецифической и специфической систем проведения возбуждения. Важнейшее значение принадлежит таким рефлекторным регуляциям, которые косвенно влияют на анализатор: изменения мышечного тонуса проприомускулярных аппаратов рецепторов, дыхания, сосудистые изменения и т. д.

Среди разных рефлексов, участвующих в регуляции анализаторных приборов, следует выделить две группы, которые по-разному связаны с специфической и неспецифической системами проведения возбуждения. Первая группа рефлексов непосредственно связана со специфической системой проведения возбуждения. Эти рефлексы характеризуются тем, что они могут быть вызваны только адекватными для данного анализатора раздражителями; они локальны по своему протеканию и приурочены к свойствам возбуждающего их агента. Эти рефлексы, как показали наши опыты, обладают общими свойствами и составляют группу *адаптационных рефлексов*. Примером рефлексов этой группы может служить сужение зрачка при действии света, которое осуществляется передачей возбуждения по специфическому пути зрительной системы.

Другая группа рефлексов связана с проведением возбуждения по неспецифической системе. Эти рефлексы отличаются тем, что они сильно генерализованы и не приурочены к определенным свойствам вызывающего их агента, возникая при всех изменениях окружающей среды. Сюда относятся сужение периферических сосудов, задержка дыхания, торможение общих движений, расширение зрачков, короче — все те реакции, которые мы отнесли в

качестве отдельных компонентов к системе *ориентировочного рефлекса*. Таким образом, специфическая и неспецифическая системы возбуждения анализатора связаны с двумя группами рефлекторных регуляций, имеющих различное функциональное значение и разные свойства, вытекающие из свойств специфической и неспецифической систем возбуждения анализатора.

Разделение ретикулярной системы на стволовую ретикулярную систему, оказывающую на кору диффузное действие и обладающую более локализованным действием таламическую систему, совпадает с проведенным нами разделением ориентировочных рефлексов на *генерализованные* и *локальные* (Соколов, 1956). Последние, создавая избирательную настройку анализатора, особенно отчетливо выступают в актах произвольного внимания человека.

Для деятельности ретикулярной системы характерна конвергенция импульсов, сходящихся от различных раздражителей внешней среды, которые создают фон определенной активности, влияя на уровень возбуждения корковых клеток. С этой точки зрения ориентировочные рефлексы, стойко поддерживающие уровень возбуждения анализаторов через соответствующие соматические и вегетативные механизмы рефлекторной регуляции, заслуживают выделения их в специальную группу. Эту группу ориентировочных рефлексов мы описали под названием *тонических* ориентировочных рефлексов, в отличие от *физических*, связанных со срочной активацией анализаторов по поводу внезапно изменившейся обстановки (Соколов, 1955).

Опыты показали, что тонический ориентировочный рефлекс выражается не только в установке мышечного аппарата рецептора (например, зрительной фиксации), но и в уровне электрической активности коры, отражающемся в увеличении лабильности и повышении чувствительности (например, зрительного анализатора).

Третью, особую группу рефлексов занимают *оборонительные рефлексы*, которые имеют черты адапционных рефлексов и связаны с данным специальным анализатором, а с другой стороны, теснейшим образом связаны с включением в действие неспецифической системы возбуждения и механизма диффузной реакции, включая гуморальную регуляцию возбудимости анализаторов.

Таково общее представление об анализаторе как системе, включающей специфические и неспецифические пути проведения возбуждения и механизмы обратных связей, участвующих в рефлекторной регуляции возбудимости разных отделов анализатора.

## Литература

1. Брейзье М. Электрическая активность нервной системы. М., ИЛ, 1955.

2. Монье М. Временно-пространственная конфигурация электрических ответов зрительного центра коры на световые стимулы у человека. Сб. «Проблемы современной физиологии нервной и мышечной систем». Тбилиси, 1956.
3. Соколов Е. Н. Высшая нервная деятельность и проблема восприятия. «Вопросы психологии», 1955, № 1.
4. Соколов Е. Н. Методика изучения кожно-гальванических и двигательных условных рефлексов у человека. «Высшая нервная деятельность», т.6, вып.4, 1956.
5. Adrian E. D. The physiological basis of perception. In: «Brain mechanisms and consciousness». Ed. F. Delafresnaye. Oxford, 1954, pp. 237—243 (group discuss., pp.234—248).
6. Bums B. D. Some properties of isolated cerebral cortex in unanaesthetized cat. «J. physiol.», vol. 12, 1951, pp.156—175.
7. Chang H.T. The repetitive discharges of corticothalamic reverberating circuit. «J. neurophysiol.», vol. 13, 1950, pp. 235—257.
8. Dodt E. Centrifugal impulses in rabbit's retina. «J. neurophysiol.», vol. 19, 1956, pp. 301—307.
9. Eccles J.C. The neurophysiological basis of mind. The principles of neurophysiology. Oxford, 1953, p. 314.
10. Fulton J.F. Physiology of the nervous system. 3-d ed. rev. (2-d print.). New York, 1951, 667 p.
11. Gottschick J. Die Leistungen des Nervensystems. 2-te Aufl. Jena, 1955, 840 S.
12. Granit R. Receptors and sensory perception. Jale, 1955.
13. Hebb DJL. Drives and the C.N.S. (conceptual nervous system). «Psychol. rev.», vol. 62, 1955, pp. 243—254.

---

<sup>1</sup> Е. Н. Соколов. Восприятие и условный рефлекс, гл. IV. Изд-во МГУ, 1958, стр. 293—317.