вого материала тех представителей и те состояния, которые, с точки зрения эволюции функций, представляют особый интерес.

В 1931 г. Л. А. Орбели был избран членом-корреспондентом, а в 1935 г.—действительным членом Академии наук СССР. С 1936 г., после смерти И. П. Павлова, академик Л. А. Орбели возглавлял советскую физиологическую науку. Под его руководством в стенах двух крупных институтов—Физиологическом институте им. И. П. Павлова АН СССР и в Институте эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности АМН СССР—широким фронтом разворачиваются исследования в самых различных областях физиологической науки.

В 1939 г. Л. А. Орбели избирается академиком-секретарем биологического отделения, а в 1942 г.—вице-президентом АН СССР. Находясь на этой должности, в тяжелые годы Великой Отечественной войны он руководит всей биологической наукой страны. В 1943 г. генерал-полковник медицинской службы Л. А. Орбели назначается начальником Военно-медицинской академии им. С. М. Кирова. В том же году он избирается академиком Академии наук Армянской ССР, а через год—действительным членом Академии медицинских наук СССР.

Левон Абгарович Орбели избирается действительным членом многих зарубежных академий наук, обществ и университетов. Ему присваивается высокое звание Героя Социалистического Труда. За заслуги перед Родиной он был награжден четырьмя орденами Ленина, двумя орденами Трудового Красного Знамени, орденом Красной Звезды и многими медалями. За книгу «Лекции по физиологии нервной системы» Л. А. Орбели была присуждена Государственная премия I степени.

Академик Л. А. Орбели скончался 9 декабря 1958 года, оставив огромное научное наследие и многочисленных учеников и последователей.

«Биолог. жс. Армении», т. 35, № 6, 1982.

УДК 612.822.8

О ПЛАСТИЧНОСТИ И ФОРМАХ ЕЕ ПРОЯВЛЕНИЯ В ДЕЯТЕЛЬНОСТИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

А. М. ЗИМКИНА, Н. В. ЗИМКИН

На основании лабораторных и клинических исследований обсуждаются некоторые механизмы пластичности центральной нервной системы.

Л. А. Орбели неоднократно подчеркивал огромное значение пластичности нервной системы при регуляции двигательных и вегетативных функций в норме и патологии.

Пластические свойства организма, в частности ЦНС, на различных этапах эволюционного развития неодинаковы. Они достигают максимального развития у высокоорганизованных представителей животного

мира и, в особенности, у человека, у которых особенно высоко развита также интегративная деятельность, обеспечивающая неограниченные возможности образования временных связей. Это обусловлено, в первую очередь, развитием ассоциативных структур мозга, в том числе таламо-фронтальных и таламо-париетальных отделов [2]. Морфофункциональные пластические свойства в процессе деятельности выражаются у них в гипертрофии рабочих органов, в том числе нейронов, в ветвлении аксонов, увеличении числа синапсов, реактивном синаптогенезе, в перестройке взаимодействия афферентных систем и изменении значения управляющих сигналов с образованием новых поведенческих связей и т. д.

Пластичность выше как у более молодых по возрасту организмов, так и у более молодых в эволюционном отношении отделов мозга.

Известно, что каждый поведенческий акт реализуется функциональной системой соматических и вегетативных проявлений деятельности [1]. При этом характеристика этой системы связана с пространственными и временными особенностями деятельности всех составляющих элементов.

Наряду с приспособлением к внешней среде пластичность совершенно необходима и при изменениях внутренней среды, особенно резко проявляющихся при деятельном состоянии организма. Примеры приспособления к изменившимся условиям внутренней среды, в том числе весьма тонкого характера, можно наблюдать на мышцах при их работе и в восстановительном периоде. При сократительной деятельности в мышцах происходят непрерывные изменения температуры и кислородного режима, накопление метаболитов и т. д. В результате изменяются такие свойства их, как вязкость, твердость и сила сокращения [12]. Сила варьирует также при сокращении в зависимости от исходной степени растяжения мышцы, что постоянно имеет место при двигательной деятельности. Следует также учесть, особенно при длительной работе, что многие двигательные единицы не способны к более или менее продолжительной деятельности [7, 37]. Так, по данным Замостьяна и Зотова [7], между работоспособностью различных двигательных единиц существует огромная разница. При непрерывном раздражении у крыс периферического конца перерезанного нерва током частотой в 30 Гц одни из двигательных единиц генерировали биопотенциалы до конца двухчасового опыта, другие характеризовались возникновением пачек биопотенциалов с перерывами между ними, третьи же обнаруживали только единичные потенциалы с большими интервалами молчания.

Естественно, что при разных движениях центральная нервная система использует в мышце различные комплексы двигательных единиц. Но это имеет место и при внешне стереотипно выполняемых двигательных актах, например, ходьбе, ритмическом педалировании и т. д. Изменения внутренней среды в мышце, возникающие при деятельности, разная степень исходного растяжения мышечных волокон и быстрая утомляемость некоторых двигательных единиц делают необходимым при повторном движении мобилизовывать несколько иной ансамбль моторных единиц с различным их количеством в этом комплексе. Это на-

ходит свое выражение, например, в том, что при внешне стандартных движениях при педалировании с точным учетом одинаковости времени вращения при повторных двигательных актах электромиограммы несколько отличаются друг от друга [5]. Таким образом, при выполнении внешне одинаковых движений одни мышцы и двигательные единицы повторно многократно участвуют в осуществлении двигательного акта, и функциональная динамическая мозаика в ЦНС при этом характеризуется так называемыми «жесткими» связями, другие же входят в состав активно сокращающегося ансамбля мышечных элементов эпизодически, чередуясь,—«гибкие» связи [3, 4, 11].

В связи с вариативностью комплексов двигательных единиц при выполнении однообразных циклических движений возникает вопрос о правомочности обозначения таких двигательных актов термином «динамический стереотип», что имеет место в литературе по физиологии труда и спорта. При циклической деятельности в виде ходьбы, бега, плавания, передвижений на коньках и велосипеде и т. д. понятие «динамический стереотип», в сущности, отражает только последовательность смен фаз движения. Все же остальные внешние показатели этих двигательных актов, как, например, длительность фаз, соотношение между ними, длина шагов и т. д., постоянно варьируют в зависимости от грунта и его наклона, возникновения утомления, наличия груза и его расположения на звеньях тела и т. д. Что касается внутренней структуры движения, то, как уже указывалось, она всегда варьирует в зависимости от изменений внутренней среды. Поэтому «динамический стереотип», относящийся только к некоторым особенностям движения, не отражает сущности двигательного акта и не должен подменять такой термин, как «двигательный навык».

Вариативность внутренней структуры и многих показателей внешней структуры двигательного акта позволяет предполагать, что центральная нервная система при регуляции движений в основном функционирует по механизму поиска программ оптимального решения, основанного на принципе экстраполяции на основе гено- и фенотипического опыта.

Понятие «экстраполяция», широко используемое особенно в математике и статистике, было предложено Крушинским применительно к поведенческим актам у животных [28]. Мы считаем, что разные проявления экстраполяции, в той или иной мере свойственные всем отделам нервной системы, в том числе и спинному мозгу [8, 9], широко используются при нервной регуляции двигательных функций. При наличии многих исполнительных приборов выполнение одного и того же акта возможно как с повторным использованием одних и тех же мышц в двигательных единицах (динамический стереотип), так и путем создания каждый раз их новой комбинации. Первый путь, т. е. образование динамического стереотипа, проще, но он груб и неприспособлен для адаптации к постоянно изменяющимся условиям внешней и внутренней среды. Экстраполяция—сложнее, но зато надежнее, пластичнее при изменениях условий деятельности мышц и возникновении в нервных центрах утомления. Поэтому она является основным механизмом внутрен-

ней структуры движения, а динамический стереотип—дополнительным, касающимся только частных сторон двигательного акта.

При осуществлении временных связей именно экстраполяция, а не динамический стереотип, обеспечивает пластичность нервной регуляции функций, обуславливающую возможность тонкого приспособления к постоянно изменяющимся условиям внешней среды, о которых писал Л. А. Орбели. Временные связи как в отношении восприятия раздражителей, т. е. в афферентной части, так и применительно к осуществлению ответных реакций, т. е. в эфферентной части, не всегда являются строго специализированными. В афферентной части это проявляется в первоначальном обобщении раздражителей. Вследствие этого тонкие дифференцировки образуются лишь после специальной практики с угашением реакций на раздражители, родственные по своему характеру основному. В эфферентной же части движение в начале обучения даже внешне осуществляется со значительными вариациями. Внутренняя же структура двигательного акта, т. е. состав мышц и двигательных единиц в них, варьирует даже в тех случаях, когда акт внешне осуществляется относительно стереотипно [10, 13].

Постоянное изменение внешней и внутренней среды требует соответствующего изменения состояния нейронов в ЦНС, создания непрерывно изменяющихся паттернов возбуждения и торможения, т. е. динамики функциональной мозаики.

Динамика функциональной мозаики наблюдается не только при физических напряжениях, но и, как указывал Л. А. Орбели, при всех видах деятельности организма, в частности при умственной работе. Закономерности, которым подчиняется непрерывно варьирующая функциональная мозаика, обусловлены пластичностью нервной системы и носят вероятностный характер. Вместе с тем они обнаруживают некоторые общие черты.

Пластичность нервной системы и огромная избыточность ее элементов позволяют осуществлять взаимозаменяемость и посменность функционирования отдельных элементов. Это свойство составляет одну из важнейших основ организации динамики функциональной мозаики [34].

Посменность функционирования, или закон перемежающейся активности, сформулированный для уровня ультраструктур [29], имеет общепарафизиологическое значение. Таким путем создаются значительные функциональные и морфологические резервы, обеспечиваются взаимозамещаемость и широкая возможность выбора оптимальной программы деятельности, предупреждается развитие утомления или истощения и т. д. [15, 17, 21, 23—25].

Для обозначения устойчивого состояния организма и условий, его создающих, что не менее важно, Кеннон [35] предложил термин «гомеостаз». Современная теория гомеостаза прекрасно изложена в статье Горизонтова [6]. Подобно Кеннону, он понимает под гомеостазом не только известное постоянство физиологических констант, но и процессы координации и адаптации, обеспечивающие единство организма со средой.

В настоящее время в целях анализа различных механизмов гомеостаза выделены различные его типы, как, например, эндокринный гомеостаз, сердечно-сосудистый и др. [6]. В последнее время стали пользоваться термином «мозговой» или «нервный гомеостаз». Получены данные о существовании также тканевого гомеостаза [26].

Еще начиная с 1961 г. нами [15—17, 20 и др.], вслед за Дэвисом [36], было выделено понятие «церебрального гомеостаза». Основанием к этому послужило несколько моментов. Во-первых, несмотря на то, что деятельность организма основана на интегральной кооперации многих органов и систем, ведущая роль в процессах саморегуляции и самоорганизации принадлежит ЦНС. Кроме того, при некоторых патологических состояниях ЦНС, преимущественно связанных с нарушением функций неспецифических систем, наблюдается дезорганизация и дисрегуляция деятельности организма в целом. Доводом в пользу выделения специального термина «церебральный гомеостаз» послужила также исключительная сложность регулирующей и интегративной деятельности ЦНС.

Церебральный гомеостаз, сочетающийся с механизмами гуморальной регуляции, проявляется на всех уровнях ЦНС. Одним из таких примеров могут служить ионные каналы, которые способны избирательно пропускать через мембрану нейрона поток определенных ионов. Специальный сенсорный механизм, условно названный «ворогами», позволяет быстро открывать и закрывать эти каналы [27 и др.].

Проявления церебрального гомеостаза (нервного, мозгового) на системном уровне описаны многими авторами и составили специальный предмет наших многолетних исследований. Сотрудниками нашей лаборатории были разработаны некоторые критерии и показатели нормального церебрального гомеостаза и его нарушений [15, 16, 18, 19, 23, 30, 33].

В итоге показано, что церебральному гомеостазу, наряду с адаптивной регуляцией, принадлежит существенная роль в организации интегральной приспособительной деятельности организма [19, 21, 24].

Следует подчеркнуть два аспекта, которые лежат в его основе. Церебральный гомеостаз поддерживает устойчивость функциональной системы в пределах определенного адаптационного уровня, корректируя флюктуации вокруг среднего. Вместе с тем, сами флюктуации являются источником управляющих сигналов, действующих по принципу обратной связи. Ширина оптимального пика значений и допустимая область изменений регулируются церебральным гомеостазом, поэтому он должен обладать высокой чувствительностью и малой инерционностью [17, 24]. Можно предполагать, что динамичность функциональной мозаики является одним из механизмов церебрального гомеостаза. Диапазон колебаний его параметров в норме не выходит за определенные физиологические границы. Вместе с тем, значения параметров этих колебаний различны не только в разных ситуациях, но и в одной и той же ситуации в зависимости от функционального состояния организма и нелинейности биологических систем. Этот диапазон наиболее узок при оптимальном состоянии, но и этот оптимум меняется в зависимости от

факторов внешней и внутренней среды. Он расширяется в процессе поиска новых программ, при эмоциональном напряжении и т. д. Вслед за тем у здорового человека наступает стабилизация внешних проявлений реакций и функционального состояния [17, 21, 23 и др.].

В своих лекциях И. П. Павлов говорил, что «...патологическое часто открывается нам, разлагая и упрощая то, что заслонено от нас, сложное и усложненное, в физиологической норме» (Полн. собр. соч., V, 31; М.—Л., 1951). В свою очередь Л. А. Орбели считал изучение патологических состояний одним из кардинальных направлений эволюционной физиологии, позволяющих проникнуть в механизмы формирования координативных отношений [31].

Многолетними экспериментальными и клиническими исследованиями нашей лаборатории подтвердилась справедливость этих положений [15—18, 20, 22].

Была выделена особая форма нарушений процессов саморегуляции названная нами «болезнь регуляции» [14, 17, 19, 20]. Характерным для нее была дезорганизация нервной деятельности, связанная со сдвигом уровней возбудимости, реактивности и лабильности на фоне отсутствия или слабой выраженности симптомов органического поражения ЦНС. Вместе с тем, больные предъявляли множество (при этом довольно однотипных) своеобразно сочетающихся жалоб.

У подавляющего большинства больных (отдаленные последствия закрытой черепно-мозговой травмы или нейроинфекций, неврозы) наиболее частым и ярким явлением была выраженная неустойчивость двигательных, вегетативных и психических функций (устойчивая неустойчивость) [15], или синдром неустойчивости [30].

Диапазон колебаний параметров реакций намного превышал нормальный и еще больше отличался при нагрузках или эмоциональном напряжении. Это четко проявилось, например, при биоадаптивном управлении с помощью обратной связи [23, 25]. Наблюдались значительные колебания отдельных параметров и значительная неустойчивость межсистемных связей. Стабилизации конечного эффекта почти никогда не удавалось достигнуть. В отдельных случаях, когда она все же достигалась, значительные колебания параметров в процессе произвольного адаптивного управления можно было рассматривать как компенсаторное расширение диапазона поиска.

Однако чаще неустойчивость носила хронический характер и стабилизация отсутствовала. Такая форма неустойчивости, в отличие от физиологически целесообразной вариативности, должна считаться патологической, она сопровождается общей дезорганизацией деятельности [17, 18, 22, 30].

Наконец, следует упомянуть о специально вызванной неустойчивости, или дестабилизации, направленной на расшатывание патологических жестких связей [14].

Другая форма болезней регуляции, также связанная с нарушением церебрального гомеостаза, характеризуется значительным снижением подвижности нервных процессов, инертностью, ареактивностью.

Обе формы отклонений от физиологического уровня церебрального гомеостаза приводят к снижению эффективности экстраполяции и приспособительных возможностей. Они укладываются в представления об устойчивом патологическом состоянии [3], но ими не исчерпываются.

Таким образом, пластичность нервной системы, выражающаяся в виде вариативности функциональной мозаики ЦНС и ансамблей эффекторных приборов, обеспечивает путем экстраполяции адекватность ответных реакций, возникающих при изменении внешней и внутренней среды. Но эта адекватность снижается при нарушении церебрального гомеостаза и проявляется в виде «болезни регуляции» и патологической неустойчивости функций нервной системы.

Государственный ордена Ленина и ордена Красного Знамени
Институт физической культуры им. П. Ф. Лесгафта

Поступило 14.IV 1982 г.

ԿԵՆՏՐՈՆԱԿԱՆ ՆՅԱՐԳԱՅԻՆ ՀԱՄԱԿԱՐԴԻ ՊԼԱՍՏԻԿՈՒԹՅԱՆ
ԵՎ ՆՐԱ ԱՐՏԱՀԱՅՏՄԱՆ ԶԵՎԵՐԻ ՄԱՍԻՆ

Ա. Մ. ԶԻՄԿԻՆԱ, Ն. Վ. ԶԻՄԿԻՆ

Լաբորատոր և կլինիկական պայմաններում տարված հետազոտությունների հիման վրա քննարկվում են կենտրոնական նյարդային համակարգի պլաստիկության որոշ մեխանիզմներ:

FORMS OF PLASTICITY AS MANIFESTED IN NERVOUS
SYSTEM ACTIVITIES

A. M. ZIMKINA, N. V. ZIMKIN

A review on the problem of plasticity based on different mechanisms of changes in CNS activity is given, related to the investigations carried out in laboratory and clinical conditions.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Анохин П. К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М., 1968.
2. Батуев А. С. Высшие интегративные системы мозга. Л., 1981.
3. Бехтерева Н. П. Нейрофизиологические аспекты психической деятельности человека. Л., 1974.
4. Бехтерева Н. П. Здоровый и больной мозг человека. Л., 1980.
5. Бойко М. И. Автореф. дисс., Л., 1974.
6. Горизонтов П. Д. В кн.: Гомеостаз. 5—24, М., 1976.
7. Замостьян В. П., Зотов С. В. Физиол. журн. СССР, 62, 10, 1452—1459, 1976.
8. Зимкин Н. В. В кн.: Спортивная медицина и лечебная физкультура в Ленинграде. 17—28, Л., 1967.
9. Зимкин Н. В. В кн.: Руководство по физиологии. Физиология мышечной деятельности, труда и спорта. 114—115, Л., 1969.
10. Зимкин Н. В. В сб.: Сенсомоторика и двигательный навык. 5—26, Л., 1973.
11. Зимкин Н. В., Васильева В. В., Захарьянц Ю. З., Коссовская Э. Б., Пахомов В. Г., Разумов С. А., Сологуб Е. Б. XI съезд Всесоюз. физиол. об-ва им. Павлова, 2, 430, Л., 1970.

12. Зимкин Н. В., Де-Агинако К., Бойко М. И., Пахомов В. Г., Пахомова Т. Г., Пачеко И., Райков В. Т. В сб.: Физиологические механизмы адаптации к физическим нагрузкам и развитие тренированности у спортсменов, 34—67, Л., 1946.
13. Зимкин Н. В., Пахомов В. Г. Физиол. журн. СССР, 58, 5, 630—640, 1969.
14. Зимкина А. М. В кн.: Основы врачебно-трудоу экспертизы. 126—176, М., 1960.
15. Зимкина А. М. В сб.: Нейрофизиологические исследования при нервно-психических заболеваниях. 3—29, Л., 1961.
16. Зимкина А. М. Физиол. журн. СССР, 57, 7, 1011—1018, 1972.
17. Зимкина А. М. Нейрофизиологические исследования в экспертизе трудоспособности. 11—51, Л., 1978.
18. Зимкина А. М., Асафов Б. Д., Лоскутова Т. Д., Резникова Т. Н., Святогор И. В кн.: Нейрофизиологические механизмы психической деятельности человека. 201—214, Л., 1974.
19. Зимкина А. М., Климова-Черкасова В. И. В кн.: Нейрофизиологические исследования в экспертизе трудоспособности. 253—259, Л., 1978.
20. Зимкина А. М., Климова-Черкасова В. И., Маккавейский П. А. В кн.: Мат-лы Всесоюз. конф. «Теоретические основы оптимизации диагностики и лечения болезней нервной системы. 33—37, Л., 1980.
21. Зимкина А. М., Лоскутова Т. Д. Физиология человека, 2, 2, 179—193, 1976.
22. Зимкина А. М., Маккавейский П. А. В кн.: Клинико-электрофизиологические показатели функционального состояния головного мозга человека. 3—34, Л., 1971.
23. Зимкина А. М., Маркман В. Г., Тимофеева А. Н. Физиология человека, 5, 3, 457—467, 1979.
24. Зимкина А. М., Меницкий Д. Н., Антомонов Ю. Г., Зингерман А. М., Лоскутова Т. Д., Шишкин Б. М. В кн.: Адаптивная саморегуляция функций. 149—191, М., 1977.
25. Зимкина А. М., Тимофеева А. Н., Маркман В. Г. Тр. XIII съезда физиологического общества им. И. П. Павлова. 263, Л., 1979.
26. Кетлинский С. А. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 78, 1, 29—49, 1980.
27. Костюк П. Г. Физиология центральной нервной системы. Киев, 1977.
28. Крушинский Л. В. Биологические основы рассудочной деятельности. М., 1977.
29. Крыжановский Г. Н. В кн.: Биологические ритмы в механизмах компенсации нарушенных функций. 20—28, М., 1973.
30. Маккавейский П. А. В кн.: Электрофизиологические исследования в клинике и экспертной практике. Л., 1964.
31. Орбели Л. А. Избр. тр. 1, 383 и 446—455, М.—Л., 1961.
32. Павлов И. П. Полное собр. соч., 4, 317, М.—Л., 1951.
33. Поворинский А. Г. В кн.: Нейрофизиологические исследования в экспертизе трудоспособности. 51—77, Л., 1978.
34. Саркисов Д. С. В кн.: Биологические ритмы в механизмах компенсации нарушенных функций. 35—45, М., 1973.
35. Cannon W. B. The wisdom of the body. London, 1932.
36. Davis H. EEG and clin. neurophysiol., 23, 243, 1950.
37. Lännergren J., Smith H. S. Acta physiol. scand., 68, 263—274, 1966.