

УДК 612.01

СТАНОВЛЕНИЕ ФИЗИОЛОГИИ В САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКОМ УНИВЕРСИТЕТЕ (К 190-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ И.М. СЕЧЕНОВА)

© 2019 г. А. Д. Ноздрачев^{a, b}, Л. В. Соколова^{b, *}

^aФедеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт физиологии им. И.П. Павлова РАН, 199034 Санкт-Петербург, Россия

^bФедеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования “Санкт-Петербургский государственный университет”, 199034 Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: lvsokolova2001@mail.ru

Поступила в редакцию 20.02.2019 г.

После доработки 03.03.2019 г.

Принята к публикации 25.04.2019 г.

13 августа 2019 года исполняется 190 лет со дня рождения Ивана Михайловича Сеченова – выдающегося русского ученого-естествоиспытателя, стоящего у истоков создания целого ряда физиологических научных школ, в том числе и физиологической научной школы Санкт-Петербургского университета. В статье рассматриваются этапы ее развития и особенности становления фундаментальных направлений исследования – разработка проблем центральной регуляции нервных процессов и механизмов формирования интегративной деятельности мозга, выявление природы целенаправленного поведения и познавательной деятельности. В исканиях университетской физиологической школы отразилась смена парадигм научного мышления, что прослеживается при анализе взглядов И.П. Павлова, И.С. Бериташвили и А.А. Ухтомского на мозговые механизмы обеспечения поведения и психики с позиций развития творческого наследия И.М. Сеченова.

Ключевые слова: история науки, научные школы, нейрофизиология, интегративная работа мозга, целенаправленное поведение, образный характер психики, познавательная деятельность

DOI: 10.1134/S030117981903007X

ВВЕДЕНИЕ

Формирование научных физиологических школ, достижения которых составляют основу современного естествознания и медицины, неразрывно связано с университетским периодом развития науки. Хорошо поставленное преподавание фундаментальных наук в университетах, наличие исследовательских лабораторий, постоянный приток молодых научных сил, зрелость научно-общественной мысли явились теми факторами, которые определили успешное функционирование университетских научных школ. Каждая из них зародилась в разное время и при разных конкретных обстоятельствах, но все они вместе, переплетаясь в историческом и сущностном аспектах, несли общее и главное – обеспечение фундаментального биологического образования на основе следования принципу единства учебного и научного процессов.

В данной статье предпринята задача рассмотреть основные этапы становления физиологической научной школы Санкт-Петербургского университета, зарождение которой неразрывно связано

с именем Ивана Михайловича Сеченова. Приход Сеченова в университет стал определенной знаковой точкой в развитии университетской физиологической науки, с его именем связаны первые страницы становления этой уникальной научной школы: ему суждено было заложить основы фундаментальных направлений исследования нейрофизиологических закономерностей деятельности нервной системы и тем самым навсегда определить судьбу и неповторимое лицо университетской физиологической школы [10]. Именно в этой школе начали свой путь в науку И.П. Павлов, И.С. Бериташвили и многие другие ученые, создавшие свои оригинальные научные направления.

Жизнь науки – это непрерывное выдвижение новых теорий, гипотез, моделей, интерпретаций. По мнению одних ученых, движение научного знания происходит благодаря непрестанному порождению и опровержению (с помощью критики) различных теоретических предположений. Другие считают, что развитие науки есть результат столкновения альтернативных исследовательских программ. Третьи используют понятие парадигмы как

некоего устойчивого и целостного образования, складывающегося по ходу движения научной мысли, и оценивают периоды смены парадигм как периоды “революционной” перестройки мировоззрения.

Наиболее ярко этот период смены парадигм научного мышления прослеживается при рассмотрении взглядов Сеченова, Павлова, Бериташвили и Ухтомского на мозговые механизмы обеспечения поведения и психики.

НАЧАЛО РАЗВИТИЯ ФИЗИОЛОГИИ В САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКОМ УНИВЕРСИТЕТЕ

История развития физиологической науки в Санкт-Петербургском университете начинается с организации академиком Филиппом Васильевичем Овсянниковым (1827–1906) в 1863 г. анатомо-физиологического кабинета на возглавляемой им кафедре анатомии человека и физиологии животных физико-математического факультета (по уставу 1884 г. – кафедра зоологии, сравнительной анатомии и физиологии). Он является одним из основателей отечественной гистологии и сравнительной физиологии нервной системы, автором фундаментальных трудов по эмбриологии и паразитологии, свое назначение в университете видевший в продвижении идей нервизма – направления в науке, которое ставило во главу угла ведущую роль нервной системы в регуляции функций организма [12, 14, 15].

Овсянников кардинально изменил стиль преподавания на кафедре, и вместо традиционного словесного изложения материала стремился сопровождать лекции опытами над животными и микроскопическими демонстрациями. Несмотря на то что интересы его самого концентрировались на морфо-гистологических проблемах, уже в первые годы существования кафедры и кабинета предпринимались попытки экспериментальной работы по физиологии. Так, уже в 1864 г. студентам для исследования была предложена чисто физиологическая тема: “О влиянии блуждающего нерва на процесс дыхания”, при разработке которой была установлена инспираторная остановка дыхания при перерезке нерва. Вместе с тем при ограниченности средств кабинета возможность широкого развертывания физиологических работ, требующих сложной и дорогостоящей аппаратуры, была пока что весьма проблематична. Другая трудность заключалась в нехватке специалистов в области физиологии, способных не только преподавать данную дисциплину, но и организовать экспериментальную работу по соответствующему направлению.

По представлению кафедры в 1863–1866 гг. Министерство народного просвещения команди-

ровало недавнего выпускника Санкт-Петербургского университета Николая Игнатьевича Бакста (1842–1904) в Германию для подготовки к профессоруре по кафедре физиологии. Во время своей первой заграничной командировки Бакст работал в физиологической лаборатории Гейдельбергского университета под руководством знаменитого немецкого физика, математика, физиолога и психолога Германа Гельмгольца. За время пребывания в этой лаборатории им совместно с Гельмгольцем был выполнен ряд важных исследований: определена скорость распространения возбуждения по нервным волокнам у животных и человека; установлено время, необходимое для того, чтобы зрительное впечатление дошло до восприятия его сознанием; оценена зависимость сознательного восприятия от продолжительности впечатляющего фактора [14].

В 1867 г. Бакст представил физико-математическому факультету докторскую диссертацию “О скорости передачи раздражения по двигательным нервам человека” и после ее защиты в качестве приват-доцента был допущен к чтению лекций по специальным разделам анатомии и физиологии. Ему было поручено чтение таких курсов, как Остеология, Синдесмология и Органы чувств. В следующем году Бакст был отправлен университетом в новую заграничную командировку – на сей раз в Лейпцигский институт физиологии к не менее знаменитому ученому Карлу Людвигу, в лаборатории которого он изучал соотношение влияний ускоряющих нервов сердца и блуждающего нерва на сердечную деятельность. По возвращении в Петербургский университет в 1871 году и вплоть до своего ухода (1893) он в качестве приват-доцента читал лекции по физиологии кровообращения, физиологии органов чувств, физического и анатомического изучению глаза и вел практические занятия по физиологии.

В целях дальнейшего совершенствования экспериментальной работы и педагогического мастерства в области физиологии в 1868 г. Овсянников приглашает на кафедру (пока что в качестве лаборанта) молодого и талантливого ученого, выпускника Берлинского университета, Илью Фаддеевича Циона (1842–1912), который к тому времени уже получил основательную подготовку в зарубежных лабораториях и даже снискал Монтнионовскую премию Французской академии наук (1868) за известную работу о рефлекторном влиянии депрессорного нерва на сосудодвигательные центры [12, 14, 15]. Основным интересом Циона состоял в изучении физиологии кровообращения и нервной системы. В 1868 году он становится приват-доцентом кафедры, а с 1870 г. сверхштатным (экстраординарным) профессором, и берет на себя чтение специальных разделов по анатомии и физиологии, активно включаясь при этом и в налаживание исследовательской деятельности кафедры.

Благодаря этим усилиям за несколько лет кафедре удалось достаточно широко развернуть исследовательские работы студентов, многие из которых по окончании университета стали сотрудниками кафедры.

Так, в 1868 г. Цион взял под свое начало работу студента Сергея Ивановича Чирьева (1850–1915), которая была посвящена выяснению зависимости слюноотделения от блуждающего и симпатического нервов. Окончив университет в 1871 г., Чирьев становится консерватором (хранителем) физиологического кабинета, а уже в следующем году был оставлен при кафедре на два года для приготовления к профессорскому званию. Впоследствии он стал профессором по кафедре физиологии здорового человека медицинского факультета Киевского университета.

Среди студентов, активно занимающихся исследовательской деятельностью под руководством Овсянникова, Циона и Бакста, можно упомянуть Владимира Николаевича Великого (1851–1917), который уже со второго курса активно участвовал в операциях на животных, исполнял обязанности ассистента, затем был назначен консерватором, а по окончании университета лаборантом физиологического кабинета. В 70-х годах вместе со своим учителем Овсянниковым он провел ряд экспериментальных исследований функций мозжечка и нервной системы животных. В 1885 году Великий занял должность приват-доцента кафедры и читал специальные курсы по гистологии и эмбриологии, в том числе и курс “Гистологии человека и животных в связи с микрофизиологией”. Сфера его научных интересов сосредоточилась в области изучения проблем иннервации лимфатических сердец и сосудов у холоднокровных животных. Впоследствии он стал профессором и заведующим кафедрой физиологии Томского университета, а затем и его ректором.

Тот же путь в Петербургском университете – от студента до сотрудника кафедры, прошел и Алексей Михайлович Фортунатов (1850–1904). По окончании университета в 1876 г. он стал консерватором физиологического кабинета, в 1884 г. защитил магистерскую диссертацию в Императорской военно-медицинской академии на тему: “К вопросу о действии горьких средств. Влияние цетрарина на отделение слюны, желудочного сока, желчи и сока поджелудочной железы”, и уже со следующего года был зачислен в штат кафедры в должности приват-доцента, читая курсы по анатомии и гистологии. Впоследствии Фортунатов стал профессором по кафедре нормальной анатомии медицинского факультета Казанского университета.

Среди студентов того периода нельзя не упомянуть и имя Михаила Ивановича Афанасьева (1850–1910) – будущего врача, бактериолога и патолого-

анатома, профессора, а затем и директора Клинического института усовершенствования врачей.

В 1870 году на кафедре появляется и Иван Петрович Павлов (1849–1936). Вот как он вспоминает это время: “В 1870 г. я поступил в число студентов Петербургского университета, на естественное отделение физико-математического факультета. Это было время блестящего состояния факультета. Мы имели ряд профессоров с огромным научным авторитетом и с выдающимся лекторским талантом. Я избрал главной специальностью физиологию животных и добавочной – химию” [16. С. 371]. Блестящий преподаватель Бакст вместе с Овсянниковым и Ционом сыграли исключительную роль в формировании Ивана Петровича как профессионала и в значительной мере физиолога-мыслителя. Именно они – преподаватели в университетских аудиториях третьего этажа здания Двенадцати коллегий, где и по сию пору помещается кафедра общей физиологии, приобщили юного Ивана Павлова к последним достижениям сильнейшей тогда европейской физиологии.

Очень рано проявилась и тяга Павлова к исследовательской деятельности. В 1873 г. им под руководством Овсянникова была выполнена работа по исследованию иннервации легких лягушки. Однако его совершенно не привлекала анатомо-гистологическая тематика – перспективы дальнейшей работы он связывал с физиологией. И на то были свои причины.

Непосредственным толчком к оформлению научных интересов Павлова послужили лекции Циона и его вечерние занятия в физиологическом кабинете, где он помогал студентам осваивать нелегкое дело экспериментатора. “Огромное впечатление на всех нас физиологов, – пишет И.П. Павлов, – производил профессор Илья Фадеевич Цион. Мы были прямо поражены его мастерски простым изложением самых сложных физиологических вопросов и его поистине артистической способностью ставить опыты. Такой учитель не забывается всю жизнь” [Там же]. Для Павлова Цион стал несравненным учителем, богом, кумиром. Примечательно, что даже на склоне лет Павлов, зная все непростые, а порой и весьма скандальные, жизненные перипетии своего учителя, всегда вспоминал о нем с теплотой и восхищением.

В том же 1873 году Павловым совместно с однокурсником Великим под руководством Циона была выполнена их первая физиологическая научная работа, посвященная исследованию влияния гортанных нервов на кровообращение. Позднее ими было предпринято еще одно исследование: “О центростремительных ускорителях сердцебиения”. В этих работах, с одной стороны, отразились тогдашние интересы руководителя кафедры – Овсянникова, который поручил им проверить

анатомический ход нервных волокон, ускоряющих сердечную деятельность, а с другой — тематика выбранных патроном исследований входила в круг интересов самого Циона — изучение регуляторов кровяного давления и сердца.

Несмотря на то что это были студенческие работы, они имели принципиальное значение и свидетельствовали о роли спинного мозга в генезе ускоряющих воздействий на сердце и о рефлекторной регуляции кровяного давления с барорецепторов сосудистого русла [12, 14, 15]. Результаты проведенных исследований были доложены на заседании Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей и высоко оценены видными учеными. Павлов активно посещал заседания этого научного общества, где он имел возможность открыто общаться с И.М. Сеченовым, Ф.В. Овсянниковым, И.Р. Тархановым и другими физиологами, участвовать в оживленных дискуссиях.

Вместе с тем перспективы дальнейшей работы по физиологии кровообращения не привлекали Ивана Петровича. Практически сразу по окончании своих научных изысканий в этой области, уже будучи на выпускном курсе, он обращается к новой проблеме — исследование иннервационных механизмов поджелудочной железы и совместно с М.И. Афанасьевым выполняет работу “О нервах, заведующих работою в поджелудочной железе”. Исследование это было удостоено Золотой медали Совета университета.

Цион всегда с большим вниманием относился к своему талантливому ученику, был озабочен его будущим. В 1872 г. он принял на себя заведование кафедрой физиологии медицинского факультета в Медико-хирургической академии (МХА) — место, которое освободилось после ухода оттуда Сеченова, при этом не оставил он и службу в университете. Поэтому он предложил Павлову по окончании университета идти работать к нему в должности ассистента и сразу же поступить на III курс академии, что дало бы ему возможность в дальнейшем получить степень доктора медицины, а с ней и перспективу занять кафедру физиологии.

В 1875 г. Павлов блестяще оканчивает университет, получив ученую степень кандидата естественных наук. Путь вроде бы определен — Медико-хирургическая академия. Но к тому времени, в силу целого ряда обстоятельств, Цион вынужден был уйти из академии, отчислиться и из университета и навсегда покинуть Россию. В этой ситуации Павлов счел своим моральным долгом отказаться от выдвинутого некогда учителем предложения стать ассистентом на его кафедре, хотя новый ее руководитель профессор И.Р. Тарханов желал видеть этого перспективного экспериментатора в своем коллективе. Через какое-то время Иван Петрович принимает новое решение и становится ассистентом, но уже на кафедре физиологии вете-

ринарного отделения МХА, где им будет выполнен ряд ценных исследований в области физиологии кровообращения и разработаны оригинальные методы исследования (например, хроническая фистула мочеточников). Так начался его путь в Большую науку.

С уходом Циона из университета чтение лекций по физиологии опять легло на плечи Овсянникова и Бакста, и вновь встал вопрос о поиске новой кандидатуры для усиления преподавательского состава кафедры. При этом Филипп Васильевич отчетливо понимал, что первоочередной задачей является укрепление физиологического профиля кафедры и развертывание полноценных исследований именно в этой области.

И тут именно возникает мысль пригласить в университет профессора Ивана Михайловича Сеченова, работавшего в то время в Новороссийском (Одесском) университете.

ДВЕНАДЦАТЬ СЕЧЕНОВСКИХ ЛЕТ (1876—1888) ПЕТЕРБУРГСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

Научные связи Сеченова с Санкт-Петербургским университетом начались еще в 60-х годах XIX столетия, когда он познакомился и подружился с Д.И. Менделеевым и другими выдающимися учеными физико-математического факультета. В 1866 г. Сеченов читал публичные лекции в пользу нуждающихся студентов университета.

25 января 1869 г. Собрание физико-математического факультета (декан профессор А.Н. Бекетов) ходатайствовало об избрании Сеченова — профессора физиологии Императорской Медико-хирургической академии — почетным членом университета и почетным доктором [11. С. 115]. В своем ответном письме ректору Санкт-Петербургского университета К.Ф. Кесслеру от 8 февраля 1869 г. Сеченов выразил слова благодарности: “Избрание это я считаю величайшей для себя наградой, потому что привык считать русские университеты главнейшими рассадниками добра и правды в нашем отечестве” (11. С. 116).

Во второй половине XIX столетия университеты становятся центрами развития научной мысли в России. Санкт-Петербургский университет того времени, и в частности его физико-математический факультет, был представлен такими именами, как А.Н. Бекетов — ботаник-морфолог, основатель русской школы ботаников-географов; Ф.В. Овсянников — физиолог и гистолог, создатель первой физиологической лаборатории в Петербургской Академии наук и петербургской физиологической школы; П.Л. Чебышев — основатель петербургской математической школы; Ф.Ф. Петрушевский — один из создателей русской школы физиков; Д.И. Менделеев и А.М. Бутлеров — ос-

нователи русской химической школы. Вполне естественно, что научные интересы Сеченова влекли его туда, где собраны лучшие силы русской науки того времени.

К Санкт-Петербургскому университету Сеченов относился с особой нежностью. Здесь он видел соратников по мысли. Позднее, в “Автобиографических записках”, вспоминая о годах своей работы в университете, он напишет: “К Петербургскому университету того времени и к его физико-математическому факультету в особенности я преисполнен великого уважения... Сидеть рядом с такими людьми, как Чебышев, Менделеев и Бутлеров было для меня большой честью, – университетская коллегия того времени представляла поразительный пример дружного единения по всем насущным вопросам университетской жизни” [18. С. 146].

Поэтому в 1874 г., узнав об открывающейся вакансии на место экстраординарного профессора в Санкт-Петербургском университете (в связи с уходом профессора Циона), Иван Михайлович в письме к Дмитрию Ивановичу от 10 августа 1874 г. обращается к последнему с просьбой: “До меня дошли слухи, что Цион покидает ваш университет ... По роду предстоящих мне работ, для меня в высшей степени важно быть именно подле Вас, да и вообще в П-ге, где средств и условий для меня несравненно больше, чем здесь. Кроме того, ведь все близкое мне в П-ге и меня страшно потянуло туда ... На основании моих работ за прошлый академический год я имею полное право считаться первым конкурентом на всякое открывающееся место физиолога в России” [9. С. 90–91].

31 января 1876 г. министр народного просвещения граф Дмитрий Толстой пишет письмо попечителю Санкт-Петербургского учебного округа, в котором содержится предложение Совету рассмотреть вопрос о приглашении Сеченова для работы в университет в качестве сверхштатного ординарного профессора по физиологии в целях “усиления физико-математического факультета” [11. С. 116].

Это предложение было заслушано на заседании физико-математического факультета 20 февраля 1876 г., на котором было единогласно принято решение пригласить Сеченова для чтения лекций на кафедру анатомии человека и физиологии животных. Приказом по Министерству народного просвещения от 17 апреля 1876 г. он был назначен сверхштатным ординарным профессором Санкт-Петербургского университета по этой кафедре. По докладу министра народного просвещения государь император высочайше соизволил определить содержание Сеченова в размере трех тысяч рублей в год.

Уже 1 сентября 1876 г. в своем донесении ректору университета секретарь физико-математи-

ческого факультета Н.А. Меншуткин уведомлял, что “профессор Сеченов начнет чтение лекций специального курса физиологии 7 сентября в 9 ч утра” [11. С. 118]. Эти лекции, сначала по 4 ч в неделю, а позже и по 6 часов в неделю, предназначались для студентов III и IV курсов и должны были обязательно сопровождаться практическими занятиями. С весеннего семестра добавилось и чтение части общего курса физиологии.

Вместе с тем назначение университетов Сеченов видит не только в том, что они должны являться “рассадниками знаний”, учреждениями, где наука проповедуется, но и “рабочими центрами, где она развивается” [19. С. 333]. Приход Сеченова в университет стал определенной знаковой точкой в развитии университетской физиологической науки, с его именем связаны первые страницы становления этой уникальной научной школы: ему суждено было заложить основы фундаментальных направлений исследования, особенности стиля экспериментальных работ и тем самым навсегда определить судьбу и неповторимое лицо университетской физиологической школы [10].

В Петербург Сеченов приезжает с готовым планом работ: продолжать начатые им еще в 1858 г. в лаборатории Карла Людвиг исследования над поглощением угольной кислоты кровью. В этой связи осенью 1876 г. он и Овсянников обращаются к руководству физико-математического факультета с просьбой возбудить перед Советом университета ходатайство об учреждении химического отдела физиологического кабинета и его оснащении необходимым оборудованием и реактивами. Несмотря на то что сам И.М. Сеченов в годы своего пребывания в университете был напряженно занят исследованиями в области абсорбциометрии, основную линию развития кафедры он видел в разработке физиологического направления, ориентированного прежде всего на изучение механизмов нервной деятельности, что в конечном итоге и определило специфическую направленность научных исканий университетской школы. Намечает он и две линии исследований кафедры: электрофизиологическое и нейрофизиологическое, активно привлекая для их разработки молодых сотрудников – Н.Е. Введенского, В.П. Михайлова и Б.Ф. Веригу.

В рамках разработки электрофизиологического направления Сеченов ставит перед собой задачу изучения электрических явлений в спинном и продолговатом мозгу лягушки. 2 февраля 1880 г. в письме к Мечникову он пишет: “Дыхание я покинул оставил и сию теперь за электрическими свойствами центральных масс” [7. С. 103]. В 1882 г. была опубликована его работа “Гальванические явления на продолговатом мозгу лягушки”. Используя зеркальный гальванометр, он обнаружил в ее мозговом стволе наличие медленных электриче-

ских колебаний, синхронных с дыханием. Колебания потенциала тормозились при раздражении афферентных нервов. Это позволило Сеченову рассматривать автоматизм и спонтанные реакции как эффекты, которые происходят помимо каких-либо внешних раздражений. Их замедление и остановку Сеченов трактует как случай задерживающего или тормозящего действия, признавая тем самым существование особых тормозящих аппаратов. По его мнению, процессы торможения слагаются в рефлекторном аппарате спинного мозга, а средние части головного мозга имеют значение места происхождения тормозящих волокон [20]. Таким образом, Сеченов является первым физиологом, доказавшим рефлекторную природу спонтанной электрической активности центральных нервных образований.

К электрофизиологическому направлению он привлекает и Веригу, которому поручается изучение изменения раздражительности нерва под влиянием электротона¹.

Разработку второго — нейрофизиологического — направления Сеченов полностью поручает В.П. Михайлову и Н.Е. Введенскому. В 1883 г. последние зачисляются лаборантами физиологического кабинета — им суждено стать сотрудниками и преемниками Сеченова по преподаванию в университете. В 1884 г. Введенский утверждается приват-доцентом кафедры и открывает лекционный курс “Методы раздражения и регистрации”. Совместно с Михайловым, который в 1885 г. получает степень магистра и также становится приват-доцентом, Введенский ведет практические занятия по нервно-мышечной физиологии. Не оставляют они и свою исследовательскую деятельность. Николай Евгеньевич проводит дополнительное исследование деятельности дыхательного центра и выясняет механизм дыхательных движений и их иннервацию у лягушки. Михайлов же занимается изучением периодичности влияния блуждающего нерва на сердце, одновременно работая и в области физиологической химии (в дальнейшем он продолжит свою специализацию в этой области и в 1888 г. защитит докторскую диссертацию “О студенистом состоянии белковых веществ”).

Главный вопрос, который поставил Сеченов перед своими учениками, касался детального изучения нейрофизиологических механизмов регуляции важнейших функций организма — дыхательной и сердечно-сосудистой. В первой работе Введенского, выполненной по заданию Сеченова — “О дыхательной периодичности в иннервации

движений *Rana temporaria*” — он должен был сопоставить относительно редкие периоды возбуждения в дыхательном центре лягушки с теми импульсами возбуждения, которые в высоком ритме возникают в афферентных нервах при соответствующих раздражениях. Это дало бы возможность наиболее близко подойти к анализу природы процессов возбуждения и торможения. Вместе с тем задача позволяла оценить не только медленно, но и быстро протекающие процессы в нервных проводниках. Последнее привело Введенского к необходимости перенесения исследований с макро- на *микроуровень*, что диктовало использование и новых методов исследования. С этой целью в качестве модельного объекта был избран нервно-мышечный препарат лягушки, а для регистрации быстро протекающих процессов возбуждения в нерве и мышце *Введенский предложил использовать телефон*.

Вторая работа Введенского, также выполненная по заданию Сеченова, была посвящена изучению того, как свет, действующий на кожу лягушки, влияет на рефлекторную возбудимость ее нервных центров. В этой работе было показано, что длительное повышение возбудимости в центрах может быть создано слабыми подпороговыми влияниями среды (в данном случае, действием света). Уже в этой работе впервые наметились представления о реципрокных изменениях возбудимости в спинномозговых центрах. Обе эти работы Введенского, посвященные физиологии нервных центров, были представлены Сеченовым к премии I съезда русских естествоиспытателей и врачей.

В 1884 г. Введенский защищает магистерскую диссертацию “Телефонические исследования в мышечных и нервных аппаратах”, а в 1887 г. получает докторскую степень за работу “О соотношениях между раздражением и возбуждением при тетанусе”.

Вместе с тем между учителем и учеником стали намечаться разногласия, касающиеся трактовки полученных данных. Уже начиная со своей первой работы, Введенский склонен был представлять процесс нервного возбуждения как физический: при проведении волн возбуждения нерв собственной энергии не тратит — все идет за счет энергии раздражителя, т.е. нерв является лишь электрическим проводником. Отсюда, по сути, и проистекает сделанный им глобальный вывод о неустойчивости нерва. Сеченов же отстаивал точку зрения, согласно которой деятельность нерва обязательно должна сопровождаться тратами его энергетических ресурсов; при продолжительном раздражении нерва в нем обязательно должно развиваться утомление, и потому требуется время на восстановление его энергозатрат и приведение нерва в исходное состояние.

¹ В физиологии под электротонем понимается изменение возбудимости тканей и органов при прохождении через них постоянного электрического тока. Явления электротона играют важную роль в распространении импульсов по нервным сетям.

Кроме того, поистине “камнем преткновения” во взаимоотношениях учителя и ученика стала проблема природы торможения, причем критика и оппозиция Введенского по отношению к Сеченову в этом вопросе была достаточно откровенной и порой неоправданно резкой.

Напомним, что основой взглядов Сеченова на природу торможения была мысль о специфичности нервных структур, производящих при их раздражении тормозящий эффект на рефлекторную деятельность, т.е. центральное торможение он рассматривал как координирующий процесс². Введенский, в свою очередь, резко возражал против существования в нервной системе специальных центров торможения, полагая, что рабочее отправление органа является не заранее predetermined свойством, но функцией его состояния. Поэтому в зависимости от силы и частоты применяемого раздражения возбуждение может перейти в торможение, и наоборот. Качественно одни и те же импульсы в одном и том же физиологическом субстрате создают и подкрепляют то возбуждение, то торможение в зависимости от ритма раздражения и лабильности самого субстрата. На основании своих исследований, в противовес анаболической теории торможения Сеченова, он сформулировал *катаболическую* теорию, в рамках которой торможение рассматривалось как особый случай возбуждения, некий вариант временного их паралича под действием частых и сильных возбуждений, падающих на нервную клетку. С этой точки зрения, возбуждение представляло собой мгновенный, импульсный, диффузно распространяющийся нервный процесс, в то время как торможение являлось, по мнению Введенского, результатом длительного, стойкого и неколеблущегося процесса возбуждения. Отсюда для появления торможения требовалось лишь одно условие: частота поступающей импульсации должна превышать функциональные возможности (лабильность) возбуждаемой ткани. Развивающееся в этом случае стойкое стационарное очаговое возбуждение (названное Введенским *парабиозом*) прекращает нервные импульсы и соответственно приводит к торможению деятельности иннервируемого органа. Отсюда, как считал он, не было никакой необходимости заниматься поисками особых тормозных центров мозга.

² Справедливости ради, следует отметить, что И.М. Сеченов отнюдь не сводил все тормозные процессы к влиянию специализированных механизмов. Он полагал, что в целях достижения научной истины необходимо пристально изучать межнейронные отношения. В подтверждение этому еще в 1865 г. совместно с В.В. Пашутиным им были обнаружены специализированные тормозящие и усиливающие влияния мозгового ствола и промежуточного мозга, которые после исследований Г. Бремера и Дж. Моруччи стали связывать с влияниями ретикулярной формации.

Этот взгляд Введенского на единую природу нервных процессов был достаточно твердо обоснован им для случаев периферического торможения. Однако он — сторонник идеи единства природы возбуждения и торможения — придавал парабиозу столь широкое осмысление, что склонен был рассматривать его как основу и центрального торможения, перенося данные, полученные в условиях работы с изолированным нервно-мышечным препаратом, на целостную работу центральной нервной системы.

Кто же в этих спорах оказался прав? Что касается выдвинутой Введенским идеи о неутормляемости нерва, то одна из причин возникших разногласий, по мнению И.А. Аршавского [1], лежала в методической стороне дела: в своих экспериментах Введенский использовал такие частоты стимулов, при которых видимого торможения рефлекторных реакций не наблюдалось, и в соответствующие интервалы нерв успевал восстанавливаться.

В вопросе же о природе торможения оба ученых оказались правы, но один применительно к природе периферического торможения, другой — центрального, и впоследствии это было экспериментально доказано [2].

Вместе с тем возникшие разногласия с одним из самых талантливых и целеустремленных учеников тяжело переживались самим Сеченовым. Он отдаляется от нейрофизиологических исследований и все свои силы концентрирует теперь на столь любимых им абсорциометрических изысканиях. В сентябре 1885 г. Сеченов делает достаточно трудный для себя шаг: ссылаясь на то, что к этому времени он уже выслужил положенный для назначения пенсии тридцатилетний срок, он изъявляет желание отчислиться из штатного состава университета. Сохранив за собой звание профессора, он продолжает — уже в статусе сверхштатного ординарного профессора — читать лекции по нервной и мышечной физиологии, получая за это соответствующее вознаграждение (1200 руб. в год).

В последние годы своего пребывания в Петербурге Сеченов был преисполнен глубоких душевных смятений. Не исключено, что тяжело переживаемый им разлад с Введенским, принципиальное несогласие с его представлениями сыграли не последнюю роль в принятии Сеченовым решения покинуть Санкт-Петербургский университет.

Так это или нет — сказать трудно. Как всегда, вряд ли мы сможем выделить какую-либо одну причину — речь идет о комплексе внешних и внутренних факторов, побудивших Сеченова оставить столь дорогой для него университет. Как признавался сам Введенский, “мотивы выхода в отставку были довольно сложного характера: между прочим утомление от преподавательской деятельности, желание жить за границей и отдаться научно-литературным работам; затем в нем жило

странное опасение, что он загораживает дорогу молодым научным силам” [8. С. VIII].

Однако, сколь “добровольным” был в действительности уход Сеченова из университета? Одной из явных причин, побудивших его решиться на этот шаг, можно считать все нарастающее его неудовлетворение по поводу недостатка средств для полноценного обеспечения преподавания и научных исследований в области физиологии при том, что число студентов, желающих специализироваться по данной специальности, росло год от года. К 1887 г. остро назрел вопрос о разделении физиологического кабинета на чисто физиологический и анатомо-гистологический, каждый из которых предполагал независимое финансирование. 14 декабря 1887 г. Овсянников обратился с подобной просьбой к Совету университета, причем руководство физиологическим кабинетом он предполагал всецело передать Сеченову, тогда как за собой мыслил оставить лишь руководство анатомо-гистологической частью. 12 января 1888 г. последовал ответ министра народного просвещения: разделение кабинета возможно только в случае, если оно не повлечет за собой увеличения ассигнований. Круг замкнулся.

Недостаток выделения университету средств для проведения экспериментальных работ касался и судьбы абсорбциометрических исследований Сеченова. Для того чтобы доказать всеобщность уставленного им закона поглощения угольной кислоты соляными растворами, требовалась его проверка на других газах, что невозможно было сделать в скудных условиях петербургской лаборатории. Это очень тяготило Сеченова — его многолетние труды лишались своего главного значения.

Но огорчения касались не только внутренней стороны творческого процесса, но и собственно положения Сеченова в российской науке. В свое время он, будучи профессором Медико-хирургической академии, покинул ее стены в знак несогласия с решением администрации забаллотировать кандидатуру И.И. Мечникова, которого он рекомендовал для избрания на кафедру зоологии — в этом он усмотрел недостаток уважения к таланту и к истинным заслугам русского ученого, равно как и к интересам науки в целом. То же чувство Сеченову суждено было испытать и в отношении самого себя, когда в середине 80-х годов рассматривался вопрос об избрании его в члены Петербургской академии наук. Несмотря на то что его кандидатура была утверждена на соответствующем отделении академии, ее президент граф Д.А. Толстой снял этот вопрос с баллотировки в общем собрании академии.

В подобном отношении “власть имущих” Сеченову суждено было убедиться и в 1885 г., когда Санкт-Петербургский университет выдвинул его кандидатуру на звание заслуженного ординарного

профессора, поскольку к тому времени за его плечами уже был необходимый для этого двадцатипятилетний стаж преподавательской работы. Однако министр народного просвещения отклонил эту просьбу, сославшись на недопустимость включения в этот стаж времени пребывания Сеченова в стенах Медико-хирургической академии. В ответ университет вновь и вновь пытается аргументировать свою позицию в этом вопросе, посылает новые ходатайства — но все безуспешно. И тут уже сам Иван Михайлович принимает для себя окончательное решение: он обращается к Совету университета с просьбой более не выступать в его защиту и 1 декабря 1888 г. подает прошение об освобождении его от обязанностей по кафедре физиологии, ссылаясь на упадок сил. Упреждая “милостивейшую” отставку, он посылает в Москву прошение о допущении его (в качестве приват-доцента) к чтению лекций по физиологии животных на медицинском факультете Московского университета.

17 февраля 1889 г. министр народного просвещения уволил Сеченова от службы в Санкт-Петербургском университете. Место Сеченова занимает его ученик Введенский. Начинается новый этап в жизни университетской научной физиологической школы.

РАЗРАБОТКА ПРОБЛЕМ ЦЕНТРАЛЬНОЙ РЕГУЛЯЦИИ НЕРВНЫХ ПРОЦЕССОВ

В рамках дальнейшего развития нейрофизиологического направления на кафедре Введенский пытается распространить свой взгляд на единую природу нервных процессов, обоснованный им для случаев периферического торможения, на область физиологии нервных центров. Основной проблематикой научной работы физиологической лаборатории в те годы становится исследование центральных нервных регуляций, в частности изучение рефлекторной деятельности спинного мозга. Как один из наиболее простых примеров для изучения координационных отношений в центрах им были взяты явления реципрокной иннервации мышц-антагонистов, тем более что в то время проблема изучения механизмов этого рода деятельности находилась в центре внимания известного английского физиолога Ч.С. Шеррингтона [32].

Осенью 1902 г. в физиологическую лабораторию Введенского приходит студент Алексей Алексеевич Ухтомский. На естественное отделение физико-математического факультета он поступил в 1900 г., имея за плечами годы обучения в Московской духовной академии и четкое желание познать законы организации целостного поведения. Это и обусловило его приход в физиологическую лабораторию, поскольку именно в ней он

узрел столь необходимую для него направленность мысли — изучение физиологии нервной системы.

Уже первая его экспериментальная работа “О влиянии анемии на нервно-мышечный препарат”, напечатанная в 1903 г. в Физиологическом архиве Пфлюгера на немецком языке, была отмечена Ученым советом университета премией в честь I съезда естествоиспытателей.

Весной 1904 г. Введенский предложил ему помогать в лекционных демонстрациях по курсу физиологии нервных центров. Подготавливая к этому животных, Ухтомский столкнулся с интересным, но необъяснимым фактом. На одной из лекций Введенского нужно было продемонстрировать модель рефлекторной дуги: электрическое раздражение определенного участка коры головного мозга животного (собаки) должно повлечь за собой соответствующее движение ее задней конечности. Но на сей раз опыт оказался неудачным — вмешалась какая-то “сила”, полностью изменившая запрограммированный ход эксперимента: вместо ожидаемой реакции животное совершило другое действие. Однако Ухтомский увидел в этой “случайности” не ошибку опыта, но некую логическую связь, определенную закономерность в деятельности нервной системы (хотя сам Введенский рассматривал данный случай как артефакт).

В мае 1906 г. Ухтомский заканчивает курс естественного отделения физико-математического факультета с дипломом I степени, а уже осенью зачисляется на должность лаборанта физиологического кабинета.

В том же году на естественное отделение физико-математического факультета поступает Иван Соломонович Бериташвили (Беритов). На третьем курсе он приходит в физиологическую лабораторию Введенского. Учитывая интересы молодого студента в области познания механизмов деятельности нервной системы, Введенский решил прикрепить его к Ухтомскому, который в то время активно занимался проблемами центральной координации движений.

В 1910 г. в “Трудах С.-Петербургского общества естествоиспытателей” была опубликована первая научная работа Бериташвили — “Реципрокная иннервация скелетной мускулатуры при локальном стрихнинном отравлении”. На основании опытов с локальным стрихнинным отравлением спинного мозга лягушки и регистрацией по методике Ч. Шеррингтона сокращений мышц-антагонистов Бериташвили сделал важное теоретическое заключение: характер взаимно сочетанных процессов возбуждения и торможения определяется главным образом деятельностью того координирующего аппарата, который возбуждается при раздражении соответствующего нерва.

В 1910 г. Введенский предложил Бериташвили по окончании университета на три года остаться

на кафедре для подготовки к профессорской деятельности. В следующие два года вместе с Ухтомским они продолжают активно работать над исследованием электрических явлений в антагонистических мышцах.

В 1911 г. Ухтомский защищает магистерскую диссертацию на тему “О зависимости кортикальных двигательных эффектов от побочных центральных влияний”, в которой уже содержится прообраз принципа доминанты как главного принципа работы нервных центров.

В 1912 г. Введенский направляет Бериташвили на специальную стажировку в Казанский университет к профессору А.Ф. Самойлову. Его задача — освоить новейшую по тому времени методику регистрации биоэлектрических токов с помощью только что появившегося в практике нейрофизиологических исследований струнного гальванометра (метод струнной гальванометрии). Иван Соломонович сумел не только усовершенствовать этот метод, но и сделать с его помощью важное открытие: им было *установлено ритмическое течение реципрокного торможения*. Однако этот факт шел вразрез с точкой зрения Введенского на торможение как сплошной, стойкий и длительный процесс. Разногласия между учителем и учеником усиливались: Бериташвили был склонен поддержать позицию Сеченова в отношении природы торможения и полагал, что возбуждение и торможение суть самостоятельные процессы, независимые от силы и частоты раздражения, выступая тем самым против теории парабиоза Введенского.

В 1914 г. Бериташвили был откомандирован Введенским для стажировки в Утрехтский университет (Голландия) к профессору Р. Магнусу, где он должен был освоить методику опытов по координации движений у теплокровных животных.

В 1915 г. истек срок пребывания Бериташвили в Санкт-Петербургском университете. Учитывая неоднозначность отношений, сложившихся между Введенским и Бериташвили, Ухтомский — к тому времени уже приват-доцент и основной помощник Введенского по кафедре, обратился с просьбой о его трудоустройстве к одному из близких учеников Павлова профессору Б.П. Бабкину, возглавлявшему физиологическую лабораторию Новороссийского (Одесского) университета. Рекомендации были отменны. За время работы в лаборатории Введенского Бериташвили было получено много важных результатов. В частности, им было установлено, что раздражение некоторых органов вызывает широко разлитое торможение центральной нервной системы, которое он назвал общим торможением. В последующем ему удалось обобщить свои работы “петербургского периода” [3]; они были высоко оценены Павловым.

Дальнейший путь в науке у Бериташвили складывался весьма успешно. В 1915 г. он переезжает в Одессу, где ему предоставлена должность доцента кафедры физиологии университета, и в течение трех лет (1916–1919) успешно работает над исследованием оборонительных условных рефлексов, используя павловские методики. В 1919 г. он получает приглашение в только что основанный Тифлисский университет, которому останется верен в течение 55 лет своей жизни: здесь создает кафедру физиологии человека и животных, на базе которой в 1934 г. организует Институт экспериментальной биологии (в 1935 г. был переименован в Институт физиологии, носящий имя его создателя).

К сожалению, у нас практически нет сведений о том, как развивались взаимоотношения между Ухтомским и Бериташвили после ухода последнего из Санкт-Петербургского университета, однако многое приоткрывает научная полемика, развернувшаяся между ними в 30-х годах минувшего столетия. В 1922–1923 гг. Бериташвили выступает с резкой критикой трактовки Ухтомским механизма тонических рефлексов, которую последний делал с точки зрения традиционных представлений Введенского. В 1926–1929 гг. последовал новый виток полемики, на сей раз уже прямо касающейся выдвинутого Ухтомским принципа доминанты и его основного звена – идеи о роли сопряженного торможения в организации целенаправленного поведенческого акта.

Напомним, что с основными положениями учения о доминанте как одном из ведущих принципов работы нервных центров Ухтомский впервые публично выступил в 1923 г., хотя этому предшествовал многолетний поиск закономерностей интегративной деятельности мозга, и прообраз принципа доминанты был уже в его магистерской диссертации 1911 г.³ Под доминантой он понимал временно господствующую в нервной системе

³ Несмотря на то что принцип доминанты А.А. Ухтомский всегда называл “детищем школы Введенского”, в нем ярко отразился и его собственный, оригинальный взгляд на закономерности интегративной деятельности мозга и основные детерминанты поведения и психики. Примечательно, что впервые с разъяснением сформулированного им принципа доминанты А.А. Ухтомский решился выступить лишь после смерти Введенского. В 1923 г. на страницах Русского физиологического журнала, в номере, содержащем некролог по поводу смерти Введенского, была опубликована статья Ухтомского “Доминанта как рабочий принцип нервных центров” [23]. И это далеко не случайно. При жизни своего учителя Ухтомский в силу своих нравственных убеждений считал себя не в праве открыто выступить с заявкой на создание собственной теории, тем более что по многим разрабатываемым вопросам он встречал непонимание и даже неприятие их со стороны Введенского. Только после его смерти, приняв на себя руководство кафедрой физиологии человека и животных, он счел возможным познакомиться научную общественность с собственным видением перспектив дальнейшего развития физиологической школы Санкт-Петербургского университета.

группу нервных центров, определяющую характер текущей ответной реакции организма на внешние и внутренние раздражители и целенаправленность поведения. В основе складывания доминанты лежит та или иная возникшая в организме потребность, ведущая к появлению в нервной системе группы нервных центров, характеризующихся состоянием повышенной (по сравнению с другими) возбудимости, особой чувствительности и отзывчивости на разнообразные раздражения, приходящие в данный момент в организм. Подобный “первичный очаг” возбуждения в определенном участке нервной системы “притягивает” к себе эти раздражения, обеспечивая тем самым усиление и подкрепление жизненно важной для организма рефлекторной реакции, одновременно (сопряжено) тормозя протекание всех остальных, несовместимых с ней, реакций. Это влечет за собой появление “вторичных очагов” в других системах мозга и в целом приводит к образованию констелляции (созвездия) нервных центров, совместная деятельность которых может обеспечить возможность выполнения определенного поведенческого акта, направленного на удовлетворение возникшей потребности организма.

В процессе образования доминантного состояния особое место Ухтомский уделял процессам сопряженного торможения. Опираясь на идеи научных школ Введенского и Шеррингтона, а также творчески их развивая, Ухтомский обосновал активную роль торможения как фактора, определяющего векторную направленность поведения. В этом он прямо следовал традиции, заложенной Сеченовым. Только посредством подкрепления местного возбуждения в центре возбуждениями из самых отдаленных источников при одновременном сопряженном торможении способности других центров реагировать на импульсы, имеющие к ним прямое отношение, в организме выбирается только одна степень свободы, формируется лишь одна доминанта, наиболее важная для жизнедеятельности организма в данный момент времени. По словам Ухтомского, “процесс возбуждения оформляется и направляется торможением. Сам по себе он есть слепое ширение, дикий камень, ожидающий скульптора” [25. С. 74].

Критика Бериташвили основных положений принципа доминанты началась уже в 1923 г., сразу после того, как Ухтомский публично заявил о нем как о “детище школы Введенского”. Речь, прежде всего, шла о признании Ухтомским явления сопряженного торможения в качестве одного из основных звеньев формирования доминантного состояния организма. Термин “сопряженное торможение” Бериташвили предлагает заменить на другой – по его мнению, более соответствующий действительности – “сопряженную иррадиацию возбуждений”, что в корне меняло сущность рас-

смастриваемых Ухтомским закономерностей интегративной работы нервной системы.

Идея о сопряженной иррадиации возбуждений как основного закона работы нервной системы родилась у Бериташвили под влиянием работ английского физиолога В. Мак-Дугалла (W. Mac-Dougall), который еще в 1903 г. выступил с гипотезой объяснения процесса торможения через отток (дренаж) возбуждений с работающего нервного пути на пути, оказывающие в данный момент наименьшее сопротивление. По мнению ученого, поскольку при проведении возбуждения по нервам в конце концов может наступить их утомление, нервный потенциал всегда ищет новые пути наименьшего сопротивления для своего разряда. Отсюда нервное утомление рассматривалось им как “защитная реакция” организма: оно охраняет нервную систему от истощения и в то же время препятствует крайней односторонности реакций.

В свое время для Ухтомского гипотеза английского ученого во многом помогла ему осмыслить факты, полученные при изучении координирующей деятельности нервной системы. Однако он полагал, что применение ее к объяснению механизмов нервного проведения по сути лишало смысла поставленную Сеченовым проблему центрального торможения, ибо ставило на первое место в координирующих механизмах мозга утомление как физическую невозможность действия. Ухтомский придерживался иной точки зрения: судьба нервной реакции зависит не столько от “входа”, сколько от тех побочных влияний, которые встречаются на самом пути проведения нервного импульса.

Все эти вопросы Ухтомский неоднократно обсуждал с Бериташвили в период их совместной деятельности в университете, показывая вместе с тем и перспективы исследований, которые открывались при адекватном использовании теории дренажа для объяснения природы нервных процессов. Однако Бериташвили в то время считал эту гипотезу не более чем спекуляцией и не видел необходимости ее более внимательного рассмотрения. Каково же было удивление Ухтомского, когда ознакомившись с сутью выдвигаемых Бериташвили представлений о “сопряженной иррадиации возбуждений”, он узрел в них все ту же схему дренажа возбуждений, некогда так яростно им же и отвергаемую. Более того, у английского физиолога теория дренажа возбуждений выступала лишь в качестве эвристической гипотезы, тогда как у Бериташвили она была уже возведена в ранг открытого им основного “закона” работы центральной нервной системы.

Упорное отрицание Бериташвили центрального торможения, допущение процесса торможения лишь по отношению к “целесообразной” иннервации антагонистических мышц на низших

нервных уровнях, привело к тому, что Ухтомский вынужден был неоднократно объясняться с научным сообществом по поводу узловых моментов своей теории. В статье “О дренаже возбуждений”, написанной им в ответ на критику Бериташвили, он попытался объяснить свою позицию: “Там, где для теории дренажа — путь наименьшего сопротивления, для принципа доминанты имеется самый обыкновенный нервный путь, работающий, как всегда, но встречающийся в качестве станции назначения очаг, способный легко вступать в сферу реакции и легко суммировать возбуждение. А там, где для дренажа — внезапное возникновение каких-то сопротивлений, для принципа доминанты — работа торможения, закономерно связанная с наличием доминантного очага” [24. С. 223].

Ухтомский видит определенный трагизм возникшего между ними разногласия в том, что Бериташвили слишком поспешно и непродуманно постарался отойти от основных представлений взрастившей его школы. Ведь, по мнению Ухтомского, именно Введенский поставил проблему — понять, каким образом торможение как конфликт возбуждений может превратиться в торможение как сложившийся акт координации. И этот взгляд на природу нервных процессов был сходен с тем, что разрабатывался английским физиологом Шеррингтоном [32].

Более того, он считает, что в переработке Бериташвили теории дренажа возбуждений последняя утратила свой динамизм: вместо исходной идеи о постоянной подвижности и смене путей наименьшего сопротивления, по которым разряжается общий потенциал нервной системы, предлагалась идея о статичном преобладании однажды возникшего пути наименьшего сопротивления над прочими. Ухтомский полагает, что принцип “по наиболее проторенному”, который отстаивал Бериташвили, в значительной степени покрывается и преодолевается в нервной системе принципом “к наиболее возбудимому”, и именно этим обстоятельством обеспечивается громадное разнообразие фактических реакций в нервной системе при относительном однообразии ее плана.

К слову сказать, склонность Бериташвили к полемике, его тяга к открытой и порой острой научной дискуссии коснулись и великого “мэтра” физиологии — Ивана Петровича Павлова. Уже работая в физиологической лаборатории Новороссийского университета, деятельность которой была пропитана павловской идеологией, он позволил себе подвергнуть критике выдвинутое Павловым представление об основном условии образования временной связи — способности возбуждаемого центрального очага привлекать к себе слабые посторонние импульсы и усиливать при этом свое возбуждение. И это было тем суще-

ственнее, что данная черта в деятельности нервных центров, на которую Павлов обратил внимание при разработке своей условно-рефлекторной концепции, для Ухтомского являлась одной из основных черт доминанты.

Бериташвили высказал свое несогласие и по поводу признания Павловым координирующей роли торможения при осуществлении организмом адаптивных реакций; в этом его критика была сходна с той, что была высказана и в адрес Ухтомского. Еще в 1922 г. он писал: “Хорошо известно, что деятельность одного координирующего аппарата не может устранить или затормозить возникновение деятельности в другом координирующем аппарате. Совершенно ясно, что торможение ни в коем случае не может быть признано причиной дифференциации индивидуального (т.е. условного) рефлекса” [3. С. 357].

Вместе с тем тот факт, что в качестве единой “мишени” для своих полемических выпадов Бериташвили выбрал Павлова и Ухтомского, нельзя признать случайным.

Известно, что Павлов проявлял большой интерес к работам университетской школы физиологов, высоко ценил ее заслуги в формировании представлений об основных нейрофизиологических закономерностях деятельности нервной системы. Единое понимание Павловым и Ухтомским главных механизмов координации сложной рефлекторной деятельности обусловило и единую трактовку ими механизмов образования условного рефлекса и доминанты. Уже в мадридской речи 1903 г. Павлов предполагал, что способность возбуждаемого центрального очага привлекать к себе слабые посторонние импульсы и усиливать при этом свое возбуждение лежит в основе открытого им механизма “временных связей” в аппарате высших кортикальных рефлексов. При этом и Павлов, и Ухтомский с самого начала отмечали особое значение процесса суммации раздражений для выявления явного или скрытого очага возбуждения в нервной системе (“растревоженное, разрыхленное место” в центральной нервной системе, способное накапливать в себе возбуждение, по Ухтомскому, или “скрытый тонус”, по Павлову). Еще одной объединяющей эти явления чертой признавалась инертность нервных процессов, обеспечивающая возможность суммации раздражений — ее Сеченов считал одним из главных свойств центральной нервной системы.

Пожалуй, правомерным будет сказать, что именно под влиянием достижений в этой области университетской физиологической школы, и в частности признания физиологической лабильности (функциональной подвижности) как важнейшего фактора, определяющего специфику межцентральных отношений, изменился взгляд Павлова на роль и значение силы раздражителя

при образовании условного рефлекса. Так, если в 1906 г. им был намечен основной “закон силы” как закон абсолютной зависимости величины условного рефлекса от силы условного раздражителя, то с 1910 г. “закон силы” стал трактоваться самим Павловым как “закон относительной силы” центров. Дальнейшее развитие исследований привело ученого к представлению о том, что величина условного рефлекса зависит не только от силы условного раздражителя, но и от интенсивности той безусловной, врожденной деятельности организма, с которой он связан, т.е., по Ухтомскому, от функционального состояния нервных центров, подготовленных доминирующей в данный момент потребностью.

Личные взаимоотношения Ухтомского и Бериташвили так и не сложились: Иван Соломонович достаточно прохладно относился к дальнейшим исканиям взрастившей его университетской школы, Алексей Алексеевич старался более не вдаваться в какие-либо дискуссии и сохранял научный “нейтралитет”, признавая право своего оппонента “быть другим”. Возможно, слишком разными были эти люди и по темпераменту, и по своим амбициям, имели место и личные обиды... За острыми научными спорами нередко трудно разглядеть ту “ариаднину” нить, которая в конечном итоге вывела этих ученых на единый путь познания истины. Противостояние людей, их научное разногласие еще не означает противостояние созданных ими концепций. История науки примеряет многое — она снимает остроту конкретных человеческих взаимоотношений и выставляет на первый план общее движение научной мысли.

ПРОБЛЕМА ПРИРОДЫ ЦЕЛЕНАПРАВЛЕННОГО ПОВЕДЕНИЯ И ПОЗНАВАТЕЛЬНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Несмотря на повседневную, порой изнурительную экспериментальную работу в области абсорбциометрических и электрофизиологических исследований, Сеченов в годы пребывания в Санкт-Петербургском университете не оставляет без внимания и разработку не менее важного для него направления, лежащего скорее в области теории, нежели практики — изучение механизмов познавательной деятельности [13].

В феврале—марте 1877 г. Сеченов выступает с публичными лекциями “Об элементах зрительного мышления”, которые состоялись в аудитории Педагогического музея. В 1878 г. Сеченов переработал эти лекции в статью под общим названием “Элементы мысли”. В ней он постарался обобщить и привести в строгую систему доказательства итоги своих многолетних исследований в области психологии. Еще в работах “Рефлексы головного мозга” и “Кому и как разрабатывать психологию” он начинает проводить мысль о том, что психиче-

ская сфера является одним из уровней сигнальной регуляции поведения, и самые сложные психические процессы возникают из ощущений и развиваются на основе тех актов, которые осуществляются с помощью органов чувств. Рассматривая явления в историко-эволюционном контексте, Иван Михайлович тем самым впервые на научной основе поставил вопрос о становлении в процессе развития человека абстрактного мышления как высшей формы жизнедеятельности. В “Элементах мысли” по-новому был сформулирован и ряд важнейших обобщений о роли так называемого “мышечного чувства”. Согласно Сеченову, чувственные сигналы, посылаемые работающей мышцей, позволяют строить образы внешних предметов, а также соотносить предметы между собой, и тем самым служат телесной основой элементарных форм мышления.

Эта заложенная Иваном Михайловичем психофизиологическая проблематика практически не отразилась в научных изысканиях университетской физиологической школы того периода. Свое второе рождение она получила лишь в творчестве Ухтомского, который на основе накопленного школой потенциала в области экспериментального изучения механизмов интегративной деятельности мозга смог придать богатейшему наследию Сеченова новый смысл.

Вместе с тем понимание общей логики развития науки о поведении невозможно без рассмотрения того общего, что объединяет концепции Павлова, Бериташвили и Ухтомского. Несмотря на специфику их личных взаимоотношений и различные пути, которыми они шли в поиске научной истины, между этими учеными и созданными ими школами изначально существовала тесная взаимосвязь и глубокая идейная преемственность: все они продолжали развитие теоретических позиций “отца русской физиологии” — Сеченова, впервые в отечественной и мировой науке поставившего вопрос о поисках прочных физиологических основ поведения.

Иваном Михайловичем была намечена основная стратегическая линия исследований в области изучения механизмов целенаправленного поведения — он распространил рефлекторную теорию на область произвольной деятельности животных и человека и провозгласил неразрывную связь организма со средой как главный фактор организации адаптивного поведения.

Первым, кто подхватил эту сеченовскую идею, был Павлов, который поставил перед собой задачу найти адекватный физиологический метод исследования деятельности мозга при осуществлении организмом адаптивных реакций. С открытием им метода условных рефлексов появились возможности точного измерения и объективной оценки динамики поведения. Но перенос резуль-

татов исследований простейшей поведенческой реакции — слюноотделительного условного рефлекса, на область изучения механизмов целостного поведения требовал введения важнейшей составляющей — “срединного звена” рефлекса, о котором так много размышлял Сеченов. Введение Павловым понятия о “временных связях” и их сведение к нейрофизиологическим процессам было явно недостаточным для понимания детерминант целостной поведенческой активности организма. Будучи физиологом-аналитиком по своей природе, доверяя только полученным в эксперименте фактам, он активно уходил от рассмотрения таких эмпирических категорий, как мотивация, память, эмоции, мышление и т.п., которые традиционно были предметом обсуждения субъективной психологии. Но вполне понятная позиция истинного естествоиспытателя — изучать можно только то, что можно измерить — таила в себе и опасность попасть в “прокрустово ложе” собственной теории, отсекающей все, что выходит за рамки доступного.

Бериташвили же пошел своей оригинальной дорогой к той же цели — пониманию природы высших мозговых функций. Уже с 1916 г. он стал экспериментально изучать поведение животных павловским методом условных рефлексов. Однако вскоре почувствовал глубокое идейное расхождение между теоретическими представлениями Павлова об условно-рефлекторной деятельности и теми законами центральной нервной деятельности, которые открывались в его экспериментах. Он понимает, что основной методический подход школы Павлова и созданные на его основе трактовки поведения не подходят для выяснения закономерностей целостного поведения организма в естественных условиях.

Около двадцати лет, начиная примерно с 1926–1927 гг. Бериташвили настойчиво исследовал свободное поведение животных, используя при этом оригинальные методические приемы, принципиально отличающиеся от методик, применяемых в павловской школе. По его мнению, поведение относится к рефлексу, как целое — к компоненту. Поэтому перенос учения Павлова об условных рефлексах из области, где оно было разработано (физиология слюнных желез), на другую, качественно иную область исследований (целостное поведение) неоправдан. Целостное поведение животных следует изучать в условиях их свободного перемещения в пространстве, что выдвигает для экспериментатора на первый план определяющее значение экспериментальной обстановки, т.е. той конкретной ситуации, в которой проводится опыт.

В ходе выполненных им экспериментов было установлено, что “у собаки, а также у других высших позвоночных при первом же восприятии ме-

стоположения пищи создается образ или конкретное представление пищи и ее местоположения в данной среде. Этот образ сохраняется и каждый раз, когда он репродуцируется при восприятии данной среды или какого-либо ее компонента, животное производит такое же ориентировочное движение головы, как и при непосредственном восприятии, ведет себя точно так, как при восприятии, т.е. идет к месту пищи, обнюхивает его и, если находит пищу, съедает ее” [5. С. 649]. Тем самым выходило, что вся настоящая или предшествующая внешняя ситуация при определенных условиях создавала в соответствующих нервных центрах состояние повышенной возбудимости, что выражалось в предрасположенности, или готовности к тому или иному поведенческому акту, т.е. определяло векторность поведения. По Бериташвили, результатом действия комплекса афферентных воздействий из внешней среды является формирование некоего образа среды, который, создавая у животного состояние предварительной готовности к определенной деятельности, выполняет тем самым роль своеобразной физиологической “инструкции” [4].

Надо отметить, что еще в “Рефлексах головного мозга” Сеченов выдвинул идею о том, что рефлекторная деятельность организма основана на принципе согласования движения с чувствованием. Причем под термином “чувствование” он понимал реализацию двух детерминирующих факторов: мотива (как побуждающего момента поведения) и образа (как продукта совокупной рецепторной деятельности органов чувств), которые выступают как важнейшие психофизиологические регуляторы поведения, обеспечивающие его целенаправленный и активно-избирательный характер. В формировании конкретных чувственных образов внешней среды Сеченов видел основу предметного мышления. Павлов также полагал, что у животных “следы” от прошлых раздражений являются основой формирования представления об окружающей внешней среде, которое возникает в виде группировки многих конкретных предметов в одно общее представление [17. С. 7].

В 1934 г. Бериташвили сформулировал оригинальную концепцию психонервной (образной) деятельности. Он полагал, что в отличие от выработки условного рефлекса, для которой необходимо “обучение”, формирование образа происходит мгновенно после разового (одновременного или последовательного) активирования нервных элементов в ответ на внешние стимулы. Способность мгновенного запечатления комплексного образа среды он считал врожденным свойством восприятия организмом объектов внешнего мира. Причем подчеркивалась тождественность процесса восприятия и образного мышления: “Свойство проецировать воспринятые объекты во вне является прирожденным свойством все той же

функциональной системы нейронов, при помощи которой происходит восприятие внешних объектов” [6. С. 439].

Бериташвили полагал, что у высших животных психонервная деятельность должна играть доминирующую роль, обуславливая целенаправленность поведения. В особенности это характерно для человека, который, обладая сознанием, гораздо в большей степени и с большей принудительностью руководствуется в повседневном поведении идейными образами, чем конкретными натуральными раздражителями, обуславливающими реактивное поведение. Более того, этот высший тип психонервной деятельности, соответствующий сознательному уровню психики, может видоизменять (и даже устранять) “нежелательные” для организма формы рефлекторного реагирования.

Однако он не абсолютизировал роль психонервной деятельности в поведении. Наряду с образной формой имеют место поведенческие реакции, определяющиеся условными и безусловными рефлексами. Поведение – целостная реакция организма – реализуется посредством объединенной деятельности рефлекторных координирующих механизмов. Рефлекторные компоненты возникают по принципу “стимул–реакция”, но их последующее “включение” и “выключение” в ряду поведенческих реакций определяется психонервной деятельностью.

Какова же динамика взаимоотношений условно-рефлекторной деятельности и поведения, направляемого образами? Бериташвили писал: “В начальный период образования условных рефлексов имеет место психонервная деятельность, которая проявляется в генерализации приобретенной реакции” [6. С. 581]⁴. Таким образом, он не исключал возможности формирования образа на основе рефлекторных процессов по механизму временных связей. Однако считал, что механизмы образования этих нервных связей в том и другом случае (формирование образа и выработка условного рефлекса) различны. По его мнению, качественное отличие условно-рефлекторной деятельности и поведения, направляемого образами, обусловлено существованием более высоко организованного “нервного субстрата” образной психики, находящегося в неокортексе (звездчатые нейроны с короткими аксонами и пирамидные нейроны ассоциативных полей коры головного мозга).

⁴ Еще И.П. Павлов отмечал, что генерализация условного рефлекса создает обобщенный образ среды, который при наличии высокого уровня потребности фиксируется в памяти, т.е. формирует конкретное представление. При рассмотрении первой стадии в формировании доминанты А.А. Ухтомский также подчеркивал значение процесса генерализации возбуждений.

Бериташвили полагал, что чувственный образ динамичен вследствие постоянной изменчивости окружающей среды. Направление психонервного процесса постоянно корректируется прошлым опытом животного и действием внешних и внутренних раздражителей в данный момент. Причем при репродукции психонервного процесса воспроизводится не только чувственный образ соответствующей внешней среды, но и то эмоциональное возбуждение и двигательные импульсы, которые были в прошлом. Следовательно, в основе психонервного (образного) поведения лежит способность мозга к мгновенной фиксации образа важного для него компонента среды, его запечатление в памяти и “извлечение” оттуда для удовлетворения текущей биологической потребности. Тем самым образ, по Бериташвили, является определяющим фактором поведения организмов в вероятностно-организованной среде, характеризующей прогностическую функцию мозга.

Вместе с тем в поисках истины мы должны признать, что впервые об образном характере психики и роли образа в формировании целенаправленного поведения заговорил именно Алексей Алексеевич Ухтомский. Еще в 20–30-х годах прошлого столетия он сформулировал представление об образе-следе как ведущем факторе организации целостного поведения, и оно стало неотъемлемой частью его учения о доминанте. Более того, понимание им принципиально образного характера психики дало Ухтомскому возможность вывести категорию образа в ранг ведущих факторов организации биосоциокультурного пространства человека.

Неизбывная потребность рассматривать явления в их целостности и взаимосвязи, так ярко характеризующая синтетический характер мышления Ухтомского, роднит его с Сеченовым. Еще на заре своей деятельности, глубоко проникшись идеями своего учителя – Введенского, активно разрабатывавшего новые подходы к анализу природы возбуждения и торможения – процессов, взаимодействие которых во многом определяет специфику функционального состояния органа и ткани, Ухтомский стремится найти в науке и свою дорогу.

В качестве основной Алексей Алексеевич поставил задачу изучения природы интегративной деятельности мозга как целостного образования, а также факторов, лежащих в основе целенаправленного поведения организма в среде. Признавая подвижный, динамический характер взаимодействия процессов возбуждения и торможения при формировании ответной реакции организма, равно как и активную роль координационного торможения в обеспечении интегративной деятельности мозга и формировании векторной направленности поведения, Ухтомский выдвинул идею о доминирующей констелляции нервных

центров как функционально подвижном “органе поведения”. Подобный системный взгляд на организацию нервной деятельности, как мы знаем, и лег в основу сформулированного им в 1923 г. принципа доминанты как одного из главных принципов работы мозга, обеспечивающих организму возможность активного, целенаправленного взаимоотношения со средой.

Огромной заслугой Ухтомского перед наукой можно признать и то, что им впервые была обоснована глубокая диалектическая связь доминанты и условного рефлекса как отражения активного и адаптивного характера поведения организма, а также показана их роль в формировании адекватной приспособительной реакции организма. Будучи сторонником интеграции научных знаний, он всегда подчеркивал плодотворность творческих контактов между университетской физиологической школой и школой Павлова, к исканиям которой он относился с большим вниманием.

Физиологическая школа Ивана Петровича являлась, по словам Ухтомского, “мощной школой клинического, биохимического и нервно-физиологического эксперимента”, стремящейся синтезировать эти различные направления [26. С. 138]. В основе этой школы лежал скорее методический синтез, в то время как школа физиологов Санкт-Петербургского университета базировалась прежде всего на синтезе методологическом, что в целом отражало и разность их подходов к решению проблем. Диаметральными противоположными были и личности Павлова и Ухтомского – по характеру, складу мышления, темпераменту – возможно, отсюда и проистекали все перипетии их сложных личностных отношений. Для аналитического ума Павлова, привыкшего верить только фактам, исключительно результатам строго отточенных экспериментов, были во многом непонятны, а порой и активно не принимались попытки Ухтомского построить новую науку о природе человека, базирующуюся на синтезе естественных и гуманитарных знаний, его стремление интегрально осмыслить всю совокупность детерминант человеческого поведения и психики и наметить кардинально иные пути решения психофизиологической проблемы. Но опять-таки, история науки примиряет все – и сегодня принцип доминанты Ухтомского и принцип организации временных связей Павлова рассматриваются как два комплементарных (взаимодополняющих) принципа работы мозга. Доминанта обеспечивает целенаправленность поведения, а упроченный, специализированный условный рефлекс – точное соответствие поведения условиям объективной реальности, т.е. адаптивность.

Намечая единый план психофизиологического изучения комплекса эффектов доминанты, Ухтомский коснулся прежде всего выявления ее

роли в процессах внимания и предметного мышления. Отстаивая положение о принципиально образном характере психической деятельности человека, Ухтомский вводит в научный оборот понятие об интегральном образе как продукте наличной доминанты и элементарной единице процесса познания, обеспечивающей целевую детерминацию поведения. В интегральный образ среды, складывающийся на фоне действующей доминанты, как бы вплавлены три составляющих времени — прошлое, настоящее и будущее. Тем самым Алексей Алексеевич подчеркивает высокий детерминистический потенциал этого психофизиологического образования: любой формирующийся интегральный образ есть не пассивный отпечаток прошлого опыта, но динамически развивающееся образование, некий “вероятностный проект предвидимой реальности”, всякий раз корректируемый новыми пространственно-временными условиями среды и тем самым обеспечивающий высокую адекватность поведения организма и прогрессивное расширение его адаптивных способностей. В условиях вероятностно-организованной среды программирование поведения, связанное с определенным выбором степеней свободы (вероятностное прогнозирование), является одним из решающих условий формирования высоко адаптивных реакций организма. Таким образом, в учении Ухтомского, пожалуй, впервые со всей очевидностью встали проблемы антиципации и целевой детерминации поведения — именно ему принадлежит приоритет в постановке столь важнейших для современной науки проблем.

Сторонник комплексного подхода в науке, Ухтомский с самого начала наметил более широкую область приложения принципа доминанты. Доминанта — не только физиологический закон деятельности нервных центров, определяющий направленность протекания реакций организма в данный момент, но и основной закон духовной жизни человека, определитель главенствующих мотивов его деятельности и личной нравственной позиции; это определенная вертикаль, связующая в единое целое иерархически построенную систему взаимоотношений человека с миром, начиная с клеточных механизмов жизнедеятельности и кончая принципами организации высших духовных и социальных установок личности и общества.

Одной из значимых проблем для Ухтомского стало выявление соотношения сознательного и бессознательного при формировании целенаправленного поведения и высших доминантных установок человека, анализ природы словесно-логического и интуитивного типов мышления и их роли в познавательной и творческой активности личности. По мнению Алексея Алексеевича, сохраняющиеся в памяти чувственно-непосредственные интегральные образы с их предметно-раз-

вернутым и эмотивным содержанием, оставаясь на подсознательном (дологическом) уровне, могут оказывать существенное влияние на сферу сознания человека, во многом предопределяя направление его мыслей и действий. В то же время осознанная творческая идея запускает на уровне подсознания важнейший процесс рекомбинации памятных следов, приводящий к рождению нового образа.

Таким образом, научное наследие Ухтомского выходит далеко за рамки чисто физиологического знания и являет собой редчайшую (но столь востребованную в наши дни) попытку рассмотрения человека во всей совокупности его составляющих, в контексте его единого биосоциокультурного существования [27–31]. Биологические, психологические и социальные уровни жизнедеятельности человека у Ухтомского связаны единой смысловой вертикалью — принципом доминанты как главным принципом антропосоциогенеза, и в этом его концепция может рассматриваться как вариант построения комплексной науки о человеке [21, 22]. К сожалению, долгие годы значение наследия Алексея Алексеевича принижалось, а то и просто умалчивалось, оставалось в тени других, громко заявляющих о себе, школ, и только сегодня мощнейший творческий потенциал созданного им учения о природе человека получает достойную оценку.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Заслуги русской физиологической науки в решении проблем мозгового обеспечения поведения неоспоримы, и это прежде всего связано с именами Сеченова, Павлова, Бериташвили и Ухтомского. Если Сеченову суждено было наметить основы системного взгляда на ведущие факторы организации поведения, то в творчестве Павлова, Бериташвили и Ухтомского богатые по прогностическому потенциалу идеи Сеченова получили свое дальнейшее творческое развитие. Несмотря на то что каждый из них создал свое самобытное направление в науке, они были едины — и не только по общей проблематике исканий, но и потому, что истоки их мировоззрения закладывались в физиологической научной школе Санкт-Петербургского университета. Будучи в самой сердцевине “питомцами гнезда Петрова”, они с достоинством пронесли знамя идейной преемственности лучших научных традиций, заложенных некогда Сеченовым, что в целом позволило заложить фундамент современной науки о поведении. Сегодня мы убеждаемся в том, что учения Павлова, Бериташвили и Ухтомского, базирующиеся на сеченовских принципах построения науки о поведении, обнаруживают удивительную комплементарность. В то же время в развитии идей этих выдающихся ученых мы отчетливо видим и

смену парадигм научного мышления, которые лежат в основе общего движения науки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Аршавский И.А., Сеченов И.М., Введенский Н.Е.* / Иван Михайлович Сеченов. К 150-летию со дня рождения. Под ред. П.Г. Костюка, С.Р. Микулинского, М.Г. Ярошевского. М.: Наука, 1980. С. 497–511.
2. *Батуев А.С., Соколова Л.В., Харазия В.Н.* Исследования проблемы центрального торможения в физиологической школе Петербургского-Ленинградского университета // *Физиол. журн. СССР*. Т. 77. № 5. 1991. С. 115–118.
3. *Бериташвили И.С.* (Беритов И.С.) Общая физиология мышечной и нервной системы. Теоретическое и практическое руководство. Ч. II. Тифлис: Госиздат, 1922. 190 с.
4. *Бериташвили И.С.* (Беритов И.С.) Нервные механизмы поведения высших позвоночных животных. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 355 с.
5. *Бериташвили И.С.* Избранные труды. Нейрофизиология и нейропсихология. М.: Наука, 1975. 667 с.
6. *Бериташвили И.С.* Память позвоночных животных, ее характеристика и происхождение. М.: Наука, 1984. 212 с.
7. Борьба за науку в царской России: неизданные письма И.М. Сеченова, И.И. Мечникова, Л.С. Ценковского, В.О. Ковалевского, С.Н. Виноградского, М.М. Ковалевского и других. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1931. 224 с.
8. *Введенский Н.Е.* И.М. Сеченов. Некролог / Работы физиол. лаб. СПб. университета. СПб. 1906. С. VIII.
9. *Волкова Т.* Переписка И.М. Сеченова с Д.И. Менделеевым // *Природа*, 1940, № 2. С. 90–92.
10. *Голиков Н.В.* Сеченов в Петербургском университете / Иван Михайлович Сеченов (к 150-летию со дня рождения) / Под ред. П.Г. Костюка, С.Р. Микулинского, М.Г. Ярошевского. М.: Наука, 1980. 607 с.
11. Научное наследство. Том третий. Иван Михайлович Сеченов: неопубликованные работы, переписка и документы. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 280 с.
12. *Ноздрачев А.Д.* 140 лет основания Ф.В. Овсянниковым кафедры общей физиологии Санкт-Петербургского университета // *Рос. физиол. журн.* 2003. Т. 89. № 11. С. 1451–1463.
13. *Ноздрачев А.Д., Губанов Н.И.* Сеченов и некоторые вопросы диалектики чувственного познания // *Вестник СПбГУ*. 2005. Сер. 3. Вып. 3. С. 143–148.
14. *Ноздрачев А.Д., Лапицкий В.П.* Феномен истории естествознания: кафедра общей физиологии Санкт-Петербургского университета. СПб.: Изд-во Санкт-Петерб. ун-та, 2006. 374 с.
15. *Ноздрачев А.Д., Самойлова Л.А., Качалов Ю.П.* Двенадцать Сеченовских лет (1876–1888) Петербургского университета // *Физиол. журн. СССР*. 1991. Т. 77. № 11. С. 126–131.
16. *Павлов И.П.* Автобиография / Полное собрание трудов. Т. V. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. С. 371–373.
17. Павловские среды: Протоколы и стенограммы физиологических бесед / Под ред. К.М. Быкова. Т. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 515 с.
18. *Сеченов И.М.* Автобиографические записки. М.; Л.: Изд-во АН ССР, 1945. 185 с.
19. *Сеченов И.М.* Беглый очерк научной деятельности русских университетов естествознанию за последнее двадцатилетие // *Вестн. Европы*. 1883. № 11. С. 341–349.
20. *Сеченов И.М.* Гальванические явления на продолговатом мозгу лягушки / Избр. произв. Т. 2. М.: Изд-во АН СССР, 1956. С. 622–661.
21. *Соколова Л.В.* А.А. Ухтомский и комплексная наука о человеке. СПб.: Изд-во Санкт-Петерб. ун-та, 2010. 316 с.
22. *Sokolova L.V.* (Соколова Л.В.) On the Legacy and Life of Academician Alexei A. Ukhtomsky / Anticipation: Learning from the Past: The Russian/Soviet Contributions to the Science of Anticipation / M. Nadin (ed). Springer International Publishing Switzerland, 2015. P. 113–136.
23. *Ухтомский А.А.* Доминанта как рабочий принцип нервных центров / Собр. соч. в 6 тт. Т. I. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1950. С. 163–172.
24. *Ухтомский А.А.* О дренаже возбуждений / Собр. соч. в 6 тт. Т. I., Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1950. С. 221–231.
25. *Ухтомский А.А.* Возбуждение, утомление, торможение / Собр. соч. в 6 тт. Т. II. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1951. С. 65–76.
26. *Ухтомский А.А.* О нервно-гуморальных соотношениях / Собр. соч. в 6 тт. Т. II. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1951. С. 136–147.
27. *Ухтомский А.А.* Интуиция совести: Письма. Записные книжки. Заметки на полях. СПб.: Петерб. писатель, 1996. 528 с.
28. *Ухтомский А.А.* Заслуженный собеседник: Этика. Религия. Наука. Рыбинск: Рыбинское подворье, 1997. 576 с.
29. *Ухтомский А.А.* Доминанта души: Из гуманитарного наследия. Рыбинск: Рыбинское подворье, 2000. 608 с.
30. *Ухтомский А.А.* Доминанта. СПб.: Питер, 2002. 488 с.
31. *Ухтомский А.А.* Статьи и выступления разных лет. Заметки на полях / Л. В. Соколова, сост., вступ. ст.; СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2015. 736 с.
32. *Шеррингтон Ч.С.* (Sherrington C.S.) Интегративная деятельность нервной системы / перев. с англ. Н. Бенуа, О. Участкина. Л.: Наука, 1969. 390 с.

**Formation of Physiology in St. Petersburg University
(on the 190th Anniversary of the Birth of I. M. Sechenov)**

A. D. Nozdrachev^{a, b} and L. V. Sokolova^{b, #}

^a*Pavlov Institute of Physiology, Russian Academy of Sciences, 199034 St. Petersburg, Russia*

^b*Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Professional Education
“Saint-Petersburg State University”, 199034 St. Petersburg, Russia*

[#]*e-mail: lvsokolova2001@mail.ru*

Received February 20, 2019; revised March 3, 2019; accepted April 25, 2019

August 13, 2019 marks the 190th anniversary of the birth of Ivan Mikhailovich Sechenov, an outstanding Russian natural scientist, who was among the founders of a number of physiological scientific schools, including the physiological scientific school of St. Petersburg University. The article discusses the stages of its development and features of the formation of the fundamental areas of research – the development of problems of the central regulation of nervous processes and the mechanisms of formation of integrative brain activity, identifying the nature purposeful behavior and cognitive activity. In the searches of the university physiological school, a change of paradigms of scientific thinking was reflected, which is traced in the analysis of the views of I.P. Pavlov, I.S. Beritashvili and A.A. Ukhtomsky on the brain mechanisms to ensure behavior and psyche from the standpoint of the development of the creative heritage of I.M. Sechenov.

Keywords: history of science, scientific schools, neurophysiology, integrative brain activity, purposeful behavior, the imaginative nature of the psyche, cognitive activity