

612.8
А908

Э. А. АСРАТЯН

**ОЧЕРКИ
ПО ФИЗИОЛОГИИ
УСЛОВНЫХ
РЕФЛЕКСОВ**

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ОТДЕЛЕНИЕ ФИЗИОЛОГИИ

612.8

А908

Э. А. АСРАТЯН

ОЧЕРКИ
ПО ФИЗИОЛОГИИ
УСЛОВНЫХ
РЕФЛЕКСОВ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА 1970

п.и.

Э. А. Асратян. Очерки по физиологии условных рефлексов. Изд-во «Наука», 1970.

В книге обобщены основные итоги проведенной за последние 10 лет исследовательской работы ее автора совместно с сотрудниками руководимой им лаборатории по дальнейшему творческому развитию материалистического учения И. П. Павлова о высшей нервной деятельности.

«Очерки» охватывают широкий круг актуальных вопросов условно-рефлекторной деятельности мозга, в числе которых следующие: взаимоотношение условного рефлекса и родственных ему явлений, структурные и функциональные основы условных рефлексов, закономерности образования, формирования и специализации их, функциональная архитектура классических и инструментальных условных рефлексов, электрофизиологическое проявление условных рефлексов, механизмы и локализация условного торможения, физиологические особенности тонических условных рефлексов.

Книга может быть полезной для специалистов, работающих в этой области, в особенности для молодых научных работников и аспирантов. Она представляет определенный интерес также для широкого круга физиологов, биологов, врачей и психологов.

Рис. 91.

В отличие от однотомника избранных моих трудов (1953) и «Лекций по некоторым вопросам нейрофизиологии» (1959), в которых наряду с работами по высшей нервной деятельности имелись также работы по другим вопросам физиологии центральной нервной системы, настоящие «Очерки» содержат только работы по физиологии условных рефлексов. В «Очерки» включены как тексты некоторых еще неопубликованных научных докладов, так и ряд работ, опубликованных на русском и английском языках в разных наших и зарубежных журналах и сборниках «Трудов» национальных и международных симпозиумов и конференций, в которых нам довелось принять участие.

Мы воздержались от включения в «Очерки» не только давних наших работ по физиологии условных рефлексов, в том числе и работ, вошедших в однотомник, но и работ из сравнительно недавно опубликованных «Лекций». Небольшое исключение в отношении двух работ сводится к следующему. В то время как два испанских издания «Лекций» — *Problemas de neurofisiologia* (Buenos Aires, Editorial Quetzal, 1962) и «*Conferencias sobre algunos problemas de neurofisiologia*» (M., Ed. en Leng. Extr., 1963), а также французское их издание — «*Quelques problemes de neurofisiologia*» (M., Ed. en Leng. Extr., 1963) ничем не отличались от русского оригинала, к английскому изданию «Лекций» были добавлены тексты еще двух наших научных докладов и выпущены под новым названием «*Compensatory adaptations Reflex Activity and the Brain*» (Oxford — London, Pergamon Press, 1965). Это были тексты докладов, прочитанные на Международном симпозиуме «Мозговые механизмы и обучение» в Монтевидео (1959) и на Международной «Павловской конференции по высшей нервной деятельности» в Нью-Йорке (1960) и опубликованные соответственно в «Трудах» названных конференций. Ввиду того, что эти два доклада отсутствуют в оригинальном русском издании «Лекций», мы сочли возможным их также включить в настоящие «Очерки».

Таким образом, «Очерки» могут рассматриваться как своеобразный отчет об основных результатах экспериментальной и

теоретической работы, проводимой автором совместно с сотрудниками на путях творческого развития научного наследия И. П. Павлова за последнее десятилетие — за период времени, когда глубокие идеи великого ученого, властно овладев умами многочисленных нейрофизиологов, вторглись в сотни лабораторий многих стран мира и стали предметом систематических исследований.

Хотя «Очерки» всецело посвящены вопросам физиологии условных рефлексов, тем не менее включенный в них материал не однороден по содержанию. Этот материал имеет отношение к разным актуальным вопросам условнорефлекторной деятельности — к общим вопросам образования и усложнения условных рефлексов и формирования их свойств, к тоническим условным рефлексам, к механизму возникновения и локализации внутреннего торможения, к функциональной архитектуре условных рефлексов. Поэтому представилось целесообразным распределить включенные в «Очерки» работы по соответственным разделам, и только внутри каждого раздела расположить их в хронологической последовательности.

Разумеется, далеко не все наши публикации по перечисленным выше вопросам нашли себе место в «Очерках». Многие из них, в особенности тексты ряда докладов по функциональной архитектуре инструментальных условных рефлексов и по электрофизиологическому проявлению условных рефлексов, опубликованных за последние годы в разных отечественных и зарубежных журналах и сборниках, не были включены в «Очерки», чтобы предельно ограничить неизбежные в подобных случаях повторения при изложении своих новых фактических данных и теоретических положений.

Э. А. Асратян

1 марта 1969 г., Москва

ОБЩИЕ ВОПРОСЫ

УСЛОВНЫЙ РЕФЛЕКС
И РОДСТВЕННЫЕ ЕМУ ЯВЛЕНИЯ¹

Для классиков марксизма — Маркса, Энгельса и Ленина достижения современного им естествознания всегда служили надежной основой в их непрерывной идеологической борьбе со своими идейными противниками и в их напряженной творческой работе по созданию марксистско-ленинской теории отражения. Они считали, что последующий прогресс естествознания должен не только давать новые и яркие доказательства правильности этой теории, но и служить источником дальнейшего непрерывного ее обогащения и развития.

Блестящие успехи, достигнутые во многих важнейших областях современного естествознания, полностью оправдали ожидания классиков марксизма. Не подлежит сомнению, что среди выдающихся достижений естествознания, составляющих гранитную естественнонаучную основу марксистско-ленинской теории отражения, одно из первых мест принадлежит достижениям в области физиологии мозга, в первую очередь материалистическому учению И. П. Павлова о высшей нервной деятельности.

Нам представляется, что добытые И. П. Павловым капитальные факты о деятельности мозга и созданное на их основе глубокое и стройное его учение составляют по существу наиболее адекватную физиологическую основу марксистско-ленинской теории отражения. И это имеет весьма простое и естественное объяснение. Хотя марксистско-ленинская теория отражения охватывает всю цепь длительной эволюции отражения как свойства материи, начиная с самых элементарных ее форм, свойственных материи вообще, и кончая высшими ее формами, присущими только самой высокоорганизованной материи — мозгу, тем не менее эта теория уделяет главное внимание именно конеч-

¹ Доклад, прочитанный на Конференции (Москва, 1962), посвященной философским вопросам высшей нервной деятельности и психологии, опубликован в кн. «Философские вопросы высшей нервной деятельности и психологии». М., Изд-во АН СССР, 1963.

ным звеньям названной цепи — высшим формам отражения материи. Это и есть те формы, которые в естественнонаучном плане были с виртуозным мастерством исследованы Павловым и столь блестяще освещены в его физиологическом учении.

Будучи убежденным и последовательным материалистом и диалектически мыслящим ученым, Павлов считал, что свойство реагирования на внешние воздействия, или уравнивания с окружающей средой, присуще всей материи. Он рассматривал материю и это универсальное ее свойство исторически, т. е. в их эволюции, динамике, возникновении и развитии². По Павлову, на уровне развития органической материи у живых существ свойство уравнивания, или приспособления, проявляется в двух взаимосвязанных формах их деятельности — врожденных и индивидуально приобретенных. Он писал по этому поводу: «Самая общая характеристика живого существа состоит в том, что живое существо отвечает своей определенной специфической деятельностью не только на те внешние раздражения, связь с которыми существует готовой со дня рождения, но и на многие раздражения, связь с которыми развивается в течение индивидуального существования, иначе говоря, что живое существо обладает способностью приспособляться»³.

С появлением нервной системы в процессе эволюционного развития животного мира присущие элементарным живым существам или живой протоплазме примитивные донервные формы врожденного и в особенности индивидуального приспособления поднимаются на новый и неизмеримо более высокий уровень, становятся более совершенными и биологически более эффективными. Появление и развитие нервной системы с ее многообразной и вариабильной рефлекторной деятельностью знаменует истинное революционное преобразование в приспособительной деятельности животного мира.

Вскоре после своего возникновения нервная система становится основным материальным субстратом всей приспособительной деятельности организма, своеобразным «физиологическим скелетом» и главным регулятором его разнородных функций и их приспособительной изменчивости. Длительная эволюция нервной системы приводит к появлению огромного многообразия рефлекторной деятельности, обеспечивающей по ходу прогресса все более совершенное выполнение этой важнейшей и в принципе неизменной биологической роли — роли основного регулятора внутренней жизни организма и его сложных взаимоотношений с окружающей средой.

Еще в своих классических исследованиях по физиологии сердечнососудистой и пищеварительной систем Павлов представил

² Этот вопрос подробно освещен в нашей статье, опубликованной в журн. «Вопросы философии», 1956, № 3, стр. 98—115.

³ И. П. Павлов. Полн. собр. соч., 1951, 3, кн. 2, стр. 77—78.

массу новых и весьма ярких доказательств в пользу прогрессивного теоретического положения о том, что прирожденная рефлекторная деятельность нервной системы по своей сущности, своему биологическому смыслу и значению является приспособительной. А в последующем в своих открывших эпоху исследованиях по физиологии мозга великий физиолог с неотразимой силой точных и весомых научных фактов установил, что наиболее совершенное, точное и тонкое приспособление высокоразвитых животных организмов к условиям существования, наиболее сложные их взаимоотношения и связи с окружающей средой осуществляются посредством качественно отличного типа и высшего ранга рефлексов, приобретенных в индивидуальной жизни, — условных рефлексов, осуществляемых высшими отделами центральной нервной системы.

Как убежденный сторонник эволюционной теории, Павлов широко распахнул двери физиологии мозга для идей Дарвина. Во-первых, он тонко охарактеризовал и глубоко осмыслил биологическое значение специфических особенностей условных рефлексов, делающих столь совершенной индивидуальную приспособительную деятельность, осуществляемую через их посредство и отличающих их от безусловных рефлексов, через посредство которых осуществляется прирожденная приспособительная деятельность организма. Речь идет о выработываемости условных рефлексов в точном соответствии с условиями существования, о временности условных рефлексов (т. е. об их свойствах полностью тормозиться, «исчезать», когда перестают существовать порождающие их условия и факторы), об их чрезвычайной изменчивости в зависимости от колебаний во внешней среде и в состоянии организма, о предваряющем сигнальном характере действия вызывающих их раздражителей и т. п. В совокупности эти особенности условных рефлексов свидетельствуют об их строгой детерминированности, чуть ли не фатальной их обусловленности обстоятельствами существования организма, факторами окружающей их среды. Формируясь в процессе длительной эволюции рефлексов, эти особенности адекватно отображают многообразие, сложную динамику и калейдоскопическую вариабильность внешней среды.

Далее, И. П. Павлов говорил, что «...индивидуальное приспособление существует на всем протяжении животного мира. Это и есть условный рефлекс...»⁴ и «...временная нервная связь есть универсальнейшее физиологическое явление в животном мире и в нас самих»⁵. Но при этом он был далек от мысли, что условные рефлексы по своим физиологическим особенностям и удельному

⁴ И. П. Павлов. Полн. собр. соч., т. 3, кн. 2. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1951, стр. 182.

⁵ И. П. Павлов. Полн. собр. соч., т. 3, кн. 2. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1951, стр. 325.

биологическому значению идентичны или равноценны у всех представителей мира животных, способных к выработке условных рефлексов.

В процессе видовой и возрастной эволюций животного мира условный рефлекс как высшее проявление нервной деятельности непрерывно развивается и отшлифовывается, усложняется и совершенствуется, претерпевает глубокие изменения в своих свойствах, структуре, формах проявления, локализации. Не только у разных организмов, стоящих на различных уровнях развития или отличающихся друг от друга специфическими биологическими особенностями, но даже в одном и том же организме условные рефлексы представлены в богатом многообразии форм, относящихся к различным сферам жизнедеятельности организма, характеризующимся разной степенью сложности и совершенства, разными особенностями. В неизмеримо большей степени сказанное относится к условнорефлекторной деятельности в целом.

Следует, однако, отметить, что при всем этом в рамках животного мира основные черты условного рефлекса, в особенности характер сигнализации, в принципе остаются одними и теми же. Как бы ни отличалась условнорефлекторная деятельность у разных представителей животного мира, в зависимости от уровня их развития, экологических и других особенностей, как бы ни отличались друг от друга по уровню развития, степени сложности и совершенства, структуре и локализации и по другим особенностям вырабатываемые ими условные рефлексы, они имеют общие принципиальные черты у всех представителей животного мира.

Сказанное относится в первую очередь к характеру сигнализации в строго павловском смысле этого слова: разнообразные простые и сложные световые, звуковые, механические, химические и другие условные раздражители сигнализируют действительность непосредственно, путем прямого действия на соответствующие рецепторы характерными своими свойствами, присутствующими им специфическими видами энергии. Многовековая эволюция условного рефлекса и условнорефлекторной деятельности в целом не приводит в рамках мира животных к коренному изменению принципа отражения реальной действительности в их мозге; в этих границах отражение остается непосредственным, конкретно предметным.

Коренное изменение в принципе отражательной деятельности мозга происходит лишь с появлением человека на арене истории. Среди всех специфических особенностей условного рефлекса сигнальность претерпевает наиболее глубокие количественные и качественные изменения в процессе его эволюции и поэтому может по праву считаться не просто одной из специфических его особенностей, а олицетворением нового принципа в рефлекторной деятельности нервной системы. Знаменательно, что именно этот принцип положил И. П. Павлов в основу своих гениальных

концепций о качественном различии высшей нервной деятельности животных и человека, существовании двух систем сигнализации.

Таким образом, условный рефлекс как средство индивидуального приспособления проходит длинный путь эволюционного развития, начиная от примитивных, подобных элементарным условным рефлексам реакций одноклеточных и простейших животных и кончая второсигнальными условными рефлексами человека, претерпевая при этом глубокие количественные и качественные изменения. Продолжая высказанную выше мысль и развивая ее, можно сказать: в каком бы многообразии ни был представлен условный рефлекс, как бы ни отличались условные рефлексы друг от друга по степени сложности и совершенства, уровню развития, роду, структуре и локализации и даже по принципу сигнализации, — все равно при всем этом принципиальная сущность условного рефлекса остается одной и той же. Это — выработанная форма нервной деятельности, детерминированная условиями жизни, адекватно, верно и активно отображающая объективную действительность в ее многообразии и динамике, обеспечивающая наиболее точное, тонкое и совершенное приспособление организма к вечно изменяющейся внешней среде. В равной мере это относится и к условнорефлекторной деятельности в целом.

Если условный рефлекс — олицетворение индивидуального опыта и средство индивидуального приспособления организма к условиям существования, то значит ли это, что он таков для всех живых существ или хотя бы для всех представителей животного мира, что он является единственной формой индивидуального приспособления?

Для сторонников эволюционного учения Дарвина, последователей Павлова и диалектически мыслящих ученых, ответ на этот вопрос совершенно ясен: условный рефлекс никак не может быть олицетворением индивидуального опыта и средством индивидуального приспособления у тех живых существ, у которых нет нервной системы, значит и рефлекторной деятельности, — у простейших, микробов, растений. Совершенно очевидно, что индивидуальное приспособление на этом уровне развития жизни проявляется в других, более примитивных формах жизнедеятельности, являющихся в лучшем случае лишь отдаленными прообразами условнорефлекторной деятельности, а никак не условными рефлексам, даже примитивными. Более того, исходя из тех же научно-методологических позиций, можно было предположить, что индивидуальное приспособление не сразу принимает форму условнорефлекторной деятельности даже с появлением нервной системы и рефлекторной деятельности у представителей животного мира в процессе его эволюционного развития.

По-видимому, на начальных этапах развития этой системы индивидуальное приспособление примитивных по уровню разви-

тия животных воплощается в такие формы еще несовершенной рефлекторной деятельности, которые могли бы рассматриваться уже как близкие прообразы условнорефлекторной деятельности, но еще, конечно, не как истинная условнорефлекторная деятельность. Лишь в последующем, в процессе дальнейшего эволюционного развития животного мира и нервной системы, появляются на арене примитивные условные рефлексы. Тем самым уже начинается эра непрерывного дальнейшего развития и усовершенствования условнорефлекторной деятельности, о которой говорилось выше, в конспективной форме.

Мы глубоко убеждены в правильности такого исследовательского эволюционного взгляда на развитие форм индивидуального приспособления живых существ в донервном периоде их эволюции и начальном периоде появления и развития нервной системы. В частности, мы убеждены, что можно допустить существование предусловнорефлекторных форм индивидуального приспособления через посредство родственных условному рефлексу явлений, занимающих как бы промежуточное место между безусловными и условными рефлексами. И ниже нами будет сделана попытка обосновать эти теоретические положения достоверными старыми и новыми данными нейрофизиологии. Мы абсолютно не сомневаемся также в том, что все эти положения находятся в полном соответствии с духом великого материалистического учения И. П. Павлова о высшей нервной деятельности, с сущностью его основополагающих идей в этой отрасли знаний.

Но одновременно с этим мы отдаем себе ясный отчет в том, что эти положения не находятся в полном согласии, во всяком случае формально, с одним широкоизвестным высказыванием Павлова: «Индивидуальное приспособление существует на всем протяжении животного мира. Это и есть условный рефлекс, условная реакция, осуществляющаяся на принципе одновременности»⁶.

Мы склонны считать, что это высказывание ученого принадлежит к числу тех, в которых он не совсем удачно формулирует свои мысли, недостаточно строго подбирает нужные для этой цели слова, в силу чего высказывания этого типа (весьма редкие) могут не совсем гармонировать с подлинным духом его учения, с истинной сущностью его глубоких и оригинальных идей.

В самом деле, редко кто станет в настоящее время утверждать, что в полном соответствии с духом учения Павлова находится только что приведенное его высказывание, что на всем протяжении животного мира, т. е. от простейших и до высших животных, индивидуальное приспособление осуществляется через посредство условных рефлексов! Мы полагаем, что, форму-

⁶ И. П. Павлов. Полн. собр. соч., т. 3, кн. 2. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1951, стр. 182.

лирую эту мысль, Павлов имел в виду не весь животный мир в буквальном смысле слова, а только животных, обладающих нервной системой, к тому же достигшей определенного уровня развития. В таком случае исчезли бы все упомянутые выше несоответствия и противоречия.

Явления жизнедеятельности, названные нами прообразами условнорефлекторной деятельности или родственными условному рефлексу явлениями, представлены в действительности «на всем протяжении животного мира», т. е. имеют место не только у одноклеточных, низших беспозвоночных и позвоночных животных, обладающих примитивной нервной системой, но и у высших беспозвоночных и позвоночных животных с их высоко развитой специализированной и дифференцированной нервной системой. При этом с появлением на горизонте условного рефлекса и с последующим его развитием эти родственные ему явления постепенно отодвигаются на задний план, перестают играть роль основных средств индивидуального приспособления.

Задача настоящего сообщения и сводится к характеристике этих родственных условному рефлексу явлений и их отношений к условнорефлекторной деятельности, а также к обсуждению этих вопросов в естественнонаучном и философском аспектах. Ввиду того, что в деятельности нервной системы высокоразвитых животных родственные условному рефлексу явления были выявлены раньше и исследованы более обстоятельно и систематически, чем в жизнедеятельности простейших и низших беспозвоночных, наш беглый обзор литературных данных по этим явлениям мы и начнем с фактов, полученных в исследованиях на высших животных.

Явления в деятельности нервной системы, родственные условным рефлексам

Вскоре после того как во второй половине прошлого столетия физиологический эксперимент достиг значительного развития и стал основным средством накопления точных знаний относительно функций центральной нервной системы, исследователи из разных стран стали один за другим получать точные и убедительные факты, свидетельствующие о том, что прирожденные рефлексы отнюдь не являются машинным, однообразным, штампованно-шаблонным, трафаретным видом нервной деятельности, как принято было считать раньше. Наоборот, выяснилось, что эти рефлексy обладают значительной вариабильностью, динамичностью, могут значительно изменяться по своей интенсивности, продолжительности, характеру и другим особенностям в зависимости от силы и характера вызывающих их раздражителей, продолжительности их действия, функционального состоя-

ния центрального рефлекторного аппарата, а также воспринимающих и исполнительных органов и т. п. Ввиду того, что изменения прирожденных рефлексов, в зависимости от изменения функционального состояния рефлекторного аппарата или интрацентральных взаимодействий, вызывают наибольший интерес с точки зрения рассматриваемого здесь вопроса, представляется необходимым под этим углом зрения остановиться на некоторых примерах изменения именно такого типа.

Первые значительные факты, относящиеся к этому типу изменений, были получены отцом русской физиологии, классиком мировой нейрофизиологии И. М. Сеченовым еще в середине XIX столетия. Он показал, что у спинальных лягушек раздражением пальцев задних лап можно вызвать совершенно противоположные по характеру рефлекторные реакции в зависимости от исходного состояния раздражаемых лап: например, при исходно согнутом положении лапы раздражение пальцев вызывает ее разгибание. Ученый отметил приспособительный характер этой изменчивости рефлекторных реакций раздражаемой лапы в зависимости от ее исходного положения: рефлекторный ответ направлен на то, чтобы избавить организм от раздражающего агента — либо путем удаления конечности от него, либо путем отталкивания его от организма. Сеченов дал также убедительное объяснение установленному им интересному явлению, представив его физиологический механизм в следующем виде. Исходное положение конечности через посредство соответствующих мышечных и кожных рецепторов и чувствительных нервных путей отражается на функциональном состоянии спинального рефлекторного аппарата, соответственно настраивает нервные структуры осуществляемых им рефлексов, т. е. изменяет соотношение уровня возбудимости этих структур определенным образом и тем предопределяет характер будущего рефлекторного ответа.

В последующем подобные и сходные факты были получены многими зарубежными исследователями и на животных, стоящих на разных уровнях физиологического развития (в частности, Сандерс-Эцном — на лягушках, Экскюлем и Йорданом — на морских ежах, морских звездах, улитках и других беспозвоночных, Магнусом — на собаках и кошках). Не вдаваясь в детали полученных названными исследователями фактов и теоретических положений, отметим принципиальную общность существа изученных ими многообразных двигательных явлений с описанным выше сеченовским феноменом, а также принципиальную близость их представлений о физиологическом механизме этих явлений с упомянутыми выше взглядами Сеченова. Общей и характерной особенностью изученных явлений было то, что одно и то же раздражение одного и того же участка тела вызывает то одно, то другое движение моторного органа, — будь то

конечности лягушки или собаки, лучи морских звезд или хвост кошки, в зависимости от исходного его положения. Общее же в их представлениях о физиологическом механизме обсуждаемого феномена сводилось к предположению, что исходное положение периферического моторного органа отображается в центральном рефлекторном аппарате, устанавливает его на свой лад, порождает в различных его структурах функциональные состояния разного знака и уровня и тем как бы формирует «рабочий план» будущей рефлекторной реакции. Сказанное относится, в частности, к экспериментальным данным и теоретическим положениям знаменитого голландского нейрофизиолога Магнуса, которому принадлежат наиболее обстоятельные исследования обсуждаемого явления, а также общепринятое в современной физиологии терминологическое его обозначение — *Schaltung* (переключение).

Итак, явление переключения может рассматриваться как форма приспособительной изменчивости врожденных рефлексов. Весьма близко к нему стоит другая форма, при которой предопределяющий функциональный фон для будущего рефлекса создается не исходным положением заинтересованного двигательного органа, а положением туловища животного или его головы. Так, например, если бесполушарная или спинальная собака лежит симметрично на спине, то механическое раздражение правой половины туловища вызывает, как правило, чесательный рефлекс со стороны правой задней конечности, раздражение же левой половины — левой задней конечности. Но если собака лежит на одном боку, то при раздражении любой из половин туловища чесательные движения осуществляются только задней лапой, находящейся выше (опыты Гергенса). Магнус установил, что переключающим фактором в этих условиях служит соприкосновение тела животного с подлежащей поверхностью экспериментального стола.

В лабораториях Шеррингтона и Магнуса было показано также, что изменение характера двигательных рефлексов конечностей животных в ответ на одно и то же раздражение может иметь место и под влиянием изменения положения головы в пространстве, в частности, по отношению к туловищу. В этих случаях переключающими факторами, которые создают определенный функциональный фон и предопределяют характер будущих рефлексов, являются импульсы, поступающие в центральную нервную систему из лабиринтных рецепторов и проприорецепторов шейных мышц.

Другая форма приспособительной изменчивости врожденной рефлекторной деятельности, установленная несколько позже «переключения» (в 80-х годах прошлого века), также обусловлена определенными изменениями функционального состояния центральной нервной системы или межцентральных отношений

под влиянием внешних и внутренних факторов. Речь идет о феномене активирования или усиления активности одних центральных нервных очагов путем прямого или рефлекторного возбуждения других посторонних центральных нервных очагов, о феномене, который, начиная с 80-х годов прошлого столетия, стал предметом экспериментальных исследований многих отечественных и зарубежных нейрофизиологов и с тех пор остается в поле их внимания. Честь установления первого факта, относящегося к этому феномену, принадлежит другому выдающемуся деятелю отечественной физиологии Н. Е. Введенскому. Вскоре после него и независимо от него другие относящиеся к феномену факты были опубликованы австрийским физиологом Экснером.

Существо дела в наиболее общих чертах сводилось к следующему. Талантливый, тогда еще молодой ученый Н. Е. Введенский под руководством своего учителя И. М. Сеченова в 1879 г. выполнил выдающуюся экспериментальную работу. В ней он показал, что, если у лягушки путем предварительного слабого механического или химического раздражения блуждающего нерва создать в дыхательном центре соответствующее этому нерву состояние тонического возбуждения, а затем раздражать какой-нибудь посторонний чувствительный нерв, то при этом возникает не характерный для этого нерва рефлекс, как следовало ожидать, а реакция со стороны дыхательного центра, к тому же такая, которая обычно возникает при раздражении блуждающего нерва.

Если путем такого же предварительного слабого раздражения другого, а именно — верхнегортанного нерва создать в дыхательном центре лягушки состояние тонического возбуждения, соответствующее этому нерву, то последующее раздражение постороннего чувствительного нерва на этом фоне вызывает вместо характерного для него рефлекса реакцию со стороны того же дыхательного центра, на этот раз уже такую, которая типична для раздражения верхнегортанного нерва. Говоря словами самого Введенского, когда блуждающие или верхнегортанные нервы «...находятся в тоническом возбуждении, то краткое умеренное раздражение в это время чувствительных нервов дает такой же результат, как если бы раздражение наносилось самим тонически возбужденным нервам»⁷.

Современник Введенского, видный уже в то время физиолог Экснер, в острых опытах на наркотизированных кроликах и собаках установил, что, если вслед за электрическим раздражением пункта коры большого мозга (скажем, пункта А), вызывающим движение какой-нибудь конечности, сразу же или через небольшой интервал времени, раздражать другой пункт коры того же или даже другого полушария (скажем, пункта В) или

⁷ Н. Е. Введенский Полн. собр. соч., т. 1. Л., Изд-во ЛГУ, 1951, стр. 139.

раздражать кожу заинтересованной конечности, то происходит усиление ранее вызванного движения. Такое же усиление движения лапы происходит и в тех случаях, когда оно первоначально вызывается раздражением самой лапы, а затем сразу же после окончания этого раздражения (или после небольшого интервала) раздражается соответствующий пункт коры или какая-нибудь из остальных конечностей.

Заслуживает особого внимания отмеченный Экснером факт усиления центрально или рефлекторно вызванного движения лапы под влиянием последующего звукового, т. е. совершенно постороннего, инородного раздражения. Экснер именовал описанный им феномен «Bahnung» (проторением пути) и считал, что он в некоторых отношениях отличается от известного уже в те годы феномена суммации, при котором повторно раздражаются одни и те же, а не разные центральные или периферические нервные структуры.

Случилось так, что и в последующем экспериментальная и теоретическая разработка этого феномена протекала в нашей отечественной физиологии и у зарубежных физиологов в отрыве друг от друга, самостоятельными путями, на разных идейных основах и в силу всего этого приводила к различным результатам. В нашей стране эти исследования проводились в основном Н. Е. Введенским и его учениками и последователями, а в Западной Европе и Америке — преимущественно знаменитым английским физиологом Ч. Шеррингтоном и его последователями. Проследим бегло за развитием этих двух интересных линий исследовательской работы.

С именем Н. Е. Введенского непосредственно связано также установление еще двух других относящихся к этой области ярких фактов в области физиологии центральной нервной системы, если не считать установленный им на нервно-мышечном препарате феномен тетанизованного одиночного сокращения, который также имеет определенное отношение к обсуждаемому вопросу. Спустя примерно 20 лет после выполнения только что упомянутого исследования по дыханию на лягушках, т. е. в конце прошлого столетия (1897 г.), Введенский в острых опытах на собаках продемонстрировал следующее явление. Если в участке коры, электрическое раздражение которого вызывает сгибание передней конечности, создать очаг повышенной возбудимости путем локальной стрихнинизации или другими приемами, то в течение некоторого времени оказывается возможным вызывать то же самое движение той же конечности при раздражении совершенно сторонних пунктов той же коры (даже таких, раздражение которых раньше вызывало противоположное движение этой конечности — ее разгибание).

Спустя 15 лет, маститый глава прославленной Петербургской университетской школы физиологов описал еще одно новое и

весьма ценное явление, имеющее отношение к этому вопросу. Мы имеем в виду установленный им в последний период его научной деятельности (1912 г.) факт, что если у лягушки возбудимость центральных нервных структур какого-нибудь специализированного спинального рефлекса значительно и стойко повышается путем продолжительного раздражения соответствующих приводящих нервов, то после этого данный рефлекс может быть вызван также раздражением других, сторонних нервов.

Н. Е. Введенский писал: «Я давно уже отметил... что если известный нервный прибор был приведен в состояние повышенной возбудимости, то и всякие другие возбуждения, которые должны были бы давать совершенно другой эффект, оказываются в первое время способными действовать, как бы в руку предшествующего тонического возбуждения»⁸.

Факты, близкие только что описанным, были получены за эти годы также некоторыми учениками и последователями Введенского как в опытах на лягушках, так и на теплокровных. В этой связи могут быть упомянуты, например, давние опыты И. С. Беритова с извращением рефлекторных реакций у спинальных лягушек в результате локального повышения возбудимости определенных участков спинного мозга, а также некоторые другие его наблюдения.

Эта интереснейшая линия научного творчества великого отечественного ученого-мыслителя Н. Е. Введенского нашла наиболее яркое отражение, наиболее успешное дальнейшее творческое развитие в исследованиях его ученика и преемника по научной школе, известного советского физиолога А. А. Ухтомского, которому и принадлежит наиболее распространенное в настоящее время название этого феномена — «доминанта». В серии систематических и целеустремленных исследований, проведенных Ухтомским лично в период 1904 — 1911 гг. и в особенности совместно с большим числом его сотрудников и учеников в период 1921—1941 гг., было установлено много новых и весьма ценных фактов, относящихся к обсуждаемому феномену. Были выявлены новые его разновидности и черты, изучены закономерности его развития и течения и на основании всего этого выдвинуты глубокие теоретические положения о его механизме, роли в рефлекторной деятельности нервной системы и т. д.

Из совокупности этого накопленного Ухтомским и его сотрудниками богатого и многообразного фактического материала явствует, что при создании различными экспериментальными приемами стационарного возбуждения или повышенной возбудимости в различных структурах высших и низших отделов центральной

⁸ Н. Е. Введенский. Полн. собр. соч., т. 4. Л., Изд-во ЛГУ, 1951, стр. 335.

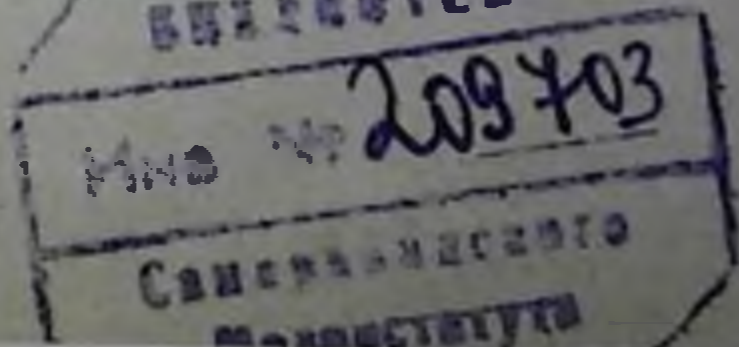
нервной системы происходит радикальное изменение в функциональном состоянии и рефлекторной деятельности других сторонних центральных структур. Они оказываются сопряженно заторможенными, прямое или рефлекторное их активирование не вызывает свойственных им специфических рефлексов, а приводит к дальнейшему усилению возбуждения в заранее созданном фокусе повышенной возбудимости со всеми вытекающими отсюда положительными последствиями для рефлекторной деятельности этого фокуса.

Можно привести несколько иллюстративных примеров к сказанному. В ранних опытах самого Ухтомского были выявлены следующие демонстративные данные. У кошек в условиях острых опытов рефлекторным путем вызывались либо акт глотания, либо акт дефекации. Кроме того, электрическим раздражением определенных пунктов коры большого мозга подопытных животных можно было вызывать движение той или иной лапы. Когда какой-нибудь из этих пунктов коры раздражался на фоне протекания или подготовки акта глотания или же акта дефекации, то при этом происходило усиление протекающего акта или же осуществление подготовленного, а ожидаемое движение лапы либо вовсе отсутствовало, либо вызывалось в очень ослабленном виде.

В опытах, выполненных в последующем М. И. Виноградовым и Г. П. Конради в лаборатории А. А. Ухтомского, было показано, что если у спинальной лягушки путем приложения кислоты к какому-нибудь участку рецептивного поля рефлекса потирания повысить уровень возбудимости центральных структур этого последнего, то это влечет за собой коренное изменение во всей рефлекторной деятельности спинального препарата животного. Рефлекс потирания теперь вызывается раздражением таких участков кожной поверхности, с которых он раньше не вызывался или же с которых раньше вызывались совершенно другие рефлекторные реакции.

Ю. М. Уфлянд показал, что точно такие же изменения происходят в рефлекторной деятельности лягушек-самцов в период их половой активности — спаривания, когда у них под воздействием половых гормонов сильно и стойко повышается возбудимость центральных структур обнимательного рефлекса. В этом случае раздражения рецептивных полей других рефлексов, вместо того чтобы вызвать надлежащие рефлексы, лишь только усиливают обнимательный рефлекс.

На основании указанных и некоторых других фактов А. А. Ухтомский в одной из первых формулировок своих взглядов по данному вопросу говорил: «Под именем «доминанты» у моих сотрудников понимается более или менее устойчивый очаг повышенной возбудимости центров, чем бы он ни был вызван, причем вновь приходящие в центры возбуждения служат усилению (подтвер-



ждению) возбуждения в очаге, тогда как в прочей центральной нервной системе, широко разлиты явления торможения⁹».

Со временем уже упомянутыми и другими сотрудниками А. А. Ухтомского—И. А. Ветюковым, Н. В. Голиковым, М. Н. Благовой, Д. Г. Квасовым и другими, было получено множество новых фактов, подобных и сходных с описанными, относящихся к тем же или другим рефлексам у низших и высших животных. Но вместе с тем были получены и весьма ценные данные относительно закономерностей формирования доминантных очагов или целых констелляций разных структур в центральной нервной системе, определяющих на некоторый период времени основное направление и характер рефлекторной деятельности организма в целом, новые данные относительно условий возникновения, динамики развития, сохранения и исчезновения состояния доминанты в этих очагах и констелляциях, данные относительно функциональных особенностей нервных элементов доминантных очагов, относительно закономерностей развития и протекания сопряженного торможения в других центральных структурах и т. п.

В результате этих исследований выяснилось, в частности, что нервные структуры доминантных очагов или констелляций характеризуются не только стойкой повышенной возбудимостью и отзывчивостью, но и повышенной лабильностью нервных элементов, входящих в состав этих очагов и констелляций. Кроме того, выяснилось, что они характеризуются выраженной способностью к суммации, подкреплению импульсами возбуждения, поступающими к ним из сторонних источников, а также способностью к усвоению ритма этих возбуждений; вместе с тем они характеризуются способностью к самоподкреплению благодаря круговой циркуляции импульсов возбуждения в системах центральных и периферических структур, вовлеченных в орбиту доминанты (повторительное возбуждение). Факты свидетельствовали также о том, что инерция доминанты в вышележащих отделах центральной нервной системы выражена сильнее, чем в нижележащих, что в доминантную констелляцию могут быть вовлечены нервные структуры разных уровней центральной нервной системы, что одни и те же нервные структуры могут в разное время стать ин-градиентами разных доминантных констелляций и т. п.

Как явствует из всего сказанного, выдающийся советский физиолог А. А. Ухтомский имел достаточное основание провозгласить доминанту в качестве одного из основных общих принципов рефлекторной деятельности нервной системы. Он имел также полную возможность по ходу накопления этого фактического материала постепенно развивать дальше основополагающие идеи своего учителя и свои первоначальные эскизные теоретические положения о доминанте, доведя их со временем до ранга глубо-

⁹ А. А. Ухтомский. Собр. соч., т. 1. Л., Изд-во ЛГУ, 1950, стр. 165.

кого и стройного учения, представляющего одно из наиболее замечательных достижений советского периода развития отечественной физиологической науки и ныне с успехом разрабатываемого дальше многими его учениками и последователями.

В лабораториях И. П. Павлова и его учеников также были получены многочисленные факты, свидетельствующие о многообразных проявлениях обсуждаемого феномена в деятельности мозга. Мы не ошибемся, пожалуй, если скажем, что наиболее систематические наблюдения и интересные данные этого рода принадлежат давнему сотруднику И. П. Павлова К. С. Абуладзе. Не касаясь ранних данных, полученных еще при жизни Павлова, отметим, лишь весьма интересные новые факты, полученные им сравнительно недавно в лаборатории П. С. Купалова. К. С. Абуладзе путем оригинальной хирургической операции на собаках выводит наружу разобщенные лоскуты симметричных половин языка и вживляет их отдельно в кожный разрез под челюстью, сохраняя их иннервацию и кровоснабжение. Далее, в условиях хронического эксперимента на оперированных таким способом собаках, он установил, что раздражение каждого из лоскутов слабым раствором кислоты вызывает рефлекторное слюноотделение только со стороны одноименных слюнных желез. Когда, однако, путем систематических повторных раздражений лоскута какой-нибудь стороны языка он добивается значительного и стойкого повышения возбудимости центральных нервных элементов дуги соответствующего слюноотделительного рефлекса (свидетельством чего является постепенное и стабильное усиление рефлекса), то раздражение лоскута противоположной стороны теперь вызывает слюноотделительный рефлекс не только с соответствующей ему стороны, но и с противоположной, к тому же сильнее, чем со своей стороны. Совершенно справедливо он считает это проявлением суммационного рефлекса.

Яркий пример доминанты в рефлекторной деятельности собак, лишенных коры большого мозга, наблюдали наши сотрудники Б. И. Пакович и С. Г. Матыс. У некоторых бесполушарных собак в условиях хронического эксперимента они графически регистрировали движения каждой конечности, возникающие «спонтанно» или в ответ на электрическое раздражение хвоста. Как и следовало ожидать, движения конечностей у животных оказываются практически одинаковыми как при спонтанно возникающих двигательных реакциях, так и при электрическом раздражении хвоста. Когда же в этих опытах у животных какая-нибудь из конечностей в области пясти перетягивалась узкой резиновой манжеткой, то такое слабое, но постоянное механическое раздражение оказывалось достаточным для полного изменения картины рефлекторных реакций конечностей: в ответ на электрическое или механическое раздражение хвоста собака поднимала ту лапу, на которую была предварительно надета

резинная манжетка. Небезынтересно отметить, что у нормальных собак в условиях подобных экспериментов эта закономерность редко выявляется с такой четкостью.

Теперь несколько слов о том, что делалось в зарубежной физиологии в области исследования этого вопроса.

Установленный Экснером еще в начале 80-х годов прошлого столетия феномен банунга послужил отправной точкой почти для всех последующих исследований физиологов Западной Европы и Америки, посвященных обсуждаемому вопросу. Но в них до недавнего времени практически не находило отражения все то, что делалось нашими отечественными учеными в этой области. Вообще говоря, изучением этого феномена в деятельности разных отделов центральной нервной системы физиологи этих стран занимались и занимаются менее интенсивно и целеустремленно и в гораздо меньшем объеме, чем наши исследователи.

Во избежание недоразумения отметим еще раз, что, говоря это, мы имеем в виду только феномен повышения возбудимости или усиления активности одних центральных нервных структур путем одновременного или последующего прямого или рефлекторного стимулирования других, совершенно посторонних в функциональном отношении гетерогенных центральных нервных структур. Это — феномен, известный в современной зарубежной физиологической литературе под названием «банунг» или, точнее, «вторичный банунг». Нас здесь не интересует сходный, но не идентичный феномен изменчивости прирожденных рефлексов в результате повышения возбудимости или усиления активности определенных центральных нервных структур путем одновременного или последовательного рефлекторного стимулирования хотя и в разных, но в функциональном отношении однородных, содружественных афферентных нервов или рецепторов, одинаково способных при отдельном стимулировании активизировать эти центральные нервные структуры и вызывать осуществляемые ими рефлексы. К наиболее значительным фактам полученным зарубежными исследователями по интересующему нас феномену, относится следующий факт, установленный Шеррингтоном и Брауном в совместных экспериментах на обезьянах (1912 г.). Электрическое раздражение определенного пункта двигательной области коры одного из полушарий большого мозга вызывало сокращение сгибателя и расслабление разгибателя противоположной передней конечности; раздражение же другого пункта коры той же области вызывало в противоположность этому сокращение разгибателя и расслабление сгибателя той же конечности. Когда после довольно интенсивного раздражения первого пункта коры через короткий интервал времени раздражался второй ее пункт, то происходило сокращение сгибателя вместо ожидаемого сокращения разгибателя, т. е. раздражение второго пункта вызывало эффект первого. Исследователями было пока-

зано также, что сами по себе бездеятельные пункты сенсорной области коры (в смысле вызова двигательного эффекта) становятся деятельными, когда они раздражаются после раздражения какого-нибудь пункта моторной области коры: в этих условиях раздражение сенсорного пункта повторно вызывает то же движение, что и предшествующее раздражение моторного пункта.

Проведенные Брауном специальные и обстоятельные исследования, посвященные феномену воспроизведения одним кортикальным пунктом эффекта другого, предварительно активированного пункта коры, позволили ему установить ряд других интересных явлений. Среди них заслуживают внимания данные о том, что сам феномен (он именуется его вторичным банунгом) осуществляется кортикальными структурами и, как он полагает, с помощью ассоциационных волокон. Небезынтересно отметить, что, по свидетельству Шеррингтона и его сотрудников, влияние, оказываемое раздражением какого-нибудь пункта коры на эффект последующего раздражения других ее пунктов, стало даже своего рода осложняющим моментом в проведении экспериментов по изучению функций коры большого мозга при помощи методики искусственного раздражения, в особенности экспериментов по изучению вопроса о локализации функций в нем. Не подлежит сомнению, что существующие противоречия между фактическими данными относительно локализации функций в коре, полученными исследователями в условиях такого типа экспериментов, обусловлены в значительной мере вмешательством именно этого момента, который учитывается экспериментаторами не в одинаковой степени.

Зарубежные физиологи исследовали интересующую нас форму межцентральных взаимодействий также в условиях рефлекторного активирования центральных нервных структур соответствующих рефлексов. Например, Кардо, Шербулье и Ложье показали в опытах на кошках и кроликах, что языко-челюстной рефлекс может быть существенно усилен путем раздражения центрального конца седалищного нерва.

Что касается теории вопроса, то в кругах западноевропейских и американских исследователей общепринятой является точка зрения, которая впервые была высказана Экснером. С этой точки зрения, феномен банунга (или вторичного банунга, по Брауну) родствен давно известному в физиологии феномену суммации (именуемому в современной физиологии также «облегчением» и «первичным банунгом») и имеет с ним общие нейрофизиологические основы.

Хотя наш обзор фактов и концепций отечественных и зарубежных исследователей по интересующему нас вопросу носил весьма схематический характер, тем не менее и он достаточен, чтобы привести к правильному выводу, что проведенные нашими отечественными физиологами экспериментальные и теорети-

ческие работы по обсуждаемому вопросу выгодно отличаются от соответствующих исследований физиологов других стран. Это превосходство, особенно наглядно и ярко вырисовывается в исследованиях, проведенных нашими учеными в советский период развития отечественной физиологической науки и приведших к созданию учения о доминанте. Не подлежит сомнению, что причина этого — наше передовое материалистическое мировоззрение и стихийно диалектическое мышление корифеев отечественной нейрофизиологии — Сеченова, Павлова, Введенского, которые создали новую, подлинно материалистическую рефлекторную теорию, распространили ее на исследование деятельности всей нервной системы, оставили своим ученикам и последователям богатейшее наследие и подлинно революционные научные традиции.

Крупные методические и научные достижения современной нейрофизиологии обусловили начало нового этапа в дальнейшей разработке обсуждаемого феномена — этапа его тонкой электрофизиологической характеристики и анализа его интимных механизмов. Как и следовало ожидать, исследование этого феномена на современном высоком научно-методическом уровне производится почти исключительно нашими физиологами и в первую очередь учениками и последователями Н. Е. Введенского и А. А. Ухтомского. В публикациях современных западноевропейских и американских физиологов редко встречаются данные об этом феномене, и то они носят характер попутных наблюдений.

В исследованиях многих видных советских физиологов: В. С. Русинова, Н. В. Голикова, М. Н. Ливанова, А. Б. Когана, А. И. Ройтбака, И. А. Аршавского, П. О. Макарова и других, проведенных при помощи современных тонких и совершенных физиологических методик, можно найти немало весьма интересных и ценных фактов, имеющих отношение к феномену доминанты и освещающих его с той или иной стороны. Нет надобности давать здесь даже краткий обзор их. Мы бегло остановимся только на некоторых данных В. С. Русинова — одного из видных представителей Ленинградской университетской физиологической школы, которому совместно с сотрудниками принадлежат, бесспорно, и наиболее систематические и целеустремленные исследования по проблеме доминанты. Особый интерес представляет также один весьма яркий факт, установленный недавно А. И. Ройтбаком.

В условиях острых и хронических экопериментов, проведенных преимущественно на кроликах, в зрительной, двигательной или других областях коры большого мозга создается доминантный очаг при помощи различных экспериментальных приемов (локальное легкое давление на соответствующий пункт коры, его поляризация анодом слабого постоянного тока, постепенно

снижающиеся по силе ритмические электрические раздражения, вливание воды в рот для вызова глотательного рефлекса и т. п.). Затем этот очаг подвергается обстоятельному исследованию как по показателю электрической активности его центральных нервных элементов, так и по показателю осуществляемых ими рефлекторных реакций.

Сотрудниками В. С. Русинова: М. А. Рябининой, М. М. Васильевой, Т. С. Наумовой, Т. Б. Швец, Р. А. Павлыгиной, А. А. Соколовой, Г. Д. Кузнецовой было, в частности, установлено, что если доминантный очаг локализуется в зоне кортикального представительства какой-нибудь лапы животного, то действие таких посторонних и индифферентных раздражителей, как свет или звук, вызывает движение соответствующей лапы и одновременно влечет за собой медленные аperiodические колебания уровня постоянного потенциала поверхности коры. Последнее рассматривается ими как электрическое выражение стационарного возбуждения в нервных элементах доминантного очага. Если поляризация кортикального пункта (в целях создания доминантного очага) производится при помощи слабого постоянного тока, пульсирующего в определенном ритме, то происходит усвоение этого ритма доминантным очагом, который проявляется как в моторном, так и электрическом выражении его активности при применении посторонних, индифферентных раздражителей.

Доминантный очаг способен усваивать также ритм посторонних тестирующих раздражителей. Примечательно, что усвоенный ритм сохраняется в доминантном очаге даже после временного его торможения, а созданная путем применения пульсирующего тока доминанта в условиях хронического эксперимента сохраняется несколько дней. Тонкий электрофизиологический анализ показал, что усвоение ритма пульсирующего тока происходит в нервных клетках коры, а не в ретикулярной формации среднего мозга. Более того, создание доминантного очага в двигательной коре влечет за собой изменения в электрической реакции нервных элементов, активированных посторонними раздражителями, к тому же не только на уровне коры, но и на субкортикальном уровне. Вызванное кортикальным доминантным очагом сопряженное торможение других участков коры находит свое выражение также в депрессии их электрической активности.

Оказалось возможным создание доминантного очага в нервных элементах подбугровой области при помощи постоянного тока. При этом посторонние раздражители вызывают изменения в сфере вегетативных функций организма, а кора большого мозга, судя по состоянию условных рефлексов, вовлекается в орбиту сопряженного торможения. Доминантные состояния подбугровой области сохраняются часами и даже днями.

Из новых данных советских физиологов по проблеме доминанты заслуживает особого внимания один яркий факт, установленный А. И. Ройтбаком. В условиях острого опыта на неглубоко наркотизированной кошке он раздражал какой-нибудь пункт коры большого мозга часто прерываемым электрическим током и этим путем создавал в соседстве с раздраженным пунктом доминантный очаг, который характеризовался очень высокой возбудимостью и способностью развивать сильнейшую ритмическую электрическую активность. Если для раздражения этого или других пунктов коры им применялись редкие удары электрического тока, то таких очагов не возникало в коре; низкочастотные раздражения оставались как бы недейственными, индифферентными в этом отношении.

Когда же А. И. Ройтбак комбинировал высокочастотное раздражение одного пункта коры с редкочастотным раздражением какого-нибудь другого, даже отдаленного ее пункта, применяя оба раздражения одновременно или второе раздражение на следах первого, то прежнее недейственное, индифферентное раздражение становилось деятельным. При этом он подкреплял доминантный очаг, созданный высокочастотным раздражением, поддерживая его дальше, делал его электрическую активность более интенсивной и самое главное «навязывал» ему свой собственный ритм, как бы «управлял» им.

* * *

Изменчивость безусловных рефлексов или прирожденных форм рефлекторной деятельности далеко не исчерпывается приведенными выше двумя сборными формами, известными больше всего под названием «переключение» и «доминанта». Существуют и иные формы изменения этой рефлекторной деятельности, имеющие в своей основе другие механизмы, обусловленные другими внешними и внутренними факторами. Безусловные рефлексы могут быть коренным образом изменены даже при изменении силы и продолжительности раздражения одного и того же афферентного нерва или рецептивного поля. В весьма широких пределах изменяются прирожденные рефлексы по причине воздействия трофического характера со стороны симпатической нервной системы и ретикулярной формации на разные элементы дуг этих рефлексов, а также под влиянием других внутренних и внешних факторов. Но мы ограничились здесь только кратким обзором фактов и концепций относительно этих двух форм изменчивости прирожденных рефлексов (переключения и банунга-доминанты) ввиду их специального отношения к теме нашего сообщения.

Какова же биологическая роль изменчивости прирожденных рефлексов и имеет ли это явление какое-нибудь значение для

философии? Не представляет собой трудности понять важное биологическое значение многообразной изменчивости прирожденных форм рефлекторной деятельности под влиянием различных внешних факторов и изменений во внутренней среде организма. Эта изменчивость безусловных рефлексов, конечно, несравнима с изменчивостью условных рефлексов ни по количественному и качественному признакам, ни в каком-нибудь ином отношении, она неизмеримо грубее, слабее и примитивнее по сравнению с изменчивостью приобретенных рефлекторных реакций. Тем не менее, благодаря этой важной, пусть в них слабо выраженной физиологической особенности, прирожденные рефлексы становятся более гибким и биологически более эффективным средством приспособления организма к постоянно меняющимся условиям существования, многообразным биологически важным факторам внешней среды.

Не подлежит сомнению, что если бы безусловные рефлексы были совершенно лишены этой изменчивости, были трафаретными, однообразными реакциями при всех обстоятельствах, как их представляли до Сеченова и Павлова и представляют многие и до сих пор, то осуществляемое через их посредство приспособление организма к условиям существования было бы гораздо менее совершенным и эффективным. В силу всего этого изменчивость безусловных рефлексов, какой бы она ни была примитивной, слабой, бедной, качественно отличной от изменчивости условных рефлексов, может быть также по праву названа приспособительной изменчивостью.

Приспособительный характер изменчивости скелетно-моторных прирожденных рефлексов весьма наглядно выступает, например, при переключении и доминанте, что было неоднократно отмечено многими исследователями, в особенности Сеченовым и Ухтомским. Изменчивость же в безусловнорефлекторной регуляции деятельности внутренних органов в зависимости от свойства раздражителя и состояния организма, а также выражено приспособительный характер этой изменчивости, были выявлены Павловым в его классических исследованиях по физиологии кровообращения, в особенности физиологии пищеварительной системы.

Как любое важное биологическое явление изменчивость прирожденных рефлексов имеет также определенное значение и для философии. С этой точки зрения, кажется совершенно очевидным, что изменчивость безусловнорефлекторной деятельности может считаться одним из весьма убедительных естественнонаучных доказательств положения диалектического материализма о росте активности материи в процессе ее эволюции. Это может служить доказательством в особенности того положения об активном характере отражательной деятельности органической материи, которое было отмечено Энгельсом. Он писал, что,

в отличие от неорганической материи, «органическое тело обладает самостоятельной силой реагирования; новая реакция должна быть опосредована им»¹⁰.

Приведенные выше примеры изменчивости безусловных рефлексов наглядно свидетельствуют о том, что нервная система у низших и высших животных в лице даже только одной своей прирожденной рефлекторной деятельности отражает предметы и события окружающей среды не мертво, не пассивно, не как физическое зеркало или автомат, а активно, сообразно с конкретным положением дел в этой среде и с внутренним состоянием организма, в частности с функциональным состоянием самой нервной системы. Можно сказать, таким образом, что изменчивость безусловнорефлекторной деятельности является выражением относительной самостоятельности и опосредованного характера отражения нервной системой биологически важных факторов и событий окружающей организм среды, действующих на него непосредственно. Разумеется, говоря о самостоятельности реагирования нервной системы, обусловленной внутренней самостоятельностью самой нервной системы или организма в целом, мы имеем в виду, что это состояние — результат предшествующих формирующих воздействий той же внешней среды.

Сказанным далеко не исчерпывается характеристика биологической роли и мировоззренческого значения изменчивости прирожденных рефлексов или реакций. Если ограничиться двумя формами их изменчивости, которые обсуждались нами выше — переключением и банунгом-доминантой, то не подлежит сомнению, что их биологическая роль и методологическое значение будут значительно полнее поняты и оценены при уточнении следующего вопроса. Необходимо выяснить, в каких конкретных формах жизнедеятельности, нервной деятельности или поведенческих актов относительно самостоятельно проявляются эти феномены, в особенности банунг-доминанта, и каковы их отношения и связь с условнорефлекторной деятельностью. Эти вопросы, принадлежащие к числу наиболее сложных в нейрофизиологии, связаны с темой настоящего сообщения и потому должны быть рассмотрены здесь хотя бы бегло.

Проявление феномена банунга доминанты в жизнедеятельности низших организмов

Итак, какие из известных нам конкретных форм жизнедеятельности и поведенческих актов низших организмов могут рассматриваться как проявление этих феноменов, как воплощение этих принципов и какова их роль?

¹⁰ К. Маркс и Ф. Энгельс. Сочинения, т. 20. М., Госполитиздат, 1961, стр. 610.

Как известно, начиная с десятых годов нашего столетия, С. И. Метальниковым, а вслед затем другими нашими и зарубежными исследователями: А. Б. Коганом, Б. С. Мошковым, Н. Н. Плавильщиковым, Н. Н. Тимофеевым, Ф. Брамstedтом, М. Бентли, Я. Дембовским, Л. Дей, С. Мест, Л. Паш и другими, в условиях лабораторного эксперимента были получены факты, свидетельствующие о возможности формирования у одноклеточных животных, бактерий и даже некоторых видов растений реакций, напоминающих условные рефлексы. Таковы: освоения определенного маршрута передвижения, навыки скопления в определенных местах, различения съедобных продуктов от несъедобных, осуществления защитных двигательных реакций в ответ на прежний индифферентный раздражитель и т. п.

С. И. Метальников безоговорочно назвал реакции такого типа условным рефлексом; его примеру последовали и некоторые другие. А между тем, как отметил еще К. А. Тимирязев, назвать реакции этого типа условным рефлексом, даже примитивным условным рефлексом или временной связью, значит допустить грубую ошибку.

При достаточно строгом подходе к характеристике подобного типа реакций с позиции учения Павлова можно легко убедиться, что эти реакции лишены многих атрибутов истинного условного рефлекса, даже в его примитивной форме. Эти реакции вообще не могут быть названы рефлексом, так как они осуществляются живыми существами, лишенными нервной системы; отметим также, что они лишены одного из основных свойств условного рефлекса — его хроничности, типичной для него стабильности. Явления, которые были описаны перечисленными выше исследователями, характеризуются летучестью, кратковременностью, существуют в течение десятков минут, в лучшем случае часов, обречены на неминуемое и необратимое исчезновение, т. е. характеризуются типичными свойствами феномена банунга-доминанты.

То же самое относится и к сходным реакциям, формируемым в условиях эксперимента у простейших многоклеточных животных (кишечнополостных, иглокожих), у которых уже имеется примитивная нервная система, а значит и примитивная рефлекторная деятельность (данные А. Зубкова и Г. Поликарпова, А. Когана и Р. Хромовой, Л. Чайлахяна, В. Прейер, Т. Федотовой). У этих животных новые двигательные реакции, напоминающие условные, также характеризуются кратковременностью, летучестью, обреченностью на необратимое исчезновение, уподобляясь тем самым феномену суммационного рефлекса — доминанты.

Имеется достаточное основание считать, что новые двигательные реакции, формируемые у личиночно-хордовых (асцидий) и круглоротых (миног) в условиях лабораторного эксперимента

или в естественных условиях их обитания, тоже принадлежат к рангу феномена банунга-доминанты, а не к условным рефлексам (данные Е. М. Крепса, А. В. Бару, В. В. Фанарджяна и др.). Хотя у этих животных уже имеется централизованная нервная система, тем не менее вновь сформированные реакции у них также примитивны и кратковременны.

Представляется сомнительной даже принадлежность к условным рефлексам новых двигательных реакций у низших червей и моллюсков, а также у некоторых видов рыб, формируемых опять-таки в условиях лабораторного эксперимента или в естественных условиях их обитания (данные Р. Томсона, Р. Иеркса, В. А. Вагнера, Ю. П. Фролова, А. В. Бару, А. Б. Когана и др.). Хотя у этих животных нервная система не только централизована, но и до некоторой степени специализирована и дифференцирована и хотя вновь сформированные у них реакции отличаются несколько большей стойкостью и долговечностью, чем соответствующие реакции у перечисленных выше групп животных, тем не менее и они не наделены в достаточной степени характерными для условного рефлекса свойствами, в первую очередь — хроничностью.

Судя по имеющимся фактическим материалам (данные К. Лутского, Э. А. Асратяна и А. М. Алексаняна, Л. Г. Воронина с сотрудниками, Д. А. Бирюкова с сотрудниками, А. И. Карамяна с сотрудниками, М. Е. Лобашева с сотрудниками, А. Б. Когана с сотрудниками, И. Тен-Кате, Д. Юнга, К. Фриша, А. Фореля, Ф. Вестерфильда, К. Сгонина, К. Гербер и др.), истинные условные рефлексы, к тому же еще в примитивной форме, появляются в процессе эволюции лишь у осьминогов, высших червей и большинства членистоногих — по линии беспозвоночных, у высших рыб и части рептилий — по линии позвоночных. Это и есть рефлексы, выработанные в индивидуальной жизни организма в виде достаточно стабильных, хронических явлений, вызываемых сигнальными раздражителями.

Иначе говоря, нам представляется, что способность к созданию качественно нового и более высокого ранга рефлекса — условного рефлекса — появляется впервые у животных, у которых нервная система достигает значительного уровня развития, достаточной степени централизации, специализации и дифференциации и у которых достаточно хорошо развиты дистантные рецепторы. В процессе последующей эволюции животного мира у птиц и в особенности у млекопитающих условные рефлексы продолжают непрерывно развиваться, усложняться и совершенствоваться, достигая у человека уровня второсигнальных условных рефлексов.

Вопрос о принадлежности упомянутых выше реакций у одноклеточных, низших беспозвоночных и части низших позвоночных животных к рангу феномена типа банунга-доминанты, а не ус-

ловного рефлекса поднимается в нашей научной литературе далеко не впервые и отнюдь не только нами. В разное время подобные мысли высказывались, в частности, многими советскими исследователями, начиная с пионеров исследовательской работы в этом направлении в нашей стране — Е. М. Крепса и Ю. П. Фролова. Это, бесспорно, является выражением характерного для советской науки, в частности для наших физиологов, эволюционного подхода к важнейшим вопросам нервной деятельности, подхода, унаследованного от И. П. Павлова и других прогрессивных деятелей отечественной физиологии и биологии и оформленного в виде передового и стройного научного мировоззрения под благотворным влиянием марксистско-ленинской философии.

Примечательно, что большинство зарубежных ученых, находясь все еще в плену метафизического мировоззрения, именуя эти реакции условным рефлексом или обучением без должного учета уровня развития живого существа и механизма реакции. Но и среди советских исследователей пока еще не существует единого мнения о том, на каком уровне следует, хотя бы ориентировочно, произвести разделительную линию между двумя принципиально отличными друг от друга рангами нервной деятельности.

Создается даже впечатление, что мы — ученики и последователи И. П. Павлова — недостаточно полно отдаем себе отчет в важности этого вопроса или относимся к его решению благодушно, недостаточно ответственно. Об этом свидетельствует по меньшей мере один трудно оспоримый факт — отсутствие достаточно четкой постановки этого вопроса в нашей научной литературе, не говоря уже об отсутствии его специальной и целеустремленной разработки как в экспериментальном, так и теоретическом планах. Высказывания по этому вопросу делаются нашими исследователями, как правило, попутно, при обсуждении других проблем. Такой же характер носит накопление фактических данных. А между тем этот вопрос принадлежит к числу не только важных, но и трудных и сложных и едва ли может быть удовлетворительно разработан и решен при таком отношении к нему.

Трудности на пути экспериментального решения этого вопроса обусловлены невероятной пестротой методик и приемов, используемых для изучения вновь формируемых или вырабатываемых реакций у живых существ разного уровня развития. К этим трудностям относится также большое многообразие избранных в качестве индикаторов функций и неодинаковый учет экспериментаторами значения специфических биологических особенностей подопытных животных и экологической адекватности сочетаемых раздражителей. Разумеется, все указанное крайне осложняет и затрудняет сопоставление и сравнение полученных разными исследователями фактических данных, равно как и их анализ и обобщение. Но этим дело не исчерпывается. Даже в

рамках существующих фактических данных не сделано по линии теоретической разработки всего возможного для выявления надежных критериев и точной характеристики с их помощью реакций типа вторичного банунга, суммационного рефлекса или доминанты и на основе этого — возможно точного разграничения их от условного рефлекса.

У нас еще нет достаточной ясности не только в точной характеристике этого сборного феномена в целом (не говоря уже о характеристике отдельных его разновидностей) и разграничении его от условного рефлекса, но существует значительное разноречие среди наших физиологов и в вопросе о том, каково соотношение между понятиями «условный рефлекс» и «временная связь». А это — вопрос принципиального значения. Как известно, создатель учения об условных рефлексах употреблял термины «условный рефлекс» и «временный рефлекс» в качестве синонимов, точно так же как и термины «условная связь» и «временная связь». Подавляющее большинство его учеников и последователей придерживается в этом вопросе той же точки зрения, и лишь некоторые из них в последующем стали переходить на несколько иную позицию.

Так, например, видный советский ученый К. М. Быков, один из старых учеников И. П. Павлова, считал, что временная связь — общебиологический принцип, а условный рефлекс — лишь высшая форма временной связи. «С нашей точки зрения, — писал он, — временные связи есть общий принцип взаимодействия организма с внешней средой, имеющий широкое распространение в животном и даже в растительном мире.

Высшей формой временной связи является условный рефлекс, в котором установление временной связи сочетается с наличием психического акта — ощущения»¹¹.

Хотя К. М. Быков и не уточнил, какие реакции у животных и растений принадлежат, по его мнению, к временным связям, не являясь в то же время и рефlekсами, но можно предположить, что он имел в виду разного рода вновь формируемые реакции у некоторых видов растений, бактерий и низших животных, описанные некоторыми исследователями и частично упомянутые нами выше. Эта идея в том же или несколько видоизмененном виде нашла свое отражение также в работах некоторых других советских ученых — Д. А. Бирюкова, А. Б. Когана и других, более точно и недвусмысленно указывающих, что под временной связью они подразумевают вновь формирующиеся реакции у простейших, кишечнополостных и других низших беспозвоночных и низших позвоночных животных, т. е. реакции типа суммационного рефлекса — доминанты. Следует к тому же отметить,

¹¹ К. М. Быков. Учение об условных рефлексах и рефлекторная теория. — Физиол. журн. СССР. им. И. М. Сеченова, 1950, т. 36, № 4, стр. 396.

что нам не известно, чтобы К. М. Быков, Д. А. Бирюков, А. Б. Коган или кто-либо другой из придерживающихся этой точки зрения как-либо обосновали свою особую, отличную от павловской позицию в этом вопросе. А сделанные ими беглые и зачастую попутные высказывания по этому вопросу, только информирующие о новой точке зрения, но не объясняющие ее, способны скорее осложнить и без того изрядно запутанную картину.

Считая здесь неуместным обстоятельное обсуждение этого вопроса, отметим только, что термины «временная связь» и «временные рефлексы» как синонимы терминов «условная связь» и «условный рефлекс» вошли так широко и глубоко в учение о высшей нервной деятельности по инициативе его творца, что не следовало бы изменять их смысл. Если же применительно к феномену банунга-доминанты и употреблять слово «связь», то в лучшем случае можно было бы именовать его «кратковременной связью».

Не подлежит сомнению, что наиболее удовлетворительное решение комплекса упомянутых вопросов может быть достигнуто путем дальнейшей систематической и целеустремленной их экспериментальной разработки на современном высоком научно-методическом уровне. Но это дело будущего. Мы полагаем, однако, что уже в настоящее время могла бы быть внесена значительно большая ясность в понимание сущности этих вопросов, если бы мы уделяли более серьезное внимание критическому анализу и обобщению существующего, пусть разнородного и пестрого, но немалого фактического материала в этой области, накопленного отечественными и зарубежными исследователями на протяжении многих лет. Сделанное до сих пор нашими учеными в этом направлении, в том числе и настоящее сообщение, следует рассматривать как первые шаги, предварительные попытки.

В этой связи и в порядке некоторого уточнения и резюмирования изложенного мы хотели бы сказать дополнительно несколько слов о том, на каком основании двигательные реакции, сформированные в индивидуальной жизни одноклеточных и примитивных многоклеточных животных, причисляются к феномену банунга-доминанты и по каким критериям эти реакции отличаются от условных рефлексов. Отметим еще раз, что сказанное ниже по этому поводу, как и сделанные нами выше высказывания, следует рассматривать не как готовое решение задачи, а скорее — как постановку вопроса, призванную стимулировать интерес к нему, усилить внимание исследователей к его более систематической экспериментальной и теоретической разработке.

Нам кажется, что двигательные реакции, вновь сформированные в индивидуальной жизни одноклеточных бактерий, некоторых видов растений, низших беспозвоночных и позвоночных животных, имеют все атрибуты феномена банунга-доминанты.

Их нельзя называть условными рефлексам или временными связями (что, по Павлову, одно и то же), как это все еще делают многие зарубежные и наши исследователи, ибо они лишены основных свойств условного рефлекса.

В отличие от условных рефлексов они обладают следующими свойствами:

1) они не представляют собой хронического явления и характеризуются летучестью, кратковременным существованием, обреченностью на исчезновение;

2) после исчезновения (естественным ходом или в результате неподкрепления и внешнего воздействия) они, как правило, самостоятельно не восстанавливаются;

3) вызывающие их прежние индифферентные раздражители не обретают подлинного специализированного сигнального значения; они могут быть вызваны обширным кругом других раздражителей, что свидетельствует об отсутствии специализированной и структурализованной связи между определенными «очагами» нервной системы;

4) их исчезновение есть процесс разрушения, а не торможения, и практически невозможно формировать у них дифференцировку раздражителей;

5) вновь сформированным у рассматриваемых живых существ индивидуальным приспособительным реакциям присуще только одно свойство условного рефлекса, причем в примитивной форме. Имеется в виду, что прямое или не прямое активирование центральных «очагов» одних реакций (у живых существ, лишенных нервной системы, это будет какая-то часть протоплазмы, а у животных, обладающих нервной системой, это будут нервные элементы определенной локализации, ответственные за эти реакции) при известных обстоятельствах приобретает способность усиливать или заново вызывать активность центральных «очагов» других, посторонних реакций. Но это свойство характерно также и для суммационного рефлекса-банунга-доминанты. Кроме того, имеется основание полагать, что в данном случае способность одних центральных «очагов» активировать другие центральные «очаги» или усиливать существующую в них активность (в отличие от того, что происходит между разными нервными «очагами» при условных рефлексах) может быть сформирована также под влиянием повторного действия только одного, биологически сильного раздражителя, без его сочетания с другими индифферентными раздражителями.

Мы далеки, разумеется, от мысли, что формируемые в индивидуальной жизни реакции у всех перечисленных выше видов живых существ совершенно одинаковы по уровню развития, степени совершенства, продолжительности сохранения и другим свойствам. Есть все основания считать, что в этой фазе развития приспособительной деятельности живых существ, предшествую-

щей фазе условнорефлекторного приспособления в цепи эволюционного развития приспособительной деятельности организмов, имеется, в свою очередь, несколько ступеней развития. В настоящее время еще не представляется возможным произвести под таким углом зрения хотя бы ориентировочную классификацию этих реакций с лежащими в их основе физиологическими механизмами. Подобно этому нельзя еще точно определить, в каких случаях и в отношении каких конкретных форм или ступеней приспособительной изменчивости прирожденных реакций следует употребить термин «вторичный банунг», в каких — «ассоциационный рефлекс», а в каких — «доминанта». Вот почему кажется целесообразным сохранить все эти вошедшие в нейрофизиологию термины до тех пор, пока не удастся экспериментальным путем выявить, исследовать и точно охарактеризовать хотя бы основные ступени развития этого сборного феномена, что сделает возможным использование таких терминов для обозначения каждой из его ступеней.

В заключение следует отметить, что всем этим формам индивидуально-приспособительных реакций, всем ступеням лежащего в их основе физиологического феномена вне зависимости от уровня их развития присущи упомянутые выше общие черты, как присущи некоторые общие черты и всем формам и видам условных рефлексов независимо от уровня их развития и специфических особенностей.

Итак, мы попытались в ходе беглого экскурса в область сравнительной физиологии высшей нервной деятельности и на основе существующих в общей нейрофизиологии фактических данных и представлений ответить на вопрос о конкретных проявлениях феномена банунга-суммационного рефлекса-доминанты в поведенческих актах живых существ. Сказанное выше по этому поводу можно резюмировать следующим образом: вновь формируемые в индивидуальной жизни двигательные приспособительные реакции у одноклеточных животных, у низших беспозвоночных и части низших позвоночных животных, т. е. осуществляемое у этих живых существ индивидуальное приспособление к окружающей их среде, по своей физиологической сущности является ни чем иным, как конкретным выражением феномена суммационного рефлекса-банунга-доминанты.

Феномен банунга-доминанты находит свое конкретное выражение не только в поведенческих актах простейших, низших беспозвоночных и позвоночных животных, но, как мы видели выше, проявляется и в рефлекторной деятельности низших и средних отделов центральной нервной системы высокоорганизованных животных в виде ее приспособительной изменчивости.

Хотелось бы в связи со сказанным об ошибочном причислении к условным рефлексам некоторых проявлений этого феномена у невысокоразвитых живых существ отметить некоторые спе-

циальные случаи проявления того же феномена в рефлекторной деятельности высокоразвитых организмов, которые тоже ошибочно квалифицируются учеными как условные рефлексы.

Известно, например, что в течение многих лет в зарубежной научной литературе фигурирует вопрос о так называемых спинальных условных рефлексах. Некоторые зарубежные исследователи, преимущественно американские (Шарраджер, Келлер и др.), утверждают, что спинной мозг, изолированный от высших отделов центральной нервной системы хирургической перерезкой, способен будто бы выработать условный рефлекс. Это заключение сделано ими на основе следующих фактических данных. В своих экспериментах на оперированных подобным образом собаках они в течение нескольких часов многократно (до 1000 раз и больше) сочетали раздражение хвоста слабым электрическим током с раздражением одной из задних лап сильным электрическим током. Выяснилось, что после этого раздражение хвоста приобретает свойство вызывать сокращение мышц конечности. Несмотря на то, что это явление нестойкое, кратковременное, держится всего в пределах десяти минут после прекращения сочетаемого раздражения хвоста и конечности и несмотря на его другие принципиальные отличия от истинного условного рефлекса, тем не менее американские исследователи сочли возможным именовать его спинальным условным рефлексом.

Несостоятельность этих опытов и ошибочность сделанных на их основе заключений с большой убедительностью были доказаны экспериментами наших сотрудников Т. Н. Несмеяновой и Н. М. Шамариной, поставленными также на спинальных животных. Достаточно привести только один из установленных ими фактов, чтобы показать правоту этого утверждения: многократное раздражение одного только хвоста без сочетаний с раздражением лапы приводит к таким же результатам, т. е. к тому, что раздражение хвоста начинает вызывать сокращение мышц конечности. Таким образом, речь идет о каком-то нетипичном явлении в рефлекторной деятельности перерезанного спинного мозга, но ни в коем случае не об условном рефлексе, так как общеизвестно, что обязательным условием для образования последнего является сочетание по меньшей мере двух раздражителей. Ведь И. П. Павлов писал, что «основное условие образования условного рефлекса есть вообще совпадение во времени один или несколько раз индифферентного раздражения с безусловным»¹². Подробный анализ этого атипического явления, неправильно названного спинальным условным рефлексом, показал, что он весьма близок явлению, давно описанному нашим знаменитым физиологом Н. Е. Введенским под названием истериозиса.

¹² И. П. Павлов. Полн. собр. соч., т. 3, кн. 2. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1951, стр. 326.

Но не одному только спинному мозгу приписывают способность к выработке условных рефлексов, она многими нашими и зарубежными исследователями приписывается также и образованиям среднего и промежуточного мозга. Как научный курьез выглядят высказывания отдельных зарубежных ученых, что эта способность присуща даже таким органам, как сердце.

Вопрос о выработке условных рефлексов ближайшими и отдаленными подкорковыми нервными образованиями принадлежит к числу важных, фигурирует в нейрофизиологии давно, привлекает внимание очень многих исследователей и ему посвящена довольно большая научная литература. В нашу задачу не входит дать здесь критический обзор существующих в данной области фактических данных и концепций; это — задача отдельного сообщения. В связи с нашей темой необходимо сказать лишь несколько слов по этому вопросу.

Известно, что И. П. Павлов в последние годы своей творческой деятельности выдвинул положение о том, что замыкание условной связи происходит между разными пунктами коры большого мозга. Относясь критически к доказательной силе полученных почти полвека назад первоначальных данных по этому вопросу, якобы свидетельствующих о возможности выработки условных рефлексов подкорковыми нервными образованиями, Павлов в принципе не отрицал, однако, такую возможность. «Не исключается, — писал он, — возможность, что когда-нибудь, при каких-нибудь, особенных условиях, условные рефлексы образуются и вне больших полушарий, в других частях мозга»¹³.

В настоящее время совокупными усилиями многих наших и зарубежных исследователей накоплен более богатый, разнообразный и достоверный фактический материал по этому вопросу, охватывающий обширный круг низших и высших позвоночных животных. Этот материал содержит такие факты, которые с большей убедительной силой, чем прежние данные, свидетельствуют о возможности выработки примитивных условных рефлексов среднемозговыми и межучночномозговыми нервными образованиями у низших позвоночных, птиц и даже невысокоразвитых млекопитающих животных. Но по-прежнему весьма сомнительна доказательная сила новых данных, которые, по мнению отдельных ученых, якобы свидетельствуют о способности этих центральных нервных образований высших млекопитающих к выработке условных рефлексов.

Весьма сомнительны также данные, послужившие основанием для появившихся за последние годы скороспелых высказываний некоторых французских ученых (Гасто, Фессара и др.) о том, что будто условные рефлексы у высших животных вырабатываются

¹³ И. И. Павлов. Полн. собр. соч., т. 3, кн. 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1951, стр. 210.

в ретикулярной формации и других подкорковых образованиях мозга и только потом каким-то таинственным образом передаются коре большого мозга. Эта концепция была изложена ими в ряде статей, опубликованных в зарубежной научной периодике, начиная с 1953 г., а также в одной из статей А. Гасто, Р. Наке, А. Роже, С. Донжье и др. В ней написано, в частности: «Следовательно, образующиеся при условнорефлекторной деятельности «временные связи» и «замыкания», локализуемые И. П. Павловым и его школой в коре, по нашей теории должны быть отнесены к диэнцефальной области»¹⁴.

Критический анализ обширного и многообразного фактического материала отечественных и зарубежных исследователей относительно выработки условных рефлексов ближайшими и отдаленными подкорковыми образованиями мозга, а также значительный личный совместно с сотрудниками опыт экспериментальной разработки этого вопроса приводят нас к следующему заключению. В данном случае многие из явлений, именуемых условными рефлексами, в действительности тоже лишены характерных для условного рефлекса основных признаков и представляют собой не что иное, как явления типа суммационного рефлекса-доминанты. Это относится не только к фактическим данным, полученным на высших животных, но и в значительной мере также к данным о тех средних и низших позвоночных, у которых высшие отделы центральной нервной системы уже способны к выработке и осуществлению истинных условных рефлексов.

* * *

Нам кажется, что изложенные в настоящем докладе фактические данные и концепции в области современной нейрофизиологии представляют интерес не только в естественнонаучном, но и в философском аспектах. Они имеют отношение к кардинальному вопросу об эволюции отражательной деятельности органической материи и касаются конкретно вопроса о родственных условному рефлексу явлениях, олицетворяющих средние звенья отражательной деятельности возбудимых тканей, в первую очередь нервной системы. Они касаются также и вопроса о материальных или структурных основах условного рефлекса, олицетворяющего в своем огромном многообразии высшие формы отражения мозгом объективной действительности.

Как явствует из приведенного в докладе фактического материала, родственные условному рефлексу явления в деятельности нервной системы, в особенности сборный феномен банунга-доминанты, проявляются в живой действительности не только в ви-

¹⁴ Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова, 1957, с. 7, вып. 2, стр. 209.

де приспособительной изменчивости прирожденной рефлекторной деятельности высокоразвитых организмов, но находят свое воплощение и в индивидуально-приспособительной деятельности низших организмов, т. е. выступают у них в качестве высшей приспособительной деятельности. В этих фактах, особенно в последних, весьма ярко и наглядно выступает биологическая роль этого феномена и тем самым также и важное его значение для философии диалектического материализма.

Мы уже говорили о важном мировоззренческом значении данных относительно приспособительной изменчивости прирожденных рефлексов, в частности о том, что они представляют собой солидное естественнонаучное подкрепление положения марксистско-ленинской философии об активном характере и самостоятельности отражательной деятельности органической материи. Здесь же отметим философское значение всего комплекса этих фактов и несколько в ином отношении.

Марксистско-ленинская теория отражения подходит исторически к проблеме отражения как свойства материи вообще, отражательной деятельности организмов, в частности, т. е. рассматривает это универсальное свойство материи в его непрерывном движении и развитии. Классики марксизма-ленинизма, в особенности В. И. Ленин, неоднократно указывали на необходимость естественнонаучного исследования конкретных форм проявления отражения как свойства развивающейся материи, на необходимость изучения процесса перехода от одних форм отражения к другим, более высоким его формам и вскрытия сущности и специфики этих форм и т. п.

С такой точки зрения, обсуждаемый феномен представляет, бесспорно, значительный философский интерес. Это своеобразный прообраз условного рефлекса, являющийся важным звеном в цепи развития отражательной деятельности органической материи, в частности, нервной системы, выступающий в качестве предыстории условнорефлекторного уровня отражательной деятельности этой системы и олицетворяющий индивидуально приспособительную, т. е. высшую деятельность у невысокоразвитых живых существ. Отсюда и важное значение дальнейшего, более углубленного и целеустремленного изучения этих явлений не только в естественнонаучном, но и в философском планах.

В этой связи необходимо сказать несколько слов о так называемых условных рефлексах спинного мозга, ретикулярной формации и других близких и отдаленных подкорковых нервных образованиях.

Ошибочные утверждения ряда зарубежных ученых о том, что даже самые низшие части спинного мозга способны к выработке условных рефлексов, равно как и о том, что ретикулярная формация ствола мозга есть основной орган по выработке условных рефлексов, не являются только результатом неточной естествен-

нонаучной характеристики определенных физиологических явлений в деятельности тех или иных отделов центральной нервной системы. Они представляют собой, кроме того, проявление определенного мировоззрения, выраженных отсталых тенденций к метафизической уравниловке всех отделов центральной нервной системы или всех сходных и родственных явлений в деятельности нервной системы, свидетельство непонимания определенной группой нейрофизиологов глубокого содержания и диалектики процесса структурной и функциональной эволюции нервной системы.

Совершенно очевидно, что эти утверждения перекликаются с ошибочной в своей основе концепцией Пенфилда о так называемой центрэнцефалической системе, согласно которой органом сознания, основным органом высших психических функций служит не кора больших полушарий, а подкорковые, т. е. древние и примитивные образования мозга.

В конечном итоге, все эти утверждения и концепции в совокупности явно созвучны с идеалистическими, мистическими, неприкрыто реакционными и поистине антипавловскими взглядами Фрейда и его сторонников, подчеркивающих с особой силой примат подкорковых образований над корой и, соответственно, инстинктивного, подсознательного над сознательным.

Нам кажется, что в данном случае не столь существенно то, что взгляды сторонников упомянутых исследователей в ряде отношений отличаются друг от друга, в частности, в отношении приписываемых подкорковым образованиям конкретных функций. Принципиально важно то, что они имеют общие идейные истоки, что их всех объединяют принижение роли коры большого мозга в высшей нервной или психической деятельности, недооценка условного рефлекса как центрального явления в деятельности мозга, как основного средства наиболее тонкого, точного и совершенного приспособления высокоразвитого организма к вечно изменяющимся внешним условиям его существования.

Между тем наиболее значительные достижения современной нейрофизиологии с новой силой подкрепляют правильность фундаментальных материалистических теоретических положений И. П. Павлова об условном рефлексе как основном явлении во всей церебральной деятельности и о ведущей роли коры большого мозга во всей нервной деятельности высокоразвитых организмов. Подкрепленное и обогащенное новыми ценными фактическими данными гениальное учение о высшей нервной деятельности стало поистине сердцем современной мировой нейрофизиологии и сделалось еще более могучей силой в идейном арсенале воинствующего материализма.

С темой нашего доклада органически связаны еще два вопроса: вопрос о роли феномена банунга-суммационного рефлекса-доминанты в образовании условного рефлекса и роли принципов

переключения и доминанты в целостной условнорефлекторной деятельности высших животных. Но вопросы эти настолько громоздки и важны, что должны стать темами специальных докладов.

ОБ ОДНОЙ ГЛУБОКОЙ ИДЕЕ И. П. ПАВЛОВА

В настоящее время является почти общепризнанным, что среди достижений естествознания нашего столетия материалистическое учение И. П. Павлова о высшей нервной деятельности и лежащие в его основе оригинальные, точные и ценнейшие фактические данные о работе большого мозга — самого сложного и совершенного творения земной природы — являются наиболее адекватным и весомым подкреплением естественнонаучных основ марксистско-ленинской теории отражения. Эта тема обсуждается во многих журнальных статьях и монографиях советских и даже иностранных исследователей, причем в этой обширной литературе используются, как правило, так называемые официальные труды Павлова, т. е. те его произведения, которые были опубликованы впервые им самим. В этих целях не используется или же используется в весьма ограниченных пределах богатейший и драгоценный материал, также принадлежащий великому ученому и содержащийся в шеститомном издании под названием «Павловские Среды» (3 тома, изданных в 1949 г.) и «Павловские Клинические Среды» (3 тома, изданных в 1954—1957 гг.), а также в труде под названием «Лекции по физиологии» (1949 г.).

Известное сдержанное отношение к имеющемуся в названных изданиях научному материалу естественно и понятно; оно обусловлено тем, что сам Павлов не проверял их, и они были опубликованы впервые после его кончины. Но если учесть то обстоятельство, что за исключением первого тома «Павловских Сред», все остальные издания представляют стенографическую запись выступлений Павлова, сделанную на «Средах», на еженедельных научных собраниях по средам параллельно двумя так называемыми «парламентскими» стенографистами, т. е. специалистами высшего класса в этой области, а «Лекции по физиологии», прочитанные им в Военно-Медицинской Академии в 1912—1913 гг., — П. С. Купаловым, одним из видных его учеников, владевшим хорошей техникой стенографии, то станет понятно, что имеется достаточное основание считать, что содержащиеся в этих изданиях тексты высказываний великого ученого являются правдивым отражением и достоверной письменной документацией его глубоких идей, мыслей, установок, теоретических положений. Об этом свидетельствует, между прочим, и то обстоятельство, что содержащиеся в упомянутых выше неофициальных публикациях высказывания Павлова по многим вопросам высшей нервной

деятельности, как правило, полностью совпадают с его высказываниями по тем же вопросам, сделанными им в том же периоде времени в своих официальных публикациях — статьях, докладах, речах. Далее, имея счастье на протяжении почти десяти лет регулярно участвовать в лабораторных «Средах» (на клинических «Средах» я присутствовал весьма редко), я могу засвидетельствовать не только по памяти, но по сделанным тогда записям абсолютную достоверность всего того, что было сказано учителем на этих «Средах», в частности по поводу моих фактических данных или моих выступлений по разным темам, равно как и достоверность его высказываний по поводу особо интересовавших меня в те годы важных вопросов и фактических данных других сотрудников его лабораторий. То же самое я слышал от других его непосредственных учеников, регулярно присутствовавших на этих еженедельных лабораторных научных собраниях.

Разумеется, этим высказываниям присущи все привычные и неизбежные для свободной и непринужденной устной речи шероховатости и недостатки — стилистические погрешности, лабораторный жаргон, повторения и т. п., но в данном случае это не так уж существенно. Главное в данном случае в самой сущности высказанных Павловым глубоких мыслей, смелых и оригинальных идей, в том именно, что страницы названных выше изданий щедро осыпаны сверкающими бриллиантами таких мыслей и идей. Можно не сомневаться, что, составляя законную и существенную часть оставленного Павловым бесценного научного наследия, эти его мысли и идеи послужат источником и основой для творческой работы еще многих поколений его последователей у нас и вне пределов нашей страны.

В этом отношении заслуживают особого пристального внимания его высказывания о высшей нервной деятельности обезьян, в частности антропоидов, и это по многим причинам. Дело в том, что хотя на протяжении ряда лет отдельные ученики Павлова (Д. С. Фурсиков, Ф. П. Майоров, Н. А. Подкопаев, А. О. Долин и др.) на базе разных зоологических садов и Сухумской биологической станции проводили исследования тех или иных вопросов высшей нервной деятельности низших и высших обезьян, что хотя в последующем в его Колтушской лаборатории и при его непосредственном личном участии проводилось весьма интенсивное экспериментальное исследование поведения двух шимпанзе (полученных им в качестве подарка от проф. Воронова из Франции в 1933 г.) его учеником П. К. Денисовым в течение примерно трех лет и хотя он уделял большое внимание этим исследованиям, полученные факты регулярно докладывал, трактовал и обсуждал на внутрилабораторных собраниях и других встречах с сотрудниками, тем не менее ни в одной из своих официальных публикаций того времени он ничего не говорил и не писал о результатах этих исследований, о своих мыслях и взглядах. Верный

своим давним традициям, он не спешил с официальной их публикацией и гораздо дольше обычного задержался на всестороннем их обсуждении в коллективе своих научных сотрудников. Но в последние месяцы своей жизни он наконец-то решил, что это дело уже созрело для широкого и официального обнародования и стал готовиться к докладу о высшей нервной деятельности антропоидов на очередном Международном Конгрессе психологов в Мадриде. В этом древнем испанском городе, где Павлов в 1903 г. на Международном Медицинском Конгрессе блестящим программным докладом торжественно возвестил научному миру рождение своего материалистического учения о высшей нервной деятельности, спустя 33 года должен был снова зазвучать могучий голос этого колосса научной мысли, возвещающий очередную крупную победу своего гениального учения на многолетнем пути его неуклонного и бурного прогресса. Но и этому его намерению, в числе других важных научных его планов, не суждено было реализоваться. Неожиданная смерть сорвала их.

Упомянутые пространные документированные высказывания Павлова по этому вопросу на исторических лабораторных «Средах», приобретшие особо важное значение в связи с вышесказанным, вообще представляют совершенно исключительную научную ценность по своему существу, по новизне подхода к сложному предмету, по оригинальности и глубине мыслей, по своему мировоззренческому значению. В нашу задачу не входит обстоятельное изложение и обсуждение этих высказываний в полном их объеме; ограничимся лишь подчеркиванием некоторых особенностей, в силу чего они представляют столь большую ценность для нас.

Во-первых, эти высказывания Павлова содержат весьма тонкий анализ и трактовку полученных в его лаборатории ценнейших экспериментальных фактов относительно высшей нервной деятельности двух антропоидов, равно как и интересных фактов о том же предмете, полученных в лабораториях ряда зарубежных исследователей. Этот анализ и трактовка сложных поведенческих реакций антропоидов, проведенный им, естественно, с позиции своего материалистического учения о высшей нервной деятельности, отличается вместе с тем неотразимой убедительной силой, строгой логичностью, порой даже изяществом. Павлов говорил на эту тему увлеченно, взволнованно, остро, с большим эмоциональным подъемом. Для него это было своего рода пробой сил, суровой проверкой правильности основных положений своего великого учения применительно к животным, стоящим значительно ближе к человеку в эволюционном ряду, чем традиционные его подопытные животные — собаки.

Во-вторых, в этих высказываниях Павлова содержится тщательный разбор и тонкий анализ весьма влиятельных в те времена идеалистических теоретических положений гештальтпси-

хологов Хобхауза, Келера и примыкающих к ним других исследователей по коренным вопросам поведения высших животных, в первую очередь антропоидов, а также наглядный показ и убедительное доказательство ошибочности этих положений, суровая, беспощадная их критика. Трудно переоценить совершенно исключительное научное и методологическое значение этих ярких, полных юношеской страсти и полемического задора выступлений маститого ученого в защиту материалистического мировоззрения в самых сложных и высших проявлениях органической природы. С блеском и неотразимой силой логики он отстаивал положение о том, что вся психическая деятельность человекообразных обезьян так же, как и психическая деятельность собак и других животных, детерминирована условиями их жизни, факторами их внешней среды, является результатом непосредственной их связи с внешним миром, их деятельности в этом мире, что простые и сложные навыки антропоидов являются, по существу, простыми и сложными условными рефлексам, вырабатываемыми в процессе накопления «жизненного опыта» путем проб и ошибок, что они приспособляются к условиям существования именно на этой основе, а отнюдь не в силу каких-то якобы изначально присущих им идей, представлений, суждений, внезапного «озарения сознания» или других непостижимых, таинственных сил, как утверждали представители идеалистической гештальтпсихологии, что и целостность поведенческих реакций создается у антропоидов по механизму и закономерностям выработки и интеграции условных рефлексов, а вовсе не является каким-то изначально существующим качеством «особого рода», как считали эти психологи идеалистического направления.

В-третьих, описывая новые интересные факты относительно сложных поведенческих явлений антропоидов и подвергая их тщательному анализу и трактовке в свете своего учения, Павлов в своих высказываниях неоднократно подчеркивает также отличительные особенности высшей нервной деятельности обезьян, в частности антропоидов, обусловленные не только более высоким их положением в эволюционном ряду, но и специфическими биологическими особенностями их, особенностями строения их тела, в частности наличием у них четырех весьма подвижных и ловких рук, активная деятельность которых явилась мощным стимулом к развитию их мозга. Примечательно, что многие из его высказываний на эту тему не только по существу, нередко даже по форме, поразительно созвучны с мыслями Ф. Энгельса о роли рук и физического труда в развитии мозга, в «очеловечении» обезьян.

Среди высказанных Павловым на лабораторных «Средах» оригинальных и глубоких мыслей и идей по разным вопросам поведения антропоидов и обезьян вообще, совершенно особое место занимает его идея о существовании новой формы временной

связи, помимо обычной условнорефлекторной, и по рангу выше последней. Эта исключительная по новизне, смелости и глубине идея была высказана гениальным мыслителем на «Среде» 13 ноября 1935 г. За несколько месяцев до своей кончины, как бы подводя итоги своих интенсивных и увлеченных исследований по поведению антропоидов, им была высказана идея, которая имеет совершенно исключительное значение для всего его материалистического учения о высшей нервной деятельности и является, как мы в этом убеждены, одним из наиболее важных этапов на длинном пути развития этого учения. Этой поистине гениальной идее учителя и посвящено настоящее сообщение, а все сказанное выше следует рассматривать как необходимое вступление к основной теме.

Как известно, Павлов всегда употреблял термины «временная связь» и «ассоциация» как синонимы. В знаменитой статье «Условный рефлекс», он писал: «Временная нервная связь есть универсальнейшее физиологическое явление в животном мире и в нас самих. А вместе с тем, она же и психологическое — то, что психологи называют ассоциацией, будет ли это образование соединений из всевозможных действий, впечатлений или из букв, слов и мыслей. Какое было бы основание как-нибудь различать, отделять друг от друга то, что физиолог называет временной связью, а психолог — ассоциацией? Здесь имеется полное слитие, полное поглощение одного другим, отождествление» (И. П. Павлов. Полное собр. трудов, т. 3. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1949, стр. 561). Однако, несмотря на это, в своих трудах Павлов предпочитал пользоваться термином «временная связь», «временные рефлексy»; термином «ассоциация» он стал регулярно и довольно часто пользоваться только в годы своих исследований по высшей нервной деятельности антропоидов.

На протяжении многих лет Павлов под временной связью и временным рефлексом подразумевал соответственно только условную связь и условный рефлекс, т. е. случаи, когда так называемый индифферентный или, точнее, в биологическом отношении несущественный раздражитель связывается с существенной в биологическом отношении деятельностью организма и становится сигналом для этой деятельности, либо когда в результате сочетанного действия двух разнородных, ничем между собой прежде не связанных безусловных раздражителей один из них становится сигнальным для другого. В последующем в его лабораториях, как и другими исследователями, была установлена возможность выработки у собак временной связи также между двумя сочетанно действующими индифферентными раздражителями, скажем, между звуковым и световым раздражителями. Эта связь выявляется косвенным путем. После некоторого количества сочетаний индифферентных раздражителей между собой, на один из них в последующем вырабатывается условный пищевой

или оборонительный рефлекс; после этого применение второго индифферентного раздражителя также вызывает данный условный рефлекс. Отсюда и название «сенсорный пре-условный рефлекс», данное некоторыми исследователями этому явлению. Оказалось, что эта разновидность временной связи, в отличие от условной, является весьма неустойчивой, недолговечной и неминуемо исчезает, если даже партнерные раздражители продолжают применяться сочетанно.

Как уже было сказано выше, в последние годы своей творческой деятельности, бесспорно в результате целеустремленного и интенсивного изучения высшей нервной деятельности антропоидов, гениальный мыслитель пришел к заключению, что существует еще и третья разновидность временной связи или ассоциации, отличающейся существенно как от первой, так и от второй из упомянутых выше ее разновидностей. Эта связь так же устойчива, как и условная, но она существенно отличается от последней, а именно тем, что явления или раздражители, сочетанное действие которых порождает ее, не являются случайными по отношению друг к другу, а постоянно связаны между собой также и в самой живой действительности, причем связаны причинно, внутренней связью. Выработка таких временных связей происходит в основном по тем же правилам, что и обычного условного рефлекса. В попытках достать приманку в новой ситуации обезьяна осуществляет массу разнообразных движений из унаследованного или приобретенного своего «репертуара»; случайная удача из этих хаотических движений при повторениях постепенно закрепляется и совершенствуется, параллельно с этим идет процесс уменьшения числа неэффективных движений до полного их исчезновения. Павлов считал, что, в отличие от выработки обычных условных рефлексов, при выработке данного вида временных связей животное как бы постигает естественную, нормальную связь между предметами и явлениями, формирует знания о них. Выработка временной связи такого типа является, по его словам, случаем «образования знания, улавливания нормальной связи вещей» благодаря активной деятельности животных, в результате их систематических действий в данной ситуации. Причем этот процесс накопления новых знаний и формирования «предметного мышления» или «мышления в действии» особенно наглядно выявляется у антропоидов при выработке цепей таких временных связей, при образовании более сложных ассоциаций из таких более простых первичных ассоциаций. Далее, Павлов предполагал, что эта разновидность ассоциаций или временной связи имеет более важное значение в высшей нервной деятельности, чем условные рефлексы. Ходом событий Павлов пришел к заключению, что ассоциация — родовое понятие, а условный рефлекс — видовое понятие, как и остальные две разновидности временных связей.

Стенографическая запись выступления Павлова на лабораторном научном собрании 13 ноября 1935 г. является, к сожалению, единственным оставленным им объективным документом об изложенных выше его мыслях. Ввиду исключительной ценности этого документа и крайней важности затронутого в нем вопроса представляется целесообразным воспроизвести его здесь целиком.

Он говорил: «Видите ли, ассоциация — это есть родовое понятие, т. е. соединение того, что было раньше разделено, объединение, обобщение двух пунктов в функциональном отношении, слияние их в одну ассоциацию, а условный рефлекс — есть видовое понятие. Это также, конечно, есть соединение двух пунктов, которые раньше не были соединены, но это частный случай такого соединения, имеющий определенное биологическое значение. В случае условного рефлекса у вас существенные черты, постоянные черты известного предмета (пищи, врага и т. д.) заменяются временными сигналами. Это есть частный случай применения ассоциаций.

А вот другой случай, когда связываются явления, благодаря тому, что они одновременно действуют на нервную систему, связываются два явления, которые и в действительности постоянно связаны. Это уже будет другой вид той же ассоциации, это будет основа наших знаний, основа главного научного принципа — каузальности, причинности. Это другой вид ассоциации, имеющий значение может быть не меньшее, а скорее большее, чем условные рефлексы — сигнальная связь.

И, наконец, простой случай (как бы его назвать: искусственным случайным, несущественным, неважным), когда например, психологически связываются два звука, между собой ничего общего не имеющих, связываются только тем, что один повторяется за другим, и они, наконец, связываются, один вызывает другой.

Все эти случаи надо различать, конечно. Это все видовые случаи, это видовые понятия, а ассоциативная связь, это есть, конечно, родовое понятие.

В данном случае, который мы разбираем, как быть с употреблением слова «условный рефлекс»?

Вчера, когда несколько раз факт, полученный А. О.,¹ назвали «условным рефлексом», меня взяло сомнение, правильно ли называть «условным рефлексом», а теперь, когда я подумал, то кажется, что правильно, потому что свет производит химическую реакцию, разложение и т. д., а вместо света то же самое делает метроном. Так что, пожалуй, в данном случае можно это назвать «условным рефлексом».

А когда обезьяна строит свою вышку, чтобы достать плод, то это «условным рефлексом» назвать нельзя. Это есть случай

¹ А. О. — Александр Осипович Долин.

образования знания, уловления нормальной связи вещей. Это — другой случай. Тут нужно сказать, что это есть начало образования знания, улавливания постоянной связи между вещами — то, что лежит в основе всей научной деятельности, законов причинности и т. д.

Я на это хотел обратить внимание. Я об этом говорил, но из разговора было видно, что это не особенно было принято к сведению. Я теперь и пользуюсь новым случаем» («Павловские Среда», т. 3. М.—Л. Изд-во АН СССР, 1949, стр. 262—263).

Разумеется, это — всего лишь смелый набросок, сделанный гениальным взмахом павловского ума, набросок, в котором виднеются черты чего-то грандиозного, величественного. В нем, по понятным причинам, много неясного. Неясен даже вопрос о том, возникает ли эта разновидность ассоциации на уровне антропидов, или же она присуща также животным, стоящим на более низких уровнях эволюционной лестницы, в частности собакам? Если она присуща и этим животным, то какие из уже известных форм многочисленной семьи условных рефлексов могли быть отнесены к этой разновидности?

Примечательно, что в конце своего высказывания Павлов сетовал по поводу того, что эта его идея не встречает должного понимания и отклика у своих учеников. В действительности, эта его идея была чрезвычайно смелой, поистине революционной с точки зрения привычных для тех времен представлений. Мысль о том, что условный рефлекс является высшей и доминирующей формой деятельности мозга, укоренилась в умах у всех нас достаточно глубоко и крепко, чтобы можно было так быстро отказаться от этой мысли и примириться с новой мыслью о том, что существуют и более высокие, чем условные рефлексы, формы церебральной деятельности, если даже такая новая мысль исходила от самого творца учения об условных рефлексах. Сила инерции оказалась очень сильной и в данном случае. Лишь спустя многие годы смелые и глубокие идеи великого ученого стали привлекать внимание его последователей, к тому же пока немногочисленных.

Разумеется, отношение к обсуждаемой здесь идее Павлова самое различное со стороны его учеников и последователей, не говоря уже об отношении явных и скрытых противников его учения. Далее, не одинаково трактуют и оценивают эту идею даже те из его учеников и последователей, которые относятся к ней не нигилистически или сдержанно, а весьма положительно. Это — явление совершенно закономерное в подобных случаях, и требуется немало времени пока выяснится что к чему. Наше, в высшей степени положительное личное отношение к этой идее учителя известно было по другим нашим публикациям последних лет, в которых мы упоминали о ней бегло. Решив посвятить этой идее специальную статью, мы не только имели в виду несколько более подробно изложить и комментировать ее суть, несколько более

обстоятельно обосновать свое глубокое убеждение в исключительной естественнонаучной и методологической ее значимости, а значит и в настоятельной необходимости ее дальнейшей целеустремленной экспериментальной и теоретической разработки, но так же хотели бы в сугубо умозрительном плане высказать несколько предварительных соображений об отдельных ее аспектах.

Прежде всего несколько слов о терминологическом обозначении новой разновидности временной связи.

Как явствует из приведенного выше текста высказывания Павлова, он не дал даже названия выделенной им новой разновидности ассоциации. Но, имея в виду допущение о том, что и в основе этой разновидности ассоциации лежит образование новой временной связи, что и здесь решающим фактором в образовании и закреплении этих связей является в конечном итоге подкрепление какой-нибудь жизненно важной деятельностью организма, что она является выработанной формой деятельности мозга и имеет рефлекторную природу, нам кажется, что можно было бы назвать ее каузальным условным рефлексом.

Предлагая же назвать ее «условным рефлексом» вопреки высказанному Павловым мнению, мы руководствовались кроме приведенных выше доводов, также и следующим. Это название отображает преемственную связь между тремя разновидностями стабильной временной связи, оно оставляет неизменным одно из основных положений учения Павлова о том, что условный рефлекс является центральным явлением во всей деятельности большого мозга, оно позволяет рассматривать его новую смелую идею как закономерную ступень дальнейшего развития его учения и предотвращает возможность появления разного рода измышлений и спекуляций по отношению к самой сущности павловского учения. Как явствует из сказанного, вопрос о правильном терминологическом обозначении новой разновидности ассоциации имеет исключительно важное, можно сказать, принципиальное значение для учения о высшей нервной деятельности.

Следует отметить, что в известном смысле причинно-следственные отношения имеются в любом рефлекторном акте, в том числе и условнорефлекторном. И в трудах Павлова это обстоятельство отмечено неоднократно. Но известно, что причинно-следственные отношения отличаются вообще большим многообразием. В условном рефлексе сигнального типа эти взаимоотношения иные, чем в выделенной Павловым разновидности ассоциации, для которой мы предлагаем название каузального условного рефлекса. Возможно, что это название будет после заменено другим, более удачным названием, но его достоинство в том, что в нем отражена та специфическая особенность этой разновидности временной связи, которая, по Павлову, отличает ее от обычного условного рефлекса, т. е. каузальность, причинная связь между объединяемыми временной связью вещами или

явлениями в реальной действительности. Таким образом, причинно-следственные взаимоотношения в этой разновидности рефлексов являются отражением объективно и независимо от организма существующих причинно-следственных взаимоотношений между вещами. Эти взаимоотношения здесь как бы внутренние, имманентные, тогда как в сигнальных условных рефлексах такие взаимоотношения являются отражением сочетанного действия на организм совершенно разных, между собой внутренне не связанных вещей, эти взаимоотношения отражают определенные изменения во внешней среде организма и результаты деятельности организма в этой среде, они являются здесь как бы внешними. Далее, хотя активная деятельность организма является обязательным условием для образования каузальных условных рефлексов, в известной мере является специфической особенностью этого процесса, тем не менее определенный уровень активности организма необходим и для формирования сигнальных условных рефлексов.

Таким образом, из того факта, что причинно-следственные отношения присущи в той или иной форме обоим разновидностям условных рефлексов и что много общего в порождающих их причинах, в условиях их формирования и т. п., следует, что хотя разное терминологическое их обозначение и оправдано наличием существенной разницы между ними, тем не менее это не должно дать повод к абсолютному их противопоставлению.

Свое допущение о существовании у антропоидов особой разновидности ассоциации, или временной связи, наряду с ранее известными разновидностями — сигнальными условными рефлексами и временной связью между индифферентными раздражителями, — Павлов иллюстрировал только примером сооружения ими устойчивой башни из разноразмерных ящиков, чтобы добраться до ее вершины и достать висящую с потолка приманку. Нам кажется, что правильность этого его положения может и должна быть проиллюстрирована множеством разнообразных других фактов из богатого экспериментального материала его учеников и последователей относительно поведения антропоидов, полученного как при его жизни, так и после его кончины, но в основной своей части еще не использованного, к сожалению, в данном плане. Такими примерами могли служить, в частности, широко известные и интересные факты П. К. Денисова, Э. Г. Вацура и других относительно способности антропоидов научиться путем «проб и ошибок» подбирать деревянный ключ, адекватный по форме своего поперечного разреза отверстию в стенке ящика с приманкой внутри, чтобы открыть дверцы ящика и овладеть приманкой; или таким же приемом научиться вставлять тонкую палку в концевое отверстие другой короткой, но более толстой палки, чтобы такой составной длинной палкой достать расположенную вдали приманку; или научиться механическим путем

или водой потушить огонь, отгораживающий доступ к приманке; или наконец, научиться перекинуть доску между двумя плавающими на воде плотами, чтобы через этот мостик добраться с одного на другой плот, на котором находится приманка, и т. п. Во всех вышеприведенных случаях животные приобретают нужный навык путем неустанной практической деятельности — первоначально путем хаотического использования то одних, то других движений, а затем путем закрепления и усовершенствования эффективных движений, задержки и исключения неэффективных, т. е. путем выработки новых временных связей, дифференцировки их и т. п., как и при выработке обычных или сигнальных условных рефлексов. Но, в отличие от этих последних, во всех приведенных выше случаях временные связи возникают (первично или вторично) между такими предметами и явлениями, которые между собой связаны натурально, объективно, в реальной жизни, а вовсе не являются случайными в отношении друг друга. Продольное сцепление двух коротких палок действительно дает более длинную палку, что в свою очередь, соответствует длинной дистанции до приманки, вода или механическое давление на деле тушат огонь, перекинутая между двумя плотами доска соединяет их, деревянный ключ только тогда открывает дверцу ящика, когда конфигурация его разреза сходна с конфигурацией отверстия в стенке ящика, и т. п.

Разумеется, при формировании целостных поведенческих реакций, а тем более поведения в целом, происходит выработка временных связей всех разновидностей, причем удельное значение каждой из них может варьировать от случая к случаю, они могут взаимно переплетаться в самых разнообразных комбинациях и т. п. В известной мере об этом свидетельствуют интересные опыты Э. Г. Вацуро, в которых он обучал антропоида начертать мелом на доске определенные знаки, а также интересные опыты Вольфа, А. И. Счастливого и других, в которых антропоиды обучались приобретать разного назначения жетоны и использовать их по своим текущим потребностям — для получения пищи, питья и т. п. Но более обстоятельное изучение этих вопросов должно быть задачей дальнейших экспериментальных исследований в этой области.

Нам кажется, что следует в свете обсуждаемой здесь идеи Павлова пересмотреть также отдельные моменты его теоретического положения о второсигнальных рефлексах или второй сигнальной системе действительности, развитого им несколькими годами раньше. Не имея намерения обсуждать здесь этот крайне важный и сложный вопрос, отметим лишь, что, по всей вероятности, выделенная Павловым новая разновидность временных связей (каузальные условные рефлексы по предложенному нами названию) в гораздо большей степени служит основанием для формирования второй сигнальной системы действительности, чем обычные или сигнальные условные рефлексы. Известным обосно-

ванием для такого предположения являются слова Павлова в приведенном выше высказывании. Отмечая специфическую черту новой разновидности временной связи, отличающей ее от обычного условного рефлекса, он говорил: «Это уже будет другой вид той же ассоциации, это будет основа наших знаний, основа главного научного принципа — каузальности, причинности» (разрядка наша. — Э. А.). Бесспорно, что и в данном случае все разновидности временных связей в рамках первой сигнальной системы действительности переплетаются в разных комбинациях, чтобы служить единой основой для высшего, специфически человеческого класса условных рефлексов с речевой сигнализацией.

Весьма важным и недостаточно ясным является вопрос: присуща ли новая разновидность временной связи животным, стоящим ниже антропоидов в эволюционном ряду? Присуща ли она, в частности, собаке, традиционному подопытному животному лабораторий Павлова и его последователей, на котором и накоплен основной фактический материал по физиологии высшей нервной деятельности? Как уже отмечалось выше, в высказываниях Павлова ничего не сказано по этому вопросу. Нам кажется, что способность к выработке каузальных условных рефлексов присуща также собакам и даже животным, стоящим ниже их в эволюционном ряду. Однако, судя по всему, уровень совершенства этих рефлексов и удельное их значение в высшей нервной деятельности этих животных постепенно снижается по мере спуска вниз по эволюционной лестнице. На каком уровне этой лестницы появляются они впервые и как они развиваются в филогенезе — эти и другие вопросы могут быть выяснены только при помощи целенаправленной экспериментальной работы. Что касается до собак специально, то из десятилетиями накопленного на них огромного и разнообразного материала по высшей нервной деятельности можно с некоторой долей уверенности уже теперь выделить отдельные разновидности условных рефлексов, которые могли бы без натяжки быть причислены к выделенной Павловым в особую категорию временной связи. К ним мы относим, в первую очередь, натуральные пищевые, кислотные и другого рода условные рефлексы, в которых временной связью объединяются разные качества единого раздражителя, т. е. качества, связанные между собой в действительности. К ним на том же основании можно было бы отнести и электрооборонительный условный рефлекс избавления (по методике Старицина-Петропавловского), при котором безусловное электрокожное раздражение преобразовывается в условное раздражение и кратковременным своим действием вызывает продолжительное условнорефлекторное движение, которое отключает раздражающий ток и таким путем избавляет животное от болевого раздражения на весь период его вероятного действия. К ним можно было бы отнести и подробно

изученную И. С. Бериташвили и его сотрудниками поведенческую реакцию побежки собак и других животных к тому месту в экспериментальной комнате, где они один или несколько раз были кормлены. Известно, что сам Бериташвили отрицает условно-рефлекторное происхождение и характер такой реакции и относит ее к категории так называемого образного поведения или психонервной деятельности, которую он ставит выше условно-рефлекторной. Со значительными оговорками к каузальным условным рефлексам можно было бы отнести и такие разновидности первичных (по предложенной нами классификации) пищевых и оборонительных условных рефлексов, в которых собаки и другие животные нажимом на педаль, дерганием за шнур или поднятием рычага добиваются получения пищи автоматически или путем приближения видимой кормушки. В этих случаях кажется проблематичной каузальность натуральной связи педали, шнура или рычага с получением пищи, во всяком случае она выступает не так рельефно, как в вышеприведенных случаях. Может быть было бы правильнее предположить существование промежуточных форм между сигнальными и каузальными условными рефлексами и отнести эту последнюю группу рефлексов к таким формам. Правильное решение и этого вопроса потребует немало специальной и целенаправленной экспериментальной и теоретической работы.

В заключение несколько слов еще о двух физиологических особенностях выделенной Павловым новой разновидности временной связи. Во-первых, все основания имеются для допущения, что каузальные условные рефлексы вырабатываются и упрочиваются быстрее сигнальных. Это закономерно обусловлено фактом естественной близости и причинной связи между вещами или явлениями, на которые вырабатывается эта разновидность временной связи. Небезынтересно отметить, что быстрота появления и упрочения новых навыков у антропоидов и послужила одним из главных оснований для взглядов гештальтпсихологов о том, что эти навыки будто бы не являются продуктом выучивания, т. е. результатом выработки новых нервных связей, а возникают сразу, в силу изначально существующих каких-то непостижимых, таинственных начал в виде «гештальта» и в результате мгновенного «озарения» сознания этих животных. Быстрота появления и упрочения навыка побежки животных к месту их кормления послужила одним из главных оснований и для концепции Бериташвили о том, что эти навыки принципиально отличаются от условных рефлексов, хотя он, в отличие от гештальтпсихологов, признает их приобретенное происхождение.

Во-вторых, судя по всему, идея Павлова о двусторонней проводимости условной связи как о физиологической основе произвольных движений приложима к каузальным условным рефлексам в еще большей степени и с еще большим основани-

ем, чем к сигнальным рефлексам и временной связи между индифферентными раздражителями. Трудно себе представить возможность улавливания существующих между вещами или явлениями причинно-следственных отношений без допущения существования двусторонней связи и взаимодействия между соответствующими им церебральными нервными структурами. В отношении последних двух разновидностей временной связи нашей лабораторией и некоторыми другими исследователями уже накоплен значительный фактический материал, подтверждающий и развивающий названную идею учителя. Решение этого вопроса в отношении выделенной им новой разновидности временной связи есть задача новых исследований.

Высказанная Павловым идея о существовании особой разновидности временной связи, в которой находит отражение естественная взаимосвязь вещей и явлений, находится в полном соответствии с его теоретическим положением о возникновении в процессе эволюции богатого разнообразия условных рефлексов, стличающихся друг от друга по форме, роду, знаку, специфическим особенностям, уровню развития, степени сложности, структуре, адаптирующей силе и т. п. Являясь одним из влиятельнейших членов богатой семьи условных рефлексов, представляя одну из высших ступеней в эволюционном ряду индивидуально приобретенных форм деятельности нервной системы, новая разновидность условных рефлексов соответственно отражает сложную действительность глубже, полнее, активнее, чем многие другие члены этой многообразной семьи рефлексов, главное отражает внутренние связи, причинно-следственные отношения между вещами и явлениями. Разумеется, улавливание и отражение причинно-следственных взаимоотношений при этой форме временной связи происходит еще довольно элементарно и не идет ни в какое сравнение с тем, что в этом деле достигается на высших витках спирали развития при помощи второсигнальных условных рефлексов с их специфическими обобщающими и абстрагирующими свойствами, лежащими в основе человеческого абстрактного логического мышления. Но, однако, это не является высшей степенью отражательной деятельности мозга в рамках животного мира, высшим достижением «предметного мышления» представителей этого мира, приобретенного ими в процессе их связи и взаимодействия с окружающим миром, благодаря их практической деятельности в этом мире. В каузальных условных рефлексах, представляющих один из средних витков «спирали» развития отражательной деятельности мозга, также со всей очевидностью проявляется правильность положения марксистско-ленинской теории отражения о практике, о деятельности как об источнике и средстве познания и как о наиболее достоверном критерии истины, положение, важность, которого неоднократно и со всей силой подчеркивал В. И. Ленин

применительно к человеческой практике. В этом, с нашей точки зрения, и состоит огромное теоретико-познавательное, философское значение глубокой идеи Павлова относительно новой разновидности временной связи. Ведь классики марксизма-ленинизма неоднократно высказывали мысль о том, что даже специфические для человека формы психической деятельности своими биологическими «корнями» связаны с психической деятельностью животных, они же не раз подчеркивали генеалогическое родство психической деятельности высших животных и человека, не раз указывали применительно к этой деятельности на ту историческую преемственность в развитии явлений, без которой возникновение нового качества может показаться чудом или будет приписано каким-то таинственным, сверхъестественным началам. Материалистическое учение Павлова о высшей нервной деятельности, которое совместно с лежащим в его основе огромным фактическим материалом является в нашу эпоху наиболее достоверным естественнонаучным подкреплением правильности этого важного положения марксистско-ленинской философии, теперь, после обогащения новой глубокой идеей своего творца, в состоянии покончить еще с одним из таких, все еще бытующих в некоторых кругах исследователей мифов относительно каких-то изначально данных таинственных, сверхъестественных начал в деятельности мозга высокоразвитых организмов.

НОВОЕ О БЕЗУСЛОВНОМ И УСЛОВНОМ РЕФЛЕКСАХ¹

В настоящем сообщении конспективно излагаются новые фактические данные относительно физиологии безусловных и условных рефлексов, полученные нами совместно с сотрудниками физиологической лаборатории Академии наук СССР и кафедры физиологии 2-го Московского медицинского института. Эти данные имеют отношение преимущественно к двум давно интересующим нас вопросам — к корковому представительству безусловных рефлексов и к некоторым особенностям образования и функционирования условной связи и рассматриваются нами как новое фактическое подкрепление правильности выдвинутых нами ранее теоретических положений по этим вопросам.

Сначала о данных, касающихся коркового представительства безусловных рефлексов.

Из наших прежних публикаций известно, что для доказательства существования коркового представительства безусловных рефлексов и выявления его роли был избран прием иссле-

¹ Доклад на VIII съезде Всесоюзного общества физиологов, биохимиков, фармакологов. Киев, 24 мая 1955 г. — Журн. высш. нервн. деят., 1955, т. 5, вып. 4.

дования, существенным элементом которого является хирургическое удаление коры больших полушарий мозга.

Суть дела заключается в том, что вначале возможно обстоятельно изучается тот или другой из безусловных рефлексов у здорового нормального животного, после этого экстирпируется кора больших полушарий и в течение длительного послеоперационного периода исследуется тот же безусловный рефлекс у оперированного животного. Цель этого — выявить происшедшие в результате названной операции изменения в его интенсивности, характере и динамике и таким образом выяснить, существует ли действительно корковое представительство изучаемого рефлекса, и если существует, то какова принципиальная его роль в осуществлении этого рефлекса. Хотя этот прием исследования и отягощен серьезными недостатками, но он имеет то преимущество перед другими приемами, что позволяет подойти к изучению подобных вопросов не окольными путями, а прямо, непосредственно.

При использовании такого рода экспериментов нами совместно с сотрудниками получены новые фактические данные относительно ряда простых и сложных безусловных реакций и функций организма, которые ради четкости изложения, а также ввиду известной внутренней близости возникших в них после декортискации изменений будут условно разделены на три группы.

К первой группе относятся пищевые и защитные слюноотделительные безусловные рефлексы околоушной, подчелюстной и подъязычной слюнных желез, безусловная секреция желудочного сока, сгибательные рефлексы задних конечностей и так называемые аккомодационные рефлексы сердечно-сосудистой системы у собак. Известно, что возможные изменения в перечисленных безусловных реакциях в результате полной экстирпации коры больших полушарий не были до сих пор предметом специальных и систематических исследований, если не считать отдельных беглых наблюдений Г. П. Зеленого над секрецией желудочного сока у бесполушарных собак при своеобразном «мнимом кормлении», не гарантирующим непопадание пищи в желудок, а также подобного рода наблюдений Д. С. Фурсикова и Л. А. Клеменковой относительно слюноотделительных рефлексов у собак после экстирпации коры.

Систематически изучая названные безусловные рефлексы в описанных выше условиях эксперимента, мы установили, что у собак хирургическое удаление коры больших полушарий влечет за собой весьма существенные и довольно стойкие изменения в их величине, характере и приспособительной изменчивости. Как правило, они уменьшаются в величине, ослабляются, а приспособительная изменчивость рефлекторной секреции слюны и желудочного сока в зависимости от рода, количества и качества раздражителей делается грубой, несовершенной.

Для иллюстрации правильности сказанного можно сослаться на данные Т. А. Мальцевой. Она установила, что удаление коры одного полушария влечет за собой уменьшение пищевого и защитного слюноотделительных рефлексов всех слюнных желез одноименной стороны почти в два раза по сравнению с нормой или же по сравнению с одновременно вызываемыми подобными рефлексами противоположной стороны (рис. 1). После удаления коры второго полушария происходит выравнивание рефлексов симметричных слюнных желез на низком уровне.

Из этого твердо явствует не только самый факт существования представительства названных рефлексов в коре, но и другой важный факт — преимущественно прямая, а не перекрестная, эфферентная связь коры со слюнными железами.

С точки зрения обсуждаемого вопроса весьма показательны также новые данные А. А. Марковой. В дополнение к уже опубликованным данным о том, что после удаления коры обоих полушарий происходит значительное уменьшение рефлекторной секреции желудочного сока при мнимом кормлении, а также изменение динамики самой секреции, был установлен новый разительный факт глубокого изменения специфического характера секреции желудочного сока на различного рода пищевые продукты — на мясо, хлеб, молоко. Открытая И. П. Павловым приспособительная специфичность в динамике, величине и продолжительности рефлекторной секреции желудочного сока на названные вещества фактически исчезает после удаления коры обоих полушарий, для всех этих разнородных пищевых веществ устанавливается какой-то нивелированный, или унифицированный, общий тип секреции желудочного сока (рис. 2).

Б. Д. Стефанцовым были получены факты, подтверждающие уже опубликованные им данные о том, что экстирпация коры больших полушарий влечет за собой резкое ослабление сгибабельного рефлекса контрлатеральной задней конечности как по интенсивности рефлекса, так и по его «работоспособности».

С этими данными созвучны полученные Н. С. Джавадяном на бесполушарных собаках факты относительно динамики и приспособительной изменчивости интероцептивных сердечно-сосудистых рефлексов, обеспечивающих относительное постоянство уровня артериального давления при всевозможных ситуациях, в частности при умеренной кровопотере. В то время как у нормальных собак выпускание крови в объеме 1 и даже 2% к весу тела не сказывается существенно на уровне артериального давления и на состоянии здоровья животного, у бесполушарных собак потеря крови в объеме 0,4—0,5% к общему весу тела уже сильно сказывается на уровне артериального давления, а в объеме 0,9% — приводит к гибели их (рис. 3).

Общим в изменении рефлекторной регуляции всех перечисленных функций является то, что после экстирпации коры

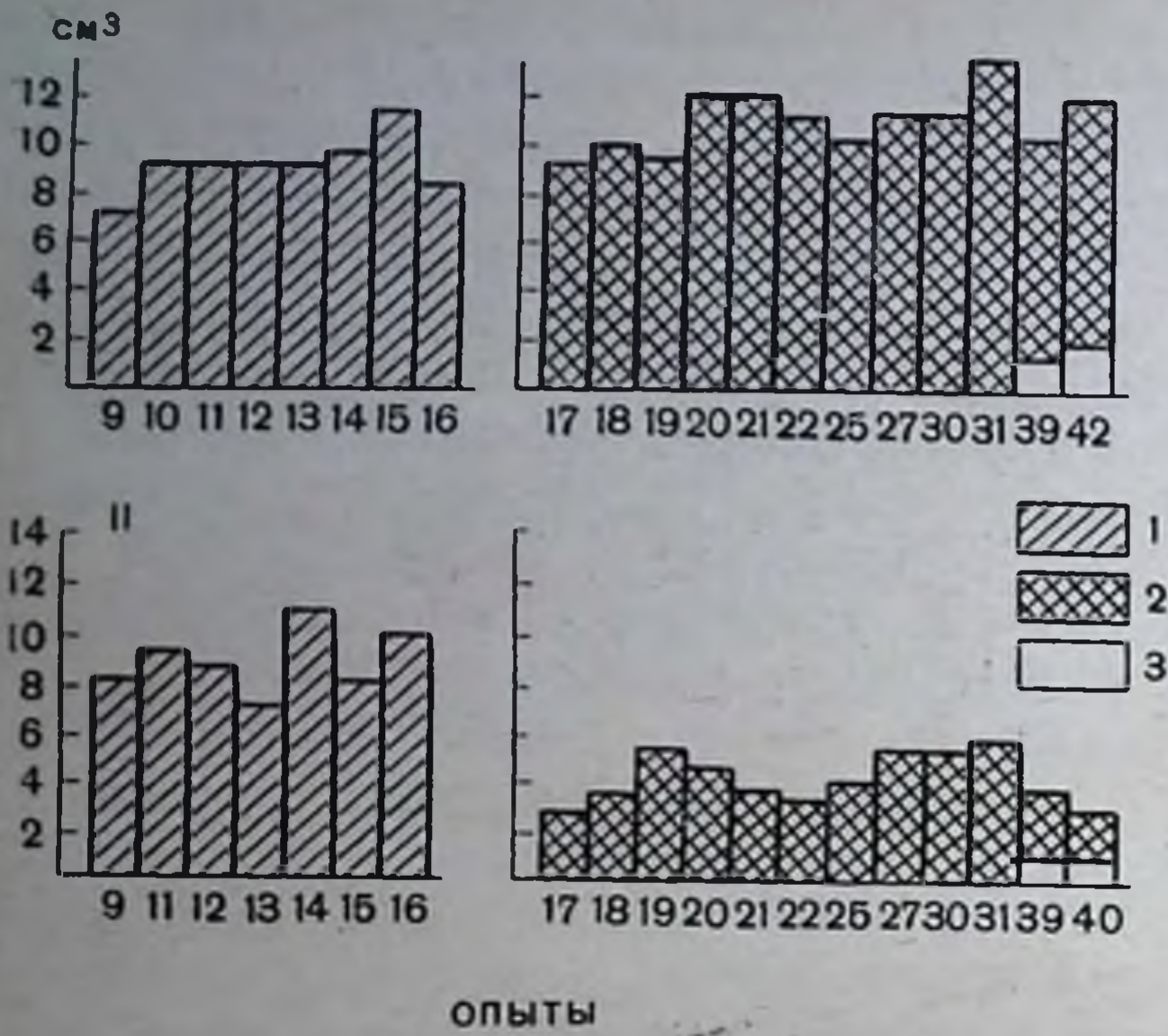


Рис. 1. Слюна, выделяющаяся на 30 г сухарей до и после удаления коры левого полушария у собаки Мальчик

I, II — правая и левая околоушная железа: 1 — до операции; 2 — после операции; 3 — условное раздражение

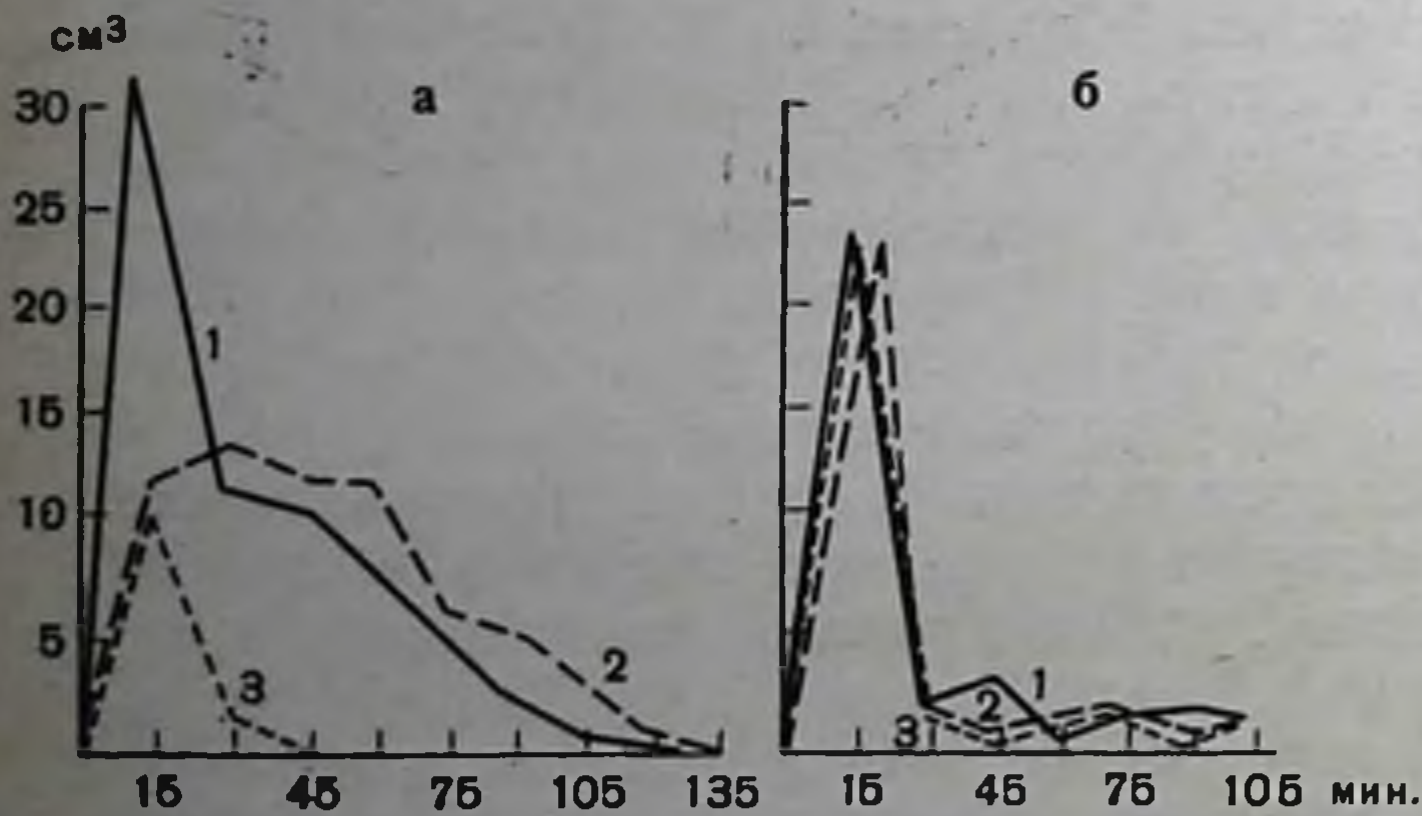


Рис. 2. Секретия желудочного сока у собаки Тузик при минимом кормлении мясом (1), хлебом (2) и молоком (3) в норме (а) и через 17 месяцев после удаления коры обоих полушарий большого мозга (б)

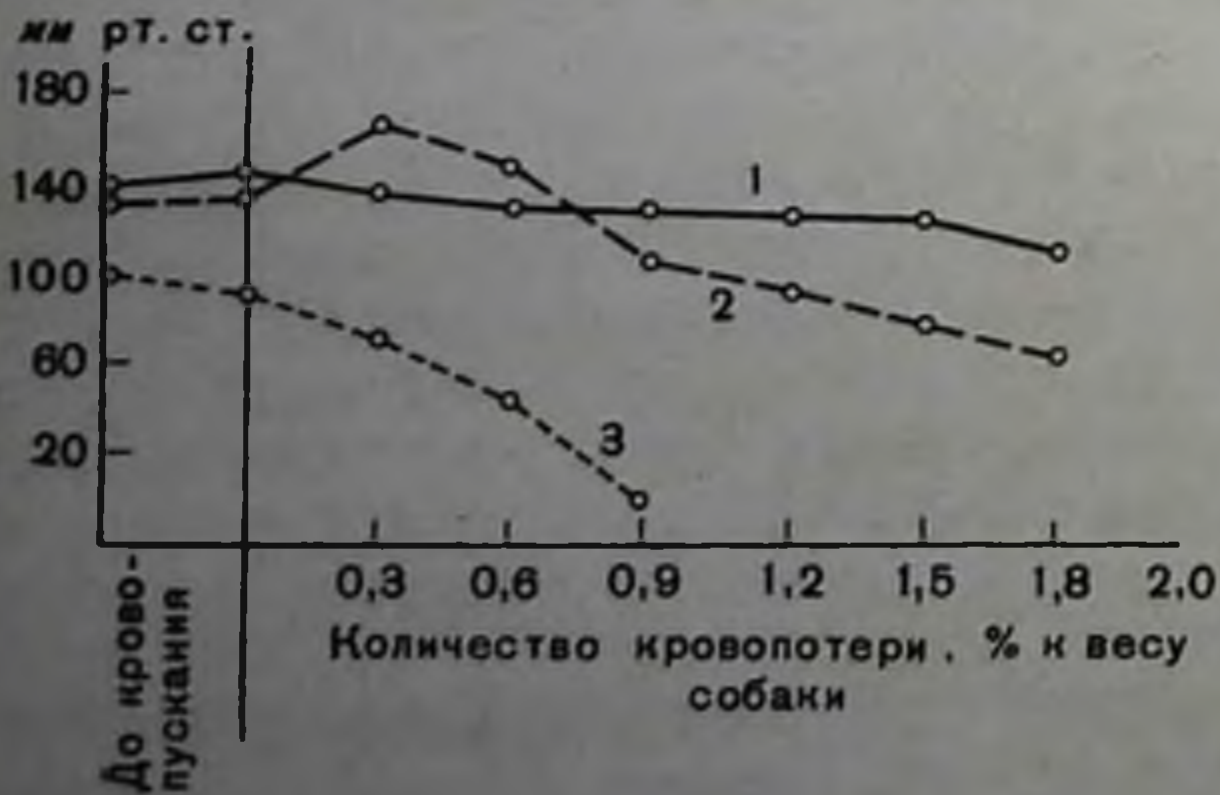


Рис. 3. Изменение артериального давления у собак при кровопускании в норме (1), после удаления коры одного (2) и обоих полушарий (3)

больших полушарий почти все они ослабляются, делаются менее совершенными и гибкими, их приспособительная изменчивость становится крайне несовершенной и грубой, вплоть до почти полного ее исчезновения.

Важно также отметить, что изменения в характере, динамике и величине названных выше рефлекторных реакций, обусловленные экстирпацией коры больших полушарий, в основных чертах сохраняются у оперированных животных — на год и больше, не претерпевая значительных изменений.

Под интересующим углом зрения мы изучаем также функции организма, обеспечивающие сохранение относительного постоянства состава крови и бесспорно находящиеся под регулирующим контролем нервной системы. В этом направлении нами получены пока определенные результаты лишь по некоторым частным вопросам.

Прежде всего надо отметить, что удаление больших полушарий влечет за собой крайнее ослабление способности организма мобилизовать тканевую жидкость для восстановления объема циркулирующей жидкости при кровопотерях, а также ослабление функций регенерации крови. Так, по данным Джавадяна, после экстирпации коры больших полушарий резко ослабляется эритропоэтическая функция организма. При экстирпации коры полушарий небольшая анемия, вызванная кровопотерей, длительное время сохраняется, а анемия, вызванная выпусканьем у бесполушарных собак крови в объеме 0,6% к общему весу тела, так и не устраняется. Она в конечном итоге приводит к гибели животных через две недели.

Сюда же относится установленное С. А. Чесноковой значительное ослабление способности организма к удалению из крови инородных тел, в частности краски конгорот. Вводя в кровь нормальных и декортицированных собак 2%-ный раствор этой краски из расчета 0,25 мл на 1 кг веса тела и в последующем определяя ее концентрацию в крови в течение 2—3 час., Чеснокова показала, что у оперированных животных удаление конгорота из крови происходит значительно медленнее, чем у контрольных (рис. 4). Подобные данные были установлены В. С. Куликовой в отношении избыточной концентрации одного из нормальных компонентов солевого состава крови — хлористого кальция. Вводя в кровь собак 10%-ный раствор хлористого кальция (или глюконата кальция) из расчета 1,3 см³ на 1 кг веса тела и повышая уровень хлористого кальция в сыворотке крови до 20 мг%, она установила, что в то время как у нормальных собак его концентрация возвращается к исходному уровню примерно через 4 часа, у декортицированных — через 7 час. и больше.

Как явствует из изложенного выше, экстирпация коры больших полушарий влечет за собой также значительное ослабление рефлекторной регуляции состава крови по крайней мере в отно-

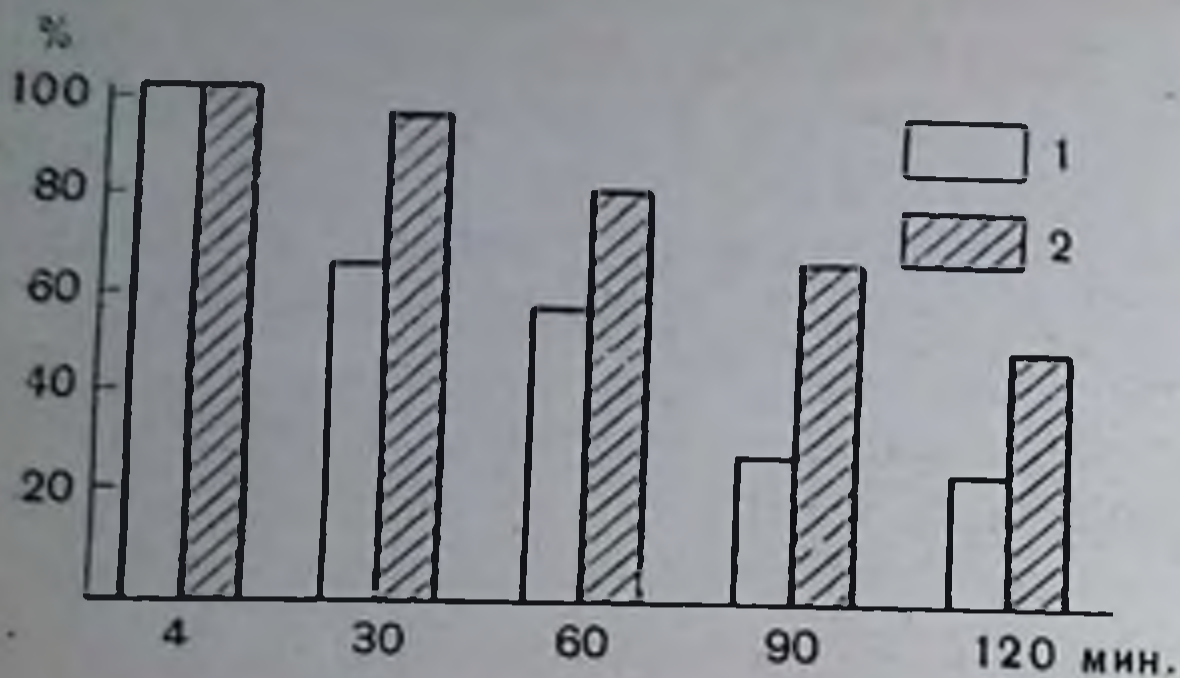


Рис. 4. Концентрация краски конгорот в крови у нормальных (1) и бесполушарных (2) собак через разные сроки после ее введения; за 100% принята концентрация первой порции, взятой через 4 мин. после введения краски

шении трех изученных нами компонентов: эритроцитов, воды, хлористого кальция, а также ослабление функции удаления инородных веществ из крови. В отношении всех этих функций рефлекторная регуляция становится менее совершенной, менее точной и эффективной.

Третья группа полученных нами фактов относится к изучению некоторых функций организма, в осуществлении регуляции которых участие нервнорефлекторного механизма либо доказано бесспорно, либо считается весьма вероятным и которые вместе с тем подвержены сильным воздействиям со стороны различного рода гуморальных факторов. Конкретно речь идет об общем газообмене организма, о лейкоцитозе, о секреции желчи и желудочного сока.

И. К. Жмакин установил на нескольких взрослых собаках, что основной обмен у них не претерпевает значительных изменений после декортикации. При этом происходит лишь незначительное уменьшение количества поглощаемого организмом кислорода. Но в противоположность этому, после экстирпации коры обоих полушарий прием пищи и в особенности введение в организм умеренных доз тироксина (0,3 мг на 1 кг веса тела) и адреналина (0,1 мл 0,1% на 1 кг веса) вызывает гораздо более значительное увеличение окислительной интенсивности, чем в норме. Количество поглощаемого оперированным животным кислорода резко увеличивается, порой превышая уровень его у нормальных животных в несколько раз (рис. 5).

С. А. Чеснокова, имея под наблюдением 10 декортицированных собак среднего возраста, выяснила, что у них по сравнению с нормой заметно не изменяется морфологический состав крови, в частности не изменяется лейкоцитоз, ни в количественном, ни в качественном отношении. Однако в специальных экспериментах она установила, что лейкоцитоз, вызванный инъекцией умеренных доз нуклеинокислого натрия, у этих животных резко усиливается по сравнению с нормой. По данным А. В. Губарь и Ф. А. Орещук, желчеобразовательная функция печени также, как и окислительная интенсивность и морфологический

состав крови, после удаления коры больших полушарий не претерпевает значительных изменений, т. е. в условиях относительного покоя организма, без специальной стимуляции. Однако желчеобразование претерпевает существенные изменения в условиях специфической гуморальной стимуляции: у бескорковых собак умеренные дозы препарата сухой желчи вызывают более значительное усиление секреции желчи, чем у нормальных собак.

А. А. Маркова в полном созвучии с приведенными выше данными установила, что удаление коры больших полушарий у собак влечет за собой значительное усиление и удлинение так называемой гуморальной фазы секреции желудочного сока, в то время как нервнорефлекторная фаза секреции при мнимом кормлении, как это уже было отмечено выше, при этом изменяется в обратном направлении.

Из изложенного выше видно, что гормональные препараты и другие активные в биологическом отношении вещества вызывают более интенсивные и продолжительные изменения в ряде функций организма у декортицированных животных, чем у нормальных собак.

Как понять смысл описанных выше явлений? Несостоятельным надо признать допущение, что описанные изменения рефлекторных реакций, наступающие после экстирпации коры больших полушарий, по существу говоря, являются результатом «очищения» их от условнорефлекторного компонента, итогом вычитания последнего из так называемых сложнорефлекторных реакций.

Во-первых, в условиях наших экспериментов эффекты многих безусловных «раздражителей» типа кровопускания, инъекции различного рода активных химических агентов, никак не могли с первых применений быть «осложненными» условнорефлекторным компонентом и таковой не мог быть приобретен в силу весьма редкого их применения.

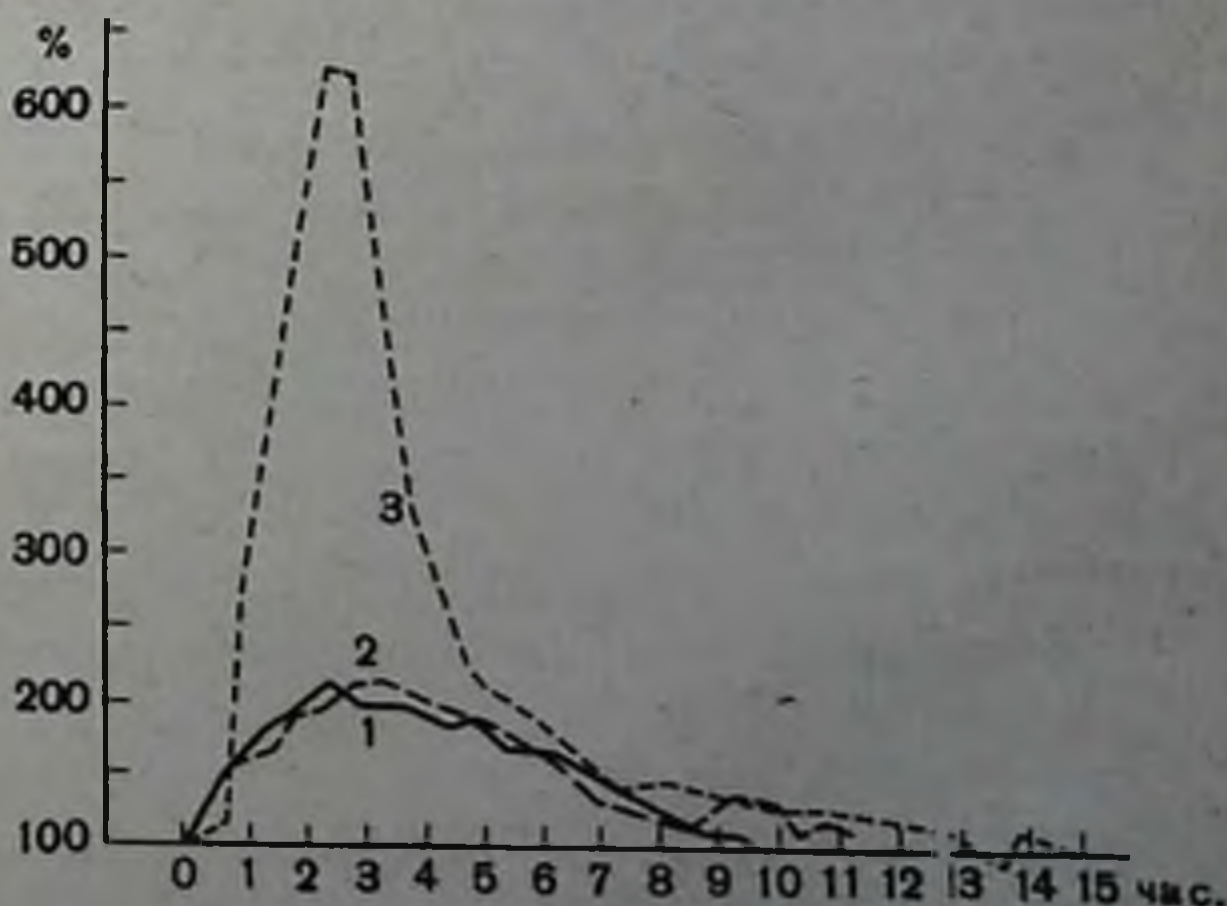


Рис. 5. Поглощение кислорода (в %) после введения адреналина у собаки Проказник в норме (1), после удаления коры одного (2) и второго полушария (3)

Во-вторых, даже в случае образования на базе их условных рефлексов, а также в случае применения безусловных раздражителей, заведомо обладающих свойствами вызывать натуральные условные рефлексы (пища, отбургаемые вещества), условные раздражители действуют практически одновременно с безусловными и поэтому они не в состоянии своим эффектом более или менее значительно «осложнить» рефлекторный ответ.

Более того, многочисленные факты, полученные в павловских лабораториях, свидетельствуют о том, что в подобных случаях условный рефлекс со временем подавляется и его значение практически сводится к нулю, как сводится к нулю и условный рефлекс на слабый компонент комплексного условного раздражителя. В этой связи следует иметь в виду, что одной из наиболее важных и характерных особенностей условных рефлексов является то, что раздражитель при этом является сигнальным, «предвестником», «заменителем» безусловного раздражителя до появления последнего. Для того чтобы появлялся условный рефлекс, чтобы он сыграл эту свою важную биологическую роль «предвестника» и оказывал заметное влияние на безусловный рефлекс, необходим некоторый, хотя бы и небольшой интервал между началом действия условного и безусловного раздражителей. В наших экспериментах, как уже было отмечено, отсутствовало это важное условие.

Описанные нами фактические данные об изменениях различного рода пусковых и регуляторных безусловных рефлексов после экстирпации коры больших полушарий в совокупности представляют собой прямое и веское экспериментальное доказательство правильности положения И. П. Павлова о существовании коркового представительства безусловных рефлексов, иначе говоря, доказательство правильности его общего положения о нервном центре, в какой мере это касается кортикального его компонента.

На основе этих данных, а также многочисленных данных современной нейрофизиологии относительно лежащих ниже коры уровней безусловнорефлекторной интеграции функций организма, нами еще ранее было выдвинуто положение о многоэтажности или многоветвистости центральной части дуги безусловных рефлексов, нечто напоминающее перекладины приставной лестницы (рис. 6). В нашем представлении корковая ветвь этой многоэтажной структуры и есть представительство безусловного рефлекса в коре.

Из наших фактов об ослаблении безусловных рефлексов, о снижении степени их совершенства и приспособительной изменчивости, о падении уровня их физиологической ценности после удаления коры больших полушарий с полной очевидностью вытекает также вывод о принципиальном значении и роли коркового представительства безусловного рефлекса или же, говоря

иначе, корковой ветви центральной части дуги этого рефлекса.

Корковое представительство безусловного рефлекса придает последнему предельное совершенство, точность, динамичность и силу, обуславливает его наиболее тонкую и гибкую приспособительную изменчивость. Оно обеспечивает в рамках безусловнорефлекторной деятельности нервной системы физиологически наиболее полноценное интегрирование разнородных функций организма, наилучшую реализацию пускового, трофического и сосудодвигательного воздействия нервной системы на ткани и органы.

Изложенные выше данные об усилении некоторых реакций организма декортицированных животных в ответ на воздействия разного рода активных гуморальных факторов отнюдь не противоречат этому выводу, а, наоборот, подкрепляют его. Если удаление коры больших полушарий условно рассматривать как своеобразную «денервацию» всего организма, прежде всего самой нервной системы, то повышенная чувствительность его органов и тканей к гуморальным факторам не покажется чем-то странным. Это общеизвестное явление в современной физиологии. Мы склонны относящиеся к этому вопросу наши факты понять под углом зрения концепции Дюссер де Баренна и Л. А. Орбели о том, что денервированные ткани претерпевают своеобразную ретроградную эволюцию и поэтому становятся более чувствительными к гуморальным агентам, как к изначальным или «древним» факторам регуляции их функции.

Судя по данным современной нейрофизиологии и некоторым нашим собственным фактам, своим значением для безусловнорефлекторной деятельности во всех указанных выше аспектах второе место после кортикальной ветви многоэтажной дуги занимает ближайшая, т. е. подкорковая ее ветвь, далее идут по нисходящему ряду межуточно-мозговые, средне-мозговые, бульбарные, а для спинальных рефлексов и спинальные ее ветви. После всего изложенного кажется оправданным предложение считать кору больших полушарий у высших животных (или высший отдел центральной нервной системы у каждого животного) органом безусловнорефлекторной деятельности, так же как и ниже лежащие

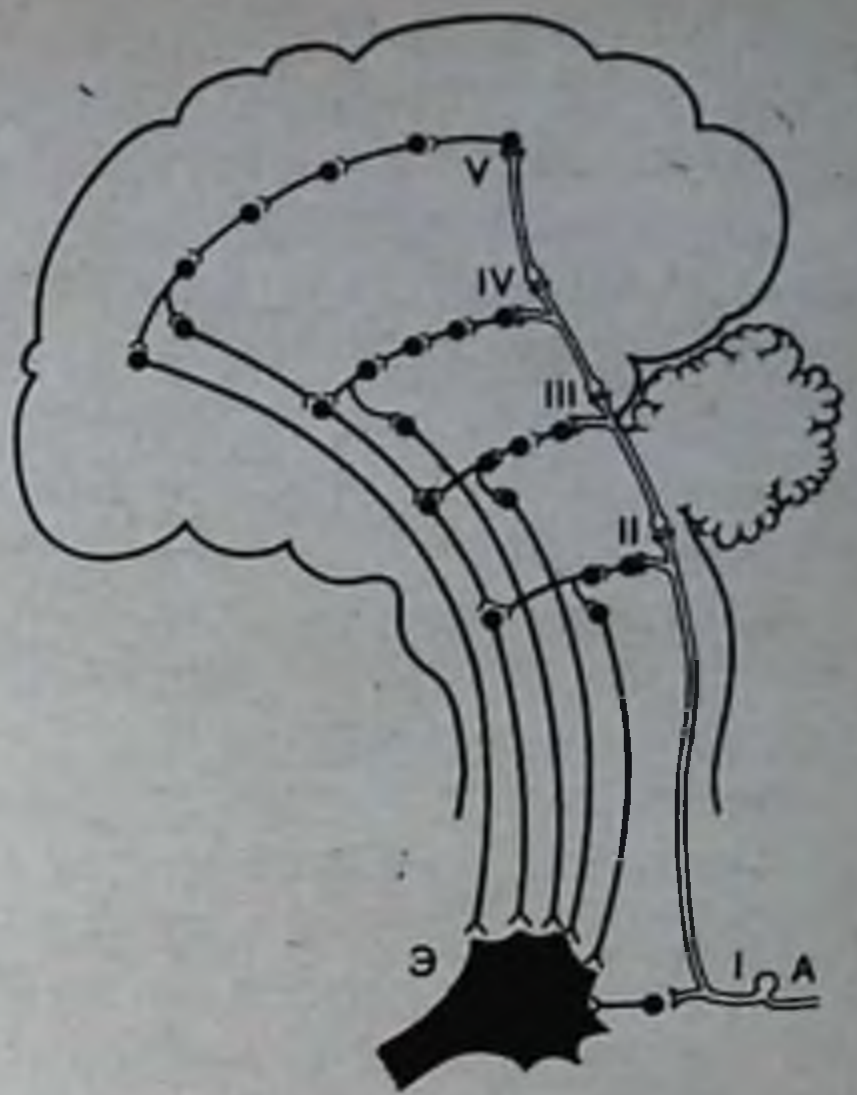


Рис. 6. Схема дуги безусловного рефлекса .

I—V — ветви центральной части дуги по разным уровням; А — афферентная клетка; Э — эфферентная клетка

отделы системы. Кора, однако, в отличие от этих отделов и вдобавок к безусловнорефлекторной деятельности, способна еще к образованию и осуществлению условных рефлексов, к условнорефлекторной деятельности. Кортикальная регуляция многообразных функций организма осуществляется не только посредством условных рефлексов, но и посредством безусловных, причем имеется основание считать, что в отношении регуляции функций внутренних органов безусловнорефлекторный механизм регуляции играет более важную роль, чем условнорефлекторный.

Таким образом, выявленные и изученные нами изменения в безусловнорефлекторной деятельности после экстирпации коры больших полушарий следует рассматривать в основном, если не исключительно, как результат включения высшей ветви многоэтажной центральной части дуги безусловного рефлекса, как результат изменения в структуре и в функциональных свойствах дуги самого безусловного рефлекса.

Из полученных нами совместно с сотрудниками за последние годы новых фактических данных об условнорефлекторной деятельности мы изложим только те, которые касаются условной или временной связи, т. е. вопросу, важнейшее значение которого определяется центральным положением, занимаемым условным рефлексом во всей высшей нервной деятельности. Прежде всего о некоторых фактах, которые иллюстрируют исключительное значение соотносительного возбуждения кортикальных пунктов в деле формирования условных связей с теми или иными функциональными особенностями — направленностью поведения, функциональным знаком, пределом работоспособности и т. п.

Уже давно опубликованы фактические данные нашей сотрудницы М. Е. Варга о том, что при некоторых специальных условиях эксперимента по классической павловской методике условных рефлексов можно добиться синтезирования собаками двух разнородных безусловных рефлексов, — а именно: пищевого и двигательного, таким образом, чтобы в итоге получился условный рефлекс с двусторонней или двойной временной связью, чтобы каждый из сочетаемых безусловных раздражителей, примененный отдельно, вызвал не только присущий ему безусловный рефлекс, но и рефлекс другого раздражителя в порядке условного.

Специальные условия, обеспечивающие образование таких своеобразных сдвоенных условных рефлексов с равнозначными и равноценными в функциональном отношении концами, сводились к максимальному выравниванию сочетаемых безусловных раздражителей во всех возможных значимых отношениях, а именно: по силе и длительности их действия, а также по последовательности их сочетания. Цель, которая преследовалась нами при этом, была ясна — добиться развития близкого по уровню возбуждения в корковых пунктах сочетаемых раздражителей.

Нами и раньше отмечалось, что это важное обстоятельство до нас не учитывалось никем из исследователей вопроса о двусторонней условной связи между пищевым и двигательным рефлексам.

После опубликования только что упомянутых данных нами получены новые фактические данные, подтверждающие как правильность исходного теоретического положения, по существу говоря положения И. П. Павлова, о первостепенной важности соотносительного возбуждения корковых пунктов для образования условной связи с той или иной направленностью проведения, так и правильность избранного нами пути и разработанных нами приемов для экспериментального изучения этого важнейшего вопроса.

У своих подопытных собак с исправно функционирующей двусторонней условной связью Варга провела серию опытов, в которых разными способами значительно усиливался либо пищевой безусловный рефлекс, либо двигательный, сохраняя при этом прежний порядок строго переменного их чередования при сочетаниях. Преследуемая при этом цель ясна — создать значительную разницу между уровнями возбудимости и возбуждения соответствующих двух корковых пунктов. Вскоре был получен ясный недвусмысленный результат: двусторонняя условная связь превратилась в одностороннюю, проводящую от слабо возбужденного пункта к сильно возбужденному. Оказалось возможным и обратное превращение этой односторонней условной связи в двустороннюю; для этой цели необходимо было вновь приближенно выравнять силу сочетаемых безусловных рефлексов.

Варгой были получены новые факты, свидетельствующие о важном значении порядка сочетания раздражителей в интересующем нас вопросе. В специальной серии экспериментов она установила, что двусторонняя условная связь превращается в одностороннюю и в том случае, когда сохраняется относительное равенство в интенсивности сочетаемых безусловных рефлексов, но сочетаются они не в строго попеременной последовательности, как раньше, а в какой-нибудь одной неизменной последовательности. Односторонняя условная связь, которая остается после таких опытов, проводит от коркового пункта раздражителя, примененного на первом месте, к корковому пункту раздражителя, примененного вторым по очереди. На первый взгляд эти данные как будто не гармонируют с нашим руководящим теоретическим положением об уровнях возбуждения пунктов коры; в действительности же, как нам кажется, и эти данные подкрепляют правильность первостепенной важности соотносительного возбуждения корковых пунктов в направленности проведения существующей между ними условной связи.

Только что описанным данным Варги мы даем следующую трактовку. Допустим, сочетание раздражителей начинается

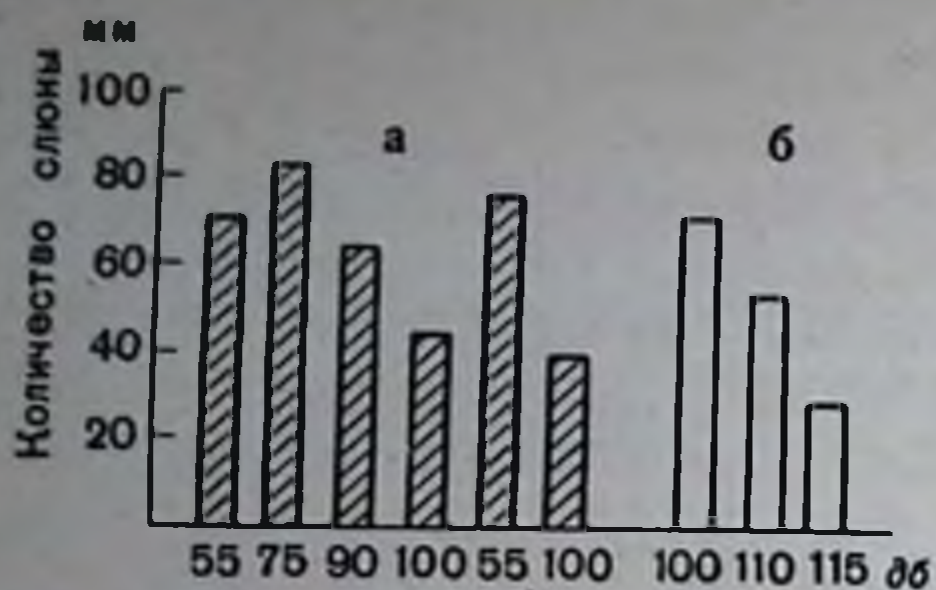


Рис. 7. Средние величины пищевых условных рефлексов у собаки Соловей на тон 1000 гц различных интенсивностей (в дб) при 30 г (а) и при 75 (а) (б) подкрепления мясосухарным порошком

всегда с пищевого. В таком случае пища возбуждает не только корковый пищевой пункт, но и, в порядке условнорефлекторного, также и корковый двигательный пункт. Подоспевши к этому моменту, двигательный раздражитель в порядке суммации доводит возбуждение до уровня, значительно превышающего уровень возбуждения в пищевом пункте. Тем самым создается основное условие, порождающее условную связь с односторонней проводимостью

Соотношение между уровнями возбуждения корковых пунктов в весьма сильной степени отражается также и на других функциональных особенностях условной связи, существующей между этими пунктами. Так, например, Ф. К. Тандуева в тщательно проведенных экспериментах установила, что от величины безусловного подкрепления зависит не только сила условного рефлекса, как это явствует из общеизвестных данных С. В. Клещова и новых исследований сотрудников П. С. Купалова, но и предел работоспособности условного рефлекса, которую мы относим в первую очередь к условной связи.

У подопытных собак Тандуевой в систему пищевых условных раздражителей входит чистый тон 1000 гц, издаваемый звукогенератором и точно регулируемый по интенсивности. Выработывая условные рефлексы при сравнительно небольшой величине пищевого подкрепления и доведя их до относительно стабильного уровня, Тандуева после этого стала увеличивать интенсивность тона, пока она не становилась явно запредельной. Определяя точно уровень запредельной интенсивности тона, Тандуева в следующих опытах значительно усиливала пищевое подкрепление, что в свою очередь довольно быстро приводило к увеличению условного рефлекса на данную интенсивность тона, т. е. к повышению «потолка работоспособности» условной связи (рис. 7). Конечно, представляется возможным новым увеличением интенсивности тона добиться развития запредельного торможения и при новом увеличенном пищевом подкреплении, но это не противоречит, а лишь подкрепляет важное значение соотносительного возбуждения корковых пунктов для работоспособности условной связи.

М. Х. Хачатурян получила новые данные, в весьма четкой форме иллюстрирующие неоднократно подчеркнутое И. П. Павловым важное значение соотношения уровней возбуждения корковых пунктов при выработке условного рефлекса второго порядка или условного тормоза. Не касаясь деталей этих данных, отметим лишь, что Хачатурян в качестве условного раздражителя второго порядка применяла чистый тон в 700 гц, издаваемый звукогенератором и точно изменяемый по интенсивности. Она показала, что если уровень возбуждения коркового пункта условного рефлекса первого порядка оставить без заметных изменений, а в противовес этому в довольно широких пределах варьировать уровень возбуждения коркового пункта условного раздражителя второго порядка, то можно планомерно добиться превалирования то положительного, то отрицательного функционального знака условной связи второго порядка. В общих чертах положительный функциональный знак этой связи превалирует в тех случаях, когда уровень возбуждения в корковом пункте условного раздражителя первого порядка выше уровня возбуждения коркового пункта условного раздражителя второго порядка; отрицательное — при обратном соотношении уровней возбуждения этих пунктов.

Имеющийся в нашем распоряжении фактический материал позволяет с большой уверенностью утверждать, что соотносительное возбуждение или возбудимость корковых пунктов играет роль важнейшего фактора во всей высшей нервной деятельности, а в отношении многих сторон этой деятельности и роль решающего фактора. Вот почему мы считаем оправданным сделанное ранее нами предложение о выделении принципа соотносительной возбудимости и возбуждения нервных пунктов в особый принцип деятельности центральной нервной системы и особенно коры больших полушарий мозга.

Нами получен также новый фактический материал относительно принципа переключения в условнорефлекторной деятельности как выражение своеобразной срочной переделки коренных свойств условной связи или особой формы изменчивости этой деятельности, ставшей предметом специальных исследований как в руководимой нами лаборатории, так и в лабораториях других ученых Ю. М. Конорского, П. К. Анохина, Э. Г. Вацура, П. С. Купалова, И. С. Бериташвили и др.

Из наших прежних публикаций уже известно, что мы с сотрудниками изучаем главным образом ту форму переключения в условнорефлекторной деятельности, при которой сама перемена носит условнорефлекторный характер. Например, один и тот же раздражитель в одних условиях сочетается с пищевым рефлексом, в других условиях — с электрооборонительным; в результате он приобретает и стойко сохраняет два разнородных сигнальных значения, выявляя их порознь, соответственно порождающим

их условиям. Точно так же раздражителю придается два противоположных функциональных знака — положительного и отрицательного сигнального значения — в рамках одного рода рефлекторной деятельности, скажем пищевой. Многообразные факторы, создающие разные условия и обуславливающие перемену сигнального значения раздражителя по знаку или по роду, будь то замена экспериментатора, перемена камеры, изменение времени или последовательности постановки опытов или же изменения в обстановке экспериментов, т. е. факторы, именуемые нами «переключателями», сами становятся истинными условными раздражителями. Нами неоднократно отмечалось раньше, что «переключатели» являются условными раздражителями особого рода, а именно «тоническими» условными раздражителями, способными при своем действии создавать в коре больших полушарий определенный функциональный фон условнорефлекторного происхождения и тонического характера и тем предопределять характер и динамику фазной условнорефлекторной деятельности.

Выдвинутое нами положение о существовании двух типов условных рефлексов — фазных и тонических, позволившее распространить и на кору один из важных общих принципов нервной деятельности, имел в своей основе достаточный фактический материал и раньше. Но имея в виду принципиальный характер этого положения, мы продолжаем поиски новых фактических данных в его пользу.

С этой точки зрения исключительный интерес представляет новый факт, полученный недавно в нашей лаборатории Г. Т. Сахиулиной при помощи электрофизиологической методики. Сочетая звучание звонка с электрическим раздражением левой задней лапы собаки в утренних опытах и с правой задней ее лапой в вечерних опытах и производя запись электрической активности коры в этих опытах, Сахиулина установила следующее любопытное явление. После выработки четкого переключения условных рефлексов у собаки, т. е. после того как звонок стал вызывать у нее утром подъем левой лапы, а вечером — правой, в передней части теменной области одноименной действующей лапы полушария появляется и на все время опыта стойко держится очаг с повышенной электрической активностью (рис. 8). Характерно, что применение условного раздражителя на этом фоне во время своего действия повышает как уровень электрической активности других пунктов коры, так и заметно повышает дальше уровень электрической активности этого очага.

Из других новых наших факторов относительно переключения в условнорефлекторной деятельности значительный интерес представляют данные М. И. Стручкова о важном значении силы переключателя и длительности его действия, а также данные о генерализации условных рефлексов при переключении разнородных условных рефлексов.

Нам и раньше было известно, что в примерно равных других условиях переключение происходит тем раньше и четче, чем значительнее переключатель, а наиболее быстро и четко при комплексе переключателей. Это явление с особой ясностью выявилось в специальных экспериментах Стручкова. Мелькающая лампа в 75, 150 и даже 200 вт, примененная в качестве переключателя, оказалась не в силах переделывать сигнальное значение фазных условных раздражителей с пищевого на электрооборонительное и наоборот. Но для достижения этой цели оказалось достаточной комбинация лампы в 200 вт и маленького вентилятора.

Стручков же установил, что при переключении происходит перемена сигнального значения не только примененного конкретного фазного условного раздражителя, но также и близких ему раздражителей, находящихся в зоне его стабильной генерализации. Так, например в одной камере тон в 100 гц был электрооборонительным раздражителем, а касалка пищевым. После того как в другой камере тот же тон был переделан в пищевой, а касалка в электрооборонительный, выяснилось, что в этой камере пищевым сигнальным значением обладают также и тон в 250 и 350 гц, а электрооборонительным сигнальным значением обладают, кроме основной касалки, и ряд других касалок, расположенных поблизости.

Стручков получил новые факты, дополнительно подкрепляющие уже высказанное раньше положение о реципрокных взаимо-

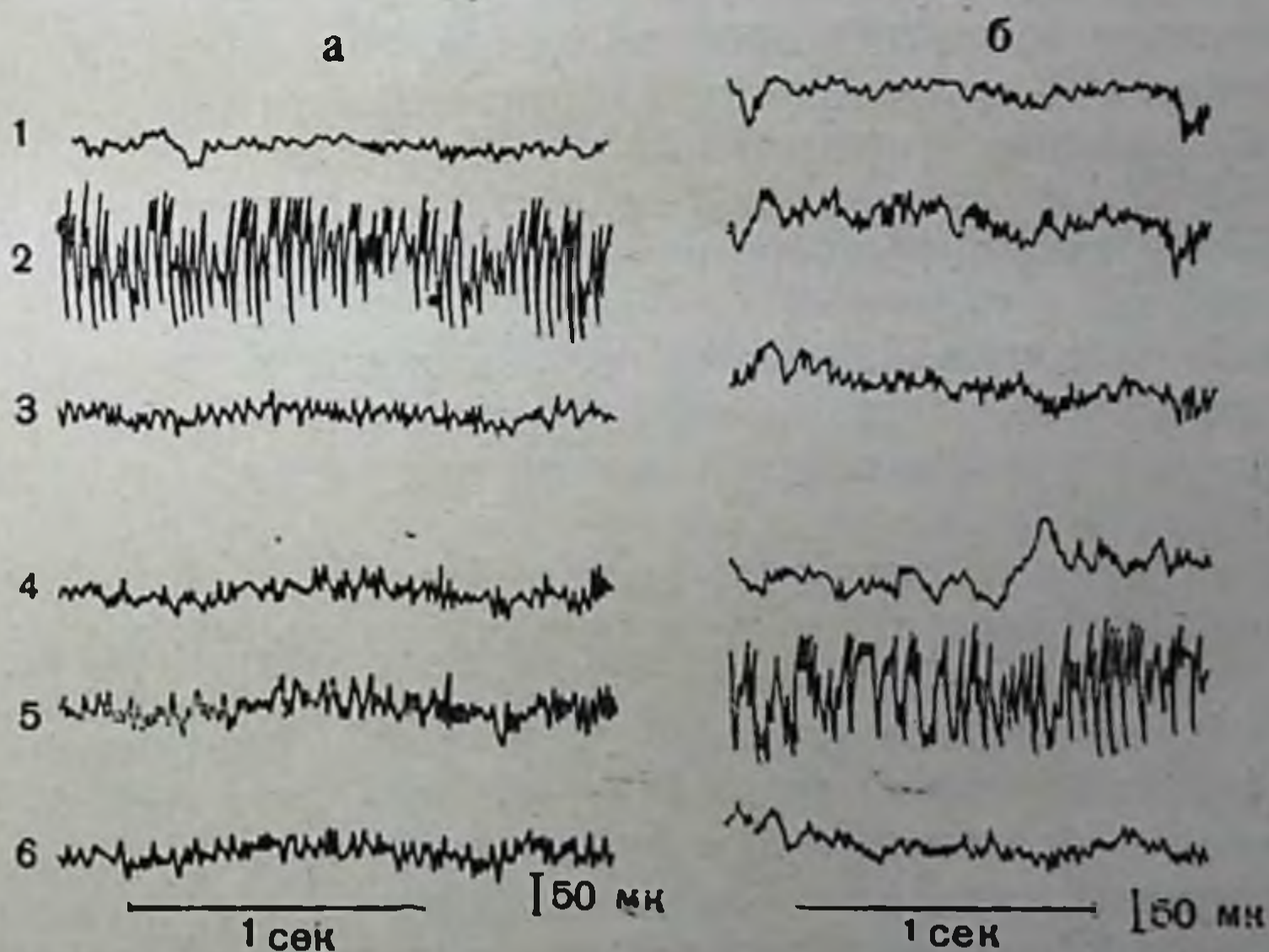


Рис. 8. ЭЭГ у собаки Цыган при переключении электрооборонительных условных рефлексов на звонок с одной лапы на другую

а — утренний опыт; б — вечерний; 1, 2, 3 — отведения с левого полушария; 4, 5, 6 — то же, с правого

отношениях между противоположными по знаку или по роду условными связями при переключении. Если нарочито или по какой-нибудь неуловимой причине сигнальное значение раздражителя (скажем, пищевое) к данным условиям расстраивается, то раздражитель автоматически приобретает другое свое сигнальное значение (например, электрооборонительное). К мерам нарочитого нарушения сигнального значения раздражителей относятся, в частности, внезапное резкое их усиление или значительное их ослабление, применение экстрараздражителей, угасание рефлекса и другие обстоятельства, тормозящие условную связь в данном ее функциональном значении.

В заключение отметим, что высказанная нами ранее идея о преимущественном возникновении и локализации условного торможения в самой условной связи, а не в корковых пунктах условного или безусловного раздражителей, возникла у нас первоначально на основе данных о переключении разнозначных условных рефлексов. На самом деле, из одного и того же коркового пункта берут начало две условные связи, которые имеют противоположные знаки — положительный и отрицательный, одного рода и другого рода, к тому же изменяющиеся в зависимости от условий. А между тем как исходный корковый пункт, так и корковый пункт основного безусловного рефлекса при всем этом заметно не меняют своего положительного знака. Тщательно анализируя затем весь материал павловских лабораторий и обстоятельно обдумывая вопрос, мы пришли к выводу о возможности выдвижения этого положения как общего для всей условнорефлекторной деятельности. О правильности его для обычных условных рефлексов свидетельствует, в частности, факт реагирования на раздражитель и после затормаживания условного рефлекса, а также факт сохранения других условных рефлексов при этом.

Возникая и локализуясь преимущественно в рамках условной связи, торможение, однако, способно распространиться и на названные выше пункты, в особенности, при своем углублении.

О МЕСТЕ ОБРАЗОВАНИЯ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ОСНОВАХ УСЛОВНОЙ СВЯЗИ¹

Процесс выработки условного рефлекса — центрального явления во всей деятельности мозга — может рассматриваться, как образование хронической или устойчивой нервной связи между двумя разными пунктами мозга или двумя разными популяциями его нервных клеток, возбужденными практически одновременно. Соответственно первичный условный рефлекс может рассматриваться как устойчивый продукт высшего нервного синтеза двух

¹ Журн. высш. нервн. деят., 1962, т. 12, вып. 3.

прирожденных рефлексов, обладающий специфическими качественными особенностями, отличающими его от безусловных рефлексов и от таких родственных ему более элементарных, сугубо временных и летучих явлений в деятельности нервной системы, как банунг, суммационный рефлекс, доминанта. «В то время как суммационный рефлекс есть моментальное и скоропреходящее явление,— писал И. П. Павлов,— условный рефлекс есть постепенно укрепляющееся при вышеуказанном условии хроническое явление, представляющее характерный процесс коры» (И. П. Павлов. Полное собрание трудов, т. III, 1949, стр. 462).

К числу наиболее актуальных проблем высшей нервной деятельности, приковавших к себе пристальное внимание исследователей, начиная с самого зарождения учения об условнорефлекторной деятельности и до настоящего времени, принадлежат следующие: а) какой отдел центральной нервной системы является местом образования условных рефлексов и органом условнорефлекторной деятельности; б) какие сдвиги в функциональном состоянии нервных центров лежат в основе образования условного рефлекса и какими функциональными особенностями нервных клеток обусловлены эти сдвиги; в) какие тонкие структурные сдвиги в нервных клетках и их отростках составляют материальную канву условной связи.

Взгляды И. П. Павлова на все эти вопросы известны. По первому вопросу, придерживаясь точки зрения, что органом условнорефлекторной деятельности у высших организмов являются большие полушария головного мозга, он в последние годы своей творческой деятельности выдвинул положение о том, что условная связь замыкается всецело в рамках коры этих полушарий, между кортикальными представительствами врожденных рефлексов. Он не считал доказанной способность подкорковых нервных образований к замыканию истинной условной связи, хотя не отрицал категорически и такую возможность.

Некоторые из современных исследователей высказывают мнение, что способность к выработке условных рефлексов присуща не только высшим и средним отделам центральной нервной системы высокоразвитых организмов, но и будто бы даже низшим ее отделам — спинному мозгу (Шарраджер, Келлер и др.).

Неправильность этого рода представлений в отношении так называемых спинальных условных рефлексов была показана ранее обнародованными экспериментами наших сотрудников Т. Н. Несмеяновой и Н. М. Шамариной. В условиях острого и хронического эксперимента на собаках, у которых был перерезан спинной мозг на уровне средних грудных сегментов, они показали, что в результате многократного сочетанного электрического раздражения хвоста и одной из задних лап спинального животного формируется вовсе не односторонний и однотипный рефлекторный ответ, как это имело место в аналогичных экспериментах Шаррад-

жера, Келлога и др., а целый комплекс разнообразных, разнонаправленных и изменчивых рефлекторных реакций, вызываемых как при отдельном раздражении каждого из этих органов, так и при раздражении других участков тела, иннервируемых каудальной половиной перерезанного спинного мозга.

Ими было установлено также, что точно такой же результат может быть получен при многократном повторном раздражении только одного из этих органов, без сочетания с другими, т. е. при такой манипуляции, при которой образование истинного условного рефлекса совершенно исключено. Эти атипичные рефлекторные реакции отличаются от условного рефлекса также по динамике своего формирования. В полную противоположность динамике формирования и специализации условного рефлекса, эти атипичные реакции в начале своего формирования имеют локальный характер и в дальнейшем по мере увеличения числа раздражений (хвоста и лапы одновременно или только одного из этих органов) становятся все более генерализованными, расширяется зона и ассортимент рефлекторных реакций, вызываемых при применении тестирующих раздражителей. Если ко всему этому добавить, что эти реакции кратковременны, носят летучий характер, то станет очевидной их принадлежность к феномену типа «истероизиса» Н. Е. Введенского, а не к рангу условного рефлекса.

Очевидно, в основе этих атипичных рефлексов лежит развитие повышенной стационарной возбудимости в нервных структурах перерезанного спинного мозга, которая сильно облегчает диффузное распространение возбуждения, возникшего в каком-нибудь его пункте. Об этом свидетельствуют также новые опыты Т. Н. Несмеяновой, в которых она показала, что если немного спустя после перерезки спинного мозга животных поддерживать трофику и рефлекторную активность каудального его отрезка в хорошем состоянии при помощи систематического массажа, пассивной гимнастики и электростимуляции конечностей, то атипичные рефлексы также появляются как естественное следствие и выражение такого состояния.

Несколько иначе обстоит дело с возможностью образования условных рефлексов разными субкортикальными нервными образованиями. Судя по данным лабораторий Ю. П. Фролова, Д. А. Бирюкова, А. И. Карамяна, Л. Г. Воронина, А. Б. Когана, автора и других, у высших рыб, рептилий и птиц, т. е. у животных, практически лишенных коры большого мозга, а также у грызунов, лишенных коры большого мозга путем хирургической операции, удается в условиях лабораторного эксперимента выработать примитивные скелетно-моторные и, в особенности, разного рода вегетативные условные рефлексы. По-прежнему остается открытым вопрос о способности ближайших и отдаленных субкортикальных нервных образований высших позвоночных животных к выработке хотя бы примитивных условных рефлексов.

Относящиеся к этому вопросу новые факты М. А. Панкратова, Н. Ю. Беленкова, М. А. Нуцубидзе и Ц. А. Орджоникидзе, как и прежние данные Г. П. Зеленого и его сотрудников, не могут считаться безоговорочным доказательством существования такой способности либо по причине неполноты хирургического удаления коры большого мозга у их подопытных животных, либо из-за крайней неустойчивости и неспецифичности сформированных у этих животных реакций. Другим же исследователям, в том числе и сотрудникам нашей лаборатории, никогда не удавалось выработать пищевые, кислотные или электрооборонительные условные рефлексы у собак, полностью лишенных коры большого мозга. Сформированные у таких животных реакции весьма кратковременны, сохраняются часами, в лучшем случае днями и характеризуются типичными свойствами феномена банунга, или доминанты.

Так, например, в опытах нашей сотрудницы Т. Н. Рябовой у отдельных бескорковых собак после продолжительных повторных электрических раздражений какой-либо из лап, безразлично в сочетании или без сочетания с разного рода индифферентными раздражителями, удается создать состояние повышенной возбудимости элементов соответствующей рефлекторной дуги, при котором резко учащаются и усиливаются «спонтанные» движения этой лапы, и посторонние раздражители, в особенности тактильные и звуковые, приобретают свойство усиливать или заново вызывать их. Такого рода состояния чаще всего создаются в конце каждого опытного сеанса, с тем чтобы к следующему дню исчезать. В редких случаях такие состояния поддерживаются в течение одного и даже нескольких дней. Однако эти данные не могут служить основанием для категорического отрицания возможности образования хотя бы примитивных условных рефлексов субкортикальными и промежуточными мозговыми образованиями нормальных высших животных, так как в результате хирургической декорткации мозга в этих образованиях происходят значительные дегенеративные изменения.

Что касается недавних высказываний Гасто (Gastaut), Фессара (Fessard) и других о том, что условные рефлексы вырабатываются в ретикулярной формации ствола мозга и потом каким-то таинственным образом проецируются в кору больших полушарий, то несостоятельность их была настолько очевидна, что от них теперь отказались сами авторы. Достоверные новые факты по этому вопросу, полученные при помощи электрофизиологической методики, в полном соответствии с богатейшим прежним материалом лабораторий И. П. Павлова и его учеников, свидетельствуют со всей очевидностью о том, что у высокоразвитых животных кора большого мозга является органом выработки и осуществления наиболее совершенных, сложных и высоких по уровню развития условных рефлексов.

Судя по всему, условная связь между двумя пунктами коры может прокладываться как транскортикально и через субкортикальные длинные нервные проводящие пути, так и через субкортикальные ядра и тела. Об этом свидетельствуют, в частности, следующие ранее полученные нами данные, недавно подтвержденные Н. Н. Дзидзишвили, О. С. Адриановым, Т. А. Меринг и М. М. Хананашвили. При полном хирургическом разобщении затылочной, височной и передней долей коры обоих полушарий большого мозга можно выработать электрооборонительные двигательные условные рефлексы на акустические и зрительные раздражители; эти рефлексы исчезают после последующей экстирпации разобщенной передней части коры.

Кажется вероятным, что установленные рядом исследователей (Гасто, Фессар, Эрнандес-Пеон [Hernandez-Peon], Морелл [Mogell], Л. Г. Трофимов и сотр., В. С. Русинов и сотр., М. Н. Ливанов и сотр., и др.) изменения в картине электрической активности некоторых специфических и неспецифических подкорковых образований при выработке условных рефлексов являются в значительной своей части выражением участия этих образований в процессе замыкания условной связи между двумя пунктами коры в качестве промежуточных звеньев между ними.

По второму из указанных выше вопросов И. П. Павлов придерживался точки зрения, что функциональной основой замыкания условной связи служат, во-первых, общенейрофизиологическое явление суммационного рефлекса, или банунга, во-вторых, присущие клеткам высших отделов центральной нервной системы чрезвычайная реактивность и запечатлеваемость, свойства, благодаря которым кратковременное и летучее явление суммационного рефлекса фиксируется в этих отделах в виде хронического явления — условной связи. Причем первоначально он полагал, что сильно возбужденный центральный нервный очаг безусловного раздражителя как бы притягивает к себе волны возбуждения из умеренно возбужденных очагов «индифферентных» раздражителей и суммирует их с собственным возбуждением, а в последующем он допускал также возможность другой формы взаимодействия между этими двумя очагами в виде встречной иррадиации возникающих в них волн возбуждений.

К точке зрения И. П. Павлова о роли суммационного рефлекса, или банунга, в образовании условного рефлекса в последующем примкнули, по существу, А. А. Ухтомский и В. М. Бехтерев, и в настоящее время она в изначальной или в несколько варьированной форме стала почти общепринятой во всей мировой нейрофизиологии.

За последнее время советскими и некоторыми зарубежными исследователями получены новые факты по этому вопросу, позволяющие точнее охарактеризовать функциональные сдвиги в нервных очагах при замыканиях между ними условной связи.

Прежде всего следует отметить значительное повышение возбудимости нервных элементов «очагов» сочетаемых раздражителей, которое происходит в процессе выработки условных рефлексов и является важнейшей предпосылкой к замыканию условной связи. Хотя в старом экспериментальном материале павловских лабораторий можно найти немало фактов, свидетельствующих о такого рода изменениях в функциональном состоянии центральных нервных структур при выработке условных рефлексов, тем не менее, этот вопрос стал предметом специальных исследований сравнительно недавно, и указанное явление в наиболее четкой форме было выявлено именно в этих исследованиях.

Так, например, советские исследователи А. М. Марусева, Л. А. Чистович, А. А. Гюрджиан, А. Т. Пшоник и Р. А. Фельбербаум, Н. Ю. Алексеенко и С. М. Блинков, Е. Н. Соколов и сотрудники и другие установили на людях, что после того, как индифферентный раздражитель становится условным, порог реакции на этот раздражитель значительно и стойко снижается, т. е. чувствительность к нему значительно повышается. Сходный факт был установлен в экспериментах на животных, отчасти при помощи электрофизиологической методики (Е. М. Крепс, Н. И. Лагутина, Н. И. Николаева, Галамбос, Жуве, Эрнандец-Пеон и др.). Этот точно установленный факт со всей очевидностью свидетельствует о том, что при выработке условных рефлексов происходит стойкое повышение возбудимости нервных структур мозга, соответствующих условному раздражителю.

То же самое явление, в такой же наглядной форме было установлено в отношении нервных структур мозга, соответствующих подкрепляющему, или безусловному, раздражителю. Экспериментами К. С. Абуладзе, Н. И. Николаевой и наших сотрудников Л. И. Чилингарян, Е. А. Романовской и другими было показано, что при выработке как слюноотделительных, так и двигательных электрооборонительных условных рефлексов происходит резкое повышение возбудимости кортикальных структур, соответствующих безусловному раздражителю. Важно отметить, что в опытах последних трех исследователей это изменение было выявлено прямым определением уровня возбудимости надлежащих корковых пунктов путем непосредственного тестирующего их раздражения электрическим током при помощи хронически вживленных электродов.

Примечательно то, что появлению условного рефлекса предшествует развитие стойкой повышенной возбудимости этих структур; рефлекс появляется лишь после того, как возбудимость этих структур достигает определенного, довольно высокого критического уровня. Этот капитального значения факт весьма ярко выступает как в опытах К. А. Абуладзе на слюноотделительных рефлексах, так и в опытах Н. И. Николаевой, Л. И. Чилингарян и Е. А. Романовской на электрооборонительных двигательных

рефлексах. Далее, явление это находит свое выражение не только в снижении порога возбудимости нервных элементов определенной локализации, но и, судя по предварительным данным наших сотрудников, в характере электрической активности этих элементов. Становится очевидным, что значительное стойкое повышение возбудимости кортикальных структур, соответствующее подкрепляющему раздражителю, является необходимой предпосылкой к порождению условной связи.

Следует к этому добавить также, что, судя по данным нашей сотрудницы М. Е. Варга, определявшей уровень возбудимости нервных структур как сигнального, так и подкрепляющего раздражителей в своих опытах по выработке условных рефлексов с двусторонней связью, возбудимость нервных структур второго раздражителя достигает более высокого уровня, чем возбудимость структур первого раздражителя. При смене последовательности применения раздражителя, т. е. при перемене их местами, со временем происходит некоторое снижение уровня возбудимости нервных структур прежнего подкрепляющего раздражителя (который теперь стал сигнальным) и повышение уровня возбудимости нервных структур прежнего сигнального раздражителя (который теперь стал подкрепляющим).

Не представляется возможным обстоятельно разобрать здесь вопрос о вероятных механизмах этих изменений в уровне возбудимости нервных элементов «очагов» условного и безусловного раздражителей. Отметим лишь большую вероятность общности в механизме этого явления и в механизме того же рода явления — повышения возбудимости и усиления деятельности периферического нервно-мышечного аппарата и спинальных нервных структур от продолжительного и методического их активирования, известного со времен Шиффа (Schiff) и Н. Е. Введенского, именованного в последующем «посттетанической потенциацией» и тщательно изученного недавно Экклсом (Eccles), Ллойдом (Lloyd), Костюком, нашей сотрудницей Н. В. Вебер и другими. Очевидно, повышенный уровень возбудимости этих очагов и обуславливает то взаимодействие между ними (в виде односторонней или встречной иррадиации возбуждения или в каком-нибудь ином виде) при их прямом или рефлекторном возбуждении, которое порождает условную связь. Более высокий уровень возбудимости очага подкрепляющего раздражителя по сравнению с уровнем возбудимости сигнального раздражителя обусловлен, по-видимому, тем, что очаг подкрепляющего раздражителя возбуждается как сигнальным раздражителем, так и своим собственным, тогда как очаг сигнального раздражителя — только собственным раздражителем.

Повышение возбудимости центральных нервных структур в результате их активирования, равно как и физиологическое значение этого явления, в весьма яркой форме проявляется также

в возникновении и протекании родственных условному рефлексу явлений банунга, суммационного рефлекса и доминанты. Известно, что эти явления, развиваясь в высшем отделе центральной нервной системы, составляют как бы первую фазу образования условной связи, во всяком случае играют важную роль при этом. Отсюда и понятно значение установленных некоторыми советскими учеными — М. Н. Ливановым, В. С. Русиновым, Н. В. Голиковым, А. Б. Коганом, А. И. Ройтбаком и другими — новых фактов о том, что при выработке условных рефлексов в функциональном состоянии нервных элементов «очагов» сочетаемых раздражителей происходят и некоторые другие изменения, характерные для этих общенейрофизиологических феноменов, в особенности высшей их формы — доминанты, а именно: значительное повышение лабильности нервных элементов, резкое повышение их способности к усвоению заданного ритма, к синхронизации активности нервных элементов внутри данного «очага», а также к синхронизации деятельности разных «очагов», значительная инерция в сохранении происходящих изменений.

Нельзя не согласиться с мнением названных исследователей, что эти функциональные сдвиги играют, по-видимому, весьма важную роль в замыкании условной связи. Такое предположение тем более правомерно, что, судя по всему, эти функциональные сдвиги в нервных элементах высших отделов центральной нервной системы проявляются в более яркой форме, чем в нервных элементах нижележащих отделов системы.

Что касается третьего вопроса, относительно тонких структурных и физико-химических сдвигов в нервной ткани, составляющих материальную основу условной связи, то И. П. Павлов за неимением прямых фактов ограничился гипотетическим предположением о том, что сдвиги в тончайших разветвлениях отростков нервных клеток или в разделительных мембранах между ними (т. е. в образованиях, известных в современной науке под названием синапсов) могли рассматриваться в качестве такой основы условной связи. Он писал: «Замыкание, образование новых связей мы относим на счет разделительной мембраны, если она существует, или просто утончающихся разветвлений между нейронами, между отдельными нервными клетками» (там же, стр. 356).

Идейтичной или близкой точки зрения по этому вопросу придерживается ряд современных нейрофизиологов — Конорский, Экклс, И. С. Бериташвили и другие. При этом предполагается, что замыкание условной связи обуславливается либо образованием новых синапсов, либо активированием существовавших потенциальных синапсов, либо увеличением поверхности синапсов в результате методического их активирования.

Весьма заманчивым является гипотеза Экклса о том, что посттетаническая потенция обусловлена пластическими изме-

нениями в синаптическом аппарате, а именно набуханием синаптической пуговки, протоплазматическими сдвигами в ней, увеличением ее объема и, в результате этого, сужением синаптической щели. Может быть «чрезвычайная реактивность и запечатлеваемость» нервных клеток высших отделов нервной системы сводится как раз к выраженной их способности к такого рода пластическим изменениям.

Подытоживая сказанное о структурных и функциональных основах замыкания условной связи, следует отметить, что исходные теоретические положения И. П. Павлова о том, что условные рефлексы вырабатываются высшими отделами центральной нервной системы, о важной роли повышенной возбудимости и возбуждения активированных нервных очагов в замыкании условной связи получили полное подтверждение и дальнейшее развитие в новейших электрофизиологических исследованиях. Его же положения о том, что само замыкание условной связи осуществляется клетками высших отделов центральной нервной системы в участках разделительной мембраны, т. е. синаптического контакта между этими клетками и благодаря присущим им свойствам чрезвычайной реактивности и запечатлеваемости, несмотря на их выражено гипотетический характер, все еще остаются наиболее вероятными, убедительными и, в принципе, даже единственными в этом вопросе.

УСЛОВНЫЙ РЕФЛЕКС И СОВРЕМЕННАЯ НЕЙРОФИЗИОЛОГИЯ¹

Учение об условных рефлексах возникло на почве нашей отечественной науки и по праву считается одним из величайших достижений естествознания XX в.

В течение долгого времени зарубежные ученые практически не занимались исследованием условных рефлексов, не проявляли интереса к новому, прогрессивному, строго материалистическому научному направлению в изучении функций мозга. Реакция же отдельных видных представителей зарубежной науки, таких, например, как Шеррингтон, Тренделленбург, Винтерштейн и других, на развитие учения Павлова в нашей стране характеризовалась негативизмом, скрытой и явной враждебностью.

Но жизнеспособность прогрессивного неодолима. Ходом исторического развития учение И. П. Павлова вышло из берегов отечественной науки и распространилось по всему цивилизованному миру. Заинтересованные зарубежные научные круги — психиатры, невропатологи, психологи и, наконец, нейрофизиологи — вы-

¹ Доклад на пленарном заседании X съезда Всесоюзного общества физиологов им. И. П. Павлова, 22.X 1964 г., Ереван.— Журн. высш. нервн. деят., 1965, т. 15, вып. 2.

нуждены были в конце концов обратиться к условным рефлексам; без этого дальнейший реальный прогресс в соответствующих отраслях знания оказался невозможным.

Идеей об условном рефлексе пронизана вся современная нейрофизиология. Интерес к условным рефлексам быстро растет и у некоторой категории математиков, кибернетиков, биохимиков и гистологов.

Крутой поворот прогрессивных ученых многих стран мира, в которых нейрофизиологические исследования проводятся на высоком научном и методическом уровне, а также значительные успехи в техническом перевооружении нашей отечественной физиологии в весьма сильной степени стимулировали процесс дальнейшего сближения учения об условнорефлекторной деятельности с общей нейрофизиологией как в общетеоретическом, так и в методико-экспериментальном планах. Известную положительную роль в этом сближении играют также новейшие ультрамикроскопические и цитохимические исследования.

Это и составляет одну из наиболее характерных особенностей современного этапа развития учения об условных рефлексах и выражается не только в многочисленных экспериментальных исследованиях и обширных публикациях, но и в частых созывах специальных научных конференций и симпозиумов, а также в появлении за последние годы довольно обстоятельных итоговых обзоров, как, например, недавние обзоры Морелла, Чоу, Джона, Галамбоса, несколько более ранние обзоры В. С. Русинова и Г. Д. Смирнова, В. С. Русинова и М. Я. Рабиновича и других.

Мы далеки от мысли рассматривать настоящее наше сообщение как такого рода обзор. Мы поставили перед собой более скромную задачу: попытаться в обобщенном изложении и с позиции специалиста в области физиологии высшей нервной деятельности представить наиболее существенное из того нового об условном рефлексе — центральном явлении в деятельности мозга, что было достигнуто за последнее время современными нейрофизиологическими, в первую очередь электрофизиологическими исследованиями. Из-за ограниченности регламента все это может быть сделано лишь в весьма сжатой форме и с охватом сравнительно небольшой части имеющегося богатого и разнообразного материала.

Как известно, физиологи многого ждут от широкого использования современных макро- и микроэлектрофизиологических методик в изучении недостаточно ясных сторон образования, функционирования, координации и торможения условных рефлексов. Ожидания эти обусловлены особенностями этих методик, выгодно отличающими их в некоторых отношениях от других физиологических методик, в первую очередь возможностью: а) исследовать субстрат непосредственно; б) охватить исследованием широкий диапазон поверхностно расположенных или глубинных центра-

ных нервных образований, начиная от отдельных их нейронов и нейронных популяций и до очагов, областей и органов в целом, к тому же как в острых, так и в хронических экспериментах; в) исследовать функцию центральных нервных структур по такому универсальному показателю их состояния и активности, который хотя и многообразен в формах проявления, но является как бы единым для всей системы «языком», поддается объективному наблюдению, точной регистрации, тщательному анализу, измерениям и сопоставлениям в разных аспектах.

Учитывая эти и некоторые другие особенности электрофизиологических методик, следовало ожидать, что удастся при их помощи внести большую ясность в такие вопросы, как вопрос об уточнении круга центральных органов, способных к выработке условных рефлексов или участвующих в этом процессе; вопрос о характере изменения функционального состояния и активности макро- и микроструктур этих органов при выработке, специализации, функционировании и торможении условных рефлексов; вопрос о топической локализации торможения в элементах этой дуги, вопрос о специализации и локализации функций в коре большого мозга и т. п.

Каковы же реальные результаты проделанной в этом направлении работы? В какой степени оправдались эти ожидания?

Со времени знаменитых опытов Фессара и Дюрупа многочисленные исследователи во всем мире проводили и проводят изучение условного рефлекса при помощи электрофизиологических методик, используя в качестве индикатора функционального состояния и активности центральных структур сигнального или подкрепляющего раздражителей разные феномены электрической активности мозга: десинхронизацию или реакцию активации, навязанный ритм, вызванные потенциалы, эпилептиформные разряды, изменение уровня постоянного потенциала, изменения реакции вовлечения, разряды отдельных нейронов, световую модуляцию электрической активности и др.

Не представляется возможным перечислить здесь всех исследователей, равно как и отдельно и обстоятельно изложить полученные ими фактические данные. Мы ограничимся лишь указанием на то, что наиболее значительные результаты в этой исследовательской работе связаны с именами Фессара, Джаспера, Морелла, Мегуна, Бреже, Гасто, Джона, Эрнандес-Пеона, Лишака, Граштяна, Буреша, Сегундо, Галамбоса, Юса, М. Н. Ливанова, В. С. Русинова, С. А. Саркисова, П. К. Анюхина, Л. Г. Воронина, А. Б. Когана, А. И. Ройтбака, Н. П. Бехтеревой, Л. Г. Трофимова с коллективами их сотрудников, а также М. Я. Рабиновича, Ю. Г. Кратина, Р. С. Мнухиной, В. Е. Майорчик, Т. С. Наумовой и других. По тем же причинам мы вынуждены ограничиться обобщенным изложением основной сущности наиболее достоверных из полученных ими фактов, имеющих от-

ношение лишь к трем вопросам — о процессе образования условного рефлекса, о характере функциональных изменений в кортикальных очагах в процессе образования условной связи и о макро- и микроструктурных основах условного рефлекса.

Прежде всего, о фактах, относящихся к первому вопросу.

Какой бы из названных выше феноменов ни был использован в качестве индикатора, при помощи каких бы манипуляций он ни вызывался, на каких бы объектах ни проводились эксперименты и наблюдения — все равно удается, как правило, добиться того, чтобы применение одного раздражителя воспроизводило искомый феномен электрической активности в мозговых структурах, соответствующих партнерному раздражителю, что свидетельствует об установлении нового типа функциональной связи между соответствующими этим раздражителям церебральными структурами.

По своему электрофизиологическому выражению процесс формирования этого нового явления состоит из нескольких фаз.

а. Судя по данным некоторых исследователей, существует кратковременная начальная фаза локального проявления реакции в строго определенных центральных нервных структурах коры большого мозга.

б. По данным почти всех исследователей вопроса, процесс формирования нового явления проходит через фазу генерализации, когда не только сигнальный раздражитель, но и другие близкие, а зачастую и отдаленные раздражители вызывают соответствующий феномен почти по всей поверхности коры большого мозга, нередко и в субкортикальных структурах.

в. Вслед за этим наступает фаза обратной эволюции, т. е. фаза постепенной специализации и локализации проявления соответствующего феномена вначале в нервных структурах преимущественно сигнального раздражителя, а в последующем — подкрепляющего раздражителя. Это фаза вторичной локализации и специализации. Обычно в этой фазе сигнальный раздражитель выявляет также периферический эффект подкрепляющего раздражителя в виде приобретенной реакции.

г. Финальная фаза в отношении большинства названных выше электрических феноменов характеризуется тем, что, вопреки продолжающемуся упрочению и усовершенствованию условного рефлекса по его эффекторному проявлению, сигнальный раздражитель перестает вызывать надлежащий феномен электрической активности мозга как в соответствующих ему центральных нервных структурах, так и в структурах, соответствующих подкрепляющему раздражителю.

Что нового в этих фактах и в чем их научная ценность?

Имеется достаточное основание считать, что научное значение этих фактов состоит в основном в том, что они позволяют более точно и детально охарактеризовать начальную стадию про-

цесса образования условного рефлекса. Дело при этом не ограничивается тем, что они прямым и более точным физиологическим «языком» полностью подтверждают правильность давно известных в отношении этой стадии данных, полученных при помощи классической павловской методики в ее многочисленных модификациях. Они дают также нечто принципиально новое по данному вопросу. Это относится, например, к электрофизиологическим фактам, свидетельствующим о существовании первичной фазы специализации и локализации новорожденного условного рефлекса, наступающей непосредственно перед фазой генерализации. Об этой фазе ничего достоверного не было известно до сих пор, и поэтому новые данные о ее существовании представляют исключительный интерес.

В нашей и зарубежной научной литературе с некоторых пор проводится правомерное сопоставление процесса рефлексогенеза по ходу эмбрионального развития и процесса образования условного рефлекса, при этом справедливо отмечается значительное сходство обоих процессов, сходство, полное глубокого смысла. Установление фазы первичной специализации и локализации в процессе образования условного рефлекса еще больше подчеркивает это сходство, ибо, как известно, некоторыми исследователями (Уиндлем и сотрудниками, Куо, Свенсоном, Волоховым и другими) давно было установлено наличие такой фазы в эмбриогенезе рефлексов.

Но из этих фактов явствует также, что отмеченные изменения в феноменах десинхронизации, вызванных реакций, навязанного ритма и т. д. характеризуют в основном начальную стадию развития нового рефлекса, когда он похож больше на явления, известные в нейрофизиологии под названием доминанты, суммационного рефлекса, банунга и т. д., чем на настоящий условный рефлекс с комплексом его специфических атрибутов. Как только вновь образованный рефлекс на известном этапе своего развития становится подлинным рефлексом, отшлифованной формой и совершенным средством высшей кортикальной интеграции функций организма и приспособительной регуляции его взаимоотношений с окружающей средой, изменения в этих электрических феноменах неминуемо исчезают не только из кортикальных структур, но и из тех глубинных специфических и неспецифических центральных нервных образований, в которых они также возникают в процессе зарождения условного рефлекса. Иначе говоря, эти изменения покидают новорожденный условный рефлекс, как только тот получает «паспорт зрелости».

По существу, с этими феноменами происходит хорошо знакомый нейрофизиологический процесс *habituation* («привыкания») со всеми характерными чертами его динамики, но в несколько более сложной форме. Изменения, которые претерпевают эти феномены при систематическом сочетанном применении вызываю-

щих их раздражителей, по своему характеру и динамике мало чем отличаются от характера и динамики их же изменений при систематическом сепаратном применении каждого из раздражителей. И там и тут те же фазы генерализации, локализации и исчезновения, протекающие в случае сочетанного применения раздражителей несколько своеобразно и растянуто во времени в силу возникновения при этом доминантного или иного типа взаимодействий между активированными центральными нервными структурами. В случае сочетанного применения раздражителей нельзя обнаружить чего-либо принципиально нового, отражающего специфику развивающегося при этом основного процесса — образования и формирования условной связи. Этому утверждению не противоречит наличие определенной корреляции между динамикой названных феноменов и внешнего проявления незрелого условного рефлекса, тем более что довольно часто встречаются и случаи отсутствия такой корреляции.

В таком случае возникает вопрос: электрическим выражением каких процессов являются изменения в названных феноменах, возникающие при выработке условного рефлекса?

Все сказанное выше приводит нас к заключению, что эти изменения не могут считаться электрофизиологическим выражением процесса специализации и локализации условной связи или же активности, функционирования сформированной и упроченной условной связи, как считают многие физиологи. Они, эти изменения, характеризуют функциональное состояние заинтересованных в образовании условного рефлекса центральных нервных структур в период зарождения рефлекса, в период, когда в комплексах или популяциях нейронов высших отделов центральной нервной системы происходят еще неизведанной природы ультраструктурные, цитохимические и микрофункциональные сдвиги, составляющие материальную основу образования условной связи.

Но эти изменения почти ничего не говорят о самом замыкательном процессе как таковом. И в этом нет ничего удивительного. Современные электрофизиологические методики как средства преимущественно аналитического исследования оказались весьма результативными в деле изучения феноменов десинхронизации, вызванных потенциалов, навязанного ритма и близких им феноменов как электрического выражения состояния и активности поверхностных нервных элементов, в первую очередь дендритического аппарата отдельных нейронных комплексов коры, работающих совместно или созвучно, синхронно или асинхронно в зависимости от разных обстоятельств. Образование же условной связи есть в основном синтетический процесс, который может охватить обширный круг таких локальных комплексов в единую, целостную, определенным образом организованную систему. В силу этого названные феномены не могут сколь-нибудь полно и адекватно отражать как основную суть этого нового и сложного

творческого акта, так и состояние и деятельность вновь созданной системы в целом. Вот почему правы те исследователи, которые считают, что не следовало многого ожидать от использования этих феноменов в деле электрофизиологического изучения процесса образования, формирования, функционирования и торможения условных рефлексов, тогда не было бы наблюдаемого в настоящее время известного разочарования у многих ученых.

Но в нейрофизиологической литературе высказано несколько положений, которые могут быть рассмотрены как возражение против защищаемой здесь точки зрения на обсуждаемый вопрос. Так, некоторыми нашими нейрофизиологами (М. Н. Ливанов, М. Я. Рабинович и др.) высказано предположение о том, что в финальной фазе формирования условного рефлекса названные электрофизиологические феномены исчезают по той причине, что при этом происходит укорочение дуги рефлекса, что порожденное сигнальным раздражителем возбуждение не доходит в этой фазе до соответствующего кортикального очага, а от субкортикального звена прямо направляется к кортикальному очагу подкрепляющего раздражителя.

В этом предположении имеется непреодолимое внутреннее противоречие. Оно имело бы основание при допущении, что образование условного рефлекса находится в фазе, близкой к доминанте, когда наличие специализированных прочных связей не играет сколько-нибудь существенной роли во взаимодействии между разными нервными очагами, а роль решающего фактора при этом играют силовые соотношения. Внутреннее противоречие этого предположения в том и заключается, что оно сделано в отношении финальной фазы формирования условного рефлекса, когда условная связь представляет собой специализированный, локализованный, фиксированный нервный путь, возникающий в результате каких-то еще неизвестных, но стойких материальных сдвигов в системе определенных нервных структур. Если допустить, что как бы ни проходила эта трасса (по массе коры, через подкорковые проводящие пути, через подкорковые нервные узлы или по всем этим путям), по меньшей мере начальный и завершающий ее отрезки находятся в пределах коры. И если эти структуры остаются на своих местах, то в рамках современных нейрофизиологических фактов и теории невозможно представить себе, каким образом приобретенные этими структурами функциональные изменения переключиваются в подкорковые образования. Если уж стать на точку зрения, что динамика этих электрофизиологических феноменов является более или менее достоверным показателем динамики образования и формирования условного рефлекса, то более правдоподобным покажется другое предположение, а именно допущение, что в финальной фазе формирования условного рефлекса названные феномены не исчезают в буквальном смысле, а ускользают из поля зрения исследова-

теля из-за ультралокализации в микроструктурах нервной системы. Но пока и эта точка зрения нуждается в убедительных фактических доказательствах.

Иначе обстоит дело с некоторыми сравнительно свежими фактами, свидетельствующими об устойчивом характере изменений в уровне постоянного потенциала, в узоре реакции вовлечения и в узоре рефлекторно вызванных реакций, возникающих в процессе образования условного рефлекса. Эти изменения не только стабильны, сохраняются месяцами и, как правило, точно коррелируют с внешним проявлением рефлекса, но и, судя по всему, в конечной стадии его формирования характеризуются такой же специализированностью и локализованностью, как и рефлекс в своем естественном эффекторном выражении.

Хотя современная нейрофизиология еще не богата фактами такого рода и необходимо избегать неуместной категоричности при их трактовке и оценке, тем не менее мы считаем возможным несколько остановиться на них.

Факт изменения уровня постоянного потенциала в коре большого мозга при выработке и осуществлении условных рефлексов был установлен сравнительно недавно и почти одновременно Т. Б. Швец (согрудница лаборатории В. С. Русинова) и Ф. Мореллом.

Уместно в этой связи напомнить о правдоподобном предположении ряда видных представителей современной нейрофизиологии о том, что наиболее сложная и совершенная интегративная деятельность нервной системы обусловлена активностью нервных структур, выражающейся в градуальном ответе, характеризующемся выраженной способностью к суммированию, медленным течением и продолжительностью сохранения.

Во всяком случае, имеется достаточное основание считать, что в феномене изменения постоянного потенциала находит свое выражение не только и не столько аналитическая сторона деятельности высших центральных нервных образований, сколько синтетическая сторона их деятельности, чем и обеспечивается упомянутая выше положительная корреляция между этим феноменом и процессом образования и формирования условного рефлекса.

С этой точки зрения заслуживают внимания также результаты использования феномена потенциалов вовлечения в целях изучения процесса образования и формирования условного рефлекса. В сравнительно недавно проведенных исследованиях Е. Граштына, Л. Ангьяна и Г. Т. Сахиулиной на кошках, а также Г. Т. Сахиулиной и Г. Х. Мержановой на собаках было установлено, что повторное сочетание низкочастотного раздражения ядер средней линии таламуса (вызывающего феномен вовлечения потенциалов в коре большого мозга) и электрокожного раздражения лап (вызывающего защитное движение) приводит не только к образованию соответствующего защитного условного рефлекса,

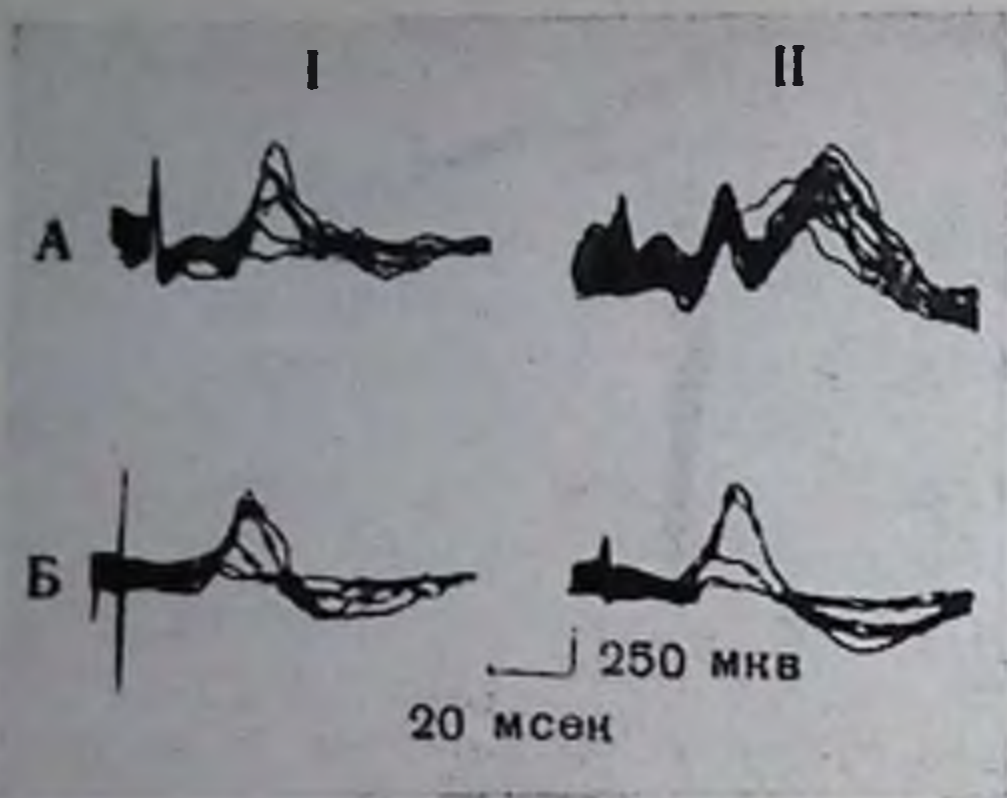


Рис. 1. Потенциалы вовлечения в области коркового представления правой передней конечности (*g. sigmoideus posterior*) (А) и в *g. sigmoideus anterior* (Б) до образования (I) и после образования прочного условного рефлекса (II) (по данным Г. Т. Сахиулиной и Г. Х. Мержановой)

но и к параллельным изменениям в узоре потенциалов вовлечения. Изменения эти не отличались особой выразительностью, регулярностью, постоянством и локализованностью, и трудно было понять их истинный смысл. В этих экспериментах регистрировались потенциалы вовлечения в премоторной зоне вообще, без учета пунктов кортикальной проекции раздражаемых лап. Представлялось более целесообразным проследить этот процесс по ходу выработки условного рефлекса не вообще в прецентральной извилине, а специально в пункте моторной коры, соответствующем «работающей» конечности животного.

И такие опыты по нашему совету были осуществлены Г. Т. Сахиулиной и Г. Х. Мержановой. В их опытах, поставленных на кошках, низкочастотное электрическое раздражение ядер средней линии таламуса сочеталось с пищедобывательным движением одной из передних лап. Было установлено, что в процессе образования условного рефлекса узор потенциалов вовлечения в кортикальном пункте «работающей» лапы претерпевает сложные изменения, приводящие к тому, что в стадии специализации и упрочения условного рефлекса узор приобретает совершенно определенные и стабильные очертания, отличающие его в весьма сильной степени от исходного узора: заметно возрастает предварительное поверхностно-огрицательное колебание, несколько уменьшается основное колебание и, что особенно характерно, добавляется к нему сзади совершенно новое, также поверхностно-негативное колебание, которое достигает большой выразительности и превосходит основное колебание как по амплитуде, так и по продолжительности. В результате всего этого феномен в целом приобретает комплексный характер и становится почти в два раза продолжительнее. В таком виде он стабилизуется и становится таким же хроническим явлением, как и условный рефлекс в своем натуральном выражении. Эти изменения специфичны лишь для кортикального пункта «работающей» лапы и локализованы только в его структурах (рис. 1).

Хотя происхождение феномена потенциалов вовлечения, открытого более двадцати лет назад Демпси и Моррисоном, остается во многих отношениях далеко не ясным, тем не менее правомерно рассматривать значительное усложнение узора феномена — особенно появление в нем совершенно нового стабильного компонента в виде дополнительного потенциала — как электрическое выражение расширения и усложнения генерирующей его структурной основы путем вовлечения новых нервных элементов, установления новых форм контактов. Иными словами, правомерно рассматривать феномен в видоизмененной его форме как прямое электрическое выражение активности нервных элементов вновь созданной условной связи, своей эволюцией адекватно отражающей динамику образования, формирования и упрочения этой связи как специализированного, локализованного и хронического события.

Не вдаваясь в детали, отметим наличие известного сходства между описанными выше изменениями в узоре потенциалов вовлечения и изменениями в узоре вызванных потенциалов, возникающими в процессе образования условного рефлекса. А. И. Ройтбак наблюдал, что при выработке у кошек пищевых условных рефлексов на электрокожное раздражение на фоне регулярно вызываемого условным раздражителем усиленного бета-ритма нередко выступают первичные ответы в редуцированном виде, но зато с добавочными положительно-отрицательными колебаниями значительной амплитуды. Еще более ярки и показательны в этом отношении недавно полученные данные сотрудника нашей лаборатории У. Г. Гасанова о том, что при выработке мигательного условного рефлекса на звуковые щелчки узор вызванных ими потенциалов в слуховой коре претерпевает значительные и стабильные изменения: к первичному ответу прибавляется поздняя негативная волна значительной амплитуды и продолжительности (рис. 2). Имеется основание полагать, что сходство это не только феноменологическое, но в какой-то мере распространяется и на внутренние механизмы. Примечательны в этом отношении также данные Р. А. Павлыгиной, полученные в лаборатории В. С. Русинова. В условиях хронического опыта на кошках она сочетала действие мелькающего света с изоритмичным электрическим раздражением медиальных ядер таламуса. Многократное сочетанное действие этих раздражителей в опытном сеансе приводило к изменению узоров как ответа на свет, так и потенциалов вовлечения: и в том, и в другом случае к основным потенциалам в течение короткого времени прибавляются дополнительные негативные волны значительной амплитуды и длительности.

Что нового дали электрофизиологические исследования по второму из поставленных нами вопросов, т. е. относительно изменения функционального состояния заинтересованных мозговых структур при образовании условного рефлекса?

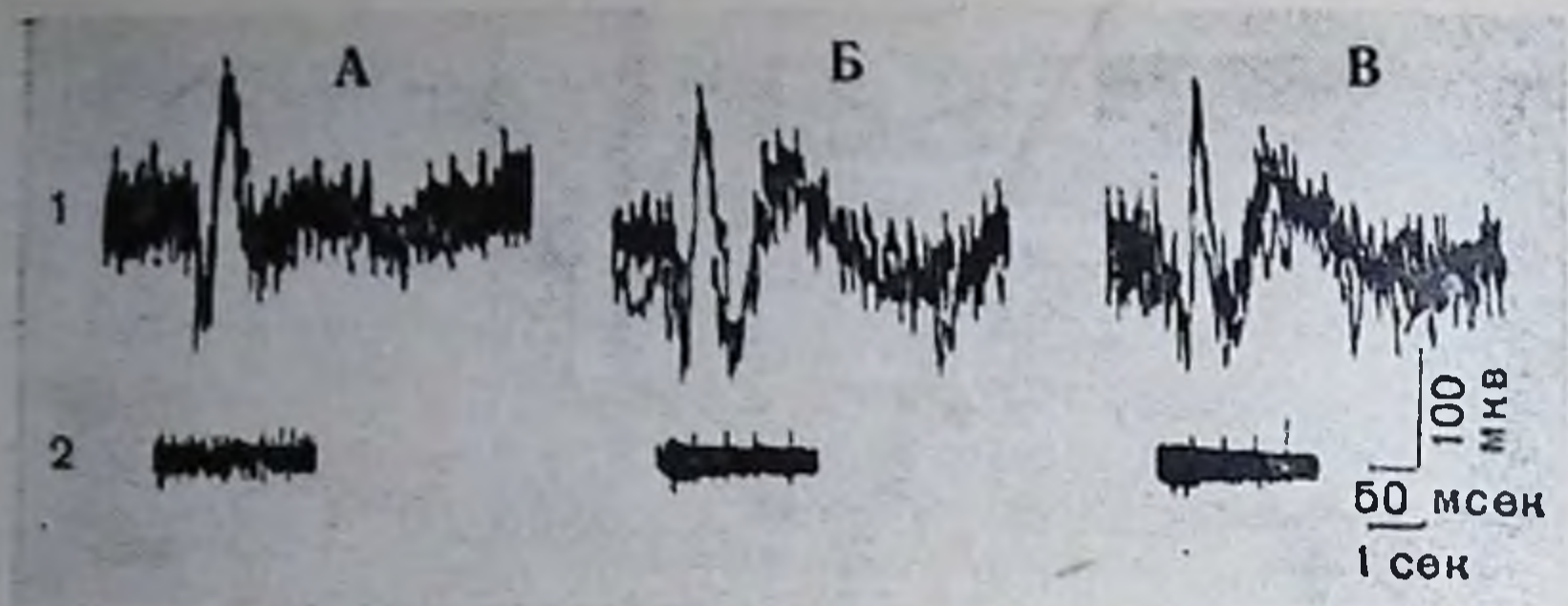


Рис. 2. Изменения формы вызванных потенциалов в коре больших полушарий кошки после выработки мигательного условного рефлекса.

А — до выработки; Б, В — после выработки (129-е и 130-е сочетания); 1 — пять наложений вызванных потенциалов в слуховой коре; 2 — миограмма мышц глаза, раздражаемого струей воздуха (по данным У. Г. Гасанова)

Современные нейрофизиологические исследования представили немало прямых и весьма точных фактов, подтверждающих и развивающих исходные данные лаборатории И. П. Павлова о значительном повышении возбудимости мозговых структур подкрепляющего рефлекса при выработке условного рефлекса как необходимой предпосылке к его образованию. Но современные электрофизиологические исследования лабораторий М. Н. Ливанова, В. С. Русинова, А. Б. Когана, А. И. Ройтбака, Н. В. Голикова, Морелла, Джаспера и других внесли также много совершенно нового в разработку этого важного вопроса, позволили охарактеризовать изменение функционального состояния этих структур при выработке условного рефлекса полнее. Они единодушно установили, что при этом происходит также значительное повышение лабильности, реактивности и синхронности этих мозговых структур, развитие способности к воспроизведению заданного ритма и к более длительному сохранению по инерции возникших изменений в их функциональном состоянии и деятельности.

Изменения, возникающие в процессе выработки условного рефлекса в функциональном состоянии и активности мозговых структур, соответствующих так называемому индифферентному раздражителю, т. е. возникающие в процессе приобретения последним черт сигнального раздражителя, были изучены при помощи классической методики сравнительно слабо, поэтому сведения наши об этих изменениях до недавнего времени были весьма скудными.

В свое время И. П. Павлов на основе косвенных фактов выдвинул положение о том, что присоединение безусловного раздражителя к индифферентному или условному раздражителю оказывает по принципу индукции тормозящее влияние на аде-

кватные им мозговые структуры и этим путем способствует восстановлению исходной их дееспособности.

Данные, полученные при дальнейшей разработке этого вопроса как при помощи разных модификаций классической методики условных рефлексов, так и при помощи новейших нейрофизиологических методик, довольно разноречивы. Коснемся лишь некоторых из них.

Широко практикуя в нашей лаборатории сочетание безусловного рефлекса не с типичным индифферентным раздражителем, а с такими раздражителями, собственный эффект которых поддается точному количественному учету и графической регистрации, наши сотрудники М. Е. Варга, Я. М. Прессман, М. А. Стручков и М. Хачатурян установили, что собственные рефлексы этих раздражителей ослабляются по мере того, как они становятся условными, и в течение некоторого времени применяются как таковые. Далее, чехословацкий исследователь Хохолова показала, что звук определенной интенсивности, способный вызвать эпилептические припадки у крыс, теряет эту способность, как только его превращают в условный пищевой раздражитель.

В экспериментах сотрудников нашего института Р. Л. Винник, И. Б. Козловской, Н. Г. Ивановой, И. Ф. Аслановой, М. Е. Иоффе и М. И. Самойлова было установлено, что электрокожное раздражение одной лапы постепенно перестает вызывать собственный безусловный рефлекс этой лапы, как только это раздражение становится условным сигналом для отключающего ток движения другой лапы.

Сходный факт получен Н. И. Николаевой в лаборатории А. Б. Когана и нашим аспирантом Е. Давыдовой в экспериментах, в которых раздражение определенного пункта двигательной коры, вызывающее движение одной из лап, превратилось в пищевой условный сигнал. Со временем это привело к стойкому снижению порога раздражения этого пункта для пищевого условного рефлекса и к повышению порога для собственной двигательной реакции.

Как бы в полную противоположность всему этому, многими советскими исследователями: Г. В. Гершуни, А. М. Марусевой, Л. А. Чистович, Г. Г. Гюрджианом, Н. Ю. Алексеенко и С. М. Блинковым, Е. Н. Соколовым и другими показано на людях, что по мере того, как индифферентный раздражитель становится условным, чувствительность к нему значительно и стойко повышается.

Такие же противоречивые результаты были получены при исследовании этого вопроса посредством современных электрофизиологических методик. Например, если по данным В. В. Артемьева, А. И. Ройтбака, А. Б. Когана, Г. Джаспера, наших сотрудников М. Е. Варги, У. Г. Гасанова и других, вызванные индифферентными раздражителями в адекватных им кортикальных

пунктах первичные ответы ослабляются после превращения этих раздражителей в условные, то, по данным Галамбоса, Жуве, Эрнандес-Пеона и других, первичные ответы при этом не ослабляются, а, наоборот, усиливаются. Имеются также данные (Н. И. Незлина и Чанг), свидетельствующие об изменении амплитуды вызванных потенциалов при этом как в одном, так и в другом направлениях в зависимости от стадии образования условного рефлекса. Нам представляется, что существующее противоречие может быть в значительной своей части устранено при допущении, что в перечисленных случаях, как и при доминанте, «очаг большого возбуждения» подкрепляющего рефлекса оказывает сопряженное или индукционное тормозящее влияние не на все элементы дуги собственного рефлекса условного раздражителя, а преимущественно или исключительно на вставочное звено этой дуги, чем и затрудняется, ослабляется или задерживается сам этот рефлекс. Афферентное же звено дуги этого рефлекса при этом не только остается вне такого тормозного влияния, но может даже повысить свою возбудимость.

В свете этого представления можно отмеченное выше противоречие понять как результат того, что в одних случаях исследователи имели дело с изменением возбудимости афферентного звена дуги безусловного рефлекса, вызываемого сигнальным раздражителем, а в других случаях — с изменением возбудимости вставочного звена той же дуги. В отношении фактов, полученных при помощи электрофизиологических методик, в частности, при использовании феномена вызванных потенциалов, правдоподобность такого объяснения проблематична, так как еще достоверно не известно отношение отдельных их компонентов к отдельным кортикальным структурам.

К вопросу об изменении функционального состояния заинтересованных нервных очагов при выработке условного рефлекса имеет отношение также и другое высказывание И. П. Павлова, которое, к сожалению, предано почти полному забвению, но которое в свете некоторых новых фактов приобретает совершенно исключительное значение. Мы имеем в виду давние высказывания великого мыслителя о том, что при возбуждении определенного кортикального очага адекватным ему раздражителем устанавливается связь не только между этим очагом и между другими возбужденными кортикальными очагами для образования условного рефлекса, но и между разными элементами данного очага, т. е. внутриочаговые связи для образования «сложных раздражений».

В знаменитом произведении «Ответ физиолога психологам» применительно к зрительным раздражителям И. П. Павлов писал: «В затылочной доле, как известно, находится специальный зрительный отдел, в который прежде всего и приходят раздражения из глаза и где они вступают в функциональные связи как

между собой для образования сложных зрительных раздражений, так и непосредственно в условные связи с различными деятельностями организма» (И. П. Павлов. Полн. собр. трудов, т. 3, стр. 447, М.—Л., Изд-во АН СССР, 1949).

Имеются все основания считать, что возникшие за последнее время в нейрофизиологии и психологии представления о «клеточных ансамблях» (Хебб), об «образе внешнего мира» (Бериташвили), о «нервной модели» (Соколов), о «местном условном рефлексе» или о «местном условном состоянии» (Асратян), по существу говоря, представляют собой повторение, в лучшем случае — дальнейшее развитие этой оригинальной и глубокой идеи И. П. Павлова. Отсюда следует, что лежащие в основе этих идентичных или близких представлений достоверные данные могут по праву рассматриваться как новое фактическое подтверждение начальной идеи И. П. Павлова. Называя это явление «местным условным состоянием» и рассматривая его как дальнейшее развитие идеи учителя, мы склонны считать, что оно возникает не только в связи с применением так называемых индифферентных раздражителей в адекватных им кортикальных очагах, но и при применении безусловных раздражителей в соответствующих им кортикальных очагах. Иначе говоря, это явление универсальное для всех проекционных зон коры и возникает в каждой из них при действии адекватных раздражителей.

Развитие идеи И. П. Павлова в таком плане позволяет охватить ею также круг таких старых и новых нейрофизиологических фактов, которые обычно не учитываются адептами названных выше представлений, во всяком случае, не привлекаются для их обоснования. К таким фактам мы склонны относить давние факты Г. Н. Болдырева, И. М. Хазена, Г. В. Фольборта и других сотрудников лаборатории И. П. Павлова об усилении безусловного рефлекса в процессе систематического применения вызывающего его раздражителя. В последующем применительно ко многим безусловным рефлексам и при различных постановках экспериментов этот факт был подтвержден также другими исследователями, в том числе К. С. Абуладзе, сотрудниками П. С. Купалова, А. О. Долина, нашей лаборатории.

Но наиболее ярким фактом такого рода в современной нейрофизиологии является, пожалуй, установленный Мореллом ЭЭГ-феномен, получивший название «зеркального очага» — «*mirror focus*». Сводится он к следующему. Когда местной аппликацией хлорэтила на ограниченном участке коры одного из полушарий большого мозга создается локальный эпилептический очаг, то некоторое время спустя (от нескольких дней до трех недель) в гомотопическом участке коры противоположного полушария возникает такой же очаг с весьма интересной историей и характеристикой. В начальном периоде своего развития зеркальный очаг находится в сильной зависимости от первичного очага.

генерирует эпилептиформные разряды только вслед за возникновением таких разрядов в нем, как бы в порядке резонанса, но теряет эту способность при перерезке мозолистого тела или подрезке, изолирующей его от первичного очага. Некоторое время спустя зеркальный очаг становится самостоятельным, порождает разряды независимо от первичного очага и не теряет эту способность после нарушения анатомического контакта с ним; ко всему этому возбудимость его структур повышается.

Сам Морелл рассматривает этот очаг как модель клеточного «обучения», считает феномен аналогичным посттетанической потенциации и полагает, что в основе его формирования лежат длительные изменения в синаптической функции структур зеркального очага под влиянием продолжительного притока усиленных импульсов из первичного очага.

Таким образом, существует много старых и новых фактов, свидетельствующих о том, что систематическое действие определенного раздражителя может привести к установлению новых контактов (или к оживлению латентных контактов) между нейронами адекватных им кортикальных популяций, обеспечивающих более тесное взаимодействие между этими нейронами, обуславливающих их высокосолидарную совместную работу и тем подготавливающих данную популяцию как активную, специальную и цельную функциональную единицу к вступлению в контакты с другими подобным же образом подготовленными популяциями. Представляется весьма вероятным допущение, что образование «местного условного состояния» является необходимой предпосылкой, как бы первым шагом к образованию условного рефлекса как продукта установления устойчивого дистантного контакта между разными клеточными популяциями.

Несколько слов по третьему из поставленных нами вопросов — о макроструктурах, микроструктурах и цитохимических основах условного рефлекса.

Как известно, вопрос о способности субкортикальных образований высоко развитых организмов к выработке условных рефлексов И. П. Павлов не считал окончательно решенным, и нельзя сказать, что с того времени положение дел существенно изменилось. Правда, сравнительно недавно в разгаре «ретикулярной лихорадки» ряд исследователей (Гасто, Фессар, Йошии и др.) утверждали в довольно-таки решительной форме, что органом образования условных рефлексов является ретикулярная формация, а вовсе не кора, однако эта точка зрения не только не получила сколько-нибудь значительного распространения в нейрофизиологическом мире, но под напором достоверных фактов и под влиянием убедительной критики многих авторитетных исследователей вскоре была оставлена даже теми, кто ее выдвигал и отстаивал. Интересные же факты многочисленных исследователей относительно изменения картины электрической активности мно-

гих специфических и неспецифических подкорковых нервных образований в процессе образования и формирования условных рефлексов могут быть поняты как электрическое выражение активности промежуточных звеньев нервных трактов, двусторонне связывающих либо кору с периферическими рецепторными органами, либо различные участки коры между собой. При этом подразумевается, что эти звенья обладают определенной качественной специфичностью и могут не только обеспечивать взаимодействие функционального и адаптационно-трофического типа между органами, с которыми они связаны, но и служат трассой для образования условной связи между разными участками коры.

Уместно в этой связи напомнить о полученных нами совместно с сотрудниками почти 30 лет назад данных о том, что хирургически разобщенные друг от друга по толще коры и белого вещества кортикальные зоны могут формировать условные связи между собой через посредство субкортикальных образований. Как известно, эти данные недавно были в принципе подтверждены в аналогичных или близких экспериментах Н. Н. Дзидзишвили, О. С. Адриановым, Т. А. Меринг, М. М. Хананашвили, А. Б. Коганом, Доти и другими. Из этого не следует, конечно, что даже у высокоразвитых организмов некоторые из субкортикальных образований не способны к выработке элементарных условных рефлексов. Еще И. П. Павлов не отрицал такой возможности.

Заслуживают особого внимания электрофизиологические исследования, проведенные преимущественно советскими учеными и посвященные роли клеточных образований различных слоев коры большого мозга в создании условной связи. Первые шаги в этой области были сделаны еще 30 лет назад С. А. Саркисовым и М. Н. Ливановым, а в последующем начатую ими работу в этом перспективном направлении продолжали И. Н. Книпст, Р. М. Мещерский, А. Б. Коган и, наконец, М. Я. Рабинович, кому, пожалуй, принадлежат и наиболее систематические, обстоятельные и результативные исследования вопроса. Хотя существует определенное разноречие в фактическом материале, полученном названными исследователями, а также Мореллом, тем не менее, он представляет значительный научный интерес. Это касается, в частности, некоторых фактов, выявленных большинством названных исследователей, правда, с некоторыми вариациями.

По данным М. Я. Рабиновича, например, после фазы генерализации наступает промежуточная фаза, когда вызванный условным раздражителем электрический ответ достигает наибольшей выразительности во II и IV слоях его кортикального очага и в III и V слоях кортикального очага подкрепляющего раздражителя. В финальной фазе этот ответ в зоне условного раздражителя приобретает характер электрофизиологических признаков торможения и наиболее четко выражен в IV слое, а в зоне подкре-

пляющего раздражителя реакции активации сохраняется и локализуется преимущественно в V слое.

В совокупности эти факты в какой-то степени указывают на последовательность и динамику вовлечения нервных структур разных слоев отдельных кортикальных очагов в процесс образования условной связи, а это удовлетворительно коррелирует с существующими в настоящее время представлениями о роли клеточных элементов этих слоев и о принципиальной архитектуре центральной части дуги условного рефлекса. Но нам кажется несколько поспешным вывод, делаемый из того факта, что в финальной фазе оформления условного рефлекса сигнальный раздражитель перестает вызывать реакцию активации в слоях своего кортикального очага, в то время как такую реакцию в очаге безусловного рефлекса он продолжает вызывать. Мы имеем в виду допущение, что будто в этой фазе порожденное условным раздражителем возбуждение не достигает уже кортикального уровня, а из подкорковых передаточных звеньев прямо направляется к кортикальному очагу подкрепляющего раздражителя. Это допущение нередко подкрепляется также суждением о том, что подобное перемещение может рассматриваться как процесс автоматизации условного рефлекса, процесс, который по какому-то недоразумению принято с некоторых пор приписывать подкорке.

Мы уже имели возможность высказать свое мнение по поводу аналогичного допущения, сделанного на основе фактов макроэлектрофизиологических исследований, и нет необходимости повторяться здесь. Добавим к уже сказанному только то, что такое допущение противоречит некоторым основным принципам структурно-функциональной архитектуры нервной системы и ее рефлекторной деятельности, в частности принципу значительного превалирования афферентных элементов над эфферентными на любых уровнях центральной нервной системы, принципу приуроченности функции к структуре, как и взглядам И. П. Павлова на функцию коры большого мозга как органа, осуществляющего в первую очередь грандиозную по объему, сложности и разнообразию анализаторную работу, с тем чтобы на основе переработанной информации придать многообразным агентам внешней среды специфические и адекватные сигнальные значения.

Творческая сила эволюционного процесса как раз и создала массивный и сложный по строению орган в виде коры большого мозга для осуществления такого грандиозного объема и сложности работы. Невероятно, чтобы с такой работой могли справиться коленчатые тела и родственные им субкортикальные образования с их скромной массой и сравнительно простым строением.

Если в этих и подобных им случаях и происходит ускользание реакции активации из поля зрения экспериментатора в силу

ее ультралокализации, то скорее следует усомниться в том, является ли этот электрофизиологический феномен адекватным выражением активности элементов условной связи, чем прибегать к такого рода неестественным допущениям.

Условный рефлекс — сердцевина учения великого И. П. Павлова — переживает весьма интересный и ответственный период своего развития. Он стал одной из центральных проблем всей современной мировой нейрофизиологии и психологии, им интересуются математики, кибернетики, биофизики, биохимики, он оплодотворяется идущими к делу достижениями этих наук, в особенности общей нейрофизиологии. Это подлинный триумф отечественной физиологии. В то же время это ко многому обязывает учеников и последователей И. П. Павлова, значительно осложняет их задачу и повышает их ответственность за сохранение авангардной роли нашей физиологии в развитии важнейшего научного направления в мировой науке, которое возникло на почве отечественной физиологии и составляет ее традиционную славу и гордость.

Почти уже проходит «ретикулярная лихорадка». Судя по некоторым признакам, та же участь постигает эйфорическую переоценку возможностей электрофизиологических методик в изучении вопросов высшей нервной деятельности, и на смену им наступает пора более трезвой и адекватной оценки реальных возможностей этой перспективной методики в изучении условного рефлекса и условнорефлекторной деятельности вообще. Тем не менее, от учеников и последователей И. П. Павлова потребуются немало усилий, умения и выдержки, чтобы развивать его учение по намеченным им путям, достойно противостоять попыткам словесной кибернетизации этого учения или же ревизии его основ под прикрытием псевдопрогрессивных деклараций.

Можно выразить надежду, что советские физиологи с успехом преодолеют эти и другого рода трудности и путем умелого сочетания классического павловского метода с новейшими электрофизиологическими и цитохимическими приемами исследования, путем еще большего сближения учения И. П. Павлова с современной бурно развивающейся общей нейрофизиологией, путем разумного использования идущих к делу достижений биофизики, математики и кибернетики обеспечат такое развитие материалистического учения о высшей нервной деятельности, которое было бы достойно памяти его великого создателя к чести славной отечественной физиологической науки.

Должен предупредить, что в моем сообщении не будет обсужден весь первоначально намеченный круг актуальных вопросов развития учения Павлова о высшей нервной деятельности. Я должен ограничиться лишь отдельными, с моей точки зрения, наиболее актуальными из этих вопросов.

Но первоначально несколько вводных замечаний общего порядка.

Организация настоящего нашего Павловского совещания совпадает с 30-летием кончины великого ученого. Большая армия советских ученых — его ученики и последователи — работают без него над дальнейшим развитием его бессмертного материалистического учения о высшей нервной деятельности вот уже три десятка лет. Советское Правительство, верное славным традициям исторического декрета Владимира Ильича Ленина, создало все необходимые материально-технические предпосылки и условия для дальнейшего развития драгоценного научного наследия Павлова. И действительно, советскими учеными сделано немало в этой области. Определенные достижения имеются почти по каждому более или менее значительному вопросу высшей нервной деятельности. Не имея возможности дать здесь даже краткий обзор их, мы ограничимся перечислением наиболее существенных, без упоминания в целях экономии времени фамилий соответствующих исследователей.

Получен ряд важных фактов относительно морфологических и функциональных основ образования условных рефлексов. Путем разработки и применения новых приемов хирургического повреждения разных структур мозга были получены новые факты о способности ближайших подкорковых образований к выработке элементарных условных рефлексов, о путях взаимодействия различных кортикальных областей при условнорефлекторной деятельности, а также о роли межполушарных связей при этом.

При помощи вновь разработанных модификаций классической методики условных рефлексов и путем использования современных макро- и микроэлектрофизиологических методик было установлено, что функциональной предпосылкой к замыканию условной связи между разными кортикальными очагами является значительное повышение их возбудимости, лабильности, уровня внутриочаговой и дистантной синхронной активности их структур, а также повышение способности к усвоению заданного ритма, запечатлеваемости и способности к длительному сохранению следов претерпеваемых ими функциональных изменений.

¹ Доклад на XXI совещании по проблемам высшей нервной деятельности 15 июня 1966 г. в Ленинграде. — Журн. высш. нервн. деят., 1966, т. 16, вып. 6.

Показано, что ранние стадии выработки условного рефлекса характеризуются повышенной активностью клеток II и IV слоев кортикального очага сигнального раздражителя и III и V слоев кортикального очага подкрепляющего раздражителя. Фаза же специализированного, локализованного и стабилизированного условного рефлекса характеризуется повышенной активностью вставочных нервных элементов, вовлеченных в процесс формирования новой связи. Выявлена новая фаза в процессе установления и формирования условной связи — начальная фаза его специализации и локализации, предшествующая фазе генерализации.

Получен ряд новых фактов относительно развития и протекания кортикального торможения. Выявлена фаза превентивного торможения, возникающего под воздействием подпороговых стимуляций и содействующего регуляции уровня возбудимости субстрата. Показано существование предела кортикального торможения. Установлено, что условное торможение первоначально возникает и локализуется в элементах условной связи и лишь в последующем охватывает также очаги сигнального и подкрепляющего раздражителей.

Выявлены и изучены новые разновидности условных рефлексов, как, например, интероцептивные, переключающие и бинарные условные рефлексы, перекрестные условные рефлексы так называемого инструментального типа и т. д.

Разработаны новые приемы и методики экспериментального изучения высшей нервной деятельности животных в условиях свободного их передвижения и при их помощи выявлены и изучены новые формы интеграции условных рефлексов, как, например, цепные, ситуационные, порядковые, экстраполяционные условные рефлексы.

Много существенно новых фактов получено относительно эволюции высшей нервной деятельности по линиям филогенетической и онтогенетической эволюции животного мира. Эти факты значительно расширили и углубили наши прежние небогатые знания как о характере и степени совершенства аналитико-синтетической деятельности высших отделов центральной нервной системы в зависимости от уровня видового или возрастного развития животного, о соотношениях и характере взаимодействия прирожденных и приобретенных форм рефлексов в высшей нервной деятельности, так и о значении таких важных факторов при всем этом, как экологическая адекватность раздражителей, экологическая специализация животных.

Получены некоторые интересные новые факты также относительно онтогенетической эволюции высшей нервной деятельности у детей раннего возраста, в частности факты о генезе второсигнальных условных рефлексов. Эти и другие достижения хорошо известны участникам нашего совещания и другим заинтересо-

ванным специалистам по многочисленным журнальным статьям и другим публикациям, а также по работе всесоюзных и региональных съездов, бесчисленных конференций, совещаний и симпозиумов.

Уместен вопрос: можем ли мы — советские физиологи считать себя вполне удовлетворенными результатами своей 30-летней работы по изучению проблем высшей нервной деятельности?

Мне представляется, что нет, не можем, что эти результаты по своим количественным и в особенности качественным показателям значительно ниже наших реальных возможностей. Мы не можем считать себя вполне удовлетворенными ни объемом полученных нами новых фактов по физиологии высшей нервной деятельности, ни степенью их научной значимости. Довольно-таки скромно выглядят и результаты нашей теоретической работы по принципиальным проблемам учения Павлова, равно как и по линии правильного философского освещения их под углом зрения марксистско-ленинской теории. Уж мы совсем не можем похвастаться нашим участием в разрешении практических задач, выдвигаемых жизнью и имеющих первостепенное значение для нашего народа.

Не следует забывать, что, помимо ряда специальных институтов, призванных разрабатывать проблемы высшей нервной деятельности, в этой области работают многочисленные коллективы кафедр университетов и других высших учебных заведений страны. Можно не сомневаться, что если бы более разумно были нами использованы отпущенные государством в этих целях большие материальные средства, более рационально была организована и координирована исследовательская работа огромной армии научных работников, занятых этим делом, то за тридцать лет можно было добиться более значительных результатов по всем без исключения показателям.

Ведь примерно столько же времени потребовалось Павлову для выполнения неизмеримо более трудной и сложной задачи: для выявления и изучения основных закономерностей работы большого мозга и создания гениального учения о высшей нервной деятельности. Если же учесть, что большую часть этого времени великий ученый работал в крайне тяжелых материально-технических условиях своих лабораторий и при наличии в их штате всего нескольких человек постоянных сотрудников, то контраст между совершенным им подлинным научным подвигом и итогами 30-летней работы, выполненной нами после его кончины, выступит особенно рельефно.

Хотя за последние годы наблюдается определенный положительный сдвиг в исследовательской работе советских ученых в области физиологии высшей нервной деятельности, как, впрочем, и в области физиологии в целом, тем не менее потребуются от нас — учеников и последователей Павлова — немало умения и

усилий, чтобы добиться коренного улучшения дела дальнейшего развития его учения. И мы обязаны сделать это во что бы то ни стало, тем более, что к этому имеются серьезные дополнительные побудительные мотивы.

В настоящее время изучением условнорефлекторной деятельности занимаются кроме советских ученых также и ученые многих других стран мира — США, Японии, Польши, Чехословакии, Румынии, Франции, Бельгии, Италии, Уругвая, Кубы, Чили, Голландии и т. д. К тому же эти исследования проводятся ими, как правило, на высоком научно-методическом уровне, при помощи современной тонкой электрофизиологической аппаратуры. Условные рефлексы стали одним из наиболее актуальных и популярных объектов исследований в современной мировой нейрофизиологии и экспериментальной психологии. Это — подлинный триумф дела Павлова, это — торжество нашей отечественной физиологии. Правда, научная ценность результатов этой исследовательской работы явно преувеличивается, а по существу их реальное значение пока что сводится в основном к подтверждению при помощи современных точных методик правильности установленных ранее Павловым и его учениками фактов и закономерностей. Правда, советские физиологи еще сохраняют лидирующее положение в этой области исследовательской работы. Но было бы неоправданным благодушием считать, что это положение как бы по инерции сохранится навсегда при любых обстоятельствах. Если мы существенно не повысим уровень и продуктивность нашей исследовательской работы в этой области, то не исключена возможность возникновения со временем опасности потери этого нашего лидерства, так как для зарубежных наших коллег исследование условнорефлекторной деятельности постепенно перестает быть новым делом, они начинают все глубже и лучше разбираться в сложных проблемах учения Павлова, а за последние годы заметно возрастает доля подлинно новых фактов в их экспериментальном материале.

Существует еще один побудительный мотив к тому, чтобы мы работали над дальнейшим развитием учения Павлова более собранно, целеустремленно и продуктивно.

Переживаемый нами этап развития этого учения характеризуется не только тем, что оно вышло из географических границ нашей страны, что его проблемы стали предметом разработки нейрофизиологических и психологических лабораторий многих стран мира, но и тем, что с некоторых пор наблюдается значительная активация разного рода и оттенка антипавловских течений в зарубежных и даже отечественных научных кругах. Настоятельная необходимость усиления нашей борьбы против этих течений совершенно очевидна. Нельзя, однако, рассчитывать на особую эффективность этой борьбы, если мы существенно не повысим уровень и темпы дальнейшего творческого развития уче-

ния Павлова и не обогатим арсенал средств нашей борьбы новыми добротными фактами и прогрессивными теоретическими положениями.

Что же следует сделать, чтобы добиться коренного улучшения дела дальнейшего развития учения Павлова?

Было бы неуместно ставить и обсуждать здесь этот вопрос в научно-организационном плане, хотя в настоящее время, как я в этом глубоко убежден, именно решение вопроса в этом плане становится ключевым к успешному решению всего сложного вопроса в целом. В своем сообщении в соответствии с характером настоящего нашего совещания я хотел бы ограничиться чисто научным его аспектом и поделиться с вами несколькими мыслями в этом только плане.

Сначала об одном весьма важном моменте общего характера. Если для Ивана Петровича созданное им учение всегда было естественной составной частью нейрофизиологии в целом, ведущей главой, органически связанной со всеми другими ее разделами, то нельзя того же сказать в отношении всех его учеников и последователей. Справедливость требует признать, что подавляющее большинство их как еще при жизни великого ученого, так и в особенности после его кончины исследовательскую работу по физиологии высшей нервной деятельности проводило обособленно, без тесного контакта с другими важнейшими разделами нейрофизиологии, без учета достижений в этих и других близких нам областях знаний. И если при жизни Павлова ущерб от такой своеобразной самоизоляции в значительной мере компенсировался его личной повседневной руководящей деятельностью, его блестящими обобщающими докладами и статьями, то после кончины великого мыслителя вред от такого порочного стиля работы стал чувствоваться все рельефнее и сильнее.

С этим положением дальше мириться нельзя. Необходимость срочного и коренного изменения положения дел в этом отношении подчеркивается в настоящее время еще и тем обстоятельством, что современная нейрофизиология переживает период бурного развития, можно даже сказать период расцвета, к тому же по своему существу она все больше приближается к сфере специальных проблем физиологии высшей нервной деятельности.

За последние два десятилетия благодаря разработке и интенсивному использованию новых весьма совершенных методик и приемов макро- и микроэлектрофизиологических, цитохимических и электронно-микроскопических исследований нейрофизиология вступила в такую фазу своего развития, приближение которой пророчески предвидел Павлов, — в фазу изучения функции не только отдельных популяций нервных клеток, но и отдельных нейронов и даже отдельных частей их, изучение в естественной динамике их активности, взаимодействия. На этом пути современная нейрофизиология за сравнительно короткий промежуток

времени сделала поистине крупные достижения, причем значительная часть этих достижений относится непосредственно к органу, изучаемому также и нами при помощи наших специфических приемов, к коре большого мозга и разнородным его подкорковым образованиям.

Приятно отметить, что за последние годы многие из советских физиологов уже стали на путь использования научных и методических достижений современной нейрофизиологии в изучении актуальных вопросов высшей нервной деятельности и что это прогрессивное направление имеет тенденцию к неуклонному дальнейшему развитию у нас. Уже имеется известный опыт, создан определенный задел. В интересах дела мы должны смелее идти по пути обогащения учения Павлова новыми, прогрессивными идеями нейрофизиологии и шире практиковать комбинирование разных модификаций классического павловского метода изучения высшей нервной деятельности с современными нейрофизиологическими методиками и приемами изучения функций мозга. Ведь говорил же наш великий учитель: «...наука движется толчками, в зависимости от успехов, делаемых методикой. С каждым шагом методики вперед мы как бы поднимаемся ступенью выше, с которой открывается нам более широкий горизонт, с невидимыми раньше предметами»².

Можно не сомневаться, что осуществление всего этого в широких масштабах позволит нам значительно поднять общий уровень нашей работы, повысить качество нашей продукции, расширить горизонты и перспективы наших исследований. Тем более, что имеются все основания ожидать, что использование нами новых научных и методических достижений нейрофизиологии и других более точных наук в целях разработки специальных проблем физиологии высшей нервной деятельности может оказаться более результативным, чем их использование учеными, лучше нас владеющими этими совершенными инструментами научного исследования, но хуже нас знающими новую область их применения.

Встает важный вопрос: какие проблемы и вопросы физиологии высшей нервной деятельности и в каких направлениях должны в первую очередь разрабатываться в настоящее время? Можно с уверенностью сказать, что при более рациональном использовании имеющихся в нашем распоряжении обширных материально-технических возможностей и отпускаемых нам средств, при более разумной расстановке кадров, в особенности специалистов высокой квалификации, при более совершенном планировании, организации и координации научной работы наших институтов и кафедр соответствующего профиля мы в состоянии обес-

² И. П. Павлов. Полн. собр. трудов, т. 2. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1946, стр. 23.

печить удовлетворительную разработку всех более или менее важных проблем физиологии высшей нервной деятельности, а тем самым и гармоническое развитие всего учения в целом. И к этому мы должны стремиться.

Но как в других отраслях знания, так и в нашей области в данное время, в силу тех или иных обстоятельств, разработка каких-то отдельных проблем или направлений представляется особенно актуальной, требующей специального внимания к себе. Нам кажется, что на данном весьма ответственном этапе развития учения о высшей нервной деятельности к таким его проблемам можно отнести, в частности, следующие три: проблему интеграции условных рефлексов как физиологической основы поведения, проблему сложных двигательных условных рефлексов как физиологической основы произвольных движений и проблему условных рефлексов как таковых.

На этих проблемах я и намерен несколько остановиться в оставшейся части своего сообщения.

Разумеется, названными проблемами далеко не исчерпывается круг наиболее актуальных проблем современной физиологии высшей нервной деятельности. Их гораздо больше, и все они (в первую очередь проблема кортикального торможения, проблема второсигнальных условных рефлексов, проблема локализации функции в коре, проблема типа и характера) должны стать предметом специального и обстоятельного обсуждения в целях коллективного определения наиболее правильных путей их дальнейшей разработки. В данном случае наш выбор пал на эти три тесно связанные между собой проблемы не только из-за их исключительного научного и прикладного значения или же из-за того, что в числе других советских физиологов их разработкой занимаемся также и мы со своими сотрудниками, но главным образом по той причине, что, как кажется нам, поляризация взглядов сторонников и противников учения Павлова достигла наибольшей остроты в переживаемый нами период времени именно вокруг этих проблем.

Вам хорошо известно, что определенные круги зарубежных и советских исследователей упорно отстаивают точку зрения о том, что будто бы в свете теории об условнорефлекторной деятельности невозможно понять суть и закономерности формирования и осуществления поведенческих актов, не говоря уже о поведении в целом. Эти исследователи развивают разные другие концепции, в которых взамен принципа условного рефлекса кладут в основу формирования поведения иные принципы мозговой деятельности. Большая часть этих исследователей — это явные или замаскированные идеалисты, ярые противники не только учения Павлова, но и современной материалистической рефлекторной теории вообще. Они сильно принижают роль факторов среды в формировании поведения, приписывают роль организатора поведения

каким-то неведь откуда взятым мифическим эндогенным началом, именованным ими инсайтом, целевой установкой, накоплением специфической энергии (Кёлер, Бюйтендаик, Лоренц, Тинберген и другие гештальтисты и этологи) или «моделью потребного будущего» (Н. А. Бернштейн и его единомышленники) и т. п. Меньшая же часть этих исследователей хотя формально и исходит из материалистического миропонимания и признает рефлекторную теорию, условнорефлекторную в том числе, но либо отводит ничтожную роль условным рефлексам в формировании поведения, приписывая при этом главную роль другим, якобы более высокого ранга принципам мозговой деятельности (таким, например, как «психонервная деятельность представления» — по И. С. Бериташвили, «идеационная деятельность» — по Хеббу), либо в целях интерпретации сложных поведенческих актов в свете условнорефлекторной теории эта теория подвергается ими такой глубокой переработке и облачается в такую модернистскую терминологию, что от этой теории мало что остается, а сама новая концепция весьма приближается к только что описанному выше («акцептор действия» П. К. Анохина).

Не имея возможности вдаваться здесь в детальный критический анализ и характеристику этих далеко не однородных концепций, отметим, однако, что их авторы при критике позиции сторонников условнорефлекторной теории в обсуждаемом вопросе и при аргументации своих собственных взглядов на предмет допускают примерно одну и ту же ошибку в одном принципиальном вопросе: они неправомерно сопоставляют сложные формы приспособительного поведения с относительно элементарными условными рефлексам. Они упускают из виду, что одиночные условные рефлексы, как бы ярко ни были выражены их адаптивные свойства, не могут в отдельности составить поведение, что эти рефлексы являются лишь функциональными единицами, «кирпичиками» целостных поведенческих актов. Далее, они упускают из виду то важное обстоятельство, что в понимании Павлова и его последователей сложные поведенческие акты и поведение в целом не сводится к механическому суммированию, хаотическому нагромождению или беспорядочному сцеплению одиночных условий рефлексов разного рода, знака, степени сложности, архитектуры, порядка, типа или же принципа сигнализации, а являются творческим созданием из этих «кирпичиков» целостных архитектурных сооружений или же крупных «строительных блоков» различной формы и величины, продуктом совершенной и сложной условнорефлекторной интеграции множества подобных рефлексов, продуктом высшей и тончайшей аналитической, систематизирующей и синтетической деятельности большого мозга, осуществляемой им в соответствии с текущими потребностями организма и конкретной обстановкой.

Великий наш учитель приступил к целенаправленному и систематическому изучению целостных или интегрированных форм условнорефлекторной деятельности лишь в последний период своей славной творческой жизни. Хотя исследовательская работа в его лаборатории в этом направлении расширялась с каждым годом и хотя гениальный мыслитель успел обогатить свое учение глубокими теоретическими положениями о динамическом стереотипе, об условных рефлексах на отношение раздражителей, о принципах формирования сложных поведенческих актов у антропов и т. п., тем не менее он не успел довести экспериментальную и теоретическую разработку этой проблемы до того уровня, который ему удалось достичь в отношении изучения одиночных условных рефлексов. После же кончины Павлова некоторые его последователи продолжали, естественно, разрабатывать и эту проблему, в результате чего ими были выявлены и изучены отдельные новые формы интеграции условных рефлексов, известные в нашей литературе под названием цепных, обстановочных, ситуационных, переключающих, экстраполяционных, порядковых условных рефлексов и т. п. Мы имеем в виду исследования лабораторных коллективов П. С. Купалова, Л. Г. Воронина, Н. А. Рожанского, М. М. Хананашвили, Л. В. Крушинского, А. М. Гоциридзе, нашего, а также индивидуальные работы П. К. Денисова, Э. Г. Вацуро, Н. А. Шустина, И. А. Счастливого и некоторых других советских физиологов.

Выявленные к настоящему времени конкретные формы интеграции условных рефлексов отличаются друг от друга во многих отношениях, но им присущи также определенные общие черты. Представляется важным отметить здесь, что процесс интеграции условных рефлексов при всех более или менее изученных ее формах происходит в принципе по тем же общим закономерностям образования условных рефлексов. Анализ имеющихся фактов об этих целостных формах условнорефлекторной деятельности показывает, что характерной для них является не только и не столько особая сложность комплексов их сигнальных раздражителей или же крайняя композиционная сложность архитектуры самих целостных форм условнорефлекторной деятельности, сколько наличие в их структуре двух разных, но тесно переплетенных типов условных рефлексов — тонических и фазных. При этом, судя по всему, первые из них преимущественно обеспечивают условнорефлекторную подготовку субстрата к действию, создают нужную его рабочую готовность в соответствии с конкретной обстановкой и текущими потребностями организма, тем самым как бы определяют последовательность и характер действия отдельных звеньев и всей системы в целом. Сами же действия реализуются в виде фазных условных рефлексов, вызываемых одноименными сигналами, играющими в значительной мере как бы роль пусковых факторов в данном случае.

В этих целостных формах условнорефлекторной деятельности, в особенности в тех из них, которые были выявлены и изучены еще при жизни Павлова, весьма наглядно выявляются некоторые, важные для совершенного адаптивного поведения особенности деятельности мозга, особенности, которые, по широко распространенной в настоящее время терминологии, могли бы именоваться «предвидением» будущего, «программированием» предстоящей деятельности и т. п. Приходится только удивляться уверениям отдельных ученых насчет того, что будто бы учение Павлова не располагает фактами и не содержит теоретических положений относительно этих особенностей деятельности мозга, равно как и приходится негодовать по поводу вздорных их утверждений относительно какой-то «пассивности» бессмертного материалистического учения, являющегося одним из величайших достижений всего современного естествознания.

Из всего сказанного выше об этой проблеме явствует, что мы не можем успокоиться на достигнутом, что дальнейшие всесторонние и целеустремленные экспериментальные и теоретические исследования являются одной из наиболее важных задач учеников и последователей Павлова. Должно быть уделено особое внимание тщательному физиологическому анализу функциональной архитектуры каждой из уже известных и вновь выявляемых форм целостной условнорефлекторной деятельности, изучению их специфических особенностей, закономерностей их формирования и т. п. Мы должны значительно усилить исследование простых и, в особенности, сложных безусловных рефлексов (инстинктов), имея в виду их важную самостоятельную и опосредованную роль в поведенческих реакциях, как это неоднократно подчеркивал Павлов. При всем этом, наряду с разными вариантами классического метода Павлова и разными приемами изучения высшей нервной деятельности животных в условиях свободного их передвижения, могут быть с большой пользой использованы современные методики электрофизиологических и телеметрических исследований функций кортикальных и субкортикальных структур мозга.

Проблема сложных двигательных условных рефлексов, на которой как особо актуальной я хотел бы также несколько задержать ваше внимание, органически связана с первой проблемой, о которой только что шла речь, в известной мере может рассматриваться даже как ее составная часть, так как поведенческие реакции проявляются в основном в виде двигательной деятельности. Ведь говорил же Павлов, в полном согласии с Сеченовым, что «главнейшее проявление высшей деятельности животного, т. е. его видимая реакция на внешний мир, есть движение»³. Ос-

³ И. П. Павлов. Полн. собр. трудов, т. 3. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1949, стр. 391.

нованием же для выделения ее в отдельную актуальную проблему и для специального ее обсуждения здесь является назревшая острая необходимость значительного усиления экспериментального и теоретического исследования отдельных вариаций двигательных условных рефлексов, их функциональной архитектуры и особенностей в свете основополагающих идей и установок Павлова.

Установление Павловым и его сотрудниками основных закономерностей условнорефлекторной деятельности при помощи слюноотделительной методики создало необходимые предпосылки и сделало возможным и необходимым использование также и рефлексов другого рода, в первую очередь разных двигательных рефлексов в качестве индикаторов условнорефлекторной деятельности в целях дальнейшего изучения разных простых и сложных вопросов высшей нервной деятельности. И несмотря на то, что двигательные условные рефлексы изучаются уже на протяжении многих лет, к тому же во многих лабораториях мира, несмотря на то, что сам Павлов в последние годы своей творческой работы уделял им значительное внимание, а некоторые из его последователей продолжают исследования, наши знания о процессе образования и специализации этих рефлексов, в особенности некоторых их разновидностей, об их функциональной архитектуре, их торможении и восстановлении, взаимодействии и т. п., далеко еще не достигли того уровня, который давно достигнут в отношении слюноотделительных условных рефлексов. Это обусловлено многими причинами, но в первую очередь некоторыми специфическими особенностями скелетно-моторных условных рефлексов, их крайней сложностью и невероятной вариабельностью, усложняющими их экспериментальное изучение и в особенности интерпретацию полученных при этом фактов.

Все сказанное делает понятным существование неизмеримо большего расхождения во взглядах ученых на моторную условнорефлекторную деятельность, чем это имеется в отношении слюноотделительных условных рефлексов. Это явление закономерное и вообще не должно ни удивлять, ни волновать нас. Но существует одно теоретическое направление среди исследователей двигательных условных рефлексов, которое заслуживает специального внимания, должно сильно насторожить нас. Мы имеем в виду давно возникшие и в настоящее время широко распространенные среди зарубежных исследователей взгляды о том, что физиологической основой двигательных навыков и двигательного поведения в целом служат только особого типа двигательные условные рефлексы, известные под названием инструментальных, оперантных, или второго типа условных рефлексов. По мнению сторонников этой точки зрения, условные рефлексы этого типа коренным образом отличаются от классических, павловских (почему они постоянно и противопоставляются им) и что эти по-

следние фактически не играют никакой роли в приобретении навыков и в двигательном поведении вообще.

Складывается впечатление, что иные из этих ученых низводят классические условные рефлексы до ранга курьезного феномена в деятельности мозга, без сколько-нибудь значительного биологического значения, пригодного разве только служить объектом для лабораторных исследований.

Надо чистосердечно признать, что мы — советские ученики и последователи Павлова — вели себя в этом принципиально важном вопросе довольно-таки беспечно, во всяком случае не в пример нашему учителю, который в свое время реагировал весьма остро на появление подобных взглядов и в известном предисловии к монографии Ю. М. Конорского и С. М. Миллера развил свои хорошо известные глубокие теоретические положения о двустороннем проведении условных связей, установленном между кинестетической областью коры и между остальными ее областями, — положения, которые рассматривались им как физиологическая основа так называемых произвольных движений. При этом он мастерски использовал как фактический материал названных исследователей, так и факты некоторых других своих сотрудников. Отмечая специфические особенности этих рефлексов и давая им свою характеристику и трактовку, Павлов весьма далек был, однако, от мысли противопоставления их классическим условным рефлексам, вовсе не считал, что они коренным образом отличаются друг от друга.

Хотя в нашей области знания вербально-теоретический прием критики взглядов противника и защиты собственных позиций не является достаточно эффективным, если только он должным образом не подкрепляется адекватным фактическим материалом целенаправленных собственных экспериментальных исследований, тем не менее мы даже в чисто теоретическом плане не занимались обстоятельным критическим анализом упомянутых выше и совершенно неприемлемых для нас взглядов, не развивали дальше глубокие мысли и идеи Павлова по обсуждаемому вопросу. Сделанное нами в этом плане мало по сравнению с тем, что требовалось от нас, что мы могли и должны были сделать.

Что же касается наиболее эффективного пути разработки этого важного вопроса, т. е. экспериментального его исследования, то мы должны с досадой констатировать, что лишь отдельные ученые занимались более или менее систематическим экспериментальным изучением этой разновидности условных рефлексов — это Г. П. Зеленый, Г. В. Скипин и М. А. Панкратов со своими немногочисленными сотрудниками и некоторые другие советские физиологи. К тому же, получая зачастую оригинальный и ценный фактический материал, не все они оказались в состоянии интерпретировать и осмысливать свои факты последовательно с позиций Павлова в этом вопросе, а нередко ограничивались

эклектичным комбинированием положений Павлова по этому вопросу с положениями противников этих взглядов.

За последние годы в нашей физиологии намечается определенный положительный сдвиг также в экспериментальной и теоретической разработке этой проблемы. В интересах дела следует закрепить этот сдвиг смелее развивать весьма важную в теоретическом и практическом отношении проблему по намеченным Павловым путям. Следует при этом обратить внимание на обстоятельное изучение макро- и микроструктурных и нейрофизиологических основ образования, специализации, осуществления и торможения отдельных разновидностей двигательных рефлексов, в особенности инструментальных, на изучение их функциональной архитектуры и специфических особенностей, используя при всем этом, наряду с классическими, также и новые методики и приемы экспериментального исследования.

Хотя условные рефлексы представлены в деятельности мозга и в поистине огромном многообразии форм с присущими им специфическими особенностями, тем не менее все эти формы объединены общностью происхождения, принципиальной структурой, основных физиологических свойств и биологического значения. В заключительной части настоящего сообщения хотелось бы сказать несколько слов о некоторых актуальных наших задачах в отношении именно этого *общего*, т. е. в отношении условного рефлекса как такового.

Считая условный рефлекс центральным явлением во всей деятельности большого мозга, наш учитель всегда уделял ему большое внимание, стремясь все глубже и глубже проникнуть в тонкие нейрофизиологические механизмы его образования, специализации, осуществления и торможения.

Нет необходимости в аудитории специалистов по физиологии высшей нервной деятельности говорить о поистине громадных достижениях И. П. Павлова и его сотрудников во всестороннем экспериментальном изучении условного рефлекса, достижениях, составляющих сердцевину всего его учения и кажутся по меньшей мере странными всякого рода разговоры о том, что будто условный рефлекс — это не реальное явление в деятельности мозга, документированное многочисленными фактами, а всего-навсего понятие, основанное на модели телефонной коммуникации. Нет необходимости, да и возможности, говорить и о последующих значительных успехах советских физиологов в дальнейшей разработке этой проблемы, эффективно использовавших в своих экспериментах, наряду с классическими приемами, также и современные тонкие электрофизиологические, цитохимические и даже электронно-микроскопические методики. Имеются в виду исследования лабораторных коллективов В. С. Русинова, М. Н. Ливанова, П. К. Анохина, Л. Г. Воронина, А. Б. Когана, Н. В. Голикова, Н. И. Лагутиной, Л. Г. Трофимова, Д. А. Бирю-

кова, М. Я. Рабиновича, Н. Ю. Беленкова, А. И. Ройтбака, А. И. Карамяна, Э. А. Асратяна и др. Не представляется возможным говорить также о всех оставшихся еще не решенными вопросах проблемы, многие из которых, кстати говоря, были поставлены на решение опять-таки еще Павловым. Однако было бы уместно уточнить круг наиболее актуальных из этих вопросов в данное время и попытаться наметить пути дальнейшей целенаправленной их разработки, имея в виду, что расширяющиеся возможности более широкого использования современных тонких экспериментальных методик могут в сильной степени благоприятствовать исследованию именно такого рода вопросов.

Теперь коротко о некоторых из них.

Мне представляется, что одной из актуальных задач в дальнейшей разработке этой проблемы является уточнение при помощи современных тонких экспериментальных исследований разницы между истинным условным рефлексом и явлениями типа банунга, суммационного рефлекса и доминанты, которые, по-видимому, удобно группировать под общим названием явлений, родственных условному рефлексу. Неполнота наших знаний в этом вопросе в недалеком прошлом породила и еще порождает массу недоразумений у исследователей, в особенности зарубежных, относительно способности тех или иных субкортикальных образований к выработке условных рефлексов и чуть ли не главенствующей роли некоторых из названных образований в выработке таких рефлексов, относительно способности элементарных живых существ к образованию условных рефлексов и т. д. В том же плане следует провести специальное экспериментальное исследование явлений, известных в зарубежной литературе под названием псевдокондишенинг, латентного обучения и т. д. Если Павлов считал весьма важной работу по систематизации, классификации и характеристике отдельных разновидностей врожденных рефлексов, то не подлежит сомнению важность выполнения такой же работы в отношении приобретенных форм нервной деятельности.

Другой весьма актуальной задачей следует считать дальнейшее экспериментальное уточнение условий образования условных рефлексов. Имеются факты, говорящие о возможности образования достаточно прочного и в значительной степени специализированного условного рефлекса даже тогда, когда совершенно исключается совпадающее действие соответствующих раздражителей, во всяком случае исключается их действие в тех временных рамках, которые определялись Павловым как обязательные для выработки условных рефлексов. Отказ от признания их истинными рефлексами на этом только основании едва ли является лучшим выходом из положения. Более целесообразным представляется специальное экспериментальное исследование этого важного вопроса и, в случае, если полученные

новые факты дадут необходимую санкцию, переосмотр существующих теоретических представлений об условиях образования условных рефлексов, дальнейшее уточнение этих представлений. Весьма вероятной является возможность установления условно-рефлекторного контакта между двумя несовпадающими в своем действии раздражителями через посредство обстановочного условного рефлекса.

Третьим актуальным вопросом проблемы нам представляется вопрос о принципиально новых типах выработанных хронических реакций большого мозга, играющих важную роль в высшей нервной деятельности.

Считая условный рефлекс центральным явлением во всей церебральной деятельности, Павлов одновременно с этим считал его одним из частных видов ассоциации как высшего нервного явления более широкого класса. Более того, в последние годы своей творческой жизни великий мыслитель под очевидным влиянием фактов, полученных в его лаборатории при изучении высшей нервной деятельности антропоидов, вынашивал идею о том, что у высокоразвитых организмов существует другая разновидность ассоциации, которая играет в их высшей нервной деятельности даже более важную роль, чем условные рефлексы. Это такой случай, когда, говоря его словами, сказанными на одной из исторических «сред» в конце 1935 г., «связываются два явления, которые и в действительности постоянно связаны. Это уже будет другой вид той же ассоциации, это будет основа наших знаний, основа главного научного принципа — каузальности, причинности. Это другой вид ассоциации, имеющий значение, может быть, не меньше, а скорее больше, чем условные рефлексы — сигнальная связь»⁴. Как пример он приводил случай, когда обезьяна строит вышку, чтобы достать плод. Павлов даже сетовал на то, что эти его идеи не находили должного отзвука у своих учеников. «Я на это хотел обратить внимание, — говорил он, — я об этом уже говорил, но из разговора было видно, что не особенно было принято к сведению».

Правда, этим глубоким мыслям ученого не суждено было найти отражения в его официальных публикациях, но это недостаточное основание для предания их забвению. А между тем, почти так и случилось. К чести Л. В. Крушинского, он, насколько я могу судить, не только первым напомнил всем нам о них, но и предпринял экспериментальную работу, навеянную этими идеями. Можно согласиться или не согласиться с Л. В. Крушинским, что экстраполяционные рефлексы относятся к той категории причинно-следственных ассоциаций, о которых говорил Павлов, но не может быть двух мнений о необходимости экспериментальной и теоретической разработки этих глубоких идей учителя в более широком масштабе.

⁴ Павловские среды, т. 3. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1949, стр. 262.

Столь же актуальным является вопрос об экспериментальной и теоретической разработке другой глубокой идеи Павлова, также почти преданной забвению. Мы имеем в виду его идею о функциональных связях, возникающих между нервными элементами данного кортикального очага при его рефлекторной активации. Эта идея учителя некоторое время тому назад привлекла наше внимание, и мы стараемся развивать ее дальше, используя при этом определенный фактический материал нашей лаборатории. Нам представляется, в частности, что названные Павловым функциональные связи по существу являются условными и поэтому мы сочли возможным именовать состояние, созданное в очагах после их образования, местным условным состоянием, а активность очага — местным условным рефлексом. Мы склонны придавать большое значение местному условному состоянию в образовании и специализации условных рефлексов с дистантной связью, как и в феномене так называемого трансфера. Так или иначе, была бы полностью оправдана дальнейшая экспериментальная и теоретическая разработка и этой глубокой идеи учителя, и к тому же с привлечением новых научных коллективов, в более широких масштабах, так как идея эта, как мы глубоко убеждены в этом, имеет фундаментальное значение для всего учения о высшей нервной деятельности.

Друзья!

На нашу долю выпала великая честь и счастье быть учениками и последователями Павлова. Нам доверено крайне ответственное, трудное, но весьма почетное дело — дальнейшее творческое развитие его материалистического учения о высшей нервной деятельности, этой жемчужины всего его многогранного научного наследия. Родина создала все условия для успешного выполнения этого задания. Дело чести — оправдать оказанное нам доверие, выполнить свой долг перед Партией и Правительством, перед народом и историей, перед немеркнущей памятью учителя. Для этого необходимо только, чтобы мы работали более собранно, более организованно, более продуктивно. Цель достаточно возвышенная и благородная, чтобы мы работали именно так.

СТАБИЛЬНОЕ И ЛОКАЛЬНОЕ ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ВЫРАЖЕНИЕ УСЛОВНОГО РЕФЛЕКСА¹

Одной из наиболее характерных особенностей современного этапа развития учения И. П. Павлова является возрастающее усиление его общенейрофизиологических основ. Это прогрессивное явление обусловлено тем, в частности, что в настоящее время

¹ Журн. высш. нервн. деят., 1967, т. 17, вып. 5.

условные рефлексы изучаются не только при помощи классического павловского метода с многочисленными его модификациями, который все еще остается основным методом в изучении условнорефлекторной деятельности мозга, но и с использованием современных тончайших электрофизиологических, цитохимических методик и возможностей математического и кибернетического анализа и моделирования.

Со времен знаменитых экспериментов Фессара и Дюрупа в 1935 г. многие наши и зарубежные исследователи в своих экспериментах по изучению процесса образования, осуществления и торможения условных рефлексов использовали и продолжают использовать в качестве показателей функционального состояния и деятельности центральных нервных структур сигнального и подкрепляющего раздражителей разные феномены электрической активности мозга, такие, в частности, как реакция активации, или десинхронизации, изменение амплитуды и частоты ЭЭГ, пространственная синхронизация, усвоение ритма, вызванные потенциалы, эпилептиформные разряды, изменение уровня постоянного потенциала, потенциалы вовлечения, разряды одиночных нейронов и т. п.

Из числа отечественных физиологов в этой связи в первую очередь следует упомянуть имена М. Н. Ливанова (1962), В. С. Русинова (1962), П. К. Анохина (1958); Л. Г. Воронина (1962), А. Б. Когана (1962), А. И. Ройтбака (1960), Л. Г. Трофимова (1966), М. Я. Рабиновича (1963), Ю. Г. Кратина (1967), Р. С. Мнухиной (1964), Н. Ю. Беленкова (1965), В. Н. Думенко (1955), а из числа зарубежных ученых — Джаспера и сотрудников (1962), Фессара (1962), Гасто и сотрудников (1962), Мегуна (1962), Галамбоса (Galambos, 1962), Эрнандес-Пеона (1962), Морелла (1962), Джона (John, 1961), Йошии (1962).

Некоторые особенности современных тонких и совершенных приемов и методик электрофизиологического эксперимента позволяют ученым рассчитывать на значительный прогресс в изучении процессов образования, протекания, торможения и интеграции условных рефлексов и других явлений деятельности мозга. Мы имеем в виду, в первую очередь, возможность непосредственного исследования деятельности субстрата в подобных экспериментах, возможность одновременного и сепаратного исследования в них деятельности широкого диапазона поверхностных и глубинных нервных образований мозга, начиная с клеточного уровня и до очагов и областей.

Результаты проводимых в наших и зарубежных лабораториях обширных и весьма интенсивных электрофизиологических исследований условнорефлекторной деятельности мозга дают основание сказать, что эти расчеты и надежды не лишены основания.

Мы не намерены дать здесь обзор, анализ и оценку полученного в этих исследованиях большого фактического материала

или же теоретических положений разных авторов по обсуждаемому предмету. Мы ограничимся только одним общим замечанием принципиального, с нашей точки зрения, значения.

Имеется достаточное основание считать, что подавляющее большинство фактов, полученных до недавнего времени при использовании электрофизиологических феноменов десинхронизации, навязанного ритма, пространственной синхронизации и переносных ответов вызванных потенциалов в качестве индикаторов условного рефлекса, характеризуют в основном начальную стадию процесса образования этого рефлекса, акт его рождения и неизбирательного обобщения, когда он похож больше на феномены, известные в нейрофизиологии под названиями банунга, суммационного рефлекса, доминанты и т. п., чем на истинный условный рефлекс с его качественно специфическими свойствами. Изменения в названных ЭЭГ-феноменах, как правило, имеют диффузный и генерализованный характер и охватывают обширные области коры большого мозга и субкортикальных структур. Эти факты не только подтвердили полностью правильность полученных прежде при помощи павловского классического метода данных относительно начальной стадии развития условного рефлекса, к тому же подтвердили более точным и как бы непосредственным и универсальным для всей нервной системы «языком» электрофизиологических феноменов, но в них нашли отражение и отдельные новые детали процесса.

В качестве таких новых моментов в процессе образования условного рефлекса, выявленных в этих исследованиях, могли быть названы, например, указания на существование фазы начальной локализации «новорожденного» рефлекса перед фазой генерализации, установление факта синхронной активности не только между кортикальными зонами, вовлеченными в образование условного рефлекса, но и между ними и обширным кругом подкорковых нервных структур. В подтверждение ранее установленных фактов в отношении начальной стадии образования условного рефлекса при помощи более точных приемов исследования, как и в установлении некоторых деталей этого процесса, и состоит, с нашей точки зрения, основное и немаловажное научное значение результатов названных исследований.

Дело в том, что как только вновь образованный рефлекс на известном этапе своего развития получает «паспорт зрелости», т. е. становится подлинным условным рефлексом и основой высшей нервной деятельности, делается отшлифованной формой кортикальной интеграции функций организма и совершенным средством высшей приспособительной регуляции его взаимоотношений с окружающей средой, — диффузные по характеру изменения в большинстве из названных ЭЭГ-феноменов, проис-

шедшие в начальной фазе его образования, в последующем ограничиваются проекционными областями сигнального и подкрепляющего раздражителей, постепенно ослабляются, а затем исчезают не только из этих кортикальных структур, но и из тех глубинных специфических и неспецифических центральных нервных образований, в которых они также возникают в процессе зарождения условного рефлекса. По существу говоря, с этими феноменами происходит хорошо знакомый нейрофизиологам процесс, известный под названием привыкания (*habituation*).

Все сказанное приводит нас к заключению, что упомянутые выше неустойчивые изменения не могут считаться достоверным электрофизиологическим выражением специализированной, локализованной и упроченной условной связи. Нам кажется, что эти изменения характеризуют функциональное состояние вовлеченных в процесс образования условного рефлекса центральных нервных структур в период зарождения этого рефлекса, когда в соответствующих популяциях нейронов высших отделов центральной нервной системы происходят еще неизвестные по своей природе пластические и функциональные изменения, лежащие в основе образования условной связи.

Одновременно с этим за последние годы некоторые исследователи, практически независимо друг от друга, получили экспериментальные данные, свидетельствующие о более или менее стабильных изменениях в некоторых других электрофизиологических феноменах, возникающих при образовании условного рефлекса и сохраняющихся в последующих стадиях его формирования. К ним относятся, прежде всего, изменения амплитуды первичного кортикального ответа на периферические раздражители разной модальности, использованные в качестве сигнального или подкрепляющего раздражителей (Артемов, 1956; Ройтбак, 1963; Коган, 1962; Варга; Галамбос — Galambos, 1962; Иошии, 1962; Геркен и Нефф — Gerken, Neff, 1963; Джон — John, 1961, и др.). Факты об ослаблении и исчезновении этих ответов либо их значительном усилении наблюдались экспериментаторами в опытах на животных, в которых сочетались не два так называемых индифферентных раздражителя, а раздражитель такого типа с пищей или электрокожным раздражением или с каким-нибудь другим биологически высоковажным раздражителем. Однако эти факты не имеют существенного значения для понимания процесса замыкания и формирования условной связи не только потому, что они разноречивы и даже противоречивы, но еще и потому, что уменьшение или увеличение амплитуды первичного ответа может быть выражением изменения функционального состояния одних только генерирующих его нервных структур, но отнюдь не выражением сложного синтетического процесса с включением разных нейрональных популяций в единый комплекс особой структуры.

В этом отношении более значимыми представляются экспериментальные факты, касающиеся изменений вторичных или поздних ответов тех же вызванных потенциалов и полученные в большинстве своем попутно в опытах А. И. Ройтбака (1960), Р. С. Мнухиной (1964), Джона (John, 1961), Роуланда и Голдстоуна (Rowland, Goldston, 1963), Клингберга и Граштьяна (Klingberg, Grastyan, 1963), Пиккенгайна (Pickenhain, 1965), Геркена и Неффа (Gerken, Neff, 1963) и в особенности в специальных экспериментах сотрудников нашей лаборатории — У. Г. Гасанова, Г. Л. Ванециан, Ф. К. Дауровой, Э. Е. Долбакяна, Е. А. Романовской и Р. К. Борукаева. В целом в этих экспериментах было установлено, что при выработке условного рефлекса происходит значительное и стабильное усиление и удлинение поздних ответов вызванных потенциалов как в кортикальной проекции сигнального раздражителя, так и в кортикальной проекции подкрепляющего раздражителя.

Известное сходство с этими данными имеют факты, полученные Уолтером (1966) при выработке условных рефлексов на людях. Вслед за первичным ответом, вызванным условным раздражителем, следует позитивно-негативная волна значительной амплитуды и длительности (так называемая волна ожидания). Близкие данные также на людях были получены И. А. Пеймером и М. Л. Модиним (1966), Дэвисом (Davis, 1966) и др.

К стабильным электрофизиологическим показателям условного рефлекса относится также установленное в лабораториях В. С. Русинова (1962) и Ф. Моррелла (Moggell, 1961, 1962) изменение уровня постоянного потенциала при выработке пищевого или оборонительного условных рефлексов. Причем этот потенциал изменяется в пределах кортикальных проекций как сигнального, так и подкрепляющего раздражителей, как в сторону позитивности, так и в сторону негативности.

Наконец, наиболее значительными и обстоятельно изученными из фактов по данному вопросу следует считать полученные сотрудниками нашей лаборатории Г. Т. Сахиулиной, Г. Х. Мержановой, Э. Б. Любчинским и В. М. Сердюченко данные относительно появления дополнительной стабильной и высокоамплитудной волны к потенциалу вовлечения и к потенциалу нарастания, когда вызывающее их низкочастотное электрическое раздражение специфических или неспецифических таламических образований превращается в сигнальное раздражение для локально-двигательного пищедобывательного условного рефлекса.

Ниже приводится конспективный обзор этих данных, а также упомянутых выше и других фактов сотрудников нашей лаборатории относительно изменений других видов вызванных потенциалов при выработке различных условных рефлексов.

Следует предварительно заметить, что, приступая к систематическому экспериментальному изучению обсуждаемого здесь

сложного, важного и достаточно запутанного вопроса, мы руководствовались определенными теоретическими установками, которые, как нам казалось, должным образом не учитывались большинством других исследователей. Соответственно этим установкам и были уточнены задачи исследований и разработаны конкретные планы и приемы экспериментов (Асратян, 1965).

Считая условный рефлекс специализированным, локализованным и хроническим явлением в деятельности мозга, мы совместно с сотрудниками поставили перед собой задачу попытаться выявить и исследовать такое электрофизиологическое его выражение, которое характеризовалось бы точно такими же особенностями, т. е. было бы в достаточной степени локальным, специализированным и стабильным. Мы считали, что распространенный прием регистрации избранных в качестве индикатора электрофизиологических показателей с обширной поверхности корковых концов анализаторов сигнального или подкрепляющего раздражителей недостаточен для решения этой деликатной задачи. Для этого нами по ходу выработки, специализации и упрочения разных видов классических и инструментальных условных рефлексов тщательно изучаются изменения в картине электрической активности тех именно пунктов коры большого мозга, которые, по замыслу опыта, вовлекаются в процесс формирования данного конкретного вида условного рефлекса и топика которых точно определяется при помощи адекватных функциональных тестов во время операции по хроническому вживлению отводящих электродов. В качестве индикаторов или показателей электрической активности подобных пунктов используются, как уже говорилось выше, такие общеизвестные электрические феномены, как вызванные потенциалы на звуковую, световую и электрокожную стимуляцию, потенциалы вовлечения, вызванные электростимуляцией медиальных ядер таламуса (*n. geniens* или *n. paracentralis*), потенциалы нарастания, вызванные электростимуляцией специфических ядер таламуса (*n. ventr. lateralis*), дендритные потенциалы или следовые разряды, вызванные прямым электрораздражением изучаемых пунктов коры и т. п.

Полученный сотрудниками нашей лаборатории фактический материал по данному вопросу неоднороден. Динамика и характер изменений электрической активности изучаемых нами кортикальных пунктов в процессе выработки, специализации и упрочения условных рефлексов зависят от многих обстоятельств и факторов — разновидности условных рефлексов, избранного электрофизиологического феномена в качестве индикатора, вида и индивидуальных особенностей подопытного животного и т. п. В нашу задачу не входит описывать здесь частные особенности имевших место изменений в разных показателях электрической активности мозга, используемых нами в качестве индикаторов выработки условных рефлексов, и проанализировать причины

наблюдаемых при этом вариаций. Мы ограничимся лишь коротким описанием и трактовкой того общего, что имеется в изменениях узора и других параметров этих феноменов, выявленных в экспериментах сотрудников нашей лаборатории.

Как правило, в процессе выработки, специализации и упрочения условного рефлекса основной или, точнее, первичный потенциал индикаторного электрофизиологического феномена уменьшается в той или иной степени в амплитуде и, что особенно существенно, узор этого феномена усложняется и видоизменяется либо путем добавления к основному потенциалу новой поверхностно-негативной волны значительной амплитуды и продолжительности, либо резким усилением поздних потенциалов, следующих за основным потенциалом. Важно отметить, что эти изменения стабильны и, как правило, строго локализованы в рамках точной, порой даже точечной кортикальной проекции раздражений, сочетаемых в экспериментах при выработке данного условного рефлекса.

Вот несколько характерных примеров. В первоначальных опытах Г. Т. Сахиулиной и Г. Х. Мержановой (1965), поставленных несколько лет назад, низкочастотное электрическое раздражение ядер средней линии таламуса у кошек (в качестве будущего сигнального раздражения) сочеталось с пищедобывательным движением одной из передних лап. Как уже известно из прежних наших публикаций и из сообщений Г. Т. Сахиулиной и Г. Х. Мержановой, ими было установлено, что в процессе образования условного рефлекса узор потенциалов вовлечения в моторном кортикальном пункте «работающей» конечности претерпевает значительные и сложные изменения, приводящие к тому, что в стадии специализации, локализации и упрочения условного рефлекса узор потенциалов в целом приобретает характерные и стабильные очертания, существенно отличающиеся от исходного узора. Суть этих изменений сводится к тому, что несколько уменьшается основное или первичное поверхностно-негативное колебание и, самое существенное, за ним следует совершенно новое, также поверхностно-негативное колебание, которое достигает большой выразительности и, как правило, превосходит основное колебание как по амплитуде, так и по продолжительности. В таком преобразованном виде и с таким комплексным узором известный электрофизиологический феномен стабилизируется и становится таким же хроническим явлением, как и условный рефлекс в естественном эффекторном выражении.

В дальнейшем аспирантом Э. Б. Любчинским такие же результаты с потенциалами вовлечения были получены в аналогичных экспериментах на собаках. Регистрируя потенциалы как в моторном, так и в сенсорном кортикальных пунктах «рабочей» конечности подопытных собак, Э. Б. Любчинский установил, что в обоих пунктах дополнительная поверхностно-отрицательная

волна со временем усложняется в структуре, достигает даже большей амплитуды, и поэтому узор в целом приобретает более сложные очертания (рис. 1), чем это имело место в упомянутых опытах Г. Т. Сахиулиной и Г. Х. Мержановой.

Принципиально такие же результаты были получены Г. Т. Сахиулиной, Г. Х. Мержановой и В. М. Сердюченко в недавних опытах на кошках, в которых с пищедобывательным рефлексом одной из передних лап сочеталась низкочастотная электростимуляция специфических ядер таламуса, вызывающая в сенсомоторной коре потенциалы нарастания. Ими было установлено, что узор регистрируемых в кортикальном пункте «рабочей» лапы потенциалов нарастания по мере выработки условного рефлекса претерпевал примерно такие же изменения, как и узор потенциалов вовлечения в упомянутых выше опытах на кошках и собаках. И в данном случае вслед за основным потенциалом стала появляться, возрастать и стабилизироваться дополнительная поверхностно-негативная волна со значительной амплитудой и продолжительностью (рис. 2), чаще даже две волны с разными латентными периодами.

Во многих отношениях исключительный интерес представляют новые факты, полученные Г. Т. Сахиулиной и В. М. Сердюченко при выработке запаздывающего пищедобывательного условного рефлекса у кошек на раздражение тех же специфических таламических ядер. Было решено раздражать названные ядра не в течение всего 20-секундного периода запаздывания (что могло привести к повреждению их), а четырьмя залпами секундной продолжительности с 4-секундными интервалами между ними. Как видно из приведенной электрограммы одного из таких опытов (рис. 3), дополнительная волна к потенциалу нарастания отсутствует на первый залп применения условного раздражителя, появляется на второй залп, усиливается на третий, а на четвертый залп, т. е. непосредственно перед пищевым подкреплением несколько ослабляется (небезынтересно отметить, что здесь она появляется позже, чем при предшествующих залпах).

Все перечисленные выше исследования характеризуются также следующими общими моментами. Изменения в узоре названных электрофизиологических феноменов, в первую очередь появление и формирование дополнительной поверхностно-отрицательной волны, характеризуют условный рефлекс на стадии его специализации, локализации и упрочения. Как правило, эти изменения наступают после того, как пищедобывательный условный рефлекс в своем естественном проявлении достигает значительного уровня совершенства. Существует довольно тесная корреляция между естественным проявлением пищедвигательного условного рефлекса и электрофизиологическим его выражением. При достаточной прочности условного рефлекса низкочастотное раздражение неспецифических ядер таламуса вызывает, как

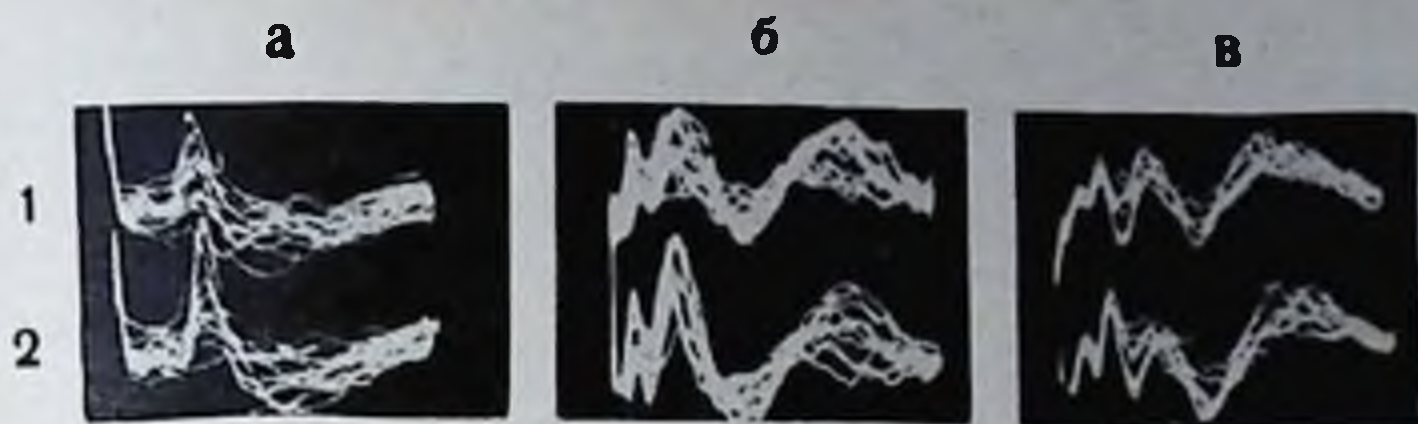


Рис. 1. Потенциалы вовлечения в сенсорном (1) и моторном (2) кортикальных пунктах пищедобывающей лапы у собак до (а) и после (б и в) выработки пищевого условного рефлекса (опыты Э. Б. Любчинского)

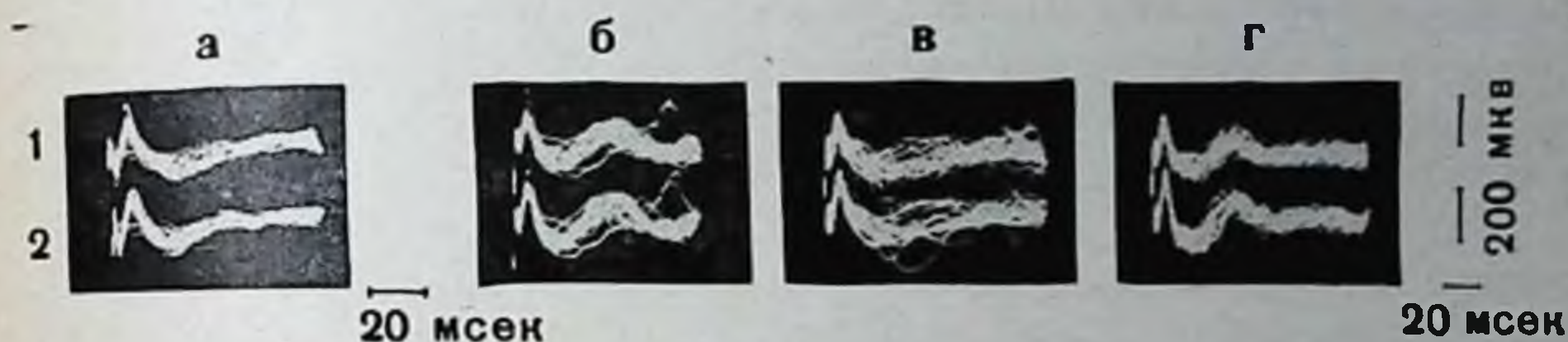


Рис. 2. Потенциалы нарастания в кортикальном моторном пункте (1, 2) пищедобывающей лапы у кошек до (а) и после (б) выработки пищевого рефлекса; те же потенциалы после угашения (в) и восстановления (г) условного рефлекса (опыты Г. Т. Сахиулиной и В. М. Сердюченко)

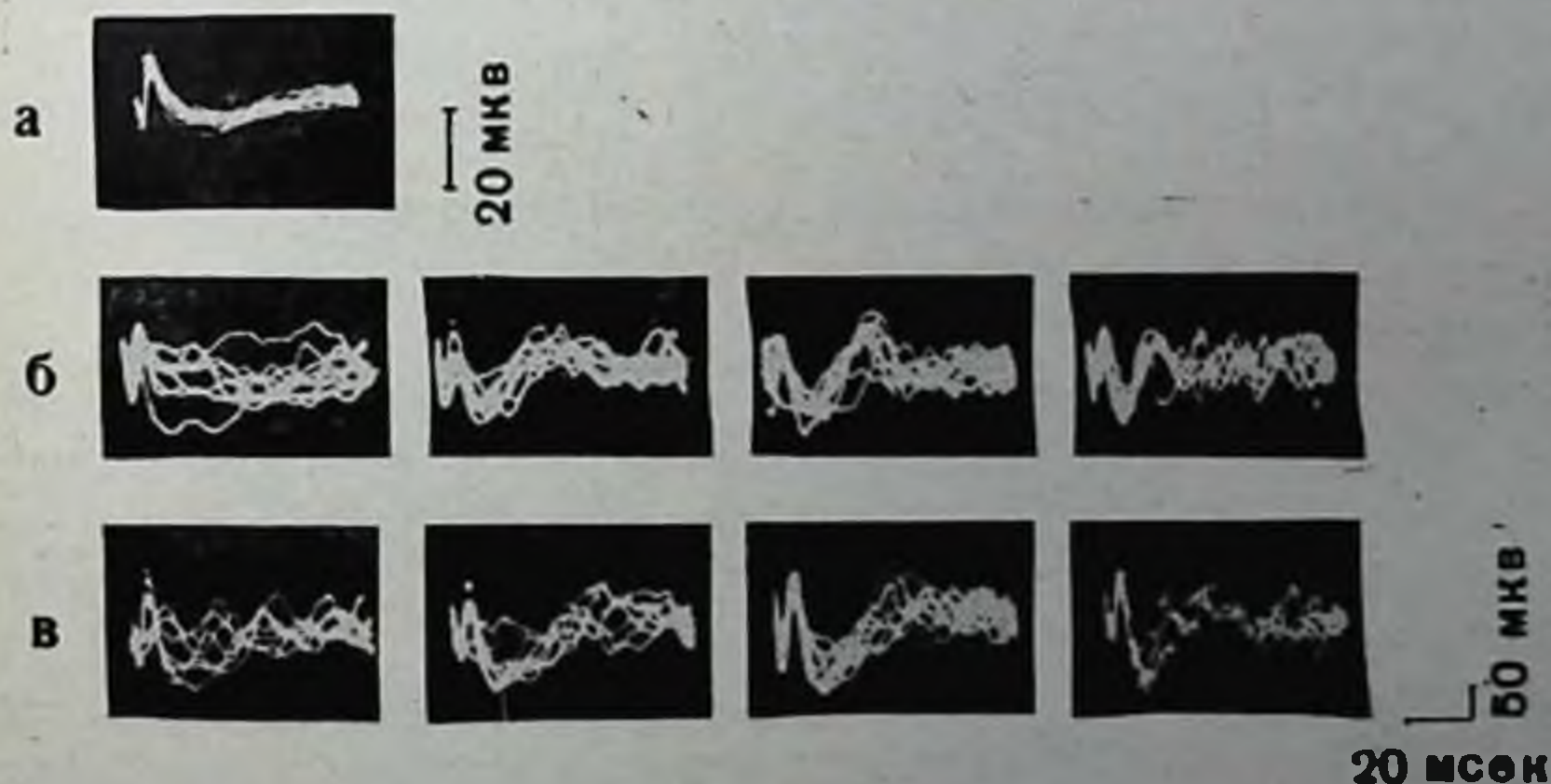


Рис. 3. Потенциалы нарастания в кортикальном моторном пункте пищедобывающей лапы у кошек до (а) и после (б, в) выработки прерывисто-запаздывающего пищевого условного рефлекса.

правило, параллельно с упомянутыми комплексными потенциалами в определенных пунктах коры мозга также поворот головы животного к кормушке, приближение к ней, часто и локальное пищедобывательное движение лапы еще до появления пищи. Практически то же самое наблюдается при низкочастотном раздражении неспецифических ядер таламуса, с той разницей, что в этом случае гамма пищедвигательных реакций развертывается после кратковременной задержки. Далее, если почему-либо ослабляется и исчезает пищевой рефлекс у животного, в точном соответствии с этим ослабляются и исчезают также описанные выше новообразованные дополнительные потенциалы.

Особый интерес представляют изменения узора этих потенциалов при торможении условных рефлексов.

Опыты с угашением условных рефлексов были проведены во всех упомянутых исследованиях наших сотрудников. И в этом случае четко выступает прямая корреляция между естественным проявлением пищедобывательного рефлекса и его электрофизиологическим выражением в виде описанных выше изменений в узорах потенциалов вовлечения и нарастания. Не касаясь частностей, отметим, что по ходу угашения пищедобывательного условного рефлекса знакомый нам узор обоих индикаторных электрофизиологических феноменов претерпевает глубокую обратную эволюцию, а именно — весьма медленно и волнообразно ослабляется и исчезает новообразованная волна, вслед за ней, при глубоком угашении, ослабляется, иногда и исчезает также основная волна (рис. 4). Важно отметить, что при угашении пищедобывательного рефлекса так же, как и при его выработке, натуральное его проявление значительно опережает электрофизиологическое его выражение. Даже после полного торможения всей видимой гаммы пищедвигательных реакций индикаторные электрофизиологические феномены с характерным условнорефлекторным узором некоторое время все еще четко проявляются. Г. Т. Сахиулина и Э. Б. Любчинский проводили опыты с выработкой дифференцировки. Для этого они вживляли две пары электродов в ядра средней линии таламуса у собак. После того как на раздражение одной из пар электродов был выработан и упрочен пищедобывательный рефлекс с его типичным электрофизиологическим выражением, раздражение при помощи второй пары электродов с места вызывало четкий пищедвигательный условный рефлекс, но условнорефлекторное изменение узора потенциалов вовлечения не было ярко выражено ни в чувствительном, ни в моторном кортикальных пунктах «рабочей» лапы. Последующее эпизодическое применение этих электродов без подкрепления пищей привело в общем к тем же результатам, что и угашение (рис. 5).

Весьма существенно и то, что во всех отмеченных выше случаях изменения в узорах названных потенциалов специфичны

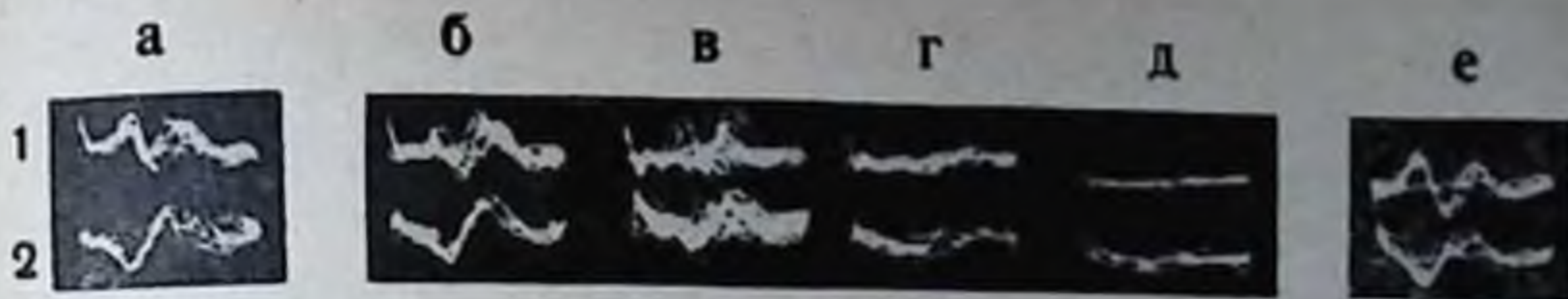


Рис. 4. Потенциалы вовлечения в кортикальном моторном (1) и сенсорном (2) пунктах пищедобывающей лапы у собак до угашения (а) в процессе угашения (б, в, г, д) и после восстановления (е) пищевого условного рефлекса (опыты Э. Б. Любчинского и Г. Т. Сахиулиной)



Рис. 5. Потенциалы вовлечения в кортикальном сенсорном (1) и моторном (2) пунктах пищедобывающей лапы у собак на дифференцировочное раздражение до (а) и после (б) выработки дифференцировки (опыты Э. Б. Любчинского и Г. Т. Сахиулиной)

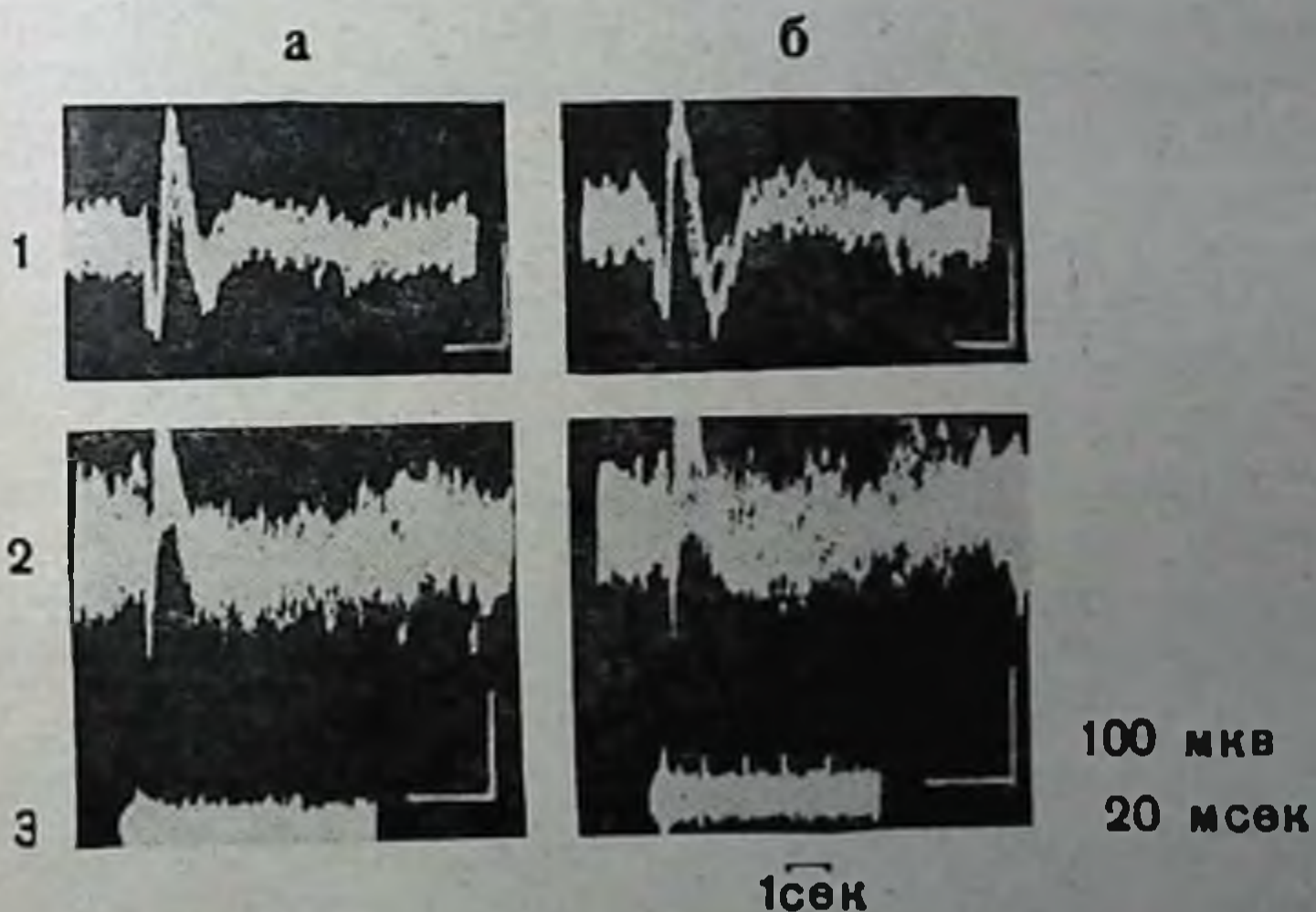


Рис. 6. Вызванные потенциалы в первичной слуховой зоне коры (1) и во внутреннем коленчатом теле (2) до (а) и после (б) выработки мигательного условного рефлекса (3) на звуковые щелчки (опыты Г. Л. Ванеццаи)

для кортикального пункта «работающей» лапы и локализованы только в его структурах. Такие изменения не наблюдаются в узоре потенциалов вовлечения даже тех пунктов коры, которые всего на несколько миллиметров отдалены от этого пункта.

Исследования интересующего нас вопроса о стабильных и локальных электрофизиологических показателях условного рефлекса, проводимые другой группой сотрудников лаборатории — У. Г. Гасановым, Г. Л. Ванециан и Ф. К. Дауровой, в методическом отношении отличаются от исследований, только что описанных: в качестве сигнального раздражителя в экспериментах этой группы используются звуковые щелчки или световые вспышки, а в качестве подкрепляющего мигательный рефлекс, вызванный струей воздуха. Ввиду того что и в этих исследованиях руководящими были те же самые принципы проведения экспериментов, в первую очередь — принцип точной локализации пунктов приложения электродов, это обеспечило получение фактических данных не только сравнимых, но в принципе весьма близких к описанным выше. Так, У. Г. Гасановым (1966) (как это известно из прежних его публикаций и из наших обзоров) было установлено, что у кошек при выработке мигательного условного рефлекса на звуковые щелчки по мере формирования, специализации и упрочения условного рефлекса узор вызванных потенциалов в ядерной части слуховой коры претерпевает значительные и стабильные изменения следующего характера: к первичному ответу, несколько уменьшенному в амплитуде благодаря резкому усилению вторичных ответов, как бы прибавляется поздняя негативная волна значительной амплитуды и продолжительности. Как показали обстоятельные опыты У. Г. Гасанова, это условнорефлекторное изменение узора вызванных щелчком потенциалов имеет стабильный характер, достаточно точно локализовано и хорошо коррелирует с естественным эффекторным проявлением мигательного условного рефлекса. Если по какой-либо причине мигательный рефлекс отсутствует, то и поздние волны вызванного потенциала сглаживаются.

Г. Л. Ванециан в аналогичных экспериментах на кошках регистрировала вызванные щелчками ответы не только на кортикальном уровне, но и во внутреннем коленчатом теле. Подтвердив данные У. Г. Гасанова в отношении изменения этих потенциалов в слуховой коре, Г. Л. Ванециан установила, что при выработке мигательного условного рефлекса на звуковой раздражитель вызванный потенциал во внутреннем коленчатом теле не претерпевает заметных изменений (рис. 6), хотя чувствительность его значительно повышается.

Весьма характерны данные, полученные Ф. К. Дауровой в недавних опытах на кошках с выработкой мигательных условных рефлексов на световые вспышки и регистрацией вызванных потенциалов как в зрительной, так и в слуховой коре.

Выяснилось, что при выработке прочных условных рефлексов потенциалы в слуховой коре не претерпевают изменений, а узор вызванных потенциалов в зрительной коре изменяется в том же духе, что и в описанных выше опытах У. Г. Гасанова и Г. Л. Ванецян (рис. 7).

При торможении условного рефлекса (угашение, запаздывание, дифференцировка) отмеченные выше изменения вызванных потенциалов постепенно развиваются в обратном порядке, и потенциалы приобретают исходный вид (рис. 8). При восстановлении условных рефлексов вновь восстанавливается и типичный условнорефлекторный узор потенциалов.

Следует отметить, что в этих экспериментах с мигательными условными рефлексами выявилась более строгая прямая корреляция между эффекторным их проявлением и описанными

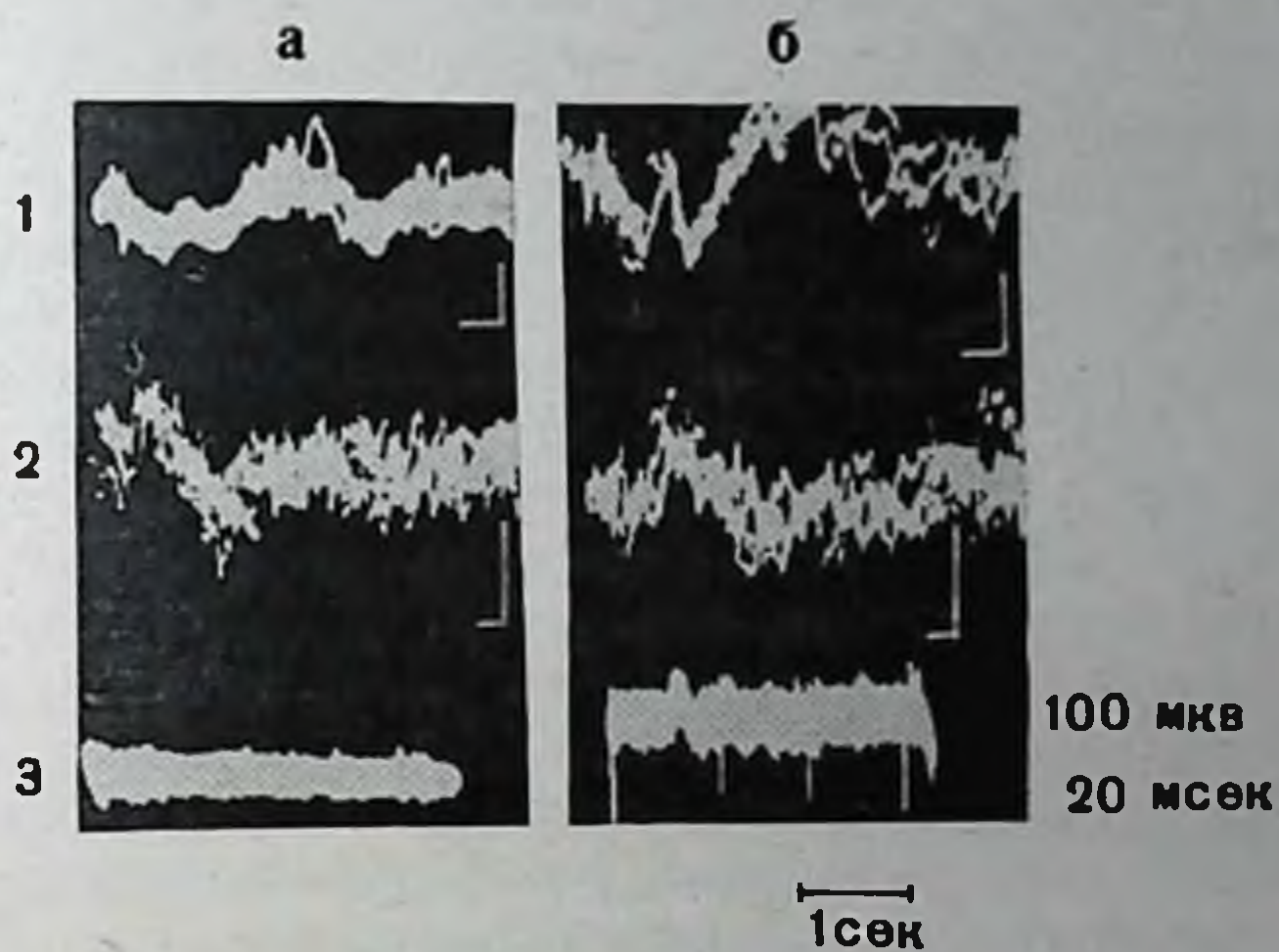


Рис. 7. Вызванные потенциалы на вспышку света в слуховой (1) и зрительной коре (2) до (а) выработки мигательного рефлекса (3) и после (б) (опыты Ф. К. Дауровой)

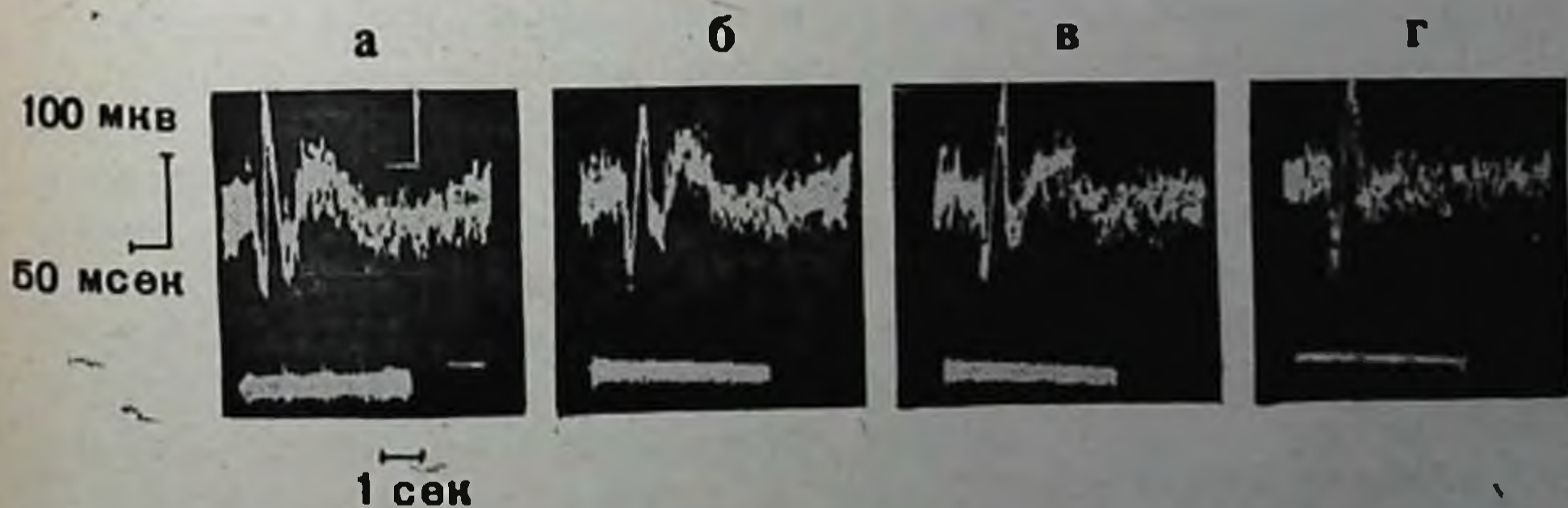


Рис. 8. Вызванные потенциалы в первичной слуховой зоне до (а) и в процессе угашения (б, в, г) мигательного условного рефлекса на звуковые щелчки (опыты У. Г. Гасанова)

выше изменениями в узоре адекватных вызванных потенциалов, чем между эффекторным выражением пищедобывательных условных рефлексов и условнорефлекторным преобразованием узора потенциалов вовлечения и потенциалов нарастания. Причем это наблюдается как по ходу выработки и формирования условного рефлекса, так и по ходу развития угасательного, запаздывающего и дифференцировочного торможения.

Нами в схематическом изложении были представлены наиболее значительные факты, полученные в нашей лаборатории при изучении вопроса о стабильных и локальных электрофизиологических показателях условного рефлекса, но ими не исчерпываются результаты исследований по этому вопросу, проводимых нами широким фронтом. Другие сотрудники лаборатории в своих экспериментах используют другие электрофизиологические феномены и рефлексы. Л. И. Чилингарян и Е. К. Давыдова изучают изменения дендритных потенциалов при выработке элементарных электрооборонительных двигательных условных рефлексов на прямое раздражение коры в качестве условного раздражения; Е. А. Романовская и Р. К. Борукаев исследуют изменения вызванных акустическим и электрокожным раздражениями потенциалов при условнорефлекторном переключении оборонительных и пищевых условных рефлексов; Р. Л. Гасанова и аспирант Э. Е. Долбакян наблюдают изменения вызванных потенциалов при выработке первичных и вторичных электрооборонительных инструментальных условных рефлексов; О. Н. Васильева изучает изменения веретен в сенсомоторной коре, вызванных электро-раздражением головки хвостатого ядра при выработке на это раздражение электрооборонительного условного рефлекса. В некоторых из этих исследований получены уже достоверные факты, которые в целом сходны с описанными выше.

Не касаясь деталей, отметим, что в экспериментах Е. А. Романовской и Р. К. Борукаева с переключением было установлено, что только одной условнорефлекторной «настройкой» достаточно, чтобы на этом фоне фазные условные раздражители вызвали потенциалы с дополнительной волной. Изменение узора вызванных потенциалов в описанном направлении констатировал Э. Е. Долбакян при выработке электрооборонительных условных рефлексов типа избавления. В опытах Е. К. Давыдовой и Л. И. Чилингарян было показано, что по ходу выработки электрооборонительного условного рефлекса на прямое раздражение определенных пунктов коры вызванные этим раздражением дендритные потенциалы претерпевают значительные и стабильные изменения, а именно — сильно уменьшается их амплитуда, порой даже меняется их знак.

Таким образом, мы в настоящее время уже располагаем достаточным экспериментальным материалом для утверждения, что появление дополнительного высокоамплитудного и стабиль-

ного поверхностно-негативного потенциала к различного рода вызванным потенциалам, к тому же только в кортикальных пунктах, вовлеченных в образование условного рефлекса, может рассматриваться как достоверное и адекватное электрофизиологическое выражение специализированного и локализованного условного рефлекса.

Этот вывод может быть подкреплён некоторыми экспериментальными данными и других исследователей, хотя в истолковании и оценке этих фактов наши взгляды порой и не совпадают. В этой связи, кроме уже упомянутых данных Уолтера А. И. Ройтбака, Дэвиса и других, касающихся появления разной конфигурации поверхностно-негативных волн при выработке разного рода условных рефлексов, могут быть специально упомянуты также новые факты Граштьяна и Ангьяна (Grastyan et al., 1965) и некоторые факты, полученные в лаборатории В. С. Русинова, имеющие более тесное отношение к описанным выше нашим фактам.

Граштьян и Ангьян, раздражая у кошек некоторые таламические образования (*n. reuniens*, *n. centrum medianum* или *n. centralis anterior*) на фоне их готовности к осуществлению условных рефлексов общедвигательного характера избегания или приближения, наблюдали такие же дополнительные волны к потенциалам вовлечения, как и сотрудники нашей лаборатории. Разница заключалась в том, что в опытах венгерских исследователей эти потенциалы возникали не в отдельных пунктах, а на значительной площади сенсомоторной коры, что может быть обусловлено методическими особенностями — общедвигательным характером условных рефлексов.

Данные Р. А. Павлыгиной, П. И. Калинина и других сотрудников В. С. Русинова (1962) имеют отношение к нашим фактам с несколько иной стороны. Создавая у подопытных животных кортикальный доминантный очаг, они наблюдали появление в этой зоне нестабильных дополнительных поверхностно-негативных волн к потенциалу вовлечения, к вызванному ответу и дендритному потенциалу, когда вызывающие эти потенциалы специфические раздражения несколько раз применялись сочетанно. Эти факты являются новым доказательством родственной связи между условным рефлексом и явлениями доминанты и суммационного рефлекса.

Известное отношение к нашим данным имеют также описанные Чангом (1962), Стернаде (Steriade et al., 1962), Тисом и Киангом (Teas, Kiang, 1964) и другими нейрофизиологами факты, свидетельствующие о том, что усиление поздних ответов вызванных потенциалов может наблюдаться и при определенных потенцирующих воздействиях на кору, например, под влиянием фонового освещения, при стимуляции определенных нервных образований, эмоциональных возбуждениях, воздействии нейро-

тропных средств, а то и без уловимых причин. Нам кажется, что эти факты не противоречат нашим и не могут рассматриваться как аргументы против нашего теоретического положения о том, что появление новых или усиление поздних волн является наиболее достоверным электрофизиологическим выражением специализированного и локализованного условного рефлекса.

Во-первых, чисто внешнее сходство этих феноменов еще не означает, что они имеют одно и то же происхождение, порождены одними и теми же нервными элементами. Но если даже допустить, что в обоих случаях появление таких волн есть выражение повышенной возбудимости и синхронной активности одних и тех же нервных структур коры, то и это не может быть аргументом против приведенного нами теоретического положения. Подобные изменения в функциональном состоянии и деятельности кортикальных нервных элементов могут иметь место под влиянием разных эпизодических факторов, быть нестабильными и носить региональный или генерализованный характер, как это в действительности и происходит в упомянутых выше случаях. Но подобные изменения могут наблюдаться и в нервных элементах условной связи как новообразованной структурно-функциональной единицы, имеющей определенную локализацию и специализацию, и могут быть стабильными, что, очевидно, и имеет место в нашем случае.

В заключение следует сказать, что экспериментальная работа нашей лаборатории по изучению электрофизиологического выражения условного рефлекса носила и пока еще носит характер феноменологических исследований, и к изучению тонких структурных и функциональных основ и механизмов изучаемых нами явлений мы только приступаем. Поэтому не представляется целесообразным вдаваться здесь в детальный анализ и интерпретацию полученных нами фактов. Имеющие же к ним кое-какое отношение данные других исследователей позволяют пока ограничиться лишь некоторыми беглыми замечаниями в этом плане.

Можно считать обоснованным предположение, что появление дополнительных высокоамплитудных волн или значительное усиление поздних волн вызванных потенциалов разного происхождения более адекватно и достоверно отражают процесс образования и специализации условнорефлекторной связи в высших центральных нервных образованиях, чем изменения амплитуды или других параметров первичных ответов или основных волн этих же потенциалов, не говоря уже об изменениях в фоновой активности этих образований.

Для нас первостепенно важным является ответ на вопрос: какие мозговые структуры ответственны за появление новой волны или усиление поздних потенциалов при выработке и специализации условного рефлекса?

Имеются достаточные основания предполагать, что эти волны кортикального происхождения. Об этом свидетельствует, по меньшей мере, факт появления их только в кортикальных пунктах, вовлеченных в образование условной связи. Если бы они формировались в подкорковых структурах, порождающих разного рода вызванные потенциалы в коре, то дополнительные волны должны были сопровождать вызванные потенциалы повсеместно в коре, где только они возникают. Кроме того, в опытах Г. Л. Ванецян было показано, что при выработке мигательных условных рефлексов на акустическое раздражение узор вызванных потенциалов во внутреннем коленчатом теле не изменяется, тогда как в слуховой коре эти потенциалы претерпевают знакомые изменения. Разумеется, для окончательного решения этого вопроса требуются дополнительные исследования, что нами и планируется на ближайшее будущее.

Что касается нервных элементов самой коры, порождающих эти волны, то наши представления по этому вопросу носят пока сугубо умозрительный характер. Как известно, происхождение и сущность использованных нами в качестве индикаторов электрофизиологических феноменов — потенциалов вовлечения, потенциалов нарастания, вызванных ответов и т. д. — остается во многих отношениях далеко не ясным и дискуссионным, и в нашу задачу не входит обсуждать здесь этот сложный вопрос. Тем не менее, было бы правомерно рассматривать происходящие в них закономерные и стабильные изменения в фазе специализации, локализации и упрочения условных рефлексов, в частности, появление совершенно новой стабильной дополнительной волны к потенциалам вовлечения и потенциалам нарастания и стабильное и значительное усиление поздних волн вызванных потенциалов, как электрофизиологическое выражение функциональных, пластических и цитохимических изменений в клеточных популяциях «заинтересованных» кортикальных пунктов и особенно интернейронов с их мощным и разнообразным синаптическим аппаратом, вовлеченных в процесс формирования условной связи. Таким образом, мы полагаем, что эти волны являются электрофизиологическим выражением активности условной связи, подразумевая под этим цепь из трех основных звеньев: популяции нейронов пункта сигнального раздражителя, популяции нейронов кортикального пункта подкрепляющего раздражителя, и главное, популяции интернейронов, связывающих эти пункты и составляющих с ними вместе единое целое.

Нам представляется, что в какой-то мере это предположение находится в соответствии с допущением Чанга (1962), Пурпура (Purpura, 1965), Грундфеста (Grundfest, 1957), А. И. Ройтбака (1963) и некоторых других авторитетных нейрофизиологов, что поверхностно-отрицательные потенциалы коры порождаются активностью нервных элементов верхних ее слоев.

ЛИТЕРАТУРА

- Анохин П. К. 1958. Электрофизиологический анализ условного рефлекса. М., Медгиз.
- Артемов В. В. 1956. Труды Ин-та физиологии, 5, 110.
- Асратян Э. А. 1965. Журн. высш. нервн. деят. (ВНД), 15, 202.
- Беленков Н. Ю. 1965. Условный рефлекс и подкорковые образования мозга. М., изд-во «Медицина».
- Воронин Л. Г., Котляр Б. И. 1962. Журн. ВНД, 12, 547.
- Гасанов У. Г. 1966. Журн. ВНД, 16, 769.
- Гасто А., Роже А. 1962. В сб. «Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности». М., Изд-во АН СССР, стр. 18.
- Джаспер Г., Риччи Г., Доун Б. 1962. В сб. «Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности». М., Изд-во АН СССР, стр. 129.
- Думенко В. Н. 1955. Труды Ин-та высш. нервн. деят., серия физиол., 1, 335.
- Иошин Н., Мацумото Дж., Огура Х., Симокоти М., Ямагути В., Ямасаки Г., В сб. «Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности». М., Изд-во АН СССР, стр. 187.
- Коган А. Б. 1962. В сб. «Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности». М., Изд-во АН СССР, стр. 42.
- Кратин Ю. Г. 1967. Электрические реакции мозга на тормозные сигналы. Л., изд-во «Наука».
- Ливанов М. Н. 1962. В сб. «Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности». М., Изд-во АН СССР, стр. 174.
- Мнухина Р. С. 1964. Электроэнцефалографические исследования условнорефлекторных реакций и их анализ в свете теории Н. Е. Введенского. Л., ЛГУ.
- Мегун Т. В. 1962. В сб. «Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности». М., Изд-во АН СССР, стр. 208.
- Морелл Ф. 1962. В сб. «Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности». М., Изд-во АН СССР, стр. 54.
- Пеймер И. А., Модин М. Л. 1966. В кн. «Электрофизиология центральной нервной системы». Материалы V Всесоюзн. конф. Тбилиси, 236.
- Рабинович М. Я. 1963. Гагрские беседы, 4, 261.
- Ройтбак А. И. 1963. Гагрские беседы, 3, 165.
- Русинов В. С. 1962. В сб. «Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности». М., Изд-во АН СССР, стр. 288.
- Сахиулина Г. Т., Мержанова Г. Х. 1965. Журн. ВНД, 15, 3.
- Трофимов Л. Г., Любимов Н. Н., Наумова Т. С. 1962. В сб. «Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности». М., Изд-во АН СССР, стр. 276.
- Уолтер Грей. 1966. Живой мозг. М., изд-во «Мир».
- Фессар А. 1962. В сб. «Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности». М., Изд-во АН СССР, стр. 147.
- Чанг Х. Т. 1962. В сб. «Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности». М., Изд-во АН СССР, 69.
- Эрнандес-Пеон Р. 1962. В сб. «Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности». М., Изд-во АН СССР, 96.
- Astratyan E. A. 1965. In: Proc. XXIII Intern. Congr. Physiol. Sci., 4, 629, Tokyo.
- Davis H. 1965. Science, 148, 1244.
- Calambos R. a. Sheatz G. 1962. Amer. J. Physiol., 203, 173.
- Gerken G. M. a. Neff M. D. 1963. EEG Clin Neurophysiol, 15, 947.
- Grastyan E., Czopf I., Angyan L., Szabo I. 1965. Acta Physiol. Acad. Sci. Hung., 26, 9.
- Grundfest H. 1957. Physiol. Rev., 37, 337.
- John R. 1961. Ann. Rev. Physiol., 23, 451.
- Klingberg F. a. Grastyan E. 1963. Acta Physiol. Acad. Sci. Hung., 23, 115.

- Morrell F. 1961. *Physiol. Rev.*, 41, 3.
Pickenhain a. Klingberg F. 1965. *EEG Clin. Neurophysiol.*, 18, 464.
Purpura D. P. 1955. *J. Neurophysiol.*, 18, 246.
Rowland V. a., Goldstone M. 1963. *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 15, 474.
Steriade M. a. Demetresku M. 1962. *EEG Clin. Neurophysiol.*, 14, 21.
Teas D. S. a. Kiang N. Y. 1964. *Exptl. Neurol.*, 10, 91.

ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ПРОЯВЛЕНИЕ УСЛОВНОГО РЕФЛЕКСА¹

В дни славного полувекового юбилея Великой Октябрьской революции мы имеем законное основание гордиться тем обстоятельством, что в настоящее время условные рефлексy изучаются не только в нашей стране, на родине создателя учения о высшей нервной деятельности, но и во многих других странах мира и большим числом исследователей — нейрофизиологов и экспериментальных психологов. Эта исследовательская работа проводится в весьма широких масштабах, в разных направлениях и аспектах, среди которых четко выделяются по своей важности и актуальности два аспекта. Мы имеем в виду, во-первых, изучение интегрированных или обобщенных форм условнорефлекторной деятельности. Это преимущественно синтетическое направление исследования высшей нервной деятельности, проводимое по намеченным И. П. Павловым путям многими его учениками и последователями у нас и за рубежом, служит основой к дальнейшему, еще более смелому и глубокому вторжению физиологов в дебри традиционной психологической проблематики и приводит к более тесному их соприкосновению как с психологами разных направлений, так и с этологами и экологами. Второе важное направление в изучении условных рефлексов носит преимущественно аналитический характер и сводится к дальнейшему, еще более углубленному изучению структурных и функциональных основ условного рефлекса как основной функциональной единицы деятельности большого мозга не только при помощи классической методики условных рефлексов в многочисленных ее модификациях, но и при помощи современных точнейших и тончайших электрофизиологических и цитохимических методик, с использованием в ряде случаев возможностей электронной микроскопии, а также математического и кибернетического анализа и моделирования. Эти исследования, проводимые также в основном по намеченным И. П. Павловым путям, в еще большей степени укрепили общенейрофизиологические основы его учения об условнорефлекторной деятельности, сделали условный рефлекс одним из центральных объектов исследования во всей современной нейрофизиоло-

¹ Доклад, прочитанный 12 октября 1967 г. на Юбилейной конференции Отделения физиологии АН СССР и Объединенного Научного Совета по физиологии, посвященной 50-летию Великой Октябрьской революции.

гии и приобщили к его изучению многих передовых и видных деятелей мировой физиологии.

Доклад, который я имею честь делать на настоящем нашем собрании, посвященном пятидесятилетнему Юбилею Великой Октябрьской революции, имеет отношение к этому, второму аспекту исследования условных рефлексов.

Прошло более 30 лет с тех пор, как Дюруп и Фессар (Dugrip, Fessard, 1935) установили, что можно условнорефлекторным путем вызвать угнетение альфа-ритма в электроэнцефалограмме человека. За это время многочисленными нашими и зарубежными исследователями были использованы как только что названный феномен, так и ряд других электрофизиологических феноменов в качестве индикатора для изучения процесса образования, протекания и торможения условных рефлексов у человека и у разных видов животных.

Как известно, электрофизиологические методики характеризуются некоторыми особенностями, которые делают их особенно привлекательными для нейрофизиологов. Это — возможность непосредственного исследования функционального состояния и активности изучаемого субстрата при помощи этих методик, к тому же одновременного и отдельного исследования функционального состояния и активности значительного числа поверхностных и глубоких макро- и микроструктур мозга как в острых, так и в хронических экспериментах; это — универсальный для всей нервной системы характер употребляемого в этих методиках «языка» электрической активности. Эти и некоторые другие особенности современных макро- и микроэлектрофизиологических методик сделали их весьма эффективным новым средством углубленного изучения процесса образования, специализации и торможения условных рефлексов, равно как и углубленного изучения родственных условному рефлексу явлений и других феноменов в деятельности мозга.

Ожидания и надежды нейрофизиологов в этом отношении оправдываются все в большей степени, результативность использования электрофизиологических методик в изучении условнорефлекторной деятельности растет с каждым годом. В значительной мере это обусловлено тем, во-первых, что нейрофизиологи, мастерски владеющие новыми методиками исследования, но сравнительно недавно ставшие на путь изучения условных рефлексов, со временем неуклонно улучшают ориентировку в новой для них и весьма сложной области исследовательской работы, стали глубже вникать в учение Павлова и лучше разбираться в вопросах условнорефлекторной деятельности. Не в меньшей мере это обусловлено также и тем, что со своей стороны опытные специалисты в области высшей нервной деятельности стали в своих исследованиях пользоваться также новыми для них электрофизиологическими методиками.

Не представляется возможным дать здесь даже беглый обзор огромного фактического материала по электрофизиологическому изучению условных рефлексов, накопленного за эти годы многочисленными отечественными и зарубежными исследователями и публикуемого в нарастающих темпах в соответствующей научной периодике, в виде специальных сборников и трудов научных конференций и симпозиумов, а также в виде отдельных монографий. Мы коснемся ниже лишь тех данных, которые имеют тесное отношение к занимающему нас специальному вопросу, что и является темой настоящего сообщения. Однако в порядке отправного положения можно было сказать, что весь этот громадный и разнообразный фактический материал можно грубо разделить на две равные части. Основная часть этого фактического материала, полученного в экспериментах, в которых в качестве электрофизиологического показателя условного рефлекса использовались феномены десинхронизации, усиления фоновой электроэнцефалограммы, усвоения ритма, изменения амплитуды первичного ответа, пространственной синхронизации и т. п., имеет отношение к самой начальной стадии образования условного рефлекса, когда он скорее похож на явления, родственные условному рефлексу — суммационного рефлекса, проторения путей, доминанты и т. п., чем на подлинный условный рефлекс с присущими ему специфическими атрибутами. Дело в том, что, по данным большинства наших и зарубежных исследователей, изменения в названных электрофизиологических феноменах, происходящих в начальной стадии выработки условного рефлекса, носят, как правило, диффузный и генерализованный характер, охватывают практически как всю кору большого мозга, так и обширные области его субкортикальных образований. В последующем, по мере постепенной специализации, локализации и упрочения «новорожденного» условного рефлекса в его естественном эффекторном выражении, изменения в названных электрофизиологических феноменах претерпевают развитие в обратном направлении, а именно, постепенно суживается ареал их распространения как по коре, так и по субкортикальным структурам, некоторое время они ограничиваются только кортикальными проекционными зонами сигнального и подкрепляющего раздражителей и определенными подкорковыми образованиями, затем постепенно ослабляются и исчезают совсем. Научное значение фактов, полученных в этих исследованиях, вне всякого сомнения. Во-первых, при помощи точного, непосредственного и универсального для всей нервной системы «языка» электрофизиологических феноменов была полностью подтверждена правильность данных, полученных прежде при помощи классического павловского метода относительно процесса рождения и начальной стадии развития условного рефлекса. Во-вторых, в этих исследованиях были выявлены некоторые новые и весьма интересные детали этого процесса, такие, например,

как указание на существование фазы начальной локализации «новорожденного» рефлекса перед фазой генерализации (Швец, 1958; Штерн — Stern et al., 1960), установление факта синхронной активности нервных элементов как кортикальных зон, вовлеченных в образование условного рефлекса, так и обширного круга подкорковых образований (Ливанов, 1962; Рабинович, 1963; Джон — John, 1961, Морелл — Mogrell, 1961, 1962 и др.). В целом же упомянутые выше диффузные и неустойчивые сдвиги в картине электрической активности разных нервных образований большого мозга отражают, по-видимому, неизвестной доселе природы пластические, функциональные и нейрохимические изменения, происходящие в этих образованиях в процессе зарождения условного рефлекса и в начальный период его развития.

Совершенно очевидно, однако, что подобные сдвиги не могут считаться достоверным электрофизиологическим выражением специализированного, локализованного и упроченного условного рефлекса, который в этой именно стадии своего развития становится совершенным средством тончайшей кортикальной интеграции многообразных функций организма и могучим фактором высшей приспособительной регуляции его взаимоотношений с окружающей средой.

Другая, небольшая часть этого фактического материала была получена за последние годы некоторыми исследователями и относится к стабильному электрофизиологическому проявлению условного рефлекса, т. е. к таким изменениям в картине электрической активности заинтересованных церебральных нервных образований, которые возникают при образовании условного рефлекса и сохраняются на всех последующих стадиях его формирования. Имеются в виду, во-первых, электрофизиологические данные об изменениях амплитуды первичного кортикального ответа на действие раздражителей разных модальностей при выработке на них сенсориальных или обычных условных рефлексов (Артемьев, 1956; Коган, 1962; Ройтбак, 1965; Галамбос, 1962; Йошии, 1962, и др.). Эти данные, однако, противоречивы и в целом недостаточно показательны с точки зрения обсуждаемого сейчас вопроса. Поэтому нет надобности останавливаться на них здесь. Во-вторых, мы имеем в виду данные о стабильном увеличении амплитуды и продолжительности вторичного или поздних кортикальных ответов, вызванных теми же раздражителями и также при выработке на них разного рода условных рефлексов у животных. Эти данные более однородны и гораздо более показательны с точки зрения интересующего нас здесь вопроса. В исследованиях одних ученых они фигурируют, в основном, как сопутствующие наблюдения (Ройтбак, 1965; Мнухина, 1964; Джон — John, 1961; Граштьян — Grastyan, 1965; Клигберг — Klingberg, 1963; Геркен и Нефф — Gerken, Neff, 1963, и др.), а у других ученых они получены в специальных экспериментах и являются

предметом целенаправленных исследований (сотрудники нашей лаборатории У. Г. Гасанов, Г. Л. Ванецян, Ф. К. Борукаев, Е. А. Романовская, Э. Е. Долбакян, а также зарубежные исследователи Холл и Марк — Hall, Mark, 1967; Чнорини — Chiogini, 1967, и др.). К этим данным близки факты, полученные на людях Грей Уолтером (1966), а вслед за ним некоторыми другими нашими и зарубежными исследователями (Спонг и Линдсли — Spong, Lindsly, 1964; Дэвис — Davis, 1965; Хилард и Галамбос — Hillard, Galambos, 1966; Пеймер и Модин, 1966; Лей — Low et al., 1966, и др.). Поздний потенциал, значительно усиленный в результате выработки условного рефлекса и принявший форму высокоамплитудного поверхностно-негативного колебания, был назван Уолтером «волной ожидания». Далее, к стабильным электрофизиологическим показателям условного рефлекса можно отнести также изменение уровня постоянного потенциала. Соответствующие факты при выработке пищевых и оборонительных условных рефлексов у животных были установлены в лабораториях В. С. Русинова (1962) и Ф. Морелля (Moggell, 1961, 1962). Наконец, имеется известное основание считать наиболее достоверными и обстоятельно изученными из фактов по данному вопросу те данные, которые получены за последние годы другой группой сотрудников руководимой нами лаборатории, относительно развития стабильной и высокоамплитудной дополнительной поверхностно-негативной волны к потенциалу вовлечения или к потенциалу нарастания, когда низкочастотные электрораздражения специфических или неспецифических таламических образований, вызывающие названные потенциалы в сенсомоторной коре, становятся сигнальными либо для локального пищеводобывательного двигательного условного рефлекса, либо для локального инструментального оборонительного двигательного условного рефлекса (данные Г. Т. Сахиулиной, Г. Т. Мержановой, Э. Б. Любчинского и В. М. Сердюченко).

Основной задачей настоящего сообщения, к выполнению которой после короткого введения мы приступаем, и является конспективное изложение этих данных, а также данных упомянутой выше первой группы наших сотрудников относительно стабильных изменений других разновидностей вызванных потенциалов в коре при выработке условных рефлексов.

Следует сказать, что наша лаборатория стала на путь использования электрофизиологических методик в целях изучения разных вопросов условнорефлекторной деятельности давно, примерно лет пятнадцать назад (Асратян, 1955). Но до недавнего времени это делалось нами в весьма скромных масштабах. Накопленный в этих исследованиях собственный опыт и в особенности строгий критический анализ результатов исследовательской работы других отечественных и зарубежных ученых в том же направлении позволили нам выдвинуть некоторые новые тео-

ретические установки, которыми мы руководствуемся вот уже пять лет, т. е. с тех пор как оказалось возможным для нас значительно расширить использование электрофизиологических методик в изучении интересующих нас вопросов по физиологии условных рефлексов и соответственно увеличить число сотрудников лаборатории, работающих в этом перспективном направлении (Асратян, 1965, 1967).

В наиболее общей характеристике суть этих установок и разработанных на их основе экспериментальных приемов сводится к следующему. Во-первых, имея в виду, что условный рефлекс представляет собой специализированное, локализованное и хроническое явление в деятельности большого мозга, мы считали, что в соответствии с этим некое электрофизиологическое его выражение должно было бы характеризоваться такими же особенностями, т. е. быть в достаточной степени локальным, специализированным и стабильным. Мы и поставили перед собой задачу совместно с сотрудниками попытаться выявить и исследовать такие именно электрофизиологические корреляты условного рефлекса. В этих целях в процессе выработки, специализации и упрочения интересующего нас условного рефлекса по показателям его естественного эффекторного проявления мы стремимся выявить и исследовать ожидаемые при этом изменения в картине электрической активности мозга животного в тех именно кортикальных пунктах, которые по замыслу проводимого эксперимента должны вовлечься в процесс выработки данного условного рефлекса. Для рецепторов это будут кортикальные пункты, в которых максимально четко проявляются вызванные потенциалы в ответ на адекватные периферические раздражения, для эффекторов это будут кортикальные пункты, раздражение которых вызывает наиболее четкий локальный ответ со стороны данного эффекторного органа. Топика этих пунктов точно, а то и точно, определяется нами при помощи адекватных функциональных тестов еще на операционном столе; в них и в необходимые контрольные кортикальные пункты и вживляются отводящие хронические электроды. Необходимо отметить, что упомянутые выше атрибуты условного рефлекса до недавнего времени должным образом не учитывались как в теоретическом, так и в экспериментальном планах подавляющим большинством тех исследователей, которые при помощи электрофизиологических методик исследовали разные вопросы физиологии условных рефлексов. Многие из таких ученых и до сих пор должным образом не учитывают это важнейшее обстоятельство, выражением чего является как широко распространенная практика регистрации избранных индикаторных электрофизиологических феноменов в кортикальных концах анализаторов сигнального и подкрепляющего раздражителей вообще, без строгого учета их точной локализации в этих обширных полях коры, так и не менее распростра-

ненное признание в качестве электрофизиологического коррелята условного рефлекса, т. е. хронического феномена, тех или иных быстро преходящих, кратковременных нестабильных сдвигов в картине регистрируемой электрической активности кортикальных зон.

Во-вторых, мы считали, что эксперименты по использованию электрофизиологических методик в целях изучения условнорефлекторной деятельности должны быть проведены в таких условиях, которые являются традиционными и естественными для изучения этой деятельности вообще, т. е. в условиях относительной изоляции подопытного животного, объективного наблюдения и регистрации условных рефлексов в их естественном эффекторном проявлении, относительной свободы перемещения на экспериментальной станке (если это не помеха для регистрации нужных рефлексов), без применения усыпляющих или обездвиживающих нейротропных препаратов. Мы считали также целесообразным проведение экспериментов преимущественно на подопытных животных, традиционных для изучения условных рефлексов.

Фактический материал сотрудников нашей лаборатории, который в конспективной форме будет изложен ниже, полностью подтвердил правильность этих исходных и руководящих наших установок и оправдал все наши ожидания.

В качестве индикаторов или показателей электрической активности надлежащих кортикальных пунктов в нашей лаборатории используются такие общеизвестные электрические феномены, как вызванные потенциалы на звуковую и электрокожную стимуляцию, потенциалы вовлечения, вызванные низкочастотной электростимуляцией медиальных ядер таламуса (п. *genipiens* либо п. *paracentralis*), потенциалы нарастания, вызванные низкочастотной электростимуляцией вентролатеральных или специфических ядер таламуса (п. *ventrolateralis*), потенциалы, вызванные электростимуляцией головки хвостатого ядра или прямым электрораздражением самой коры и т. п.

Фактический материал, полученный сотрудниками нашей лаборатории, по данному вопросу далеко не однороден. Как выяснилось, динамика и характер изменений картины электрической активности изучаемых нами кортикальных пунктов при выработке, специализации и упрочении условных рефлексов зависит от разновидности условных рефлексов, избранного электрофизиологического феномена в качестве индикатора, вида и индивидуальных особенностей подопытного животного и от ряда других обстоятельств. Не представляется возможным рассказать здесь о частных особенностях наблюдаемых изменений в разных электрофизиологических феноменах, используемых нами в качестве индикаторов выработки условных рефлексов. Мы ограничимся лишь конспективным изложением и трактовкой того общего и

вместе с тем наиболее характерного, что имеется в изменениях узора и других показателей этих феноменов и что было выявлено и изучено в экспериментах наших сотрудников.

Суть дела сводится в общих чертах к следующему. Во-первых, первичный потенциал индикаторного электрофизиологического феномена в процессе выработки, специализации и упрочения условного рефлекса заметно уменьшается в амплитуде, во-вторых, и это особенно существенно, узор этого феномена претерпевает значительные изменения, а именно его структура усложняется и видоизменяется либо путем появления нового, порой многокомпонентного поверхностно-негативного потенциала значительной амплитуды и продолжительности, либо благодаря резкому усилению поздних потенциалов, следующих за первичным потенциалом. Существенно важным является то обстоятельство, что эти изменения стабильны и, как правило, строго локализованы в пределах точной, порой даже точечной кортикальной проекции сочетаемых в экспериментах раздражений.

В порядке иллюстрации сказанного приведем несколько характерных примеров.

В опытах Сахиулиной и Мержановой (1965), проведенных на кошках несколько лет назад, низкочастотное электрическое раздражение ядер средней линии таламуса (использованное в качестве будущего сигнального раздражения) сочеталось с пищедобывательным движением одной из передних лап (кошка могла брать пищу только при помощи этой лапы). Ими было установлено в этих опытах, что в процессе образования условного рефлекса узор потенциалов вовлечения в двигательном кортикальном пункте «работающей» конечности претерпевает значительные и сложные изменения, приводящие в конечном итоге к тому, что в стадии специализации, локализации и упрочения условного рефлекса очертания узора этих потенциалов в целом существенно отличаются от очертаний исходного узора. Наиболее характерным для этих изменений является некоторое уменьшение первичного поверхностно-негативного колебания и в особенности появление совершенно нового поверхностно-негативного потенциала, который достигает большой выразительности и, как правило, превосходит первичный потенциал как по амплитуде, так и по продолжительности. С таким преобразованным комплексным узором данный индикаторный электрофизиологический феномен стабилизируется и становится таким же хроническим явлением, как и условный рефлекс в своем естественном эффекторном выражении. В новых опытах Сахиулиной и Сердюченко подобные изменения были выявлены также в сенсорном кортикальном пункте «рабочей» лапы подопытных кошек (рис. 1).

В недавних опытах аспиранта Любчинского такие же результаты с потенциалами вовлечения были получены в анало-

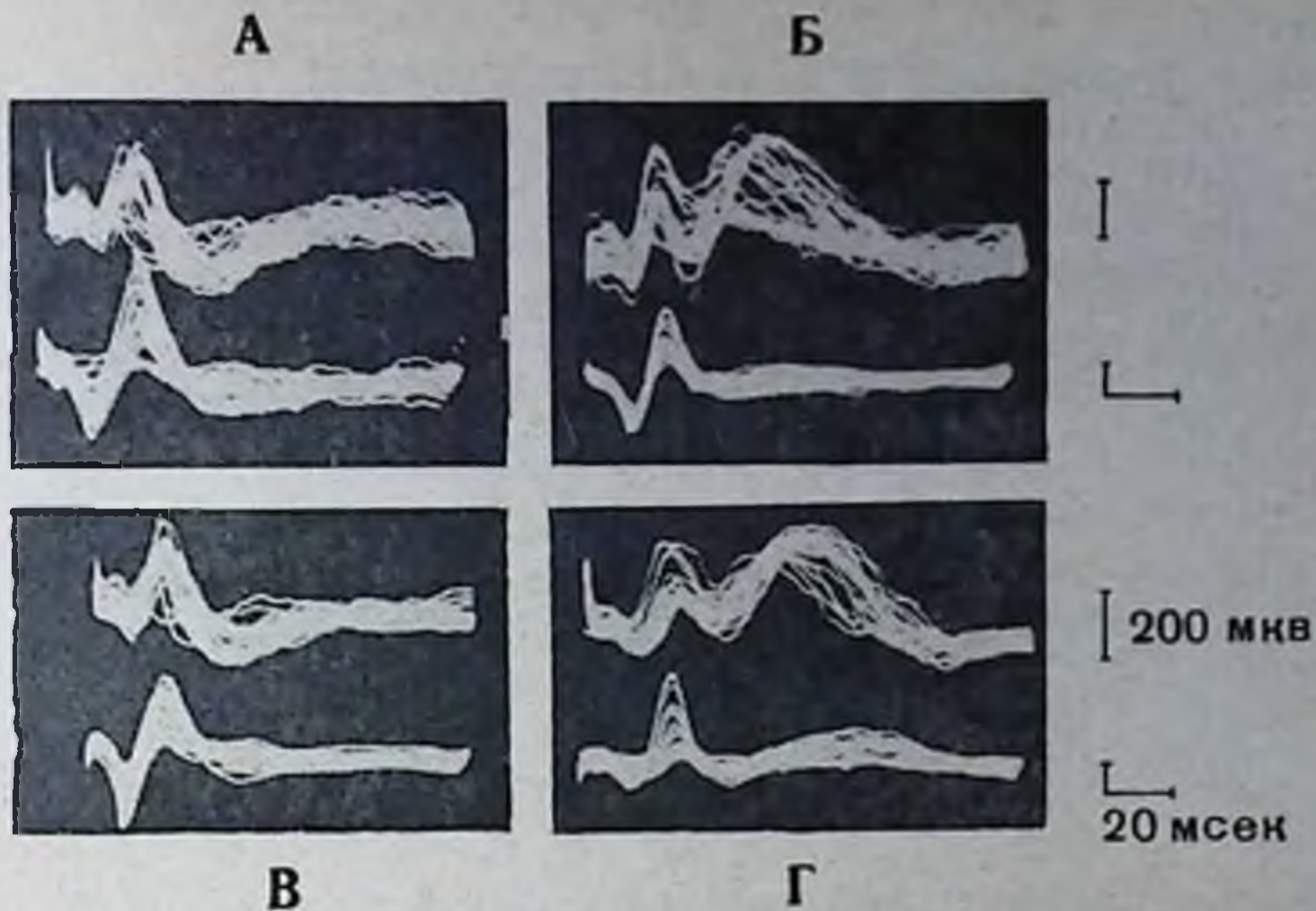


Рис. 1. Потенциалы вовлечения до (А и В) и после (Б и Г) выработки пище-
добывательного условного рефлекса в моторных пунктах коры «рабочей» лапы
(верхние лучи А и Б) и в сенсорных пунктах ее (верхние лучи В и Г). Ниж-
ние лучи во всех кадрах — контрольные пункты

гичных экспериментах на собаках. Любчинский регистрировал потенциалы как в моторном, так и в сенсорном кортикальных пунктах «рабочей» конечности подопытных собак, и установил, что в обоих пунктах дополнительная поверхностно-отрицательная волна со временем усложняется в структуре, достигает даже большей амплитуды и в силу всего этого узор потенциалов в целом приобретает более сложные очертания (рис. 2), чем это имело место в вышеупомянутых опытах Сахиулиной и Мержановой.

В общих чертах такие же результаты были получены Сахиулиной, Мержановой и Сердюченко в новой серии опытов на кошках, в которых они с пищедобывательным рефлексом одной из передних лап сочетали низкочастотную электростимуляцию других таламических образований, а именно, его специфических ядер, что, как известно, вызывает в сенсомоторной коре так называемые потенциалы нарастания. В этих опытах было установлено, что узор потенциалов нарастания, регистрируемых в кортикальном пункте «рабочей» лапы, по мере выработки условного

Рис. 2. Потенциалы вовлечения в сенсорном (1) и моторном (2) кортикальных пунктах пищедобывающей лапы у собаки до (I) и после (II) выработки пищевого условного рефлекса



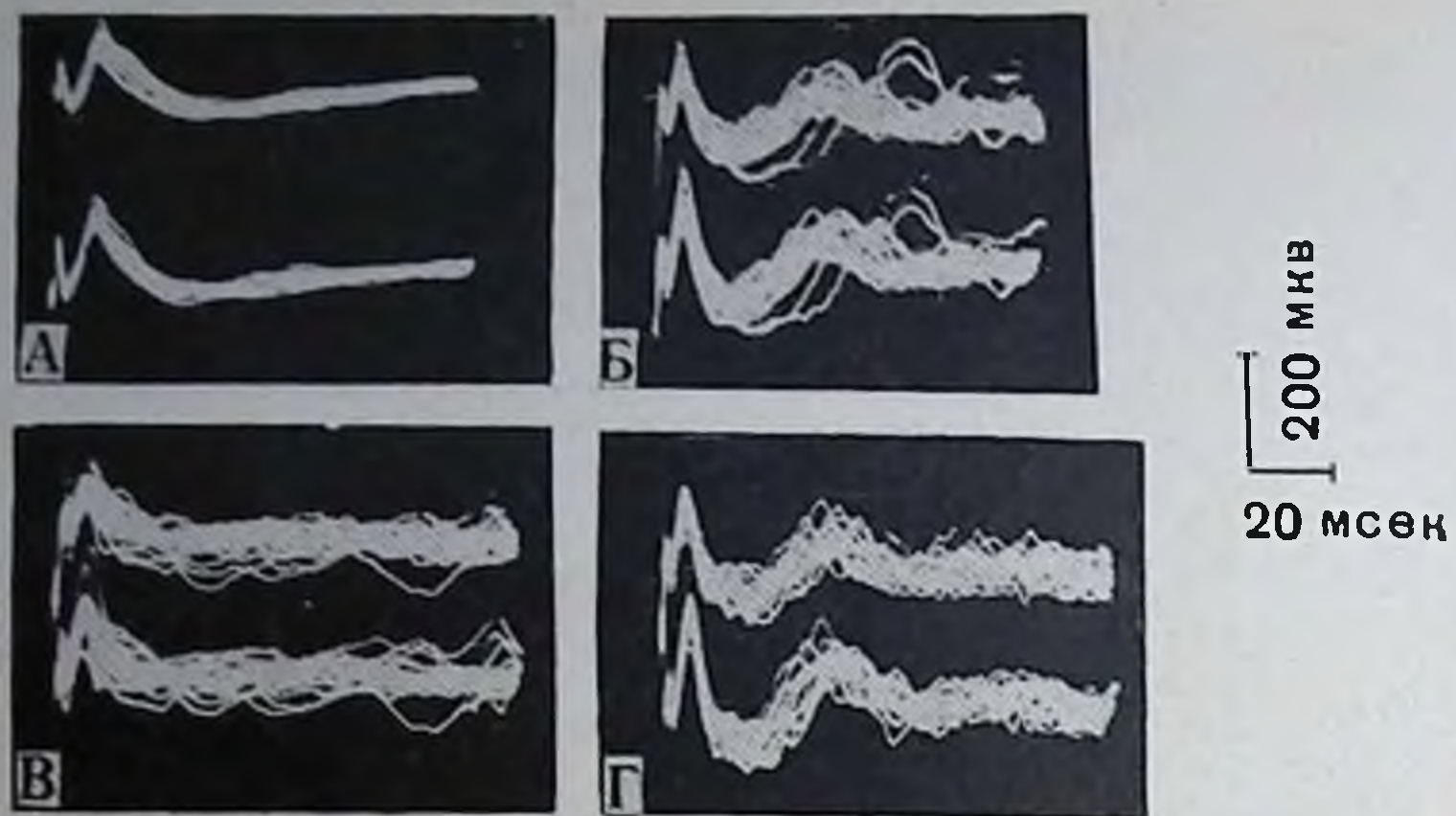


Рис. 3. Потенциалы нарастания в кортикальном моторном пункте (оба луча) пицедобывающей лапы у кошек до (А) и после (Б) выработки пищевого реф-лекса; те же потенциалы после угашения (В) и восстановления (Г) условного реф.лекса

реф.лекса претерпевает примерно такие же изменения, как и узор потенциалов вовлечения в упомянутых выше опытах на кошках и собаках, т. е. вслед за первичным потенциалом появляется, растет в амплитуде и продолжительности дополнительная стабильная поверхностно-негативная волна, чаще даже две волны с разными латентными периодами (рис. 3).

Со многих точек зрения исключительный интерес представляют новые факты, полученные Сахиулиной и Сердюченко в экспериментах на кошках, в которых на раздражение тех же специфических таламических ядер вырабатывались запаздывающие пицедобывающие условные реф.лексы. Полагая, что раздражение названных ядер в течение 20-секундного периода отставления может привести к повреждению их, мы решили раздражать эти образования четырьмя залпами секундной продолжительности с 4-секундными интервалами между этими залпами. Первоначально дополнительный потенциал возникал на все раздражения, но со временем развивалась ожидаемая картина запаздывания, с некоторыми особенностями. Электрограмма одного из таких опытов показана на приводимом рис. 4. Как видно, дополнительная волна к потенциалу нарастания отсутствует на первый залп применения условного раздражителя, появляется на второй залп, усиливается на третий залп, а на четвертый залп, т. е. непосредственно перед пищевым подкреплением, она несколько ослабляется.

Следует отметить, что изменения в узоре названных индикаторных электрофизиологических феноменов, о которых шла речь выше, в первую очередь появление дополнительной поверхностно-

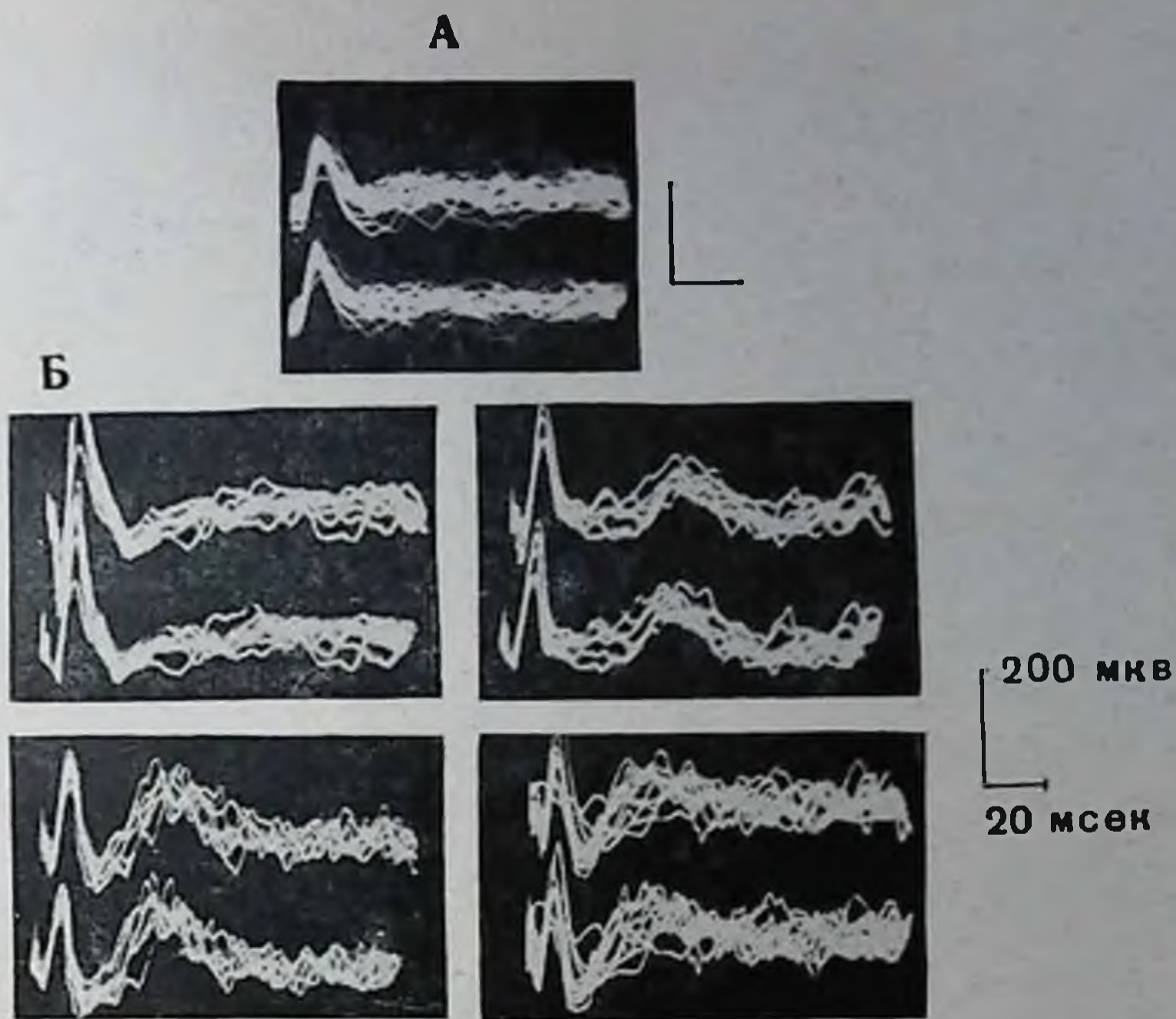


Рис. 4. Потенциалы нарастания в кортикальном моторном пункте пищедобывающей лапы у кошек до (А) и после (Б) выработки прерывисто-запаздывающего пищевого условного рефлекса

отрицательной волны, развиваются постепенно, несколько отставая от эффекторного проявления условного рефлекса, и достигают наиболее яркого своего выражения в стадии его специализации, локализации и упрочения. Вообще существует довольно тесная корреляция между естественным проявлением пищедвигательного условного рефлекса и отмеченными изменениями в уоре индикаторных электрофизиологических феноменов. Если условный рефлекс достаточно прочен, то низкочастотное раздражение вентролатеральных ядер таламуса параллельно с упомянутыми комплексными потенциалами в надлежащих кортикальных пунктах вызывает, как правило, также комплекс пищевых условных движений — поворот головы животного к кормушке, приближение к ней, часто и локальное пищедобывательное движение лапы еще до появления пищи. Практически то же самое наблюдается при низкочастотном раздражении медиальных или неспецифических ядер таламуса, однако в этом случае упомянутая цепь пищедвигательных условных рефлексов развертывается после непродолжительной реакции задержки. Как показали результаты специальных экспериментов, эти дополнительные волны ослабевают и исчезают при неглубоком локальном охлаждении отводимых кортикальных пунктов и при наркозе. В последующем они

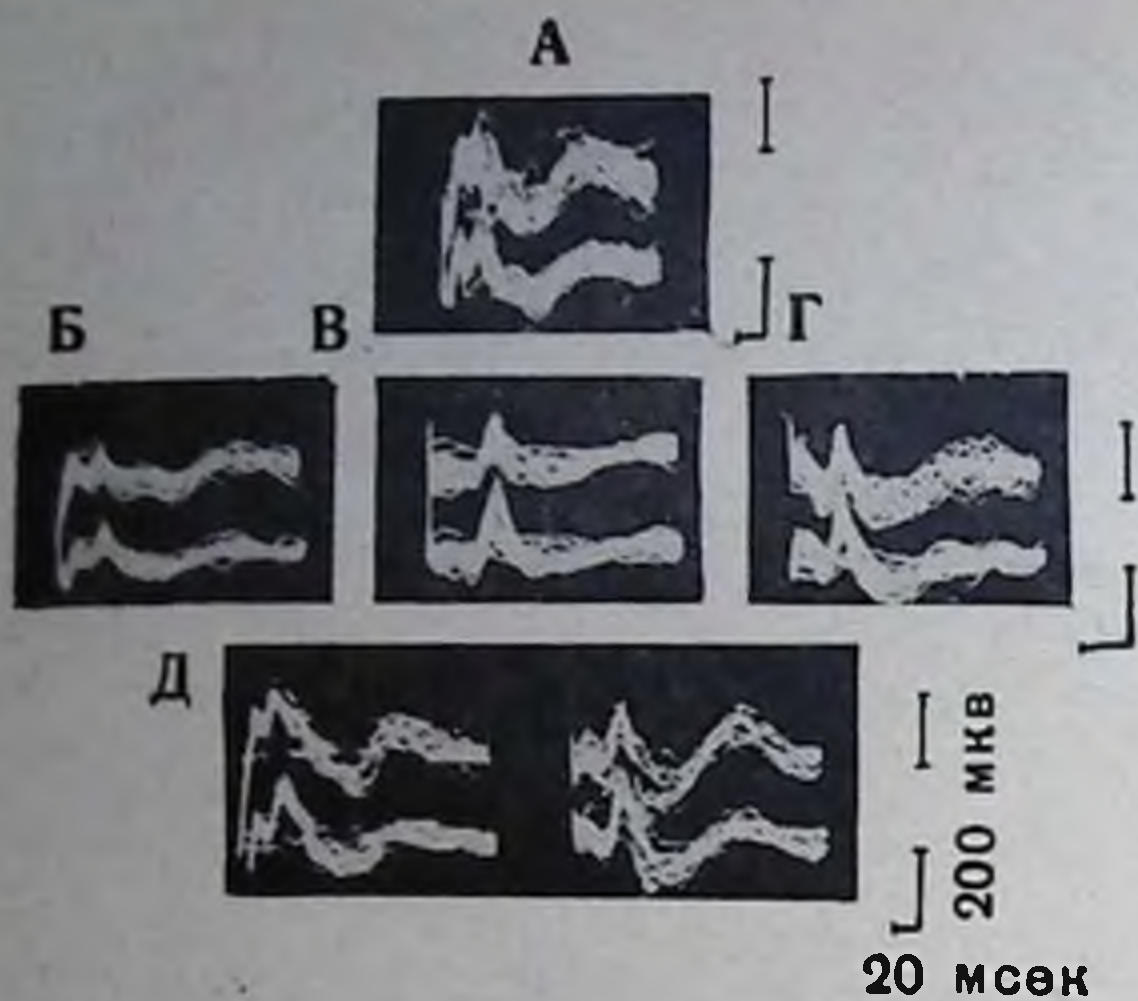


Рис. 5. Изменение картины потенциалов вовлечения под влиянием нембуталового наркоза

Верхние осциллограммы — из чувствительного пункта «работающей» конечности, нижние — из двигательного; А — до введения наркоза; Б — в начальной фазе действия наркоза; В — в глубокой фазе наркоза; Г — в конце действия наркоза; Д — на следующий день после наркоза

полностью восстанавливаются (рис. 5). Примечательно и то, что если по какой-либо причине ослабляется и исчезает пищевой рефлекс у подопытного животного, то, как правило, при этом ослабляются и исчезают также описанные выше характерные изменения в узор названных электрофизиологических феноменов. В этом отношении особенно показательны изменения узора этих индикаторных потенциалов при нарочитом торможении условных рефлексов, в первую очередь при их угашении, проведенном почти во всех упомянутых выше исследованиях наших сотрудников. По ходу угашения условного рефлекса соответствующий ему узор индикаторных электрофизиологических феноменов претерпевает изменения в обратном направлении — весьма медленно и волнообразно ослабляется и исчезает вновь образованная дополнительная волна, а при глубоком угашении вслед за ней ослабляется, иногда и исчезает также основная волна, как это видно на уже приведенном рис. 3. Примечательно, что при угашении пищедобывательного рефлекса так же, как и при его выработке, эффекторное проявление рефлекса значительно опережает электрофизиологическое его проявление. Как правило, даже после полного исчезновения всего комплекса условных пищедвигательных реакций индикаторные электрофизиологические условнорефлекторные феномены в течение некоторого времени все еще четко продолжают проявляться. При спонтанном или нарочитом восстановлении угашенного условного рефлекса происходит и полное восстановление прежнего узора индикаторных электрофизиологических феноменов, что четко видно на указанных выше рисунках.

Сахиулина и Любчинский проводили на собаках опыты с другой разновидностью условного торможения — дифференцировки.



Рис. 6. Потенциалы вовлечения в кортикальном моторном пункте пищедобывающей лапы

Верхние лучи — регистрация из эпицентра моторного пункта, нижние лучи — регистрация в 3 мм от эпицентра

В этих целях они вживляли две пары электродов в ядра средней линии таламуса подопытных животных. После того как на раздражение ядер посредством одной из пар электродов у собак был выработан и упрочен пищедобывательный рефлекс с его типичным электрофизиологическим выражением, было произведено раздражение при помощи второй пары электродов. Как и следовало ожидать, это раздражение с места вызывало довольно четкий пищедвигательный условный рефлекс, но недостаточно четкое условнорефлекторное изменение узора потенциалов вовлечения как в чувствительном, так и в моторном кортикальных пунктах «рабочей лапы». Последующие эпизодические раздражения этих ядер при помощи дифференцировочных электродов, т. е. без подкрепления пищей (при подкреплении их раздражений посредством первой пары электродов) привели в общем к тем же результатам, что наблюдались и при угашении.

В заключение отметим еще одну особенность полученных в этих исследованиях фактов, в которой правильность наших основных принципов проявилась особенно ярко. Во всех отмеченных выше случаях характерные условнорефлекторные изменения в узоре потенциалов вовлечения и нарастания специфичны лишь для кортикальных сенсорных и моторных пунктов «рабочей лапы» и локализованы только в их структурах. Такие изменения не наблюдаются в узоре потенциалов даже в тех пунктах коры, которые всего на несколько миллиметров отдалены от названных пунктов (рис. 6).

Вопрос о стабильных и локальных электрофизиологических показателях условного рефлекса исследовался также другой группой сотрудников нашей лаборатории: У. Г. Гасановым, Г. Л. Ванецян и Ф. К. Дауровой, Р. Л. Гасановой и Э. Е. Долбакяном. В методическом отношении их опыты отличаются от только что описанных опытов первой группы наших сотрудников. В качестве сигнального раздражителя в экспериментах этой группы используются звуковые щелчки, световые вспышки или электрокожное раздражение, а вызываемые ими потенциалы в

соответствующих кортикальных пунктах служили электрофизиологическим индикатором условного рефлекса. В качестве же подкрепляющего рефлекса используются мигательный рефлекс, вызванный струей воздуха, или электрооборонительный двигательный рефлекс. Ввиду того, однако, что и в этих исследованиях мы руководствуемся теми же самыми принципами и установками, что и в упомянутых выше, в первую очередь принципом точного приложения отводящих электродов к надлежащим кортикальным пунктам, то в конечном итоге и в этих опытах были получены фактические данные, в принципе весьма близкие к описанным выше. Так, Гасановым при выработке у кошек мигательного условного рефлекса на звуковые щелчки было установлено, что по мере формирования, специализации и упрочения условного рефлекса узор вызванных щелчками потенциалов в ядерной части слуховой коры претерпевает значительные и стабильные изменения, суть которых сводится к следующему: несколько уменьшается первичный ответ в амплитуде, но вслед за ним идет резко усиленная по амплитуде волна (порой и волны) поздних или вторичных ответов. Создается впечатление, что к первичному ответу как бы прибавляется поздняя негативная волна (или волны) значительной амплитуды и продолжительности. Причем это характерное условнорефлекторное изменение узора, вызванного щелчком потенциала, также имеет стабильный характер, также достаточно точно локализовано в кортикальных структурах сигнального раздражителя и мигательного рефлекса и также точно коррелирует с естественным эффекторным проявлением мигательного условного рефлекса, как это было установлено в отношении условнорефлекторного изменения узора потенциала вовлечения и потенциала нарастания. Если по какой-либо контролируемой или неконтролируемой причине мигательный условный рефлекс отсутствует, то при этом параллельно происходит также и сглаживание поздних волн вызванного потенциала. Особенно рельефно это проявляется при нарочитом торможении условного рефлекса. По данным Гасанова и других сотрудников лаборатории, при угашении условного рефлекса отмеченные выше изменения в узоре вызванных потенциалов постепенно развиваются обратно и потенциалы приобретают исходный свой вид. При спонтанном или нарочитом восстановлении угашенного рефлекса вновь восстанавливается и типичный условнорефлекторный узор потенциалов (рис. 7). Такая же корреляция наблюдается и при выработке запаздывающего условного рефлекса и дифференцировки. Следует отметить, что корреляция между условными эффекторными реакциями и между условнорефлекторными изменениями в узоре адекватных вызванных потенциалов в экспериментах с мигательными условными рефлексами выявилась в более четкой форме, чем это наблюдается при лищедобывательных условных рефлексах, к тому

же как в процессе выработки и формирования условного рефлекса, так и по ходу развития угасательного, запаздывающего и дифференцировочного торможения.

Весьма интересны данные Ванециан, которая в своих экспериментах на кошках также вырабатывала мигательные условные рефлексы на звуковые щелчки, но регистрировала вызванные щелчками ответы не только на кортикальном уровне, но и во внутреннем коленчатом теле, в кохлеарном ядре и в нижних колликулах. Ванециан подтвердила вышеописанные данные Гасанова в отношении изменения узора этих потенциалов в слуховой коре, но одновременно с этим она установила, что при выработке мигательного условного рефлекса на звуковой раздражитель вызванный последним потенциал в названных подкорковых образованиях слухового анализатора не претерпевает заметных изменений, хотя чувствительность их значительно повышается (рис. 8).

Не менее интересны также и данные, полученные Дауровой в опытах на кошках, у которых она вырабатывала мигательные условные рефлексы на световые вспышки, а регистрировала вызванные этими вспышками потенциалы как в зрительной коре, так и в слуховой коре. Дауровой было установлено при этом, что при выработке прочных условных рефлексов потенциалы в слуховой коре не претерпевают изменений, а узор вызванных потенциалов в зрительной коре претерпевает такие же изменения, что и в описанных выше опытах Гасанова и Ванециан. В другой

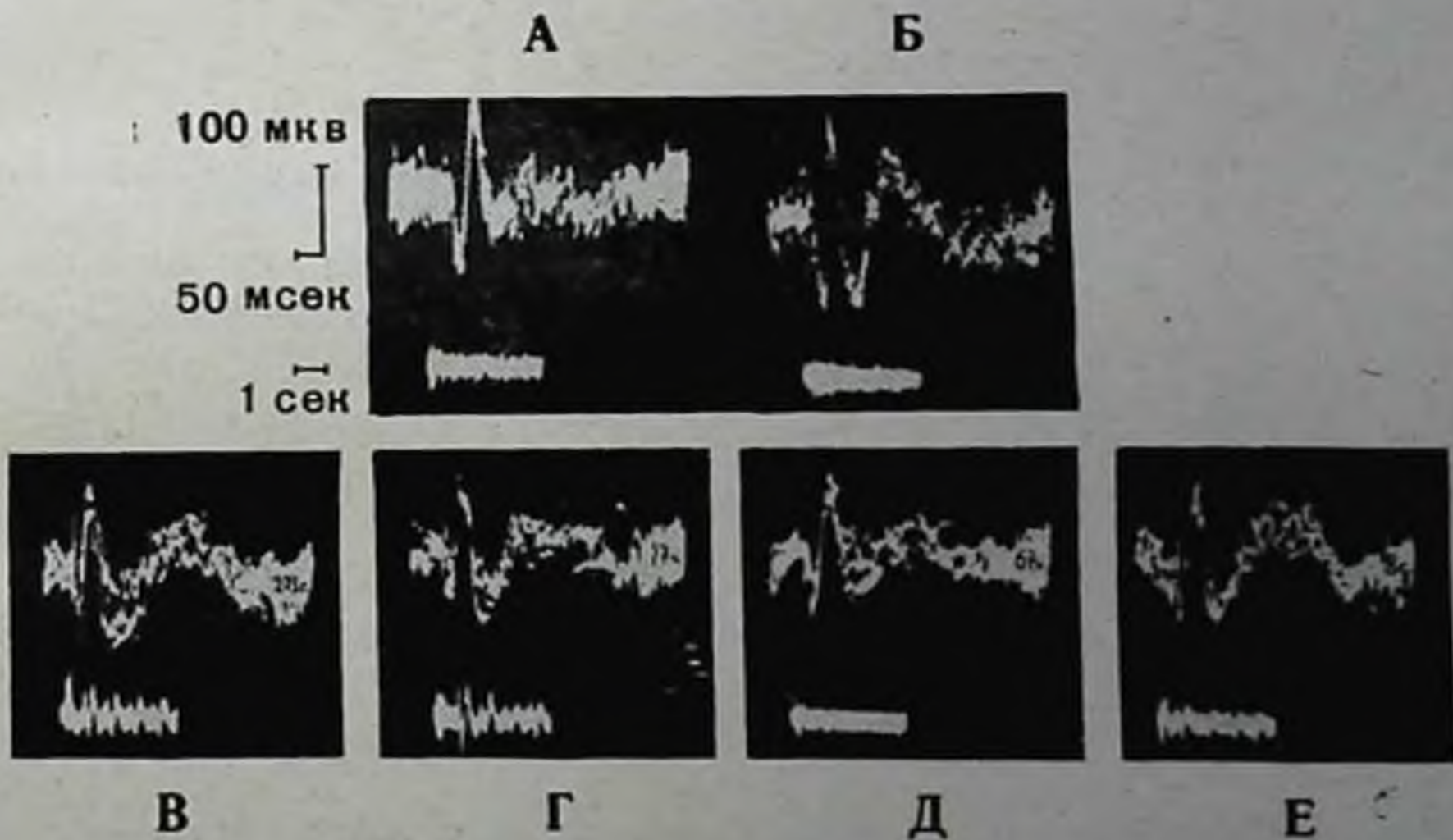


Рис. 7. Вызванные потенциалы в первичной слуховой зоне до (А) и после (Б) выработки мигательного условного рефлекса на звуковые щелчки. Те же потенциалы до угашения (В), в процессе угашения (Г и Д) и после восстановления того же рефлекса (Е)

серии экспериментов Даурова выработала мигательные условные рефлексы на звуковые щелчки и установила, что типичные условнорефлекторные изменения узора вызванного потенциала в наиболее яркой форме проявляются на этот раз именно в слуховой коре, а в зрительной коре они практически не наблюдаются.

Группа сотрудников лаборатории Мержанова, Гасанова и Долбакян изучает на собаках изменения избранных нами индикаторных электрофизиологических феноменов при выработке электрооборонительных инструментальных условных рефлексов, при которых подопытные животные определенным движением отключают раздражающий ток. Полученные ими результаты аналогичны вышеописанным. Не касаясь интересных деталей динамики изменения узора индикаторных феноменов, отметим лишь конечную картину. В опытах Долбакяна электрофизиологическим индикатором условного рефлекса служили потенциалы, вызванные в кортикальных пунктах «рабочей» конечности электрораздражением последней. Стабильное и локальное усиление поздних волн вызванных потенциалов наблюдалось как в двигательном, так и особенно в сенсорном кортикальных пунктах «рабочей» конечности по мере того, как специализировался и упрочивался первичный оборонительный инструментальный рефлекс по методике Петропавловского, выражающийся в тоническом подъеме и удержании раздражаемой конечности на определенном заданном уровне, при котором автоматически выключается электрокожное раздражение (рис. 9). В опытах Гасановой вырабатывался у собак так называемый перекрестный оборонительный инструментальный условный рефлекс, при котором животное избавляется от болевого раздражения путем тонического сгибания на заданную высоту не раздражаемой задней лапы, а противоположной передней лапы. При этом также наблюдалось значительное усиление поздних волн вызванных потенциалов в сенсорных и моторных кортикальных пунктах обеих конечностей (рис. 10). У Мержановой индикатором служили потенциалы вовлечения. Она установила, что в фазе специализации и упрочения как элементарных, так и перекрестных инструментальных условных рефлексов в моторных и сенсорных кортикальных пунктах «рабочих» лап заметно уменьшается амплитуда основного потенциала и к нему добавляется новая высокоамплитудная стабильная негативная волна (рис. 11).

Таковы в эскизной характеристике наиболее значительные факты части сотрудников нашей лаборатории по изучению вопроса о стабильных и локальных электрофизиологических показателях условного рефлекса.

Результаты экспериментов других сотрудников лаборатории, посвященных изучению того же вопроса, пока менее четкие, но в целом созвучны с описанными выше основными нашими фактами.

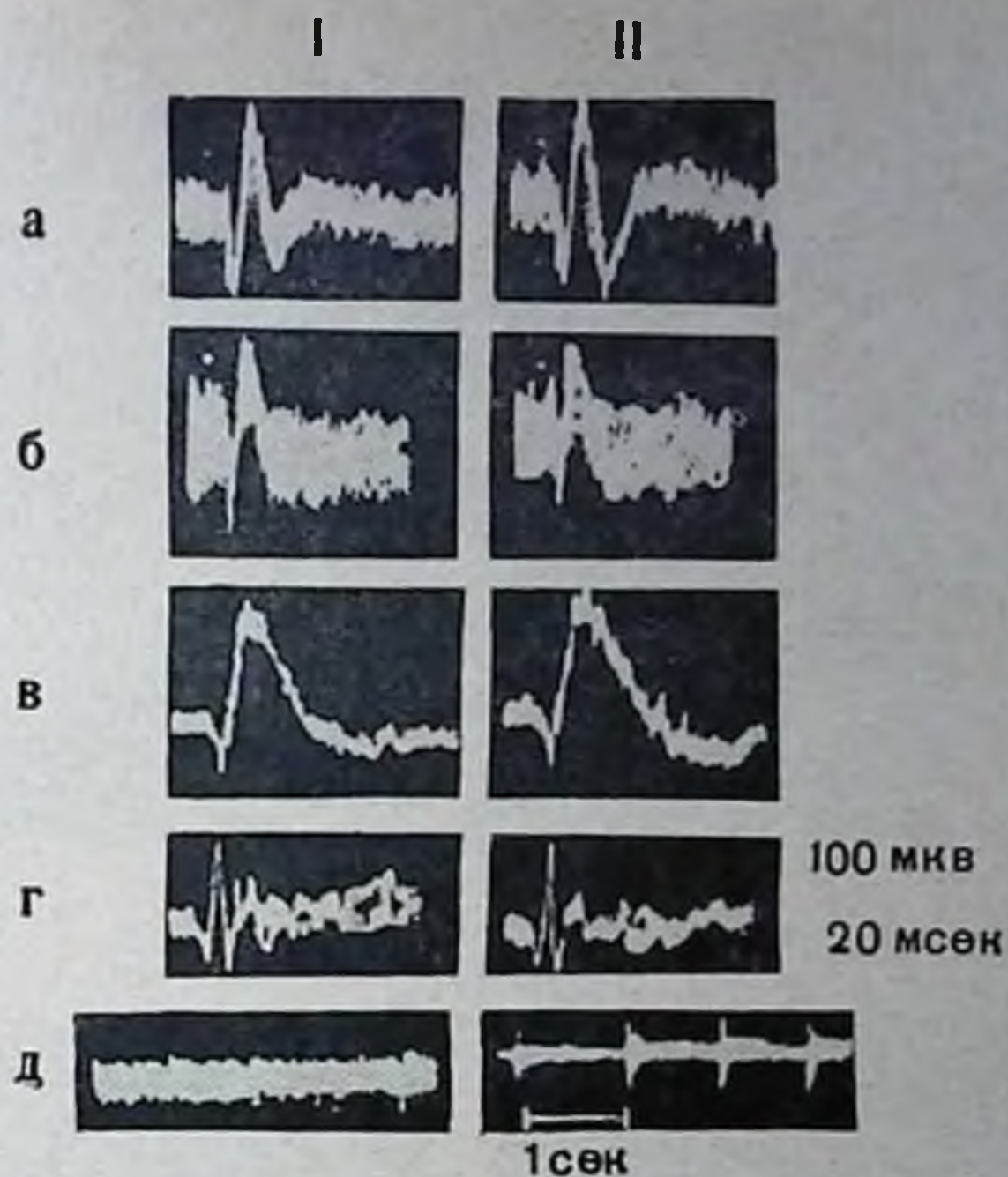


Рис. 8. Вызванные потенциалы до (I) и после (II) выработки мигательного условного рефлекса

а — в слуховой зоне коры; *б* — во внутреннем коленчатом теле; *в* — в задних буграх четверохолмия; *г* — в кохлеарном ядре; *д* — миограмма круговой мышцы глаза

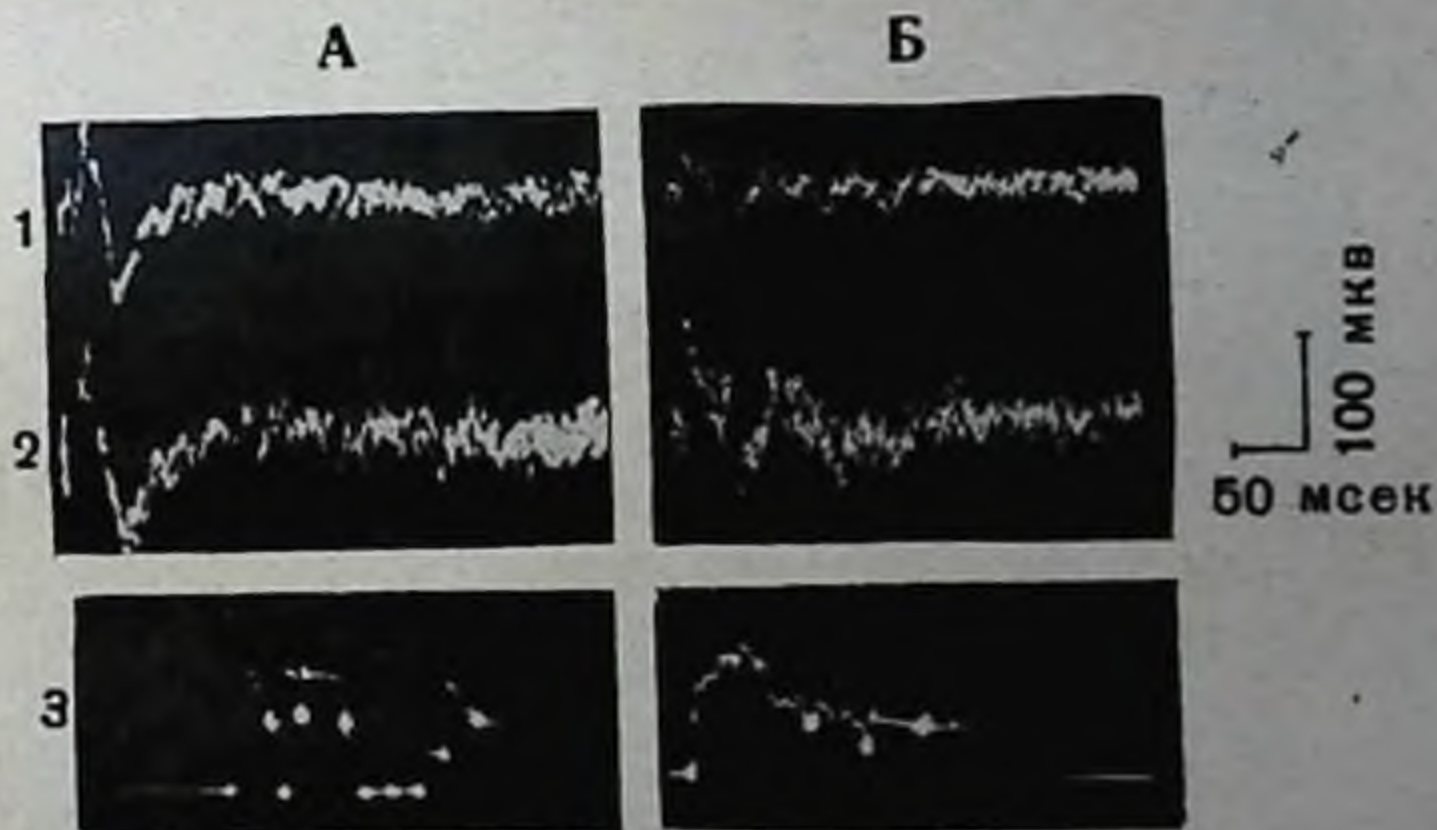


Рис. 9. Изменение узора вызванных потенциалов в кортикальных пунктах правой передней конечности при выработке элементарного электрооборонительного инструментального условного рефлекса

А — до выработки; *Б* — после выработки; *1* — в сенсорном пункте; *2* — в моторном пункте; *3* — механограмма двигательного рефлекса

Таким образом, наша лаборатория в настоящее время располагает достаточным и достоверным экспериментальным материалом, свидетельствующим о том, что появление дополнительной локальной высокоамплитудной и стабильной поверхностно-негативной волны к основному или первоначальному потенциалу различного рода вызванных ответов может рассматриваться как достоверное и адекватное электрофизиологическое проявление специализированного, локализованного и прочного условного рефлекса. Во всяком случае мы склонны предположить, что появление дополнительных высокоамплитудных волн или значительное усиление поздних волн вызванных потенциалов различного происхождения отражают более адекватно и достоверно процесс образования и специализации условнорефлекторной связи в высших центральных нервных образованиях, чем изменения амплитуды или других параметров первичных ответов или

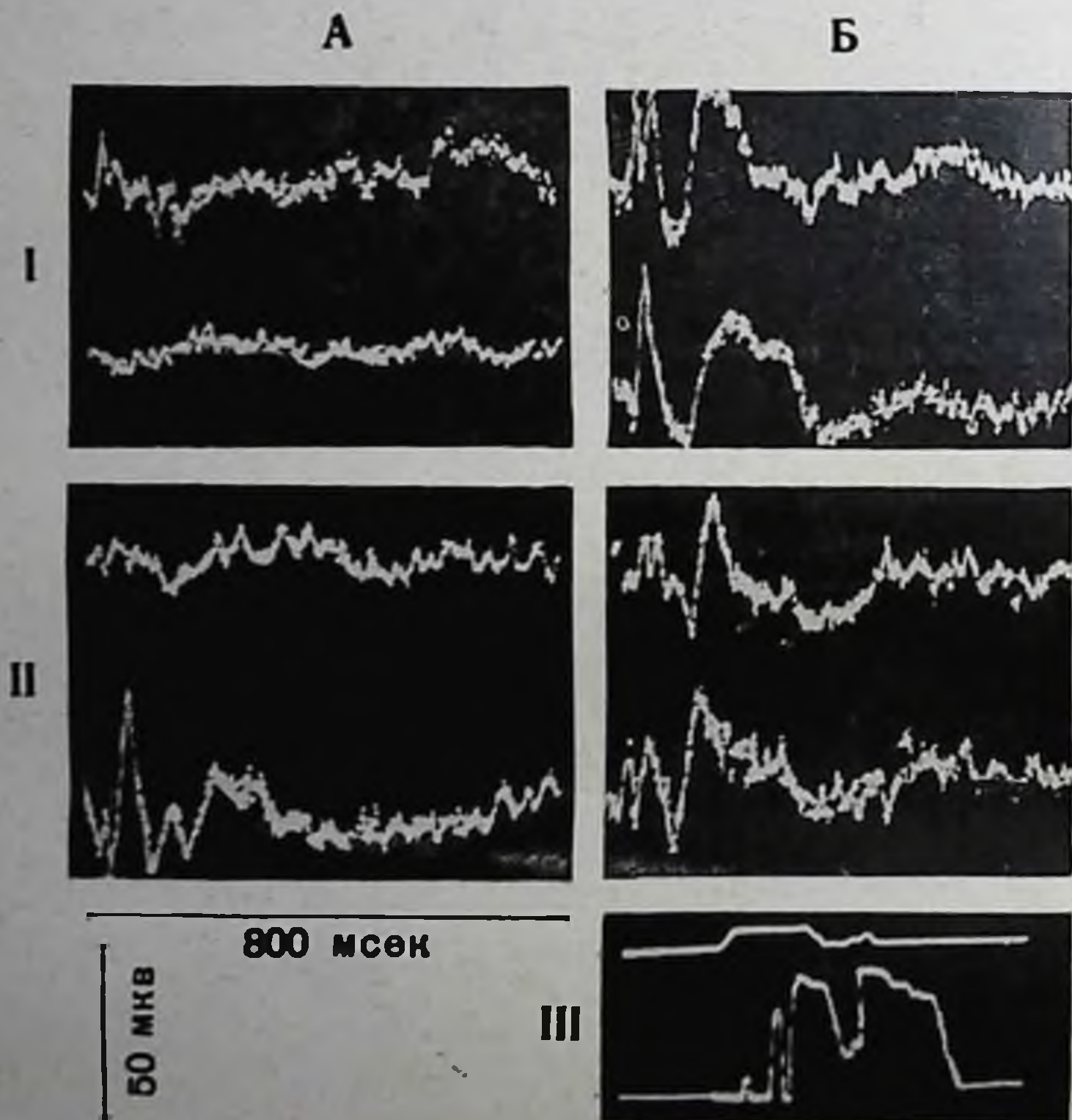


Рис. 10. Вызванные потенциалы в кортикальных пунктах раздражаемой (I) и отключающей ток (II) конечностей у собаки до (А) и после (Б) выработки первичного «перекрестного» инструментального оборонительного условного рефлекса

Верхние лучи — сенсорный пункт; нижние лучи — моторный пункт; последний кадр (III) — двигательный рефлекс

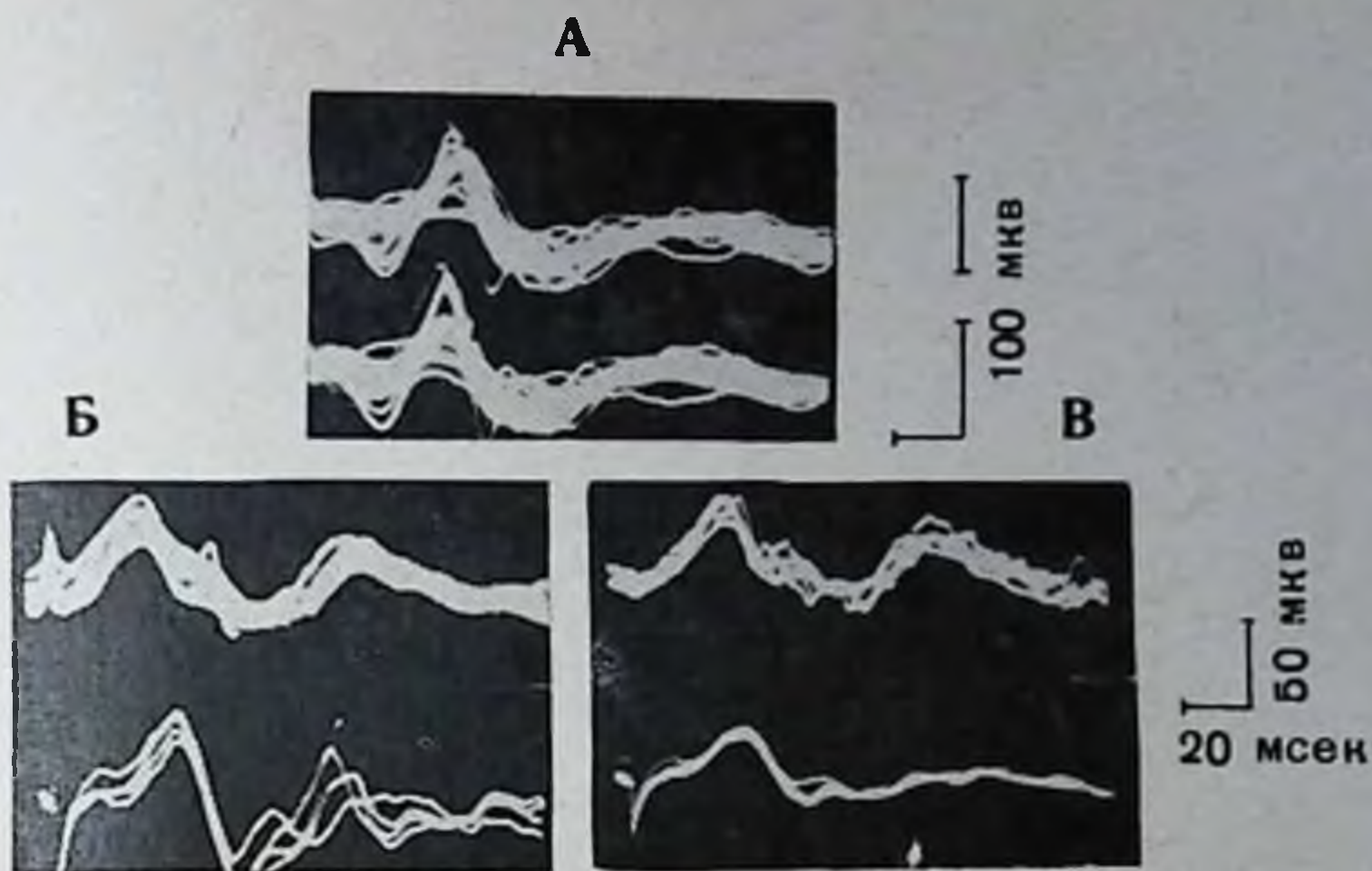


Рис. 11. Изменение в узоре потенциалов вовлечения при выработке инструментальных «перекрестных» оборонительных условных рефлексов

Верхние лучи — в пункте отключающей ток конечности; нижние лучи — в пункте раздражаемой конечности; А — до выработки условных рефлексов; Б — после 290 сочетаний; В — после 500 сочетаний

основных волн этих же потенциалов, не говоря уже об изменениях в фоновой активности этих образований.

Наши факты и положения об электрофизиологическом проявлении специализированного и упроченного условного рефлекса могут быть подкреплены некоторыми близкими или сходными экспериментальными данными других исследователей, хотя в истолковании и оценке фактов подобного рода наши взгляды порой и не совпадают со взглядами этих исследователей. Кроме уже упомянутых в начале настоящего сообщения данных Грей Уолтера, Спонга и Линдсли, Ройтбака, Дэвиса и других относительно появления разной конфигурации поверхностно-негативных волн при выработке разного рода условных рефлексов в этой связи могут быть упомянуты также некоторые новые факты Граштьяна и Ангяна (Grastyan et al., 1965), а также факты лаборатории В. С. Русинова, также имеющие тесное отношение к описанным выше нашим фактам.

Граштьян и Ангян в своих хронических опытах на кошках раздражали некоторые таламические образования (*n. geniculus*, *n. centrum medianum* и *n. centralis anterior*) то в ситуации, в которой животные подвергались электрокожному раздражению, то в ситуации, в которой они получали пищу, т. е. на фоне их готовности к осуществлению либо общедвигательного характера условных рефлексов избегания, либо такого же характера условных рефлексов приближения. При этом они наблюдали такие же

дополнительные волны к потенциалам вовлечения, как и сотрудники нашей лаборатории — Сахиулина, Мержанова и Любчинский. Разница заключалась в том, что в опытах венгерских исследователей эти дополнительные поздние потенциалы возникали не в отдельных пунктах, как это было в опытах сотрудников нашей лаборатории, а на значительной площади сенсомоторной коры. Эта разница с нашей точки зрения может быть обусловлена общедвигательным характером изучаемых ими условных рефлексов и локальным характером пищедобывательных или электрооборонительных условных рефлексов, изучаемых в нашей лаборатории. Едва ли можно сомневаться в важной роли фоновой условнорефлекторной готовности в возникновении этих волн у животных в опытах Граштьяна и Ангяна. В опытах наших сотрудников Р. К. Борукаева и Е. А. Романовской с условнорефлекторным переключением это было показано с достаточной убедительностью.

Известное отношение к нашим данным имеют также некоторые факты Г. Д. Кузнецовой, Р. А. Павлыгиной, П. И. Калинина и других сотрудников лаборатории В. С. Русинова (1962). Они создавали в моторной коре своих подопытных животных доминантный очаг и наблюдали появление в этом очаге нестабильных дополнительных поверхностно-негативных волн к потенциалу вовлечения или к дендритному потенциалу, когда применялись вызывающие эти потенциалы раздражения. Кроме того, при наличии такого доминантного очага сотрудники Русинова наблюдали появление нестабильных дополнительных волн также к потенциалам, вызванным стимуляцией рецепторов в адекватных для них кортикальных зонах. Эти факты являются новым доказательством родственной связи между условным рефлексом и явлениями доминанты, суммационного рефлекса. Нетрудно понять и причину стабильности этих дополнительных волн при условном рефлексе и нестабильности их при доминантном очаге: ведь сами феномены отличаются друг от друга, в первую очередь, по степени стабильности.

Наконец, нам представляется, что определенное отношение к нашим данным имеют также факты, описанные Чангом (1958), Стериаде (Steriade et al., 1962), Тис и Кианг (Teas, Kiang, 1964) и другими нейрофизиологами и свидетельствующие о том, что поздние ответы названных потенциалов могут усиливаться также и при некоторых потенцирующих воздействиях на кору, например под влиянием усиления фонового освещения, при стимуляции определенных субкортикальных нервных образований, при эмоциональных возбуждениях, под действием известных нейротропных средств и т. п. Нам кажется, что эти факты не стоят в противоречии с изложенными выше нашими фактами и не могут рассматриваться как аргументы против развиваемого нами теоретического положения о том, что появление новых дополнитель-

ных волн к одним вызванным потенциалам в коре или резкое усиление поздних компонентов других вызванных кортикальных потенциалов является наиболее достоверным электрофизиологическим выражением специализированного локализованного и прочного условного рефлекса. Во-первых, чисто внешнее сходство этих, равно как и любых других электрофизиологических феноменов, еще не является безоговорочным доказательством того, что они имеют одно и то же происхождение и одну и ту же физиологическую основу или же порождены одними и теми нервными структурами. Но если даже допустить, что в только что упомянутых выше опытах других исследователей и в наших опытах по выработке условных рефлексов появление дополнительных или усиление поздних волн является электрофизиологическим выражением повышенной возбудимости и синхронной активности одних и тех же нервных структур коры, то и это не может служить основанием для возражения против вышеприведенного нашего теоретического положения. Такого рода изменения в функциональном состоянии и деятельности кортикальных нервных элементов могут возникать под влиянием разных эпизодических внешних воздействий или сдвигов во внутренней среде организма, могут быть нестойкими и носить локальный или генерализованный характер. Но они же могут иметь место и в нервных элементах условной связи, т. е. в новообразованной структурно-функциональной единице, достигшей определенной степени организации и стабильности, имеющей определенную локализацию и специализацию. Имеются все основания для допущения, что в опытах упомянутых выше исследователей в основе этих изменений лежит первый механизм, а в нашем случае мы имеем дело со вторым механизмом.

Считаем нужным здесь отметить, что экспериментальная работа нашей лаборатории по изучению электрофизиологических проявлений выработки и осуществления условного рефлекса и его торможения пока еще носит преимущественно характер феноменологических исследований; мы только-только приступаем к изучению тонких структурных и функциональных основ и механизмов этих явлений. В силу этого мы должны пока ограничиться лишь некоторыми беглыми замечаниями в этом плане и то в значительной мере на основании некоторых данных других исследователей, имеющих, как нам кажется, кое-какое отношение к этим вопросам.

Возникает прежде всего вопрос первостепенной важности: какие мозговые структуры ответственны за появление новой волны или усиление поздних потенциалов разного рода вызванных кортикальных ответов при выработке и специализации условного рефлекса?

Мы уже располагаем значительными фактическими данными для допущения, что эти изменения в узоре наших индикаторных

электрофизиологических феноменов имеют кортикальное происхождение. Об этом свидетельствует по меньшей мере тот факт, что эти изменения происходят только в кортикальных пунктах, вовлеченных в образование условий связи. Если бы изменения эти формировались в подкорковых структурах, порождающих разного рода вызванные потенциалы в коре, то дополнительные волны должны были сопровождать вызванные потенциалы повсеместно в тех обширных зонах коры, где только они возникают. На деле, как мы видели, этого не бывает. Кроме того, в упомянутых выше опытах Ванециан было показано, что выработка мигательных условных рефлексов на ритмическое акустическое раздражение не влечет за собой изменения узора вызванных этим раздражением потенциалов ни в одном из основных подкорковых звеньев слухового анализатора, во внутреннем колленчатом теле, в кохлеарном ядре и в нижних колликулах, в то время как в слуховой коре эти потенциалы претерпевают изменения, нам уже хорошо знакомые из всего изложенного выше.

Что касается конкретных нервных элементов самой коры, порождающих своей активностью эти волны, то наши предположения по этому вопросу не имеют в своей основе никаких фактов и носят сугубо умозрительный характер. Не входит в нашу задачу обсуждать здесь весьма сложный и энергично дискутируемый нейрофизиологами вопрос о происхождении и сущности использованных нами в качестве индикаторов кортикальных электрофизиологических феноменов: потенциалов вовлечения, потенциалов нарастания, вызванных ответов на раздражители разных модальностей. Но нам представляется правомерным рассматривать происходящие в них в фазе специализации, локализации и упрочения условных рефлексов закономерные и стабильные изменения, в частности появление совершенно новой дополнительной стабильной волны к потенциалам вовлечения и потенциалам нарастания и значительное стабильное усиление поздних волн вызванных потенциалов как электрофизиологическое выражение функциональных, пластических и цитохимических изменений в нейрональных популяциях заинтересованных кортикальных пунктов, вовлеченных в процесс формирования условной связи и особенно в популяциях интернейронов с их мощным и разнообразным синаптическим аппаратом. Таким образом мы полагаем, что эти волны являются электрофизиологическим выражением активности условной связи, подразумевая под этим единое структурно-функциональное образование, состоящее из трех основных звеньев: определенной части популяции нейронов пункта сигнального раздражителя, определенной части популяции нейронов кортикального пункта подкрепляющего раздражителя и, главное, популяции интернейронов, связывающих эти пункты между собой. Нам представляется, что это сугубо гипотетиче-

ское наше предположение находится в какой-то мере в соответствии с допущением Чанга (1958), Пурпура (Purpura, 1955), Грундфеста (Grundfest, 1957), Ройтбака (1965) и некоторых других современных авторитетных нейрофизиологов о том, что поверхностно-отрицательные потенциалы коры порождаются активностью нервных элементов верхних ее слоев.

В заключение хотелось бы сказать, что как бы ни были значительны успехи, достигнутые многочисленными отечественными и зарубежными исследователями в области изучения условно-рефлекторной деятельности при помощи новых совершенных электрофизиологических методик, — все это должно рассматриваться только как начало большого дела, притом хорошее и многообещающее начало. На этом перспективном пути нас ожидают еще более значительные достижения, в особенности если учесть возможность умелого комплексирования подобных исследований с цитохимическими, электронно-микроскопическими и, конечно, с основными павловскими. Можно не сомневаться, что со временем такой многосторонний подход и использование такого комплекса методик включают в свою орбиту все новые и новые проблемы и аспекты исследования высшей нервной деятельности. И мы глубоко убеждены в том, что на этом поприще лишь те исследователи могут рассчитывать на значительные успехи, кто твердо стоит на надежной основе бессмертного учения Павлова, кто уверенно и без колебаний идет по пути, освещенному могучим прожектором основополагающих его идей.

ЛИТЕРАТУРА

- Артемьев В. В. 1956. Труды Ин-та физиол. АН СССР, 5, 110.
Асратян Э. А. 1955. Журн. высш. нервн. деят. (ВНД), т. 5, вып. 4, 480.
Асратян Э. А. 1965. Журн. ВНД, 15, 202.
Асратян Э. А. 1967. Журн. ВНД, 17, 896.
Гасанов У. Г. 1966. Журн. ВНД., 16, 769.
Иошии Н., Мацумото Дж., Огура Х., Симокоти М., Ямагути В. и Ямасаки Г. 1962. В сб. «Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности». М., Изд-во АН СССР, 187.
Коган А. Б. 1962. В сб. «Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности». М., Изд-во АН СССР, 42.
Ливанов М. Н. 1962. В сб. «Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности». М., Изд-во АН СССР, 174.
Мнухина Р. С. 1964. Электроэнцефалографические исследования условнорефлекторных реакций и их анализ в свете теории Н. Е. Введенского. Л., ЛГУ.
Моррел Ф. 1962. В сб. «Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности». М., Изд-во АН СССР, 54.
Пеймер И. А. и Модин М. Л. 1966. В кн. «Электрофизиология центральной нервной системы». Материалы V Всесоюзн. конф. Тбилиси, 236.
Рабинович М. Я. 1963. Гагрские беседы. Тбилиси, 4, 261.
Ройтбак А. И. 1965. Гагрские беседы. Тбилиси, 3, 165.
Русинов В. С. 1962. В сб. «Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности». М., Изд-во АН СССР, 288.

- Сахиулина Г. Т., Мержанова Г. Х. 1965. Журн. ВНД, 15, 3.
 Уолтер Грей. 1966. Живой мозг. М., изд-во «Мир».
 Швец Т. Б. 1958. Конференция по вопросам электрофизиологии центральной нервной системы. Тезисы докл. М., 138.
 Чанг Х. Т. 1958. В кн. «Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности». М., Изд-во АН СССР, 69.
 Asratyan E. A. 1965. In: «Proc. XXIII Intern. Congr. Physiol. Sci.», v. 4, 629, Tokyo.
 Chiorini R. 1967. EEG a. Clin Neurophysiol., 23, 90.
 Davis H. 1965. Science, 148, 1244.
 Durup G. et Fesard A. 1935. Ann. Physiol., 36, N 1, 1.
 Galambos R., Sheatz G. 1962. Amer. J. Physiol., 203, 175.
 Gerken G. M. a. Neff W. D. 1963. EEG Clin. Neurophysiol., 15, 947.
 Grastyan E., Czopf J., Angyan L., Szalo J. 1965. Acta Physiol. Sci. Hung., 26, 9.
 Grundfest H. 1957. Physiol. Rev., 37, 337.
 Hall R. D. a. Mark R. G. 1967. J. Neurophysiol., 30, 893.
 Hillard S. A., Galambos R. 1966. EEG Clin. Neurophysiol., 22, 297.
 John R. 1961. Ann. Rev. Physiol., 23, 451.
 Klingberg F. a., Grastyan E. 1963. Acta Physiol. Acad. Sci. Hung., 23, 115.
 Low M. D., Borda R. P., Frost I. B. a. Kellaway P. 1966. Neurology, 16, 771.
 Morrell F. 1961. Physiol. Rev., 41, 3.
 Purpura D. P. 1955. J. Neurophysiol., 18, 246.
 Spong P. a. Lindsley D. B. 1964. Science, 145, 182.
 Steriade M. a. Demetresku M. 1962. EEG Clin. Neurophysiol. 14, 21.
 Siern J. A., Ulett G. A. a. Sines J. O. 1960. In: «Recent advances in biological psychiatry», p. 106. N.-Y.-London.
 Teas D. C. a. Kiang N. Y. 1964. Exptl. Neurol., 10, 91.

К МЕХАНИЗМУ ОБРАЗОВАНИЯ УСЛОВНОГО РЕФЛЕКСА¹

Целью настоящего сообщения является конспективное изложение полученных в нашей лаборатории некоторых фактических данных, имеющих отношение к механизму образования условного рефлекса, а также высказывание некоторых соображений по этому вопросу. При этом мы воздержимся от обстоятельного обзора данных и взглядов других исследователей по обсуждаемому вопросу и ограничимся упоминанием тех из них, которые имеют тесное отношение к нашим фактам и взглядам.

На основании старых и новых фактических данных нашей лаборатории нами предложена схема дуги условного рефлекса с двусторонней условной связью. Это вопрос, который на основании других фактов и в несколько иных аспектах задолго до нас был поднят Эббингаузом в психологии, а затем И. С. Бериташвили и И. П. Павловым в нейрофизиологии.

Как было установлено экспериментами других исследователей и нашей лаборатории (Асратян, 1961, 1965, 1966), в силу ряда обстоятельств (силовых соотношений сочетаемых раздражителей, их рода, последовательности их применения во времени

¹ Доклад, прочитанный на VI «Гагрских беседах» 20 января 1969 г. — Журн. высш. нервн. деят., 1969, т. 19, вып. 5.

и т. п.), прямые и обратные связи могут быть то весьма близкими по своим функциональным особенностям, то сильно отличаться друг от друга по своим свойствам. В пользу правильности первого из этих случаев, помимо ранее опубликованных данных нашей лаборатории, можно привести новые весьма демонстративные данные Л. П. Руденко, в опытах которой для выработки у собак условных рефлексов с двусторонней связью мигательный рефлекс сочетался либо с пищевым, либо с электрооборонительным двигательным рефлексом. При этом наблюдалось, например, что струя воздуха, направленная в глаз, вызывает не только мигательный рефлекс, но и пищевой, а подача пищи, в свою очередь, вызывает не только пищевой рефлекс, но и мигательный.

Но в настоящем сообщении речь пойдет главным образом о втором случае, когда прямая условная связь резко превалирует над обратной, что, как правило, и имеет место в большинстве случаев образования условных рефлексов, в результате сочетаний так называемых индифферентных раздражителей с пищевым, оборонительным или другими безусловными раздражителями. Схема дуги подобного рефлекса приведена ниже (рис. 1).

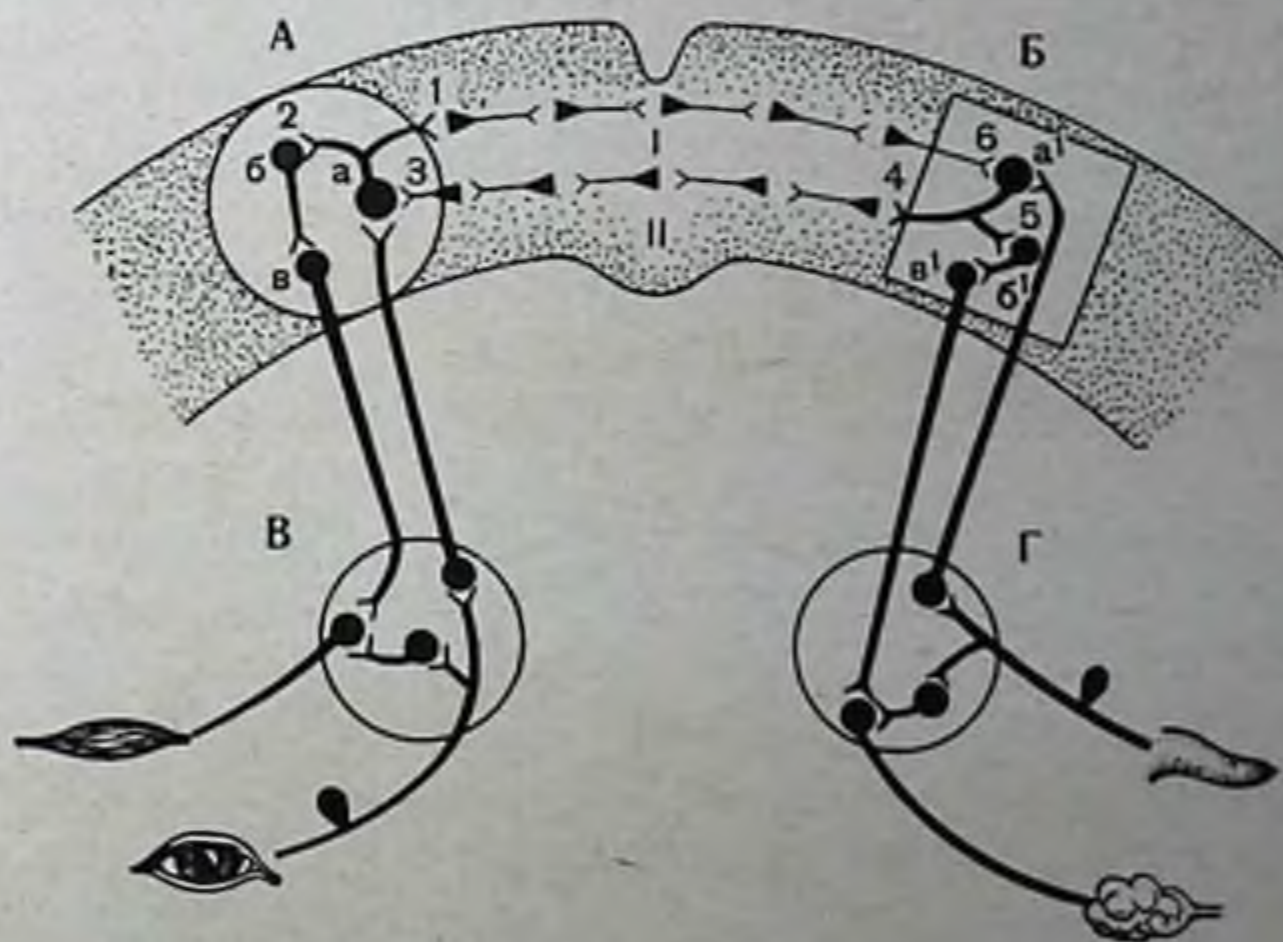


Рис. 1. Схема дуги условного рефлекса с резким превалированием прямой связи над обратной

А — кортикальный пункт мигательного рефлекса: а — афферентный нейрон, б — вставочный нейрон, в — эфферентный нейрон; 1 и 2 — синаптические контакты коллатералей афферентного нейрона на вставочные нейроны; 3 — синаптический контакт между вставочным нейроном обратной условной связи с афферентным нейроном сигнального раздражения; Б — кортикальный пункт пищевого рефлекса: а' — афферентный нейрон, б' — вставочный нейрон, в' — эфферентный нейрон; 4 и 5 — синаптические контакты коллатералей афферентного нейрона на вставочный нейрон; 6 — синаптические контакты между вставочным нейроном прямой условной связи с афферентным нейроном подкрепляющего раздражителя; I — прямая условная связь; II — обратная условная связь; В — субкортикальный пункт мигательного рефлекса; Г — субкортикальный пункт пищевого рефлекса

Как известно из данных специальных экспериментов других исследователей и нашей лаборатории, одной из основных нейрофизиологических предпосылок к образованию условного рефлекса является изменение уровня возбудимости кортикальных пунктов сочетаемых в этих целях раздражителей.

В отношении направления изменения возбудимости кортикальных структур подкрепляющего безусловного рефлекса данные почти всех исследователей этого вопроса однозначны или во всяком случае свободны от существенных противоречий. Все до сих пор известные достоверные фактические данные свидетельствуют о том, что возбудимость кортикальных структур подкрепляющего безусловного (т. е. вторичного по очереди применения) раздражителя в процессе выработки условного рефлекса значительно повышается (Абуладзе, 1953; Беритов, 1932, 1961; Купалов, 1941; Николаева, 1955; 1960; Варга, 1958; Чилингарян, 1963; Романовская, 1963; Винник, 1958; Козловская, 1963, и др.) и что повышенная возбудимость этих структур, наряду с повышением уровня их лабильности и с другими изменениями в их функциональном состоянии, составляет тот комплекс нейрофизиологических предпосылок, который порождает условную связь.

В нашей лаборатории Я. М. Прессман в сотрудничестве с А. В. Найдель получил новые факты, которые, как нам кажется, заметно расширяют наши представления по этому вопросу.

Много лет назад нашим сотрудником Б. И. Паковичем (1960) было установлено, что для выработки условного рефлекса индифферентный раздражитель должен предшествовать подкрепляющему безусловному раздражителю примерно на 100 мсек. При меньших интервалах между применениями названных раздражителей условный рефлекс не вырабатывается. Этот интересный факт был подтвержден некоторыми другими исследователями, но не был удовлетворительно понят и объяснен, хотя такого рода попытки делались как нами, так и другими исследователями, в частности А. И. Ройтбаком.

Результаты проведенных Я. М. Прессманом (1966) за последние годы исследований на собаках и в особенности проведенных им совместно с А. В. Найдель новых экспериментов на людях проливают, как нам кажется, определенный свет на этот вопрос. В этих исследованиях при помощи очень точных методических приемов регистрации рефлексов и величины их латентных периодов изучалось изменение возбудимости структур мигательного или электрооборонительного безусловного рефлексов в условиях нескольких вариантов эксперимента: при повторном изолированном применении обоих раздражителей, при сочетании каждого из них с каким-нибудь индифферентным раздражителем и в случаях, когда сами они применялись сочетанно. Сочетание раздражителей во времени производилось в трех вариантах: в условиях строгого совпадения и с интервалом 50—400 мсек при прямом и обратном порядке их следования.

Не касаясь деталей полученных ими результатов, отмечу в общих чертах лишь те из них, которые имеют непосредственное отношение к обсуждаемому вопросу. Из этих данных явствует, что возбудимость структур безусловного рефлекса существенно не меняется при их сепаратных повторных применениях с интервалами 20—60 сек. Если в случаях сочетанного применения безусловный раздражитель действует первым, то возбудимость его структур снижается, причем без четкой зависимости от того, с каким интервалом будет применен следующий за ним индифферентный (или другой безусловный) раздражитель. Возбудимость структур безусловного рефлекса значимо возрастает лишь в том случае, когда его раздражитель действует вторым во времени и к тому же только тогда, когда интервал между действием предшествующего ему раздражителя и его действием достигает 100 мсек и больше. И именно при этом становится возможной выработка условного рефлекса.

Так как нас здесь интересует последний случай, то в качестве иллюстрации хотелось бы привести некоторые конкретные свежие факты по этому вопросу, полученные Я. М. Прессманом совместно с А. В. Найдель. В опытах на людях они сочетали звуковые щелчки с мигательным рефлексом, вызываемым воздушным толчком в глаз. При этом интервал между применениями двух раздражителей варьировался от 50 до 200 мсек, а рефлекс с его латентным периодом записывался осциллографически весьма точно (рис. 2, 3). Как видно из приведенных осциллограммы и диаграммы, латентный период мигательного рефлекса значительно укорачивается и разброс рефлекторных

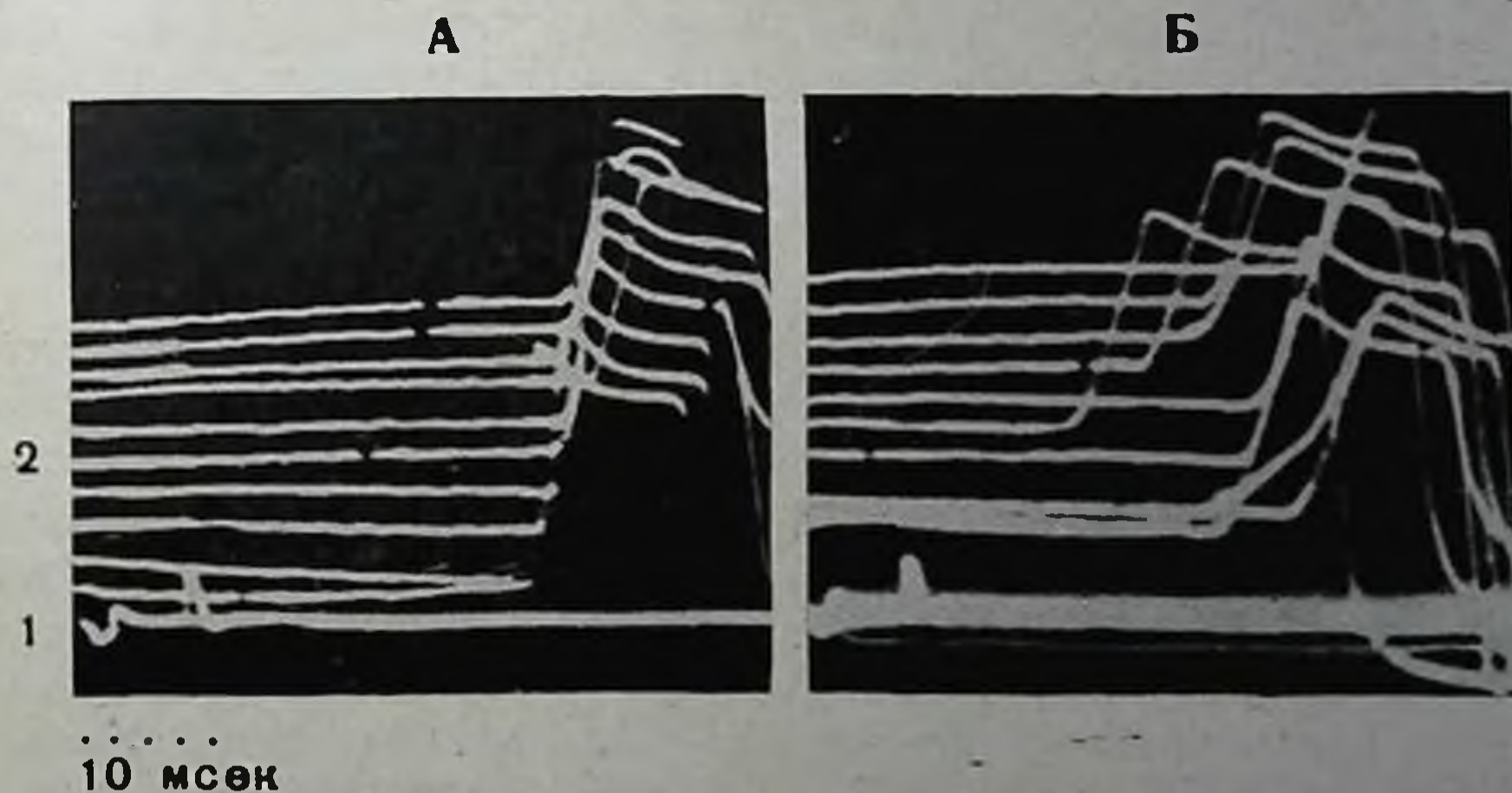


Рис. 2. Осциллограмма мигательного рефлекса у человека

А — мигательный рефлекс на дутье в глаз без его сочетания с щелчком; Б — тот же рефлекс, когда щелчок предшествует дутью на 100 мсек; 1 — отметка начала и конца дутья; 2 — последовательные записи мигательной реакции (снизу вверх)

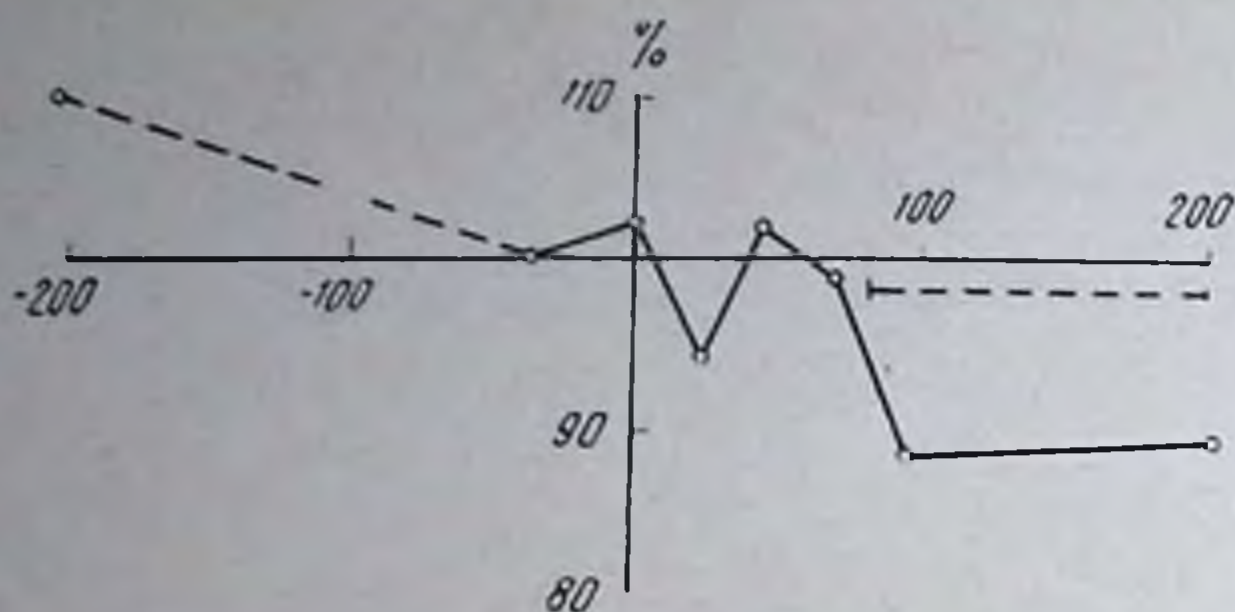


Рис. 3. Изменение средних величин латентных периодов безусловной мигательной реакции в зависимости от порядка сочетания раздражителей: звукового щелчка и воздушного толчка, вызывающего эту мигательную реакцию

По оси абсцисс — интервалы (в мсек) между звуком и воздушным толчком. Справа от оси ординат — интервалы предшествования звука воздушному толчку; слева — интервалы предшествования воздушного толчка звуку (со знаком «минус»). По оси ординат — отношение средней величины латентного периода мигательной реакции при сочетаниях к средней величине латентного периода до сочетаний (в %). Пунктир — интервалы, при которых наблюдаются статистически значимые отклонения

реакций (феномен, несколько напоминающий десинхронизацию в ЭЭГ коры большого мозга и оцениваемый как показатель повышения возбудимости соответствующих структур) усиливается лишь в том случае, когда толчок воздуха в глаз следует за звуковым раздражителем и когда интервал между их действием находится в зоне 100 мсек.

Таким образом, результаты этих своего рода микрофизиологических экспериментов подкрепляют и уточняют положение о том, что в процессе выработки условного рефлекса происходит значительное повышение возбудимости высших центральных нервных структур подкрепляющего безусловного рефлекса и что это обстоятельство играет важную роль в самом процессе формирования условной связи.

Мы располагаем также некоторыми новыми данными относительно характера изменения возбудимости кортикальных и субкортикальных структур сигнального (т. е. первого по очереди применения) раздражителя в процессе выработки условного рефлекса, т. е. по одному из актуальных вопросов физиологии большого мозга, факты и мнения о котором были и все еще остаются разноречивыми и даже противоречивыми.

Еще по данным лаборатории И. П. Павлова было известно, что возбудимость названных выше структур значительно снижается по мере выработки, специализации и упрочения условного рефлекса. Помимо общеизвестного факта прогрессирующего ослабления ориентировочного рефлекса на индифферентный раздражитель по ходу выработки на него условного рефлекса,

об этом весьма красноречиво свидетельствовали результаты экспериментов павловских лабораторий, в которых в качестве сигнального раздражителя пищевых условных рефлексов использовались умеренной интенсивности электрокожное раздражение или разбавленная кислота (Ерофеева, 1912; Васильев, 1912; Савич, 1913; Петрова, 1914, и др.). Эти факты и вытекающие из них выводы были существенно подкреплены данными ряда современных исследователей, в экспериментах которых сигнальным раздражителем для пищевых или оборонительных условных рефлексов служили не только раздражители вышеуказанного типа, но и непосредственная электростимуляция тех или иных участков коры или подкорковых образований, а рефлекторные реакции изучались в их естественном эффекторном проявлении (Лагутина, 1955; Николаева, 1955, 1960; Коган, 1962; Хохолова Chocholova, 1959; сотрудники нашей лаборатории Варга, 1958; Прессман, 1966; Стручков, Хачатурян, Давыдова, 1968; Винник, 1958; Козловская, 1963; Иванова, 1965; Руденко, Ташмухамедова, 1966, и др.). Как известно из соответствующих публикаций перечисленных исследователей, значительное ослабление собственного прирожденного рефлекса сигнального раздражителя (другие авторы именуют этот рефлекс локальным или местным) по ходу выработки условного рефлекса на него наблюдалось постоянно и носило закономерный характер.

В качестве нового доказательства правильности этого положения хотелось бы привести некоторые совсем свежие факты нашей лаборатории.

В опытах Е. К. Давыдовой возбудимость кортикального моторного пункта одной из передних лап собаки к его непосредственной электростимуляции значительно и стабильно снижалась по ходу выработки пищевого условного рефлекса на такую стимуляцию (рис. 4). Примечательно и то, что угашение выработанного условного рефлекса привело к восстановлению исходного уровня возбудимости этого пункта. В опытах Л. П. Руденко у собак на ритмические воздушные толчки в глаз вырабатывался либо пищевой, либо инструментальный электрооборонительный условный рефлекс. В обоих случаях по ходу выработки и специализации условных рефлексов собственный эффект действия струи воздуха в глаз, т. е. мигательный рефлекс, в большинстве случаев становился все слабее и слабее (рис. 5). В этих опытах угашение выработанного условного рефлекса также влечет за собой усиление мигательного рефлекса. Р. Л. Гасанова выработала у собак так называемый перекрестный электрооборонительный инструментальный условный рефлекс, при котором электрокожное раздражение одной из задних лап (в нашем понимании — сигнальное раздражение) прекращается тонической флексией противоположной передней лапы (в нашем понимании — подкрепляющий рефлекс). Р. Л. Гасанова установила, что

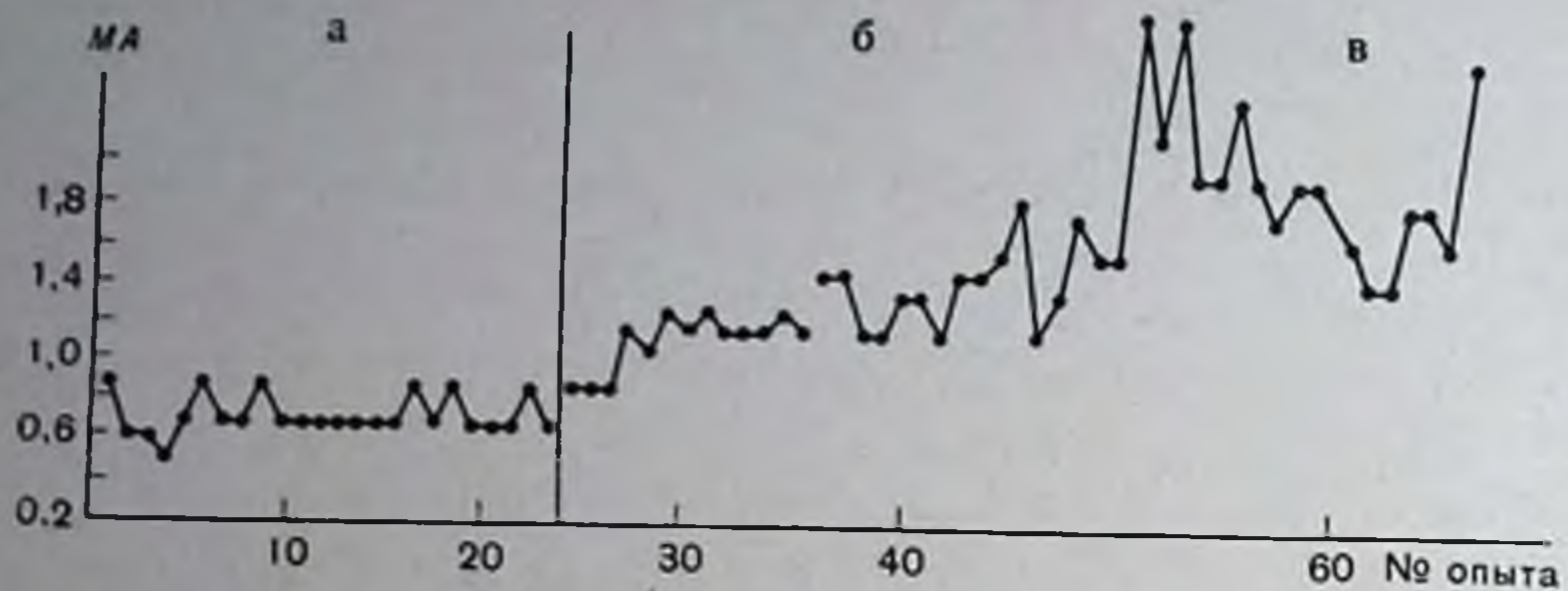


Рис. 4. Динамика изменений абсолютных величин порогов двигательных реакций на прямое раздражение кортикального моторного пункта передней конечности собаки в процессе выработки пищевого условного рефлекса на этот раздражитель

а — перед выработкой условного рефлекса; б и в — после его выработки

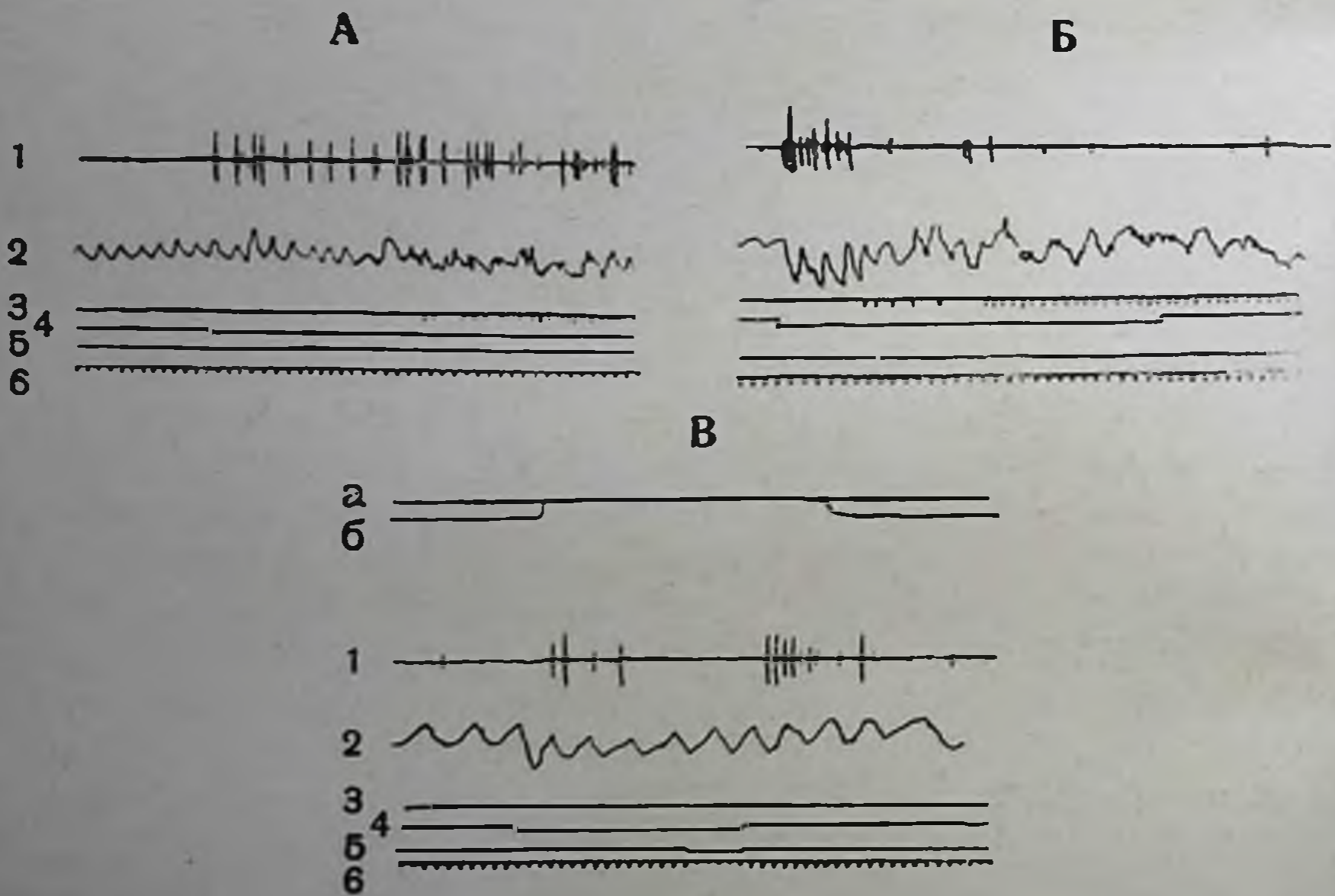


Рис. 5. Изменение собственной безусловной реакции сигнального раздражителя при осуществлении пищевых и оборонительных условных рефлексов

А — мигательная реакция до выработки условного пищевого рефлекса; Б — то же, после выработки: 1 — мигание, 2 — дыхание, 3 — капли слюны, 4 — отметка условного раздражителя, 5 — безусловный раздражитель, 6 — время (в сек.); В — мигательная реакция во время осуществления двигательного оборонительного условного рефлекса по Петропавловскому; а — уровень замыкания тока; б — механограмма раздражаемой лапы

в процессе выработки, специализации и упрочения условного рефлекса возбудимость кортикального моторного пункта раздражаемой лапы снижается, а возбудимость пункта отключающей ток лапы повышается, т. е. происходят такие сдвиги в названных кортикальных пунктах, которые точно коррелируют с давно установленным ею самой, затем И. Б. Козловской и другими фактом о том, что в подобных случаях рефлекс раздражаемой лапы неуклонно ослабевает, а рефлекс отключающей ток лапы усиливается.

Из всего сказанного явствует, что новые многообразные фактические данные других исследователей и нашей лаборатории подтверждают правильность давних фактов лабораторий И. П. Павлова о том, что собственный прирожденный рефлекс раздражителя значительно ослабляется по мере того, как этот раздражитель становится условным в результате повторных его сочетаний с каким-нибудь безусловным раздражителем. Но, как было уже отмечено выше, фактические данные относительно изменения возбудимости церебральных структур сигнального раздражителя характеризуются значительной разноречивостью. Современная нейрофизиология располагает значительным числом других достоверных фактов по этому вопросу, которые далеко не гармонируют, порой как будто стоят даже в противоречии с упомянутыми выше не менее достоверными старыми и новыми фактами, полученными большим числом исследователей и в разных лабораториях. Мы имеем в виду прежде всего результаты проведенных на людях исследований, в которых учитывались не только объективно наблюдаемые и регистрируемые проявления условных рефлексов, но и отчет испытуемых об их субъективных ощущениях. Из полученных в этих исследованиях данных явствует, что возбудимость кортикальных сенсорных элементов индифферентного раздражителя не только не понижается по мере выработки на него условных рефлексов, но даже значительно повышается, при этом неощущаемые раздражители становятся ощущаемыми (Гершуни, 1947; Гюрджян, 1954, 1955; Алексеенко и Блинков, 1955; Соколов и сотр., 1955; Пшоник и Фельбербаум, 1955; Макаров, 1960; Гольдбург, 1961, и др.).

Разноречивостью характеризуются также и те факты по обсуждаемому вопросу, которые получены при помощи современных электрофизиологических методик. Например, по данным одних исследователей, амплитуда кортикальных вызванных потенциалов на условный раздражитель уменьшается по мере выработки условных рефлексов на них (Артемьев и Безладнова, 1952; Коган, 1962; Ройтбак, 1960; Варга, 1963; Гасанов, 1968, и др.), а по данным других исследователей, при этом амплитуда кортикальных вызванных потенциалов возрастает (Галамбос — Galambos, 1960 и Фримен — Freeman, 1962; Мнухина, 1964, и др.). Более однозначны фактические данные экспериментов, в

которых показателем функционального состояния соответствующих кортикальных и субкортикальных пунктов служило не изменение амплитуды вызванных в них потенциалов, а сдвиги в пороге их вызова. Эти данные также свидетельствуют о повышении возбудимости названных кортикальных и субкортикальных пунктов по мере преобразования индифферентного раздражителя в условный раздражитель (Голубева, 1954; Думенко, 1955; Гасанов, 1968; Ван Тай-ань и Незлина, 1963; Ванецян, 1968; Кратин, 1967; Моррелл с соавт.— Moggell et al., 1957). Об этом же свидетельствуют фактические данные М. Н. Ливанова (1944) и сотрудников по определению так называемых «кривых реактивности» на раздражитель в процессе выработки на него условного рефлекса.

Едва ли возможно удовлетворительно объяснить весь комплекс упомянутых выше разноречивых фактов относительно изменения функционального состояния кортикальных структур условного раздражителя под углом зрения положения Павлова о том, что возбуждение центра подкрепляющего безусловного рефлекса оказывает индукционно-тормозящее влияние на кортикальные сенсорные клетки условного раздражителя. Если раньше и можно было в свете этого положения более или менее удовлетворительно объяснить факт ослабления собственного рефлекса условного раздражителя, то такая возможность была совершенно исключена после появления достоверных фактов, свидетельствующих о повышении возбудимости сенсорных клеток, к которым адресуется раздражитель, становящийся условным. По тем же соображениям едва ли можно будет удовлетворительно понять и объяснить совокупность этих фактов под углом зрения концепции А. А. Ухтомского о сопряженном торможении при доминанте или в свете так называемого принципа «Exclusivität» (исключительности) зарубежных исследователей в традиционном их понимании, согласно которому это торможение почти глобально охватывает все посторонние нервные структуры, находящиеся вокруг доминирующего нервного очага на том или ином расстоянии от него и функционально тесно с ним не связанные. Нам кажется, что трудно удовлетворительно объяснить эти факты также под углом зрения концепции И. С. Беритова о том, что безусловное раздражение вызывает во всей центральной нервной системе общее торможение, которое блокирует передачу импульсов от условного раздражителя в кору.

В докладе на X съезде Всесоюзного физиологического общества в Ереване (Асратян, 1965), обсуждая этот вопрос, мы высказали мысль о том, что отмеченные выше противоречия между фактами относительно изменения возбудимости кортикальных структур условного раздражителя на деле кажущиеся, что они могут быть в значительной мере установлены при определенном новом подходе к их пониманию и интерпретации. Этот подход

сводился к допущению, что при действии безусловного раздражителя, индукционное или сопряженное торможение распространяется не на все центральные звенья дуги собственного, т. е. прирожденного рефлекса условного раздражителя, а преимущественно или исключительно на промежуточные звенья этой дуги. Афферентное же звено дуги названного рефлекса при этом не только остается свободным от подобного тормозящего воздействия, но может оказаться даже в состоянии повышенной возбудимости. Применительно к доминанте и сходным с ней нейрофизиологическим феноменом такое допущение было сделано в отношении локализации сопряженного торможения в рамках центральных звеньев рефлекторных дуг посторонних рефлексов. Далее, нами тогда было отмечено, что в свете подобного представления упомянутые выше противоречия в отношении изменения возбудимости кортикальных структур условного раздражителя могут быть поняты как результат того, что в одних случаях исследователи имели дело с изменением возбудимости афферентного звена дуги собственного прирожденного рефлекса условного раздражителя, а в других — с изменением возбудимости промежуточного звена той же дуги.

Фактический материал по этому вопросу, накопленный в последующем нашей лабораторией и другими исследователями и частично приведенный выше, в еще большей степени убеждает нас в правильности именно такого понимания и объяснения сути обсуждаемого вопроса.

С этой точки зрения известный интерес представляют результаты некоторых из тех новых экспериментов нашей лаборатории, в которых процесс выработки, специализации, осуществления и торможения условных рефлексов у собак и кошек изучается как по показателям естественного проявления рефлекторных реакций, так и параллельно по картине изменений в узоре разного происхождения вызванных потенциалов в соответствующих кортикальных пунктах. Такие факты были получены, в частности, в описанных выше опытах Р. Л. Гасановой с перекрестными оборонительными условными рефлексами. В этих опытах усложнение узора вызванных потенциалов, за счет усиления их поздних компонентов, характерное для выработки условного рефлекса, происходило наиболее ярко в сенсорном кортикальном пункте раздражаемой лапы (сигнальное раздражение), а в моторном пункте той же лапы эти волны были даже ослаблены (рис. 6). Как видно на приведенном рисунке, эти изменения точно коррелируют с тем фактом, что в данной стадии выработки перекрестного условного рефлекса собственный рефлекс раздражаемой, т. е. «сигнальной», лапы полностью заторможен и что в ответ на ее раздражение возникает только условнорефлекторная флексия лапы, отключающей ток (1б на рис. 6). В опытах Г. Х. Мержановой у собак на базе такого типа первичного условного реф-

лекса был выработан вторичный условный рефлекс на низкочастотную электростимуляцию ядер средней линии таламуса, вызывающую в сенсомоторной коре потенциалы вовлечения. В этих опытах было установлено, что по мере выработки вторичных условных рефлексов характерные для этого процесса изменения в узоре потенциалов вовлечения (в первую очередь появление дополнительной поверхностно-негативной волны) происходят в моторных кортикальных пунктах обеих лап, но в дальнейшем по мере специализации и упрочения рефлексов они почти исчезают в пункте раздражаемой лапы (условное раздражение) и стабилизируются в пункте отключающей ток лапы (подкрепляющий рефлекс) (рис. 7).

В порядке детализации и дальнейшего развития высказанного нами ранее положения можно добавить еще и следующее. Анализ всей совокупности разнообразного старого и нового фактического материала по обсуждаемому вопросу приводит к заключению, что торможение промежуточного звена дуги собственного прирожденного рефлекса раздражителя в процессе приобретения им сигнального значения, как и повышение возбудимости афферентного звена той же дуги при этом является, по-видимому, такой же важной нейрофизиологической предпосылкой к выработке и осуществлению условного рефлекса, как и повышение возбудимости кортикальных структур подкрепляющего безусловного рефлекса. Нам кажется, что в свете такого допущения можно глубже и полнее понять важное биологическое

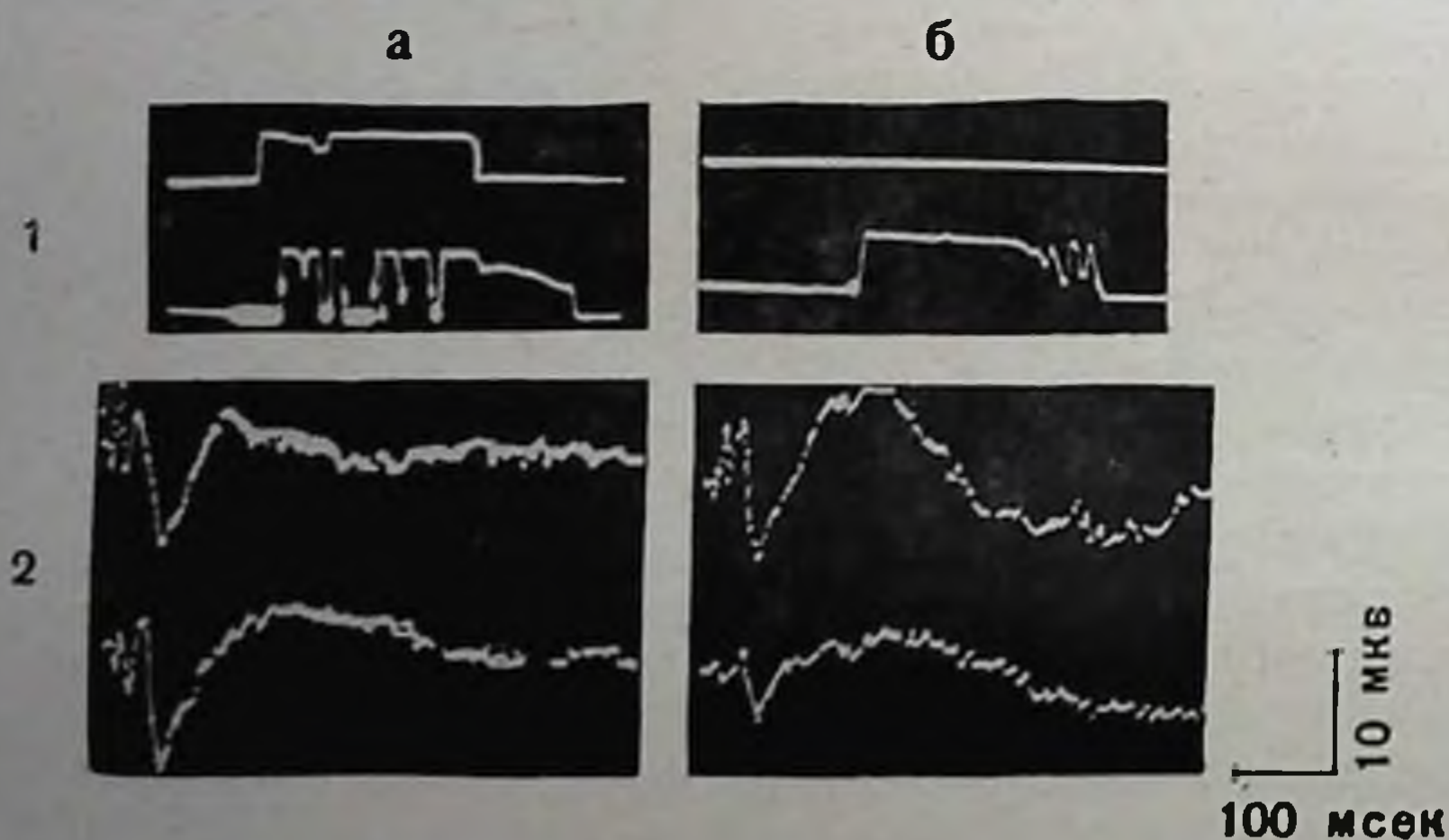


Рис. 6. Механограмма перекрестного оборонительного условного рефлекса (1): раздражаемая конечность (верхний луч), отключающая ток конечность (нижний луч). Изменения вызванных потенциалов в сенсорном (верхний луч) и моторном (нижний луч) кортикальных пунктах раздражаемой лапы (2)

а, б — до и после выработки условного рефлекса

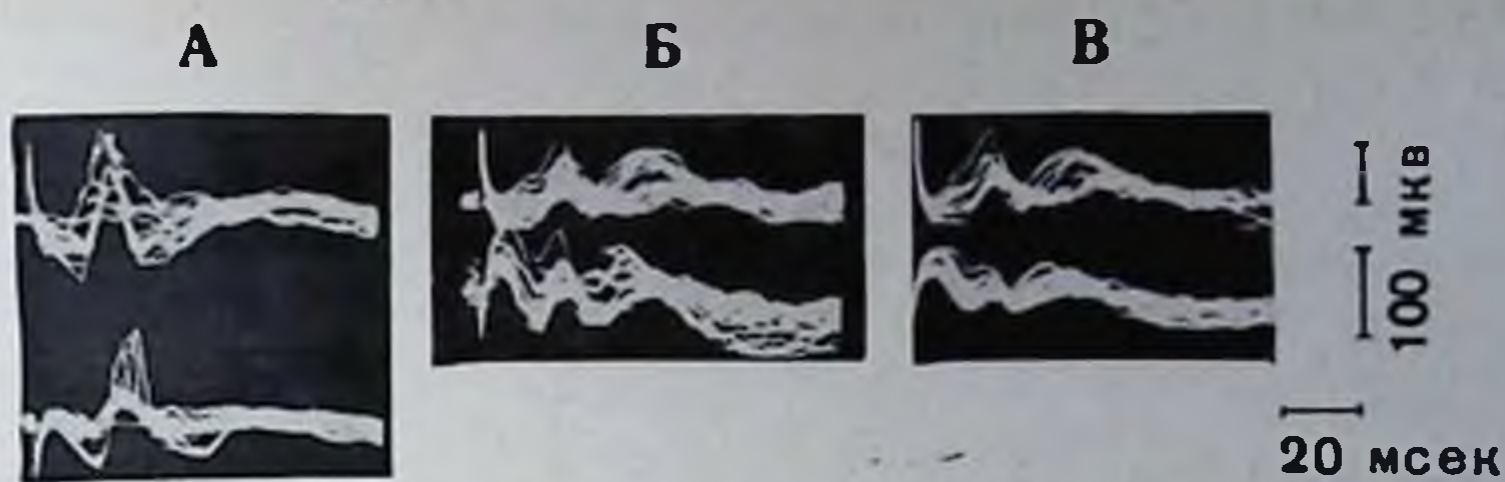


Рис. 7. Изменение узора потенциалов вовлечения в кортикальных моторных пунктах отключающей ток конечности собаки (верхний луч) и раздражаемой конечности (нижний луч) при выработке перекрестного инструментального оборонительного условного рефлекса

А — до выработки; Б — в начальный период выработки; В — в период упрочения условного рефлекса

значение индукционного или сопряженного торможения как в процессе выработки и осуществления условного рефлекса, так и при доминанте и сходных с ней общенейрофизиологических явлениях. При всем этом частично или полностью исключаются посторонние для доминирующей деятельности рефлекторные реакции благодаря торможению среднего звена их дуг, а афферентное звено этих дуг с повышенной дееспособностью обеспечивает доминирующие нервные структуры многообразной информацией, поступающей к тому же по разным каналам, и тем повышает эффективность их деятельности. Если ограничиться рассмотрением условных рефлексов, то в нашем понимании это и есть та связь механизма внешнего торможения с механизмом образования условного рефлекса, о которой говорил Павлов. Но торможение это развивается не в афферентных нейронах условного раздражителя, как он полагал, а в промежуточном звене дуги собственного прирожденного рефлекса этого раздражителя, как считаем мы. В силу этого названное торможение не только не препятствует, но даже благоприятствует образованию и осуществлению самого условного рефлекса. Затруднительно сейчас с должной уверенностью сказать, осуществляется ли это тормозное воздействие посредством ретикулярной формации или другими путями, является ли оно пресинаптическим или постсинаптическим и т. п. Но нам кажется, что в данном случае это пока не имеет существенного значения.

Далее, имеется некоторое основание для допущения, что либо на основе индукционного торможения промежуточного звена собственного рефлекса сигнального раздражителя со стороны подкрепляющего безусловного рефлекса, либо на какой-то другой основе устанавливаются антагонистические взаимоотношения между этими двумя рефлексами, дуги которых имеют общее афферентное звено. Активирование условной связи обычно

сопровождается торможением собственного прирожденного рефлекса условного раздражителя, внутреннее торможение условного рефлекса в большинстве случаев влечет за собой усиление собственного рефлекса сигнального раздражителя и т. п. Реципрокные взаимоотношения между этими двумя рефлексами, по-видимому, разыгрываются на уровне синаптических контактов коллатералей афферентного нейрона с интернейронами дуги каждого из них (синапсы 1 и 2 на рис. 1). В какой-то мере это напоминает давно установленный еще Спиро, Введенским и особенно Шеррингтоном факт существования антагонистических взаимоотношений между разнозначными рефлексами (например, между флексорными и экстензорными рефлексами одной лапы), дуги которых имеют «общее стартующее звено», т. е. берут начало от разных коллатералей одного и того же нейрона. Существует, по-видимому, нечто общее между этим нашим допущением и концепцией И. С. Бериташвили о том, что активирование кругов временных связей при осуществлении условных рефлексов порождает сопряженное общее торможение в нервных структурах, охватывающих эти круги. Но очевидна также и разница между этими нашими теоретическими положениями. Констатируя самый факт и проведя некоторые параллели, мы не намерены, однако, обстоятельно обсуждать этот вопрос здесь. По своей важности он заслуживает быть предметом отдельного сообщения.

ЛИТЕРАТУРА

- Абуладзе К. С.* 1953. Изучение рефлекторной деятельности слюнных желез. М., Изд-во АН СССР.
- Алексеевко Н. Ю. и Блинков С. М.* 1955. Труды Ин-та высш. нервн. деят. (ВНД), серия физиол., 1, 235.
- Артемьев В. В. и Безладнова И. И.* 1952. Труды Ин-та физиол. им. И. П. Павлова, 1, 228.
- Асратян Э. А.* 1961. Журн. ВНД, 11, 193.
- Асратян Э. А.* 1965а. Журн. ВНД, 15, 796.
- Асратян Э. А.* 1965б. Журн. ВНД, 15, 202.
- Асратян Э. А.* 1966. В кн. «Нервные механизмы двигательной деятельности». М., изд-во «Наука», 329.
- Беритов И. С.* 1932. Индивидуально приобретенная деятельность центральной нервной системы. Тбилиси, Госиздат.
- Беритов И. С.* 1961. Нервные механизмы поведения высших позвоночных животных. М., Изд-во АН СССР.
- Ванецян Г. Л.* 1968. Электрофизиологическое изучение возбудимости проекционных структур условного звукового раздражителя. Автореф. канд. дисс. М.
- Варга М. Е.* 1963. Тезисы докл. 20 совещ. по высш. нервн. деят. М.—Л., стр. 47.
- Варга М. Е.* 1958. Журн. ВНД, 8, стр. 710.
- Ван Тай-ань и Незлина Н. И.* 1963. Журн. ВНД, 13, стр. 235.
- Васильев П. Н.* 1912. Дифференцировка температурных раздражителей собакой. Дисс. СПб.
- Винник Р. Л.* 1958. Журн. ВНД, 8, стр. 693.

- Гасанов У. Г. 1968. Нейрофизиологические механизмы внутреннего торможения. Автореф. докт. дисс. М.
- Гершуни Г. В. 1947. Физиол. журн. СССР, 33, стр. 393.
- Гольдбург С. Н. 1961. Журн. ВНД, 11, стр. 11.
- Голубева Л. Я. 1954. Труды Ин-та ВНД, серия физиол., 3, стр. 68.
- Гюрджян А. А. 1954. Докл. АН СССР, 96, стр. 1273.
- Гюрджян А. А. 1955. Докл. АН СССР, 101, стр. 1145.
- Давыдова Е. К. 1968. Изменение возбудимости двигательной области коры большого мозга собаки при выработке пищевого условного рефлекса на ее электрическое раздражение. Автореф. канд. дисс. М.
- Думенко В. Н. 1955. Труды Ин-та ВНД, 1, стр. 320—335.
- Ерофеева М. Н. 1912. Электрическое раздражение кожи собаки как условный возбудитель работы слюнных желез. Дисс. СПб.
- Иванова Н. Г. 1966. К анализу устойчивости рефлексов избегания к торможению. Автореф. канд. дисс. М.
- Коган А. Б. 1962. В кн. «Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности». М., Изд-во АН СССР, стр. 42.
- Козловская И. Б. 1963. В кн. «Нервные механизмы условнорефлекторной деятельности». М., Изд-во АН СССР, стр. 79.
- Кратин Ю. Г. 1967. Электрические реакции мозга на тормозные сигналы. Л., изд-во «Наука».
- Купалов П. С. 1941. Архив биол. наук, 61, вып. 3, 15.
- Лагутина Н. И. 1955. Исследование центральных механизмов пищевых, оборонительных, ориентировочных и других рефлексов при прямом электрическом раздражении разных пунктов головного мозга. Автореф. докт. дисс. Л.
- Ливанов М. Н. 1944. Изв. АН СССР, серия биол., № 6, 331.
- Макаров П. О. 1960. Гагрские беседы, 3, 299.
- Мнухина Р. С. 1964. Электроэнцефалографические исследования условнорефлекторных реакций и их анализ в свете теории Н. Е. Введенского. Л., изд. ЛГУ.
- Николаева Н. И. 1955. Физиол. журн. СССР, 41, № 1, стр. 19.
- Николаева Н. И. 1960. Физиол. журн. СССР, 46, № 11, стр. 1366.
- Павлов И. П. 1947. Полн. собр. трудов, т. 4. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Павлов И. П. 1949. Полн. собр. трудов, т. 3. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Пакович Б. И. 1960. В кн. «Центральные и периферические механизмы двигательной деятельности животных». М., Изд-во АН СССР, 86.
- Петрова М. К. 1914. Учение об иррадиации возбудительного и тормозного процессов. Дисс. СПб.
- Прессман Я. М. 1966. В кн. «Нервные механизмы двигательной деятельности». М., изд-во «Наука», стр. 383.
- Пшоник А. Т. и Фельбербаум Ф. А. 1955. Физиол. журн. СССР, 41, № 4, стр. 477.
- Ройтбак А. И. 1960. Гагрские беседы, 3, стр. 149.
- Романовская Е. А. 1963. В кн. «Нервные механизмы условнорефлекторной деят.» М., Изд-во АН СССР, стр. 151.
- Савич А. А. 1913. Дальнейшие материалы к вопросу по влиянию пищевых рефлексов друг на друга. Дисс. СПб.
- Соколов Е. Н., Данилова Н. Н., Михайловская М. Б. 1955. Тезисы докл. IV совещ. по физиол. оптике. М.—Л., стр. 102.
- Ташмухамедова М. И. 1966. Пищедвигательные условные рефлексы с двойной связью. Автореф. канд. дисс. М.
- Чилингарян Л. И. 1963. В кн. «Нервные механизмы условнорефлекторной деятельности». М., Изд-во АН СССР, стр. 151.
- Chocholova L. 1959. *Physiol. Bohemoslav.*, 8, p. 61.
- Galambos R. 1960. In: «Electrical Studies on the unanesthetized brain». N. Y., p. 120.
- Freeman W. E. 1962. *Exp. Neurol.*, v. 6, p. 271.
- Morrell F., Naquet J., Gastaut H. 1957. *J. Neurophysiology*, 20, 574.

ТОНИЧЕСКИЕ УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ

ТОНИЧЕСКИЕ УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ
КАК ФОРМА ЦЕЛОСТНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ МОЗГА¹

Вся многолетняя история развития материалистического учения о высшей нервной деятельности — это история непрерывной страстной борьбы создателя этого учения И. П. Павлова со своими многочисленными идейными противниками. И в этом отношении он с честью продолжал славные традиции своего великого предшественника И. М. Сеченова, который на протяжении многих лет в жестокой борьбе отстаивал глубокие и смелые материалистические воззрения относительно принципов работы мозга и сущности психической деятельности. Многие из учеников и последователей И. П. Павлова в своей работе по дальнейшему развитию его учения также уделяют немало внимания научной полемике с противниками этого учения.

Даже при самой беглой оценке переживаемого нами этапа развития учения И. П. Павлова нельзя не обратить внимания на следующие характерные и до некоторой степени парадоксальные черты этого этапа. С одной стороны, великое учение Павлова уже вышло из географических границ нашей страны, распространилось по всему свету, властно овладело умами широких кругов прогрессивных ученых почти во всех странах мира и в настоящее время энергично разрабатывается ими при помощи совершенных и тончайших приемов современного физиологического эксперимента. Причем многие видные ученые этих стран из лагеря противников учения Павлова перешли и переходят в лагерь его убежденных сторонников. А с другой стороны, в среде ученых нашей страны явная и скрытая борьба против учения Павлова не только не прекращается, но, судя по некоторым признакам, за последние годы даже усиливается. Разумеется, антипавловские течения продолжают существовать и в зарубежном научном мире, хотя они, по-видимому, становятся слабее.

¹ Доложено на XX Павловском совещании в Ленинграде 20.IV 1963 г.—Журн. высш. нервн. деят., 1963, т. 13, вып. 5.

Необходимость энергичной борьбы против критиков учения Павлова в целом или против отдельных принципиальных его положений усиливается в наше время еще и следующим обстоятельством. Противники учения Павлова часто стараются создать видимость, что они будто бы являются новаторами и критикуют это учение с прогрессивных позиций, что они опираются на крупные научные и методические достижения современной нейрофизиологии и кибернетики, которые якобы несовместимы с методами и учением Павлова и призваны заменить их.

Задачей настоящего сообщения является не просто беспристрастное, «академическое» изложение некоторых старых и новых фактов и теоретических положений относительно явлений высшей нервной деятельности, известных под названием системности или динамического стереотипа, переключения, обстановочного рефлекса, цепных условных рефлексов и близких им форм целостной деятельности мозга, рассматриваемых нами как сложные тонические условные рефлексы. Мы намерены сделать это в научно-полемическом плане, на фоне критического разбора некоторых обвинений, выдвигаемых отдельными нашими физиологами против современной рефлекторной теории и учения Павлова как высшего достижения этой теории, на фоне анализа развиваемых ими некоторых, якобы в принципе новых, теоретических положений, будто бы призванных заменить соответствующие положения рефлекторной теории, в том числе и учения Павлова, или существенно пополнить ее.

Среди критических замечаний в адрес современной рефлекторной теории и специально учения Павлова о высшей нервной деятельности советскими учеными Н. А. Бернштейном, П. К. Анохиным, Н. И. Гращенковым и другими за последние годы выдвигается на передний план упрек в том, что это учение будто бы аналитично, атомистично, механистично, не учитывает и не объясняет синтетической деятельности центральной нервной системы. Они утверждают, что нельзя в свете этого учения понять активного характера деятельности центральной нервной системы, в частности, способности мозга и центральной нервной системы, в целом, к предвидению будущего, к программированию, коррипированию и саморегулированию своей деятельности и многообразных функций организма. Существо дела представляется ими в таком виде, как если бы до них никто не обращал внимания на эти стороны или особенности деятельности центральной нервной системы, как если бы до них не существовали соответствующие идеи, факты, явления и закономерности, хотя бы и описанные в несколько ином плане или обозначенные другими терминами.

Исходя из этого, Н. А. Бернштейн, П. К. Анохин и их единомышленники предлагают коренным образом преобразовать, переделать или реформировать современную или, как они назы-

вают, декартову рефлекторную теорию, которая будто бы дошла до нас с декартовых времен без перемен, в своем «первобытном» виде. Сделанные названными учеными в этом плане конкретные предложения, в частности развиваемые ими теоретические положения относительно активной природы деятельности центральной нервной системы, физиологических механизмов предвидения, программирования, корригирования, саморегуляции этой деятельности и т. п., хорошо известны заинтересованным научным кругам по многочисленным публикациям этих авторов, самые последние из которых были сделаны совсем недавно, в 1962 г., в связи с Московским совещанием по философским вопросам физиологии высшей нервной деятельности и психологии. Это обстоятельство устраняет необходимость даже конспективного изложения взглядов названных авторов в настоящем коротком сообщении. Но хотелось бы сделать по ним несколько критических замечаний общего характера.

Во-первых, взгляды упомянутых исследователей по перечисленным вопросам практически идентичны, во всяком случае, имеют много общего. Существо дела не меняется от того, что они употребляют разные термины, пользуются разными примерами и доводами или же от того, что существует некоторая разница в их мнениях по поводу частных вопросов или же отдельных деталей их. Так, например, как Н. А. Бернштейн и П. К. Анохин, так и их единомышленники предлагают заменить структурную схему трехчленной и, как они называют, разомкнутой рефлекторной дуги схемой четырехчленного замкнутого нервного круга или кольца. При этом под четвертым звеном или членом они подразумевают давно известный афферентный путь от эффекторного органа, и в своих работах они всячески стараются создать видимость, что именно они впервые должным образом выявили и осмыслили важную роль афферентации через этот путь в оценке центральной нервной системой результатов деятельности рабочих органов, в контролировании и корригировании этой деятельности на ходу.

Далее, П. К. Анохин, Н. А. Бернштейн и их единомышленники весьма своеобразно обосновывают свою критику «классической» рефлекторной теории, в частности свое критическое замечание относительно якобы невозможности понимания и объяснения с позиции этой теории активной природы и структуры целостных поведенческих актов. Они обычно изображают элементарный безусловный или усложненный рефлекс и его трехчленную дугу в крайне упрощенном виде, представляя такой рефлекс как прубое, машинообразное, трафаретное и пассивное явление в нервной деятельности, и вслед за тем с большой легкостью «доказывают», что сложные и переменные поведенческие реакции не могут быть сведены к таким рефлексам. При этом в качестве иллюстрации приводятся примеры таких сложных поведенческих

реакций человека, как намерение взять карандаш со стола, попытка реализовать это намерение, поправление на ходу допущенной при этом ошибки и т. д.

Все это преподносится так, будто бы кто-либо из сторонников современной динамической рефлекторной теории и учения Павлова представляет себе рефлекс в таком карикатурном виде, считает возможным свести сложный поведенческий акт к элементарному рефлексу или же к механической сумме таких рефлексов, будто не существует фактов и понятий о цепных и других сложных формах прирожденных рефлексов, о поразительной приспособительной изменчивости всего этого обширного класса рефлексов, обусловленной влиянием разнообразных внешних и внутренних факторов, будто, наконец, вовсе не существует фактов и понятий об условных рефлексах в их огромном многообразии с их калейдоскопической изменчивостью и высочайшей приспособительной мощностью, фактов и понятий, при помощи которых оказалось возможным понимание и объяснение куда более сложных целостных поведенческих актов, чем злополучные акты с взятием карандаша или стакана с водой и подобные им.

Наконец, нельзя не отметить и того обстоятельства, что развиваемые этими исследователями теоретические положения носят чисто умозрительный характер, крайне искусственны и запутанны. От ознакомления с ними складывается впечатление, что при их составлении авторы взамен адекватных достоверных фактов решили использовать силу напыщенного слова и эффект экстраординарной терминологии, вроде «модель потребного будущего», «мозаицизм», «санкционирующая афферентация», «аппарат сопоставления» или «акцептор действия» и т. п. Словесное ухищрение и ультрамодерная терминология призваны также придать взглядам этих авторов видимость оригинальности, новизны и прогрессивности, при этом они не очень любят правдивое и достоверное изложение фактов и взглядов своих предшественников по занимающим их внимание вопросам, считая, по-видимому, такое занятие отжившей свой век, ненужной традицией в науке.

Ради краткости мы вынуждены были ограничиться лишь беглыми замечаниями по поводу отдельных характерных черт критики, развиваемой группой наших ученых в адрес современной рефлекторной теории, а также по поводу выдвигаемых ими самими теоретических положений. В добавление к этим замечаниям и в их подкрепление можно было бы еще отметить, что современная рефлекторная теория, благодаря классическим исследованиям корифеев нейрофизиологии, в особенности Клода Бернара, Людвиг Сеченова, Павлова, Введенского, Шеррингтона, Магнуса, Самойлова и других, коренным образом отличается от того, что критики этой теории называют «первобытной» или

декартовой рефлекторной теорией. В частности, факты и теоретические представления о круговом вращении возбуждения в центральной нервной системе, как и между центральной нервной системой и периферическими рабочими органами, существуют более ста лет. Такую же давность имеют факты и теоретические положения о непрерывной информации, получаемой центральной нервной системой от рабочих органов и служащей одним из мощных факторов высокой активности и изумительной приспособительной изменчивости рефлекторной деятельности, лежащей в основе тонкой динамической коррекции функций разных систем в точном соответствии с условиями среды и с текущими потребностями организма и обуславливающей совершенную рефлекторную саморегуляцию этих функций.

Даже из этих беглых замечаний и справок явствует необоснованность критики Н. А. Бернштейна, П. К. Анохина, Н. И. Гращенкова и других в адрес современной рефлекторной теории и чрезвычайная их претенциозность в отношении собственных заслуг в деле якобы коренного преобразования этой теории. Оставляя для другого случая более обстоятельный критический разбор этих взглядов в их совокупности, мы намерены в настоящем сообщении путем использования нескольких конкретных примеров из области условнорефлекторной деятельности проиллюстрировать в более наглядной форме несостоятельность одного только положения этих авторов: их утверждения о том, что современная рефлекторная теория, учение Павлова в том числе, не располагает фактами и теоретическими положениями относительно способности нервной системы к «программированию» своей деятельности. При этом необходимые ссылки будут сделаны преимущественно на высказывания П. К. Анохина, так как они также касаются главным образом условнорефлекторной деятельности.

На протяжении всего периода исследования условнорефлекторной деятельности И. П. Павлов и его сотрудники накапливали разнообразные факты, которые в терминологическом обозначении современной науки могли рассматриваться как проявление способности мозга к «программированию» своей деятельности или, как говорят многие, к «предвидению». Сюда могли быть отнесены давние и новые данные относительно образования условных рефлексов на время, на порядковое место применения раздражителей, на последовательный комплекс раздражителей, цепные условные рефлексы и т. д. В известном смысле даже каждый условный рефлекс может рассматриваться как проявление этой способности в деятельности мозга, ибо любой условный раздражитель сигнализирует о том, что именно должно произойти вслед за его действием тотчас же или некоторое время спустя. Особенно рельефно этот предваряющий характер сигнального раздражителя выступает при следовых и запаздывающих условных рефлексах. Нет необходимости приводить здесь

соответствующие примеры или же излагать взгляды Павлова на структурные и функциональные основы этих явлений, на физиологический механизм образования и осуществления этого многообразия условных рефлексов. Они общеизвестны. Хотелось бы только отметить, что на данном этапе развития наших знаний о работе мозга эти взгляды Павлова являются бесспорно наиболее обоснованными и прогрессивными, и их пересказ с энергичным использованием экстраординарных терминов и выражений едва ли является шагом вперед по существу.

Еще более ярким и рельефным проявлением способности мозга к «предвидению», к «программированию» своей деятельности могут считаться установленные и изученные в лабораториях Павлова и его учеников явления в условнорефлекторной деятельности, известные под названиями динамического стереотипа или системности, переключения условных рефлексов, ситуационных или обстановочных условных рефлексов, представляющие собой целостные поведенческие акты. Имея в виду специальное отношение этих явлений к обсуждаемому здесь вопросу, я позволю себе остановиться на нескольких уже известных и некоторых относительно новых фактах этого рода.

Напомню вначале о том варианте динамического стереотипа, который сводится к способности мозга усваивать и воспроизводить определенный ритмический порядок применения разных условных раздражителей в виде упорядоченной системы условных рефлексов, который применительно к звуковым раздражителям был изучен В. В. Сирятским, а к тактильным — П. С. Купаловым. Близким вариантом динамического стереотипа может считаться явление увоения и воспроизведения определенного ритма временной последовательности применения одного и того же условного раздражителя в противоположных по знаку сигнальных значениях, т. е. в определенных порядковых местах как положительный условный раздражитель, в других — как тормозной условный раздражитель (имеется в виду явление, изученное в лабораториях Павлова С. Н. Выржиковским, М. А. Усиевичем и др.). И в данном случае каждый условный рефлекс выступает как элемент определенным образом организованной и упорядоченной условнорефлекторной деятельности или целостного поведенческого акта. В обоих вариантах динамического стереотипа весьма четко проявляется способность мозга к составлению полной «программы» условнорефлекторной деятельности всего экспериментального сеанса в надлежащей обстановке, к «предвидению» всего, что должно произойти при этом.

Но наиболее четко и ярко проявляется эта особенность мозга в том варианте динамического стереотипа, который был изучен нами, а в дальнейшем и некоторыми другими сотрудниками Павлова: Л. О. Зевальдом, В. И. Павловой, Г. В. Скипиным и другими. Речь идет о варианте динамического стереотипа,

названного нами «системностью» на том основании, что он формируется при регулярном применении системы разнообразных условных раздражителей в определенной стереотипной последовательности во времени, с одинаковыми или с разными интервалами между ними. При этом вся примененная в опытном сеансе система условных рефлексов синтезируется в единое целое, в сложную и целостную форму условнорефлекторной деятельности в виде определенным образом организованного и упорядоченного поведенческого акта, в котором каждый индивидуальный условный рефлекс становится интегральной составной частью единого целого, в то же время занимая в нем свое совершенно определенное место и сохраняя некоторые свои специфические черты. Все это, как известно, проявляется в том, что при данном варианте сформировавшегося динамического стереотипа применение одного только условного раздражителя поочередно на порядковых местах всех входящих в систему раздражителей вызывает примерно характерный для каждого из этих раздражителей по знаку и величине условный рефлекс. Этим путем воспроизводится в общих чертах вся стереотипная картина условнорефлекторной деятельности в течение опытного сеанса в данной обстановке. Примененный условный раздражитель играет роль пускового фактора или индикатора, выявляющего составленную на основе прошлого опыта «программу» действия, превращающего готовность к действию в реальную деятельность. Примечательно, что таким индикатором может служить даже условный раздражитель, который не входит в систему раздражителей, примененную в целях образования данного динамического стереотипа.

Как известно, И. П. Павлов придавал большое значение принципу динамического стереотипа в высшей нервной деятельности животных и человека. Не касаясь других аспектов значения этого принципа в деятельности мозга, отметим еще раз тот его аспект, который имеет непосредственное отношение к обсуждаемому здесь вопросу. Бесспорно, что в динамическом стереотипе весьма ярко проявляется способность мозга к «программированию» своей деятельности, к «предвидению». Последующие исследования, посвященные динамическому стереотипу, представили новые доказательства крайней его важности в церебральной деятельности, а также его принадлежности к числу наиболее актуальных вопросов учения о высшей нервной деятельности. В этой связи могли быть отмечены данные нашей сотрудницы М. Х. Хачатурян и данные лаборатории А. О. Долина о том, что образование динамического стереотипа сказывается и на безусловнорефлекторной деятельности, а также данные И. А. Зачиняевой, подтверждающие, что в определенных условиях эксперимента динамический стереотип проявляется неодинаково в секреторном и двигательном компонентах пищевых условных реф-

лексов. Были проведены также весьма интересные исследования относительно форм проявления динамического стереотипа и его роли в высшей нервной деятельности детей и взрослого человека.

Исключительный интерес представляют новые весьма ценные факты М. М. Кольцовой и ее сотрудников относительно роли принципа динамического стереотипа в высшей нервной деятельности детей раннего возраста и относительно важного значения этого принципа в развитии и формировании второсигнальной условнорефлекторной деятельности. То же самое можно сказать в отношении данных многих советских исследователей, в первую очередь А. Н. Крестовникова, Н. В. Зимкина, М. И. Виноградова, М. А. Алексеева, Д. Г. Квасова, Я. А. Эголинского и других, о важной роли принципа динамического стереотипа в образовании различного рода профессиональных трудовых и спортивных сложных двигательных навыков. Результаты этих исследований имеют не только важное прикладное значение, но и представляют значительный научный интерес для учения о высшей нервной деятельности.

Весьма ценными, например, являются данные, характеризующие динамику и структурно-функциональные основы процесса выработки и автоматизации профессиональных двигательных навыков по принципу динамического стереотипа, а также данные о высокой степени функциональной специализации определенной массы рефлекторных дуг, составляющих структурную основу динамического стереотипа, о значительном повышении возбудимости, проводимости и лабильности этих структур. Сюда же относятся данные относительно появления профессиональных системных «чувств» («чувства лыж», «чувства ракетки» и т. п.) как своеобразное и красочное выражение «предвидения», когда выработанный динамический стереотип достигает высокого уровня совершенства и специализации.

Наконец, заслуживают упоминания также данные В. С. Русинова, П. К. Анохина и их сотрудников, изучавших динамический стереотип у взрослого человека по показателям электрической активности мозга и подтвердивших в условиях таких экспериментов правильность основных закономерностей его образования и проявления, установленных ранее в экспериментах на животных.

Из всего сказанного явствует, что речь идет не о каком-то второстепенном явлении в деятельности мозга, мимоходом отмеченного одним — двумя исследователями, а о важном и актуальном принципе в деятельности мозга, привлекавшем внимание многих исследователей, принципе, в котором в весьма яркой форме проявляется способность мозга к «программированию» своей деятельности, к «предвидению». Почему этот принцип выпал из поля зрения критиков современной рефлекторной теории и учения Павлова, претенциозно приписывающих себе заслугу

выявления, изучения и осмысливания этой способности нервной системы, остается загадкой.

Как уже отмечалось, к обсуждаемому вопросу ближайшее отношение имеет также другая форма целостной деятельности мозга, известная под названием переключения в условнорефлекторной деятельности и рассматриваемая нами также как особый вид тонических условных рефлексов.

Явление переключения в условнорефлекторной деятельности в различных его вариациях также изучается давно многими советскими и зарубежными учениками и последователями И. П. Павлова. В этой связи могут быть упомянуты работы М. Н. Ерофеевой, С. С. Фридмана, Г. П. Конради, Э. Г. Вацура, работы, выполненные научными коллективами, возглавляемыми Ю. М. Конорским, П. С. Купаловым, И. С. Бериташвили, П. К. Анохиным, М. М. Кольцовой, А. С. Дмитриевым, нами совместно с сотрудниками и другими исследователями. Фактические результаты этих исследований и вытекающие из них теоретические положения хорошо известны заинтересованным научным кругам по многочисленным публикациям и докладам, и нет необходимости их излагать здесь.

Суть основного варианта явления, наиболее систематически и обстоятельно изученного нами совместно со многими нашими сотрудниками — Ф. М. Шитовым, В. В. Яковлевой, Я. М. Пресманом, В. А. Замятиной, М. И. Стручковым, Г. Т. Сахиулиной, В. П. Подачиным, Янь Уй-цзинь, Чжу Цзы-цяо, М. Х. Хачатурян, Тху и другими, сводится к тому, что одни и те же условные раздражители вызывают в одной обстановке или в одних условиях эксперимента пищевые условные рефлексы, в другой обстановке или в других условиях эксперимента — электрооборонительные условные рефлексы, один и тот же раздражитель в одних условиях вызывает положительный условный рефлекс, в других действует как тормозной раздражитель, либо в одних условиях вызывает слабый пищевой рефлекс, в других — сильный, в одних условиях — короткоотставленный условный рефлекс, в других — запаздывающий и т. п. Разные же условия или обстановка создаются таким образом, что опыты проводятся в разных камерах одним и тем же экспериментатором, или в одной и той же камере разными экспериментаторами, или даже одним и тем же экспериментатором, но в разное время дня и т. д. Мы называем эти факторы переключателями и рассматриваем их как тонические условные раздражители, которые своим действием путем тонического изменения функционального состояния соответствующих структур мозга создают в них тот или иной функциональный фон, ту или иную рабочую готовность и тем самым определяют характер протекающих на этом фоне фазных или обычных условных рефлексов. Другие исследователи придерживаются этой же или близкой к ней точки зрения. Не-

смотря на наличие некоторого расхождения у исследователей в трактовке явления переключения в условнорефлекторной деятельности, в подходе к его изучению, даже в терминологическом обозначении самого явления (некоторые именуют его ситуационным рефлексом, обстановочным рефлексом, рефлексом на состояние, вариантом комплексного условного рефлекса и т. п.), все они согласны с тем, что речь идет о весьма важном явлении в условнорефлекторной деятельности. Судя по некоторым данным, принцип переключения играет еще более важную роль во второсигнальной условнорефлекторной деятельности человека. Можно, например, при помощи слова как весьма действенного тонического и условного раздражителя «переключателя» коренным образом изменять функциональный знак и род фазных условных рефлексов, предопределять характер и ход условнорефлекторной деятельности в целом (данные лаборатории М. М. Кольцовой, П. С. Купалова, неопубликованные данные Я. М. Прессмана и М. А. Алексеева из нашей лаборатории). Но в данном случае нас интересует один аспект этого явления, а именно то, что оно является ярким проявлением способности мозга к «программированию» своей деятельности, к «предвидению» грядущих событий и что оно принципиально в этом духе трактуется большинством упомянутых выше исследователей.

Мы уже не говорим об обширном и разнообразном материале общей нейрофизиологии относительно переключения и близких им принципов в безусловнорефлекторной деятельности центральной нервной системы, придающих этой деятельности значительную гибкость и вариабельность, делающих ее высокоактивной. И опять-таки непонятно, почему все это выпало из поля зрения критиков современной рефлекторной теории и учения И. П. Павлова.

Из всего изложенного следует, что как при динамическом стереотипе, так и при переключении в условнорефлекторной деятельности исключительную роль играет поток разнообразных афферентных импульсов, поступающих в мозг через каналы разных анализаторов, что в основе формирования этих целостных поведенческих актов лежит образование сложных динамических функциональных систем, что деятельность этой системы находится под постоянным корригирующим влиянием информации о результатах работы эффекторов. Учениками и последователями И. П. Павлова эти факторы, изменения и обстоятельства выявлены, изучены, должным образом оценены и освещены в полном соответствии с основными принципами павловского учения. И нам кажется, что некоторая новая манера изложения всего этого с использованием особой терминологии далеко еще не означает открытия новых принципов или новых закономерностей в деятельности мозга, как стараются уверить нас в этом некоторые из наших исследователей.

УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНЫЕ ОСНОВЫ СЛОЖНОГО ПРИСПОСОБИТЕЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ¹

Создатель учения о высшей нервной деятельности всегда рассматривал условнорефлекторную теорию как инструмент познания закономерностей приспособительного поведения. Эта точка зрения нашла свое недвусмысленное выражение в названии классического произведения И. П. Павлова «Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных».

Но отношение заинтересованных научных кругов к этому его теоретическому положению, как и к учению в целом, было и остается неоднородным. Не говоря уже об отрицательной позиции принципиальных противников материалистического учения о высшей нервной деятельности, многие из сторонников объективного изучения поведения высших организмов считают, что установленные Павловым и его учениками при помощи слюноотделительных рефлексов закономерности условнорефлекторной деятельности неприменимы к условнорефлекторной деятельности скелетно-моторной системы, т. е. деятельности, в которой, по существу, и находят свое выражение разнообразные поведенческие акты. Сторонники этой точки зрения в порядке аргументации своих взглядов обычно ссылаются на специфические особенности рефлекторной деятельности скелетно-моторной системы, резко переоценивая значение этой специфичности в данном вопросе и упуская из вида ту непреложную истину, что через посредство различных эффекторных систем организма выявляется в данном случае единая по своему существу, приобретенная рефлекторная деятельность большого мозга и что те или иные специфические особенности разных эффекторных систем в состоянии лишь придать ей тот или иной оттенок, но они ни в коем случае не могут изменить ее принципиальную сущность.

Несостоятельность этой точки зрения применительно к элементарным скелетно-моторным условным рефлексам была легко доказана учениками и последователями Павлова при помощи весьма убедительных экспериментальных фактов, и в настоящее время редко кто из исследователей вопроса отстаивает эту точку зрения применительно к элементарным двигательным условным рефлексам. Но применительно к некоторым формам сложных двигательных условных рефлексов, сходным или близким к произвольным движениям и рассматриваемым как навыки, эта точка зрения оказалась труднее преодолимой с позиции идей и теоретических установок Павлова. Возникнув и развиваясь пер-

¹ Доклад на XVIII Международном психологическом конгрессе, август 1966 г., Москва; Международный психологический конгресс 18. Симпозиум 3: «Целостные формы условнорефлекторной деятельности».

воначально у психологов бихевиористского направления. Эта точка зрения со временем завоевала себе сторонников также среди физиологов, в том числе некоторых последователей Павлова. Не касаясь взглядов этих исследователей в целом или же существующих нюансов в понимании сущности дела, отметим лишь главное и общее в их взглядах по этому вопросу.

Под названием «психонервной деятельности», «условного рефлекса II типа», «инструментальных условных рефлексов» и т. д. сторонники этой точки зрения подразумевают сложные формы приобретенной двигательной деятельности или поведенческих реакций, которые будто бы в принципе отличаются от классических условных рефлексов Павлова по своей структуре и коренным функциональным особенностям, представляют собой более высокую форму приобретенной деятельности мозга.

Павлов неоднократно отмечал наличие поистине огромного многообразия условных рефлексов, подчеркивая при этом принципиальную общность их структуры, основных физиологических особенностей и биологического значения.

И действительно, отличаются ли условные рефлексы друг от друга по роду, типу, принципу сигнализации, порядку, степени и характеру сложности или по каким-либо другим показателям, — все равно в их основе лежит замыкание условной связи, они в конечном итоге представляют собой качественно специфический продукт синтеза прирожденных рефлексов.

Анализируя полученный в своей лаборатории фактический материал относительно сложных двигательных условных рефлексов и используя соответствующие факты других исследователей, Павлов в порядке дальнейшего развития своей концепции о двигательном анализаторе высказал глубокие новые идеи об его структурных и функциональных особенностях, как и об особенностях дуги и свойств названной формы условных рефлексов, а именно идею о возможности образования двусторонней условной связи между кинестетическими клетками коры и клетками любых других областей той же коры, благодаря чему может быть осуществлена взаимная условнорефлекторная активация этих клеток друг другом как в одном, так и в противоположном направлениях. «Это и есть физиологическое основание для так называемой произвольности движений, т. е. обусловленности их суммарной деятельностью коры», — писал Павлов по этому поводу (И. П. Павлов. 20-летний опыт. М.—Л., 1938, стр. 703). Эта идея Павлова относительно специфических особенностей деятельности скелетно-моторной системы, позволяющая понять названную форму сложных двигательных условных рефлексов в рамках общих закономерностей условнорефлекторной деятельности, установленных при помощи методики слюноотделительных рефлексов, не получила, к сожалению, должного развития как в экспериментальном, так и в теоретическом планах, что

было использовано противниками его взглядов на обсуждаемый вопрос.

К сожалению, и при жизни И. П. Павлова и особенно в последние годы можно было наблюдать нередкие случаи неудач и разочарований при попытках анализа поведения животных, а тем более человека с позиций условнорефлекторной теории еще по одной причине, на которой следует остановиться. Мы имеем в виду широко распространенную практику неправомерного сопоставления сложных форм приспособительной деятельности с относительно элементарными условными рефлексам. Безуспешность и непродуктивность подобного подхода стала особенно очевидной после того, как некоторые исследователи и клиницисты попытались «объяснить» чуть ли не самые сложные проявления церебральной деятельности человека (словесно-понятийное мышление, эмоциональные состояния, симптомы нервно-психических заболеваний и т. д.) с помощью элементарных условных связей типа: сигнал — одиночный моторный акт. Естественно, что все «объяснения» подобного рода создавали лишь вербальную иллюзию проникновения к закономерности работы мозга, дискредитировали подлинно научный подход к изучению высшей нервной деятельности и привели к разочарованию специалистов различных областей в возможностях условнорефлекторной теории.

Внимание павловской школы к элементарным условным рефлексам диктовалось совершенно иной задачей — стремлением в первую очередь проникнуть в тонкие нейрофизиологические механизмы образования, осуществления и торможения условного рефлекса. Что же касается анализа приспособительного поведения, то здесь, как это явствует из всего существа учения Павлова, необходимо в первую очередь обратиться к адекватным, достаточно сложным формам условнорефлекторной деятельности типа цепных условных рефлексов, сложных условных рефлексов иной архитектуры, условных рефлексов на отношение между раздражителями, феноменам переключения, динамического стереотипа, экстраполяционным и обстановочным рефлексам, т. е. к интегрированным формам условнорефлекторной деятельности. В понимании Павлова простые и сложные поведенческие акты, а тем более высшая нервная деятельность с ее грандиозной сложностью, не являются продуктом механического суммирования, беспорядочного складывания или сцепления одиночных условных рефлексов разного рода, знака, степени сложности, структуры, типа, способа сигнализации и т. п. Большой мозг, благодаря присущей ему способности к филигранному анализу и совершенному синтезу, производит условнорефлекторную интеграцию этого огромного многообразия и числа созданных им же условных рефлексов с тем, чтобы в соответствии с текущей обстановкой и потребностями организма создать из них как крупные

«строительные блоки» поведенческих актов, так и поведение в целом. Этот сложный интегративный процесс в наиболее наглядной и полной форме проявляется в скелетно-моторных условных рефлексах.

В течение длительного периода времени, как уже было сказано выше, Павлов и его сотрудники занимались целеустремленным и обстоятельным изучением одиночных простых и сложных условных рефлексов — закономерностей их образования, функционирования, торможения и взаимодействия, их свойств, структурной основы и т. п. Лишь спустя некоторое время, имея на вооружении огромный арсенал точных фактов и строго обоснованных научно-теоретических положений, Павлов и сотрудники приступили к целенаправленному изучению отдельных форм интеграции условных рефлексов. Хотя исследовательская работа его лабораторий в этом направлении расширялась с каждым годом и включала в свою орбиту наряду с собаками также и антропоидов, хотя гениальный мыслитель успел на основании полученных фактов обогатить свое учение новыми теоретическими положениями относительно некоторых форм целостной условнорефлекторной деятельности, тем не менее экспериментальная и теоретическая разработка этих проблем далеко не была доведена им до того уровня, которого ему удалось достичь в отношении одиночных условных рефлексов. К сожалению, положение дел существенно не изменилось и по сей день, и исправление его является одной из наиболее неотложных задач наших специалистов в области изучения функций мозга.

Что же известно нам по данному вопросу?

Конкретные исследования показывают, что многие двигательные навыки формируются и осуществляются на базе многозвеньевых цепных условных рефлексов, где окончание одного двигательного акта может служить сигналом для реализации следующего моторного звена (Л. Г. Воронин, 1952). Несомненный интерес представляют так называемые экстраполяционные рефлексy (Л. В. Крушинский, 1958). В нашем понимании сути дела эти рефлексy являются подлинно условными и всецело могут быть объяснены закономерностями условнорефлекторной деятельности. В процессе индивидуального опыта сигнальное значение приобретают такие относительные признаки условного раздражителя, как направление его перемещения в пространстве (например, движение платформы с пищей, которая в определенный момент скрывается за ширмой, побуждая животное ждать ее появления у противоположного конца тоннеля). В данном случае исчезновение условного раздражителя из поля зрения не препятствует «цепному» возбуждению тех звеньев условнорефлекторных связей, которые благодаря прошлому опыту запечатлели перемещение предмета в пространстве. Самостоятельное и чрезвычайно важное значение в условнорефлекторной

деятельности имеет вероятность появления условного сигнала и вероятность его подкрепления безусловным раздражением.

Сколь бы ни была совершенна способность мозга реагировать на условные сигналы комплексного и обобщенно-относительного характера, для понимания адаптивного поведения наиболее важны сведения о закономерностях и механизмах «программирования» предстоящей деятельности, т. е. о процессах, происходящих в мозге до того, как на него подействует «пусковой» условный сигнал. Естественное стремление познать эти механизмы привело многих исследователей к представлениям о «поведении, направляемом образами внешнего мира», «установке», «акцепторе действия», «двигательной задаче» и т. п. При этом иные стремятся создать впечатление, что созданное Павловым учение о высшей нервной деятельности якобы не располагает данными о закономерностях и механизмах условнорефлекторного «программирования». Подобное утверждение не соответствует действительности.

В лабораториях Павлова на протяжении многих лет были получены многочисленные и разнообразные факты, которые могут рассматриваться как проявление способности мозга к условнорефлекторному «программированию» своей деятельности или, как говорят иные, к «предвидению». К ним относятся, в частности, факты образования условного рефлекса на порядковое место применения раздражителя, следового, запаздывающего условных рефлексов и т. п. Но в условнорефлекторной теории взаимодействие программирующих и пусковых факторов получило наиболее яркое и рельефное отражение в представлениях об обстановочных рефлексах, о динамическом стереотипе, об условнорефлекторном переключении, о тонических и фазных условных раздражителях.

Концепция тонических и фазных сигналов опирается на данные общей нейрофизиологии относительно зависимости текущих реакций центральной нервной системы от их ближайшей предыстории, от наличного функционального состояния нервных аппаратов, сформированного ранее действовавшими альтерирующими факторами и стимулами. Еще И. М. Сеченовым (1866) было показано, что такой элементарный рефлекс, как движение лапки лягушки, определяется ее исходным положением — флексией или экстензией. Значение наличного функционального состояния в рефлекторной деятельности мозга подверглось всестороннему изучению в трудах Магнуса (Magnus, 1924), Шеррингтона (Sherrington, 1900), Н. Е. Введенского (1953), оно составляет идейное ядро учения А. А. Ухтомского (1950) о доминанте как рабочем принципе нервной системы. На уровне высших проявлений церебральной деятельности определяющая роль функциональной предыстории рефлекторного акта предстает в форме

взаимодействия тонических и фазных раздражителей, наиболее ярким примером которого может служить условнорефлекторное переключение (Асратян, 1941, 1958; Вацуро, 1948, и др.).

Прежде всего, кратко напомним данные лабораторий Павлова относительно обстановочного условного рефлекса с возникающими на его фоне условными рефлексами на спорадические сигнальные раздражители. Обстановка, в которой проводятся эксперименты по выработке и изучению условных рефлексов, представляет собой весьма сложный и своеобразный комплексный раздражитель, на который в первую очередь и вырабатывается условный рефлекс того или иного рода в зависимости от характера подкрепления: пищевой, электрооборонительный, кислотно-оборонительный и т. д. В начальной стадии выработки обстановка в целом, как и отдельные значительные ее компоненты, приобретают свойство вызывать условный рефлекс соответствующего рода. Со временем, по мере выработки и формирования условных рефлексов на специальные звуковые, световые, тактильные и иные раздражители, которые, являясь по существу элементами обстановки, действуют не постоянно, а от времени ко времени, и к моменту применения которых нарочито приурочивается действие подкрепляющего безусловного раздражителя, условный рефлекс на обстановку постепенно ослабляется и исчезает. Павлов полагал, что в основе такой эволюции обстановочного условного рефлекса лежит развитие внутреннего торможения. Имеется, однако, достаточное основание для допущения, что будучи лишенными в силу этого обстоятельства возможности вызывать соответствующий условный рефлекс в надлежащей форме, обстановка в целом, как и отдельные ее факторы, способны изменять функциональное состояние нервных элементов, участвующих в осуществлении данного рода условных рефлексов, в первую очередь, очевидно, нервных элементов подкрепляющего безусловного рефлекса, «настраивать» эти элементы на соответствующий лад, тонизировать их, создавать в них требуемую рабочую готовность к реагированию на фазно действующие сигнальные раздражители. Это допущение не покажется неестественным, если вспомнить, что, по данным многих исследований, внутреннее торможение первоначально возникает и локализуется отнюдь не в кортикальных элементах, соответствующих условным раздражителям. Небезынтересно в этой связи отметить, что путем резкого изменения интенсивности таких важных и постоянно действующих компонентов обстановки, как степень освещения экспериментальной камеры, можно значительно и достаточно стойко варьировать уровень возбудимости коры большого мозга, что находит свое выражение в более или менее стабильном изменении величин условных рефлексов на фазные сигнальные раздражители. Оказалось возможным выработать условные рефлексы на такое продолжительное изменение уровня возбудимости

или «тонуса» коры путем сочетания индифферентных раздражителей с изменениями интенсивности стабильно действующих компонентов обстановки (Купалов, 1948).

В случае переключения одному и тому же условному сигналу могут быть приданы разные значения, зависящие от раздражителей — «переключателей»: вида экспериментальной камеры, времени суток и т. д. В отличие от компонентов комплексного условного раздражителя, сигнал-переключатель сам по себе не вызывает реакцию животного. Он создает только определенную «преднастройку», определенное распределение нервных путей с повышенной и пониженной возбудимостью. У животного могут быть выработаны рефлексy на целый ряд условных сигналов. Тем не менее раздражитель-переключатель разом меняет их функциональное значение, превращая, например, пищевые реакции в оборонительные, а коротко отставленные — в запаздывающие. Специальные наблюдения за стадией двойных реакций позволяют считать, что в опытах с переключением мы нередко имеем дело с фактором сосуществования разных значений одного и того же сигнала. В конкретных условиях опыта раздражитель-переключатель выявляет одно из этих значений, затормаживая полностью или частично вторую условнорефлекторную связь.

Хотя специальные опыты по изучению условнорефлекторного переключения у человека носят единичный характер, можно думать, что в высшей нервной деятельности человека феномен переключения играет еще более важную роль, чем в поведении животных. Условнорефлекторное переключение, по-видимому, явилось одной из нейрофизиологических основ возникновения второй сигнальной системы.

ЛИТЕРАТУРА

- Асратян Э. А. 1941. Физиол. журн. СССР, 30, 13.
Асратян Э. А. 1958. Лекции по некоторым вопросам нейрофизиологии. М., Изд-во АН СССР.
Вацуро Э. Г. 1948. Труды Физиол. лабор. им. Павлова, 13, 21.
Введенский Н. Е. 1953. Возбуждение, торможение и наркоз. Л., ЛГУ.
Воронин Л. Г. 1952. Анализ и синтез сложных раздражителей у высших животных. Л., «Медгиз».
Крушинский Л. В. 1958. Журн. общ. биол., 19, № 6, 457.
Купалов П. С. 1948. Бюлл. эксперим. биол. и мед., 26, 237.
Сеченов И. М. 1866. Физиология нервной системы. СПб.
Ухтомский А. А. 1950. Собр. соч., 1. Л., ЛГУ.
Magnus R. 1924. Körperstellung. Berlin.
Sherrington C. S. 1900. Proc. Roy. Soc., 66, p. 66. London.

УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНОЕ ИЗМЕНЕНИЕ ФУНКЦИОНАЛЬНОГО СОСТОЯНИЯ МОЗГА¹

Современная рефлекторная теория рассматривает врожденный рефлекс как динамическую и изменчивую форму деятельности нервной системы, способную в широких пределах варьировать по силе, продолжительности и характеру в зависимости от состояния рефлекторного аппарата, от силы, рода и продолжительности вызывающего его раздражения и т. п. Об этом свидетельствуют, в частности, исследования классиков нейрофизиологии И. М. Сеченова (1866), Ф. Гольца (Goltz, 1869), Ч. Шеррингтона (Sherrington, 1899), И. П. Павлова (1947, 1949), Ф. Магнуса (Magnus, 1924) и других по физиологии врожденной деятельности нервной системы. Исследования же Павлова и сотрудников по физиологии большого мозга, открывшие новую эпоху в нейрофизиологии и поднявшие рефлекторную теорию на высший уровень ее развития, показали, что условные рефлексы, вырабатываемые и осуществляемые этим верховным органом, неизмеримо более переменчивы как по силе и продолжительности, так и по характеру, формам проявления и по другим параметрам. Эта особенность условных рефлексов и делает их средством наиболее быстрого, точного и совершенного приспособления организма к постоянно изменяющимся условиям его существования.

Среди многочисленных факторов, обуславливающих переменчивость рефлекторных реакций, особое место занимает изменение функционального состояния самого рефлекторного аппарата. Особая важность этого фактора явствует из того, в частности, что многие внешние и внутренние факторы изменяют рефлекторную деятельность нервной системы посредством изменения функционального состояния центрального аппарата этой деятельности. И так как настоящее наше научное собрание посвящено проблеме функционального состояния нервной системы, то в настоящем сообщении в конспективной форме будут изложены некоторые факты и теоретические положения относительно условнорефлекторного изменения функционального состояния большого мозга и последствий подобных изменений.

В лабораториях И. П. Павлова давно были известны факты условнорефлекторного изменения функционального состояния большого мозга. Можно в этой связи сослаться на общеизвестный условный рефлекс на обстановку в последних стадиях его развития, на факты П. С. Купалова и сотрудников (1933) о том, что можно выработать условные рефлексы на основе изменения

¹ Доклад, прочитанный 12 марта 1968 г. на Симпозиуме ЮНЕСКО «Изучение мозга и поведение человека» (Париж).

возбудимости мозга под влиянием затемнения или освещения экспериментальной камеры и т. п.

Нами совместно с сотрудниками (Асратян, 1938, 1941, 1951, 1958, 1959, 1963) на протяжении тридцати лет систематически изучается одна форма условнорефлекторного изменения функционального состояния коры большого мозга, которая была названа условнорефлекторным переключением, чтобы отличить ее от формы изменения функционального состояния низших и высших отделов центральной нервной системы по врожденным закономерностям их деятельности, изученной Сеченовым (1866), Экспером (Exner, 1882), Шеррингтоном (Sherrington, 1899), Ухтомским (1950), Магнусом (Magnus, 1924), Конорским (1936), Уордом (Ward, 1950) и названной Магнусом переключением.

Основная сущность установленных в этих исследованиях фактов заключается в следующем: один и тот же индифферентный раздражитель у одного и того же животного или человека становится сигнальным раздражителем для разных, порой даже антагонистических по роду рефлекторных деятельностей организма, если этот раздражитель сочетается с каждой из этих деятельностей в разных ситуациях, в разных обстановках. Например, если звонок в одной экспериментальной камере систематически сочетается с подачей животному пищи, а в другой экспериментальной камере тот же звонок систематически сочетается с раздражением лапы того же животного электрическим током, то со временем звонок приобретает два разных сигнальных значения, а именно: в первой камере вызывает пищевой условный рефлекс, а во второй камере — электрооборонительный двигательный условный рефлекс.

Принципиально такие же результаты получаются и тогда, когда разные экспериментальные ситуации для проведения этих разнотипных экспериментов создаются другими путями и способами, когда, например, пищевые и электрооборонительные условные рефлексы вырабатываются в одной и той же камере, но либо разными экспериментаторами, либо одним и тем же экспериментатором в разное время дня, когда подопытное животное становится на станок, обращенный головой то в одну, то в противоположную сторону, когда в самой камере путем изменения какого-нибудь элемента обстановки создаются две отличимые друг от друга ситуации. Во всех этих случаях какой-нибудь переменный компонент обстановки своим наличием или отсутствием создает две разные ситуации и играет роль своеобразного переключателя условнорефлекторной деятельности с одного рода на другой и т. п. Исследования подобного рода в последующем стали проводиться также и в лабораториях П. К. Анохина, П. С. Купалова, Ю. М. Конорского, Э. Г. Вацура, И. С. Беритова, М. М. Кольцовой, А. С. Дмитриева, К. Лишака и других, причем некоторые из них по-иному называют и трактуют самый феномен.

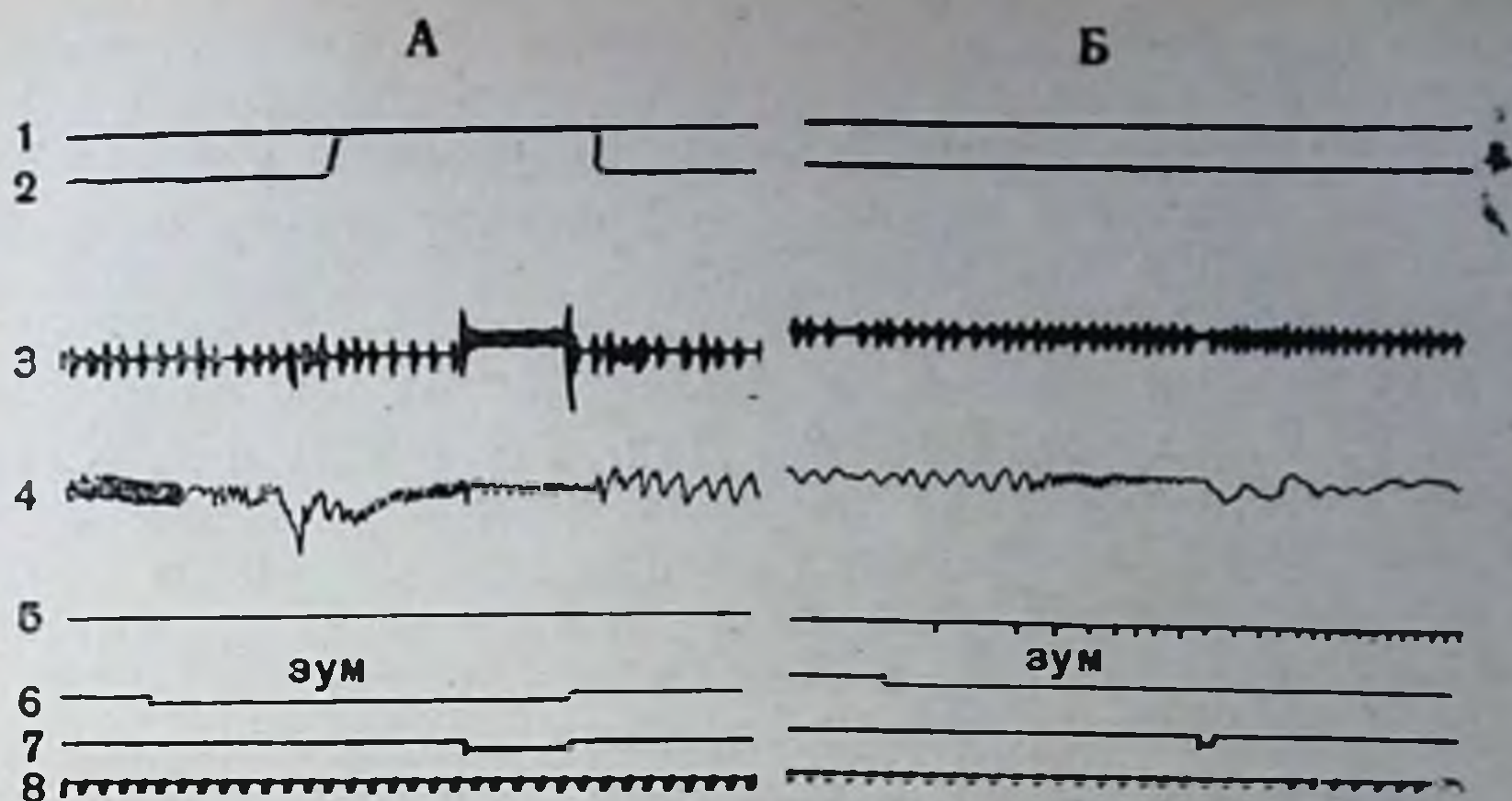


Рис. 1. Кимограмма условнорефлекторного переключения пищевых и электрооборонительных условных рефлексов у собаки

А — условный рефлекс на зуммер в оборонительной ситуации; Б — на тот же раздражитель в пищевой ситуации; 1 — уровень замыкания тока; 2 — оборонительный рефлекс; 3 — электрокардиограмма; 4 — дыхание; 5 — слюноотделение; 6 — отметка условного раздражителя; 7 — отметка безусловного раздражителя; 8 — время (в сек.)

Отсутствие достаточного времени лишает возможности не только дать здесь общий обзор фактических данных и взглядов перечисленных выше и других исследователей по обсуждаемому вопросу, но и коснуться многих фактов, полученных сотрудниками руководимой нами лаборатории. Мы должны ограничиться только некоторыми наиболее интересными и преимущественно новыми фактами и конспективным изложением нашего понимания сути дела.

Чтобы создать конкретное представление об основном и давнем нашем факте, на рис. 1 приводятся фрагменты кимографической записи недавних опытов нашей сотрудницы Л. П. Руденко (1968). Условный раздражитель зуммер в одной экспериментальной ситуации (А) вызывает у собаки инструментальный электрооборонительный условный рефлекс, в другой экспериментальной ситуации (Б) тот же зуммер вызывает пищевой условный рефлекс.

Подобный факт был получен нашим сотрудником В. П. Подачиным (1959) на крысах при помощи разработанной им оригинальной методики, позволяющей исследовать условнорефлекторную деятельность у мелких животных в условиях свободного их передвижения в пределах экспериментальной камеры и объективно, с большой точностью графически регистрировать рефлекторные реакции. Им было установлено, что один и тот же звуковой раздражитель в одной ситуации вызывает у животного пище-

вой условный рефлекс — крыса подходит к кормушке, ест пищу, а в другой ситуации тот же раздражитель вызывает защитный условный рефлекс — крыса в ответ на действие условного раздражителя убегает в безопасную половину экспериментальной камеры во избежание электрокожного раздражения лап через металлическую сетку пола.

Сотрудниками нашей лаборатории М. И. Стручковым (1956), Ф. К. Дауровой (1962), Данг Тху (1962) и Р. К. Борукаевым (1961, 1963) была показана возможность выработки и осуществления более сложных вариантов пищевых и оборонительных условных рефлексов на одни и те же раздражители, но в отличных друг от друга в каком-то отношении ситуациях. Например, Стручковым было установлено, что можно выработать перекрестное переключение двух разнородных, а именно: пищевых и оборонительных условных рефлексов. В его экспериментах в одной ситуации зуммер вызывал пищевой условный рефлекс, а тон — электрооборонительный, в другой ситуации, наоборот — зуммер вызывал электрооборонительный условный рефлекс, а тон вызывал пищевой условный рефлекс (рис. 2).

Не касаясь здесь деталей результатов этих и других усложненных экспериментов, представляющих узкоспециальный интерес, отметим лишь принципиальную сторону полученных в этих исследованиях данных, а именно: подтверждение возможности коренного изменения рода условнорефлекторной деятельности на одни и те же сигнальные раздражители путем заметного изменения экспериментальной обстановки.

В другой серии экспериментов сотрудников нашей лаборатории была показана возможность изменения таким же путем функционального знака условного рефлекса в пределах одного рода условнорефлекторной деятельности. Так, Шитовым

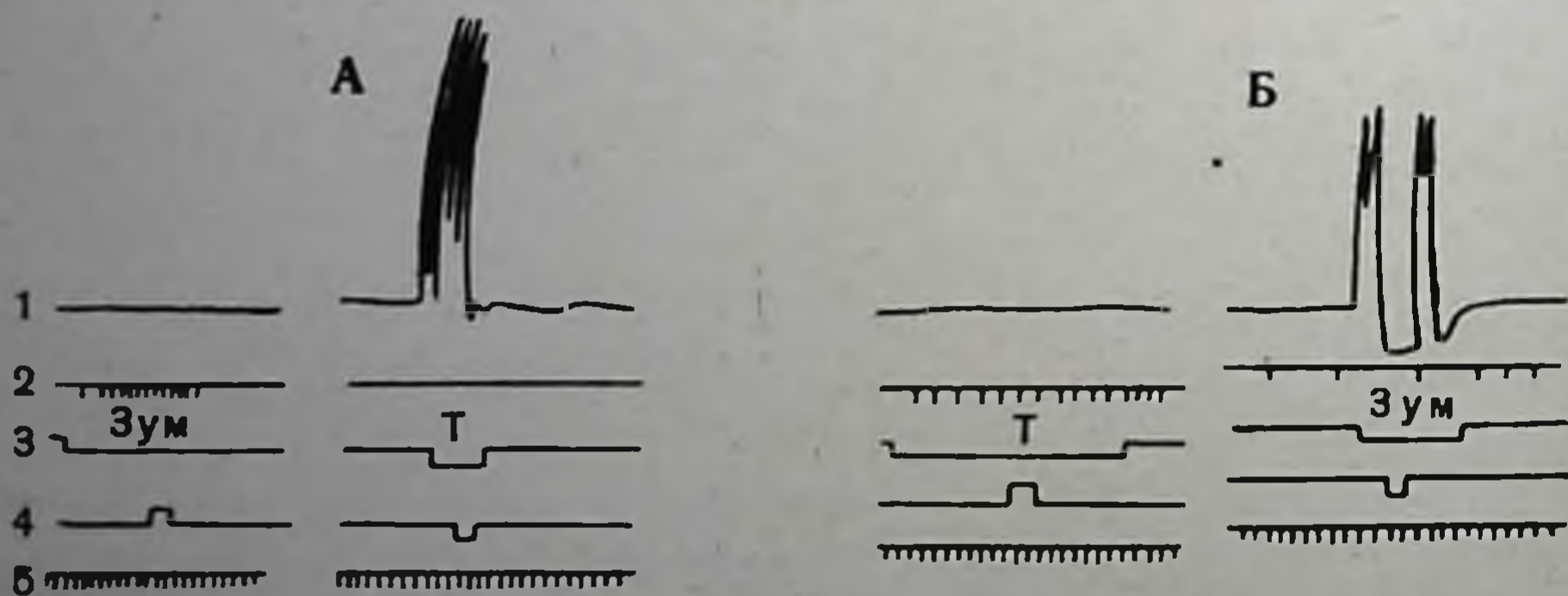


Рис. 2. Кимограмма перекрестного переключения двух разнородных (пищевых и оборонительных) условных рефлексов у собаки на зуммер (Зум) и тон (Т)

А — 1-я ситуация; Б — 2-я ситуация; 1 — оборонительный рефлекс; 2 — слюноотделительный рефлекс; 3 — отметка условного раздражителя; 4 — отметка безусловного раздражителя; 5 — время (в сек.)

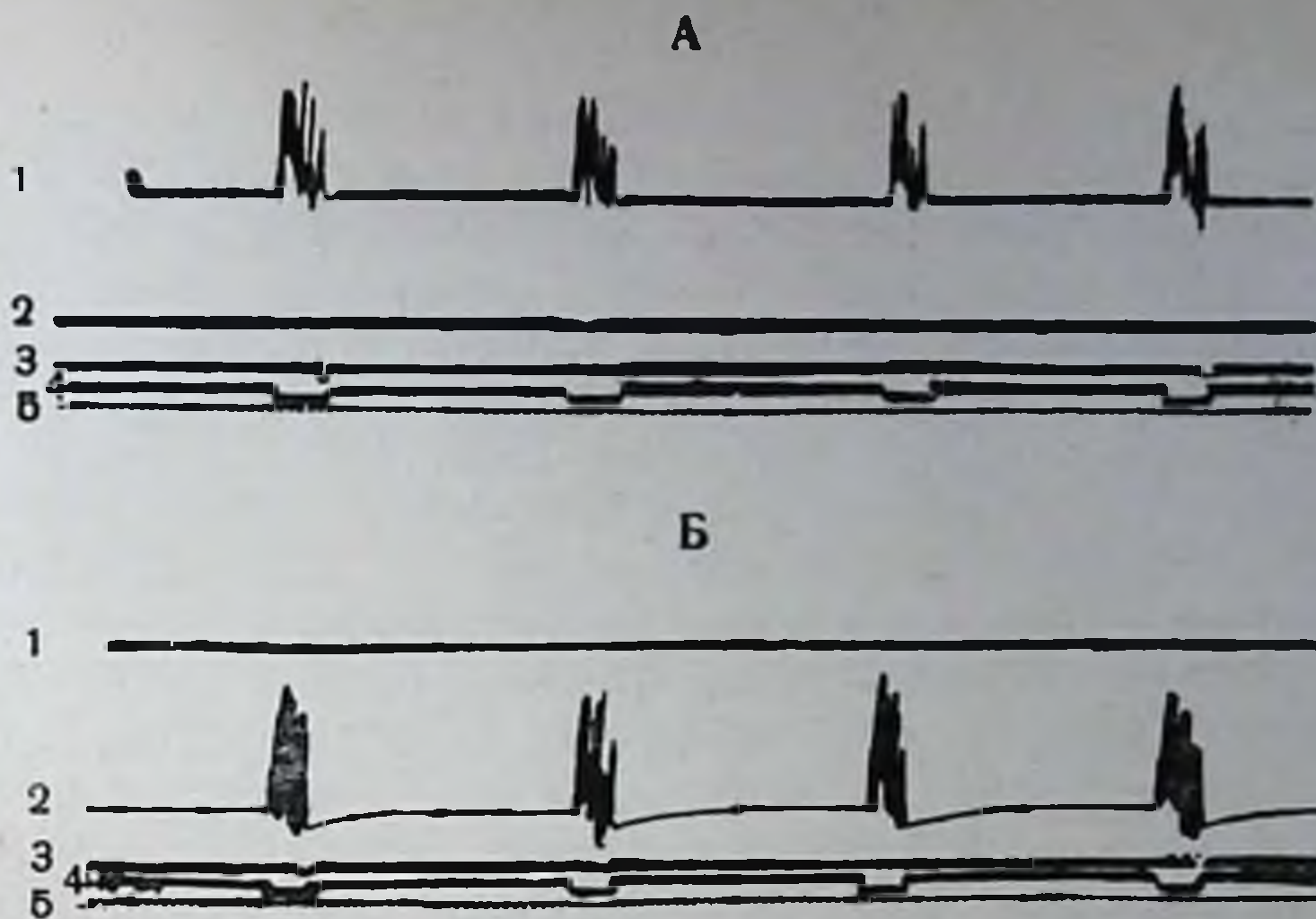


Рис. 3. Кимограмма условнорефлекторного переключения однородных (пищевых) условных рефлексов у крысы

А — реакция на условный раздражитель — зуммер в 1-й ситуации; Б — реакция на тот же раздражитель во 2-й ситуации; 1 — двигательный пищевой рефлекс к правой кормушке; 2 — то же, к левой кормушке; 3 — отметка безусловного раздражителя; 4 — отметка условного раздражителя; 5 — время (в сек.)

(1937), Стручковым и Борукаевым на собаках, Подачиным и Данг Тху на крысах было установлено, что один и тот же раздражитель может стать положительным пищевым сигналом применительно к одной ситуации и отрицательным пищевым сигналом применительно к другой ситуации.

В пределах одного рода условнорефлекторной деятельности возможны и другого типа варианты условных рефлексов на одни и те же раздражители в зависимости от изменения ситуации экспериментов. В опытах В. П. Подачина, например, крысы в одной ситуации в ответ на действие звукового условного раздражителя бежали к одной кормушке, в другой ситуации, а именно — при другом освещении камеры — они в ответ на действие того же раздражителя бежали к другой кормушке (рис. 3).

В опытах же Я. М. Прессмана (1941), Г. Т. Сахиулиной (1957) и Е. А. Романовской (1966) с электрооборонительными двигательными условными рефлексам у собак одни и те же сигнальные раздражители вызывали в одной ситуации защитную флексию одной из лап, а в измененной ситуации — защитную флексию другой лапы.

Наконец, в специальной серии экспериментов удалось установить, что посредством изменения ситуации экспериментов можно произвести еще более деликатные вариации переключения условных рефлексов в пределах одного рода и одного функционального знака. Аспирант нашей лаборатории Янь Уй-цзинь (1959)

показала, что, если у собак в одной ситуации подкреплять условный раздражитель большой порцией мясосухарного порошка, а в другой ситуации тот же раздражитель подкреплять малой порцией такого же порошка, то этот раздражитель со временем приобретает свойство вызывать в первой ситуации сильный рефлекс, а во второй ситуации слабый условный рефлекс (рис. 4).

Другой наш аспирант Чжу Цзы-Цяо (1959) в своих опытах с пищевыми же условными рефлексами у собак подкреплял условные раздражители одинаковыми по величине порциями мясосухарного порошка в обеих ситуациях, но в одной ситуации рефлекс подкреплялся после 15-секундного отставления раздражителя, а в другой ситуации после 2—3-минутного. В результате условные раздражители вызывали соответственно условные рефлекс в первой ситуации через короткий латентный период, а во второй — через длинный латентный период (рис. 5).

Мы понимаем и объясняем эти факты следующим образом.

Каждая из двух ситуаций, в которых проводятся подобного типа наши эксперименты, может рассматриваться как определенный комплекс постоянно действующих факторов — камера с обычным оборудованием, экспериментатор, время дня, последовательность экспериментов, степень освещенности камеры, положение животного в станке и т. п. Перемена какого-нибудь значительного из этих постоянно действующих факторов влечет за собой изменение облика всей ситуации эксперимента в целом.

Когда мы в одной ситуации вырабатываем у животного пищевой условный рефлекс на какой-нибудь раздражитель, периодически сочетая последний с подачей пищи, а в другой ситуации вырабатываем на тот же раздражитель оборонительный условный рефлекс, сочетая его с электрокожным раздражением одной из лап животного, то в каждой из этих ситуаций вырабатывается по паре условных рефлексов разного типа: один — на комплекс постоянно действующих факторов ситуации, другой — на эпизодически действующий раздражитель. Собственно говоря, то же самое всегда происходит и при обычной выработке условных рефлексов в определенной обстановке. Новое в данном случае заключается в том, что рефлекс на одни и те же раздражители вырабатываются в двух отличающихся друг от друга ситуациях, и раздражителям придается антагонистическое сигнальное значение. В стадии своей специализации условный рефлекс на комплекс постоянных факторов ситуации проявляется в форме тонического изменения функционального состояния соответствующих церебральных, в первую очередь кортикальных, нервных структур, предуготовки их к деятельности в определенном функциональном плане, настройки их на определенный лад, создания в них определенной установки, иначе говоря в форме своеобразного программирования предстоящей условнорефлекторной деятельности путем формирования тех или иных узоров открытых

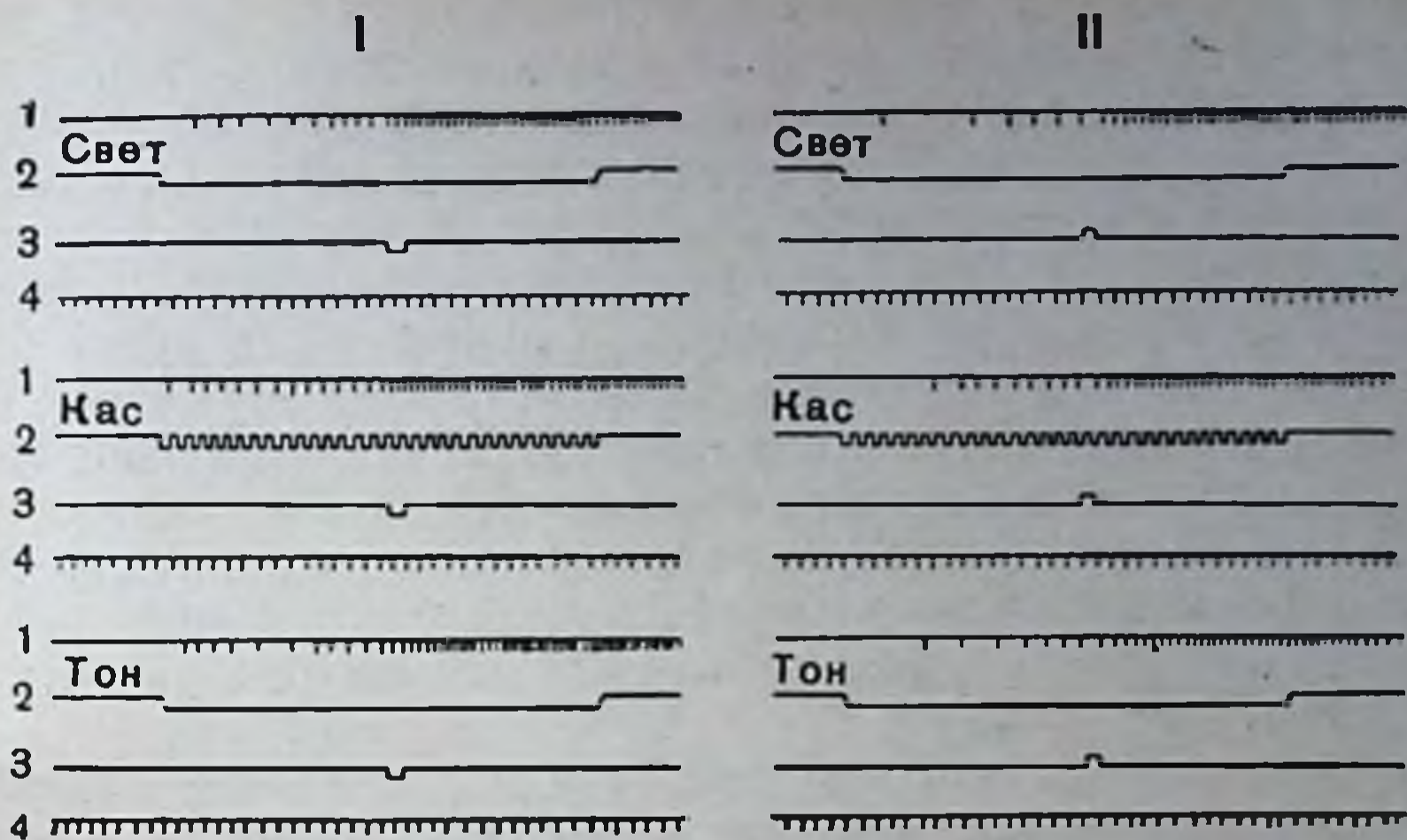


Рис. 4. Кимограмма слюноотделительных пищевых условных рефлексов на свет, тактильный раздражитель и тон в камерах с подкреплением большой (I) и маленькой (II) порцией пищи

1 — слюноотделение; 2 — отметка условного раздражителя; 3 — отметка безусловного раздражителя; 4 — время (в сек.)

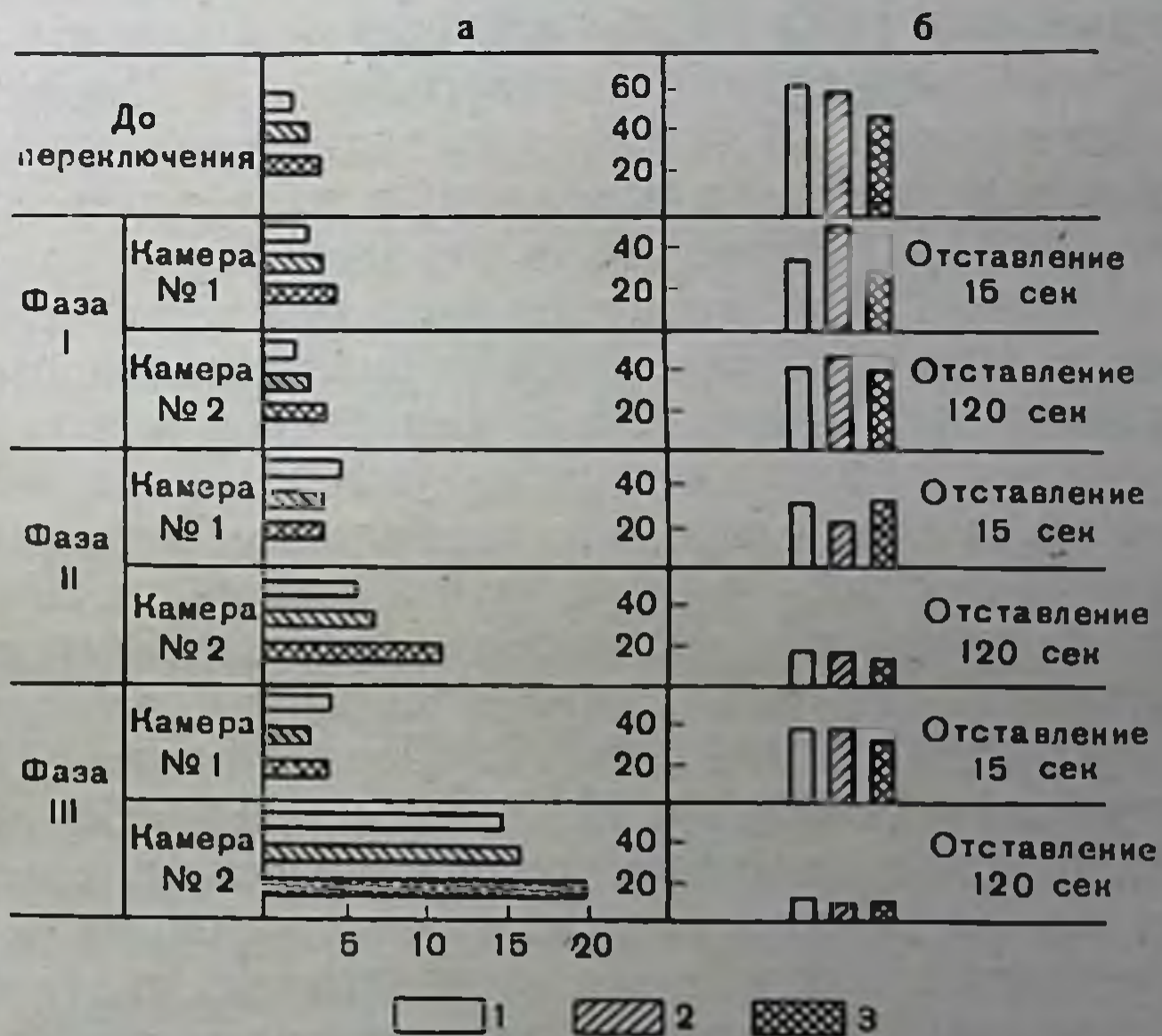


Рис. 5. Диаграмма, изображающая изменения (а) средней длительности латентных периодов условных слюноотделительных рефлексов (горизонтальные столбики) и их величины (б) в делениях шкалы за 15 сек. (вертикальные столбики) на тон, тактильный раздражитель и свет в процессе выработки переключения на разные их отставления

1 — тон; 2 — касания; 3 — свет

и блокированных нервных путей. В пищевой ситуации это будет повышение возбудимости центральных элементов дуги пищевых условных рефлексов и торможение элементов дуги оборонительных условных рефлексов, а в оборонительной ситуации происходят противоположные изменения в функциональном состоянии названных структур. В случае переключения в сфере однородных, но разноэффекторных условных рефлексов это будет повышение возбудимости центральных структур дуги рефлекса одной конечности в одной ситуации, дуги рефлекса другой конечности в другой ситуации. В этом отношении весьма показательны опыты Сахиулиной, в которых она установила, что в зависимости от ситуации повышается электрическая активность определенного пункта коры то в одном, то в другом полушарии (см. рис. 8, наст. сб., стр. 67).

Нетрудно понять, что действие фазного или спорадического условного раздражителя вызовет тот из двух возможных условных рефлексов, структуры которого в данной ситуации находятся в состоянии повышенной возбудимости, предуготовлены к функционированию под условнорефлекторным влиянием постоянно действующих факторов адекватной ситуации.

Таким образом, комплекс постоянно действующих факторов ситуации выступает как настоящий условный раздражитель и играет роль переключателя текущей условнорефлекторной деятельности с одного рода на другой, с одного знака на другой, с одного эффекторного органа на другой и т. п. Вызванный этим раздражителем условный рефлекс в стадии своей специализации находит свое выражение в основном в виде длительного изменения функционального состояния нервных структур фазных условных рефлексов. Мы называем эти рефлексы тоническими, имея в виду как их характер, так и продолжительность их, находящиеся в полном соответствии с характером и длительностью действия стабильных компонентов ситуации.

Наша точка зрения о том, что стабильные факторы ситуации избирательно повышают возбудимость нервных структур лишь адекватных им условных рефлексов в настоящее время так или иначе разделяется многими исследователями этого вопроса — Э. Г. Вацуро (1947, 1948), И. С. Бериташвили (1947, 1960), А. С. Дмитриевым (1959), А. Н. Знаменской (1968) и другими, хотя в деталях наши взгляды порой и не совсем совпадают, и, кроме того, для характеристики как самого феномена, так и его физиологических механизмов эти исследователи часто употребляют другие термины. Но взгляды некоторых других исследователей на этот вопрос отличаются от наших значительно. Так, например, В. Вырвицка (1960) рассматривает обсуждаемый феномен как комплексный условный рефлекс. С такой точкой зрения трудно согласиться, так как при комплексных условных рефлексах все компоненты комплексного раздражителя действуют спо-

радикально и способны в отдельности вызывать фазные условные рефлексы, в данном же случае одни факторы действуют постоянно и изменяют только функциональное состояние подлежащих нервных структур, а другие факторы действуют спорадически и вызывают деятельность этих преднастроенных структур. Как показали проведенные в нашей лаборатории специальные опыты Я. М. Прессмана и М. А. Алексеева, Р. К. Борукаева и особенно Л. П. Руденко, лишь в начальной стадии своего формирования условный рефлекс на факторы ситуации имеет четкое эффекторное проявление и принципиально не отличается от фазных условных рефлексов на спорадические раздражители. Однако со временем эффекторные проявления этого рефлекса ослабевают и исчезают, и сам рефлекс преобразовывается в тонический.

П. С. Купалов (1948, 1952) как свои прежние данные о возможности изменения уровня возбудимости коры под влиянием изменения степени освещенности экспериментальной камеры, так и обсуждаемое здесь явление условнорефлекторного переключения рассматривал как укороченный условный рефлекс, или «рефлекс без конца». Мы не того мнения, в отличие от Купалова, что тонический по характеру условный рефлекс, о котором речь выше, не имеет своего внешнего выражения, укорочен, является «рефлексом без конца». Имеется некоторое основание для допущения, что состояние тонической предуготованности или преднастройки не ограничивается только центральными нервными элементами соответствующих рефлекторных дуг, а охватывает также эффекторные их звенья. В частности, об этом свидетельствуют данные Л. П. Руденко (1968) о том, что при переключении эксперимента от пищевой ситуации к оборонительной сразу же происходит учащение пульса и дыхания. Характерно, что на этом фоне специализированный двигательный электрообсронительный рефлекс наступает только при действии фазного раздражителя (рис. 6). Но этот вопрос нуждается в исследованиях.

Наконец, П. К. Анохин (1958) полагает, что обсуждаемый феномен может быть понят как результат создания доминантного состояния в центральной нервной системе под влиянием факторов обстановки. С этой точкой зрения не согласуются многие из наших данных, в частности описанные выше данные Стручкова относительно перекрестного переключения разнородных условных рефлексов. Но особенно показательны в этом отношении недавние опыты Л. П. Руденко, в которых она показала, что в случае условнорефлекторного переключения оборонительных и пищевых условных рефлексов на какие-то определенные раздражители, новый раздражитель лишь в том случае вызывает адекватный данной ситуации условный рефлекс, если он обладает сигнальным значением, т. е. уже является условным раздражителем. Индифферентные раздражители не вызывают условного рефлекса ни в одной обстановке. В заключение хотелось бы вы-

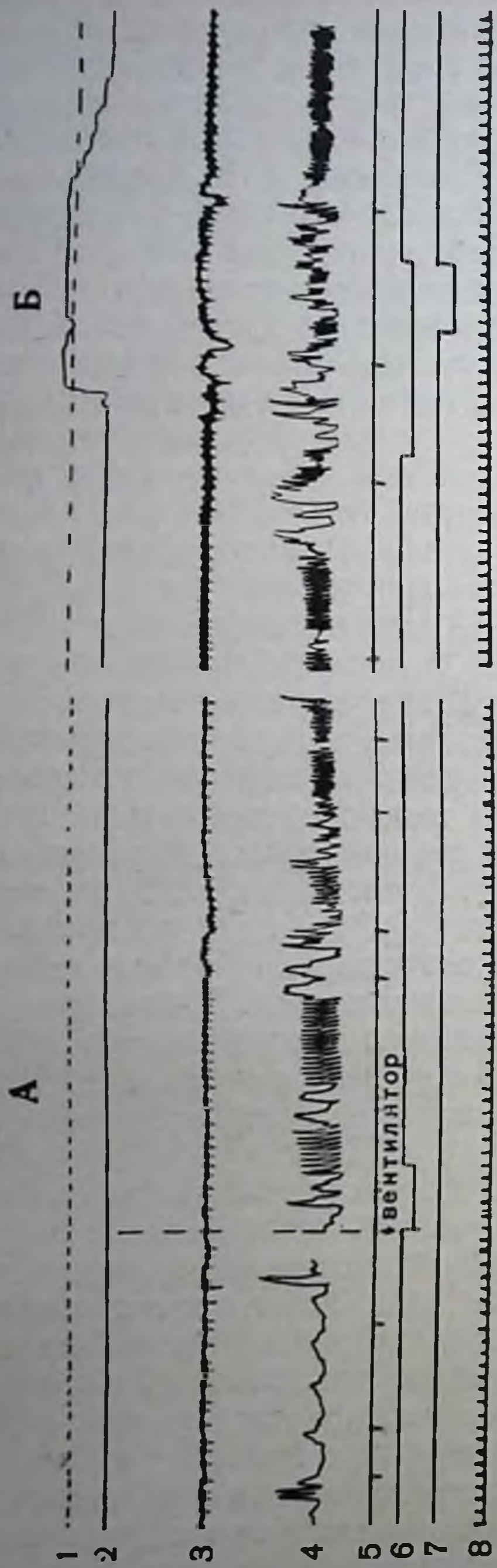


Рис. 6. Изменение частоты сердечных сокращений и дыхания у собаки при переключении эксперимента от пищевой к оборонительной ситуации

А — переход от пищевой к оборонительной ситуации под действием переключателя — вентилятора; Б — фазный двигатель-но-оборонительный условный рефлекс в оборонительной ситуации в том же опыте; 1 — уровень замыкания тока; 2 — механическая раздражаемая лапы; 3 — электрокардиограмма; 4 — дыхание; 5 — слюна; 6 — отметка условного раздражителя; 7 — отметка безусловного раздражителя; 8 — время (в сек.). Стрелка — момент переключения

разить уверенность в том, что все изложенное может считаться достаточным основанием для допущения о возможности условно-рефлекторного изменения функционального состояния мозга со всеми вытекающими отсюда последствиями для его многообразной и динамичной деятельности в целом.

ЛИТЕРАТУРА

- Анохин П. К. 1958. Внутреннее торможение как проблема физиологии. М.
- Асратян Э. А. 1938. Тезисы докл. III совещ. по физиол. пробл., 31.
- Асратян Э. А. 1941. Физиол. журн. СССР, 30, 13.
- Асратян Э. А. 1951. Журн. ВНД, 1, 47.
- Асратян Э. А. 1958а. Журн. ВНД, 8, 305.
- Асратян Э. А. 1958б. Лекции по некоторым вопросам нейрофизиологии. М.
- Асратян Э. А. 1963. Журн. ВНД, 13, 781.
- Беритов И. С. 1947. Физиол. журн. СССР, 33, 301.
- Беритов И. С. 1960. Нервные механизмы поведения высших позвоночных животных. М., Изд-во АН СССР.
- Борукаев Р. К. 1961. Труды Ин-та высш. нервн. деят., серия патофизиол., 9.
- Борукаев Р. К. 1963. В кн. «Нервные механизмы условнорефлекторной деятельности». М., изд-во «Наука», 62.
- Вацуро Э. Г. 1947. Физиол. журн. СССР, 33, 327.
- Вацуро Э. Г. 1948. Труды Физиол. лабор. им. Павлова, 13, 21.
- Вырвицка В. 1960. «Центральные и периферические механизмы двигательной деятельности животных». М., Изд-во АН СССР, 135.
- Данг Тху. 1962. Журн. ВНД, 12, 948.
- Даурова Ф. К. 1962. Труды Ин-та высш. нервн. деят., серия физиол., 7, 148.
- Денисов П. К. и Купалов П. С. 1933. Архив биол. наук, 33, 694.
- Дмитриев А. С. и Гребенкина Е. Г. 1959. Журн. ВНД, 9, 892.
- Знаменская А. Н. 1968. Принцип коркового переключения в высшей нервной деятельности ребенка. Л., изд-во «Наука».
- Конорский Ю. М. и Миллер С. 1936. Труды Физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, 6, 119.
- Купалов П. С. 1948. Бюлл. эксперим. биол. и мед., 26, 237.
- Купалов П. С. 1952. Журн. ВНД, 2, 457.
- Павлов И. П. 1947, 1949. Полн. собр. трудов, т. 3, 4.
- Подачин В. П. 1959. Журн. ВНД 9, 908.
- Прессман Я. М. 1941. Функциональное значение неперекрещенных зрительных, слуховых и моторных проводящих путей. Автореф. канд. дисс. Л.
- Романовская Е. А. 1966. В кн. «Электрофизиология центральной нервной системы». Материалы V Всесоюзн. конф. Тбилиси, 259.
- Руденко Л. П. 1968. Журн. ВНД, 18, 533.
- Сахиулина Г. Т. 1957. Журн. ВНД, 7, 741.
- Сеченов И. М. 1866. Физиология нервной системы. СПб.
- Стручков М. И. 1956. Журн. ВНД, 6, 282, 1956. Журн. ВНД, 6, 830.
- Ухтомский А. А. 1950. Собр. соч., 1, Л., изд. ЛГУ.
- Чжу Цзи-Цяо. 1959. Журн. ВНД, 9, 95.
- Шитов Ф. М. и Яковлева В. В. 1937. Бюлл. эксперим. биол. и мед., 4, 296.
- Янь Уй-цзинь 1959. Журн. ВНД, 9, 723.
- Exner S. 1882. Pflügers Archiv, 28, 487.
- Goltz F. 1869. Beitr. zur Lehre von den Funktionen der Nerv. des Frosches.
- Magnus R. 1924. Körperstellung. Berlin.
- Sherrington C. S. 1900. Proc. Roy. Soc., 66, 66.
- Ward J. W. 1950. Res. Nerv. a. Ment. dis. Proc., 30, 223.

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АРХИТЕКТУРА
ДУГИ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВНОВЫЕ ДАННЫЕ О ЗНАЧЕНИИ СИЛЫ
И ПОРЯДКА СОЧЕТАНИЯ РАЗДРАЖИТЕЛЕЙ
ДЛЯ ФОРМИРОВАНИЯ И СОХРАНЕНИЯ
УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНЫХ СВЯЗЕЙ¹

Важное значение соотносительной силы возбуждения взаимодействующих структур центральной нервной системы в их рефлекторной деятельности известно давно из работ нейрофизиологов. В отношении деятельности высших центральных нервных структур, осуществляющих условно-рефлекторную деятельность, значение фактора физиологической силы раздражителей и порядка их сочетания во времени было изучено И. П. Павловым (1947, 1949), его учениками и последователями, в том числе и нами совместно с сотрудниками.

Наши сотрудники М. Е. Варга и Я. М. Прессман (1958) провели на собаках серию экспериментов, в которых сочеталось действие двух так называемых индифферентных раздражителей — определенный звук и пассивный подъем лапы животного. В одних случаях раздражение применяли в стереотипной последовательности во времени, в других — в переменной последовательности. Пассивное движение лапы в качестве одного из сочетаемых «индифферентных» раздражителей имело то преимущество, что оно делало возможным прямую и непосредственную индикацию возникающих в последующем ассоциативных связей между сочетаемыми раздражителями при помощи таких объективно регистрируемых показателей, как активное движение лапы и электромиограмма ее мышц. В отличие от предыдущих исследований (Подкопаев и Нарбутович, 1936; Зеленый, 1928; Орешук, 1950; Рокотова, 1952; Карманова, 1955; Брегадзе, 1956; Сергеев, 1957; Джавришвили, 1956, и др.), пользовавшихся только опосредованной и к тому же спорадической индикацией процесса замыкания условных связей между «индифферентными» раздражителями, М. Е. Варга и Я. М. Прессман в своих опытах могли, по упомянутым выше показателям, непосредственно проследить

¹ Журн. высш. нервн. деят., 1959, т. 9, вып. 3.

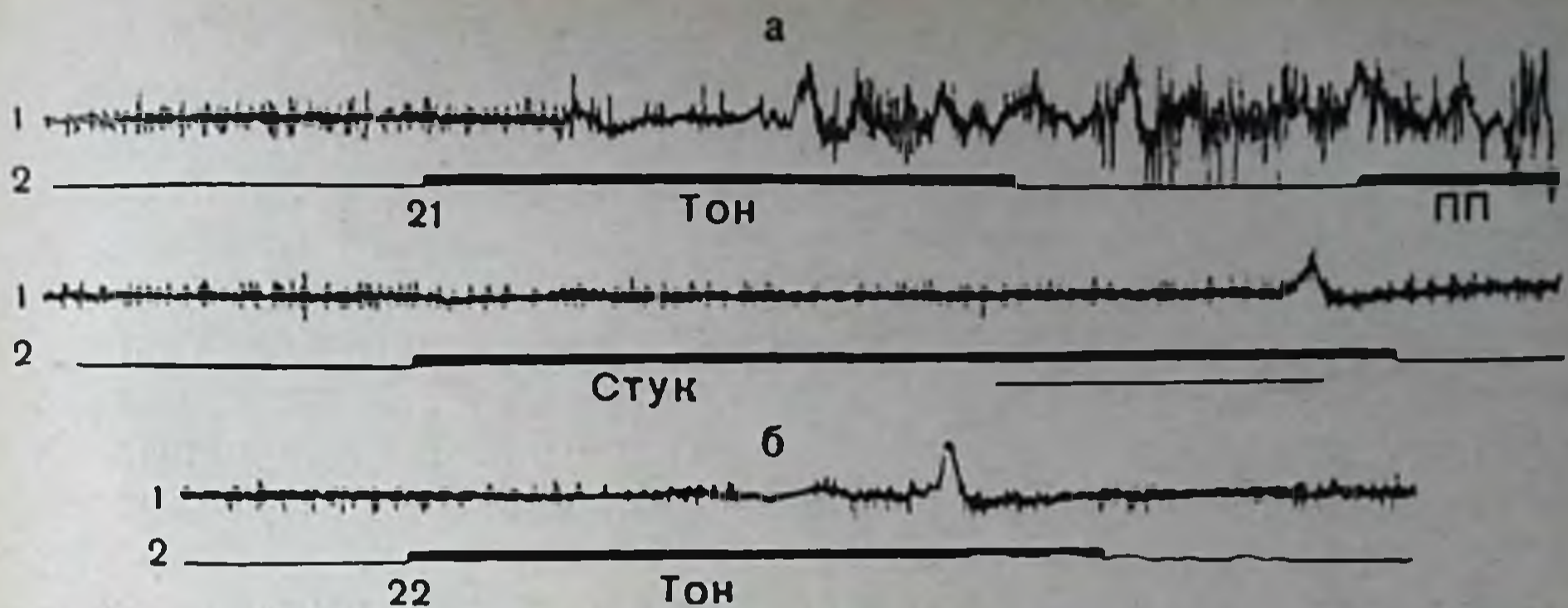


Рис. 1. Двигательная реакция на тон после 21-го сочетания тона с пассивным подъемом (ПП) лапы (в опытах тон-1000 гц неизменно предшествовал пассивному подъему) и на контрольный, несочетанный раздражитель (Стук-90). Двигательная реакция на тон после 22-го сочетания пассивного подъема с тоном (в опытах пассивный подъем неизменно предшествовал тону)

а — собака № 1, б — собака № 2; 1 — электромиограмма икроножной мышцы; 2 — отметка раздражения

этот процесс на всем его протяжении — начиная с первых моментов зарождения ассоциативных связей и все последующие этапы их эволюции.

Полученные в этих опытах факты свидетельствуют о том, что не только при переменной последовательности сочетания звука и пассивного движения лапы, но даже при стереотипной последовательности их сочетания между мозговыми их пунктами замыкается двойная (или двусторонняя) ассоциативная, т. е. по существу условнорефлекторная связь (рис. 1). Авторы в своих экспериментах в полном соответствии с данными других исследователей показали, что образованные связи характеризуются крайней неустойчивостью. После своего установления эти связи при более или менее регулярном функционировании быстро ослабевают и вскоре исчезают. Они вновь кратковременно оживляются либо после некоторого перерыва в экспериментах, либо после того, как на один из сочетаемых раздражителей вырабатывается пищевой условный рефлекс.

Но наряду с этим, М. Е. Варга и Я. М. Прессман показали, что в случае переменного порядка сочетания звука и пассивного подъема лапы, возникшие между ними условные связи почти сдинаковы по всем показателям: по скорости образования и закрепления, по продолжительности существования, по устойчивости к угашению и т. п. В случае же стереотипной последовательности сочетания этих раздражителей прямая условная связь от предшествующего раздражителя к последующему существенно отличается от обратной условной связи по тем же показателям. Прямая связь по сравнению с обратной связью вырабатывается

легче, достигает большей силы, сохраняется дольше и обладает большой устойчивостью к угашению и к другим факторам. Она восстанавливается скорее, как после нарочитого острого угашения, так и в тех случаях, когда после исчезновения естественным ходом производится перерыв в работе или один из сочетаемых раздражителей превращается в пищевой условный сигнал.

Работающий в нашей лаборатории молодой китайский физиолог Лян Чжи-ань (1958) установил ряд других фактов по данному вопросу. Он сочетал у собак в стереотипной последовательности применения два относительно близких по интенсивности безусловных рефлекса: оборонительный двигательный рефлекс одной из передних лап на раздражение электрическим током умеренной интенсивности с пищевым рефлексом на дачу мясо-сахарного порошка в порциях умеренной величины. Причем у одних собак удар током предшествовал пище, а у других дача пищи предшествовала удару током. В той и другой серии экспериментов были получены принципиально одинаковые результаты: в обоих случаях между мозговыми пунктами сочетаемых раздражителей возникали двойные (или двусторонние) условнорефлекторные связи (рис. 2 и 3). Однако и здесь прямая и обратная связи между этими пунктами оказались далеко неравноценными. В этих опытах разница в скорости замыкания и формирования, а также в прочности и в других особенностях условных связей от предшествующего раздражителя к последующему и от последующего раздражителя к предшествующему была выражена еще резче, чем в описанных выше опытах М. Е. Варга и Я. М. Прессмана.

В обеих сериях экспериментов Лян Чжи-аня прямая условнорефлекторная связь между сочетаемыми раздражителями по сравнению с обратной условнорефлекторной связью между ними образовывалась лишь несколько быстрее, но зато первая достигала неизмеримо большей величины и прочности. Прямая условнорефлекторная связь между этими двумя физиологически сильными раздражителями, в отличие от прямой связи между двумя индифферентными раздражителями, формировалась легко, неуклонно укреплялась и сохранялась постоянно при соблюдении порождающих ее условий, т. е. при сочетании этих раздражителей в данной последовательности. Совершенно иначе обстоит дело с обратной условнорефлекторной связью между этими раздражителями. Связь от последующего раздражителя к предшествующему являлась настолько неустойчивой и слабо выраженной, характеризовалась такой многофазностью и разнообразием в своих проявлениях и столь сильно зависела от благоприятных для своего функционирования факторов и условий, что первоначально у нас было даже сомнение в ее условнорефлекторной природе.

Лян Чжи-анем были выявлены некоторые особенности функционирования обратной условнорефлекторной связи. После

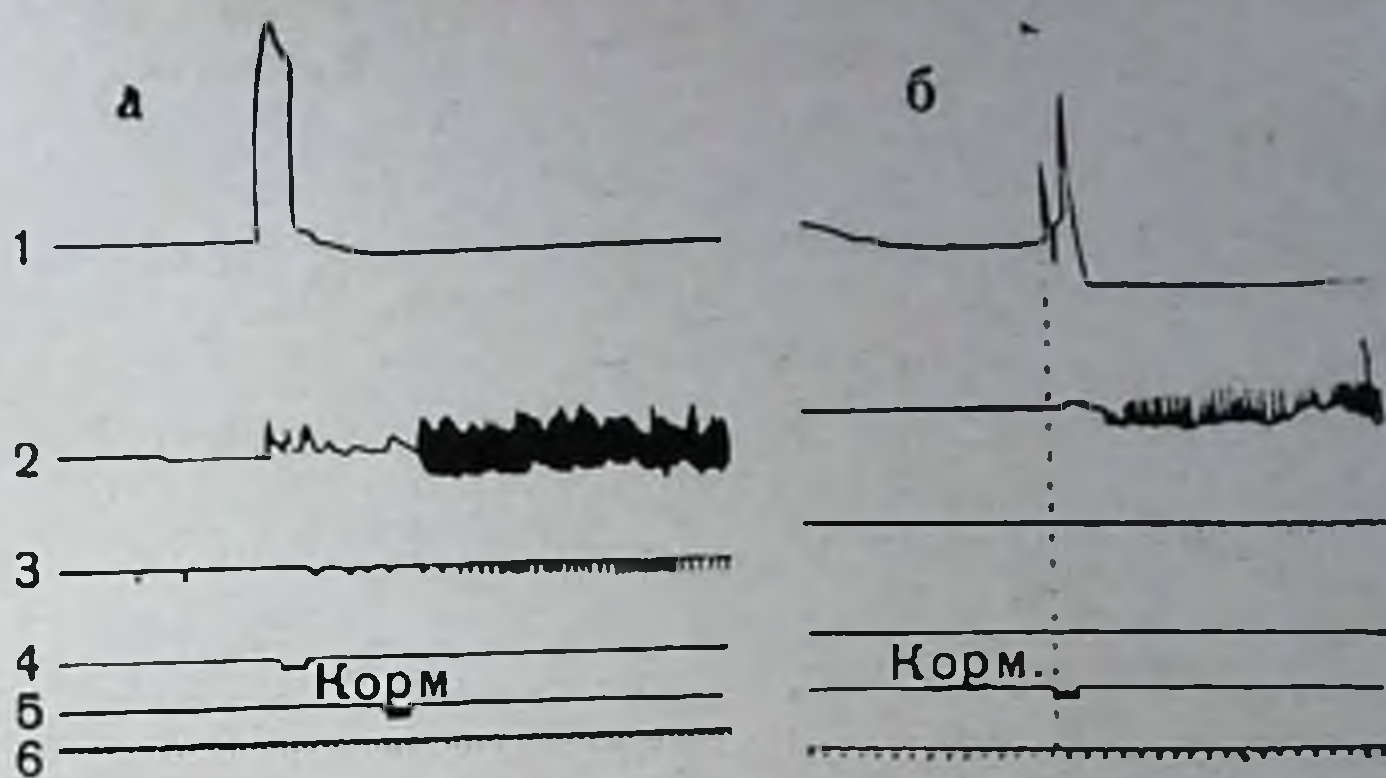


Рис. 2. Раздражение электрическим током (в опытах подкреплялось подачей пищи)

а — условный пищевой слюнный рефлекс на применение тока (прямая связь); *б* — движения лапы при подаче кормушки (обратная связь); 1 — механограмма движения левой передней лапы; 2 — механограмма жевательных движений; 3 — слюноотделение в каплях; 4 — отметка электрокожного раздражения; 5 — отметка подачи кормушки; 6 — время (в сек.)

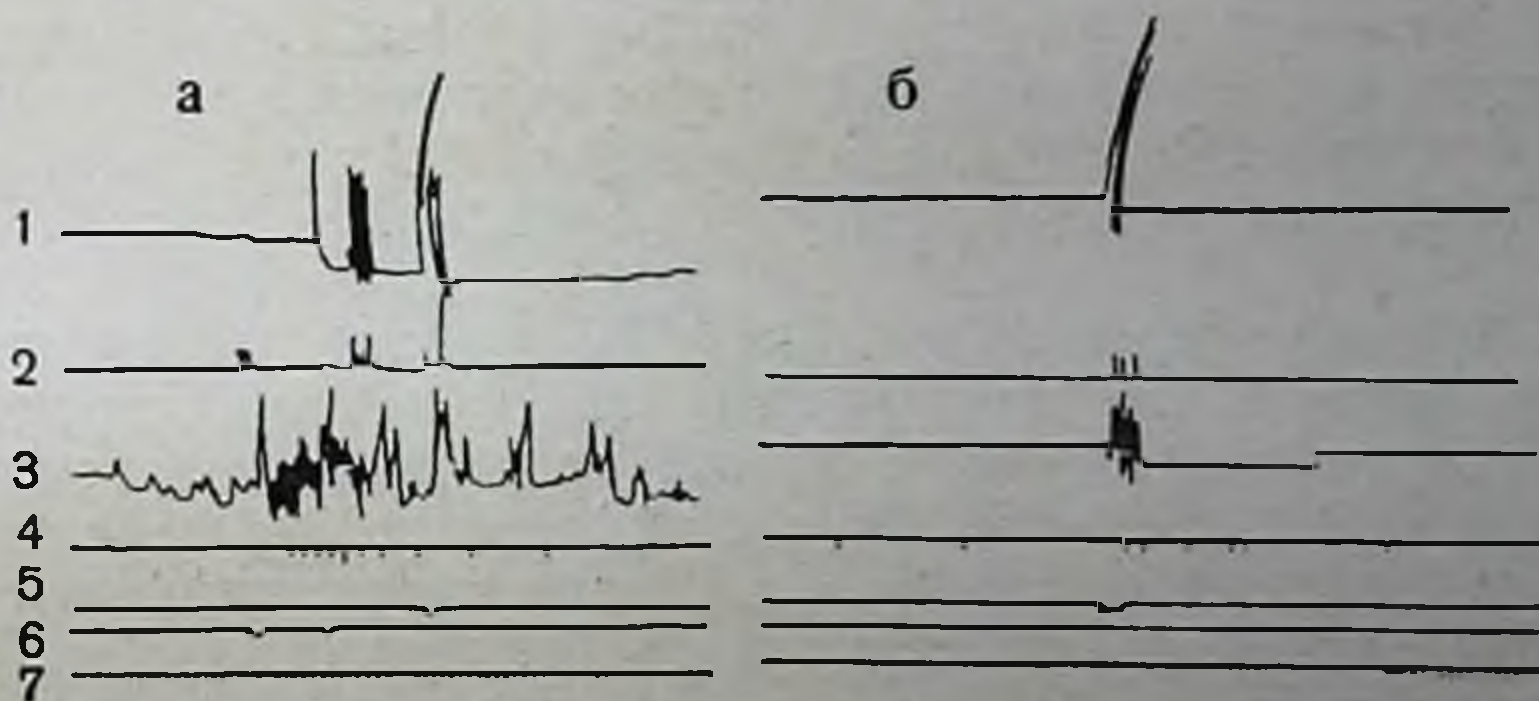


Рис. 3. Окончание еды в опытах подкреплялось электрокожным раздражением *а* — двигательный оборонительный условный рефлекс на окончание еды; *б* — пищевая условная реакция на ток; 1 — механограмма движений левой передней лапы; 2 — механограмма движений правой передней лапы; 3 — механограмма жевательных движений; 4 — слюноотделение в каплях; 5 — отметка электрокожного раздражения; 6 — отметка подачи кормушки; 7 — время (в сек.)

дующий раздражитель вызывал рефлекс предшествующего раздражителя в порядке условнорефлекторной реакции лучше всего в тех случаях, когда предварительно увеличивалась сила предшествующего раздражителя или же повышалась возбудимость центральных нервных структур этого рефлекса. Этим путем удавалось оживить и активировать обратную условную связь даже в те периоды, когда в условиях обычных экспериментов она переставала проявляться. Точно такой же результат получался в том случае, когда взамен предварительного усиления предшествующего раздражения или повышения возбудимости соответствующих центральных нервных структур, производилось ослабление последующего раздражения или же понижение возбудимости соответствующих центральных нервных структур. Если взять для примера вариант «ток — пища», то дача пищи вызывала условнорефлекторный подъем лапы лучше в тех случаях, когда либо лапа предварительно раздражалась током сильнее обычного, либо когда до опыта собака насыщалась пищей.

В противоположность этому предварительное увеличение силы последующего раздражителя или повышение возбудимости центральных нервных структур рефлекса влекли за собой инактивацию обратной связи даже в такие периоды, когда в условиях обычных экспериментов она функционировала удовлетворительно. К таким же результатам приводило предварительное ослабление предшествующего раздражителя или снижение возбудимости соответствующих ему нервных структур. Если взять тот же вариант «ток — пища», то дача пищи не вызывала условнорефлекторного подъема лапы как при предварительном голодании животного или даче ему очень вкусной пищи, так и при предварительном раздражении лапы ослабленным электрическим током.

К обсуждаемому вопросу имеют ближайшее отношение также некоторые новые факты, полученные нашим сотрудником М. И. Стручковым. В своих опытах на собаках он производил «покрытие» так называемых индифферентных раздражителей пищевым безусловным рефлексом. В качестве «индифферентных» раздражителей были избраны такие, которые сами вызывали объективно наблюдаемую и регистрируемую специфическую реакцию в организме: пассивный подъем одной из задних лап в одном случае, кратковременное охлаждение ограниченного участка кожи, вызывающее локальную сосудодвигательную реакцию, — в другом. После некоторого числа такого сочетания пищевого рефлекса с действием одного или другого из названных раздражителей, подача пищи сама по себе вызывала в условнорефлекторном порядке специфические для этих раздражителей реакции, т. е. в одной серии экспериментов активный подъем лапы, а в другой — местный сосудодвигательный рефлекс (рис. 4а и 5).

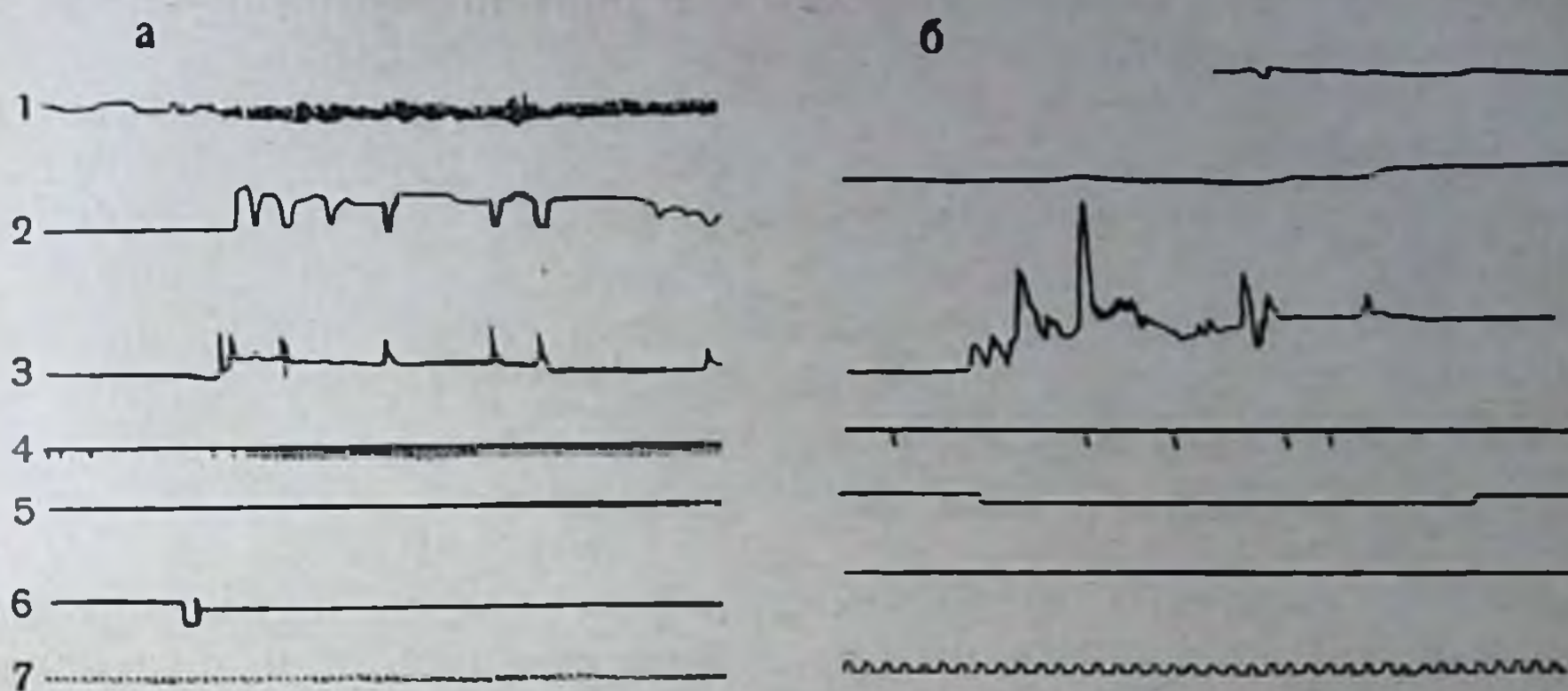


Рис. 4. Двигательный условный рефлекс, вызываемый у собаки актом еды (прямая связь) (а) и первая проба обратной связи после 150 предшествовавших пищи движению лапы (б)

1 — отметка жевательных движений; 2 — отметка установки лапы на скамейку; 3 — отметка движений той же лапы; 4 — отметка слюноотделения; 5 — отметка пассивного движения лапы; 6 — отметка подачи еды; 7 — отметка времени, 1 сек.

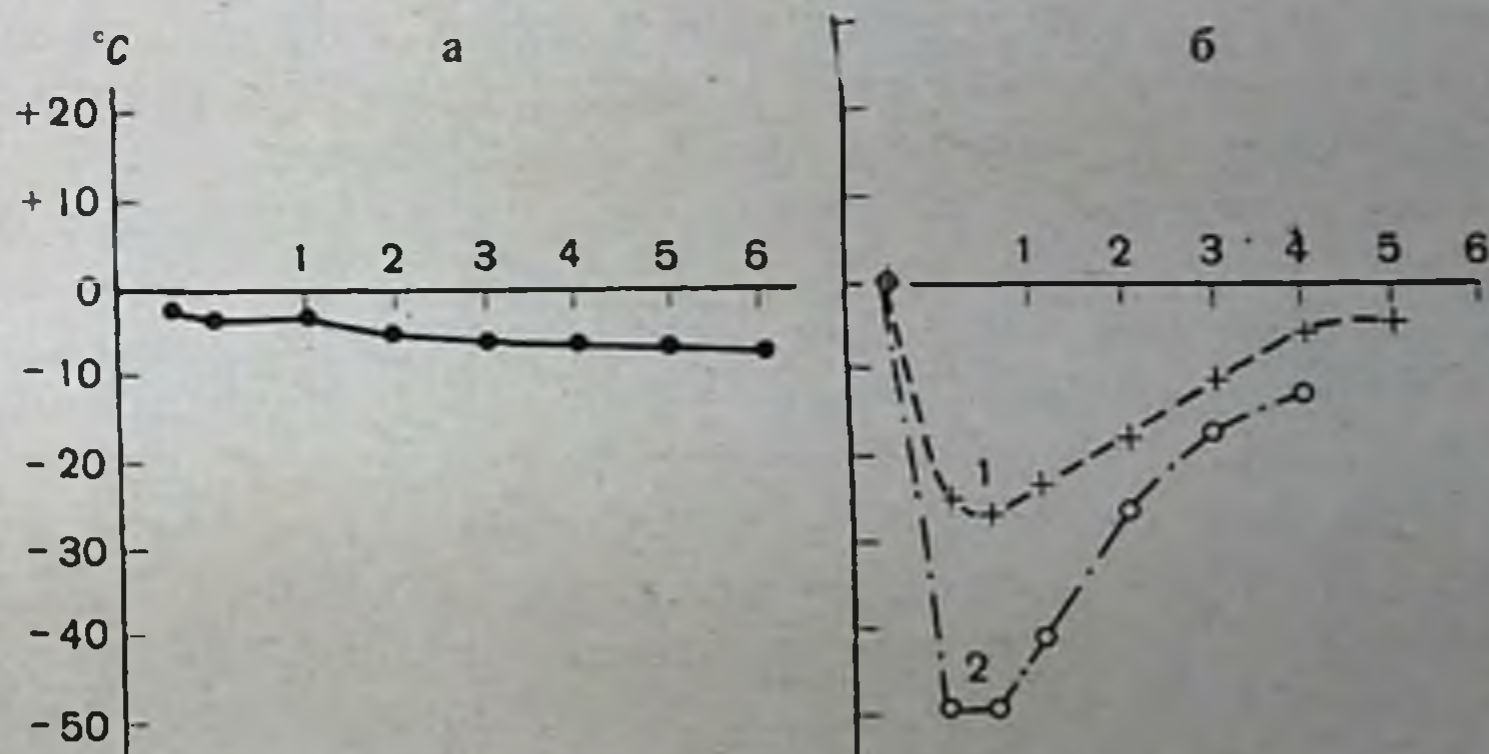


Рис. 5. Изменение температуры кожи у собаки во время и после еды (1—6) в течение 6 мин.

а — до выработки сосудистого рефлекса; б — после выработки; 1 — условнорефлекторное понижение температуры кожи во время еды и последующее восстановление после нее; 2 — безусловнорефлекторное (под влиянием холода) понижение температуры кожи во время еды и последующее восстановление после нее

В опытах М. И. Стручкова пища фигурировала в роли условного или сигнализирующего раздражителя, а пассивное движение или местное охлаждение кожи — в роли подкрепляющих раздражителей. Положение предшествующего раздражителя для пищи по отношению к каждому из названных раздражителей обуславливало образование на пищу в одном случае соматодвигательного, в другом — сосудодвигательного условных рефлексов. Правомерно считать, что это является выражением замыкания прямой условнорефлекторной связи между центральными нервными структурами пищевого рефлекса и между такими же структурами соматодвигательного или сосудодвигательного рефлексов, т. е. связи, проводящей возбуждение от первых структур к последним.

В результате этих экспериментов выяснилось, что между сочетаемыми раздражителями образуется двойная (или двусторонняя) условная связь, т. е. наряду с упомянутой выше прямой условнорефлекторной связью, существует также и обратная, которая проводит возбуждение от нервных структур, соответствующих последующему раздражителю (движению лапы или локальному охлаждению кожи), к нервным структурам, соответствующим предшествующему раздражителю (пищевому). Пассивный подъем лапы или локальное охлаждение кожи приобретают в названных опытах с «покрытием» свойство условнорефлекторно вызывать пищевую реакцию (рис. 4б). Из этих данных явствует, что здесь прямая условнорефлекторная связь образуется быстрее обратной условнорефлекторной связи и первая неизмеримо сильнее, прочнее и полноценнее второй. Факт образования слабых и неустойчивых условных рефлексов на индифферентные раздражители или «покрытие» их безусловными рефлексами известен был давно (Пименов, 1908; Беритов, 1956; Крепс, 1933; Павлова, 1933; Виноградов, 1933; Петрова, 1933, 1941, и др.), но он рассматривался большинством исследователей как показатель замыкания обычной односторонней условной связи, наделенной некоторыми специфическими особенностями. В опытах М. И. Стручкова этот факт вырисовывается иначе, а именно, как случай закономерного замыкания обратной условнорефлекторной связи (наряду с прямой) между раздражителями при стереотипной последовательности их сочетания во времени. Кратковременность ее существования может быть отчасти понята как результат методического ее неподкрепления при периодическом применении раздражителя в целях выявления условного рефлекса на него.

По ранним исследованиям ряда американских психологов (Шлосберг — Schlosberg, 1928, Хилгард — Hilgard et al., 1937; Вольфле — Wolffe, 1930; Бернштейн — Bernstein, 1934, и др.), проведенным на людях, было известно, что при предшествовании индифферентного раздражителя безусловному на 0,1 сек. и

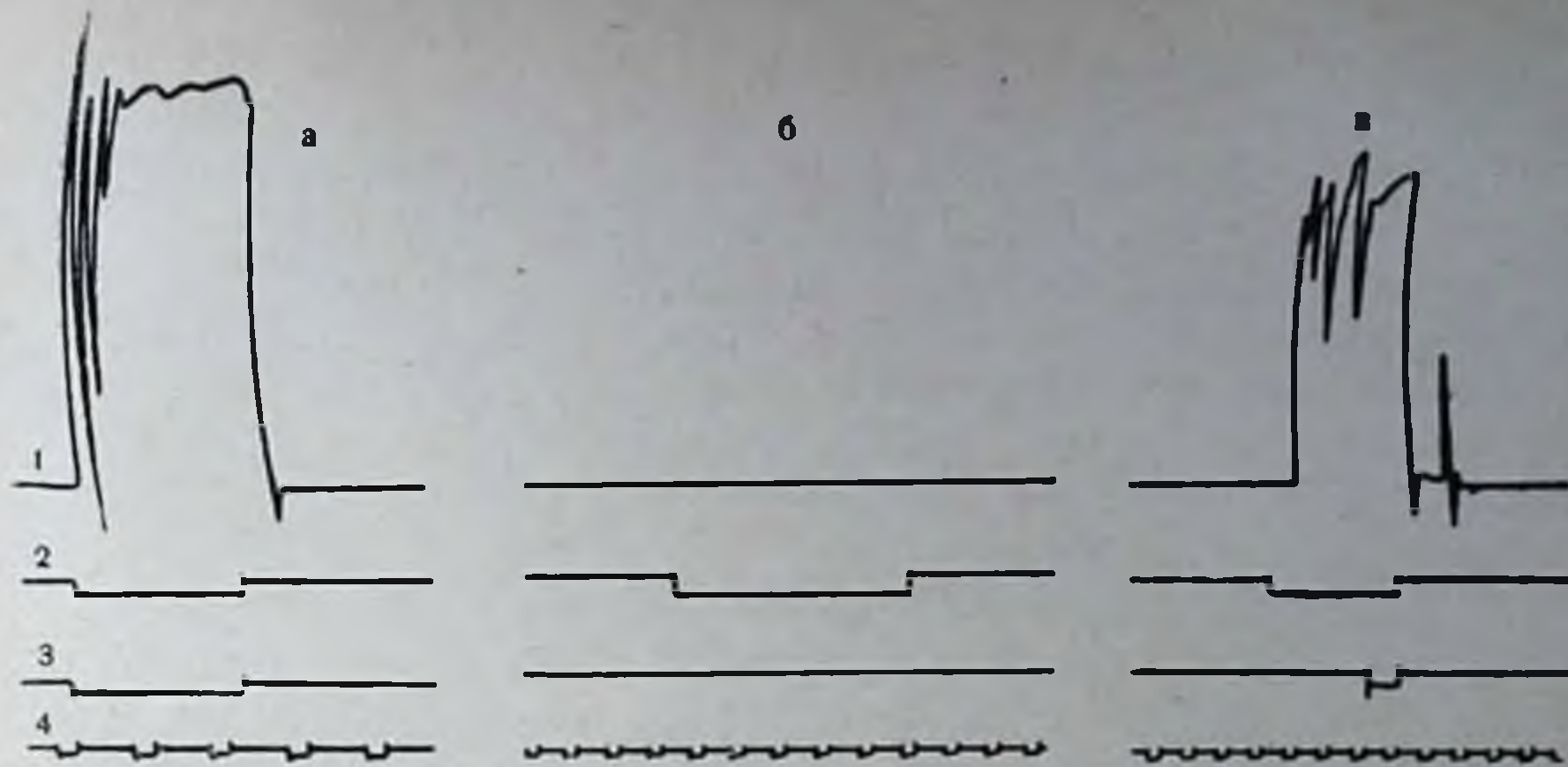


Рис. 6. Двигательные рефлексы при разном взаимном расположении во времени сочетаемых раздражителей

а — двигательная реакция при строгом совпадении раздражителей; *б* — отсутствие условного рефлекса на тон после 582 строго одновременных применений его с электрическим током; *в* — появление условного рефлекса на тот же самый раздражитель после 14 сочетаний его с током, отставленным на 2 сек.; 1 — запись движений лапы; 2 — отметка условного раздражения; 3 — отметка безусловного раздражения; 4 — время (в сек.)

меньше выработка условного рефлекса затрудняется, а то и становится невозможной.

Значение порядка сочетания раздражителей во времени для замыкания новых условнорефлекторных связей и для сохранения существующих в весьма яркой форме было показано в исследованиях нашего сотрудника Б. И. Паковича (1957). Он проводил изучение этого вопроса на примере двигательных рефлексов у собак, регистрируемых объективно при помощи чувствительной механографической и электромиографической установок. Им было установлено, что при сочетании звука с электрическим раздражением одной из лап животного, когда оба раздражителя начинают и кончают действовать на организм строго одновременно в течение 1—5 сек., двигательный условный рефлекс не вырабатывается. Сотни сочетаний этих раздражителей не приводят к образованию ожидаемого условного рефлекса даже и тогда, когда действие звука опережает действие электрического тока в пределах 100 мсек, но прекращают они свое действие одновременно. Положение не меняется и в случае значительного усиления раздражающего тока. Условный рефлекс образуется лишь тогда, когда интервал между началом действия звука и началом электрокожного раздражения достигает указанного предела времени и превосходит его (рис. 6). Интересно, что начиная от отмеченного своеобразного порогового значения этого интервала и до, известных его границ (примерно до 500 мсек), от реальной

величины интервала времени между началом действия индифферентного раздражителя и началом действия безусловного раздражителя в очень сильной степени зависит как латентный период вновь образованного условного рефлекса, так и его сила, продолжительность, стойкость и другие особенности.

Б. И. Пакович установил и другой в высшей степени важный факт: прочно выработанный и регулярно вызываемый электрооборонительный двигательный рефлекс исчезает, если его условный раздражитель в течение ряда опытов применяется строго одновременно с безусловным раздражителем. То же самое происходит и тогда, когда интервал между началом действия условного раздражителя и началом действия безусловного раздражителя укорачивается до пределов меньше 100 мсек. Исчезнувший условный рефлекс вновь восстанавливается лишь после упразднения этого сурового режима совместного действия условного и безусловного раздражителей, а также после того, как интервал между началом действия первого и началом действия второго раздражителя превышает 100 мсек. При этом восстановление рефлекса идет тем быстрее и полноценнее, чем больше этот интервал отмеченной выше пороговой его величины.

Б. И. Пакович показал, что даже в условиях строго одновременного действия звука и электрического тока на организм может произойти как взаимное торможение, так и суммация возбуждений, порожденная каждым из этих раздражителей в соответствующих им центральных нервных структурах. Взаимотормозящее влияние наблюдается преимущественно в первый период их сочетанного действия, когда еще сильна ориентировочная реакция на звук, а суммация возбуждений — преимущественно в последующие периоды их сочетанного действия. В этих периодах подпороговое возбуждение от отдельно примененного электрокожного раздражения становится надпороговым при совместном действии звука и электрического тока; в тех же условиях значительно усиливается слабое надпороговое возбуждение от электрического тока и т. п. По данным Б. И. Паковича, описанные явления и зависимости не связаны в сколько-нибудь заметной степени с типологическими, возрастными и иными особенностями подопытных животных. Они, очевидно, относятся к разряду коренных явлений и зависимостей в деятельности высших отделов центральной нервной системы.

Как трактовать изложенные выше основные факты?

Известно, что в психологии с давних времен допускается образование двусторонних ассоциативных связей между мозговыми структурами сочетаемых предметов или слов. В экспериментальной психологии Эббингаузом [33] и другими был накоплен некоторый фактический материал, служащий подкреплением этому теоретическому положению. Факт образования двусторонней связи был давно известен из многолетней практики дрессировки жи-

вотных в хозяйственных и зрелищных целях, а также из практики использования методики дрессировки в целях лабораторного изучения высшей нервной деятельности животных (Калишер — Kalischer, 1907; Гольц — Goltz, 1887; Бехтерев, 1887; Зеленый, 1929; Петрова, 1914; Розенталь, 1936, и др.).

Но наиболее четкие и наглядные факты, свидетельствующие о замыкании двойной условной связи между церебральными структурами при определенном порядке сочетания соответствующих им раздражителей, были получены в лабораториях И. П. Павлова. К ним относятся, в частности, данные А. А. Савича (1913) об образовании двусторонней условной связи при сочетании пищевого и болевого раздражителей, Ю. М. Конорского и С. Миллера (1936), Г. В. Скипина (1947) и других об образовании двусторонних условных рефлексов при сочетании пищи и пассивного движения, а также многих учеников И. П. Павлова — о выработке двусторонних ассоциационных связей при сочетании двух так называемых индифферентных раздражителей между собой. И. С. Беритов уже давно выдвинул и отстаивает положение о закономерном характере образования двусторонних (по его терминологии поступательных и обратных) условных связей между возбужденными церебральными очагами.

Не касаясь здесь сугубо умозрительного характера рассуждений И. С. Беритова о структурных и функциональных особенностях поступательных и обратных связей, мы должны отметить, что И. С. Беритовым и его сотрудниками не представлено ни одного значительного нового собственного факта в пользу этого теоретического положения. Как в ранних, так и поздних своих работах по этому вопросу он аргументирует положение о двусторонней условной связи, как правило, фактами учеников И. П. Павлова, в некоторой части подтвержденных им и его сотрудниками (Брегадзе, Джавришвили). Следует при этом отметить, что многие из последних фактов не свидетельствуют об образовании двусторонних условных рефлексов. Это относится, в частности, к образованию условных рефлексов при «покрытиях» (Пименов, Беритов, Крепс, Виноградов и др.) и к появлению болевой реакции на касалку при превращении ее в условный раздражитель (Петрова, 1933, 1941; Фурсиков, 1923; Быков и Сперанский, 1934, и др.).

Накопление более достоверного фактического материала сотрудниками и последователями И. П. Павлова по обсуждаемому вопросу, в особенности данные Ю. М. Конорского и С. Миллера, послужили И. П. Павлову основанием выступить с четким формулированием теоретического положения о двусторонней условной связи и под этим углом зрения трактовать механизм произвольных движений. Он писал: «Когда два нервных пункта связаны, объединены, нервные процессы двигаются, идут между ними в обоих направлениях... придется принять добавочную обратного

направления связь между этими пунктами» (Павлов, [3, 1949, стр. 452]). Физиологическую основу произвольных движений И. П. Павлов видел в том, что условная связь между кинестетическими клетками коры и клетками других ее анализаторов способна проводить возбуждение «туда и обратно, т. е. в противоположных направлениях».

Но творец учения об условных рефлексах тогда считал, что важный вопрос о двусторонности условных связей разработан еще весьма слабо и в дальнейшем должен быть предметом систематических исследований. Вот почему, как и другие последователи И. П. Павлова (Конорский — Konorski, 1948; Купалов, 1948; Федоров, 1952; Скипин, 1947 и др.), мы вместе с сотрудниками изучению этого вопроса уделили значительное внимание.

Изложенные выше новые фактические данные Варга, Прессмана, Лян Чжи-аня и Стручкова в какой-то степени расширяют и углубляют наши знания о замыкании двойной условной связи, выявляют новые стороны процесса формирования свойств и функционирования прямых и обратных связей и особенно роли факторов физиологической силы раздражителей и порядка их сочетания. Эти факты мы склонны трактовать в свете теоретических положений И. П. Павлова о важнейшем значении относительной силы возбуждения церебральных структур и последовательности сочетания раздражителей в образовании и осуществлении условных рефлексов, а также в свете его идей о двойной (или двусторонней) условной связи.

На основании полученных фактов мы считаем возможным предположить, что при действии на высокоразвитый организм двух близких по физиологической силе раздражителей, — независимо от того, будут ли это два так называемых индифферентных раздражителя, два безусловных или один индифферентный, один безусловный, — между ними возникают двойные (или двусторонние) условные связи. Эти связи появляются не только при переменной последовательности их применения, но и при применении их в стереотипной последовательности. Однако в то время как при переменной последовательности применения раздражителей оба возникающих рефлекса примерно равноценны, при стереотипной же последовательности их применения возникающие условные рефлексы существенно отличаются друг от друга по своей силе, стойкости и регулярности; рефлекс от предшествующего раздражителя к последующему резко отличается от обратного рефлекса своей силой и стабильностью. Замыкание двойной условной связи можно объяснить относительным равенством возбуждений по интенсивности, возникающих в соответственных центральных нервных структурах под воздействием сочетаемых раздражителей, близких по своей физиологической силе. Неравноценность же прямых и обратных условных связей обусловлена, очевидно, следующим.

При стереотипной последовательности применения раздражителей центральные нервные структуры, соответствующие последующему раздражителю, после зарождения условных связей начинают возбуждаться сильнее центральных нервных структур, соответствующих предшествующему раздражителю. Происходит это в силу того, что структуры, соответствующие последующему раздражителю, начинают при этом возбуждаться от двух источников: от предшествующего раздражителя в порядке условно-рефлекторного возбуждения, и от последующего — в порядке безусловнорефлекторного. Это приводит к нарушению исходного относительного равенства в уровне интенсивности возбуждения центральных нервных структур сочетаемых раздражителей, к значительному превалированию возбуждения структур последующего раздражителя над возбуждением структур предшествующего раздражителя, а тем самым и к превалированию прямой условной связи над обратной по всем отмеченным выше показателям. Важное значение последовательности применения раздражителей для выработки условных рефлексов, во всяком случае при сочетании близких по физиологической силе раздражителей, реализуется в конечном итоге путем изменения соотносительной интенсивности возбуждения соответствующих им центральных нервных структур. Это объяснение было первоначально выдвинуто нами несколько лет тому назад (1952, 1955) применительно к сходным результатам опытов М. Е. Варга на собаках, полученным ею после перехода от переменной последовательности сочетания пищи и электрического раздражения к стереотипной последовательности их сочетания. Правильность этого объяснения применительно к тем данным в последующем была подтверждена М. Е. Варга в специальной серии опытов (1958).

Однако трудно с этой точки зрения объяснить факты М. И. Стручкова относительно превращения пищи в сигнальный раздражитель для соматодвигательного и сосудодвигательного рефлексов. Мы склонны трактовать их пока следующим образом. В первой фазе сочетания пищи (как предшествующего раздражителя) с пассивным движением лапы или с локальным охлаждением кожи (как последующего раздражителя) центральные нервные структуры, соответствующие последним раздражителям, возбуждаются сравнительно сильно из-за новизны самих раздражителей, в силу чего уровень возбуждения центральных структур этих раздражителей сближается с уровнем возбуждения центральных нервных структур пищевого рефлекса, как предшествующего раздражителя. Это создает благоприятную почву для замыкания двойной условной связи между этими структурами. В дальнейшем, когда замыкаются условные связи, вступает в действие отмеченный выше фактор возбуждения центральных нервных структур последующего раздражителя из двух источников.

У нас нет пока удовлетворительного объяснения изложенным выше фактам Б. И. Паковича, свидетельствующим о невозможности образования условного рефлекса при точно одновременном действии сочетаемых раздражителей, а также об исчезновении существующего условного рефлекса при подобном сочетании условного и безусловного раздражителей, хотя при всем этом сохраняется возможность положительного и отрицательного взаимодействия между этими раздражителями.

Приведенные выше данные в известной мере пополняют наши знания о важнейшей роли последовательности применения раздражителей и соотносительной силы возбуждения соответствующих им центральных нервных структур в замыкании условных связей и формировании их свойств, а также о значении реальной или абсолютной физиологической силы сочетаемых раздражителей и уровня возбуждения соответствующих им центральных нервных структур для дальнейшей судьбы образовавшихся условнорефлекторных связей. Если гипотетически допускать, что уровень возбуждения порождающих условнорефлекторные связи центральных нервных структур есть в основном выражение числа вовлеченных в активность функциональных единиц этих структур, а мощь условнорефлекторной связи как производное от этого, то можно сказать, что сохраняются и функционируют те условные связи, которые обладают определенным минимумом мощи, т. е. состоят из определенного минимального, как бы порогового числа функционирующих единиц. Маломощные условные связи быстро утомляются и истощаются в результате даже умеренной активности, в силу чего возникающее в них охранительное торможение длительно блокирует их.

ЛИТЕРАТУРА

- Асратян Э. А. 1952. Труды XV совещ. по высш. нервн. деят., Л., стр. 68.
Асратян Э. А. 1955. Журн. высш. нервн. деят. (ВНД), 5, 480.
Асратян Э. А. 1958. Журн. ВНД, 8, 305.
Беритов И. С. 1932. Индивидуально приобретенная деятельность центральной нервной системы. Тифлис, Госиздат.
Беритов И. С. 1956. Труды Ин-та физиол. АН Груз. ССР, 10, 3.
Бехтерев В. М. 1887. Физиология двигательной области мозговой коры. Отд. отписк изд-ва архива психиатрии, неврологии и судебн. психопатологии.
Брегадзе А. Н. 1956. Сб. «Проблемы современной физиологии нервно-мышечной системы». Тбилиси, Изд-во АН Груз. ССР, 279.
Быков К. М. и Сперанский И. Д. 1934. Труды Физиол. лабор. И. П. Павлова, 1, 47.
Варга М. Е. 1953. Докл. АН СССР, 89, № 2, 365.
Варга М. Е. 1958. Журн. ВНД, 8, вып. 5, 710.
Варга М. Е. и Прессман Я. М. 1958. Сб. «Ориентировочный рефлекс и ориентировочная исследовательская деятельность». М., Изд. АПН РСФСР, 33.
Виноградов Н. В. 1933. Труды Физиол. лабор. И. П. Павлова, 5, 33.

- Джавришвили Т. Д. 1956. Труды Ин-та физиол. АН Груз. ССР, 10, 163.
- Зеленый Г. П. 1928. Труды III Всесоюзн. съезда физиол. Л., стр. 237.
- Зеленый Г. П. 1929. Журн. эксперим. биол. и мед., 12, № 31, 74.
- Карманова И. Г. 1955. Сб. «Вопросы сравнительной физиологии и патологии высшей нервной деятельности». М., Медгиз, стр. 168.
- Конорский Ю. М. и Миллер С. 1936. Труды Физиол. лабор. И. П. Павлова, 6, вып. 1, 119.
- Крепс Е. М. 1933. Труды Физиол. лабор. И. П. Павлова, 5, 5.
- Купалов П. С. 1948. Труды Объед. сессии, посв. 10-летию со дня смерти И. П. Павлова, стр. 67.
- Лян Чжи-ань 1958. Уч. зап. 2-го Моск. Гос. мед. ин-та, 12, 129.
- Орешук Ф. А. 1950. Физиол. журн., 36, вып. 4, 482.
- Павлов И. П. 1949. Полн. собр. трудов, 3, М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Павлов И. П. 1947. Полн. собр. трудов, 4, М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Павлова В. И. 1933. Труды Физиол. лабор. И. П. Павлова, 5, 21.
- Пакович Б. И. 1956. Докл. АН СССР, 111, № 1, 225.
- Пакович Б. И. 1957. Докл. АН СССР, 116, № 2, 335.
- Петрова М. К. 1933. Труды Физиол. лабор. И. П. Павлова, 5, 49.
- Петрова М. К. 1941. Труды Физиол. лабор. И. П. Павлова, 10, 41.
- Петрова М. К. 1914. К учению об иррадиации возбуждения и тормозных процессах. Дисс. СПб.
- Подкопаев Н. А. и Нарбутович И. О. 1936. Труды Физиол. лабор. И. П. Павлова, 6, вып. 2, стр. 5.
- Пименов П. П. 1908. Особая группа условных рефлексов. Дисс. СПб.
- Розенталь И. С. 1936. Русск. физиол. журн., 21, № 2, 183.
- Рокотова Н. А. 1952. Журн. ВНД, 2, 753.
- Савич А. А. 1913. Дальнейшие материалы к вопросу о влиянии пищевых рефлексов друг на друга. Дисс. СПб.
- Сергеев Б. Ф. 1957. Изв. Ин-та им. Лесгафта, 28, 115.
- Скипин Г. В. 1947. О механизме образования условных пищевых рефлексов. М., «Советская наука».
- Федоров В. К. 1952. Физиол. журн., 37, 5, 559.
- Фурсиков Д. С. 1923. Арх. биол. наук, 23, вып. 1—3.
- Bernstein A. L. 1934. J. Gen. Physiol., 10, 173.
- Ebbinghaus H. 1911—1913. Grundzuge d. Psychol. Leipzig.
- Goltz F. 1884. Verhandlungen des Congresses für Junere Medicine, Wiesbaden, 261.
- Hilgard E. R., Biel W. S. 1937. J. Gen. Psychol., 16, 223.
- Kalischer O. 1907. Sitzungsber. Press. Acad. Wissenschaft., 8—9, 204.
- Konorski J. 1948. Conditioned Reflexes a. Neuron Organization, Cambridge.
- Schlosberg H. 1928. J. Exp. Psychol., 11, 468.
- Wolfe H. T. 1930. J. Gen. Psychol., 4, 372.

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ЗАМЫКАНИЯ
УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНОЙ СВЯЗИ
И ФОРМИРОВАНИЯ ЕЕ СВОЙСТВ
НА ПРИМЕРЕ ДВИГАТЕЛЬНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ¹

Двигательная деятельность для представителей анимального мира наиболее характерна в известной мере даже специфической формой активности во всем сложном комплексе их многообраз-

¹ Изв. АН СССР, серия биол., 1959, № 5.

ных жизненных отправлениях. А у животных, обладающих организованной нервной системой, она является основным выразителем деятельности этой системы. Вместе с тем двигательная деятельность принадлежит к факторам, непрерывно и наиболее эффективно стимулирующим развитие нервной системы. Следует в этой связи вспомнить высказывание И. П. Павлова о том, что наличие у обезьян четырех рук с их многообразной и весьма активной двигательной деятельностью оказало мощное стимулирующее влияние на развитие их мозга, высказывание, прямо перекликающееся с общеизвестными положениями Ф. Энгельса о важнейшей роли появления рук у обезьян, со специфическими для этих конечностей разнообразными двигательными функциями, в развитии их мозга, в очеловечении их.

Как известно, современная сравнительная морфология и физиология располагают многими яркими фактами, из которых со всей очевидностью явствует, что в процессе филогенетической эволюции животного мира происходит неуклонное усиление связи и стимулирующего кольцевого взаимодействия между двигательным аппаратом и центральной нервной системой. Развиваясь в процессе эволюции в возрастающих темпах, двигательная деятельность достигает наивысшего совершенства и сложности у высших животных и человека, становится у них как бы основным и наиболее богатым «языком» высших отделов центральной нервной системы, — точнее, совершенно и полно отображающим изменения в их состоянии, а также их работу во всей грандиозной ее сложности, богатом многообразии и калейдоскопической изменчивости. Уместно здесь вспомнить глубокие и красочные слова И. М. Сеченова (1926) о том, что «все бесконечное разнообразие внешних проявлений мозговой деятельности сводится окончательно к одному лишь явлению — мышечному движению. Сметается ли ребенок при виде игрушки, улыбается ли Гарибальди, когда его гонят за излишнюю любовь к Родине, дрожит ли девушка при первой мысли о любви, создает ли Ньютон мировые законы и пишет их на бумаге, везде окончательным фактором является мышечное движение».

Подобной или сходной точки зрения на двигательную деятельность высших организмов придерживались И. П. Павлов, В. М. Бехтерев и многие другие выдающиеся натуралисты прошлого и текущего столетий.

Существует внутренняя, органическая связь между этими взглядами классиков нашей физиологии на двигательную деятельность и между положением И. П. Павлова о том, что в единой и неразрывной нервной деятельности высокоразвитых животных организмов различаются два коренных вида — высшая нервная деятельность и низшая нервная деятельность.

Как известно, высшую нервную деятельность И. П. Павлов (1947) охарактеризовал как «деятельность больших полушарий

с ближайшей подкоркой, деятельность, обеспечивающую нормальные сложные отношения целого организма к внешнему миру», а под низшей нервной деятельностью он подразумевал «деятельность дальнейших отделов головного и спинного мозга, заведующих главнейшим образом соотношениями и интеграцией частей организма между собой». В этих определениях творец материалистического учения о высшей нервной деятельности отобразил наиболее существенные особенности двух взаимосвязанных коренных видов единой нервной деятельности, специфическое биологическое значение каждой из них. Высшую нервную деятельность он определяет как рефлекторную регуляцию «внешних дел» высокоразвитого организма, а низшую нервную деятельность — как рефлекторную регуляцию его «внутренних дел». Первая обеспечивает точное, тонкое и совершенное приспособление организма к факторам внешнего мира, к условиям существования, обеспечивает единство и взаимодействие его с внешней средой, а вторая обуславливает внутреннюю согласованность в работе органов и систем организма, обеспечивает его единство, гармоническую целостность его многообразных функций.

В свете этих глубоких идей И. П. Павлова (1949) становится совершенно очевидным правильность его положения о том, что «главнейшее проявление высшей нервной деятельности животного, т. е. его видимая реакция на внешний мир есть движение». Двигательная деятельность как деятельность, обращенная у высокоразвитого анимального организма преимущественно к внешнему миру и не идущая в этом отношении ни в какое сравнение с любой из других многообразных форм его деятельностей, является основной и наиболее характерной формой проявления высшей нервной деятельности, основным выразителем и реализатором этой сложнейшей и вариабильной деятельности. Остальные эффекторные органы и системы в этом деле играют неизмеримо меньшую, в известной мере даже вспомогательную роль; они своей совокупной работой составляют основное содержание внутренней деятельности организма, регулируемой в основном низшей нервной деятельностью.

Сказанное относится и к специфически человеческим формам высшей нервной деятельности или психической деятельности. Не представляется возможным вдаваться здесь в детали этого сложного естественнонаучного и философского вопроса, нашедшего свое строго научное освещение в марксистско-ленинской теории отражения, в особенности в бессмертном произведении В. И. Ленина «Материализм и эмпириокритицизм», а также в материалистическом учении И. П. Павлова о высшей нервной деятельности. Мы ограничимся лишь указанием на то, что вид специфически человеческой условнорефлекторной деятельности, названный И. П. Павловым второй сигнальной системой или речевой деятельностью, в своей физиологической основе и проявлении есть

тоже двигательная деятельность, достигшая в процессе социальной эволюции человека и его трудовой деятельности наивысшего уровня своего развития и приобретшая специфические черты, новые качественные особенности, новое содержание и ту чрезвычайную мощь, в силу чего «сознание человека не только отражает объективный мир, но и творит его»².

Нет ли противоречия между приведенным выше положением о двигательной деятельности как об основном «языке» и выразителе высшей нервной деятельности у высокоразвитых организмов и многолетней практикой плодотворного использования И. П. Павловым и его последователями слюнной железы как главного тест-органа для познания глубоких тайн работы высших отделов центральной нервной системы? Разумеется, нет. Как всегда в научном эксперименте, так и в данном случае выбор методики исследования, как и выбор средства и приема индикации изучаемого явления обусловлены в основном целью и задачей исследования. Слюноотделительный рефлекс как скромный компонент сложного комплекса разнородных рефлекторных реакций, вызываемых пищей или отвергаемыми веществами, оказался исключительно удачной тест-функцией для строго научного изучения многих важных вопросов образования условных рефлексов и закономерностей условнорефлекторной деятельности благодаря некоторым своим особенностям, неоднократно отмеченным И. П. Павловым (1949) в этой связи. Речь идет о простоте этого рефлекса и роли самой железы, об ограниченности ее связи с другими органами и функциями организма, о возможности точной количественной и качественной характеристики слюноотделительного рефлекса, о возможности последовательно научной трактовки полученных при помощи этого рефлекса фактов, исключающих необходимость прибегать к антропоморфистскому их истолкованию. Речь идет также и о том, что слюнная железа, будучи расположенной в начальной части пищеварительного тракта, как бы на передовой линии контакта организма с окружающей средой, также находится «в сложнейших отношениях к внешнему миру, как и скелетный мускул». Более сложные и глубокие секреторные реакции или другие сложные вегетативные рефлексы, в особенности сложные соматодвигательные рефлекторные реакции, характеризующиеся, как правило, обилием связей и зависимостей внутри организма, оказались в общем гораздо менее подходящими в качестве тест-функций для изучения условнорефлекторной деятельности в этих аспектах, ибо их функциональная сложность, множество их связей и зависимостей в целом организме крайне затрудняют строго научный анализ и интерпретацию полученных при их помощи фактов.

² В. И. Ленин. Полное собрание сочинений, т. 29, стр. 194.

Само собой понятно, что эти свойства слюноотделительного рефлекса как индикатора имели особенно важное значение именно в стадии зарождения и в начальном периоде развития исследовательской работы в области самых сложных явлений органической природы — высшей нервной деятельности — к тому же с принципиально новых позиций. После того как И. П. Павловым и его сотрудниками за короткий период были в основных чертах разработаны многие закономерности этой деятельности при помощи классической слюнной методики и по мере дальнейшего быстрого прогресса на этом пути стало возможным использование с возрастающей эффективностью также и других простых и сложных вегетативных и соматодвигательных рефлекторных реакций в качестве тест-функций для изучения тех или иных вопросов высшей нервной деятельности. Причем применительно к интересующей нас здесь двигательной деятельности это делалось как в лабораториях Павлова, так и порой даже более энергично в лабораториях некоторых других отечественных и зарубежных ученых (Бехтерев, 1928; Kalischer, 1912, 1914; Беритов, 1932, и др.). В лаборатории И. П. Павлова еще с первых лет изучения условных рефлексов, наряду с основным показателем условнорефлекторной деятельности, т. е. слюнными рефлексами, в экспериментах более или менее регулярно учитывались и соматодвигательные реакции животного. Последующее бурное развитие учения об условнорефлекторной деятельности на основе фактов, полученных слюноотделительной методикой, послужило основанием и предпосылкой к постепенному усилению внимания И. П. Павлова и его сотрудников к двигательной деятельности в этих исследованиях, к более точному учету и даже графической регистрации специальных и общих движений подопытных животных, а временами и к использованию, по примеру некоторых других исследователей, двигательной деятельности как основного индикатора высшей нервной деятельности животных: у собак — защитные двигательные рефлексы, у антропоидов — пищедобывательные и игровые сложные двигательные реакции.

Следует отметить, что эта тенденция в экспериментальном изучении высшей нервной деятельности высокоразвитых организмов продолжает в том же направлении успешно развиваться в лабораториях многочисленных учеников и последователей И. П. Павлова, в особенности в лабораториях Ю. М. Конорского (1948), П. С. Купалова (1948), Г. В. Скипина (1947), Л. Г. Воронина (1952).

Таким образом, успешная разработка основных вопросов физиологии условных рефлексов при помощи классической слюноотделительной методики создала необходимые предпосылки к эффективному использованию локальных и общего характера двигательных реакций для экспериментальной разработки простых и в особенности самых сложных проявлений высшей нервной

деятельности у высокоразвитых организмов, а также сделала возможным постановку и изучение вопроса об интимном физиологическом механизме произвольных движений как таковых. Разумеется, при всем этом скромный и благодатный слюноотделительный рефлекс остается основным индикатором в исследованиях учеников и последователей И. П. Павлова в области высшей нервной деятельности и, по-видимому, еще долгие годы будет служить дальнейшему развитию его бессмертного учения.

Переходя к конкретной теме данного сообщения — к конспективному изложению полученных в нашей лаборатории новых данных относительно замыкания условнорефлекторной связи и формирования ее свойств, следует напомнить, что мы с сотрудниками в числе других исследователей в течение многих лет проводим систематическое экспериментальное изучение этого вопроса, и к тому же почти исключительно на традиционном для этой области исследований животном, т. е. на собаке. Как известно, И. П. Павлов считал этот вопрос одним из коренных во всем учении о высшей нервной деятельности, а его дальнейшее обстоятельное изучение — одной из актуальных и важных задач для работников в этой области. И это вполне понятно, ибо условный рефлекс — это центральное физиологическое явление в работе высших отделов центральной нервной системы и универсальная строительная единица всего грандиозного здания высшей нервной деятельности, так как замыкание условной связи есть, по словам И. П. Павлова, «основной закон высшего отдела системы». И тем не менее еще далеко не все тайны его образования и формирования раскрыты исследователями. Ведь говорил же И. П. Павлов, спустя много лет после успешной разработки этого кардинального вопроса: «У нас еще нет полного знания всех тех условий, которые определяют деятельность механизма образования условного рефлекса». В свете всего сказанного понятен и неуклонно усиливающийся интерес исследователей к, возможно, многосторонней и углубленной разработке этого вопроса, с применением в этих целях зачастую методики электроэнцефалографии и других новых приемов исследования. В экспериментах по изучению этого вопроса мы с сотрудниками так же, как и многие другие исследователи, пользуемся в качестве тест-функций не только слюноотделительным рефлексом и другими простыми вегетативными рефлексами, но и сравнительно простыми двигательными рефлексами и электроэнцефалографией, зачастую сочетая их в разных комбинациях, в соответствии с конкретными целями и задачами отдельных исследований. При этом в изучении тонких механизмов замыкания условнорефлекторной связи, формирования их свойств и условий их сохранения, а также в изучении динамики лежащих в основе этих явлений нервных процессов особенно интересными оказались факты, полученные при помощи именно двигательной методики. Этого в значитель-

ной мере и следовало ожидать, ибо для решения подобного рода задач весьма подходящими являются такие особенности простых двигательных рефлексов, как их короткий латентный период, быстрое начинание, нарастание и окончание двигательной реакции, кратковременность следовых явлений в активированных структурах и другие особенности скелетно-моторных рефлексов, характеризующие их высокую функциональную подвижность. При этом весьма благоприятным моментом следует считать также существование возможности весьма точного градуирования примененного для вызова этих рефлексов безусловного раздражителя, т. е. электрического тока, по интенсивности и продолжительности действия и т. п. Это в значительной мере относится к так называемым пассивным движениям лап подопытного животного, производимым экспериментатором. Наконец, для экспериментов по изучению этого и подобных им вопросов физиологии высшей нервной деятельности при помощи простых скелетно-моторных рефлексов и в особенности для интерпретации полученных при этом фактических данных весьма существенно и то обстоятельство, что на современном уровне наших знаний мы неизмеримо лучше осведомлены о локализации и функциональных особенностях высших центральных нервных структур скелетно-моторной системы, в особенности кортикальной ее проекции, чем о локализации соответствующих структур других систем высоко развитого организма.

Из данных, полученных в нашей лаборатории методикой двигательных условных рефлексов, мы здесь коснемся лишь тех, которые имеют отношение главным образом к двум факторам, играющим, как это давно установлено в лабораториях И. П. Павлова, важнейшую роль в замыкании, формировании и сохранении условнорефлекторных связей, а именно: к фактору интенсивности, или, точнее, физиологической силы, сочетаемых в этих целях раздражителей, и к фактору порядка сочетания их во времени. Основные из этих данных уже опубликованы нами и сотрудниками в отдельных статьях. Поэтому в настоящем сообщении ограничимся лишь конспективным изложением наиболее существенных из этих данных, с тем чтобы кратко охарактеризовать их, определить их место и значение в системе ранее известных родственных фактов и на основе этого попытаться обобщить и осветить их под углом зрения некоторых теоретических положений, развиваемых нами на основе идей И. П. Павлова и в соответствии с отдельными достижениями современной нейрофизиологии.

Общеизвестно исключительно важное значение фактора соотносительной силы возбуждения взаимодействующих нервных структур всех органов центральной нервной системы, в особенности кортикальных структур, осуществляющих условнорефлекторную деятельность. «Силовым отношениям в деятельности ко-

ры надо приписывать, конечно, первенствующее значение», — писал И. П. Павлов. Он неоднократно подчеркивал также важное значение последовательности сочетания раздражителей во времени для замыкания условных рефлексов. Павлов считал, в частности, что «так как условные раздражители играют роль сигналов, то они должны получать свое действие лишь тогда, когда они предшествуют во времени сигнализируемой физиологической деятельности».

Исследование интересующих нас вопросов проводилось нашими сотрудниками на собаках и в условиях экспериментов в обычных полувзвуконепроницаемых камерах по изучению условных рефлексов. Для выработки условных рефлексов с теми или иными функциональными особенностями в этих экспериментах по-разному сочетались либо два различных так называемых индифферентных раздражителя, либо два разных безусловных раздражителя, либо один «индифферентный» раздражитель с одним безусловным. Характерной особенностью этих экспериментов является то, что мы стремились подобрать и применить в них такие «индифферентные» раздражители, которые вызывают объективно наблюдаемые и графически регистрируемые рефлекторные реакции у наших подопытных животных. В новых фактических данных, полученных в наших экспериментах, значение физиологической силы раздражителей, а также порядка их сочетания во времени для процессов замыкания условнорефлекторных связей, формирования их свойств и их сохранения проявляется в большинстве случаев в неразрывной связи. Поэтому хотя у нас и имеются факты, иллюстрирующие преимущественно значение первого фактора, и другие факты, иллюстрирующие преимущественно значение второго фактора, тем не менее мы решили привести их ниже в едином компактном изложении.

Наши сотрудники М. Е. Варга и Я. М. Прессман (1958) проводили на собаках серию экспериментов, в которых они сочетали действие двух так называемых индифферентных раздражителей — определенного звука и пассивного подъема лапы животного, применяя их в одной серии опытов в стереотипной последовательности, а в другой серии опытов — в переменной последовательности. Пассивное движение лапы в качестве одного из сочетаемых индифферентных раздражителей имело то преимущество, что оно сделало возможной прямую и непосредственную индикацию ожидаемых в последующем ассоциативных связей между сочетаемыми раздражителями при помощи таких объективно регистрируемых показателей, как активное движение лапы и электромиограмма ее мышц. Кроме того, в своих опытах они могли по упомянутым выше показателям непосредственно проследить процесс замыкания условных связей при сочетании этих раздражителей на всем его протяжении с первых моментов зарождения ассоциативных связей и все последующие этапы их

эволюции. А между тем известно, что предыдущие исследователи этого вопроса (Нарбутович и Подкопаев, 1936; Зеленый, 1928; Орешук, 1950; Рокотова, 1952; Карманова, 1955; Брегадзе, 1956; Сергеев, 1957, и др.) были лишены подобной возможности, так как они пользовались только опосредованной и к тому же спорадической индикацией процесса замыкания ассоциативных связей между индифферентными раздражителями, а именно путем выработки в последующем пищевого или оборонительного условного рефлекса на один из двух сочетаемых раньше индифферентных раздражителей и эпизодического изолированного применения другого индифферентного раздражителя для выявления возникшей между ними связи. Из полученных в опытах М. Е. Варга и Я. М. Прессмана фактов явствует, что не только при переменной последовательности сочетания звука с пассивным подъемом лапы животного, но даже при стереотипной последовательности их сочетания между мозговыми пунктами этих раздражителей замыкается двойная, или двусторонняя, «ассоциативная связь», т. е. по существу условнорефлекторная связь (рис. 1). Далее в условиях точных своих экспериментов М. Е. Варга и Я. М. Прессман получили данные, которые частью подкрепляют ранее установленные другими исследователями факты, а частью являются новыми. Так, например, в полном соответствии с данными других исследователей они показали, что упомянутые выше условные связи характеризуются крайней хрупкостью и неустойчивостью. После установления они быстро ослабевают и вскоре исчезают при более или менее регулярном функционировании. Они вновь кратковременно оживляются лишь после некоторого перерыва в экспериментах либо после того, как на один из сочетаемых раздражителей вырабатывается пищевой условный рефлекс.

Но наряду с этим в опытах М. Е. Варга и Я. М. Прессмана было установлено и нечто новое, наглядно иллюстрирующее важное значение последовательности сочетания раздражителей. Из полученных ими фактических данных явствует, что, хотя отмеченные выше особенности — хрупкость и неустойчивость — и характеризуют обе условные связи между мозговыми пунктами двух раздражителей, тем не менее они присущи этим рефлексам не в одинаковой степени. В случае переменного порядка сочетания звука и пассивного подъема лапы возникшие между ними условные связи почти одинаковы по всем показателям: по скорости образования и закрепления, по продолжительности сохранения, по устойчивости к угашению и т. п. В случае же стереотипной последовательности сочетания этих раздражителей возникшие между ними условные связи существенно отличаются друг от друга по всем только что отмеченным показателям. Прямая условная связь, т. е. связь от предшествующего раздражи-



Рис. 1. Условные связи при сочетании звука и пассивного подъема лапы собаки в разных комбинациях
а - активный подъем лапы (показателем является уречение или выпадение электрических потенциалов экстензора лапы -
 икроножной мышцы) на применение тона после 37-го сочетания с пассивным подъемом лапы в стереотипной комбинации
 «тон-1000-пассивный подъем лапы», *б* - реакция на тон после 28-го сочетания пассивного подъема с тоном в опытах обрат-
 ной стереотипной комбинации, т. е. «пассивный подъем-- тон-1000»; 1 - электромиограмма икроножной мышцы; 2 - отметка
 условного раздражения

теля к последующему, по сравнению с обратной условной связью, связью от последующего раздражителя к предшествующему, вырабатывается легче, достигает большей силы, сохраняется дольше и обладает большей устойчивостью к угашению и к другим альтерирующим факторам. Далее, прямая связь по сравнению с обратной связью восстанавливается быстрее как после нарочитого острого угашения рефлексов, так и в тех случаях когда после их исчезновения естественным ходом производится перерыв в работе либо один из сочетаемых раздражителей превращается в пищевой условный сигнал. Принципиально такие же результаты были получены М. Е. Варга и Я. М. Прессманом в аналогичных опытах на других собаках, в которых они производили сочетание пассивного подъема лапы животного и дутья воздуха в глаз, вызывающего мигательный рефлекс. Сочетание этих двух раздражений имело то преимущество перед сочетанием названных выше раздражений в описанных выше экспериментах, что оба применяемых в данном случае раздражителя вызывали объективно регистрируемый эффект. Кроме того, как выяснилось по ходу экспериментов, примененный в данной комбинации новый раздражитель — дутье в глаз — являлся более сильным, чем применявшийся в прежней комбинации раздражитель — звук. В силу первой из отмеченных особенностей этого нового варианта опытов экспериментаторам удалось в более четкой, наглядной и, что особенно важно, непосредственной форме показать образование прямых и обратных условных связей, к тому же как в тех случаях, когда первым в стереотипной последовательности сочетаемых раздражителей применялся один из этих раздражителей, так и тогда, когда первым в таком стереотипе применялся другой раздражитель (рис. 2). В силу же второй отмеченной особенности, т. е. того обстоятельства, что дутье в глаз явилось более сильным раздражителем, чем звук, прямые условные связи в данном варианте опытов оказались гораздо более прочными, чем подобные связи при комбинации звука с пассивным подъемом лапы. Это относится в известной мере также и к обратной условной связи. Следует отметить, что прямые и обратные связи, возникающие при сочетании пассивного подъема лапы и дутья в глаз, по своей прочности, выраженности и по другим особенностям представляют собой как бы переходную ступень от соответствующих связей, возникающих при сочетании пассивного подъема лапы и звука, к таким же связям, возникающим при сочетании двух безусловных раздражителей или безусловного и индифферентного раздражителей.

Ряд других новых фактов по интересующему нас вопросу был установлен физиологом Лян Чжи-анем (1958). Опытами Лян Чжи-аня по существу продолжалось исследование одного актуального вопроса по физиологии условных рефлексов, который раньше в нашей лаборатории исследовала М. Е. Варга (1953).

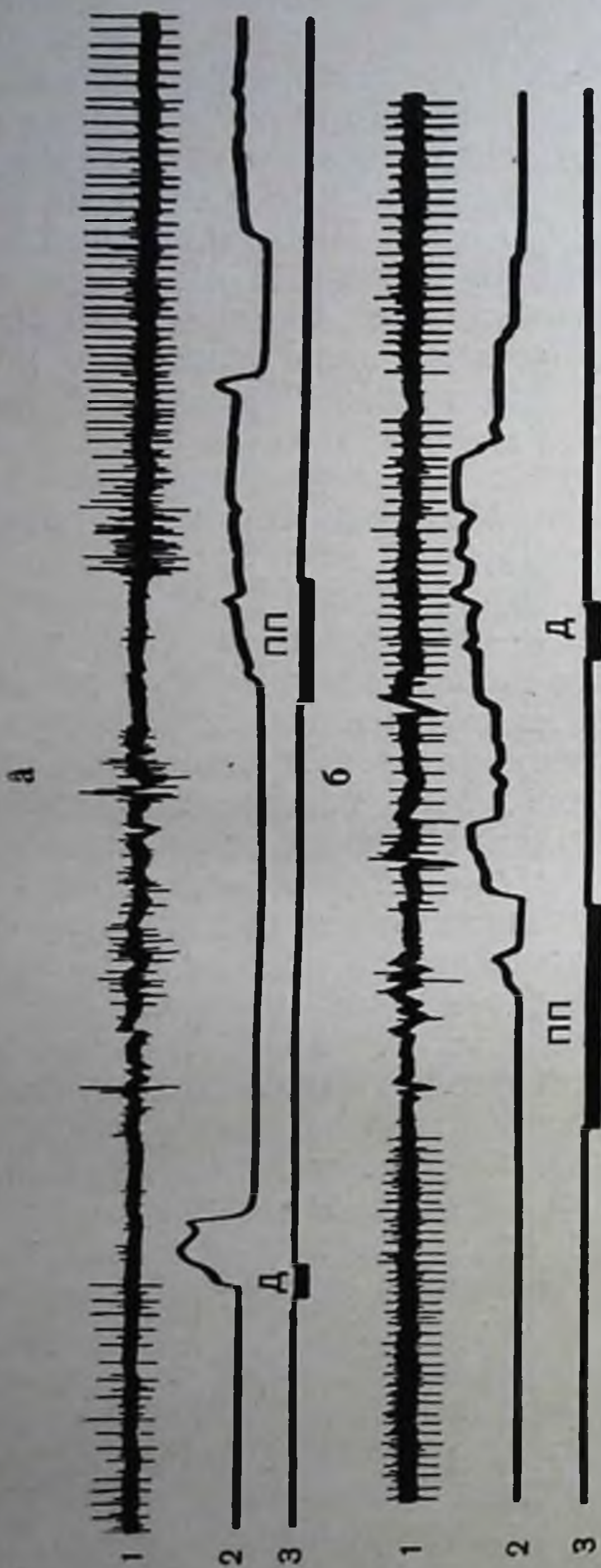


Рис. 2. Двусторонняя условная связь при сочетании пассивного подъема лапы с дутьем в глаз

а — условный двигательный рефлекс, образующийся при стереотипном применении комбинации «дутье в глаз — пассивный подъем»: в ответ на дутье в глаз (Д) собака мигает и поднимает лапу, о чем свидетельствует выпадение потенциалов действия икроножной мышцы; при подъеме лапы (ПП) вновь наблюдается мигание, что свидетельствует об обратной связи; **б** — условный мигательный рефлекс, образующийся при стереотипном применении комбинации «пассивный подъем—дутье в глаз» (в ответ на пассивный подъем лапы (ПП) собака мигает). После дутья в глаз (Д), помимо мигания, наблюдается выпадение потенциалов действия икроножной мышцы, что свидетельствует об обратной связи; 1 — потенциалы действия икроножной мышцы; 2 — движение века; 3 — отметки раздражения (длинная линия — пассивный подъем лапы, короткая—дутье в глаз)

Мы имеем в виду опыты на собаках, в которых она в строго переменной последовательности сочетала два классических безусловных раздражителя умеренной интенсивности — дача пищи и раздражение электрическим током — и в которых она установила, в частности, возможность образования стойкой двойной или двусторонней условной связи между церебральными нервными структурами, соответствующими этим двум раздражителям. Важно отметить, что в случае соблюдения ряда условий эксперимента, а именно: строго попеременного порядка сочетания названных безусловных раздражителей, относительной близости уровня их интенсивности, соблюдения привычного режима содержания подопытных животных и т. п., эти условные связи практически были равноценными, т. е. одинаковыми по знаку, силе, устойчивости и другим показателям.

В отличие от этих опытов, в опытах Лян Чжи-аня на совершенно свежих собаках те же безусловные раздражители сочетались в стереотипной последовательности. Говоря иначе, в своих опытах он в стереотипной последовательности сочетал оборонительный двигательный рефлекс одной из передних лап, вызванный раздражением электрическим током умеренной интенсивности, с пищевым рефлексом на дачу мясо-сухарного порошка в порциях умеренной величины, причем в одной серии опытов, поставленных на одних собаках, удар током предшествовал даче пищи, а в другой — на других собаках — дача пищи предшествовала удару током. В той и в другой серии экспериментов Лян Чжи-анем были получены одинаковые в принципе результаты, в некоторых отношениях созвучные с описанными выше данными М. Е. Варга и Я. М. Прессмана, а в других отношениях существенно отличающиеся от них. В опытах Лян Чжи-аня также между мозговыми пунктами сочетаемых безусловных раздражителей образовались двойные, или двусторонние, условнорефлекторные связи (см. рис. 2, наст. сб., стр. 195; рис. 3). Однако и здесь, как и в исходных по постановке опытах М. Е. Варга и Я. М. Прессмана, прямая и обратная условные связи между этими пунктами оказались далеко не равноценными. Более того, в этих опытах разница в скорости замыкания и формирования, а также в прочности и других особенностях условных связей, проводящих от предшествующего раздражителя к последующему, и условных связей, проводящих от последующего раздражителя к предшествующему, оказалась выраженной еще резче, чем в описанных выше опытах М. Е. Варга и Я. М. Прессмана, в которых они сочетали два индифферентных раздражителя в подобной же стереотипной последовательности. Как в одной, так и в другой серии экспериментов Лян Чжи-аня прямая условнорефлекторная связь между сочетаемыми безусловными раздражителями образуется быстрее (правда, лишь несколько) по сравнению с обратной условнорефлекторной

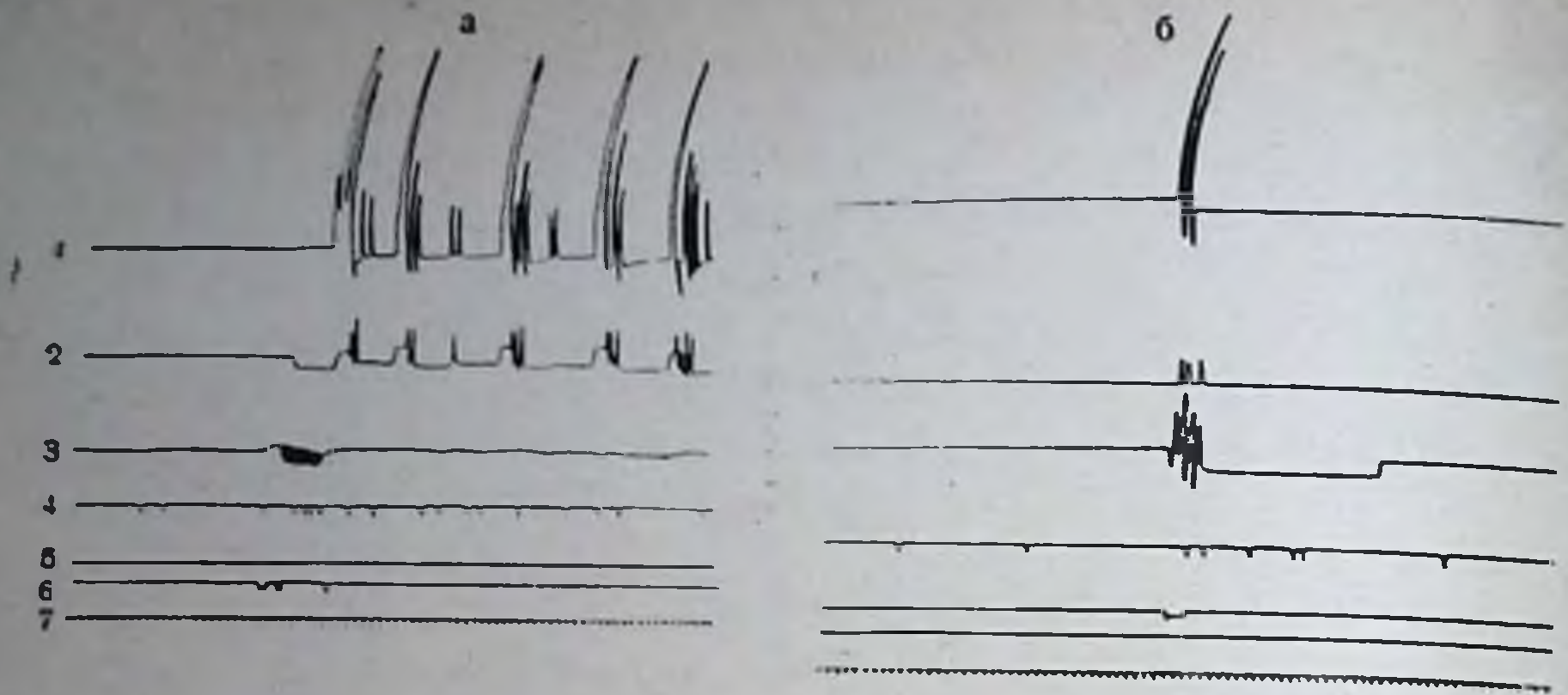


Рис. 3. Электрооборонительный двигательный рефлекс на подачу пищи. Собака, у которой сочетались пища с электрическим током в стереотипной комбинации «пища — ток»

а — условный двигательный оборонительный рефлекс на окончание еды (прямая связь); б — условная пищевая реакция на ток (обратная связь); 1 — механограмма движений левой передней лапы; 2 — механограмма движений правой передней лапы; 3 — механограмма жевательных движений; 4 — слюноотделение в каплях; 5 — отметка электрокожного раздражения; 6 — отметка подачи кормушки; 7 — время (в сек.)

связью между ними, но зато эта связь достигает неизмеримо большей прочности, характеризуется несравненно большей стабильностью и регулярностью, чем обратная связь. Прямая условнорефлекторная связь между этими двумя безусловными и, т. е. физиологически сильными, раздражителями, в отличие от прямой связи между двумя индифферентными, т. е. физиологически слабыми, раздражителями, образуется и формируется легко, укрепляется изо дня в день неуклонно и сохраняется постоянно при соблюдении порождающих ее условий — при сочетании этих раздражителей в данной последовательности. Совершенно иначе обстоит дело с обратной условнорефлекторной связью между этими безусловными раздражителями. Они во многом напоминают условные связи между индифферентными раздражителями, в особенности своей хрупкостью и нерегулярностью. Следует отметить, что обратная связь — связь от последующего раздражителя к предшествующему — настолько слабо выражена, настолько неустойчива, характеризуется такой многофазностью и разнообразием в своих проявлениях, столь сильно зависит от благоприятных для своего функционирования факторов и условий, что первоначально мы даже сомневались в ее истинно условнорефлекторной природе.

С точки зрения характеристики значения порядка сочетания раздражителей во времени для свойств возникающих при этом двойных условных связей специальный интерес представляют некоторые из выявленных в опытах Лян Чжи-аня особенностей

функционирования обратной условнорефлекторной связи. Речь идет о следующем. Последующий раздражитель вызывает рефлекс предшествующего раздражителя в порядке условнорефлекторной реакции лучше всего в тех случаях, когда предварительно увеличивается сила предшествующего раздражителя или же повышается возбудимость центральных нервных структур его рефлекса. Усилением предшествующего раздражителя или предварительным повышением возбудимости соответствующего ему нервного аппарата удается оживить и активировать обратную условную связь даже в тех периодах когда она при обычных экспериментах перестают проявляться. Точно такой же результат получается в том случае, когда взамен предварительного усиления предшествующего раздражения или взамен повышения возбудимости соответствующих центральных нервных структур производится ослабление последующего раздражения или понижение возбудимости соответствующих центральных нервных структур. Если взять для примера вариант опытов с последовательностью применения раздражителей «ток — пища», то дача пищи вызывает условнорефлекторный подъем лапы чаще и более четко в тех случаях, когда лапа предварительно раздражается током сильнее обычного либо когда до опыта собака нарочито насыщается пищей. Общее между этими отличными друг от друга предварительными экспериментальными манипуляциями сводится к тому, что они хотя и разными путями, но в конечном итоге приводят к созданию одной и той же картины соотносительной возбудимости или возбуждения центральных нервных структур этих двух раздражителей, а именно к превалированию возбудимости и возбуждения нервных структур, соответствующих предшествующему раздражителю, над возбудимостью и возбуждением нервных структур, соответствующих последующему раздражителю.

В противоположность всему этому предварительное увеличение силы последующего раздражителя либо заблаговременное повышение возбудимости центральных нервных структур его рефлекса влекут за собой инактивацию обратной связи даже в таких периодах работы, когда они в условиях обычных экспериментов функционируют довольно регулярно и удовлетворительно. К таким же результатам приводит предварительное ослабление предшествующего раздражителя либо заблаговременное снижение возбудимости соответствующих ему нервных структур. Если ради примера взять опять-таки более детально изученный Лян Чжи-анем вариант экспериментов, в которых раздражители применялись в последовательности «ток — пища», то дача пищи не вызывает условнорефлекторного подъема лапы либо при предварительном голодании животного или дачи ему очень вкусной пищи в начале опыта, либо при предварительном раздражении лапы ослабленным электрическим током. Нетрудно видеть, что между

этими отличными друг от друга предварительными манипуляциями в экспериментах также имеется нечто общее, то, что они также хотя и разными путями, но все же в конечном итоге приводят к созданию одной и той же картины соотносительной возбудимости или возбуждения центральных нервных структур этих двух раздражителей—к превалированию возбудимости и возбуждения нервных структур, соответствующих последующему раздражителю, над возбудимостью и возбуждением нервных структур, соответствующих предшествующему раздражителю.

К обсуждаемому вопросу имеют ближайшее отношение также некоторые весьма интересные факты нашего сотрудника М. И. Стручкова (1958). В опытах, поставленных на собаках, он для выработки условных рефлексов применял такой порядок сочетания индифферентных раздражителей с безусловным, который известен в литературе под названием «покрытия», т. е. способ, при котором индифферентные раздражители применяются после начала действия безусловного и на фоне последнего. При этом в качестве безусловного раздражителя М. И. Стручков использовал пищу, а в качестве индифферентных раздражителей им были избраны такие, которые сами по себе вызывают объективно наблюдаемую и регистрируемую специфическую для каждого из них реакцию в организме. В качестве таковых в одной серии экспериментов М. И. Стручков применял пассивный подъем одной задней лапы собаки, а в другой — кратковременное охлаждение ограниченного участка кожи на боку, вызывающее локальную сосудодвигательную реакцию. Такой порядок сочетания раздражителей применялся стереотипно во всех опытах каждой серии. А в итоге эти опыты М. И. Стручкова привели к установлению новых и в высшей степени интересных фактов важного научного значения. Речь идет о следующем. После некоторых таких своеобразных приемов сочетания пищевого рефлекса с действием одного или другого из названных индифферентных раздражителей подача пищи сама по себе стала вызывать в условнорефлекторном порядке специфические для этих раздражителей реакции, т. е. в одной серии экспериментов активный подъем лапы, а в другой серии — местный сосудодвигательный рефлекс (см. рис. 4 и 5, наст. сб., стр. 197). Говоря иначе, в опытах, которые проводит Стручков, классический безусловный раздражитель — пища — фигурировал в роли условного или сигнализирующего раздражителя, а так называемые индифферентные раздражители в виде пассивного движения лапы или же местного охлаждения кожи выступали в роли подкрепляющих раздражителей. Из результатов этих опытов явствует, что положение предшествующего раздражителя как таковое как раз и обусловило приобретение пищей сигнального значения по отношению к другим рефлексам, т. е. образование на пищу в одном случае соматодвигательного, в другом — сосудодвигательного условных

рефлексов. Правомерно считать, что это является выражением замыкания прямой условнорефлекторной связи между центральными нервными структурами пищевого рефлекса и между такими же структурами соматодвигательного или сосудодвигательного рефлексов, т. е. условной связи, проводящей возбуждение от первых структур к последним. Но в дальнейшем выяснилось, что и в этих экспериментах М. И. Стручкова между сочетаемыми в определенном стереотипном порядке безусловным и индифферентным раздражителями образуется двойная, или двусторонняя, условная связь, т. е. наряду с упомянутой выше прямой условнорефлекторной связью существует также и обратная, такая, которая проводит возбуждение от нервных структур, соответствующих последующему раздражителю (движению лапы или локальному охлаждению кожи), к нервным структурам, соответствующим предшествующему раздражению (пищевому). Это со всей очевидностью вытекает из того факта, что пассивный подъем лапы или же локальное охлаждение кожи в процессе систематического сочетания с пищей по варианту «покрытия» в названных выше опытах также приобретают сигнальное значение, т. е. свойство условнорефлекторно вызывать пищевую реакцию. Из полученных в этих опытах данных явствует, что и здесь существует большая разница между особенностями прямой и обратной условных связей, к тому же разница того же порядка, что и при сочетании двух индифферентных безусловных рефлексов. Таким образом, в данном случае прямая условнорефлекторная связь образуется быстрее обратной условнорефлекторной связи и неизмеримо сильнее, прочнее и полноценнее ее.

Собственно говоря, факт образования слабых и неустойчивых условных рефлексов на индифферентные раздражители при «покрытии» их безусловными рефлексимами известен был давно (по данным П. П. Пименова (1908), Е. М. Крепс (1933), В. И. Павловой (1933), Н. В. Виноградова (1933), М. К. Петровой (1933) и других, но он рассматривался названными исследователями как показатель замыкания обычной односторонней условнорефлекторной связи, наделенной некоторыми специфическими особенностями. В опытах Стручкова этот факт вырисовывается в совершенно ином свете: как частный случай закономерного явления — замыкания обратной условнорефлекторной связи (наряду с прямой) при сочетании двух раздражителей в стереотипной последовательности во времени. Кратковременность существования этой связи, отмеченная многими исследователями еще давно и считавшаяся И. П. Павловым как одно из загадочных явлений в условнорефлекторной деятельности, может быть понята в значительной мере как результат методического ее неподкрепления при периодическом применении раздражителя в целях выявления условного рефлекса на него.

Значение порядка сочетания раздражителей во времени для замыкания новых условнорефлекторных связей и сохранения существующих в весьма яркой форме проявляется в результатах экспериментов нашего сотрудника Б. И. Паковича (1956).

По ранним исследованиям ряда американских психологов (Schlosberg, 1928; Hilgard a. Bill, 1937; Wolffe, 1930; Bernstein, 1934, и др.), проведенным на людях, известно, что при предшествовании индифферентного раздражителя безусловному на 0,1 секунды и меньше выработка условного рефлекса затрудняется, а то и становится невозможной. А. Н. Брегадзе (1956) показал невозможность образования временной связи у собак при одновременном действии двух индифферентных раздражителей. Б. И. Пакович за последние годы обстоятельно, точно и тщательно изучал этот вопрос на двигательных рефлексах у собак, регистрируемых объективно при помощи чувствительной механографической установки, в некоторых опытах также путем электромиографии. Из полученных им фактических данных явствует, что при сочетании умеренной интенсивности звука с электрическим раздражением одной из лап животного двигательный условный рефлекс не вырабатывается, если оба раздражителя начинают и кончают действовать на организм строго одновременно в течение 1—5 сек. По данным Б. И. Паковича, сотни сочетаний этих раздражителей не приводят к образованию ожидаемого условного рефлекса также и тогда, когда действие звука опережает действие электрического тока в пределах примерно 100 миллисек, но когда они прекращают свое действие одновременно. Положение не изменяется и от значительного усиления силы раздражающего тока при подобных сочетаниях со звуковым раздражителем. Условный рефлекс образуется лишь тогда, когда интервал между началом действия звука и началом электрокожного раздражения превосходит указанный предел (см. рис. 6, наст. сб., стр. 199). Из других данных Б. И. Паковича явствует, что фактор времени в таких его микровеличинах дает о себе знать также на некотором расстоянии от отмеченной выше своеобразной демаркационной зоны. Им было установлено, в частности, что, начиная от отмеченного своеобразного порогового значения этого интервала и до известных его границ (примерно 500 миллисек), от конкретной величины его, т. е. от величины интервала между началом действия индифферентного раздражителя и началом действия безусловного раздражителя, в очень сильной степени зависят как латентный период вновь образованного условного рефлекса, так и его сила, продолжительность, стойкость и другие особенности.

Б. И. Пакович установил также другой в высшей степени интересный факт. Давно выработанный, весьма прочный и регулярно вызываемый электрооборонительный двигательный рефлекс у собак исчезает, если его условный раздражитель в ряде опытов

применяется строго одновременно с безусловным раздражителем, т. е. с большой точностью начинает и прекращает действие совместно с ним. То же самое происходит и тогда, когда интервал между началом действия условного раздражителя и началом действия безусловного раздражителя укорачивается до пределов меньше 100 миллисек. Исчезнувший условный рефлекс вновь восстанавливается лишь после упразднения этого сурового режима совместного действия условного и безусловного раздражителей и после того, когда интервал между началом действия первого и началом действия второго раздражителя превышает 100 миллисек. При этом восстановление условного рефлекса идет тем быстрее и полноценнее, чем этот интервал в известных рамках больше отмеченной выше пороговой его величины.

Из данных многочисленных исследований лаборатории И. П. Павлова известно, что условные рефлексы могут стать слабыми и даже исчезать при «покрытии» их раздражителя безусловным рефлексом. Хотя в опытах Б. И. Паковича раздражители сочетались способами, отличными от «покрытия», тем не менее не исключена возможность наличия часто общего в ослаблении и исчезновении условных рефлексов в том и другом случае.

Примечательно, что хотя строго одновременное действие обоих раздражителей или же определенное минимальное предшествование действия одного из них другому создает какой-то своеобразный жесткий временной режим для деятельности церебральных нервных структур, который исключает возможность замыкания новой условной связи и даже уничтожает ранее существующие прочные условные рефлексы, тем не менее при этом не устраняется возможность отрицательного и даже положительного взаимодействия между церебральными структурами, соответствующими этим раздражителям. Б. И. Пакович показал, что даже в условиях строго одновременного действия звука и электрического тока на организм может произойти как взаимное торможение, так и суммация возбуждений, порожденных каждым из этих раздражителей в соответствующих им центральных нервных структурах, причем взаимотормозящее влияние наблюдается преимущественно в первый период их совместного действия, когда еще сильна ориентировочная реакция на звук, а суммация возбуждений — преимущественно в последующие периоды их совместного действия. В эти периоды подпороговое возбуждение от отдельно примененного электрокожного раздражения становится надпороговым в случае совместного действия звука и такой интенсивности электрического тока. В тех же условиях совместного действия значительно усиливается слабое надпороговое возбуждение от слабого электрического тока и т. п. Следует, наконец, отметить, что, по данным Б. И. Паковича, описанные интересные явления и зависимости в процессе образо-

вания условных рефлексов не связаны в сколько-нибудь заметной степени с типологическими, возрастными или иными особенностями подопытных животных, из чего следует, очевидно, что они относятся к разряду коренных явлений и зависимостей в условнорефлекторной деятельности высших отделов центральной нервной системы.

Как мы в данное время трактуем и обобщаем основные из изложенных выше фактов?

Как известно, в психологии с давних времен допускается образование двусторонних ассоциативных связей между разными мозговыми структурами при сочетании соответствующих им предметов или слов. В экспериментальной психологии Эббингаузом (Ebbinghaus, 1911—1913) и другими психологами был накоплен даже известный фактический материал, служащий подкреплением этому теоретическому положению. Факт образования двусторонней связи был давно известен также из многолетней практики дрессировки животных в хозяйственных и зрелищных целях или в домашнем обиходе, а также из практики использования отдельными учеными методики дрессировки для лабораторного изучения высшей нервной деятельности животных (Kalischer, 1912, 1914; Goltz, 1884; Бехтерев, 1886—1887; Зеленый, 1929; Петрова, 1941; Розенталь, 1936, и др.). Но наиболее четкие и наглядные факты, свидетельствующие о замыкании двойной условной связи между церебральными структурами при определенном порядке сочетания соответствующих им раздражителей, были получены в лабораториях И. П. Павлова, к тому же начиная с ранних периодов его исследовательской работы в области физиологии условнорефлекторной деятельности. К ним относятся, в частности, давние факты А. А. Савича (1913) об образовании двусторонней условной связи при сочетании пищевого и болевого раздражителей; факты Ю. М. Конорского и С. Миллера (1936), Г. В. Скипина (1947) и других, свидетельствующие об образовании двусторонних условных рефлексов при сочетании пищи и пассивного движения лапы животного, а также упомянутые факты многих других учеников И. П. Павлова относительно образования двусторонних ассоциативных связей при сочетании двух так называемых индифферентных раздражителей между собой.

Следует отметить, что именно на основании некоторой части этих фактов И. С. Беритов еще давно выдвинул и до сих пор отстаивает положение о закономерном характере образования двусторонних (по его терминологии поступательных и обратных) связей между церебральными очагами, возбужденными при сочетании действий на организм разных раздражителей. При этом И. С. Беритов развивает взгляды о роли поступательных и обратных связей в условнорефлекторной деятельности (например, о роли обратных связей в возникновении условного торможения),

которые, как и по многим другим вопросам физиологии больших полушарий мозга, находятся в явном противоречии с теоретическими положениями И. П. Павлова, в частности с его положением о двусторонности условных связей.

Будучи не в состоянии остановиться здесь подробно на этих взглядах И. С. Беритова и его рассуждениях о структурных и функциональных особенностях поступательных и обратных связей, носящих в основном умозрительный характер, мы должны, однако, констатировать, что как в ранних, так и в поздних своих трудах по этому вопросу он аргументирует свои взгляды о двусторонней условной связи, как правило, при помощи оригинальных фактов, полученных учениками И. П. Павлова и в некоторой части недавно воспроизведенных в экспериментах его сотрудников. Например, А. Н. Брегадзе (1956), незначительно модифицируя упомянутые выше опыты И. О. Нарбутовича и Н. А. Подкопаева, подтвердил их данные об образовании двусторонних временных связей при сочетании индифферентных раздражителей из одного или из разных анализаторов. Т. Д. Джавришвили же (1956) в опытах, аналогичных опытам Ю. М. Конорского и С. Миллера, полностью подтвердил их данные об образовании двусторонних условных связей при сочетании пассивного или активного сгибания лапы собаки с подачей ей пищи. И. С. Беритов и его сотрудники не опубликовали другие факты в пользу развиваемых ими взглядов по этому вопросу. Следует к тому же отметить, что многие из фактов лабораторий И. П. Павлова и его учеников, привлекаемых И. С. Беритовым для обоснования своей точки зрения, не с такой уж убедительностью свидетельствуют об образовании двусторонних условных рефлексов, как считает И. С. Беритов. Это относится, в частности, к факту образования условных рефлексов при «покрытиях» (Пименов, Беритов, Крепс, Виноградов и др.) и также к факту появления болевой реакции на касалку при превращении ее в условный раздражитель (Петрова, 1914; Фурсиков, 1923; Быков и Сперанский, 1934, и др.).

Накопление из года в год значительного и достоверного фактического материала сотрудниками и последователями И. П. Павлова по обсуждаемому вопросу, в особенности ценные факты Ю. М. Конорского и С. Миллера, послужили основанием И. П. Павлову выступить с четким и аргументированным теоретическим положением о двойной, или двусторонней, условной связи и под этим углом зрения трактовать механизм произвольных движений. Он писал: «Когда два нервных пункта связаны, объединены, нервные процессы двигаются, идут между ними в обоих направлениях: Если признать абсолютную законность одностороннего проведения нервных процессов во всех пунктах центральной нервной системы, то в данном случае придется принять добавочную обратного направления связь между этими

пунктами». Физиологическую основу произвольных движений, «как от коры полушарий исходящих», И. П. Павлов видел в том, что условная связь между кинестетическими клетками коры и клетками других ее анализаторов способна проводить возбуждения «туда и обратно, т. е. в противоположных направлениях».

Но создатель учения об условных рефлексах считал тогда, что важный вопрос о двусторонности условных связей разработан еще весьма слабо как в экспериментальном, так и в теоретическом аспектах и поэтому должен быть предметом дальнейших систематических и целенаправленных исследований. Вот почему в числе других последователей И. П. Павлова (Конорский, 1948; Купалов, 1948; Федоров, 1952; Скипин, 1947, и др.) мы с сотрудниками также в своей работе уделяем изучению этого вопроса значительное внимание. И нам кажется, что полученные в нашей лаборатории за последнее время и изложенные выше новые фактические данные М. Е. Варга, Я. М. Прессмана, Лян Чжи-аня и М. И. Стручкова в какой-то степени расширяют и углубляют наши знания о замыкании двойной условной связи, выявляют новые стороны процесса формирования свойств и функционирования прямых и обратных связей и особенно новые стороны роли факторов физиологической силы раздражителей и порядка их сочетания при этом. Мы трактуем эти факты в свете теоретических положений И. П. Павлова о важнейшем значении относительной силы возбуждения церебральных структур и временной последовательности сочетания раздражителей в образовании и осуществлении условных рефлексов, а также в свете его идей о двойной (или двусторонней) условной связи и стремимся при этом развивать в некоторых отношениях эти положения и идеи учителя.

Выводы

Изложенные выше данные в совокупности с прежними фактами нашей лаборатории и с некоторыми данными других исследователей, которые также частично были упомянуты выше, позволяют считать, что при действии на высокоразвитый организм двух близких по физиологической силе раздражителей, независимо от того, будут ли это два так называемых индифферентных раздражителя, два безусловных или один индифферентный, один безусловный, между ними возникают двойные, или двусторонние, условные рефлексы, и к тому же не только при переменной последовательности их применения во времени, как мы склонны были считать раньше, но и при их применении в стереотипной последовательности. Тем самым создается как бы структурная основа для двусторонней функциональной связи и кольцевого условнорефлекторного взаимодействия между соединенными нервными пунктами примерно в том плане, в каком это допускают

Лоренте де Но (Lorente de No, 1934, 1938) и его последователи для деятельности центральной нервной системы вообще.

Из новых наших данных явствует, что в то время как при переменной последовательности применения раздражителей оба возникающих рефлекса примерно равноценны, равновесны и равносильны по всем основным показателям, при стереотипной последовательности их применения возникающие условные рефлексы существенно отличаются друг от друга по силе, стойкости и регулярности, а именно: условный рефлекс, вызываемый предшествующим раздражителем, значительно в ряде случаев даже неизмеримо сильнее, прочнее, регулярнее и стабильнее условного рефлекса, вызываемого последующим раздражителем.

Но из изложенных выше данных, частично также из некоторых данных других исследователей явствует также, что, кроме отмеченных только что особенностей, общих для условных рефлексов, возникающих при всех примененных нами вариантах комбинирования раздражителей с различными биологическими значениями и физиологической силой для организма (двух индифферентных, двух безусловных, индифферентного и безусловного), существуют также частные особенности этих условных рефлексов. Это относится прежде всего к продолжительности сохранения дееспособности условных связей, возникающих при этих вариантах комбинирования раздражителей. Обе условные связи, возникшие при сочетании двух индифферентных раздражителей, неминуемо затормаживаются со временем, порой довольно быстро, и это независимо от порядка сочетания данных раздражителей и несмотря на сохранение порождающих эти связи условий. Оживление этих заторможенных связей путем специальных мероприятий (отдых, сочетание одного из индифферентных раздражителей с безусловным и т. п.) также носит кратковременный характер. В противоположность этому условные связи, возникшие при сочетании двух безусловных раздражителей, равно как и условные связи, возникшие в результате сочетания индифферентного и безусловного раздражителей, характеризуются стабильной дееспособностью, причем в случае переменной последовательности сочетания названных пар раздражителей устойчивой дееспособностью характеризуются обе условные связи, в случае же их сочетания в стереотипной последовательности подобной дееспособностью характеризуется лишь прямая условная связь.

Создается, таким образом, впечатление, что образование двойной, или двусторонней, условной связи не есть какое-то ограниченное явление, характерное лишь для определенной частной группы условных рефлексов, а явление широко распространенное, если только не универсальное, для этого класса рефлексов. Во всяком случае имеется значительное основание сказать это в отношении фазы образования условных рефлексов и на-

чального периода их функционирования. В дальнейшем эволюция событий приводит в зависимости от ряда обстоятельств к разным результатам: то к затормаживанию обеих условных связей, то к затормаживанию одной из них, то к сохранению той и другой связи в стабильном дееспособном состоянии. В таком случае обычные односторонние условные связи могли бы рассматриваться как производное от двойных условных связей, как результат последующего затормаживания одной из парных связей. Хотелось бы попутно отметить еще и следующее. Весь изложенный здесь фактический материал, наряду с той оценкой его научного значения, которая была дана выше, может также рассматриваться в качестве нового подтверждения правильности выдвинутого нами много лет тому назад положения о том, что первичный условный рефлекс есть продукт синтеза сочетаемых врожденных рефлексов, вызываемых как безусловными, так и «индифферентными» раздражителями.

В настоящее время мы еще далеки, разумеется, от удовлетворительной трактовки изложенных выше фактов. Однако можно было бы в сугубо гипотетическом плане высказать несколько соображений по этому поводу. Мы склонны считать, в частности, что замыкание двойной условной связи можно объяснить в основном относительным равенством интенсивностей возбуждений, возникающих соответственно в центральных нервных структурах под воздействием сочетаемых раздражителей. Разумеется, что основное условие может быть соблюдено наилучшим образом при сочетании двух близких по своей физиологической силе раздражителей — двух индифферентных, двух безусловных или индифферентного с безусловным и при сочетании этих парных раздражителей между собой в переменной последовательности. Подобная комбинация этих факторов способна обеспечивать оформление и существование двойных условных связей с равнозначными и равноценными во всех отношениях компонентами. При сочетании же этих парных раздражителей между собой в стереотипной последовательности нарушается это основное условие, что, как мы полагаем, и влечет за собой развитие неравноценности прямых и обратных условных связей. Это представляется нам в следующем виде. При стереотипной последовательности применения раздражителей центральные нервные структуры, соответствующие последующему раздражителю, после зарождения условных связей начинают возбуждаться сильнее центральных нервных структур, соответствующих предшествующему раздражителю. Происходит это в силу того, что структуры, соответствующие последующему раздражителю, начинают при этом возбуждаться от двух источников: от предшествующего раздражителя в порядке условнорефлекторного возбуждения и от последующего — в порядке безусловнорефлекторного. Это приводит к нарушению исходного относительного равенства в уровне

интенсивности возбуждения центральных нервных структур сочетаемых раздражителей, к значительному превалированию возбуждения структур последующего раздражителя над возбуждением структур предшествующего раздражителя, а тем самым и к превалированию прямой условной связи над обратной по всем отмеченным выше показателям.

Как видно из сказанного, мы склонны считать, что важное значение последовательности применения раздражителей для выработки условных рефлексов, во всяком случае при сочетании близких по физиологической силе раздражителей, реализуется в конечном итоге путем изменения соотносительной интенсивности возбуждения соответствующих им центральных нервных структур. Следует отметить, что это объяснение было первоначально выдвинуто нами несколько лет назад (Асратян, 1955) применительно к результатам первоначальных опытов М. Е. Варга, полученных ею на собаках после перехода от переменной последовательности сочетания пищи и электрического раздражения к стереотипной последовательности их сочетания. Правильность этого объяснения применительно к тем данным в последующем была подтверждена М. Е. Варга (1958) в специальной серии опытов, в которых она показала, что переход от переменной последовательности сочетания названных раздражителей к стереотипному порядку их сочетания влечет за собой значительное повышение возбудимости центральных нервных структур, соответствующих последующему раздражителю, и к превалированию их в этом отношении над центральными нервными структурами, соответствующими предшествующему раздражителю.

Довольно трудно с развиваемой здесь точки зрения удовлетворительно объяснить факты, относящиеся к случаям образования двойной условной связи при сочетании в стереотипной последовательности безусловного раздражителя с индифферентным таким образом, чтобы первый, т. е. физиологически сильный, предшествовал второму, т. е. физиологически слабому, раздражителю. К таким случаям относятся, в частности, изложенные выше факты М. И. Стручкова относительно превращения пищи в сигнальный раздражитель для соматодвигательного и сосудодвигательного рефлексов. Мы склонны пока трактовать их также под развиваемым здесь углом зрения и именно следующим образом. В первой фазе сочетания пищи (как предшествующего раздражителя) с пассивным движением лапы или с локальным охлаждением кожи (как последующего раздражителя) центральные нервные структуры, соответствующие последним раздражителям, возбуждаются сравнительно сильно из-за новизны самих раздражителей для подопытных животных, в силу чего уровень возбуждения центральных структур, соответствующих этим раздражителям, приближается к уровню возбуждения центральных нервных структур пищевого рефлекса как предшеству-

ющего раздражителя. Это создает благоприятную почву для замыкания двойной условной связи между этими структурами. В дальнейшем, когда уже замыкаются эти условные связи, вступает в действие отмеченный выше фактор более сильного возбуждения центральных нервных структур, соответствующих последующему раздражителю, из двух источников в порядке суммации, а именно: пищей — в порядке условнорефлекторного возбуждения, а вслед затем и на этом фоне адекватными раздражителями этих структур (подъем лапы или охлаждение участка кожи) — в порядке безусловнорефлекторного возбуждения. В силу этого сохраняется созданное раньше относительное равенство в уровне возбуждений нервных структур, соответствующих сочетаемым раздражителям, т. е. остается основная предпосылка к сохранению двойной условной связи.

Как же мы трактуем третий факт — явление неминуемого инактивирования условных связей, возникающих при сочетании двух индифферентных раздражителей, как и противоположное явление стойкой дееспособности условных связей, возникающих при сочетании двух безусловных или же индифферентного и безусловного раздражителей?

Мы не придерживаемся того мнения, что ссылка на разное биологическое значение перечисленных раздражителей уже может считаться удовлетворительным объяснением упомянутых фактов. Нам кажется далеко не достаточным, в частности, когда в попытках объяснения явления исчезновения так называемых ассоциативных связей, возникающих при сочетании индифферентных раздражителей, иные ограничиваются лишь указанием на индифферентность этих раздражителей, на то, что они или порожденные ими условные рефлексы лишены важного биологического значения. Само собой разумеется, что как в данном случае, так и вообще в трактовке и осмысливании разного рода фактов и явлений из области физиологии высшей нервной деятельности весьма существен общебиологический подход к ним, учет биологического значения этих фактов и явлений. Но этим ограничиваться нельзя, в особенности когда речь идет о необходимости понять и трактовать их физиологическую основу, или, как говорят, их «механизм». Нам кажется, что упомянутые выше факты относительно разной продолжительности дееспособного состояния условных связей, возникающих при сочетании разнородных раздражителей (двух индифферентных, двух безусловных, индифферентного и безусловного) — раздражителей разного биологического значения, могли быть более удовлетворительно поняты и объяснены при учете важного значения реальной или конкретной физиологической силы сочетаемых раздражителей. Имеется известное основание считать, что аналогично тому как соотносительная сила возбуждений центральных нервных структур, соответствующих этим раздражителям, и последовательность их

применения играют важную роль в замыкании условных связей и формировании некоторых их свойств, также важную роль в дальнейшей судьбе этих связей играет конкретная или безотносительная сила сочетаемых раздражителей. Если считать, как мы допускаем это гипотетически, что уровень возбуждения порождающих условнорефлекторные связи центральных нервных структур есть в основном выражение числа вовлеченных в активность функциональных единиц этих структур, а мощь условнорефлекторной связи как производное от этого, то можно сказать, что для сохранения и функционирования условных связей необходимо, чтобы они обладали определенной пороговой мощью, т. е. состояли из определенного «порогового» числа функционирующих единиц. Маломощные условные связи, т. е. такие, которые состоят из меньшего числа функционирующих единиц, быстро утомляются и истощаются в результате даже умеренной активности, в силу чего в них возникает охранительное торможение и длительно блокирует их. В настоящее время мы затрудняемся удовлетворительно объяснить причину развития такого торможения в структурах маломощных условных связей, но можем с известным основанием отметить родство этого явления с явлением быстрого развития торможения при продолжительном действии слабых условных и даже индифферентных раздражителей т. е. с явлением, давно известным по данным многих исследований лаборатории И. П. Павлова, значительно заинтересовавшим его. Более того, развитие торможения по поводу продолжительного действия слабых раздражителей, судя по всему, принадлежит к категории общих для всех нервных структур явлений. Можно было бы в этой связи указать на феномен анодического успокоения Н. Е. Введенского, разрабатываемого ныне Н. В. Голиковым (1950) и другими его последователями, на установленный нашей сотрудницей Т. Н. Несмеяновой (1957) факт развития стойкого торможения в каудальном отрезке перерезанного спинного мозга при очень слабых тактильных и электрических стимуляциях, а также на описанное нашим сотрудником П. В. Симоновым (1955) явление «первичного» торможения от применения микродоз возбуждающих медикаментозных средств.

В пользу предлагаемого нами здесь объяснения причин исчезновения условных рефлексов, возникающих при сочетании двух индифферентных раздражителей, говорит и тот факт, что отдых, точнее, перерыв в работе, содействует кратковременному их оживлению. Временное же оживление этих инактивированных условных связей при сочетании одного из индифферентных раздражителей с каким-нибудь безусловным раздражителем понимается нами следующим образом. Мы уже имели возможность на основании некоторых данных выдвинуть положение о том, что центральные нервные структуры, соответствующие безусловному раздражителю, способны через условную связь как бы анти-

дромным путем повышать уровень возбудимости нервных структур, соответствующих условному раздражителю (1957). Под этим углом зрения мы склонны объяснить также этот случай оживления инактивированной условной связи, возникающей при сочетании индифферентных раздражителей. Последующее после инактивации этой связи сочетание одного из индифферентных раздражителей с безусловным раздражителем и образование при этом условной связи приводят к повышению возбудимости центральных нервных структур, соответствующих индифферентному раздражителю, а это — уже достаточное физиологическое основание для временного оживления инактивированной условной связи. Возможно, что это облегчающее влияние структур, соответствующих безусловному раздражителю, на структуры, соответствующие индифферентному, осуществляется также через посредство обратной условной связи.

Мы пока не в состоянии удовлетворительно объяснить с указанной и с какой-нибудь иной точки зрения изложенные выше факты Б. И. Паковича, свидетельствующие о невозможности образования условного рефлекса при точно одновременном действии сочетаемых раздражителей, а также об исчезновении существующего условного рефлекса при подобном сочетании условного и безусловного раздражителей, хотя при всем этом сохраняется возможность положительного и отрицательного взаимодействия между этими раздражителями. Весьма вероятно, что при этом известную роль играют взаимоиндукционные тормозящие влияния одновременно возбужденных церебральных структур друг на друга, влияния, не исключаяющие, однако, возможности суммации порожденных в них возбуждений.

ЛИТЕРАТУРА

- Асратян Э. А. 1952. Труды XV совещания по высшей нервной деятельности, 68.
Асратян Э. А. 1955. Журн. высш. нервн. деят. (ВНД), 7, 48.
Асратян Э. А. 1958. Журн. ВНД, 8, 305.
Беритов И. С. 1932. Индивидуально приобретенная деятельность центральной нервной системы. Тифлис. Госиздат.
Беритов И. С. 1956. Труды Ин-та физиол. АН Груз. ССР, 10, 3.
Бехтерев В. М. 1887. Физиология двигательной области мозговой коры. Отд. оттиск Изд-ва Архива психиатрии, неврологии и судебной психопатологии.
Бехтерев В. М. 1928. Общие основы рефлексологии человека. М.—Л., Госиздат.
Брегадзе А. Н. 1956. Сб. «Проблемы современной физиологии нервно-мышечной системы». Тбилиси, Изд. АН Груз. ССР, 279.
Быков К. М. и Сперанский А. Д. 1934. Труды физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, 1, 47.
Варга М. Е. 1953. Докл. АН СССР, 89, 365.
Варга М. Е. 1958. Журн. ВНД, 8, 710.
Варга М. Е. и Прессман Я. М. 1958. Сб. «Ориентировочный рефлекс и ориентировочная исследовательская деятельность». М., Изд-во АП Наук РСФСР, 33.

- Виноградов Н. В. 1933. Труды Физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, 5, 33.
- Воронин Л. Г. 1952. Анализ и синтез сложных раздражителей у высших животных. Л., Медгиз.
- Голиков Н. В. 1950. Физиологическая лабильность и ее изменения при основных нервных процессах. Л., Изд-во ЛГУ.
- Джавришвили Т. Д. 1956. Труды Физиол. Ин-та АН Груз. ССР, 10, 163.
- Зеленый Г. П. 1928. Труды III всесоюзн. съезда физиол., 237.
- Зеленый Г. П. 1929. Журн. эксперим. биол. и мед., 12, 74.
- Карманова И. Г. 1955. Сб. «Вопросы сравнительной физиологии и патологии высшей нервной деятельности». Медгиз, 168.
- Конорский Ю. М. и Миллер С. Труды Физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, 6, 119.
- Крепс Е. М. 1933. Труды Физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, 5, 5.
- Купалов П. С. 1948. Труды Объед. сессии, посв. 10-летию со дня смерти И. П. Павлова, 67.
- Лян Чжи-ань. 1958. Уч. зап. 2-го Моск. мед. ин-та, 12, 129.
- Нарбутович И. О. и Подкопаев Н. А. 1936. Труды Физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, 6, 5.
- Несмеянова Т. Н. 1957. Физиол. журн. СССР, 43, 301.
- Орешук Ф. А. 1950. Физиол. журн. СССР, 36, 482.
- Сергеев Б. Ф. 1957. Изв. Ин-та им. Лесгафта, 28, 115.
- Симонов П. В. 1955. Усиление торможения центральной нервной системы типично возбуждающим веществом кофеином. Докт. дисс. М.
- Сеченов И. М. 1926. Рефлексы головного мозга. Л., «Прибой», 29.
- Скипин Г. В. 1947. О механизме образования условных пищевых рефлексов. М., «Советская наука».
- Федоров В. К. 1952. Физиол. журн. СССР, 37, 559.
- Фурсиков Д. С. 1923. Архив биол. наук, 23.
- Asratyan E. A. 1957. New data on switching in conditioned reflex activity (печатный текст доклада, прочитанного на XV Международном конгрессе по психологии в Брюсселе).
- Bernstein A. L. 1943. J. Gen. Psychol., 10, 173.
- Ebbinghaus H. 1911—1913. Grundzuge d. Psychologie. Leipzig.
- Goltz F. 1884 Verhandlungen des Congress für Innere Medisine. Wiesbaden, 261.
- Hilgard E. R., Biel W. C. 1937. J. Gen. Psychol., 16, 223.
- Kalischer O. 1912. Neurol. Zbl., 1316.
- Kalischer O. 1914. Ber. Physiol. Gesellsch., 6.
- Konorski J. 1928. J. Exptl. Psychol., 11, 468.
- Lorento de No. 1934. J. Psychol. Neurol., 45, 371 and 46, 113.
- Lorento de No. 1938. J. Neurophysiol., 1, 195.
- Schlosberg H. 1928. Exp. Psychol., 11, 468.
- Wolfle H. M. 1930. J. Gen. Psychol., 4, 372.

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ЗАМЫКАНИЯ УСЛОВНЫХ СВЯЗЕЙ И ФОРМИРОВАНИЯ ИХ СВОЙСТВ¹

Хорошо известны большие достижения в области изучения условных рефлексов Павловым и его учениками, а также другими его последователями во многих странах мира. Но многие аспекты этой проблемы еще неудовлетворительно изучены и нуждаются

¹ Доклад, прочитанный на Международном симпозиуме «Мозговые механизмы и обучение», состоявшемся в Монтевидео (Уругвай) 2—8 августа 1959 г. In: Brain mechanisms and Learning. Oxford, 1961, p. 95.

ся в дальнейшей экспериментальной разработке и теоретическом освещении. В настоящее время многие из ученых нашей страны и других стран заняты дальнейшим изучением таких важных вопросов в научном наследии Павлова, как вопросы выработки условных рефлексов, формирования их свойств, их закрепления, значения разных факторов, влияющих благоприятно на этот процесс. В настоящее время основным направлением наших экспериментальных и теоретических исследований в этой области является изучение значения силы раздражителей и порядка их сочетания для выработки условных рефлексов и формирования их свойств. Данные, полученные в нашей лаборатории по этим исследованиям, равно как и их трактовка, будут изложены в настоящем докладе.

Общеизвестно исключительно важное значение фактора относительной силы возбуждения взаимодействующих нервных структур всех органов центральной нервной системы, в особенности кортикальных структур, осуществляющих условнорефлекторную деятельность. «Силовым отношениям в деятельности коры надо приписывать, конечно, первенствующее значение»², — писал Павлов. Он неоднократно подчеркивал также важное значение последовательности сочетания раздражителей во времени для замыкания условных рефлексов. Павлов считал, в частности, что «Так как условные раздражители играют роль сигналов, то они должны получать свое действие лишь тогда, когда они предшествуют во времени сигнализируемой физиологической деятельности»³.

Исследование интересующих нас вопросов (Асратян, 1952, 1955, 1958) проводилось нашими сотрудниками на собаках и в условиях экспериментов в обычных полузвуконепроницаемых камерах по изучению условных рефлексов. В целях выработки условных рефлексов с теми или иными функциональными особенностями в этих экспериментах по-разному сочетались либо два разных так называемых индифферентных раздражителя, либо два разных безусловных раздражителя, либо один «индифферентный» раздражитель с одним безусловным. Характерной особенностью этих наших экспериментов является то, что мы стремились подобрать и применить в них такие «индифферентные» раздражители, которые вызывают объективно наблюдаемые и графически регистрируемые рефлекторные реакции у подопытных животных.

Наши сотрудники М. Е. Варга и Я. М. Прессман (1958) проводили на собаках серию экспериментов, в которых они сочетали

² И. П. Павлов. Полное собр. трудов, т. 3. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1949, стр. 382.

³ И. П. Павлов. Полное собр. трудов, т. 3. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1949, стр. 381.

действие двух так называемых индифферентных раздражителей — определенного звука и пассивного подъема лапы животного, применяя их в одной серии опытов в стереотипной последовательности, а в другой серии — в переменной последовательности. Пассивное движение лапы в качестве одного из сочетаемых «индифферентных» раздражителей имело то преимущество, что оно сделало возможным прямую и непосредственную индикацию ожидаемых в последующем ассоциативных связей между сочетаемыми раздражителями при помощи таких объективно регистрируемых показателей, как активное движение лапы и электромиограмма ее мышц. Кроме того, в своих опытах они могли по упомянутым выше показателям непосредственно проследить процесс замыкания условных связей при сочегании этих раздражителей на всем его протяжении — начиная с первых моментов зарождения ассоциативных связей и все последующие этапы их эволюции. А между тем известно, что предыдущие исследователи этого вопроса И. А. Подкопаев и И. О. Нарбутович (1936), Г. П. Зеленый (1928), Ф. А. Орешук (1950), Н. А. Рокотова (1952), И. Г. Карманова (1955), А. Н. Брегадзе (1956), Б. Ф. Сергеев (1957) и другие были лишены подобной возможности, так как они пользовались только опосредованной и к тому же спорадической индикацией процесса замыкания ассоциативных связей между «индифферентными» раздражителями. Из полученных в опытах Варги и Прессмана фактов явствует, что не только при переменной последовательности сочетания звука с пассивным подъемом лапы животного, но даже при стереотипной последовательности их сочетания, между мозговыми пунктами этих раздражителей замыкается двойная (или двусторонняя) «ассоциативная связь», т. е. по существу условнорефлекторная связь. Это показано на рис. 1 (наст. сб., стр. 214). Далее, в условиях своих точных экспериментов Варга и Прессман получили данные, которые частью подкрепляют ранее установленные другими исследователями факты, а частью являются новыми. Так, например, в полном соответствии с данными других исследователей они показали, что упомянутые выше условные связи характеризуются крайней хрупкостью и неустойчивостью. После своего установления они быстро ослабевают и вскоре исчезают при более или менее регулярном функционировании. Они вновь кратковременно оживляются лишь после некоторого перерыва в экспериментах либо после того, как на один из сочетаемых раздражителей вырабатывается пищевой условный рефлекс.

Но наряду с этим в опытах Варга и Прессмана был установлен также и другой новый факт, наглядно иллюстрирующий важное значение последовательности сочетания раздражителей. Из полученных ими фактических данных явствует, что хотя отмеченные выше особенности — хрупкость и неустойчивость — и характеризуют обе условные связи между мозговыми пунктами двух

раздражителей, тем не менее присущи этим рефлексам не в одинаковой степени. В случае переменного порядка сочетания звука и пассивного подъема лапы возникшие между ними условные связи почти одинаковы по всем показателям: по скорости образования и закрепления, по продолжительности сохранения, по устойчивости к угашению и т. п. В случае же стереотипной последовательности сочетания этих раздражителей возникшие между ними условные связи существенно отличаются друг от друга по всем только что отмеченным показателям. Прямая условная связь, т. е. связь от предшествующего раздражителя к последующему, по сравнению с обратной условной связью, т. е. связью от последующего раздражителя к предшествующему, вырабатывается легче, достигает большей силы, сохраняется дольше и обладает большей устойчивостью к угашению и к другим альтеррирующим факторам.

Далее, прямая связь по сравнению с обратной связью восстанавливается быстрее как после нарочитого острого угашения соответствующих условных рефлексов, так и в тех случаях, когда они исчезают по ходу работы в силу тех или иных обстоятельств и появляются естественным ходом после определенного перерыва в работе, либо после того, как один из сочетаемых раздражителей превращается в пищевой условный сигнал.

Принципиально такие же результаты были получены Варга и Прессманом также в аналогичных опытах на других собаках, в которых они производили сочетание пассивного подъема лапы животного и вдвухания воздуха в его глаз, вызывающего мигательный рефлекс. Сочетание этих двух раздражителей имело то преимущество перед сочетанием названных выше раздражений в описанных выше их экспериментах, что оба применяемых в данном случае раздражителя (а не только один из них) вызывали объективно регистрируемый эффект. Кроме того, как выяснилось по ходу экспериментов, примененный в данной комбинации новый раздражитель, т. е. вдвухание воздуха в глаз, является более сильным раздражителем, чем применявшийся в прежней комбинации раздражитель, т. е. звук. В силу первой из отмеченных особенностей этого нового варианта опытов экспериментаторам удалось в более четкой, наглядной и, что особенно важно, непосредственной форме показать образование прямых и обратных условных связей, к тому же как в тех случаях, когда первым в стереотипной последовательности сочетаемых раздражителей применялся один из этих раздражителей, так и тогда, когда первым в таком стереотипе применялся другой раздражитель. Сказанное иллюстрировано на рис. 2 (наст. сб., стр. 216). В силу же второй из отмеченных особенностей, т. е. того обстоятельства, что вдвухание воздуха в глаз явилось более сильным раздражителем, чем звук, прямые условные связи в данном варианте опытов оказались гораздо более прочными, чем подобные связи при

комбинации звука с пассивным подъемом лапы. Это относится в известной мере также и к обратной условной связи.

Ряд других новых фактов по интересующему нас вопросу был установлен молодым физиологом Лян Чжи-анем (1958), прикомандированным к нам для усовершенствования. Опытами Лян Чжи-аня по существу продолжалось исследование одного актуального вопроса по физиологии условных рефлексов, который раньше в нашей лаборатории исследовался Варга (1958). Мы имеем в виду ее опыты на собаках, в которых она в строго переменной последовательности сочетала два классических безусловных раздражителя умеренной интенсивности — дача пищи и раздражение электрическим током — и в которых она установила, в частности, возможность образования стойкой двойной (или двусторонней) условной связи между церебральными нервными структурами, соответствующими этим двум раздражителям. Важно отметить, что в случае соблюдения ряда условий эксперимента, а именно: строго попеременного порядка сочетания названных безусловных раздражителей, относительной близости уровня их интенсивности, привычного режима содержания подопытных животных и т. п. — эти условные связи практически были равноценными, т. е. одинаковыми по знаку, силе, устойчивости и по другим показателям.

В отличие от этих опытов в опытах Лян Чжи-аня на совершенно свежих собаках те же безусловные раздражители сочетались в стереотипной последовательности. Говоря иначе, в своих опытах он в стереотипной последовательности сочетал оборонительный двигательный рефлекс одной из передних лап, вызванный раздражением электрическим током умеренной интенсивности, с пищевым рефлексом на дачу мясо-сухарного порошка в порциях умеренной величины. Причем, в одной серии опытов, поставленных на одних собаках, удар током предшествовал даче пищи, а в другой серии опытов, поставленных на других собаках, дача пищи предшествовала удару током. В той и другой из серий экспериментов Лян Чжи-аня были получены одинаковые в принципе результаты, в некоторых отношениях созвучные с описанными выше данными Варга и Прессмана и Варга, а в других отношениях существенно отличающиеся от них. В опытах Лян Чжи-аня также между мозговыми пунктами сочетаемых безусловных раздражителей образовались двойные (или двусторонние) условно-рефлекторные связи, что проиллюстрировано на рис. 3 (см. наст. сб., стр. 218). Однако и здесь, как и в сходных по постановке опытах Варга и Прессмана, прямая и обратная условные связи между этими пунктами оказались далеко не равноценными. Более того, в этих опытах разница в скорости замыкания и формирования, а также в прочности и других особенностях условных связей, проводящих от предшествующего раздражителя к последующему, и условных связей, проводящих от последующего раз-

дражителя к предшествующему, оказались выраженными еще резче, чем в описанных выше опытах Варга и Прессмана, в которых они сочетали два слабых «индифферентных» раздражителя в подобной же стереотипной последовательности. Как в одной, так и в другой сериях экспериментов Лян Чжи-аня прямая условно-рефлекторная связь между сочетаемыми безусловными раздражителями образуется быстрее (правда, лишь несколько) по сравнению с обратной условно-рефлекторной связью между ними, но зато достигает эта связь неизмеримо большей силы и прочности, характеризуется несравненно большей стабильностью и регулярностью, чем обратная связь. Прямая условно-рефлекторная связь между этими двумя безусловными, т. е. физиологически сильными раздражителями, в отличие от прямой связи между двумя индифферентными, т. е. физиологически слабыми раздражителями, образуется и формируется легко, неуклонно укрепляется изо дня в день и сохраняется постоянно при соблюдении порождающих ее условий, т. е. сочетании этих раздражителей в данной последовательности. Совершенно иначе обстоит дело с обратной условно-рефлекторной связью между этими безусловными раздражителями. Они во многом напоминают условные связи между индифферентными раздражителями, в особенности своей хрупкостью и нерегулярностью. Следует отметить, что обратная связь, т. е. связь от последующего раздражителя к предшествующему, настолько слабо выражена, настолько неустойчива, характеризуется такой многофазностью и разнообразием в своих проявлениях, столь сильно зависит от благоприятных для своего функционирования факторов и условий, что первоначально мы даже сомневались в ее истинно условно-рефлекторной природе.

С точки зрения характеристики значения порядка сочетания раздражителей во времени для свойств возникающих при этом двойных условных связей специальный интерес представляют некоторые из выявленных в опытах Лян Чжи-аня особенностей функционирования обратной условно-рефлекторной связи. Речь идет о следующем. Последующий раздражитель вызывает рефлекс предшествующего раздражителя в порядке условно-рефлекторной реакции лучше всего в тех случаях, когда предварительно увеличивается сила предшествующего раздражителя или же повышается возбудимость центральных нервных структур его рефлекса. Путем усиления предшествующего раздражителя или предварительного повышения возбудимости соответствующего ему нервного аппарата удается оживить и активировать обратную условную связь даже в тех периодах, когда она в условиях обычных экспериментов перестают проявляться. Точно такой же результат получается в том случае, когда взамен предварительного усиления предшествующего раздражения или взамен повышения возбудимости соответствующих центральных нервных структур, производится ослабление последующего раз-

дражения или же производится понижение возбудимости соответствующих центральных нервных структур. Если взять, ради примера, вариант опытов с последовательностью применения раздражителей «ток — пища», то дача пищи вызывает условно-рефлекторный подъем лапы чаще и четче в тех случаях, когда лапа предварительно раздражается током сильнее обычного либо когда до опыта собака нарочито насыщается пищей. Общее между этими отличными друг от друга предварительными экспериментальными манипуляциями сводится к тому, что они хотя и разными путями, но в конечном итоге приводят к созданию одной и той же картины соотносительной возбудимости или возбуждения центральных нервных структур этих двух раздражителей, а именно: к превалированию возбудимости и возбуждения нервных структур, соответствующих предшествующему раздражителю, над возбудимостью и возбуждением нервных структур, соответствующих последующему раздражителю.

В противоположность всему этому, предварительное увеличение силы последующего раздражителя либо заблаговременное повышение возбудимости центральных нервных структур его рефлекса влекут за собой инактивацию обратной связи даже в таких периодах работы, когда они в условиях обычных экспериментов функционируют довольно регулярно и удовлетворительно. К таким же результатам приводит предварительное ослабление предшествующего раздражителя либо заблаговременное снижение возбудимости соответствующих ему нервных структур. Если ради примера взять опять-таки более детально изученный Лян Чжи-ань вариант экспериментов, в которых раздражители применялись в последовательности «ток — пища», то дача пищи не вызывает условно-рефлекторного подъема лапы при предварительном голодании животного или дачи ему очень вкусной пищи в начале опыта, либо при предварительном раздражении лапы ослабленным электрическим током. Нетрудно видеть, что между этими отличными друг от друга предварительными манипуляциями в экспериментах также имеется нечто общее, а именно то, что они также, хотя и разными путями, но все же в конечном итоге приводят к созданию одной и той же картины соотносительной возбудимости или возбуждения центральных нервных структур этих двух раздражителей, а именно к превалированию возбудимости и возбуждения нервных структур, соответствующих последующему раздражителю, над возбудимостью нервных структур, соответствующих предшествующему раздражителю.

К обсуждаемому вопросу имеют ближайшее отношение также некоторые весьма интересные факты нашего сотрудника М. И. Стручкова (1958). В опытах, поставленных на собаках, он в целях выработки условных рефлексов применял такой порядок сочетания «индифферентных» раздражителей с безусловным, который известен в литературе под названием «покрытия», т. е. спо-

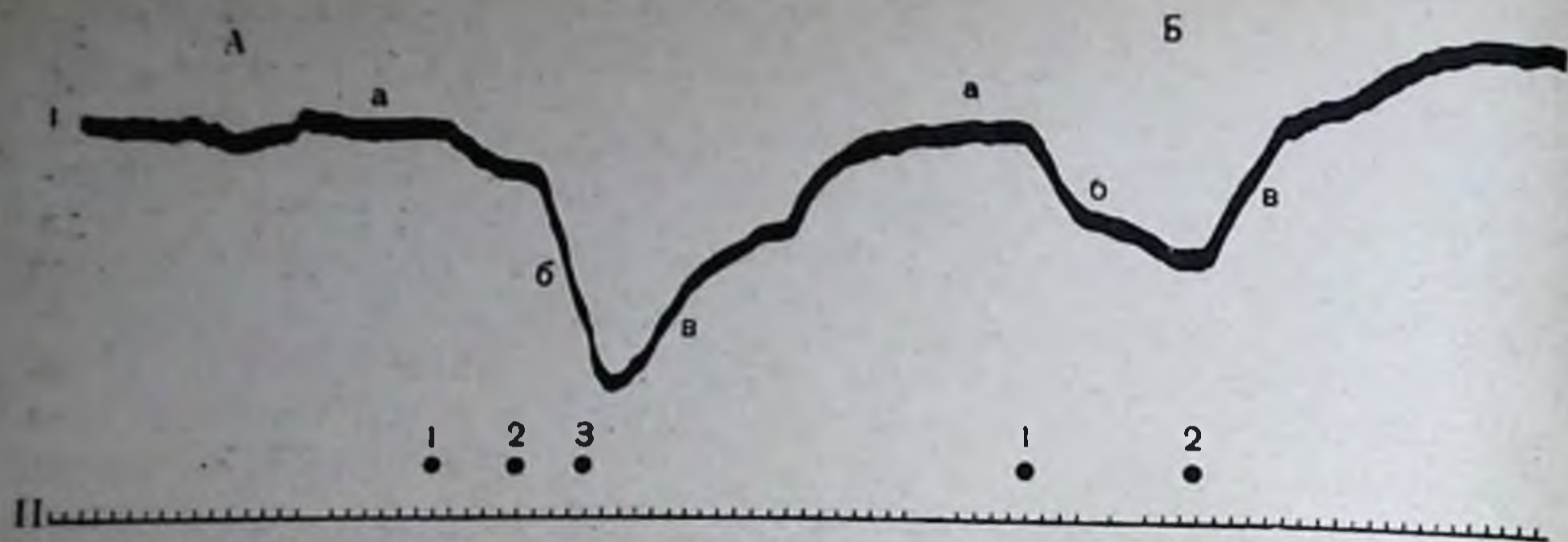


Рис. 1. Условное и безусловное рефлекторное изменение температуры кожи
 А — понижение температуры кожи собаки при действии пищи в течение 60 сек. и последующей аппликации холода: а — фон, б — понижение температуры при еде пищи и аппликации холода, в — восстановление температуры кожи по окончании еды и действия холода: 1 — отметка подачи пищи и начала еды; 2 — отметка аппликации холода; 3 — отметка конца еды и аппликации холода; Б — числовое условнорефлекторное понижение температуры кожи при еде: а — фон; б — понижение температуры кожи во время еды; в — восстановление температуры кожи по окончании еды; 1 — отметка подачи пищи и начало еды; 2 — отметка окончания еды; I — запись температуры кожи; II — время 12 сек.:

соб, при котором «индифферентные» раздражители применяются после начала действия безусловного и на фоне последнего. При этом в качестве безусловного раздражителя Стручков использовал пищу, а в качестве «индифферентных» раздражителей им были избраны такие раздражители, которые сами по себе вызывают объективно наблюдаемую и регистрируемую специфическую для каждого из них реакцию в организме. В качестве таковых в одной серии экспериментов Стручков применял пассивный подъем одной из задних лап собаки, а в другой серии — кратковременное охлаждение ограниченного участка кожи на ее боку, вызывающее локальную сосудодвигательную реакцию. Такой порядок сочетания раздражителей применялся стереотипно во всех опытах каждой из серии. А в итоге эти опыты Стручкова привели к установлению новых и в высшей степени интересных фактов важного научного значения. Речь идет о следующем. После некоторого числа такого своеобразного приема сочетаний пищевого рефлекса с действием одного или другого из названных «индифферентных» раздражителей подача пищи сама по себе стала вызывать в условнорефлекторном порядке специфические для этих раздражителей реакции, т. е. в одной серии экспериментов активный подъем лапы, а в другой — местный сосудодвигательный рефлекс. Это видно на рис. 4 (см. наст. сб., стр. 197) и рис. 1. Говоря иначе, в этих опытах Стручкова классический безусловный раздражитель — пища — фигурировал в роли условного или сигнализирующего раздражителя, а так называемые «индифферентные» раздражители в лице пассивного движе-

ния лапы или же местного охлаждения кожи выступали в роли подкрепляющих раздражителей. Из результатов этих примечательных опытов Стручкова явствует, что положение предшествующего раздражителя как таковое как раз и обусловило приобретение пищей сигнального значения по отношению к другим рефлексам, т. е. образование на пищу в одном случае соматодвигательного, в другом случае сосудодвигательного условных рефлексов. Правомерно считать, что это является выражением замыкания прямой условнорефлекторной связи между центральными нервными структурами пищевого рефлекса и между такими же структурами соматодвигательного или сосудодвигательного рефлексов, т. е. условной связи, проводящей возбуждение от первых структур к последним структурам. Но в дальнейшем выяснилось, что и в этих экспериментах Стручкова между сочетаемыми в определенном стереотипном порядке безусловным и индифферентным раздражителями образуется двойная (или двусторонняя) условная связь, т. е. наряду с упомянутой выше прямой условнорефлекторной связью существует также и обратная, т. е. такая, которая проводит возбуждение от нервных структур, соответствующих последующему раздражителю (т. е. движению лапы или локальному охлаждению кожи), к нервным структурам, соответствующим предшествующему раздражителю (т. е. пищевому). Это со всей очевидностью вытекает из того факта, что пассивный подъем лапы или же локальное охлаждение кожи в процессе систематического их сочетания с пищей по варианту «покрытия» в названных выше опытах также приобретают сигнальное значение, т. е. свойство условнорефлекторно вызывать пищевую реакцию. Это показано на рис. 5б (см. наст. сб. стр. 197). Из полученных данных явствует, что и здесь существует большая разница между особенностями прямой и обратной условных связей, к тому же разница того же порядка, что и при сочетании двух «индифферентных» или двух безусловных рефлексов. Таким образом, в данном случае прямая условнорефлекторная связь образуется быстрее обратной условнорефлекторной связи и неизмеримо сильнее, прочнее и полноценнее ее.

Собственно говоря, последний факт Стручкова, т. е. факт образования слабых и неустойчивых условных рефлексов на индифферентные раздражители при «покрытии» их безусловными рефлексам, известен был давно по данным Пименова (1908), Крепса (1933), Павловой (1933), Виноградова (1933), Петровой (1933) и других, но он рассматривался названными исследователями как показатель замыкания обычной односторонней условнорефлекторной связи, наделенной некоторыми специфическими особенностями. В опытах Стручкова этот факт вырисовывается в совершенно ином свете, а именно как частный случай закономерного явления — замыкания обратной условнорефлекторной связи (наряду с прямой) при сочетании двух раздражителей

в стереотипной последовательности во времени. Кратковременность существования этой связи, отмеченная многими исследователями еще давно и считавшаяся Павловым как одно из загадочных явлений в условнорефлекторной деятельности, может быть понята в значительной мере как результат методического ее неукрепления при периодическом применении раздражителя в целях выявления условного рефлекса на него.

Значение порядка сочетания раздражителей во времени для замыкания новых условнорефлекторных связей и для сохранения существующих условных рефлексов в весьма яркой форме проявляется в результатах экспериментов нашего сотрудника Б. И. Паковича (1956, 1957).

По ранним исследованиям ряда американских психологов Шлосберг (Schlosberg, 1928), Хилгард (Hilgard, 1937), Вольфле (Wolfe, 1930), Бернштейн (Bernstein, 1934) и других, проведенных на людях, было известно, что при предшествовании индифферентного раздражителя безусловному на 0,1 сек. и меньше выработка условного рефлекса затрудняется, а то и становится невозможной.

Пакович за последние годы проводил обстоятельное, точное и тщательное изучение этого вопроса на двигательных рефлексах у собак, регистрируемых объективно при помощи чувствительной механографической установки, в некоторых опытах также путем электромиографии. Из полученных им фактических данных явствует, что при сочетании умеренной интенсивности звука с электрическим раздражением одной из лап животного двигательный условный рефлекс не вырабатывается, если оба раздражителя начинают и кончают действовать на организм строго одновременно в течение 1—5 сек. По данным Паковича, сотни сочетаний этих раздражителей не приводят к образованию ожидаемого условного рефлекса также и тогда, когда действие звука опережает действие электрического тока в пределах 100 мсек, но когда они прекращают свое действие одновременно. Положение не изменяется и от значительного усиления силы раздражающего тока при подобных сочетаниях со звуковым раздражителем. Условный рефлекс образуется лишь тогда, когда интервал между началом действия звука и началом электрокожного раздражения превосходит указанный предел времени. Это проиллюстрировано на рис. 6 (наст. сб., стр. 199). Из других данных Паковича явствует, что фактор времени в таких его микровеличинах дает о себе знать также на некотором расстоянии от отмеченной выше своеобразной демаркационной зоны. Им было установлено, в частности, что начиная от отмеченного своеобразного порогового значения этого интервала и до известных его границ (примерно 500 мсек), от конкретной величины его, т. е. от величины интервала времени между началом действия индифферентного раздражителя и началом действия безуслов-

ного раздражителя, в очень сильной степени зависит как латентный период вновь образованного условного рефлекса, так и его сила, продолжительность, стойкость и другие особенности.

Пакович установил также другой в высшей степени интересный новый факт. Давно выработанный, весьма прочный и регулярно вызываемый электрооборонительный двигательный рефлекс у собак исчезает, если его условный раздражитель в течение ряда опытов применяется строго одновременно с безусловным раздражителем, т. е. с большой точностью начинает и прекращает действие совместно с ним. То же самое происходит и тогда, когда интервал между началом действия условного раздражителя и началом действия безусловного раздражителя укорачивается до пределов меньше 100 мсек. Исчезнувший условный рефлекс вновь восстанавливается лишь после упразднения этого сурового режима совместного действия условного и безусловного раздражителей и после того, когда интервал между началом действия первого и началом действия второго раздражителя превышает 100 мсек. При этом восстановление условного рефлекса идет тем быстрее и полноценнее, чем этот интервал, в известных рамках, больше отмеченной выше пороговой его величины.

Недавно Пакович проводил экспериментальный анализ явления исчезновения ранее выработанных условных рефлексов при строго одновременном применении условных и безусловных раздражителей. Он нашел, что это явление обусловлено спорадическим изолированным применением условного раздражителя в экспериментах в целях выявления его условного эффекта. Кажется поэтому, что строго одновременное применение условного и безусловного раздражителей влечет за собой такое ослабление условных рефлексов, что они исчезают даже после немногочисленных и редких применений условного раздражителя без подкреплений.

Примечательно, что хотя строго одновременное действие обоих раздражителей или же определенное минимальное предшествование действия одного из них другому создают какой-то своеобразный жесткий временной режим для деятельности церебральных нервных структур, который исключает возможность замыкания новой условной связи и даже уничтожает ранее существующие прочные условные рефлексы, тем не менее при этом не устраняется возможность отрицательного и даже положительного взаимодействия между церебральными структурами, соответствующими этим раздражителям. Пакович показал, что даже в условиях строго одновременного действия звука и электрического тока на организм может произойти как взаимное торможение, так и суммация возбуждений, порожденных каждым из этих раздражителей в соответствующих им центральных нервных структурах. Причем взаимотормозящее влияние наблюдается преимущественно в первый период их сочетанного действия,

когда еще сильна ориентировочная реакция на звук, а суммация возбуждений — преимущественно в последующие периоды их сочетанного действия. В этих периодах подпороговое возбуждение от отдельно примененного электрокожного раздражения становится надпороговым в случае применения электрического тока такой интенсивности совместно со звуком. В тех же условиях совместного действия значительно усиливается слабое надпороговое возбуждение от слабого электрического тока и т. п. Следует, наконец, отметить, что, по данным Паковича, описанные интересные явления и зависимости в процессе образования условных рефлексов не связаны в сколько-нибудь заметной степени с типологическими, возрастными или иными особенностями подопытных животных, из чего следует, очевидно, что они относятся к разряду коренных явлений и зависимостей в условно-рефлекторной деятельности высших отделов центральной нервной системы.

Хотелось бы попутно отметить еще и следующее. Весь изложенный здесь фактический материал, наряду с той оценкой его научного значения, которая была дана выше, может также рассматриваться в качестве нового подтверждения правильности выдвинутого нами много лет тому назад положения о том, что первичный условный рефлекс есть продукт синтеза сочетаемых врожденных рефлексов, вызываемых как безусловными, так и «индифферентными» раздражителями.

Как мы в данное время трактуем и обобщаем основные из изложенных нами фактов?

В экспериментальной психологии, в экспериментальной нейрофизиологии и в практике дрессировки животных давно известны факты, свидетельствующие об образовании двусторонней нервной связи и послужившие основанием для развития соответствующих взглядов по этому вопросу (Goltz, 1884; Бехтерев, 1887, 1928; Ebbinghaus, 1911—1913; Kalischer, 1912, 1914; Савич, 1913; Зеленый, 1929; Беритов, 1932, 1956; Конорский и Миллер, 1936; Koporski, 1948; Нарбутович и Подкопаев, 1936; Розенталь, 1936; Петрова, 1941; Купалов, 1948; Федоров, 1952; Воронин, 1952, и др.). Следует в этой связи особо отметить теоретические положения И. П. Павлова (1949) о двойной (или двусторонней) условной связи, развитые им в последние годы его творческой деятельности на основе оригинальных фактических данных его лабораторий. Он считал, что, «когда два нервных пункта связаны, объединены, нервные процессы двигаются, идут между ними в обоих направлениях»⁴. Но создатель учения об условных рефлексах считал тогда, что важный вопрос о двусторонности условных связей разработан еще весьма слабо как в эксперименталь-

⁴ И. П. Павлов. Полное собр. трудов, т. 3. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1949, стр. 452.

ном, так и в теоретическом аспектах и поэтому должен быть предметом дальнейших систематических и целенаправленных исследований. Нам кажется, что полученные в нашей лаборатории за последнее время и изложенные выше новые фактические данные в какой-то степени расширяют и углубляют наши знания о замыкании двойной условной связи, выявляют новые стороны процесса формирования свойств и функционирования прямых и обратных связей и особенно новые стороны роли факторов физиологической силы раздражителей и порядка их сочетания при этом.

Изложенные выше данные в совокупности с ранее известными данными других исследователей позволяют считать, что образование двойной (или двусторонней) условной связи не есть какое-то ограниченное явление, характерное лишь для определенной частной группы условных рефлексов, а явление широко распространенное, если только не универсальное, для этого класса рефлексов. Тем самым создается как бы структурная основа для двусторонней функциональной связи и кольцевого условно-рефлекторного взаимодействия между соединенными нервными пунктами примерно в том плане, в каком это допускается Лоренте де Но (Logente de No, 1934, 1938) и его последователями для деятельности центральной нервной системы вообще. Во всяком случае имеется значительное основание сказать это в отношении фазы образования условных рефлексов и начального периода их функционирования. В дальнейшем эволюция событий приводит, в зависимости от ряда обстоятельств, к разным результатам — то к затормаживанию обеих условных связей, то к затормаживанию одной из них, а то и к сохранению той и другой связи в стабильном дееспособном состоянии. В таком случае обычные односторонние условные связи могли бы рассматриваться как производное от двойных условных связей, как результат последующего затормаживания одной из парных связей.

В настоящее время мы еще далеки, разумеется, от удовлетворительной трактовки изложенных выше фактов. Однако можно было бы в сугубо гипотетическом плане высказать несколько соображений по этому поводу. Мы склонны считать, в частности, что замыкание двойной условной связи можно объяснить в основном относительным равенством интенсивностей возбуждений, возникающих соответственно в центральных нервных структурах под воздействием сочетаемых раздражителей. Разумеется, это основное условие может быть соблюдено наилучшим образом при сочетании двух близких по своей физиологической силе раздражителей — двух «индифферентных», двух безусловных или «индифферентного» с безусловным и при сочетании этих парных раздражителей между собой в переменной последовательности. Подобная комбинация этих двух факторов способна обеспечивать оформление и существование двойных условных

связей с равнозначными, равноценными во всех отношениях компонентами. При сочетании же этих парных раздражителей между собой в стереотипной последовательности нарушается это основное условие, что, как мы полагаем, и влечет за собой развитие неравноценности прямых и обратных условных связей. Это дело представляется нам в следующем виде. При стереотипной последовательности применения раздражителей центральные нервные структуры, соответствующие последующему раздражителю, после зарождения условных связей начинают возбуждаться сильнее центральных нервных структур, соответствующих предшествующему раздражителю. Происходит это в силу того, что структуры, соответствующие последующему раздражителю, начинают при этом возбуждаться от двух источников: от предшествующего раздражителя в порядке условнорефлекторного возбуждения и от последующего — в порядке безусловнорефлекторного. Это приводит к нарушению исходного относительного равенства в уровне интенсивности возбуждения центральных нервных структур сочетаемых раздражителей, к значительному превалированию возбуждения структур последующего раздражителя над возбуждением структур предшествующего раздражителя, а тем самым и к превалированию прямой условной связи над обратной по всем отмеченным выше показателям. Правильность этого объяснения была подтверждена Варга в специальной серии опытов (1958), в которых она показала, что переход от переменной последовательности сочетания названных раздражителей к стереотипному порядку их сочетания влечет за собой значительное повышение возбудимости центральных нервных структур, соответствующих последующему раздражителю, и к превалированию их в этом отношении над центральными нервными структурами, соответствующими предшествующему раздражителю.

Изложенные выше факты Стручкова относительно превращения пищи в сигнальный раздражитель для соматодвигательного и сосудодвигательного рефлексов мы склонны пока трактовать также под развиваемым здесь углом зрения и именно следующим образом. В первой фазе сочетания пищи (как предшествующего раздражителя) с пассивным движением лапы или с локальным охлаждением кожи (как последующего раздражителя) центральные нервные структуры, соответствующие последним раздражителям, возбуждаются сравнительно сильно из-за новизны самих раздражителей для подопытных животных, в силу чего уровень возбуждения центральных структур, соответствующих этим раздражителям, приближается к уровню возбуждения центральных нервных структур пищевого рефлекса как предшествующего раздражителя. Это создает благоприятную почву для замыкания двойной условной связи между этими структурами. В дальнейшем, когда уже замыкаются эти условные

связи, вступает в действие отмеченный выше фактор более сильного возбуждения центральных нервных структур, соответствующих последующему раздражителю, из двух источников в порядке суммации, а именно—пищей в порядке условнорефлекторного возбуждения, а вслед за тем и на этом фоне адекватными раздражителями этих структур (подъем лапы или охлаждение участка кожи) в порядке безусловнорефлекторного возбуждения. В силу этого сохраняется созданное раньше относительное равенство в уровне возбуждений нервных структур, соответствующих сочетаемым раздражителям, т. е. сохраняется основная предпосылка к сохранению двойной условной связи.

Факты относительно разной продолжительности дееспособного состояния условных связей, возникающих при сочетании разнородных раздражителей (двух «индифферентных», двух безусловных, «индифферентного» и безусловного, т. е. раздражителей разного биологического значения), могли быть поняты и объяснены при учете важного значения реальной или конкретной физиологической силы сочетаемых раздражителей. Имеется известное основание считать, что аналогично тому как относительная сила возбуждений центральных нервных структур, соответствующих этим раздражителям, и последовательность их применения играют важную роль в деле замыкания условных связей и формирования некоторых их свойств, такую же важную роль в дальнейшей судьбе этих связей играет конкретная или безотносительная сила сочетаемых раздражителей. Если считать, как мы допускаем это гипотетически (1957), что уровень возбуждения порождающих условнорефлекторные связи центральных нервных структур есть в основном выражение числа вовлеченных в активность функциональных единиц этих структур, а мощь условнорефлекторной связи как производное от этого, то можно сказать, что для сохранения и функционирования условных связей необходимо, чтобы они обладали определенной пороговой мощью, т. е. состояли из определенного «порогового» числа функционирующих единиц. Маломощные условные связи, т. е. такие, которые состоят из меньшего числа функционирующих единиц, быстро утомляются и истощаются в результате даже умеренной активности, в силу чего в них возникает охранительное торможение и длительно блокирует их. В настоящее время мы затрудняемся удовлетворительно объяснить причину развития такого торможения в структурах маломощных условных связей, но мы можем с известным основанием отметить родство этого явления с явлением быстрого развития торможения при продолжительном действии слабых условных и даже индифферентных раздражителей, т. е. с явлением давно известным по данным многих исследований лаборатории Павлова и значительно заинтересовавшим его. Более того, развитие торможения по поводу продолжительного действия слабых раз-

дражителей, судя по всему, принадлежит к категории общих для всех нервных структур явлений.

Мы пока не в состоянии удовлетворительно объяснить с указанной точки зрения, равно также с какой-нибудь иной точки зрения, изложенные выше факты Паковича, свидетельствующие о невозможности образования условного рефлекса при точно одновременном действии сочетаемых раздражителей, а также об исчезновении существующего условного рефлекса при подобном сочетании условного и безусловного раздражителей, хотя при всем этом сохраняется возможность положительного и отрицательного взаимодействия между этими раздражителями. Весьма вероятно, что при этом известную роль играют взаимоиндукционные тормозящие влияния одновременно возбужденных церебральных структур друг на друга, влияния, не исключающие, однако, возможность суммации порожденных в них возбуждений.

ЛИТЕРАТУРА

- Асратян Э. А. 1952. Труды XV совещания по высшей нервной деятельности. Л 68.
- Асратян Э. А. 1955. Журн. высш. нервн. деят. (ВНД), 15, 48.
- Асратян Э. А. 1958. Журн. ВНД, 8, 305.
- Беритов И. С. 1932. Индивидуально приобретенная деятельность центральной нервной системы. Тифлис, Госиздат.
- Беритов И. С. 1956. Труды Ин-та физиол. АН Груз. ССР, 10, 3.
- Бехтерев В. М. 1887. Физиология двигательной области мозговой коры. Харьков. Отд. оттиск Изд-ва Архива психиатрии, неврологии и судебной психопатологии.
- Бехтерев В. М. 1928. Общие основы рефлексологии человека. М.—Л., Госиздат.
- Брегадзе А. Н. 1956. Сб. «Проблемы современной физиологии нервно-мышечной системы». Тбилиси, Изд. АН Груз. ССР, 279.
- Варга М. Е. 1958. Журн. высш. нервн. деят., 8, вып. 5, 710.
- Варга М. Е. и Прессман Я. М. 1958. Сб. «Ориентировочный рефлекс и ориентировочная исследовательская деятельность». М., Изд. АПН РСФСР, 33.
- Виноградов Н. В. 1933. Труды Физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, 5, 33.
- Воронин Л. Г. 1952. Анализ и синтез сложных раздражителей у высших животных. Л., Медгиз.
- Зеленый Г. П. 1928. Труды III Всесоюзн. съезда физиологов, М., стр. 237.
- Зеленый Г. П. 1929. Журн. эксперим. биол. и мед., 12, № 31, 74.
- Карманова И. Г. 1955. Сб. «Вопросы сравнительной физиологии и патологии высшей нервной деятельности». М., «Медгиз», стр. 168.
- Конорский Ю. М. и Миллер С. 1936. Труды Физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, 6, вып. 1, 119.
- Крепс Е. М. 1933. Труды Физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, 5, 5.
- Купалов П. С. 1948. Труды Объединенной сессии, посв. 10-летию со дня смерти И. П. Павлова. М., стр. 67.
- Лян Чжи-ань. 1958. Уч. зап. 2-го Моск. мед. ин-та, 12, 129.
- Нарбутович И. О. и Подкопаев И. А. 1936. Труды Физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, 6, вып. 2, 5.
- Орешук Ф. А. 1950. Физиол. журн. СССР, 36, вып. 4, 482.
- Павлов И. П. 1947, 1949. Полн. собр. трудов, 3, 4. М.—Л.
- Павлова В. И. 1933. Труды Физиол. лаб. акад. И. П. Павлова, 5, 21.
- Пакович Б. И. 1956. Доклады АН СССР, 3, № 1, 225.
- Пакович Б. И. 1957. Доклады АН СССР, 116, № 2, 335.
- Петрова М. К. 1933. Труды Физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, 5, 49.

- Петрова М. К. 1941. Труды Физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, 10, 41.
- Петрова М. К. 1914. К учению об иррадиации возбуждения и тормозных процессах. Дисс. СПб.
- Пименов П. П. 1908. Особая группа условных рефлексов. Дисс. СПб.
- Розенталь И. С. 1936. Русский физиол. журн. СССР, 21, № 2, 183.
- Рокотова Н. А. 1952. Журн. ВВД, 2, вып. 5, 753.
- Савиц А. А. 1913. Дальнейшие материалы к вопросу о влиянии пищевых рефлексов друг на друга. Дисс. СПб.
- Сергеев Б. Ф. 1957. Изв. Ин-та им. Лесгафта, 28, 115.
- Стручков М. И. 1958. XVIII Совещание по проблемам высшей нервной деятельности. Тезисы и рефераты докладов, т. III. Л., стр. 146.
- Федоров В. К. 1952. Физиол. журн. СССР, 37, № 5, 559.
- Asratyan E. A. 1957. New data on switching in conditioned reflex activity (печатный текст доклада, прочитанного на XV Международном конгрессе по психологии в Брюсселе).
- Bernstein A. L. 1934. J. Gen. Psychol., 10, 173.
- Ebbinghaus H. 1911—1913. Grundzuge d. Psychologie, Leipzig.
- Goltz F. 1884. Verhandlungen des Congress für Innere Medicine, Wiesbaden, 261.
- Hilgard E. R. a. Biel W. C. 1937. J. Gen. Psychol., 16, 223.
- Kalischer O. 1912. Neurolog. Zentralbl., 1316.
- Kalischer O. 1914. Ber. Physiol. Gesellsch., 6.
- Konorski J. 1948. Conditioned reflexes and Neuron organization. Cambridge, University Press.
- Lorento de No. 1934. J. Psychol. Neurol., 45, 381 and 46, 113.
- Lorento de No. 1938. J. Neurophysiol., 1, 195.
- Schlosberg H. 1928. J. Exp. Psychol., 11, 468.
- Wolfe H. M. 1930. J. Gen. Psychol., 4, 372.

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ОБРАЗОВАНИЯ, ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ И ТОРМОЖЕНИЯ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ С ДВУСТОРОННЕЙ СВЯЗЬЮ¹

Смелые и глубокие идеи И. М. Сеченова о рефлекторном происхождении и природе психической деятельности и его представление о рефлексе головного мозга, или психическом рефлексе, как о продукте ассоциирования элементарных рефлексов справедливо рассматриваются как прелюдия к теоретическим положениям И. П. Павлова об условном рефлексе и к его учению о высшей нервной деятельности. Поэтому каждый значительный шаг в направлении расширения и углубления наших знаний об условном рефлексе — об этом центральном явлении во всей церебральной деятельности — должен рассматриваться не только как дальнейшее развитие учения И. П. Павлова в центральном его разделе, но и как развитие основополагающей идеи того гениального произведения И. М. Сеченова, столетию со дня издания которого — научной дате эпохального значения — посвящена настоящая конференция.

Коллектив моих сотрудников и я счастливы возможности поделиться на данной конференции некоторыми результатами на-

¹ Доклад, прочитанный 26.XI 1963 г. на Международной конференции, посвященной столетию выхода в свет труда И. М. Сеченова «Рефлексы головного мозга». — Журн. высш. нервн. деят., 1965, т. 15, вып. 5.

ших исследований, посвященных одной из важных, но малоизученных сторон условных рефлексов, а именно двусторонности условных связей. В докладе обсуждаются четыре аспекта этого вопроса. Речь пойдет о: 1) самом факте существования условных рефлексов с двусторонней условной связью; 2) том, что представляет собой эта связь; 3) некоторых функциональных особенностях этих связей; 4) физиологическом значении этих связей.

1. Идея о двусторонних условных связях, как и идея об ассоциации вообще, проникла в физиологию большого мозга из психологии. В свое время вопрос об условных рефлексах с двусторонней связью привлекал внимание создателя учения о высшей нервной деятельности — И. П. Павлова и ряда его сотрудников; на протяжении длительного периода этим вопросом занимается И. С. Бериташвили совместно с сотрудниками; за последнее время мы с сотрудниками тоже включились в разработку этого вопроса, а сейчас его исследованию уделяют значительное внимание уже и некоторые другие научные коллективы в нашей стране и в других странах. И все же идея о двусторонней условной связи, или о двусторонней проводимости условной связи, прокладывает себе путь в физиологии с трудом и довольно медленно, во всяком случае, большинство исследователей в области физиологии условных рефлексов не проявляют к ней должного интереса. К тому же, даже среди тех немногочисленных физиологов, кто интересуется этой проблемой и признает существование таких условных связей, по этому вопросу существуют большие расхождения.

И. С. Бериташвили (1932) раньше всех из наших физиологов высказался за существование двойной условной связи, состоящей, по его терминологии, из поступательной связи, проводящей возбуждение от нервных элементов условного раздражителя к нервным элементам безусловного раздражителя, и из обратной связи, проводящей возбуждение от вторых нервных структур к первым. Весьма своеобразно представлял себе И. С. Бериташвили роль этих связей. Он допускал, что возбуждение одной и другой из этих связей приводит к диаметрально противоположным результатам, а именно: возбуждение поступательной условной связи обуславливает проявление условного рефлекса, а возбуждение обратной связи находит свое внешнее выражение в явлениях угашения, дифференцировки, запаздывания, т. е. в явлениях, которые И. П. Павловым и его последователями издавна считаются выражением внутреннего, или кортикального, условного торможения. Напомним, что такой взгляд на роль обратных связей И. С. Бериташвили развивал в тот период своей творческой деятельности, когда он отрицал способность клеток коры головного мозга развивать торможение.

И. П. Павлов, в лабораториях которого были получены наиболее точные, ценные и достоверные экспериментальные факты

по этому вопросу, признавал в отношении двигательных условных рефлексов существование двусторонней условной связи, по которой «процесс раздражения движется туда и обратно, т. е. в противоположных направлениях», и считал, что эти связи и составляют физиологическую основу произвольных движений. «Таким образом,— писал он,— кинестезические клетки коры связываются со всеми клетками коры, представительницами как всех внешних влияний, так и всевозможных внутренних процессов. Это и есть физиологическое основание для так называемой произвольности движений, т. е. обусловленности их суммарной деятельностью коры»².

Насколько я могу судить, этой точки зрения в принципе придерживаются если не все, то подавляющее большинство учеников и последователей И. П. Павлова.

Занимаясь в числе некоторых других учеников И. П. Павлова — Ю. М. Конорского, П. С. Купалова, В. К. Федорова, Г. В. Скипина и других дальнейшей экспериментальной и теоретической разработкой этого вопроса как важнейшей части великого научного наследия учителя, мы сочли возможным на основании полученных нами совместно с сотрудниками данных несколько лет назад высказать положение о том, что замыкание двусторонней условной связи не есть какое-то частное явление, характерное только для определенной и специфической категории условных рефлексов, а универсальное явление для всего обширного и многообразного класса условных рефлексов. Судя по всему, к этой же точке зрения в настоящее время склоняются и некоторые другие исследователи, среди которых в первую очередь следует назвать чехословацкого исследователя С. Досталека (Dostalek, 1961, 1964), который совместно с сотрудниками проводит за последние годы весьма интересное систематическое исследование в этой области.

В настоящем сообщении мы хотели бы изложить некоторые прежние и новые факты по вопросу о двусторонней условной связи, полученные нашими сотрудниками М. Е. Варга, Ляя Чжи-анем, Я. М. Прессманом, М. И. Стручковым и М. Х. Хачатурян и характеризующие в сравнительном плане особенности этих связей и динамику их образования, функционирования и торможения.

Я позволю себе с самого начала напомнить одну весьма важную методическую особенность наших экспериментов. В отличие от других отечественных и зарубежных исследователей этого вопроса, преимущественно пользующихся так называемыми индифферентными раздражителями, мы для выработки условных рефлексов с двусторонней связью сочетаем, как правило, такие раздражители, которые в отдельности вызывают четкие, объек-

² И. П. Павлов. Двадцатилетний опыт. М.—Л., Биомедгиз, 1938, стр. 703.

тивно легко наблюдаемые и графически регистрируемые реакции, а именно, кроме банальных лабораторных раздражителей — пищи и электрокожного раздражителя, также используем дутье воздуха в глаз (для вызова мигательной реакции), пассивный подъем лапы (при этом отмечается и регистрируется значительное урежение разрядов в электромиограмме экстензорных мышц данной лапы), охлаждение ограниченного участка кожи (для вызова локального сосудодвигательного рефлекса), локальное электрическое раздражение определенных участков двигательной коры мозга (для вызова соответствующего движения надлежащего периферического органа) и т. п.

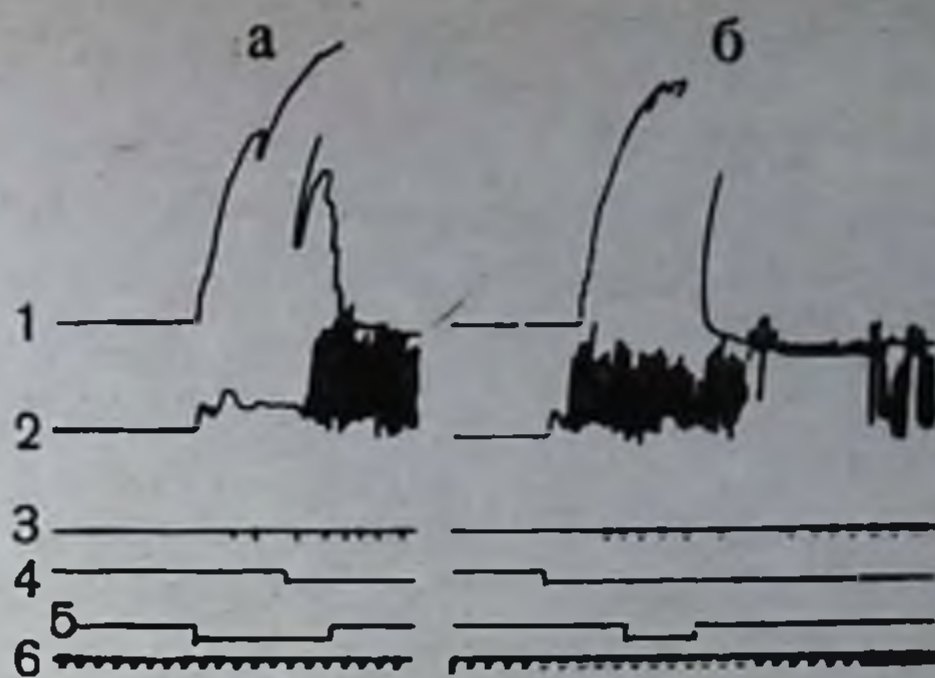
Сочетание таких раздражителей позволяет не только объективно наблюдать и регистрировать ожидаемые двусторонние условные рефлексy непосредственно, без привлечения каких-то других посторонних раздражителей и манипуляций, но и наблюдать и регистрировать врожденные рефлексy как сигнального, так и подкрепляющего раздражителей, проследить эволюцию этих рефлексов. Временами мы пользуемся в этих экспериментах и так называемыми индифферентными световыми и звуковыми раздражителями. Но это делается вовсе не для того, чтобы сочетать их между собой, как это делали и делают многие исследователи, а в целях сочетания каждого из них с каким-нибудь из названных выше раздражителей в той или иной последовательности. И в этих случаях такой прием эксперимента позволяет нам наблюдать и оценивать интересующие нас явления опять-таки прямо, непосредственно, без необходимости прибегать в этих целях к посторонним раздражителям и дополнительным манипуляциям, как это делают исследователи, сочетающие разные «индифферентные» раздражители между собой.

Наиболее существенные из полученных нами экспериментальных фактов, а также данные некоторых других авторов, относящиеся к интересующему нас здесь вопросу, могли бы быть представлены в следующем виде.

В настоящее время можно считать твердо установленным факт образования условных рефлексов с двусторонней связью не только в сфере скелетно-моторной активности, но и в сфере секреторных, сосудодвигательных и иных вегетативных рефлекторных реакций. Имеются все основания для утверждения, что образование таких условных рефлексов принадлежит к числу общих закономерностей деятельности большого мозга, по меньшей мере, у высокоразвитых организмов. В пользу этого свидетельствуют многие старые и новые факты, из которых заслуживают упоминания давно известные из практики дрессировки животных; факты, полученные в специальных лабораторных экспериментах Калишером (Kalischer, 1907), Конопским и Миллером (1936) и другими и послужившие главным основанием И. П. Павлову для упомянутого выше положения по обсуждае-

Рис. 1. Условный рефлекс с двусторонней связью при чередовании раздражителей

а — ток→пища; б — пища→ток; а — предъявление тока, помимо оборонительной двигательной безусловной реакции, вызывает пищевой условный рефлекс; б — предъявление пищи, помимо пищевой безусловной реакции, вызывает оборонительную условную реакцию; 1 — движение лапы; 2 — жевательные движения; 3 — саливация; 4 — предъявление пищи; 5 — электрокожное раздражение; 6 — время (в сек.) (данные М. Х. Хачатурян)



тому здесь вопросу; сходные и близкие им факты, полученные в последующем П. С. Купаловым (1955), Г. В. Скипиным (1947) и другими; факты, полученные Г. П. Зеленым (1937), И. О. Нарбутовичем и Н. А. Подкопаевым (1936) и многими другими исследователями в экспериментах по так называемым ассоциативным рефлексам; старые и несколько противоречивые данные П. П. Пименова (1908); А. Н. Крестовникова (1913), а также новые факты большого числа других исследователей по выработке условных рефлексов при помощи приема «покрытия» и, наконец, новые факты из лаборатории П. С. Купалова, И. С. Бериташвили, из нашей лаборатории, а также из лаборатории чехословацких исследователей Антала, Досталека и других. На некоторых новых из этих данных, преимущественно нашей лаборатории, я позволю себе остановиться здесь специально.

Из неоднократно опубликованных работ наших сотрудников М. Е. Варга (1955), Лян Чжи-аня (1962), М. Е. Варга и Я. М. Прессмана (1963), М. И. Стручкова (1964) и М. Х. Хачатурян известно, что условные рефлексy с двусторонней связью образуются не только при сочетании раздражителей в переменной последовательности их применения, но и при их сочетании в любой стереотипной последовательности. В принципе это имеет место как при сочетании двух примерно одинаковых по силе раздражителей между собой, так и при сочетании раздражителей разной силы. Во всяком случае, в опытах наших сотрудников такие результаты получались при стереотипной комбинации следующих пар раздражителей: звука и пассивного подъема лапы, звука и дутья воздуха в глаз, пассивного подъема лапы и дутья воздуха в глаз, пищи и электрокожного раздражения, пищи и пассивного подъема лапы, пищи и локального охлаждения кожи.

Правда, образующиеся при этом связи весьма варьируют по степени выраженности и регулярности, по силе и стойкости и по другим функциональным особенностям в зависимости от

ряда обстоятельств, о чем речь будет ниже, но в данном вопросе это не имеет принципиального значения. Существенно то, что при любых комбинациях и способах сочетания перечисленных раздражителей образуются условные рефлексы с двусторонней связью. В порядке иллюстрации приводятся несколько кинематографических записей таких рефлексов из новых экспериментов наших сотрудников М. Е. Варга, Я. М. Прессмана, М. И. Стручкова и М. Х. Хачатурян (рис. 1, 2, 3).

За последнее время, помимо нашей лаборатории, весьма ценный новый материал по обсуждаемому вопросу получен и в некоторых других отечественных и зарубежных лабораториях. Так, например, в опытах сотрудников П. С. Купалова (1955), проведенных в условиях свободного передвижения подопытных животных, были получены следующие интересные факты. Большинство собак в промежутках между применением положительного пищевого звукового условного раздражителя — метронома стояло поблизости от места расположения этого раздражителя. В других опытах они путем приурочивания времени

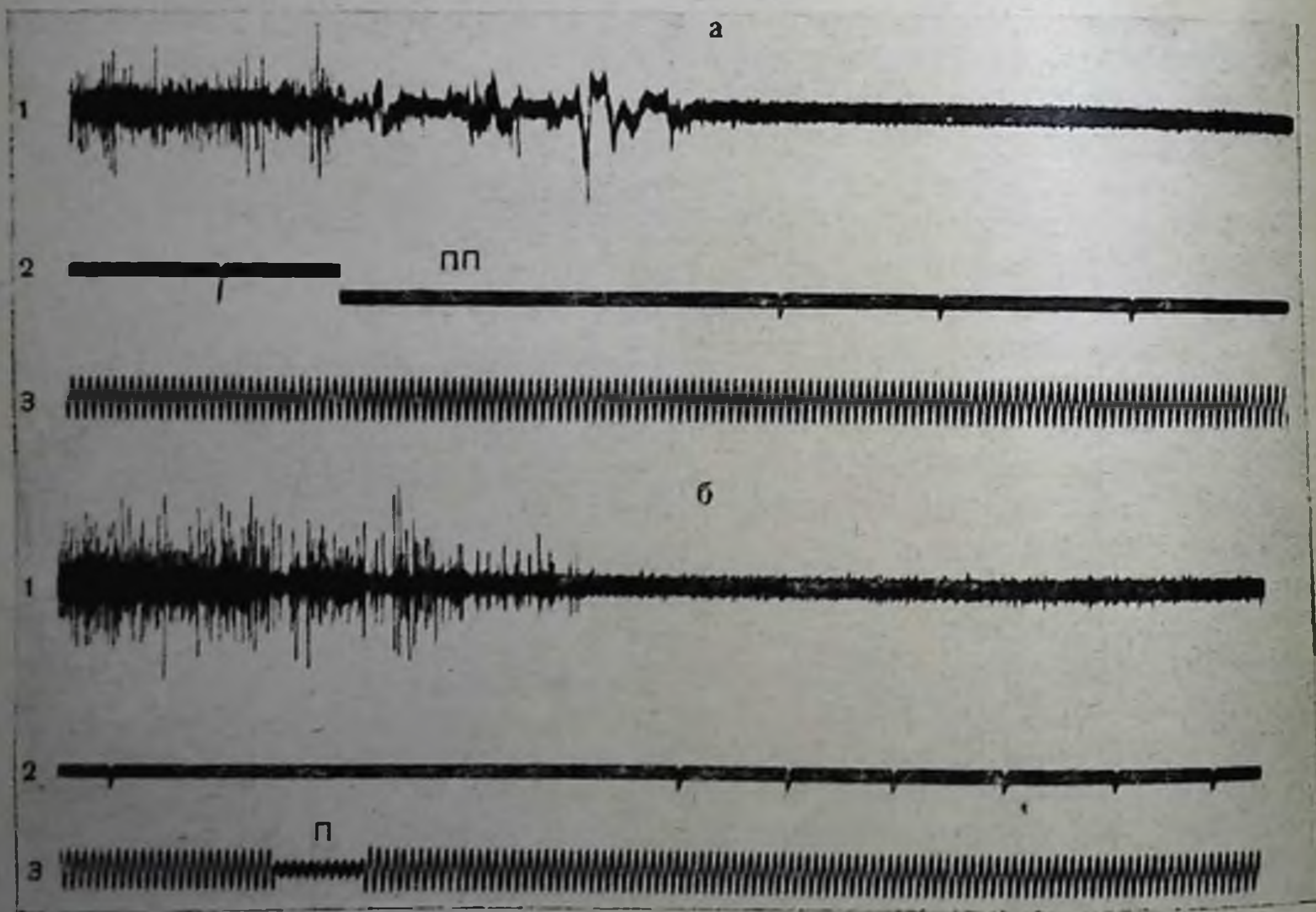


Рис. 2. Условный рефлекс с двусторонней условной связью при стереотипном предъявлении раздражителей (пассивный подъем лапы — пища)

а — прямая пищевая условная связь на пассивный подъем лапы (ПП); б — обратная условная связь при поедании пищи (П); 1 — ЭМГ; 2 — саливация в каплях; 3 — отметка подачи пищи (данные М. И. Стручкова)

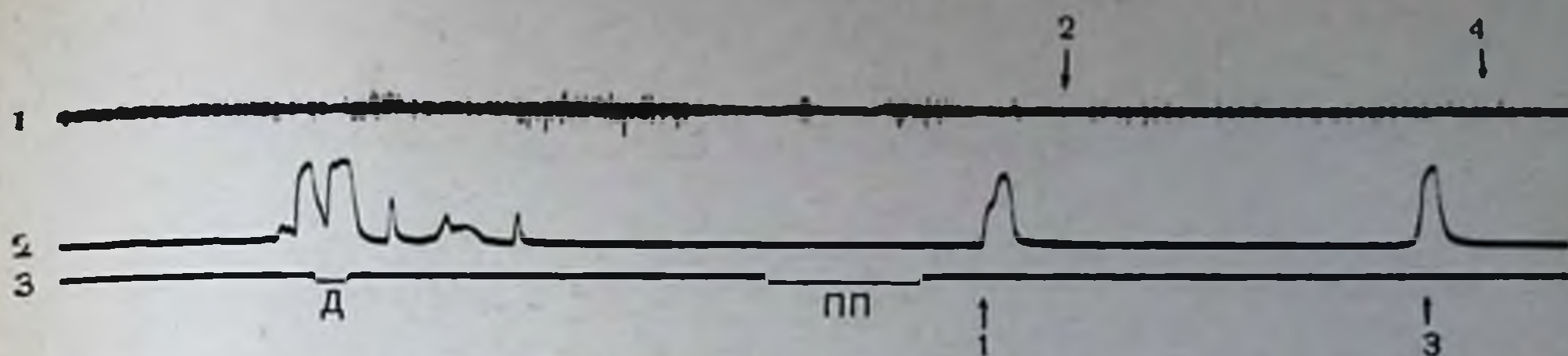


Рис. 3. Круговое вращение возбуждения между нервными центрами мигательной и двигательной реакций при выработке условного рефлекса на сочетание раздражителей: дутье в глаз (Д) — пассивный подъем лапы (ПП)

Стрелки 1, 3 — обратная условная связь (мигание); стрелки 2, 4 — прямая условная связь (урежение потенциалов в ЭМГ) (данные М. Е. Варга и Я. М. Прасмана): 1 — ЭМГ; 2 — мигательный рефлекс; 3 — отметка раздражения

действия этого метронома со случайно возникающим отряхивательным рефлексом и последующего подкрепления этой комбинации пищей добились того, что животные в экспериментальной комнате стали отряхиваться все чаще и чаще и при этом каждый раз смотрели на местоположение метронома. П. С. Купалов справедливо рассматривает эти данные как доказательство движения процесса возбуждения от центров пищевого рефлекса к центрам условных раздражителей.

В опытах Антала животные из множества близких и сходных знаков выбирали и брали тот, который был превращен в пищевой условный сигнал. Весьма интересные исследования по этому вопросу проводит за последние годы Досталек (1961, 1964). В экспериментах на пятилетних детях и на взрослых людях он со всей очевидностью установил закономерное образование условных рефлексов с двусторонней связью (или, по его терминологии, обоюдосторонних условных рефлексов) при применении раздражителей в стереотипной последовательности. Например, при сочетании мелькающего света и электрокожного раздражения в любой стереотипной последовательности со временем каждый из этих раздражителей приобретает свойство условнорефлекторно вызывать эффект партнерного раздражителя. Досталек с сотрудниками показал также, что этот принцип образования обоюдосторонних связей в сфере второсигнальных условных рефлексов выражен даже ярче, чем в сфере первосигнальных условных рефлексов.

2. Возникает вопрос: что представляет собой двусторонняя условная связь между двумя мозговыми пунктами — одна ли это связь с двусторонней проводимостью или же речь идет о спаренных связях, т. е. о прямых и обратных связях? Из одного высказывания И. П. Павлова по этому вопросу можно заключить, что он больше склонялся ко второму предположению. Он писал: «Если признать абсолютную законность одностороннего проведения нервных процессов во всех пунктах центральной нервной системы, то в данном случае придется принять доба-

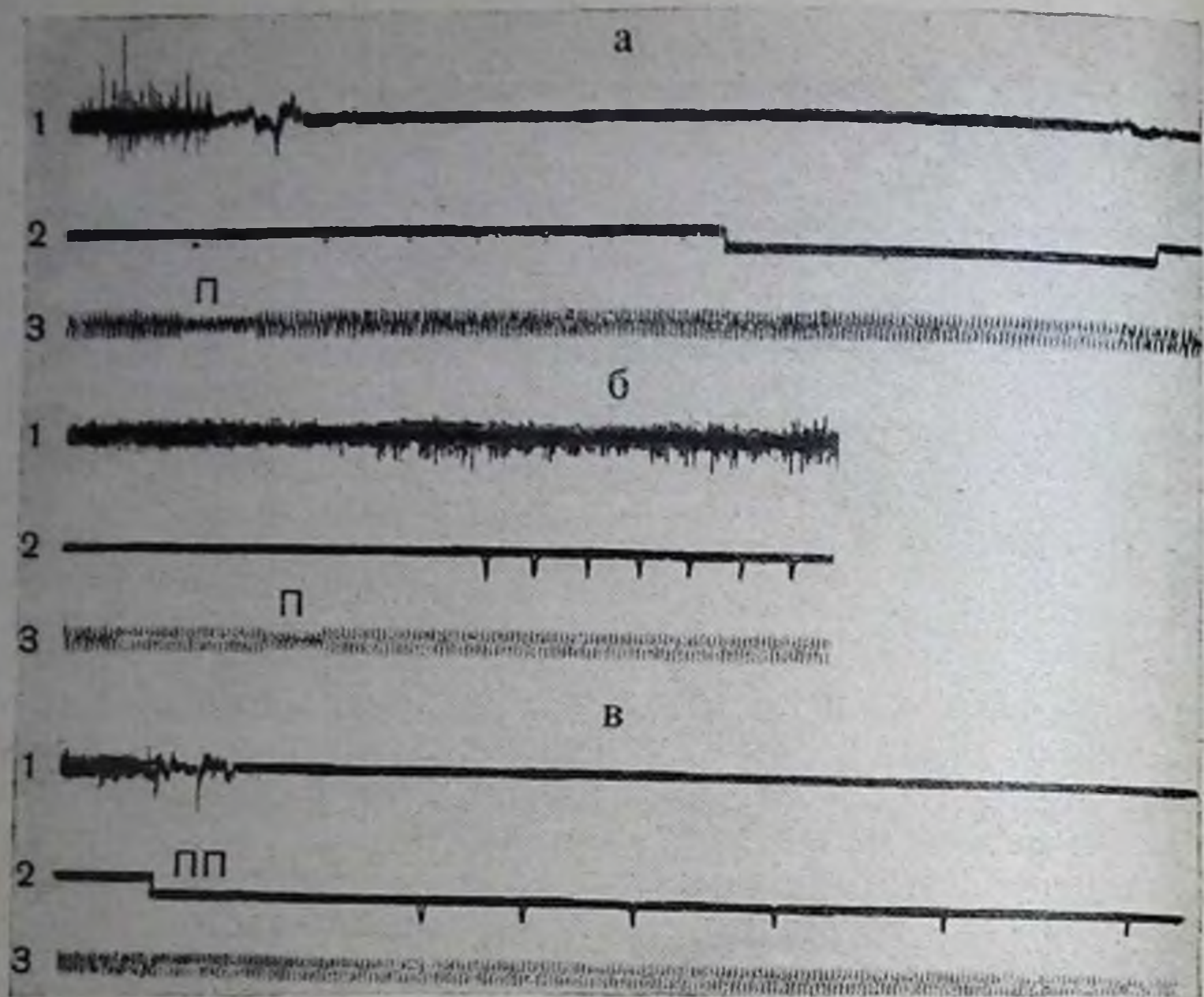


Рис. 4. Проявление прямой условной связи (в) после угашения обратной связи (а, б). Стереотипное предъявление раздражителей: пассивный подъем лапы—лица

а — при первом предъявлении пищи (П) наблюдается эффект обратной связи, т. е. выпадение потенциалов в ЭМГ; б — при четвертом предъявлении пищи обратная связь оказывается угашенной; в — последующий пассивный подъем лапы (ПП) сохраняет прямую условную связь (саливация)

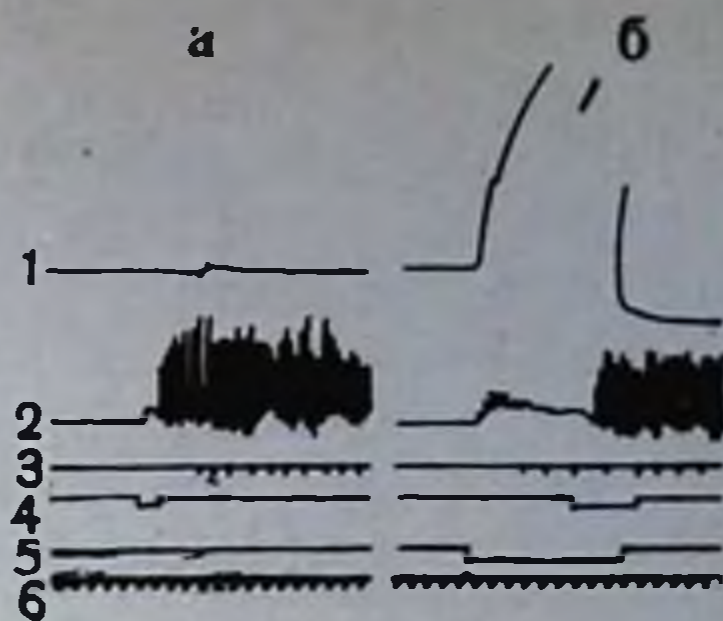
Обозначения те же, что на рис. 2 (данные М. И. Стручкова)

вочную обратного направления связь между этими пунктами» (1938 г., стр. 569). Этой точки зрения придерживается и И. С. Бериташвили. Фактический материал наших сотрудников также говорит больше в пользу допущения о замыкании двух сепаратных и проводящих в противоположных направлениях условных связей. Это относится как к двусторонним условным рефлексам, выработанным при сочетании раздражителей в переменной последовательности, так и к двусторонним условным рефлексам, выработанным при стереотипной последовательности их сочетания.

Нам кажется, что о правильности упомянутого выше положения свидетельствуют следующие факты. Во-первых, спаренные условные рефлексы вырабатываются, как правило, не одновременно, а в большинстве случаев один из них появляется

Рис. 5. Проявление пищевого условного рефлекса на раздражение током (б) после угашения оборонительной двигательной реакции на пищу (а) в условном рефлексе с двусторонней связью, выработанном на следующее чередование раздражителей: ток—пища, пища—ток

Обозначения те же, что на рис. 1 (данные М. Х. Хачатурян)



и формируется раньше другого как при переменной, так и при стереотипной последовательности сочетания раздражителей. Во-вторых, нередко при применении одного из раздражителей можно наблюдать поочередно не два рефлекса, а три, а иногда и большее число следующих один за другим рефлексов. Например, если двусторонний условный рефлекс выработан путем стереотипного сочетания дутья в глаз и пассивного подъема лапы, то часто дутье в глаз вызывает мигательный рефлекс (безусловнорефлекторно), затем урежение потенциалов разгибателей лапы (условнорефлекторно), а вслед за тем, порой почти одновременно с этим вновь появляется мигательный рефлекс (условнорефлекторно). На кимограммах таких опытов как бы воочию видно круговое вращение возбуждения между двумя нервными очагами по противоположно направленным условным связям.

Далее, существование двух разных связей особенно наглядно явствует из фактов, характеризующих динамику развития торможения в них. Торможение каждого из спаренных условных рефлексов может протекать совершенно сепаратно, отдельно, по-своему, во всяком случае, в течение некоторого времени после своего возникновения. Когда, например, общепринятым способом производится полное угашение одного из рефлексов, то второй рефлекс при этом некоторое время остается в полной силе, нередко даже несколько усиливается. Это видно, в частности, на приведенных кимограммах из экспериментов М. Е. Варга, Я. М. Прессмана, М. И. Стручкова и М. Х. Хачатурян (рис. 4, 5, 6). Часто торможение не в одинаковой степени и не одновременно охватывает спаренные условные рефлексы также и в тех случаях, когда оно порождается действием экстренных раздражителей или возникает под влиянием других внешних или внутренних факторов.

Эти и сходные с ними совершенно достоверные факты нашей лаборатории свидетельствуют не только о разделенности условных связей каждого из спаренных условных рефлексов, т. е. в пользу положения, которое нас здесь интересует в первую оче-

редь, но также и в пользу правильности другого нашего положения, выдвинутого много лет назад и разделяемого теперь многими другими исследователями, а именно, положения о том, что торможение возникает и первоначально локализуется в структурах самой условной связи.

Имеются два момента в динамике торможения двусторонних условных рефлексов, которые указывают на то, что хотя условные связи этих рефлексов и существуют сепаратно, даже могут отдельно затормаживаться, тем не менее они весьма

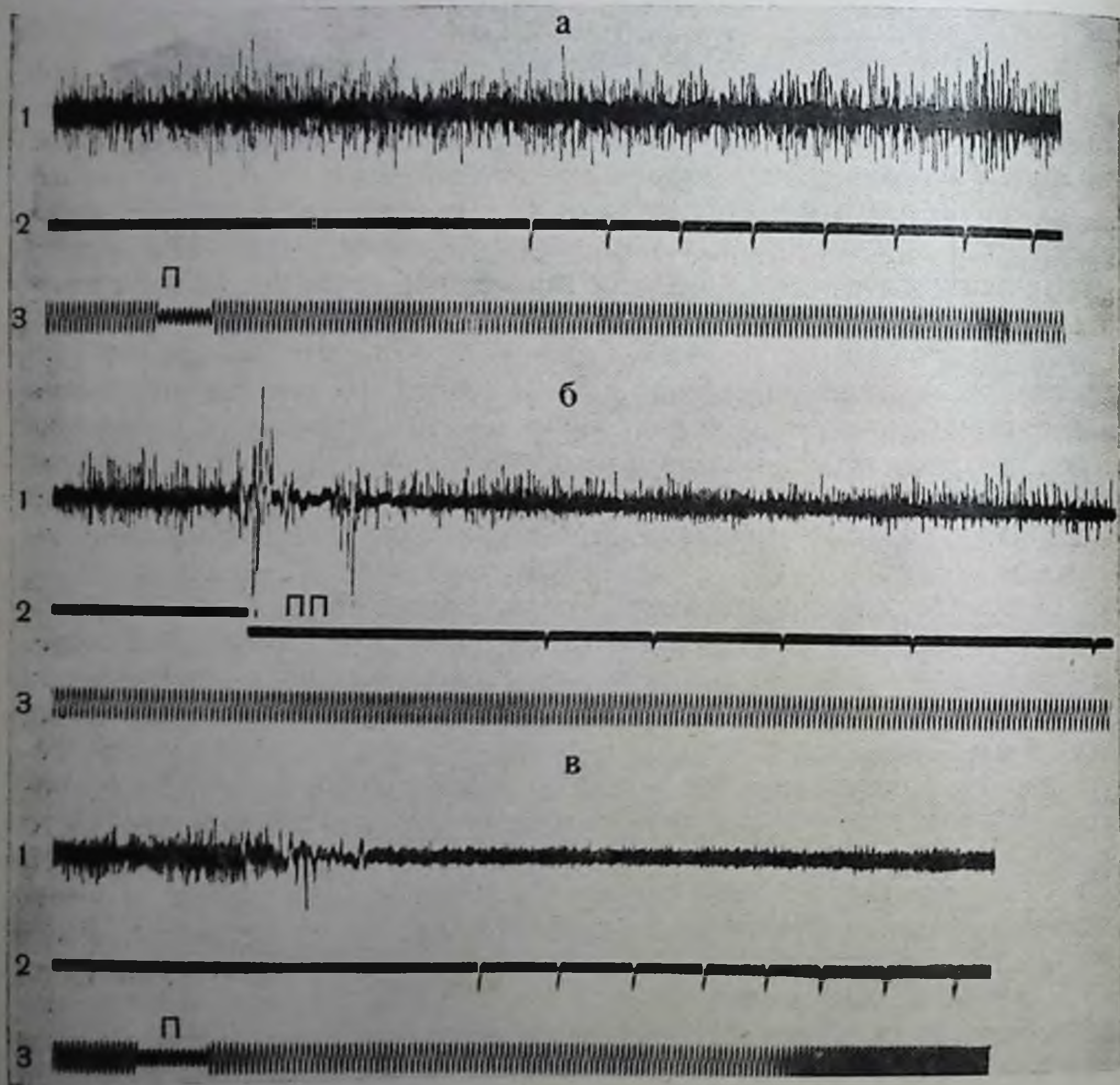


Рис. 6. Восстановление угашенной обратной связи (выпадение потенциалов ЭМГ на предъявление пищи) после однократного пассивного подъема лапы (прямая условная связь)

а — после пяти изолированных предъявлений пищи обратная связь угашена; б — пассивный подъем лапы (прямая условная связь); в — обратная условная связь на пищу восстанавливается после однократного пассивного подъема лапы
Обозначения те же, что на рис. 2 (данные М. И. Стручкова)

тесно связаны между собой, находятся в постоянном взаимодействии. Когда после полного угашения одного из спаренных условных рефлексов производится испытание раздражителя партнерного рефлекса, т. е. того раздражителя, применение которого было временно отменено, чтобы произвести намеченное экспериментатором угашение одного из рефлексов, то это влечет за собой восстановление угашенного рефлекса точно так же, как это обычно имеет место при восстановлении подкрепления любого угашенного условного рефлекса. Например, после угашения двигательного условного рефлекса на подачу пищи даже однократный вызов движения, отмененного в целях угашения этого рефлекса, приводит к восстановлению угашенного условного рефлекса.

Другое, более примечательное явление особенно наглядно наблюдается в тех двусторонних условных рефлексах, одним из компонентов которых является пищевой рефлекс. Суть его сводится к следующему. Когда в двустороннем рефлексе пища — движение лапы (пассивное или защитное — безразлично) производится угашение двигательного условного рефлекса на подачу пищи, т. е. систематически подается пища без сопровождения ее движением лапы, то в определенной стадии процесса угашения, когда подача пищи уже перестает вызывать надлежащее движение лапы, постепенно ослабляется также пищевой безусловный рефлекс, значительно увеличивается латентный период безусловного слюноотделительного рефлекса. Дальнейшая эволюция этого процесса приводит к тому, что собака вовсе отказывается от поданной пищи; лишь после того как экспериментатор соответствующим путем поднимает собаке лапу, она подходит к пище и ест ее.

Из этих фактов явствует, что движение лапы как бы «сливается» с пищевым рефлексом, становится необходимым элементом его осуществления.

3. Новым доказательством отдельности условных связей двусторонних условных рефлексов может служить существование значительного различия в функциональных особенностях прямых и обратных связей — обстоятельство, которое представляет также значительный самостоятельный интерес. Свойства этих связей и соответствующих им условных рефлексов детерминированы способом сочетания раздражителей, последовательностью их применения, их абсолютной и относительной силой, уровнем возбудимости соответствующих им центральных нервных структур, функциональным состоянием центральной нервной системы в целом и т. п. Оба рефлекса, являясь приобретенными, находятся, естественно, в сильной зависимости от перечисленных и от других внешних и внутренних факторов и условий, порождающих их и формирующих их свойства. Но, как показали результаты экспериментов М. Е. Варга, Я. М. Прессма-

на, Лян Чжи-аня, М. И. Стручкова и М. Х. Хачатурян, степень этой зависимости не одинакова для каждого из них.

Так, если примерно одинаковые по силе раздражители сочетаются в переменной последовательности, т. е. и в отношении способа сочетания ставятся в одинаковые условия, то выработанные при этом двусторонние условные рефлексy тоже оказываются весьма близкими по силе, степени прочности, регулярности проявления и по другим особенностям, т. е. оказываются более или менее равноценными. Если же эти раздражители сочетаются в стереотипной последовательности, т. е. ставятся в этом отношении в неодинаковые условия, то и рефлексy при этом вырабатываются неодинаковые, неравноценные по своим функциональным особенностям: рефлекс, вызываемый первым по порядку раздражителем, или прямой рефлекс, оказывается значительно сильнее, прочнее, регулярнее, чем обратный рефлекс, т. е. рефлекс, вызываемый вторым по порядку раздражителем.

Сказанное о значении последовательности применения раздражителей при их сочетании относится как к тем случаям, когда оба сочетаемых раздражителя обладают значительной силой, так и к тем, когда они являются умеренными или слабыми по силе раздражителями. Снижение общего уровня физиологической силы сочетаемых раздражителей имеет то значение, что при этом уменьшаются, становятся менее прочными и регулярными оба условных рефлексa, но опять-таки эти изменения в обратном условном рефлексe выражены значительно сильнее, чем в прямом условном рефлексe. Например, при сочетании в стереотипном порядке физиологически очень слабых раздражителей оба образующихся условных рефлексa характеризуются крайней слабостью, непрочностью, нерегулярностью и вскоре естественным ходом исчезают, затормаживаются. Но все эти свойства в обратном рефлексe выражены особенно резко, и он исчезает значительно раньше прямого.

Свойства прямых и обратных условных рефлексов значительно изменяются и в тех случаях, когда сочетаются в изменчивом или в стереотипном порядке раздражители разной физиологической силы. Не вдаваясь в подробности этого весьма важного и интересного вопроса, отметим лишь, что, судя по данным наших сотрудников, при сочетании раздражителей разной физиологической силы обратные условные рефлексy отстают **меньше от** прямых условных рефлексов в тех случаях, когда раздражитель сильнее применяется на первом месте. Когда же на первом месте стоит раздражитель послабее, то разница в прямых и обратных условных рефлексax выступает особенно резко.

Слабость, непрочность, нерегулярность обратных рефлексов по сравнению с прямыми, а значит, слабость, хрупкость, нестабильность обратных связей послужили законным основанием

к постановке вопроса: является ли обратный рефлекс настоящим условным рефлексом, а обратная связь — истинной условной связью? По этому принципиально важному вопросу существуют большие расхождения во мнениях исследователей. Даже в нашем лабораторном коллективе нет еще единого мнения по этому вопросу. Существует мнение, что обратный рефлекс и обратная условная связь не являются подлинно условными, что они принадлежат к категории явлений в деятельности центральной нервной системы, известных под названием доминанты, суммационного рефлекса, банунга, псевдоусловного рефлекса, сенсификации и т. п.

Будучи лишен возможности подробно разобрать и комментировать здесь этот важный дискуссионный вопрос, позволю себе кратко изложить точку зрения, которой придерживаюсь. Нам кажется, что в данном вопросе, как и в подобных сложных и запутанных вопросах вообще, ключом к правильному решению может служить исторический, эволюционный подход. И. П. Павлов, а вслед за ним и многие другие отечественные и зарубежные исследователи допускали, что в основе образования условного рефлекса лежат явления типа суммационного рефлекса, доминанты и т. п. Мы полагаем, что описанные многими исследователями у элементарных многоклеточных животных с примитивной нервной системой, у одноклеточных животных, у бактерий и даже у растений явления под названием «условных рефлексов» в действительности не являются истинными условными рефлексами, а представляют собой явления типа суммационного рефлекса, доминанты, банунга и т. п. Таким образом, эти летучие, неустойчивые явления, представляющие предысторию условного рефлекса и именуемые нами как родственные ему явления, играют на этом уровне развития живого существа весьма важную роль, обеспечивают их индивидуальное приспособление, к условиям существования, к факторам внешней среды. Лишь на последующих стадиях эволюционного развития организмов и их нервной системы на основе этих родственных условному рефлексу явлений возникает истинный условный рефлекс как относительно стабильное и хроническое явление.

Нам представляется, что в историко-эволюционном плане этот диалектический переход от «родственных явлений» к истинным условным рефлексам происходит применительно к прямым и обратным условным рефлексам, или, лучше сказать, условным связям, не в одинаковых темпах: в прямых условных рефlekсах и связях этот переход происходит быстрее, чем в обратных рефlekсах и связях. Согласно нашей точке зрения, на известных средних уровнях эволюционного развития животного мира прямая связь уже является подлинно условной, а обратная еще остается на уровне или в рамках «родственных явлений». У высших животных и у человека обратная связь также становится ис-

тинно условной. Возможно, что даже у них обратная связь элементарных двусторонних условных рефлексов все еще сохраняет черты «родственных явлений».

Разумеется, все это — гипотеза, которую ожидает серьезный экзамен перед действительностью, которая должна быть подвергнута строгой экспериментальной проверке, но которая уже сейчас позволяет ориентироваться в сложном и запутанном вопросе и в какой-то мере понять смысл многих относящихся к нему фактов.

4. В заключение хотелось бы сказать несколько слов о физиологическом значении обратной связи. Этот вопрос, бесспорно, тоже очень сложный и важный, и в настоящее время ответ на него может быть дан только в самых общих чертах и в весьма осторожной форме.

Прежде всего следует сказать, что допущение существования наряду с прямой связью также и обратной связи между условнорефлекторно спаренными нервными пунктами, т. е. допущение об образовании нервного кольца в качестве центрального звена дуги условного рефлекса, позволяет распространить и на условнорефлекторную деятельность один из основных принципов современной нейрофизиологии, а именно, принцип кольцевого взаимодействия центральных нервных структур как важного момента их рефлекторной деятельности (Лоренте де Но — *Logente de No*, 1938; Бернс — *Berns*, 1958; Бремер — *Bremer*, 1953; Ройтбак, 1962, и др.). Далее, этим допущением получает существенное подкрепление и структурное обоснование одно фундаментальное положение, давно существующее в учении об условнорефлекторной деятельности, а именно положение о существовании постоянного взаимодействия между спаренными нервными очагами условного и безусловного рефлексов.

Судя по всему, существует множество форм взаимодействия через посредство прямых и обратных связей между этими очагами, а также ряд способов осуществления этого взаимодействия. В одних случаях через обратные связи посредством импульсного возбуждения достаточной интенсивности могут осуществляться настоящие обратные условные рефлексy, как это допускал И. П. Павлов в отношении двигательных условных рефлексов, составляющих физиологическую сущность произвольных движений, и, как это было показано нашими сотрудниками, и в отношении разных двигательных рефлексов, и в отношении ряда вегетативных рефлексов. В этих случаях, в зависимости от обстоятельств, роль сигнального раздражителя играет то один, то другой из спаренных раздражителей.

В других случаях, благодаря наличию между условнорефлекторно спаренными нервными очагами, наряду с прямой связью, также и обратной, становится возможным многократное кольцевое вращение импульсного возбуждения умеренной интенсив-

ности между ними, что может привести к значительному удлинению условной реакции в одном или в двух направлениях, а то и к усилению ее. Сомнений быть не может, что с этой точки зрения, лучше, чем с любой другой, возможно понять и объяснить физиологические механизмы давно известного явления продолжительного протекания условного рефлекса при кратковременном действии условного раздражителя, явления, изучению которого много внимания уделял П. С. Купалов совместно с сотрудниками. Отметим, что П. С. Купалову же в основном принадлежит упомянутая выше интерпретация этого факта. Мы только отмечаем роль обратной связи при этом.

Но допустимо взаимодействие через прямую и обратную связь между условнорефлекторно спаренными нервными пунктами также и посредством неимпульсного возбуждения, а также по механизму электротона, т. е. допустимы и такие способы взаимодействия между ними, которые влекут за собой изменение функционального состояния надлежащих центральных нервных структур, создают ту или иную рабочую готовность в них, в том числе и к восприятию сигнальных раздражителей. Во всяком случае, при таком допущении могут быть удовлетворительно поняты механизмы многих сложных явлений в условнорефлекторной деятельности, в том числе физиологический механизм явления переключения в условнорефлекторной деятельности, обстановочного условного рефлекса, динамического стереотипа и других разновидностей сложных тонических условных рефлексов.

ЛИТЕРАТУРА

- Антал И. Цит. по С. Dostalek, 1961.
- Беритов И. С. 1932. Индивидуально приобретенная деятельность центральной нервной системы. Тбилиси. Госиздат.
- Варга М. Е. 1955. Журн. высш. нервн. деят. (ВНД), 5, 723.
- Варга М. Е. и Прессман Я. М. 1963. В кн. «Нервные механизмы условнорефлекторной деятельности». М., Изд-во АН СССР, стр. 3.
- Зеленый Г. П. 1937. VI Всесоюзн. съезд физиол., биохим. и фармакол. Тбилиси, стр. 165.
- Конорский Ю. М. и Миллер С. М. 1936. Труды Физиол. лабор. И. П. Павлова, 6, 119.
- Крестовников А. Н. 1913. Труды Об-ва русск. врачей в СПб, 80, 205.
- Купалов П. С. 1955. Журн. ВНД, 5, 463.
- Лян Чжи-ань. 1962. Труды Ин-та ВНД, 7, 155.
- Нарбутович И. О. и Подкопаев Н. А. 1936. Труды Физиол. лабор. И. П. Павлова, 6, 5.
- Павлов И. П. 1938. Двадцатилетний опыт изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных М. —Л., Биомедгиз.
- Пименов П. П. 1908. Особая группа условных рефлексов. Дисс. СПб.
- Ройтбак А. И. 1962. В кн. «Электрофизиологическое исследование высшей нервной деятельности». М., Изд-во АН СССР, стр. 87.
- Скипин Г. В. 1947. О механизмах образования условных пищевых рефлексов. М., «Советская наука».
- Стручков М. И. 1964. Журн. ВНД, 4, 635.

- Федоров В. К. 1955. Физиологические особенности двигательного анализатора собаки. Л., Медгиз.
- Bremer F. 1953. Some problems in neurophysiology. London, Athlone press.
- Burns B. D. 1958. The mammalian cerebral cortex. London, Arnold.
- Dostalek C. 1961. Wiss. Z. Karl-Marx-Univ. Leipzig.
- Dostlek C. 1964. Rückläufige bedingte Verbindungen, Prague — Berlin.
- Lorente de No L. 1938. J. Neurophysiol., 1, 195.
- Kalischer O. 1907. Sitzungsber. Preuss. Acad. Wiss. Berlin, 10, 204.

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ АРХИТЕКТУРЫ СЛОЖНЫХ ЭЛЕКТРООБОРОНИТЕЛЬНЫХ ДВИГАТЕЛЬНЫХ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ¹

При поистине огромном многообразии условных рефлексов их принципиальная схема, основные физиологические особенности и биологическое значение остаются по существу одними и теми же. Отличаются ли условные рефлексы друг от друга по роду, знаку, типу, принципу сигнализации, порядку, степени и характеру сложности или по другим показателям, — во всех случаях в их основе лежит замыкание условной связи, они, в конечном итоге, являются качественно специфическим продуктом синтеза прирожденных рефлексов и обладают более высокого ранга адаптивными свойствами, чем последние.

В многообразии форм условных рефлексов особое место занимает их вариация по степени сложности и по характеру усложнения их структуры. Некоторые сложные формы условных рефлексов, с преимущественным усложнением сигнализационного их звена, как, например, условные рефлексy на одновременные и последовательные комплексы раздражителей, цепные условные рефлексy, привлекали внимание И. П. Павлова и его учеников и последователей на протяжении многих лет и разработаны удовлетворительно. Другие формы сложных условных рефлексов, в особенности двигательных, были изучены ими менее систематически и обстоятельно. Отчасти в силу этого, отчасти в силу некоторых специфических особенностей функционирования скелетно-двигательной системы, значительно усложняющих экспериментальное изучение моторных условных рефлексов и в особенности интерпретацию полученных при этом данных, у ряда исследователей возникло представление о том, что существуют формы сложных двигательных условных рефлексов, которые будто бы принципиально отличаются от классических павловских условных рефлексов. Речь идет о рефлексax, известных в литературе под названием условных рефлексов второго типа, гетеродинамических или инструментальных условных рефлексов. Суть дела не в названии, конечно. При огромном многообразии форм условных

¹ В кн. «Нервные механизмы двигательной деятельности». М., изд-во «Наука» 1966.

рефлексов с теми или иными специфическими их особенностями вполне закономерно и даже необходимо охарактеризовать и по-разному именовать каждую из них, систематизировать и классифицировать их и т. п. В данном случае вопрос ставится иначе, а именно: о том, что якобы условные рефлексы второго типа коренным образом отличаются от классических и что именно они составляют физиологическую основу двигательных навыков. В силу всего этого в литературе эти два типа условных рефлексов постоянно противопоставляются друг другу.

Такого рода взгляды по праву могут рассматриваться как крайнее выражение давно бытующих в физиологии тенденций переоценки значения специфичности скелетно-моторных условных рефлексов. Когда-то давно на этой основе отдельными нашими учеными утверждалось, например, что элементарным электрооборонительным условным рефлексам не присущи свойства внутреннего торможения, взаимной индукции процессов возбуждения и торможения и т. п. Но известно, что последующие экспериментальные исследования, проведенные нами, Ходоровым и другими, показали несостоятельность этой точки зрения. Применительно к условным рефлексам второго типа эта тенденция оказалась более уживчивой. Не представляется возможным, да и необходимым здесь специально и обстоятельно охарактеризовывать эти рефлексы или же критически излагать существующие на них воззрения. Мы ограничимся лишь необходимыми короткими ссылками и замечаниями по ходу изложения материала. Хотелось бы только отметить то обстоятельство, что, кроме явных сторонников и противников взгляда о принципиальном отличии условных рефлексов второго типа от классических, имеются и такие исследователи, которые придерживаются как бы половинчатой точки зрения в этом вопросе, т. е. отвергая эти взгляды в одних отношениях, разделяют их в других. Существование разных точек зрения по этому вопросу, равно как и по любому другому сложному научному вопросу, — явление закономерное в науке, а деловая и корректная дискуссия по таким вопросам между учеными разных убеждений — проверенный жизнью и временем общеизвестный мощный фактор научного прогресса.

Интересуясь этим вопросом давно и будучи убежденным противником концепции о принципиальном отличии условных рефлексов второго типа от классических, мы имели возможность неоднократно отстаивать свою точку зрения в устных и печатных выступлениях, стараясь, по мере возможности, подтвердить ее правильность новыми фактами как из своей лаборатории, так и из других лабораторий. Продолжая развивать эту линию, мы намерены в настоящем сообщении поставить на обсуждение несколько дискуссионных вопросов относительно функциональной архитектуры одного весьма интересного варианта сложных электрооборонительных двигательных условных рефлексов, к

разработке которого ходом дел мы стали иметь непосредственное отношение за последние годы. Речь идет о варианте двигательных защитных условных рефлексов, установленном Г. П. Зеленым и сотрудниками еще в 30-х годах. Он сводится к тому, что подопытное животное выучивается сгибательным движением одной из лап отключать электрический ток, раздражающий другую конечность или другую часть тела. Много лет спустя эти рефлексы привлекли внимание Г. В. Скипина, в лаборатории которого для их изучения была разработана специальная, довольно совершенная методика точной графической регистрации рефлексов, позволяющая оценить их качественно и количественно, чем она выгодно отличается от других существующих методик изучения условных рефлексов второго типа. При помощи этой методики сотрудники лаборатории за сравнительно короткий период времени успели получить много оригинальных, интересных и весьма ценных фактов относительно закономерностей образования, осуществления и торможения этого типа рефлексов. Оценивая по достоинству факты этой высокоинициативной группы энергичных исследователей, мы одновременно с этим должны сказать о нашем критическом отношении к принятой Г. В. Скипиным и ими трактовке части этих фактов и к теоретическому освещению вытекающих из этих фактов вопросов. Взгляды авторов по отдельным частным вопросам представлялись достаточно обоснованными и не вызывали возражений, но по другим вопросам они были недостаточно ясны, последовательны и аргументированы и, как мне казалось, не всегда находились в гармонии со взглядами и идеями И. П. Павлова на предмет.

Проведенное несколько лет тому назад слияние двух лабораторных коллективов, имевших опыт разработки вопросов сложных двигательных рефлексов при помощи разных методических приемов и с несколько отличных друг от друга точек зрения, коллективов, объединенных в целом общими идейными рамками учения Павлова о высшей нервной деятельности, позволило обсуждать эти вопросы при непосредственном общении, регулярно и обстоятельно, попытаться осветить их при этом с разных теоретических позиций, наметить и провести новые экспериментальные исследования. У нас сложилось впечатление о явно благоприятных результатах этой совместной экспериментальной и теоретической работы по разработке сложной и актуальной проблемы высшей нервной деятельности. Частично это нашло свое отражение в коллективном докладе Р. Л. Гасановой, Н. Г. Ивановой и И. Б. Козловской, а также в докладе И. Ф. Аслановой на настоящей конференции. Нам представляется, во всяком случае, что яснее стали перспективы дальнейшего развития проблемы и шире стал горизонт исследовательской работы по ее разработке. Может быть, нам удастся в какой-то мере показать это при конкретном обсуждении в настоящем сообщении некоторых

актуальных и дискуссионных вопросов относительно особенностей этого варианта защитных двигательных условных рефлексов и их функциональной архитектуры, а также при попытке подойти к их освещению с несколько новых позиций, привлечь к этому делу некоторые новые нейрофизиологические концепции, в том числе и еще не использованные в этих целях глубокие идеи И. П. Павлова.

Мы намерены обсудить в настоящем сообщении три взаимосвязанных конкретных вопроса функциональной архитектуры и особенностей интересующей нас вариации сложных электрооборонительных двигательных условных рефлексов, а именно: а) вопрос о подкрепляющем рефлексе и сходстве условного рефлекса с безусловным, б) принципиальную архитектуру условного рефлекса, в) особенности развития условного торможения при этих рефлексах.

Много лет назад Ю. Конорский и С. Миллер впервые подняли вопрос о том, что в условных рефлексах второго типа условный эффект не является воспроизведением эффекта подкрепляющего безусловного раздражителя, не является копией безусловного рефлекса, чем, по их мнению, эти рефлексы, в первую очередь, и отличаются от классических условных рефлексов. В последующем этот тезис нашел поддержку со стороны многих зарубежных и некоторых советских ученых применительно к разным вариациям сложных двигательных условных рефлексов. Этот тезис стал применяться, в частности, и в отношении интересующей нас здесь вариации сложных двигательных условных рефлексов Г. П. Зеленым, Г. В. Скипиным и др. Обсуждение этого вопроса в общей его постановке отвлекло бы нас слишком далеко от задач настоящего сообщения. Применительно же к данной вариации условных рефлексов, к наиболее типичному приему выработки этих рефлексов, когда сгибание отключающей токи лапы осуществляется в ответ на раздражение другой лапы или другого участка тела, несостоятельность этого тезиса явствует, с нашей точки зрения, из следующего. Такое допущение имело бы какое-то основание в том случае, если бы безусловнорефлекторное движение возникало только в раздражаемой лапе или участке тела. В таком случае условнорефлекторно вызываемые движения других лап были бы чем-то отличным от этого безусловнорефлекторного движения. В действительности же дело обстоит совершенно иначе. Сгибательное движение левой передней лапы собаки в ответ на электрокожное раздражение правой задней ее лапы, каким бы механизмом это движение ни было обусловлено, является таким же безусловным рефлексом, как и сгибание самой раздражаемой лапы. Можно считать их, как и возникающие при этом движения других частей тела, элементами сложного безусловного защитного двигательного рефлекса. В условиях данной методики одно только сгибание левой

передней лапы избавляет животное от болевого раздражения, поэтому по причинам, о которых речь будет ниже, в комплексе множества движений, осуществляемых животными при болевом раздражении, именно данное движение приобретает значение подкрепляющего рефлекса, на его основе и вырабатывается защитный двигательный условный рефлекс. Правильность этого допущения, сделанного в известной мере еще Г. П. Зеленым, в настоящее время может быть подкреплена некоторыми достоверными фактами.

Как известно по косвенным и прямым данным многих прежних и современных исследователей, в том числе и наших сотрудников, в процессе выработки условного рефлекса происходит значительное повышение возбудимости центральных нервных структур подкрепляющего рефлекса и понижение возбудимости центральных структур собственного рефлекса сигнального раздражителя—ориентировочного рефлекса или определенного безусловного рефлекса. Применительно же к интересующему нас здесь варианту сложных оборонительных двигательных условных рефлексов опытами Р. Л. Гасановой и специальными опытами И. Б. Козловской было показано, что, по мере выработки и формирования этих рефлексов, возбудимость центральных структур сгибательного рефлекса передней левой лапы значительно повышается, а возбудимость центральных структур сгибательного рефлекса раздражаемой задней правой лапы значительно снижается, в силу чего болевые раздражения умеренной интенсивности со временем перестают вызывать этот рефлекс, продолжая даже с нарастающей легкостью вызывать рефлекторное сгибание отключающей передней лапы. О том, что в условиях этих экспериментов в кортикальных структурах отключающей ток лапы создается очаг большого возбуждения, говорит и другой факт названных сотрудников лаборатории. Если в стадии упрочения локального защитного двигательного условного рефлекса левой передней лапы отключающий ток рычаг прикрепляется к другой передней лапе, флексия которой теперь может избавить животное от болевого раздражения, то в течение ряда дней условные сигналы по-прежнему вызывают локальный двигательный рефлекс левой передней лапы, и лишь со временем она уступает свою роль лапе с отключающим рычагом.

При таком положении дел условнорефлекторное сокращение левой передней лапы в ответ на электрокожное раздражение правой задней лапы или на дистантный раздражитель как раз и есть подлинное воспроизведение, или «копия», осуществляемого этой же передней лапой безусловнорефлекторного движения.

Из сказанного следует, что в обсуждаемом здесь варианте условных рефлексов, так же как и при классических, условные и безусловные рефлексы осуществляются не разными, а одним и тем же эффекторным органом и в одинаковом функциональном

плане. Таким образом, применительно к этому варианту условных рефлексов совершенно очевидна несостоятельность упомянутого выше тезиса в его тривиальной формулировке, т. е. тезиса о том, будто в этом варианте условных рефлексов, в отличие от классических, условные рефлексы не воспроизводят безусловные, не являются их копией, несходны с ними или же не осуществляются теми же эффекторными органами, что и они.

Встает важный и сложный вопрос, каким образом в сложной калейдоскопии двигательных реакций, вызываемых болевым раздражением, подкрепляющим рефлексом или базой для выработки условных рефлексов становится именно отключающее ток безусловнорефлекторное движение, а не какое-либо другое, в том числе и движение раздражаемой лапы? Какие биологические и физиологические предпосылки к этому?

Напомним, что физиологический механизм подкрепления вообще является одним из важнейших и далеко еще не разгаданных вопросов во всей церебральной деятельности.

За последние годы Досталек, Л. И. Крячко и другие исследователи на основании накопленного ими фактического материала высказывают в разных формах мысль, суть которой сводится к допущению, что при действии на организм разного рода патогенных факторов, способных значительно нарушить вегетативные функции организма, базой для выработки условных рефлексов служат не вызванные ими патологические реакции как таковые, а возникающие при этом реакции противодействия организма. По существу говоря, ими в несколько половинчатой форме ставится вопрос об использовании идеи гомеостаза для удовлетворительного освещения ряда запутанных явлений, касающихся защитных вегетативных условных рефлексов. Нам казалось своевременным поднять вопрос о включении идеи о гомеостазе в учение о высшей нервной деятельности в полный голос и со всей определенностью и, что в данном случае особенно существенно, распространить ее также на сферу скелетно-моторной защитной рефлекторной деятельности организма, т. е. считать, что базой для выработки условных рефлексов этого рода служат те врожденные двигательные рефлексы, которые противодействуют болезнетворному агенту или избавляют организм от него. Нам представляется, что это допущение находится в полной гармонии с идеями Павлова, в частности с его высказыванием о том, что для работы скелетно-моторной системы общим физиологическим законом является «движение ко всему, захватывание всего, что сохраняет, обеспечивает целостность животного организма, уравнивает его с окружающей средой — положительное движение, положительная реакция; и, наоборот, движение от всего, отбрасывание, выбрасывание всего, что мешает, угрожает жизненному процессу, что нарушило бы уравнивание организма со средой — отрицательная реакция, отрицательное движение» (Павлов, 1938, стр. 703).

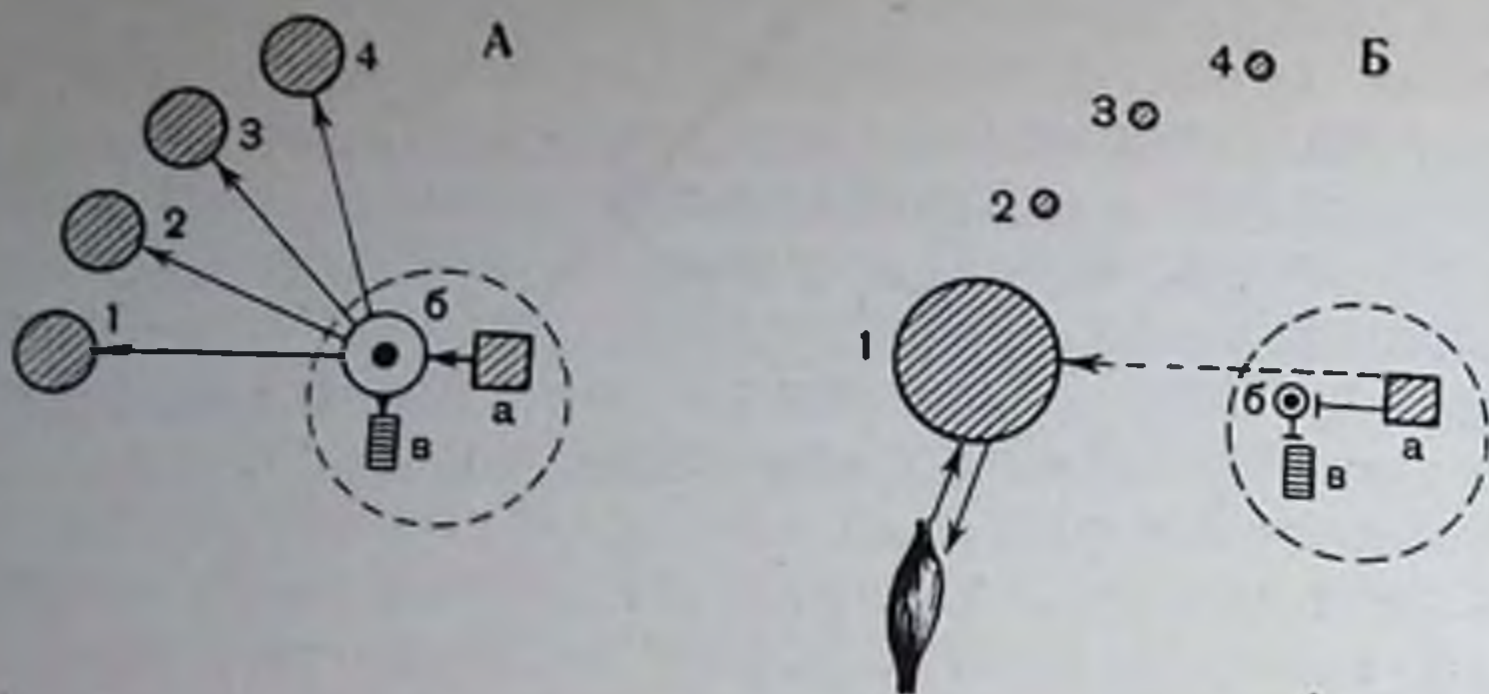


Рис. 1. Схематическое изображение уровня возбуждения в кортикальных «очагах» раздражаемой лапы (пунктирный круг, в котором афферентное (а), промежуточное (б), эфферентное звено (в) рефлекторной дуги) и в «очагах» других моторных органов (1, 2, 3, 4)

А — до отключения раздражающего тока; Б — после неоднократного отключения раздражающего тока одной из лап (1)

Хотя с такой широкой общебиологической точки зрения и можно в какой-то мере понять, почему в случае интересующего нас варианта условных рефлексов подкрепляющим рефлексом или базой для выработки защитного двигательного условного рефлекса становится именно сгибание отключающей ток передней лапы, тем не менее подобным допущением физиологические механизмы этого становления еще не раскрываются в достаточной мере.

Каков же этот механизм, какие факторы создают или содействуют созданию очага повышенной возбудимости в центральных структурах рефлекторной дуги сгибательного рефлекса отключающей ток лапы? Вопрос этот не может быть удовлетворительно освещен в настоящее время и нуждается в специальной экспериментальной разработке. Но представляется возможным уже сейчас высказать по этому поводу некоторые соображения, основываясь по мере возможности на имеющихся к вопросу отношении фактах и положениях нейрофизиологии.

Имеется известное основание считать, что защитная роль массовых двигательных реакций организма при локальных болезнетворных воздействиях проявляется не только в том, что они в отдельности или в совокупности могут избавить организм от вредоносного агента. Подобные движения в состоянии поддерживать и наращивать возбуждение в соответствующих им центральных «очагах» путем кольцевого вращения возбуждения между периферическим двигательным аппаратом и этими «очагами»; последние же, в свою очередь, в состоянии посредством индукционного или сопряженного торможения на очаг болевого возбуждения ослабить его вредное воздействие на организм.

Роль массовых скелетно-моторных движений как источника поддержки и наращивания возбуждения в соответствующих им

нервных «очагах» и как реакции противодействия выступает здесь в общей форме, безотносительно к отдельным очагам. Но если на фоне такого массового движения какое-нибудь отдельное движение приводит к прекращению болевого раздражения, то это может служить особым, специфическим и более мощным источником для сепаратного наращивания возбуждения и повышения возбудимости в соответствующем этому движению кортикальном «очаге». Механизм этого явления представляется нам примерно в следующем виде. Совпадение во времени состояния активности «очага» отключающего локального движения со следовым возбуждением «очага» избавленной от болевого раздражения конечности может создать условие для преимущественного и направленного движения этого следового возбуждения именно в «очаг» активно действующей лапы и усиления наличного возбуждения в последнем, так как на данный отрезок времени только этот «очаг» находится в деятельном состоянии, а остальные «очаги» находятся в состоянии относительного покоя. Повторение подобной истории может привести к стойкому повышению возбудимости «очага» отключающего ток движения, к превалированию его над остальными «очагами», к развитию на последних сопряженного торможения, охватывающего, как мы полагаем, промежуточное звено соответствующих рефлекторных дуг и не захватывающего афферентные их звенья, и, наконец, к образованию условной связи между вновь сформированным очагом «большого возбуждения» отключающей ток лапы и афферентным звеном очага раздражаемой лапы.

Эти представления в целях наглядности изображены также на схематическом рис. 1.

Сказанным выше не охватываются все аспекты вопроса о воспроизведении условным рефлексом безусловного рефлекса применительно к обсуждаемому варианту сложных оборонительных двигательных условных рефлексов. В частности, нуждается еще в освещении факт явного несходства «тонического» по форме условнорефлекторного сгибания отключающей ток передней лапы и лежащих в его основе безусловнорефлекторных дискретных движений той же лапы. Хотя условнорефлекторная природа преобразования серий дискретных движений в единое «тоническое» сокращение совершенно очевидна и была правильно отмечена еще первыми исследователями феномена, тем не менее явление остается еще недостаточно analyzed и понятным до сих пор. Хотелось бы высказать несколько соображений по этому поводу.

Заметим, что вопрос об изменении безусловных рефлексов при выработке на их основе условных рефлексов или же при систематическом их осуществлении давно привлекает внимание исследователей. В настоящее время уже накоплен по этому вопросу значительный фактический материал, и о природе и меха-

низмах этих изменений высказываются разные точки зрения, говорить о которых здесь не представляется возможным. Нами, в частности, высказана мысль о том, что на современном уровне развития нейрофизиологии наиболее солидной научной базой для понимания сущности изменений, претерпеваемых безусловными рефлексам в отмеченных выше условиях, могла бы служить идея Павлова о функциональных связях, возникающих между клетками кортикального «очага» при его систематическом рефлексорном возбуждении. Основываясь на этой идее и учитывая данные и положения современной нейрофизиологии о так называемой постактивационной потенциации, т. е. явление более или менее стабильного повышения возбудимости нервных структур при их систематическом активировании, мы сочли возможным несколько лет назад выдвинуть концепцию о «местном условном рефлекс», или о «местном условном состоянии», подразумевая под этим образование новых, по существу своему внутренних условных связей между клетками данной популяции в результате систематической ее активации и возникающей при этом повышенной ее возбудимости. Все это, естественно, должно иметь своим следствием изменение характера внешнего рефлекса, осуществляемого данной популяцией, и играть важную роль в образовании адекватного условного рефлекса.

Нам представляется, что применительно к скелетно-моторным рефлексам идея о «местном условном состоянии» является более заманчивой и перспективной, чем для рефлексов другого рода. Это явствует из того факта, что двигательные органы весьма сложны по своей структуре, что по существу каждый из них состоит из большого числа отдельных мелких органов — мышц, по-разному расположенных, обладающих зачастую разными функциональными свойствами, способных по-разному комбинироваться и комплексироваться в своей рефлексорной деятельности. В силу всего этого такой двигательный рабочий орган в состоянии разнообразить свою работу в весьма широких пределах даже в рамках одной безусловнорефлексорной интеграции, а условнорефлексорная, в первую очередь местноусловнорефлексорная интеграция, расширяет эти пределы многократно.

С развиваемой здесь точки зрения упомянутое выше преобразование дискретных движений конечности в слитное «тоническое» по форме условнорефлексорное сокращение можно представить себе как процесс создания новой формы движения путем местного условнорефлексорного синтеза безусловнорефлексорных сокращений множества ее мышц. В конечном итоге и здесь условный рефлекс основан на соответствующем безусловном рефлекс. Вопрос же о воспроизведении безусловного рефлекса условным или об их сходстве приобретает здесь несколько другой оттенок, должен быть поставлен на другом уровне — по отношению к составным функциональным единицам сложного ра-

бочего органа. Разумеется, в данном случае речь идет не о точном воспроизведении безусловного рефлекса условным, не об их идентичности, а об определенном их сходстве.

Из всего сказанного выше явствует, что функциональная архитектура интересующего нас здесь варианта защитного двигательного условного рефлекса характеризуется некоторыми специфическими особенностями. Электрокожное раздражение, сохраняя значение безусловнорефлекторного раздражителя, приобретает со временем также значение сигнального раздражителя, как это было отмечено еще Г. П. Зеленым. Условный рефлекс вырабатывается при этом не на базе двигательного рефлекса раздражаемой лапы, а на базе вызванного тем же раздражением движения другой лапы, отключающего раздражающий ток, движения, которое таким образом играет при этом роль подкрепляющего рефлекса.

К этим специфическим особенностям функциональной архитектуры данного варианта условного рефлекса добавляются новые особенности, как только на базе этого рефлекса вырабатывается условный рефлекс на дистантный индифферентный раздражитель. В этом вопросе также существует несколько неясных пунктов, и хотелось бы сказать несколько слов также о них.

Фактическая сторона дела сводится к следующему: когда сгибательный условный рефлекс передней левой лапы на электрокожное раздражение правой задней лапы уже выработан и отшлифован, то систематическое применение индифферентного дистантного звукового или зрительного раздражителя за 5—10 сек. до начала электрокожного раздражения приводит к образованию двигательного условного рефлекса сначала в виде сгибательного движения раздражаемой задней лапы, а затем сгибания отключающей ток передней лапы. При этом вновь выработанные условные рефлексы на дистантный раздражитель повторяют первоначальную динамику рефлексов на электрокожное раздражение: рефлекс задней лапы со временем затормаживается, рефлекс передней лапы усиливается, совершенствуется и упрочивается. Эти факты принято интерпретировать как доказательство образования на дистантный раздражитель двух сепаратных условных связей и, соответственно, двух разнотипных двигательных условных рефлексов: классического — на раздражаемую лапу и так называемого условно-условного — на отключающую ток лапу. Вопрос о возможности установления при этом также и опосредованной условной связи дистантного условного раздражителя с кортикальным очагом отключающей лапы, т. е. связи через посредство кортикального очага раздражаемой лапы, оставался открытым. А между тем обстоятельное знакомство с накопленным богатым фактическим материалом по этому вопросу приводит к твердому убеждению, что такая условная связь в данном случае в действительности вырабатывается, закрепляет-

ся и обуславливает некоторые такие особенности функционирования и торможения условных рефлексов на дистантный раздражитель, которые оставались непонятными до сих пор.

Наиболее убедительным доказательством образования двойной или дублированной однонаправленной условной связи между кортикальным очагом дистантного раздражителя и очагом отключающей ток передней лапы — опосредованной через очаг раздражаемой лапы (а и б на рис. 2, А) и прямой (в на том же рис.) — является, с нашей точки зрения, своеобразный характер вызванного этим раздражителем условнорефлекторного движения названной лапы. На кимограммах часто можно видеть, что рефлекс этот состоит как бы из двух частей, что находит свое выражение либо в двухступенчатом характере линии его записи (рис. 2, Б), либо в различном по глубине и продолжительности спаде этой линии, порой расчленяющем последнюю на две части (рис. 2, В). Особенно наглядно это заметно при выработке условного рефлекса на слабый или умеренной интенсивности дистантный раздражитель и в начальном периоде выработки условного рефлекса. По мере усовершенствования и упрочения рефлекса этот спад становится менее заметным и исчезает, но после этого, временами, в зависимости от разных обстоятельств, он появляется вновь. Конечно, такого рода колебания в уровне двигательного условного рефлекса отключающей ток лапы могут быть результатом флюктуаций в уровне возбуждения единственной ус-

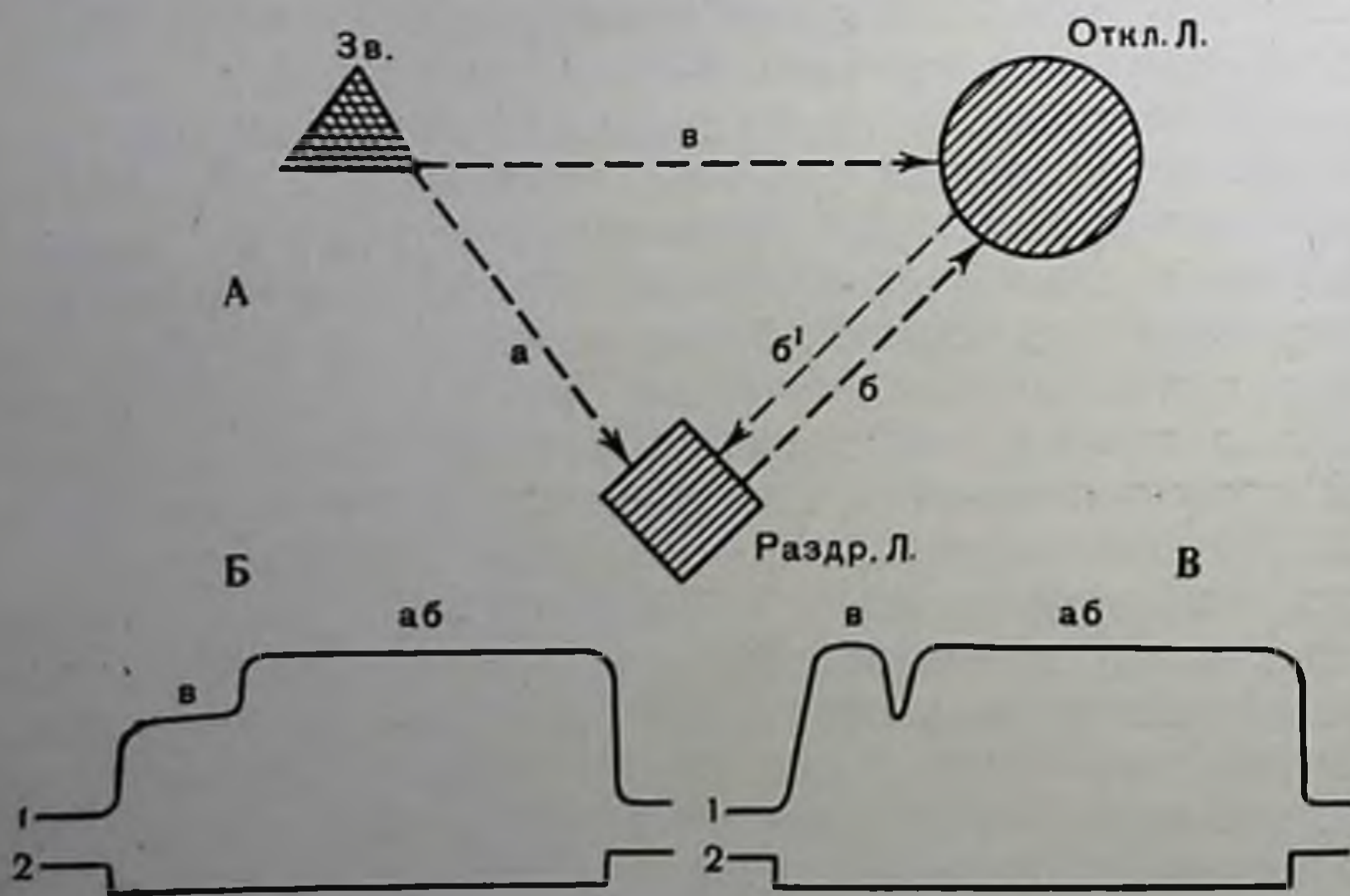


Рис. 2. Схематическое изображение (А) процесса образования условной связи между кортикальными «очагами» индифферентного раздражителя (Зв.) и отключающей ток лапы (Откл. Л.); опосредованная (а и б) через «очаг» раздражаемой лапы (Раздр. Л.) и прямая (в) связь

Б и В — схематическое изображение разных вариаций двигательного условного рефлекса (1) и отметки условного раздражения (2)

ловной связи, но резкий характер этих колебаний свидетельствует о малой вероятности подобного допущения. Более убедительным представляется наше допущение о том, что эти резкие и четко очерченные колебания в уровне локального условнорефлекторного двигательного акта обусловлены наличием двух разных, но однозначных и однонаправленных условных связей между очагом дистантного условного раздражителя и очагом отключающей ток передней лапы, которые возникают и формируются не строго одновременно и по которым условное возбуждение, возникшее в одном и том же очаге, достигает пункта назначения не одновременно, по крайней мере в начальном периоде образования и формирования условного рефлекса. Пока значительно труднее сказать, какая часть рефлекса обусловлена активностью какой из этих связей? По некоторым показателям можно предположить, что начальная часть рефлекса обусловлена активностью прямой условной связи (в на рис. 2, Б и 2, В), а последующая часть — активностью опосредованной условной связи (а и б на рис. 2, Б, В), одной или совместно с прямой связью. Но для более точного решения этого вопроса потребуются специальные эксперименты. В совместной активности этих однозначных и однонаправленных условных связей иногда может выделиться также функция условной связи между раздражаемой и отключающей лапами (б на рис. 2, А), чем, очевидно, и обусловлено появление дополнительных спадов, ступеней или всплесков на кривой записи рефлекса.

К сожалению, все еще отсутствуют факты, свидетельствующие в убедительной форме о формировании двойной условной связи между кортикальными очагами раздражаемой и отключающей лап, т. е., наряду с указанной на схеме прямой связью б, также и обратной связи б'. Однако существование такой связи представляется нам весьма вероятным, и под углом зрения такого допущения можно удовлетворительно объяснить факт существования определенного антагонизма между рефлексами, осуществляемыми двумя этими конечностями как в фазах выработки базального условного рефлекса и условного рефлекса на посторонний раздражитель, так и при торможении этих рефлексов. Изменение соотносительной силы возбуждения в кортикальных очагах этих рефлексов в ту или иную сторону могло служить достаточной функциональной основой для превалирования одной или другой из этих связей или для одновременной работы обеих связей. Многочисленные факты нашей лаборатории дают достаточное основание для такого предположения. Для окончательного решения вопроса о существовании обратной связи между кортикальными очагами двух конечностей в данных условиях потребуются новые, более веские экспериментальные исследования.

В заключение напомним, что вопрос о возможности образования одновременно прямой и опосредованной условной связи меж-

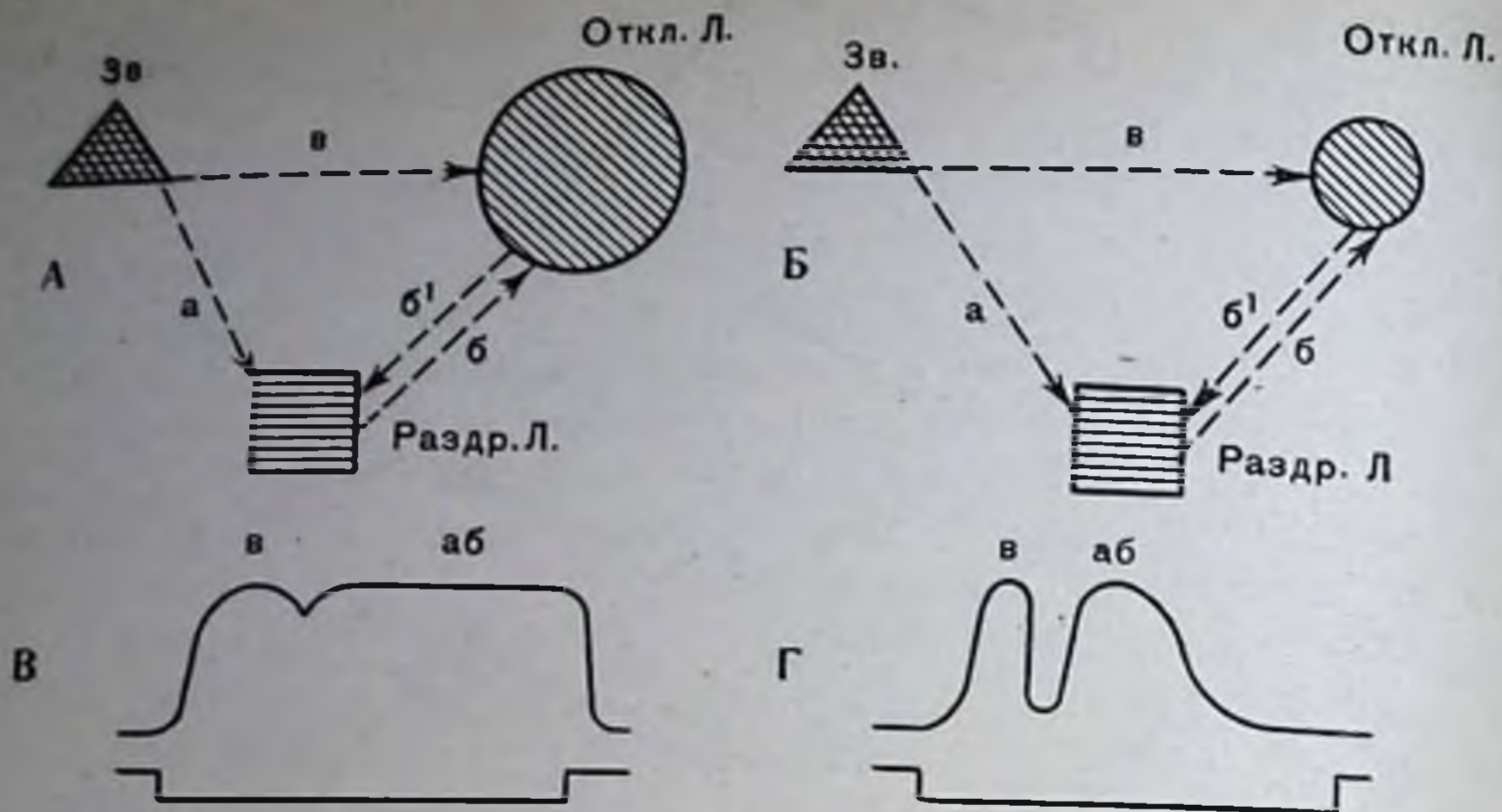


Рис. 3. Схематическое изображение процесса угашения сложного оборонительного двигательного условного рефлекса на дистантный раздражитель

А — соотношение уровня возбуждения заинтересованных кортикальных «очагов» до угашения; Б — то же, в процессе угашения; В — рисунок рефлекса до угашения; Г — то же, в процессе угашения

Обозначения те же, что и на рис. 2

ду мозговыми пунктами сигнального и подкрепляющего раздражителей был поднят еще И. П. Павловым применительно к комплексным условным рефлексам, в последующем Л. Г. Ворониным в отношении цепных условных рефлексов, а В. Вырвицкой и другими — в отношении пищевых условных рефлексов второго типа.

Наше допущение относительно существования подобных связей при данном виде сложных двигательных условных рефлексов позволяет более удовлетворительно объяснить не только некоторые особенности их образования и функционирования, но и некоторые черты их торможения.

Прибегая к некоторой абстракции, можно сказать, что вообще условное торможение возникает тогда, когда уровень возбуждения «очага» подкрепляющего рефлекса по той или иной причине снижается и со временем становится ниже уровня возбуждения «очага» сигнального раздражителя. Хотя имеющиеся в настоящее время фактические данные по торможению сложных двигательных условных рефлексов, которые являются предметом настоящего сообщения, носят весьма фрагментарный характер и пока не поддаются строгой систематизации и обобщению, тем не менее можно с известной уверенностью сказать, что упомянутое выше правило торможения приложимо и к этой разновидности условных рефлексов. Мы не намерены ни излагать этот материал, ни пытаться аргументировать только что высказанное положение. В соответствии с основной целью настоящего сообщения мы хотели бы сказать несколько слов об одной особенности развития торможения этих рефлексов, выявленной в эксперимен-

тах Р. Л. Гасановой и Н. Г. Ивановой. Изучая динамику угашения этих рефлексов при отмене болевого раздражения и при «холостных» сгибаниях отключающей лапы (т. е. при таких положениях рычага, когда сгибание этой лапы не приводит к прекращению болевого раздражения), а также динамику развития дифференцировки и запаздывающего рефлекса на дистантные раздражители, они установили любопытное явление, а именно: развитие торможения при всем этом происходит преимущественно «с конца». Но бывает и так, что оно развивается «с начала», а иногда как «с начала», так и «с конца». Мы еще далеки даже от удовлетворительного знания условий, при которых возникают те или другие из этих вариаций условного торможения, не говоря уже о глубоких причинах и механизмах их. Но при первом приближении к познанию причин этого явления нам представляется, что под углом зрения нашего допущения о существовании двух однородных, однозначных и однонаправленных условных связей между кортикальными «очагами» дистантного раздражителя и отключающей ток передней лапы можно понять причины его возникновения лучше, чем с других точек зрения. Если считать, что разные фрагменты единого условнорефлекторного сокращения отключающей ток лапы обусловлены активностью двух разных условных связей, отличающихся друг от друга своими функциональными особенностями, то легко понять, что в зависимости от очередности торможения последних, суммарный условный рефлекс может ослабляться и «сокращаться» во времени с разных концов или же одновременно с двух концов (рис. 3).

Гипотетический характер только что высказанного положения, равно как и обрисованного в сообщении представления о функциональной архитектуре сложных оборонительных двигательных условных рефлексов, совершенно очевиден. Им предстоит суровая проверка в целенаправленных экспериментальных исследованиях.

К ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ АРХИТЕКТУРЕ ИНСТРУМЕНТАЛЬНЫХ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ¹

В современной науке отношение к условным рефлексам характеризуется двумя не гармонирующими между собой особенностями. С одной стороны, за последние десятилетия во многих странах мира резко возрос интерес нейрофизиологов и психологов к условным рефлексам. А с другой стороны, все еще существуют концепции, недооценивающие, а то и отрицающие реальное значение условных рефлексов в приобретении навыков в целостных поведенческих актах и высшей нервной деятельности в целом. Эти концепции неоднородны как по существу, так и по ас-

¹ Доклад на XVIII Международном психологическом конгрессе.—Журн. высш. нервн. деят., 1966, т. 16, вып. 4.

пектам подхода к предмету; мы здесь коснемся только той из них, которая прямо связана с темой настоящего нашего симпозиума. Мы имеем в виду точку зрения о том, что классические условные рефлексы не могут служить физиологической основой двигательного поведения животных, что двигательные навыки не могут быть сведены к таким рефлексам. Сторонники этой точки зрения считают, что физиологической основой навыков и двигательного поведения вообще служат лишь особого рода выработанные двигательные рефлексы, известные под названием инструментальных, оперантных, или второго типа условных рефлексов и отличающиеся якобы коренным образом от классических.

В какой мере правильны эти утверждения, находящиеся в явном несоответствии с основными положениями учения И. П. Павлова, в частности с его взглядами по данному вопросу?

Огромное многообразие форм условных рефлексов с теми или иными специфическими чертами вызывало естественную необходимость дифференцировать их по разным показателям, охарактеризовать и по-разному именовать каждую форму. Но чем бы ни отличались эти условные рефлексы друг от друга и как бы они ни именовались, их принципиальная архитектура, основные физиологические особенности и биологическое значение остаются одни и те же — в их основе лежит замыкание условной связи, они представляют собой продукт синтеза прирожденных рефлексов с качественными отличиями от них и с более высокого ранга адаптивными свойствами.

Сказанное в полной мере относится и к инструментальным условным рефлексам, хотя наличие у них некоторых особенностей, придающих им черты произвольных движений, вне всякого сомнения и отмечались неоднократно. Павлов не только отмечал специфичность этого типа условных рефлексов, но и выдвинул свою известную концепцию функциональной особенности кортикального аппарата двигательной системы, которая, по его мнению, лежит в основе этой специфичности. Мы имеем в виду его концепцию о том, что кинестетические клетки коры при образовании инструментальных условных рефлексов связываются с афферентными клетками любых других областей коры двусторонней условной связью, способной провести возбуждение как от кинестетических клеток к этим клеткам, так и от этих клеток к кинестетическим. В случае пищевых инструментальных рефлексов, например, такая двусторонняя связь формируется между кортикальными пунктами «рабочей» лапы и пищевого рефлекса. И если после этого какой-нибудь посторонний раздражитель также становится пищевым условным сигналом, то он, возбуждая пищевой центр, может через него активировать также и нервные элементы «рабочей» лапы и вызвать ее движение. То же самое может произойти при стимуляции пищевого центра эндогенными факторами.

Концепция Павлова о двусторонней условной связи как о физиологической основе инструментальных условных рефлексов не привлекала должного внимания не только экспериментальных психологов, но даже большинства изучающих данный вопрос его учеников и последователей, в том числе Ю. М. Конорского, кому принадлежат бесспорно наиболее систематические, целеустремленные и многосторонние исследования этого типа рефлексов, а также Г. П. Зеленого, Г. В. Скипина, которые уделяли значительное внимание их изучению. Между дистантным условным сигналом и моторным рефлексом допускалось существование только односторонних условных связей — будь то непосредственная связь, опосредованная связь или та и другая вместе.

Ниже будет сделана попытка представить в конспективном изложении некоторые новые наши факты и доводы в пользу упомянутых выше концепций Павлова, а также точки зрения о том, что инструментальные условные рефлексы принципиально не отличаются от классических и поэтому не должны быть противопоставлены им или же выделены в какую-то обособленную группу.

Прежде всего хотелось бы мимоходом отметить несостоятельность утверждений о том, что будто бы классические двигательные условные рефлексы не могут служить физиологической основой для двигательного поведения или навыков. Такая точка зрения могла бы показаться более или менее правдоподобной, если бы шла речь о попытках свести навыки или поведение к элементарным двигательным условным рефлексам или же к меха-

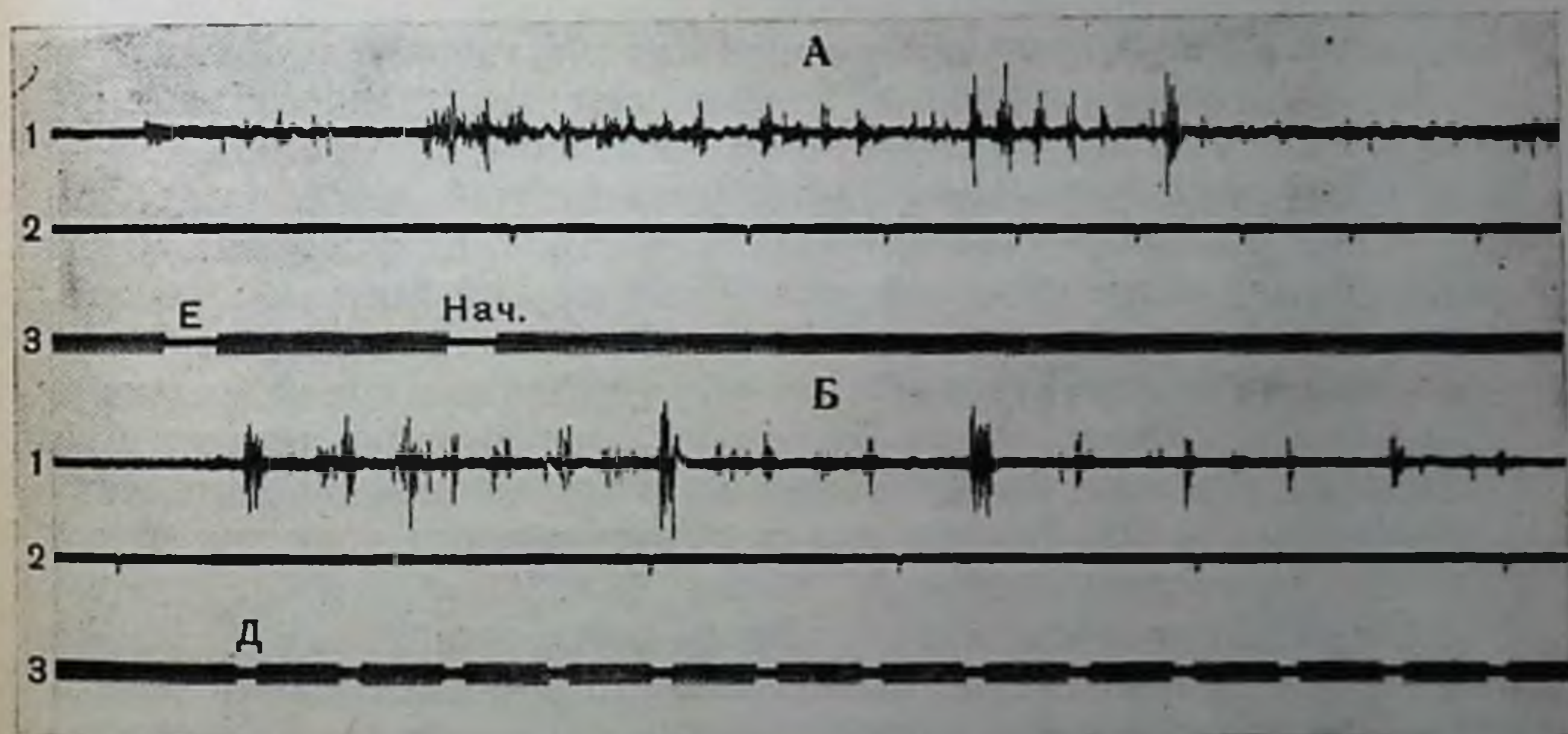


Рис. 1. Двусторонний мигательно-пищевой условный рефлекс у собак

А — подача пищи вызывает как пищевой, так и условнорефлекторный мигательный рефлекс; Б — дутье в глаз вызывает как мигание, так и пищевой условный рефлекс; 1 — электромиограмма круговой мышцы глаз; 2 — слюноотделение в каплях; 3 — отметки действия раздражителей; Е — подача кормушки; Нач. — начало еды; Д — дутье в глаз

нической сумме их. Но ведь эти рефлексy интегрируются в виде цепных условных рефлексов, динамического стереотипа, переключения и других близких и сходных форм сложной аналитико-синтетической деятельности мозга, создавая тем самым те или иные поведенческие акты либо без участия условных рефлексов типа инструментальных, либо в комбинации с ними.

Далее, мы хотели бы сослаться на давно опубликованные факты сотрудников И. С. Бериташвили, П. С. Купалова и, особенно, сотрудников нашей лаборатории М. Е. Варга, М. И. Стручкова, Я. М. Прессмана, М. Х. Хачатурян и Лян Чжи-аня о том, что двусторонние условные связи формируются не только при образовании инструментальных условных рефлексов, но и при образовании классических условных рефлексов, в особенности двигательных. Об этом же свидетельствуют результаты наших новых экспериментов, в которых так же, как и в прежних, в целях выработки условных рефлексов сочетаются два таких раздражителя, которые вызывают объективно наблюдаемые и графически регистрируемые собственные рефлексy. В опытах М. И. Стручкова, проведенных на собаках, сочетались пища и дутье в глаз, вызывающее мигательный рефлекс. Им было установлено, что при любой последовательности раздражителей вырабатываются два условных рефлекса — пищевой и мигательный, причем пищевой вызывается дутьем в глаз, а мигательный — пищей (рис. 1). Было показано, что условный рефлекс, осуществляемый через обратную связь, характеризуется стабильностью, угашается и восстанавливается по таким же закономерностям, как и рефлекс, осуществляемый посредством прямой связи, и вообще обладает всеми атрибутами подлинного условного рефлекса.

М. И. Ташмухамедова в своих экспериментах на собаках сочетала пищу с таким электрокожным раздражением одной из лап, при котором флексия лапы прекращает болевое раздражение. Эксперименты показали, что двусторонняя условная связь формируется как при одной, так и при другой последовательности сочетания этих раздражителей. Но в то время как прямая связь обладает достаточной силой, стабильностью и регулярностью при любой последовательности сочетания раздражителей, обратная связь бывает достаточно сильной, устойчивой и регулярной лишь в том случае, когда при сочетании раздражителей сначала применяется пища, затем спустя несколько секунд к ней присоединяется электрокожное раздражение лапы. Иначе говоря, в этих случаях не только подача пищи вызывает электрооборонительный двигательный рефлекс, но и электрокожное раздражение вызывает пищевой условный рефлекс.

Е. И. Попова выработала такой инструментальный двигательно-пищевой рефлекс: при появлении чашки с пищей под окошком кормушки на недосягаемой для животных глубине они, сгибая переднюю лапу, связанную с кормушкой рычагом, при-

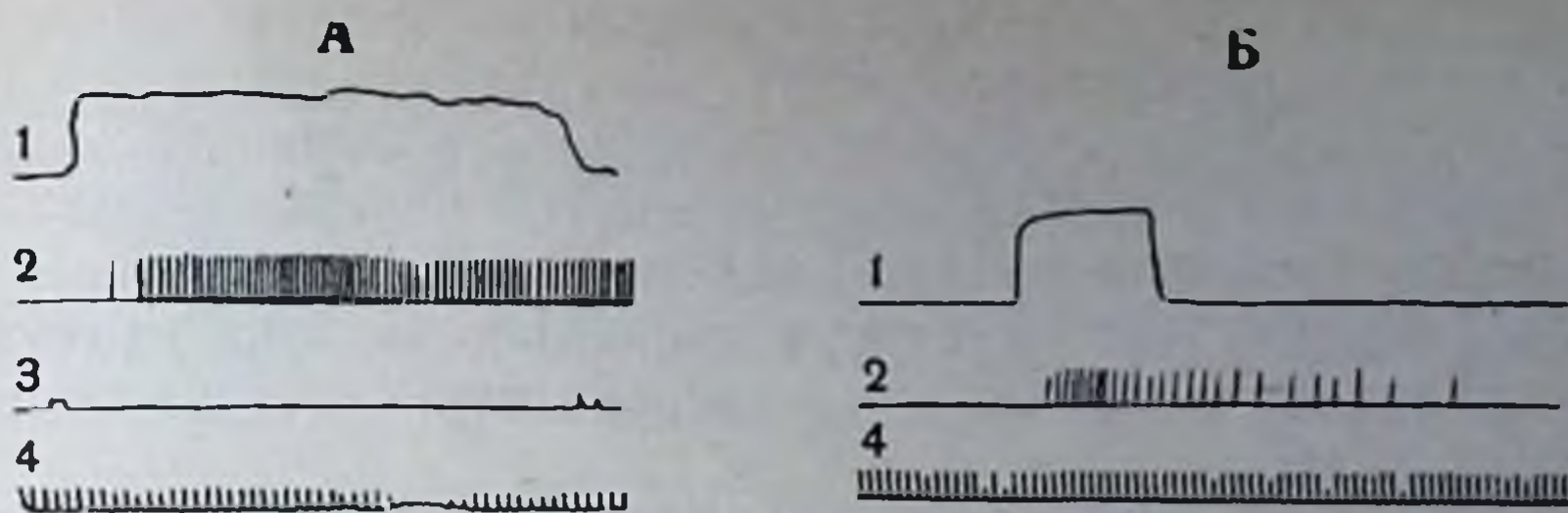


Рис. 2. Двусторонний пищедвигательный инструментальный условный рефлекс
 А — подача чашки с пищей вызывает условнорефлекторное тоническое сгибание правой передней лапы; Б — пассивное сгибание лапы вызывает секреторный пищевой условный рефлекс; 1 — движение лапы; 2 — секреция слюны; 3 — отметка подачи чашки и окончания еды; 4 — время (в сек.)

поднимали чашку и держали ее в этом положении, пока ели пищу. Оказалось, что сгибание этой лапы, осуществленное экспериментатором нарочито и без подачи кормушки, вызывает выраженный секреторный пищевой рефлекс, а подача чашки в свою очередь вызывает локальное условнорефлекторное сгибание лапы (рис. 2). При этом первоначально вырабатывается первый, т. е. секреторный, рефлекс и только спустя некоторое время — второй, т. е. моторный. Как один, так и другой рефлекс отличаются достаточной силой, стабильностью и регулярностью.

В упомянутых опытах Стручкова, Ташмухамедовой и Поповой получили новое подкрепление также наши прежние факты об образовании прямой связи раньше обратной, об их сепаратном существовании, о самостоятельном, но взаимосвязанном функционировании, об их раздельном условном торможении и т. п.

Оставляя в стороне наше понимание роли обратных связей в условнорефлекторной деятельности и отсылая интересующихся этим вопросом к прежним нашим публикациям на русском и английском языках, укажем лишь, что приведенные новые факты в совокупности с прежними могут служить солидным экспериментальным подкреплением концепции Павлова о двусторонней условной связи как физиологической основе произвольных движений. Мы попытаемся более конкретно показать это ниже.

В настоящее время как среди сторонников, так и среди некоторой части противников концепции о существовании коренной разницы между инструментальными и классическими условными рефlekсами получила широкое распространение точка зрения о том, что первые, в отличие от вторых, не являются повторением или воспроизведением лежащих в их основе безусловных рефлексов. Так как это считается главной отличительной особенностью инструментальных условных рефлексов, то ниже, при аргументации нашей точки зрения на инструментальные условные рефlekсы и на их функциональную архитектуру в целях простоты изложения и экономии времени, мы будем иметь в виду только одну эту их особенность.

Еще 15 лет назад мы сочли нужным выступить против принципиального противопоставления инструментальных условных рефлексов классическим и, в частности, оспаривать правильность положения о только что упомянутой разнице между ними. Имеющийся теперь в нашем распоряжении фактический материал еще больше убеждает нас в правильности нашей точки зрения и позволяет с еще большей уверенностью отстаивать и развивать ее дальше.

Рассмотрим в этой связи сначала элементарные и сложные пищевые инструментальные условные рефлексы, а затем оборотные.

Приведенная выше ссылка на опыты Е. И. Поповой по двусторонней условной связи уже создала общее представление о методике выработки и особенностях элементарного, или базисного, инструментального пищевого условного рефлекса, и нет необходимости повторяться здесь об этом. Более сложный инструментальный пищевой рефлекс на посторонний раздражитель (скажем, звонок) вырабатывается либо на основе заранее образованного элементарного рефлекса того же рода, либо с самого начала особым образом комбинируя этот раздражитель с подачей пищи и флексией конечности. После выработки такого рефлекса раздражитель в состоянии при своем изолированном действии вызывать как секреторный пищевой рефлекс, так и локальную флексию конечности.

Сотрудниками лаборатории Е. И. Поповой, О. Н. Васильевой, М. Е. Иоффе и И. Я. Подольским изучены многие особенности образования, протекания таких рефлексов, дифференцировки и условного тормоза к ним и т. п., описание которых здесь не входит в нашу задачу.

Как же обстоит дело с вопросом о сходстве или несходстве условных и безусловных рефлексов применительно к этим элементарным и сложным инструментальным условным рефлексам?

В отношении пищевых элементарных инструментальных условных рефлексов как будто не так уж трудно ответить на этот вопрос. В результате систематического сочетания двух разнородных безусловных рефлексов — флексии конечности и пищевого — между кортикальными их пунктами устанавливается двусторонняя условная связь (рис. 3). Теперь каждый из этих раздражителей, оставаясь безусловным для собственного рефлекса, становится условным для рефлекса партнерного. Таким образом, вызываемый каждым из них условный рефлекс можно без натяжки считать примерной копией или воспроизведением лежащего в его основе безусловного. Как видно, сравнительно проста и структура дуги такого рефлекса.

В том же духе решается этот вопрос и в отношении сложного пищевого инструментального условного рефлекса (рис. 4). Независимо от характера связи нового сигнального раздражителя

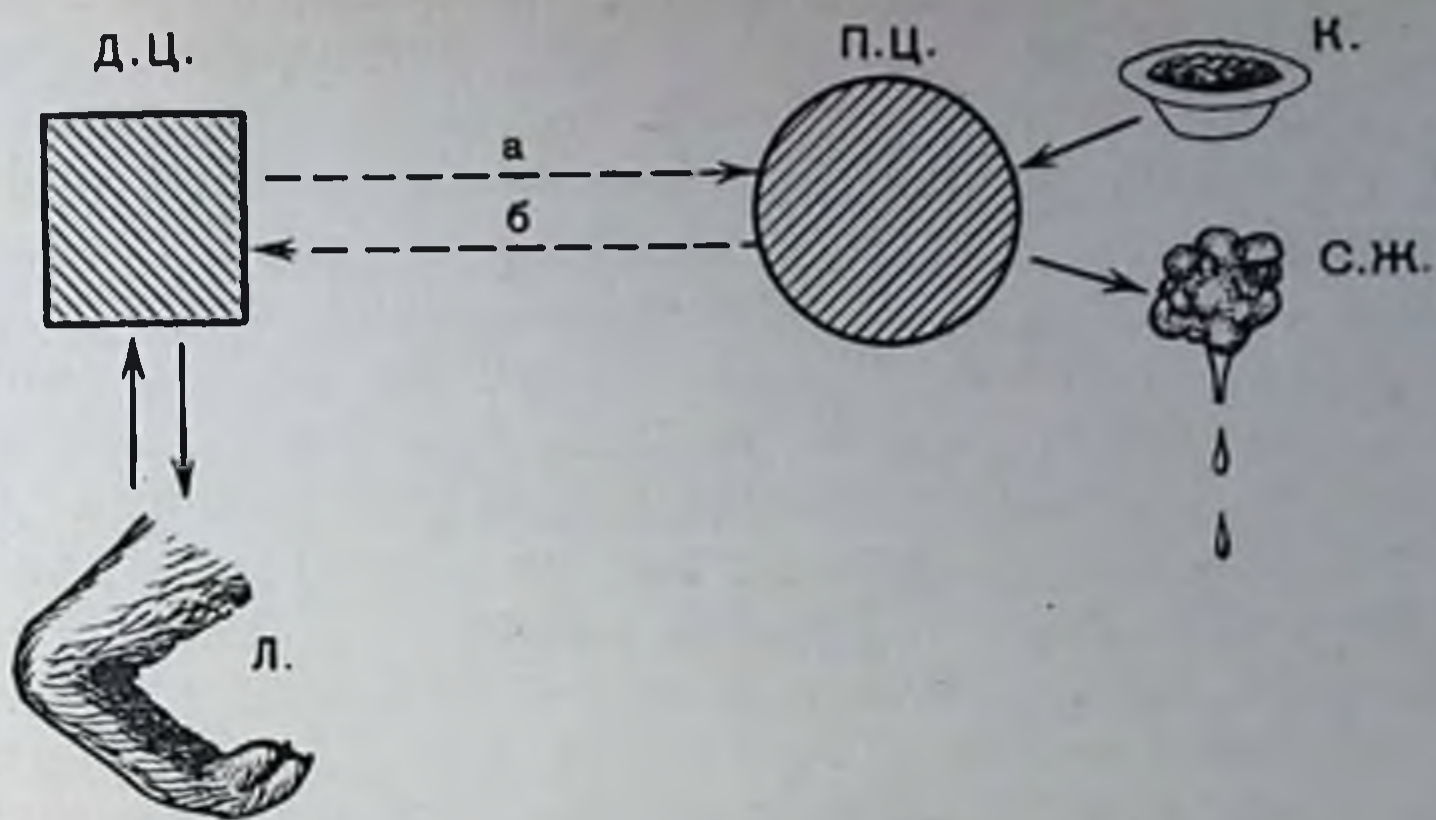


Рис. 3. Схематическое изображение дуги элементарного пищевого инструментального условного рефлекса

Д. Ц. — двигательный центр; П. Ц. — пищевой центр; К. — кормушка; С. Ж. — слюнная железа; Л — лапа; а и б — двусторонняя условная связь

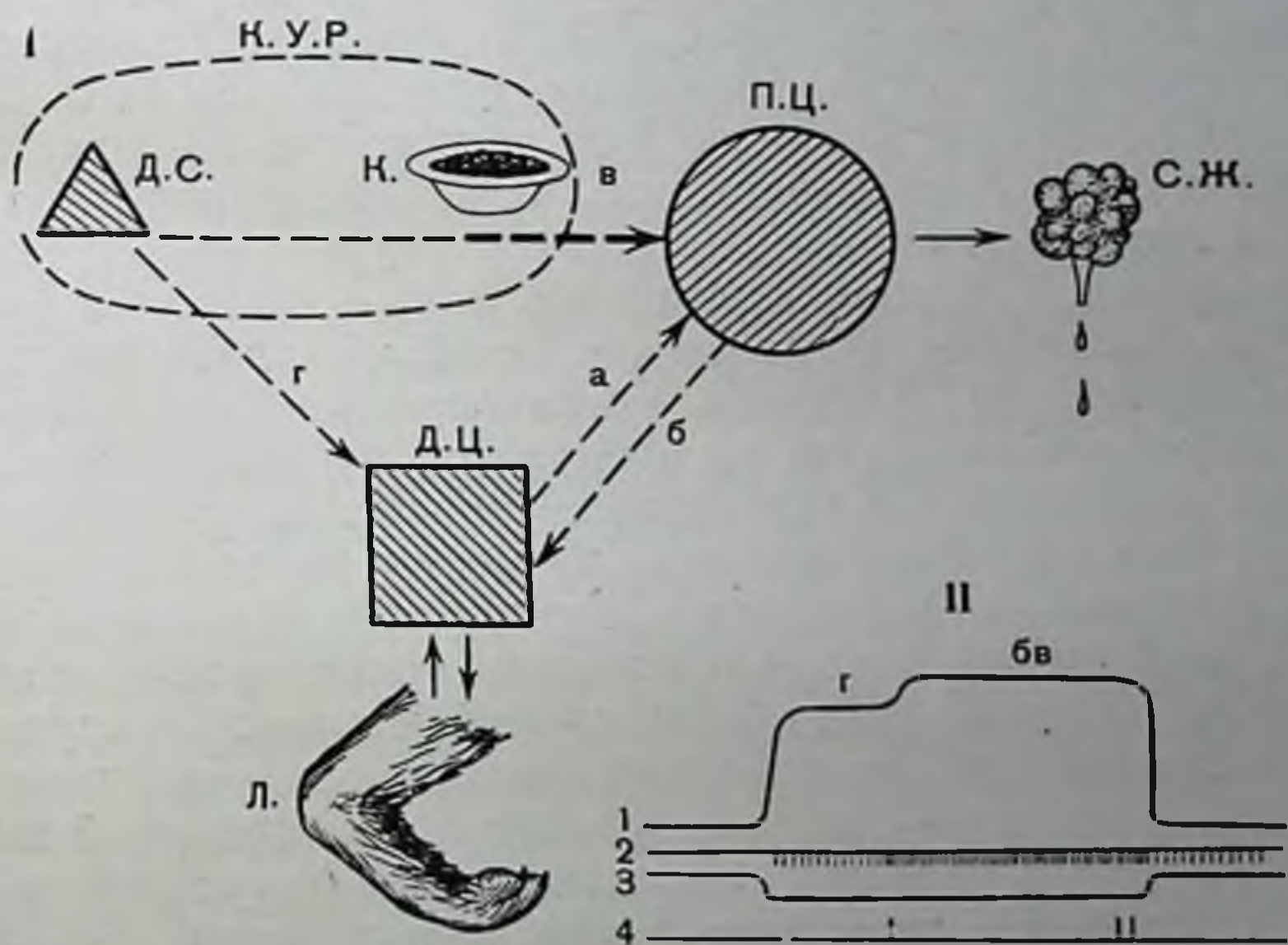


Рис. 4. Схематическое изображение дуги (I) сложного пищевого инструментального условного рефлекса и II — запись условного рефлекса

Д. С. — дистантный сигнал; К. — кормушка; К. У. Р. — комплексный условный раздражитель; П. Ц. — пищевой центр; С. Ж. — слюнная железа; Д. Ц. — двигательный центр лапы; Л. — лапа; а-г — соответствующие условные связи; I — движение лапы; 2 — слюноотделение; 3 — отметка условного раздражителя; 4 — отметка подачи чашки и окончания еды

(в нашем случае звонка) с пунктами пищевого и локального моторного рефлексов вызванный им секреторный пищевой условный рефлекс является копией пищевого безусловного рефлекса, а моторный условный рефлекс — копией моторного безусловного рефлекса. И здесь каждый из них осуществляется тем же органом в том же функциональном плане, что и лежащий в его основе безусловный рефлекс. Явное несходство тонического условнорефлекторного сгибания лапы с ее безусловным и первоначальными условными отрывистыми движениями не будет нами обсуждено здесь, так как оно не специфично для инструментальных условных рефлексов. Многими исследователями подобный факт наблюдался и в отношении классических двигательных условных рефлексов, даже в отношении вегетативных условных рефлексов. А вообще говоря, мы его принимаем как проявление местного условного рефлекса или состояния.

Сотрудники лаборатории Р. Л. Винник (Гасанова), И. Ф. Асланова, И. Б. Козловская, Н. Г. Иванова, М. И. Самойлов и А. В. Овсянников на протяжении многих лет изучают особый вариант инструментальных электрооборонительных двигательных условных рефлексов при помощи интересной модификации методики Г. П. Зеленого, которая была разработана и использована первоначально Р. Л. Винник под руководством Г. В. Скипина и которая позволяет графически регистрировать компоненты рефлекса и точно охарактеризовать их в качественном и количественном отношении.

Суть рефлекса в элементарной его форме сводится к следующему. Электрокожное раздражение одной из задних лап животного прекращается флексией противоположной передней его лапы, возникшей как ответ на электрокожное раздражение задней лапы и достигшей определенного уровня или осуществленной нарочито экспериментатором. Со временем умеренное электрокожное раздражение перестает в большинстве случаев вызывать рефлекс раздражаемой лапы и вызывает только флексию отключающей ток передней конечности, причем и в данном случае эта условнорефлекторная флексия претерпевает глубокие изменения по своему характеру — точно приурочивается к заданной высоте, от множественных фазных сокращений через фазу зубчато-тонического сокращения переходит в гладко-тоническое. На основе такого элементарного инструментального условного рефлекса путем сочетания посторонних раздражителей с электрокожным раздражением лапы вырабатываются также и более сложные рефлексy того же рода. Посторонний раздражитель, скажем звонок, ставший теперь сигнальным, вызывает первоначально условнорефлекторное сгибание задней лапы, затем и передней лапы, а в последующем, как правило, только флексию отключающей ток передней лапы (см. рис. 2, наст. сб., стр. 274).

Как обстоит дело с вопросом о сходстве условного рефлекса

с лежащим в его основе безусловным рефлексом применительно к этой разновидности инструментальных условных рефлексов?

И здесь возьмем сначала случай элементарного инструментального рефлекса. Если бы сгибание раздражаемой лапы было единственной локальной реакцией организма на это болевое раздражение, то можно было бы считать, что в данном случае условный рефлекс явно не воспроизводит лежащий в его основе безусловный рефлекс хотя бы потому, что он осуществляется другой лапой животного. В действительности же дело обстоит иначе. Достаточно сильное электрокожное раздражение одной из задних лап вызывает, как правило, сложную защитную двигательную реакцию, порождает множество локальных безусловных двигательных рефлексов, в том числе и сгибание перекрестной передней лапы. И так как по условиям данной методики из множества рефлексов один только этот последний избавляет организм от болевого раздражения, то именно он и становится подкрепляющим рефлексом, т. е. основой для образования соответствующих условных рефлексов. Об этом свидетельствует, в частности, динамика возбудимости центральных структур этих рефлексов, типичная для структур сигнального и подкрепляющего раздражителей по ходу формирования условных рефлексов, а именно повышение возбудимости структур сгибательного рефлекса отключающей ток передней лапы и понижение возбудимости структур сгибательного рефлекса раздражаемой задней лапы (Р. Л. Гасанова, И. Б. Козловская).

Биологической предпосылкой к такому положению можно считать гомеостатический принцип противодействия болезнетворным воздействиям, избавления организма от вредоносных агентов и сохранения его основных констант. В соответствии с этим принципом условный рефлекс вырабатывается не на болевую реакцию как таковую, а на реакцию противодействия организма, на рефлексы самозащиты, каковым в данном случае и является сгибание отключающей ток лапы. Физиологический же механизм описанных событий представляется нам в следующем виде. Прекращению болевого раздражения задней конечности вследствие сгибания перекрестной передней лапы соответствует следующая картина соотносительного уровня возбуждения кортикальных пунктов: состояние высокой флексорной активности кортикального пункта отключающей лапы и пониженной активности кортикального пункта лапы, раздражение которой было прекращено. Такое соотношение уровня возбуждения названных пунктов создает благоприятные предпосылки к направленному движению следового возбуждения последнего пункта в превалирующий первый пункт. Систематическое повторение истории может легко привести к стойкому и значительному повышению возбудимости пункта отключающей ток лапы, к превращению его в доминантный, со всеми вытекающими отсюда последствиями — к форми-

рованию и упрочению надлежащих условных связей, к сопряженному торможению посторонних активностей, в том числе и собственного рефлекса сигнального раздражителя, т. е. рефлекса раздражаемой электрическим током лапы.

Имеются основания считать, что при этом значительную самостоятельную роль играет самый факт систематического активирования сгибательного рефлекса передней лапы. Об этом свидетельствуют, в частности, опыты И. Б. Козловской, в которых было показано, что нестойкий локальный сгибательный условный рефлекс этой лапы вырабатывается даже тогда, когда электрокожное раздражение задней лапы сочетается систематически с пассивным сгибанием передней лапы, не отключающим болевое раздражение.

Упроченные рефлексy этого рода характеризуются следующими весьма существенными особенностями. По данным Р. Л. Гасановой, при привязывании отключающего ток рычага к другим лапам животного сигнальный раздражитель продолжительное время вызывает сгибание именно той передней лапы, сгибание которой было ранее выработано. Опыты И. Б. Козловской показали, что электрическое раздражение других лап или других участков кожного покрова животного вызывает общую болевую реакцию и обобщенные движения, но отнюдь не выработанный ранее локальный двигательный рефлекс передней лапы, избавляющий организм от болевого раздражения. Из этих данных явствует, что эти рефлексy имеют строго специализированный и локализованный характер, что, следовательно, в условиях данных экспериментов устанавливаются специализированные и локализованные условные связи между совершенно определенными кортикальными очагами, а вовсе не какие-то безотносительные условные связи, возникающие глобально между кожным и кинестетическим анализаторами, как склонен был считать Г. В. Скинн.

Итак, возвращаясь к поставленному выше вопросу, мы должны отметить, что также и данная разновидность элементарного инструментального условного рефлекса является примерной копией лежащего в его основе безусловного. Сказанное имеет полную силу и для сложного инструментального рефлекса, вызванного дистантным сигналом, покуда это касается рефлекса отключающей ток передней лапы. В отношении же рефлекса раздражаемой лапы это сходство условного и безусловного рефлексов самоочевидно.

Наши представления о главной черте, или особенности, функциональной архитектуры пищевых и электрооборонительных инструментальных условных рефлексов, т. е. о сходстве этих рефлексов с лежащими в их основе безусловными рефлексами, определяют, по существу, наши представления и об остальных ее чертах, или особенностях. И хотя наши представления об этой

архитектуре в целом пока весьма схематичны, еще далеки от необходимой полноты, четкости и обоснованности адекватными фактами, тем не менее нам кажется, что даже в теперешнем гипотетическом виде они представляют определенный научный интерес. В целях простоты ниже они будут в конспективной форме изложены отдельно в отношении каждой из описанных выше и изучаемых в нашей лаборатории разновидностей инструментальных условных рефлексов.

Начнем опять с пищевой разновидности их.

Функциональная архитектура даже элементарных пищевых инструментальных условных рефлексов в действительности значительно сложнее, чем это явствует из сказанного выше. Достаточно сказать, что ради простоты мы не разбираем вопроса о том, что появление чашки с пищей под окошечком кормушки является сильным и комплексным натуральным условным раздражителем, а вовсе не безусловным, как это изображено на рис. 3. Само собой понятно, что еще сложнее функциональная архитектура условных рефлексов на дистантные раздражители выработанные на основе подобных элементарных условных рефлексов. Определенная схематизация и при ее описании и изображении неизбежна.

Напомним, что посторонний раздражитель, допустим звонок, ставший сигнальным, может при своем действии вызывать как секреторный пищевой рефлекс, так и локальное сгибание передней лапы, поднимающее чашку с пищей к окошечку. Из этого следует, что кортикальный пункт звонка связывается как с кортикальным пунктом пищевого рефлекса, так и с кортикальным пунктом моторного рефлекса. Весьма вероятно, что при этом устанавливаются непосредственные условные связи между пунктом звонка и названными пунктами. Известным основанием для этого могли служить данные нашей лаборатории о так называемых бинарных условных рефлексах, т. е. о возможности одновременной выработки двух разнородных условных рефлексов на один и тот же раздражитель (Ф. К. Даурова, Р. Ф. Колотыгина). Г. В. Скипин и некоторые его сотрудники склонны были считать — правда, без какого-либо фактического основания, — что дело при этом ограничивается установлением одних только непосредственных связей между пунктом звонка и каждым из этих очагов сепаратно. В соответствии с этим они называли моторный рефлекс на дистантный раздражитель — «условно-условным», а пищевой рефлекс на тот же раздражитель — «условно-безусловным». При таком допущении не учитывается возможность опосредованного активирования двусторонней условной связи между пунктами пищевого и моторного рефлексов. А между тем известно, что И. П. Павлов указывал на возможность существования именно такого опосредованного пути в дуге инструментальных условных рефлексов, не говоря уже о ранних его допу-

щениях относительно параллельного существования непосредственных и опосредованных условных связей при комплексных условных рефлексах, как и о сходных допущениях Л. Г. Ворониной, В. Вырвицкой, С. Солтысика, Ю. Конорского, М. Е. Варга и других в отношении пище-двигательных условных рефлексов цепного, классического и инструментального типов.

Эти идеи Павлова положены также в основу наших представлений по обсуждаемому вопросу. По существу эти представления воспроизводят идеи Павлова в несколько детализированной и конкретизированной форме.

С этой нашей точки зрения, схематически изображенной на рис. 4, кортикальный пункт дистантного сигнального раздражителя (Д. С. на рис. 4) в состоянии через посредство вновь установленных непосредственных и сепаратных условных связей с кортикальными пунктами пищевого и моторного рефлексов (*в* и *г*) и через посредство этих пунктов (П. ц. и Д. П.) активировать ранее установленную между ними двустороннюю условную связь (*а* и *б*). Отметим, что на схеме прямая связь к пищевому пункту идет не от пункта звонка одного, а от комплексного раздражителя звонок + чашка с пищей; ради простоты сложные внутри-комплексные взаимоотношения между ними обсуждены здесь не будут.

Таким образом, согласно этой точке зрения, каждая из непосредственных связей дополняется соответственно одной из ранее установленных связей между пунктами пищевого и моторного рефлексов. В силу этого звонок потенциально может вызывать пищевой условный рефлекс как через непосредственную условную связь с пищевым рефлексом, так и через посредство пункта моторного рефлекса. В свою очередь, моторный рефлекс потенциально может быть вызван тем же звонком как через непосредственную условную связь с очагом моторного рефлекса, так и через посредство пункта пищевого рефлекса.

В настоящее время уже можно привести ряд фактов в пользу правильности такого представления об общей функциональной архитектуре данной разновидности пищевых инструментальных условных рефлексов.

Приведем несколько примеров. Существование прямой и обратной связи между кортикальными очагами локального двигательного рефлекса и пищевого рефлекса (*а* и *б* на рис. 4) является из того, что сгибание лапы вызывает пищевой рефлекс, а поедание пищи, в свою очередь, вызывает сгибание лапы. Тот факт, что подача чашки в глубине кормушки вызывает не только пищевой рефлекс, но и локальную флексию конечности, свидетельствует не только о существовании связи *в*, но и о существовании опосредованной связи *в+б*. Существование непосредственной связи чашка — лапа весьма мало вероятно. Существование непосредственной связи пункта дистантного условного раз-

дражителя с пунктом лапы ($г$) и опосредованной связи первого пункта с пунктом пищевого рефлекса ($г+a$) явствует, как нам кажется, из нескольких фактов. Во-первых, после торможения связи $в$ (путем угашения пищевого и локального сгибательного рефлексов на подачу чашки) дистантный раздражитель еще способен вызвать как локальный сгибательный рефлекс, так и пищевой рефлекс. Во-вторых, когда после предварительного насыщения животного пищей подача чашки в глубине кормушки перестает уже вызывать локальный сгибательный рефлекс лапы, действие дистантного условного сигнала может не только еще вызывать этот рефлекс, но и повышать возбудимость пищевого центра, очевидно через связь $а$, что явствует из того, что собака съедает пищу из поднятой при этом чашки. В известной мере эти опыты напоминают прежние опыты В. Вырвицкой.

Под углом зрения предлагаемой схемы легко понять частое проявление двуступенчатости моторного рефлекса как выражение активирования его пункта двумя разными условными связями — непосредственной и опосредованной ($г$ и $в+b$). Вероятность такого предположения усиливается другими закономерно наблюдаемыми явлениями, а именно, развитием торможения локального моторного условного рефлекса на дистантный раздражитель в основном «с конца», а также путем дробления его на два, иногда и большее число фрагментов с последующим полным торможением рефлекса в целом. Весьма заманчиво объяснить это интересное явление тем, что непосредственная и опосредованная условные связи, ответственные, в основном, за разные фрагменты единого условнорефлекторного движения, тормозятся одновременно в силу различных своих функциональных особенностей.

Предложенная нами схема позволяет понять также происхождение явления, названного в лаборатории редукцией рефлекса. Речь идет о довольно сильно выраженной тенденции локального двигательного рефлекса на дистантный условный раздражитель к постепенному, часто полному торможению при отсутствии каких-либо признаков ослабления пищевого условного рефлекса. Представляется вероятным объяснить это явление давно известными взаимоотношениями между слабыми и сильными компонентами комплексного условного раздражителя. В комплексном условном раздражителе «дистантный сигнал + чашка с пищей» второй компонент в силу своей качественной и временной близости к пище является доминирующим и поэтому оказывает индукционно-тормозящее влияние на первый компонент. А такого рода влияние, судя по всему, сказывается в первую очередь на вставочных нейронах, связывающих данный нервный очаг с другими, посторонними нервными структурами. В нашем случае это будет торможение связи дистантного сигнала с локальным движением лапы, т. е. связи $г$. Сохранение же при этом пищевого

рефлекса на дистантный сигнал и его неспособность вызвать локальное движение лапы посредством активирования пищевого центра (т. е. через связь в) могут быть объяснены невысоким уровнем порожденного им возбуждения, достаточного для вызова пищевого рефлекса, но недостаточного для активирования опосредованной связи б.

Правильность такого понимания происхождения обсуждаемого явления была подтверждена результатами Е. И. Поповой, в которых разными приемами она нарочито ослабила сигнальное значение чашки и этим путем лишила ее доминантного положения в комплексном условном раздражителе; в этих условиях дистантный сигнал проявлял свою силу в полном объеме как в отношении моторного рефлекса, так и в отношении пищевого.

Разумеется, перечисленные выше факты и явления могут быть объяснены также иначе, под иным углом зрения. С другой стороны, на сегодняшний день не все известные нам факты относительно данной разновидности инструментальных условных рефлексов могут быть удовлетворительно объяснены нашими представлениями и схемами. К ним относится, например, поразительный факт восстановления заторможенного локального двигательного рефлекса на дистантный раздражитель после такого однократного продолжительного его действия, при котором заторможенный рефлекс все же проявляется. Поэтому развиваемые здесь взгляды рассматриваются нами как рабочая гипотеза, которая пока представляется полезной в работе, но которой предстоит дальнейшая суровая экспериментальная проверка.

Еще менее благополучно обстоит дело с нашими знаниями о функциональной архитектуре даже элементарных электрооборонительных условных рефлексов, не говоря уже о сложных. Достаточно сказать, что мы еще не располагаем достаточными фактами относительно двусторонней связи между пунктами рефлексов двух лап, т. е. об основном элементе дуги данной разновидности условных рефлексов, и поэтому наше допущение о существовании такой связи в данном случае более чем гипотетично. Только сейчас проводятся опыты для выяснения этого вопроса. Но нам кажется, что допущение о существовании такой связи позволяет наиболее удовлетворительным образом объяснить твердо установленный факт антагонизма между рефлексами раздражаемой и отключающей ток лапами, выявляемого особенно рельефно в период выработки условного рефлекса, а также в процессе его торможения. Изменение соотносительной силы пунктов этих рефлексов и взаимно индукционных отношений между ними может создать условия для превалирования то одной, то другой из этих связей.

Это относится к архитектуре как элементарных, так и сложных электрооборонительных условных рефлексов. В отношении

последних имеются и дополнительные неясные вопросы, к решению которых уже намечаются надежные пути и подходы.

Хотелось бы сказать несколько слов по этому поводу.

Мы считаем правильным, хотя и экспериментально недостаточно обоснованным допущение других исследователей о том, что кортикальный пункт дистантного условного раздражителя отдельно связан с кортикальными пунктами раздражаемой и отключающей ток лап. Но имеется достаточное основание допускать и существование опосредованной условной связи между пунктом дистантного сигнала и пунктом отключающей ток передней лапы, т. е. возможность использования этим сигналом также условной связи между пунктами раздражаемой и отключающей ток лап (б), которая почему-то не принималась во внимание раньше. Убедительным доказательством существования такой дублированной однонаправленной условной связи дистантного раздражителя с отключающей ток лапой (в и б) может служить тот факт, что осуществляемый этой лапой рефлекс часто состоит как бы из двух частей, что на кимограммах видно в виде двуступенчатости записи или разделительного спада. Пока что затруднительно точно сказать, какая из названных двух связей ответственна за какой именно из этих фрагментов единого условного ответа, но можно весьма условно предположить, что за начальный фрагмент рефлекса ответственна непосредственная связь, за последний фрагмент — опосредованная связь.

Допущение о существовании дублированной, т. е. непосредственной и опосредованной, условной связи между дистантным сигналом и кортикальным пунктом отключающей ток лапы получает подкрепление также фактами относительно торможения этих инструментальных условных рефлексов. Прямым доказательством существования непосредственной связи может служить тот факт, что после торможения элементарного или базисного условного рефлекса дистантный раздражитель способен еще некоторое время вызывать локальный двигательный рефлекс отключающей лапы (Р. Л. Гасанова).

Косвенным же доказательством существования обеих связей могут служить следующие факты. Как показали опыты Р. Л. Гасановой и Н. Г. Ивановой, как угасательное, так и запаздывающее и дифференцировочное торможение условного рефлекса на дистантный раздражитель развивается преимущественно «с конца», порой также «с начала», а то как «с конца», так и «с начала»; в дальнейшем нередко происходит дробление рефлекса на фрагменты с тем, чтобы завершиться полным его торможением. Под углом зрения упомянутого выше допущения можно легко понять этот сложный калейдоскоп в динамике развития отдельных разновидностей условного торможения, если иметь в виду, что непосредственная и опосредованная условные связи

обладают разными функциональными свойствами и в силу этого могут по-разному и одновременно затормаживаться, а в зависимости от обстоятельств также одновременно и одинаково.

Разумеется, и о наших положениях о функциональной архитектуре данной разновидности электрооборонительных инструментальных условных рефлексов можно сказать, что они пока являются не более чем рабочей гипотезой, нуждающейся в суровой и тщательной экспериментальной проверке. И это является одной из актуальных задач лаборатории.

Но как бы гипотетичны ни были эти и некоторые из изложенных выше частных положений, основную нашу концепцию об отсутствии принципиальной разницы между классическими и инструментальными условными рефлексами можно считать достаточно солидно аргументированной достоверными фактами и убедительными доводами уже на сегодняшний день. Показать это и было главной задачей настоящего сообщения.

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ АРХИТЕКТУРЫ ИНСТРУМЕНТАЛЬНЫХ ПИЩЕВЫХ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ¹

Хорошо известно, что усложнения условнорефлекторной деятельности в эфферентном звене дуги условного рефлекса привлекали меньше внимание Павлова и его последователей и исследовались ими менее систематически и обстоятельно, чем усложнения сигнализационного звена дуги условного рефлекса. Это не могло не сказаться на уровне разработанности физиологии условных рефлексов самой массивной эффекторной системы высокоразвитого организма — двигательных условных рефлексов, которые являются основной формой проявления поведенческих реакций и поведения в целом. Если учесть при этом и то обстоятельство, что функция двигательной системы и, особенно, интегративная деятельность ее нервного аппарата вообще характеризуются чрезвычайной сложностью и многообразием, то станет понятно наличие множества неясностей и нерешенных вопросов относительно функциональной архитектуры ряда разновидностей двигательных условных рефлексов, принципов их интеграции, путей их усложнения и т. п.

К числу таких недостаточно ясных и дискуссионных вопросов относится и интересующий нас здесь принципиально важный вопрос об общности и различии между классическими и так называемыми инструментальными условными рефлексами.

Этот вопрос возник по существу на пороге нашего столетия, когда И. П. Павлов в нашей стране, а Торндайк в США приступили к объективному экспериментальному изучению поведения

¹ Доклад, прочитанный 16.IV 1965 г. на Конференции «Двигательный анализатор, его связи в морфологическом, физиологическом и клиническом аспектах». М., Институт мозга.

высших животных. Имея много общего в своих отправных установках, павловское и торндайковское направления с самого начала их зарождения подходили к исследуемым явлениям с разных научных позиций, использовали разные методические приемы экспериментального их изучения, по-разному трактовали и осмысливали полученные факты.

Мы не ошибемся, если скажем, что каждое из этих научных направлений в процессе своего последующего долголетнего развития сохранило свои характерные принципиальные черты, хотя между ними временами наблюдалось определенное сближение в том или ином отношении, на том или ином участке широкого фронта исследовательской работы, а между отдельными их разветвлениями имело место даже нечто вроде скрещивания. Традиционные объекты исследования Торндайка — простые и сложные двигательные навыки — изучаются в настоящее время не только в условиях экспериментов в проблемных ящиках, лабиринтах или же путем использования многочисленных других модификаций его исходной методики и не только с психологических позиций, т. е. преимущественно феноменологически. Разработка множества разнообразных новых и совершенных модификаций классической методики Павлова позволила включить в орбиту точных условнорефлекторных экспериментов и с последовательно физиологических позиций исследовать не только обширный круг вегетативных функций организма, но с некоторых пор включить в эту орбиту также скелетно-моторную систему со всей гаммой богатого многообразия ее деятельности, начиная с элементарных двигательных условных рефлексов классического типа и кончая сложными двигательными рефлексами, именуемыми инструментальными оперантными, или условными рефлексами второго типа. И тем не менее в силу отмеченных выше обстоятельств многие психологи и некоторые физиологи до сих пор придерживаются той точки зрения, что двигательные навыки не могут быть сведены к классическим условным рефлексам, не могут быть удовлетворительно поняты и объяснены в свете условнорефлекторной теории И. П. Павлова. С этой широко распространенной среди современных экспериментальных психологов концепцией перекликается точка зрения известного физиолога Ю. М. Конорского о том, что хотя инструментальные, или условные, рефлексы второго типа имеют много сходных черт и свойств с классическими условными рефлексам, тем не менее они коренным образом отличаются от последних и что именно они и служат физиологической основой навыков. Конорскому и его сотрудникам принадлежит исключительная заслуга в систематическом и целеустремленном экспериментальном изучении и теоретическом освещении многих сложных вопросов физиологии инструментальных условных рефлексов. И тем не менее нельзя согласиться с его взглядами по данному вопросу, отстаиваемо-

му им с несущественными отступлениями на протяжении вот уже трех десятилетий.

Конкретная суть этой точки зрения, высказанной первоначально Ю. М. Конорским совместно с Миллером (1936), сводится к следующему. Условные рефлексы второго типа, в отличие от классических, не являются воспроизведением или копией подкрепляющего безусловного рефлекса. При рефлексах этого типа любые посторонние движения могут стать условным ответом. В них приобретенной является не только афферентная сторона рефлекторной дуги, как это имеет место в классических условных рефлексах, но и эфферентная сторона этой дуги. Далее, эффектом условных рефлексов второго типа могут быть только скелетно-моторные реакции, тогда как при классических условных рефлексах эффектом могут быть как скелетно-моторные реакции, так и вегетативные.

За последние годы Конорский выдвигает также тезис о разном значении ориентировочной реакции и проприорецепции для выработки и осуществления классических и инструментальных условных рефлексов.

Несколько своеобразно обрисовали Ю. М. Конорский и С. Миллер также механизм образования условных рефлексов второго типа. Подкрепление определенного движения животного пищей (или неподкрепление этого движения оборонительным, безусловным раздражителем) в комплексе с условиями эксперимента создают состояние хронически повышенной возбудимости в соответствующем моторном центре коры. Условия эксперимента со временем становятся определяющими агентами, способными условнорефлекторно повышать возбудимость этого центра и создавать тем самым готовность к осуществлению рефлекса, а спорадические условные сигналы становятся вызывающими агентами, способными повышать возбудимость всей двигательной области коры. Нужное локальное условнорефлекторное движение в ответ на такое безадресное действие раздражителя возникает в силу того, что его центр был заранее предуготовлен, происходит суммация эффектов определяющего и вызывающего агентов.

В течение длительного времени Конорский и Миллер продолжали придерживаться этой точки зрения относительно механизма образования условного рефлекса второго типа, а в последующем они стали все больше и больше склоняться к более локалистическим представлениям в отношении характера связи и взаимодействия между мозговыми структурами безусловного рефлекса, локального движения, факторов обстановки и спорадического раздражителя.

Первый, кто в нашей стране выступил против вышеупомянутых теоретических положений Конорского и Миллера, был И. П. Павлов, в лаборатории которого была выполнена значи-

тельная часть экспериментальной их работы по данному вопросу. В предисловии к монографии этих авторов Павлов дает весьма высокую оценку полученному ими богатому и оригинальному фактическому материалу, но одновременно с этим выявляет свое критическое отношение к их объяснениям, как «... не вполне отвечающим действительности и делающим неясным основной физиологический механизм произвольных движений» (Труды физиологических лабораторий академика И. П. Павлова, 1936, 6, вып. 1, стр. 115)². Далее, в этом предисловии Павлов излагает свою собственную точку зрения на предмет, которая коренным образом отличается от упомянутой выше точки зрения. Факты Ю. М. Конорского и С. Миллера, а также сходные факты других сотрудников своей лаборатории Павлов объяснил образованием двусторонней условной связи между кинестетическими клетками и клетками соответствующих других областей коры, в случае пищевого подкрепления — с кортикальными клетками вкусового анализатора. Он писал: «...В этой связанной системе клеток процесс раздражения движется туда и обратно, т. е. в противоположных направлениях, то от кинестетической клетки к вкусовой, пищевой (при образовании связи), то от пищевой к кинестетической (в случае пищевого возбуждения)» (там же, стр. 116). Образование двусторонней связи кинестетических клеток коры с клетками всех других областей коры Павлов считал физиологической основой произвольных движений, как «от коры полушарий исходящих движений».

Эта концепция Павлова не привлекала должного внимания Ю. Конорского и его сотрудников и в последующих их исследованиях по этому вопросу. К этой концепции с должной серьезностью не относились даже некоторые из советских физиологов — учеников и последователей Павлова, которые довольно систематически занимались исследованием данной разновидности условных рефлексов. Это относится, в частности, к Г. П. Зеленому (1951), Г. В. Скипину (1955), М. А. Панкратову (1962) и их сотрудникам. Более того, иные из них также утверждали вслед за Конорским и Миллером, что условные рефлексы данной разновидности, в отличие от классических, не являются воспроизведением подкрепляющего безусловного рефлекса.

Занимаясь в течение многих лет исследованием ряда важных вопросов физиологии двигательных условных рефлексов, в том числе и рефлексов данной разновидности, мы и значительная часть коллектива сотрудников нашей лаборатории всегда стояли на позициях Павлова. Еще в 1950 г. в своем научно-полемическом докладе, который потом был опубликован, мы пыта-

² В посмертных изданиях трудов И. П. Павлова по непонятной причине это предисловие воспроизводится в сокращенном виде, к тому же пропускаются фрагменты, весьма важные для характеристики его точки зрения на обсуждаемый вопрос.

лись дополнительно обосновать и развить дальше идеи Павлова по обсуждаемому вопросу в свете новых фактов, бывших тогда в нашем распоряжении. Мы полемизировали тогда с Корнорским и его сотрудниками по поводу их понимания функциональной архитектуры этого типа двигательных рефлексов, в частности их точки зрения о принципиальном отличии этих рефлексов от классических. В последующем мы неуклонно придерживались тех же позиций, стремясь укрепить ее результатами нашей текущей экспериментальной работы.

В настоящем сообщении мы хотели бы в возможно сжатой форме изложить нашу точку зрения по этим дискуссионным вопросам применительно к пищевым инструментальным рефлексам, т. е. наиболее обстоятельно изученному варианту этих рефлексов, стремясь аргументировать ее преимущественно свежими нашими фактами.

При этом мы ограничимся только вопросами функциональной архитектуры этих рефлексов, уделяя особое внимание наиболее важному и остро дискуссионному из них — вопросу о сходстве или несходстве условных и подкрепляющих рефлексов. Ради четкости, мы рассмотрим под этим углом зрения сначала первичные или элементарные пищевые инструментальные условные рефлексы, т. е. рефлексy, выработанные при сочетании движения с кормлением, без участия специального постороннего раздражителя. Вслед за этим мы перейдем к рассмотрению и усложненных пищевых инструментальных условных рефлексов.

Следует заметить, что по какой-то непонятной причине первичные инструментальные рефлексy не привлекают внимания исследователей. Изучаются, как правило, сложные формы этой разновидности условных рефлексов, выработанные на посторонние раздражители. А между тем совершенно очевидно, что изучение первичных инструментальных условных рефлексов для познания особенностей инструментальных условных рефлексов в целом, для анализа их структуры и выяснения многих неясных вопросов их физиологии имеет неоспоримое преимущество перед изучением усложненных их форм.

Вопрос о сходстве или несходстве инструментального условного рефлекса с подкрепляющим рефлексом по отношению к первичным пищевым рефлексам этого типа решается, как нам представляется, четко и недвусмысленно. Как известно из практики дрессировки животных и по данным многих лабораторных исследований, при сочетании пассивного или активного движения какой-либо лапы животного с подачей ему пищи вырабатывается первичный инструментальный пищевой условный рефлекс. Существует несколько методик выработки и изучения этих рефлексов у собак. Одной из наиболее совершенных из них следует считать сравнительно недавно разработанную Е. И. Поповой (Плонская, 1958) методику, которая позволяет точно гра-

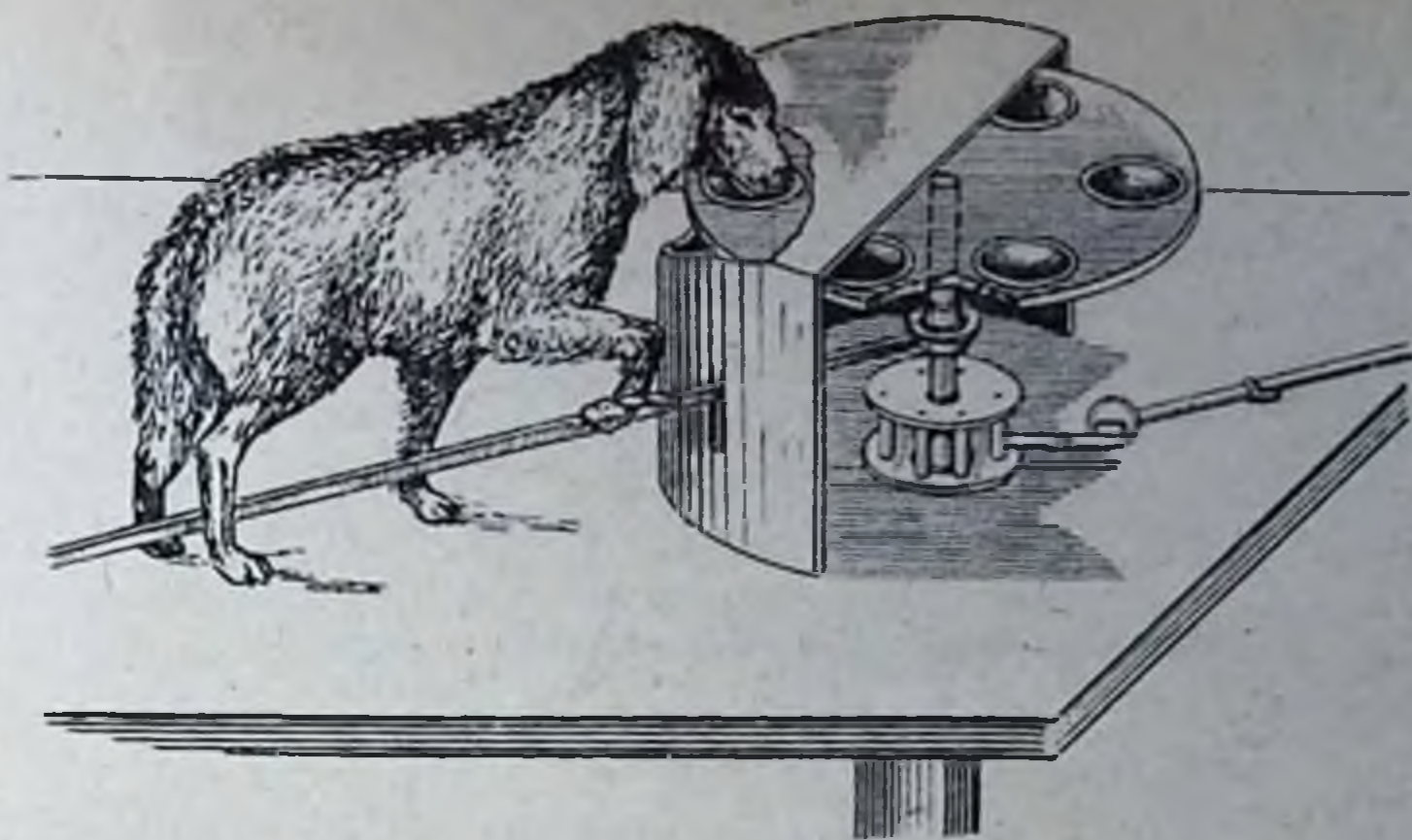


Рис. 1. Экспериментальная установка

фически регистрировать сочетаемые безусловные и выработанные на их основе условные рефлексы со всей динамикой претерпеваемых ими количественных и качественных изменений. Суть методики заключается в следующем (рис. 1). Когда под окошечком кормушки в недостижимой для собаки глубине появляется чашка с пищей, то животное может брать пищу только при условии, если согнет привязанную к рычагу свою переднюю лапу, приподнимет чашку с пищей наверх и придержит ее в этом положении пока ест пищу. К выработке рефлекса приводят либо случайные активные сгибания этой лапы, либо нарочитые пассивные ее сгибания экспериментатором.

При помощи этой объективной и точной методики Попова установила, что собаки в условиях описанных экспериментов вырабатывают условный рефлекс с двойной связью, или двусторонний условный рефлекс: пассивный подъем лапы собаки вызывает классический пищевой условный рефлекс с его слюноотделительным и пищедвигательным компонентами, а появление чашки с пищей под окошечком кормушки вызывает сгибание привязанной к рычагу ее лапы (рис. 2). Причем первый рефлекс вырабатывается раньше второго, а после известного периода специализации, усовершенствования и упрочения оба рефлекса проявляются весьма регулярно.

Сходный факт еще раньше был установлен Ю. Конорским и С. Миллером (1936) при помощи их методики.

Вполне допустимо обрисовать процесс выработки такого условного рефлекса и составить схематическое изображение его дуги в рамках существующих и достаточно аргументированных представлений в учении об условных рефлексах (см. рис. 3 на стр. 283). Еда вызывает возбуждение пищевого центра (круг на схеме), а активное или пассивное движение лапы вызывает воз-

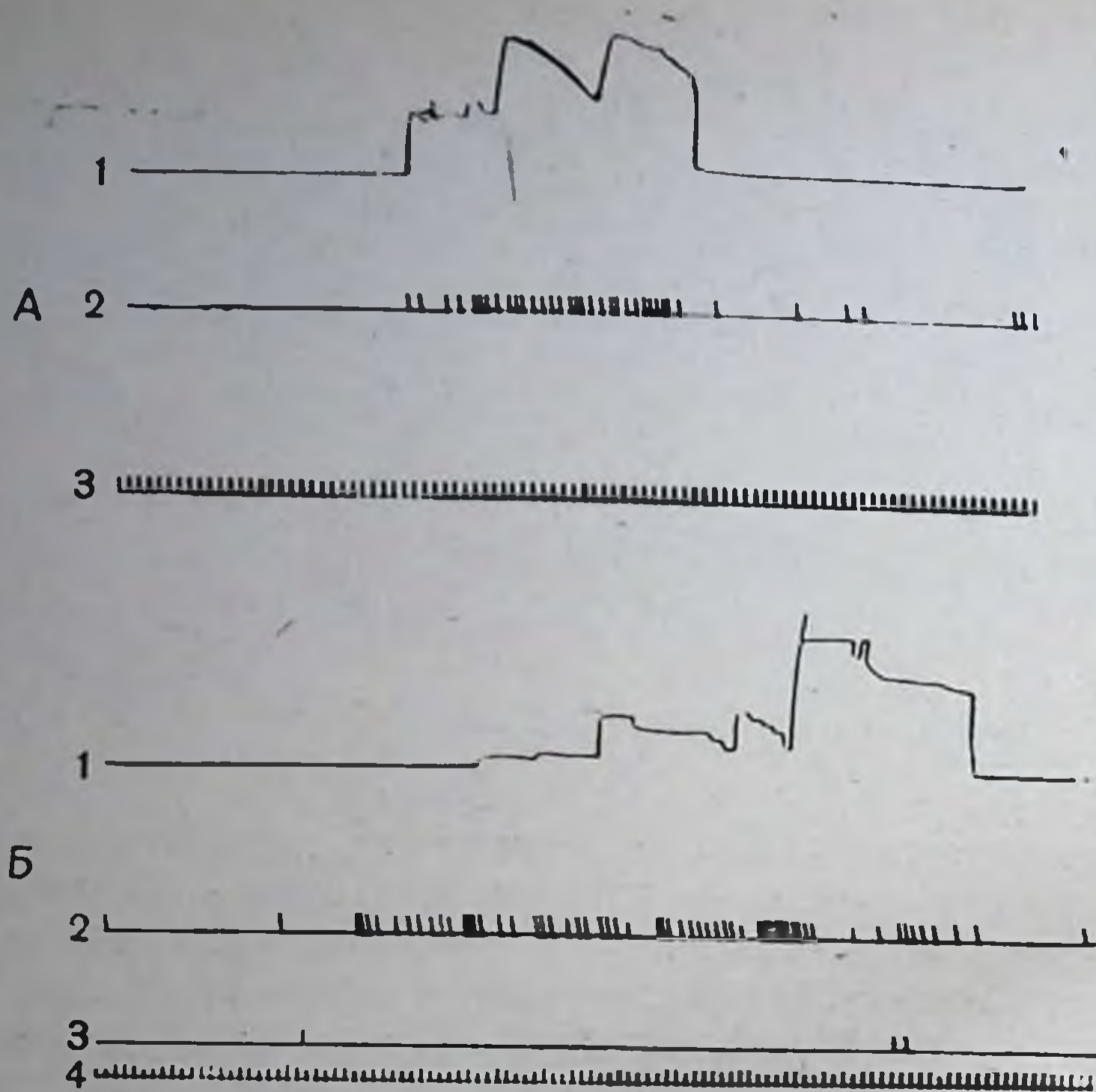


Рис. 2. Двусторонний условный рефлекс

А — пассивное сгибание лапы (1) вызывает пищевой секреторный рефлекс (2); 3 — время (в сек.); Б — поедание пищи вызывает локальный двигательный рефлекс (1); 2 — секреция слюны; 3 — отметка подачи кормушки; 4 — время (в сек.)

буждение соответствующего кортикального пункта (квадрат на схеме). Создаются в коре одновременно два возбужденных очага двух разных прирожденных рефлексов, обеспечивая возникновение двусторонней условной связи между ними — прямой связи от двигательного очага к пищевому, потому что двигательный рефлекс предшествует пищевому, и обратной связи от пищевого очага к двигательному.

Мы могли, таким образом, сказать, что пища и движение лапы в отдельности являются одновременно и условными и безусловными раздражителями. Каждый из них является безусловным раздражителем в отношении своей собственной реакции и условным в отношении партнерного рефлекса.

При таком положении дел вопрос о сходстве или несходстве условного рефлекса с подкрепляющим безусловным рефлексом решается здесь в пользу первого допущения. Вызываемый движением лапы пищевой условный рефлекс является копией безусловного пищевого рефлекса, а вызываемое пищей условнорефлекторное сгибание передней лапы является воспроизведением безусловнорефлекторного ее сгибания.

В настоящее время имеется достаточное основание сказать, что принцип образования дублированных, противоположно направленных условных связей принадлежит к числу общих принципов деятельности мозга и имеет силу не только в отношении разнообразных двигательных условных рефлексов, но и в отношении многообразных вегетативных условных рефлексов, по крайней мере многих из них. Особенно наглядно это проявляется в тех случаях, когда в целях выработки условных рефлексов сочетают раздражители, прирожденные эффекты которых поддаются точному объективному наблюдению и графической регистрации. В отношении классических вегетативных и соматических условных рефлексов это явствует из давних данных многих лабораторий, в особенности из систематических исследований нашей лаборатории, а в отношении инструментальных рефлексов — из фактов лаборатории Конорского, Купалова, Скипина, нашей и др.

По-видимому, любые кортикальные структуры, когда их активность совпадает во времени, способны условнорефлекторно связываться между собой двусторонне — прямой и обратной связями. Не представляется необходимостью воспроизводить здесь уже опубликованные данные нашей лаборатории и других исследователей относительно функциональных особенностей каждой из этих связей, закономерностей их образования, функ-

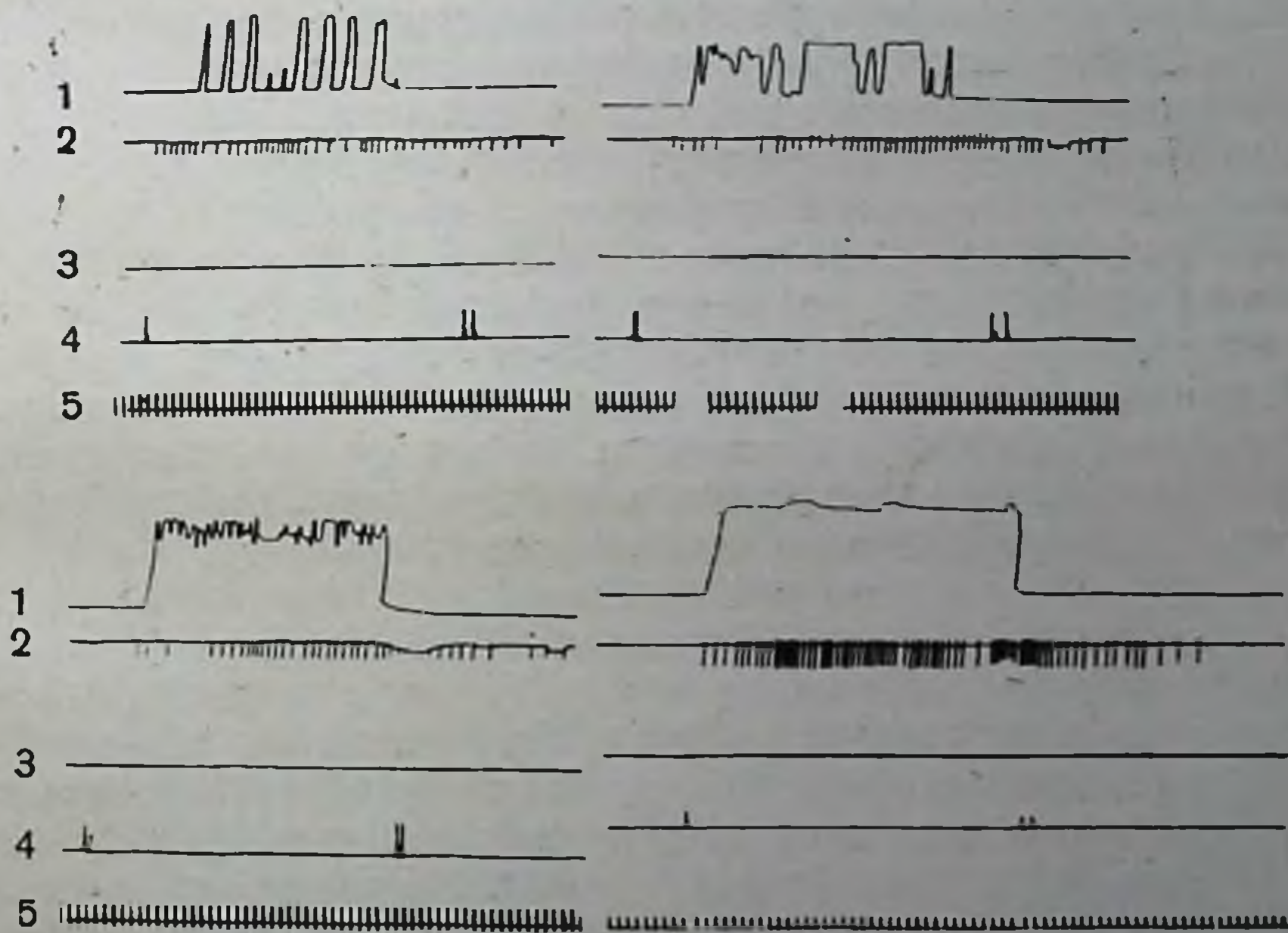


Рис. 3. Преобразование фазической формы двигательной реакции в тоническую в процессе выработки первичного инструментального пищевого рефлекса

1 — движение лапы; 2 — секреция слюны; 3 — условный раздражитель; 4 — подача кормушки; 5 — время (в сек.)

ционирования и торможения, их значения и т. п. Отсылая интересующихся этими вопросами к прежним нашим публикациям (1960, 1965), хотелось бы здесь напомнить о нашем предположении относительно того, что обратная связь в процессе исторического развития появляется позже прямой связи, прогрессирует медленнее и в целом несколько отстает от нее по уровню совершенства, по степени прочности, по значимости и т. п. Имеются все основания сказать, что, будучи универсальным явлением в формировании условных рефлексов вообще, обратная связь достигает наивысшего уровня развития и значения в двигательных условных рефлексах, в особенности в инструментальных.

Возвращаясь к поставленному выше вопросу и к описанному выше факту, мы можем с полным основанием сказать, что в инструментальных условных рефлексах так же, как и в классических, условный рефлекс является копией или воспроизведением подкрепляющего безусловного, что оба эти рефлекса осуществляются одним и тем же эффекторным органом и в том же функциональном плане и что функциональной основой для инструментального условного рефлекса является формирование двусторонних условных связей.

Вопрос о сходстве или несходстве инструментального условного рефлекса с подкрепляющим безусловным может быть поставлен и в несколько ином плане. Речь идет о постепенном преобразовании характера условнорефлекторного движения в процессе специализации и усовершенствования условного рефлекса. Особенно наглядно этот процесс наблюдается при выработке пищевых инструментальных условных рефлексов при помощи описанной выше новой методики. Как явствует из опытов Е. И. Поповой, О. Н. Васильевой и М. Е. Иоффе, выработанные условнорефлекторные движения передней лапы первоначально имеют характер фазных движений, серий сгибательных движений, приближающих чашку с пищей к окошечку, и серии разгибательных движений, спускающих чашку в глубь кормушки. Со временем животное постепенно начинает синтезировать эти дискретные движения в виде тонического гладкого движения, длящегося в течение всего времени поедания порции пищи (рис. 3).

Таким образом, сам двигательный условный рефлекс в конечном своем выражении не похож на свою начальную форму, а также на безусловный рефлекс, лежащий в его основе. Иные могут рассматривать все это как новую иллюстрацию правильности той точки зрения, что инструментальные условные рефлексы действительно принципиально отличаются от классических.

Но мне мыслится, что это не совсем так. Напомню, что вопрос об изменении или преобразовании самих безусловных рефлексов в процессе систематического сепаратного их активирования или при их сочетании с посторонними раздражителями (в целях выработки условных рефлексов) давно возник и обсуж-

дается в физиологии высшей нервной деятельности. Явное несходство тонического по форме специализированного условного рефлекторного движения лапы с его первоначальными условными и исходными безусловными движениями прерывистого характера наблюдается одинаково при образовании и формировании как инструментальных условных рефлексов, так и классических условных рефлексов, в том числе и вегетативных. По этой причине отпадает необходимость его обсуждения в связи с вопросом о сходстве или различии инструментальных и классических условных рефлексов. Но если иметь в виду, что многое в отношении происхождения и механизмов этого важного явления все еще остается неясным, то позволительно несколько отклониться в сторону от нашей основной темы здесь, чтобы сказать несколько слов об этом.

Мы уже имели возможность отметить, что это явление может быть понято под углом зрения идеи Павлова об образовании новых связей между клетками данного кортикального очага, т. е. новых внутриочаговых связей, названных им функциональными. Эта идея учителя, данные современной нейрофизиологии о посттетанической потенциации и некоторые наши лабораторные факты послужили нам основанием выдвинуть концепцию о «местном условном состоянии», подразумевая под этим развитие состояния более или менее стойкой повышенной возбудимости кортикальных очагов, обусловленной систематическим их активированием при сочетанных или сепаратных применениях соответствующих раздражителей, и образование на этой основе, по существу, условных внутриочаговых связей. Не говоря уже о том, что «местное условное состояние» может служить важнейшей предпосылкой к образованию условной связи между разными кортикальными очагами, здесь важно подчеркнуть, что порожденный этим состоянием «местный условный рефлекс» и составляет физиологическую сущность обсуждаемого явления преобразования безусловного рефлекса. Преобразование исходных дискретных по форме безусловнорефлекторных и начальных условнорефлекторных движений конечности в слитно-тоническое движение, наблюдаемое по ходу специализации и усовершенствования условных рефлексов, можно представить себе как процесс формирования новой формы движения путем «местного» условнорефлекторного синтеза рефлекторных сокращений множества мышц этой конечности. С этой развиваемой нами точки зрения можно не только легко понять, каким образом происходит преобразование исходного двигательного рефлекса в процессе выработки инструментального или классического условных рефлексов, но и убедиться в том, что как бы ни был сложен узор архитектуры таких преобразованных рефлексов, таких «местных условных рефлексов», все равно в основе его лежит прирожденный или безусловный рефлекс как таковой.

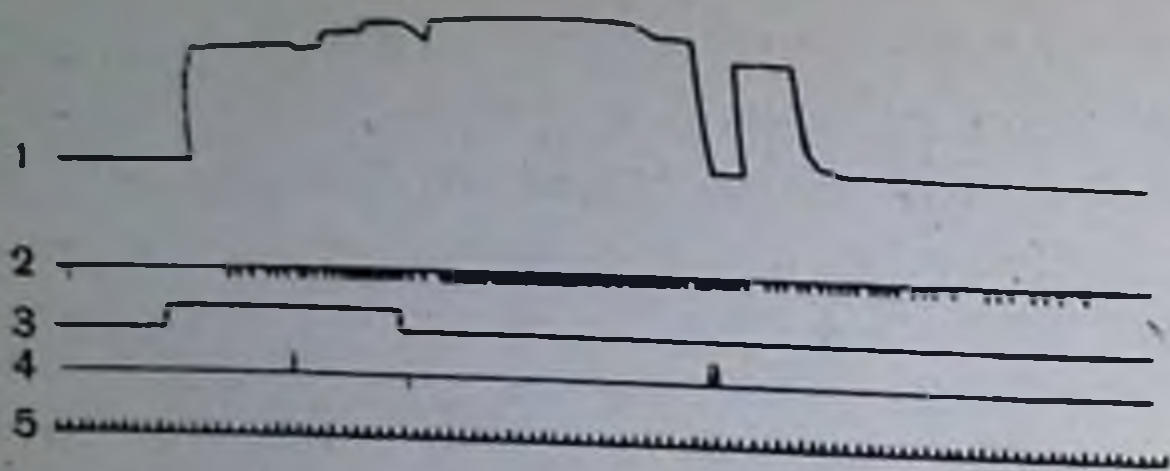


Рис. 4. Условный инструментальный пищевой рефлекс на звуковой раздражитель

1—5 — как и на рис. 3

Посредством новых комбинаций деятельности нейронных групп коры, управляющих разными мышцами данного двигательного органа, можно создать различные узоры его деятельности, но в основе этой «местной» условнорефлекторной перестройки лежит, в конечном счете, безусловный рефлекс.

Подобное решение принципиально важного вопроса о сходстве или несходстве условного рефлекса с подкрепляющим безусловным рефлексом в отношении первичного или элементарного пищевого инструментального условного рефлекса существенно облегчает выяснение сути того же вопроса применительно к усложненным условным рефлексам того же рода, имеющим более сложную функциональную архитектуру и труднее поддающимся экспериментальному анализу и теоретическому освещению.

Как у многих других исследователей и при помощи других методических приемов, так и при помощи методики Е. И. Поповой сложные инструментальные пищевые рефлексы вырабатываются либо путем сочетания постороннего раздражителя (скажем, звонка) с заранее выработанным первичным инструментальным пищевым условным рефлексом, либо изначально и особым образом комбинируя применение этого раздражителя с кормлением животного и с определенным пассивным или активным движением одной из его лап. После выработки и упрочения такого условного рефлекса бывший посторонний раздражитель, ставший теперь сигнальным, в состоянии вызвать как секреторный и общедвигательный пищевой рефлекс, так и соответствующее локальное движение той же лапы. Графическая регистрация такого сложного рефлекса при помощи описанной выше и используемой в нашей лаборатории совершенной методики представлена на рис. 4.

Как обстоит дело с вопросом о сходстве или несходстве условного рефлекса с подкрепляющим безусловным применительно к этим рефлексам? Мне представляется, что и в данном случае вопрос решается принципиально в том же духе, что и в отношении первичных условных рефлексов того же рода и типа.

Независимо от того, правильны или нет изложенные ниже наши представления о функциональной архитектуре этих рефлексов, в частности относительно характера связи нового сигнального раздражителя с кортикальными пунктами пищевого и

локального двигательного рефлексов, бесспорным является тот факт, что вызванный этим раздражителем пищевой условный рефлекс является примерной копией пищевого безусловного рефлекса, а условный локальный моторный рефлекс — примерной копией безусловного моторного рефлекса. И в данном случае также каждый из этих условных рефлексов осуществляется тем же эффекторным органом и в том же функциональном плане, что и соответствующие им безусловные рефлекссы.

Наличие разных точек зрения на характер связи специального сигнального раздражителя с центральными нервными структурами названных рефлексов делает понятным разную оценку и интерпретацию этого факта, но не может считаться достаточным основанием тому, что иные из исследователей его вовсе не замечают или же не учитывают его.

Мне представляется, что одно только существование этого факта, независимо от того, в каком плане разные исследователи представляют себе его интимные механизмы, является весьма убедительным аргументом в пользу отстаиваемой нами точки зрения относительно отсутствия принципиальной разницы между классическими и инструментальными условными рефлексами.

Наши представления о характере связи специального сигнального раздражителя сложного инструментального пищевого условного рефлекса с кортикальными пунктами слюноотделительного и локального моторного условных рефлексов и о функциональной архитектуре этого условного рефлекса в целом являются логическим развитием того, что было сказано выше в отношении архитектуры первичного инструментального пищевого условного рефлекса. Наше понимание сути этого дела основывается не только на наших прежних данных и на свежих фактах, полученных сотрудниками лаборатории Е. И. Поповой, О. Н. Васильевой, М. Е. Иоффе, П. Я. Подольским, но и на учете достоверного фактического материала других исследователей по физиологии инструментальных пищевых условных рефлексов. Не все известные факты о предмете могут быть объяснены под углом зрения нашего понимания функциональной архитектуры, но мы глубоко убеждены в том, что большинство этих фактов под предложенным нами углом зрения может быть понято и объяснено лучше, чем под углом зрения любой из существующих ныне концепций по данному вопросу.

В наиболее общей характеристике суть этих наших представлений сводится к допущению, что специальный условный сигнал устанавливает одновременно две разные, а именно непосредственные и опосредованные условные связи с центральными нервными структурами каждого из двух безусловных рефлексов, вовлеченных в структуру сложного пищевого инструментального условного рефлекса, т. е. со структурами пищевого и локально-моторного рефлексов. При этом промежуточным звеном на пути

опосредованной условной связи к кортикальным структурам пищевого рефлекса служат кортикальные структуры локально-моторного рефлекса, а промежуточным звеном на пути опосредованной условной связи к кортикальным структурам локально-моторного рефлекса служат кортикальные структуры пищевого рефлекса. Говоря иначе, после установления непосредственной связи с кортикальными структурами каждого из двух названных разнородных рефлексов, специальный сигнальный раздражитель приобретает возможность использовать также существующие между этими структурами двусторонние условные связи первичного пищевого инструментального условного рефлекса, о которых мы уже говорили выше.

Следует отметить, что Г. В. Скипин (1955) и некоторые его сотрудники считали, что при выработке этих рефлексов дело ограничивается только образованием непосредственных связей, не приводя к тому же никаких доказательств этому. Они не учитывали возможности опосредованного активирования пищевого и, в особенности, двигательного рефлексов, что вытекает из упомянутого выше теоретического положения И. П. Павлова.

В целях создания более ясного и конкретного представления об этой нашей концепции мы сочли целесообразным на основе конкретного фактического материала наших сотрудников и других исследователей составить схематическое изображение функциональной архитектуры сложного пищевого инструментального условного рефлекса, имея в виду в первую очередь изучаемый в нашей лаборатории его вариант (см. рис. 4 на стр. 283).

Хотя предложенная нами схема и страдает определенными недостатками, неизбежными при всякой схематизации сложных явлений и процессов, тем не менее она в данном случае оказалась необходимой не только для наглядного изображения нашей концепции в целом, но и потому, что позволяет составить более четкое представление о частностях этой концепции и аргументировать при помощи адекватных экспериментальных фактов правильность конкретных ее положений.

В схеме учтено не только допущение об образовании параллельно непосредственных и опосредованных условных связей, сделанное первоначально И. П. Павловым в отношении комплексных условных рефлексов, а вслед за ним Л. Г. Ворониным (1952), В. Вырицкой (1966), Ю. Конорским (1966) и другими в отношении цепных, классических и инструментальных условных рефлексов, но учтено также другое допущение Павлова, не привлекавшее внимания этих и других исследователей, — допущение об образовании двусторонних условных связей.

Как явствует из этой схемы, знакомая нам дуга первичного пищевого инструментального условного рефлекса с его двусторонними условными связями составляет существенную часть и даже основу дуги сложного условного рефлекса того же рода

(на рисунке это изображено в виде круга ПЦ, квадрата ДП и пунктирными связями между ними *a* и *б*), что полностью соответствует нашему пониманию действительного положения вещей. Фактическим основанием для этого допущения служит тот наш лабораторный факт, что и после выработки сложного пищевого инструментального условного рефлекса одно только сгибание лапы у животного вызывает пищевой рефлекс и, в свою очередь, один только вид пищи, в еще большей степени акт еды вызывает сгибание той же лапы. Раньше чем привести доказательство того, что специальный сигнальный раздражитель способен использовать этот аппарат, активировать его двусторонние условные связи (*a* и *б*), необходимо сначала аргументировать существование непосредственных условных связей между этим раздражителем и каждым из кортикальных пунктов пищевого и локально-двигательного рефлексов (на рисунке это будут связи *в* и *г*). Отметим, во избежание недоразумения, что на схеме непосредственная связь к пищевому центру идет не от пункта дистантного сигнала одного, а от него и чашки с пищей вместе как от комплексного условного раздражителя; в зависимости от обстоятельств внутрикомплексные взаимоотношения между ними то проявляются, то не проявляются.

Известным основанием для допущения об образовании таких непосредственных связей между дистантным сигналом (ДС) и каждым из названных нервных пунктов могут служить данные наших сотрудников Ф. К. Дауровой и Р. Ф. Колотыгиной (1969) о возможности одновременной выработки пищевого и электрооборонительного условных рефлексов на один и тот же раздражитель, т. е. бинарных условных рефлексов. Но более показательными в этом отношении являются результаты специальных экспериментов. При выработке у свежих собак сложных пищевых инструментальных условных рефлексов путем сочетания дистантного раздражителя с пассивным сгибанием лапы существует фаза, когда дистантный сигнал уже вызывает локальный двигательный рефлекс лапы (связь *г*), а подача чашки с пищей не вызывает еще такого рефлекса. Далее, весьма показательны опыты, в которых временно блокировалась одна или другая из связей между пищевым и локально-двигательным центрами (*a* или *б*) в зависимости от преследуемой цели. По данным Е. И. Поповой, после предварительного тормозного блокирования связи *в* путем угашения пищевого и локально-двигательного рефлексов на подачу чашки с пищей (рис. 5) дистантный сигнал способен вызвать не только локальный сгибательный рефлекс лапы, но и пищевой рефлекс. Тот же результат получается и в опытах, когда подача чашки с пищей перестает вызывать локально-двигательный рефлекс лапы в силу насыщения животного. И в данном случае дистантный сигнал способен не только вызвать локально-моторный рефлекс лапы, но даже активировать пище-

вой рефлекс — собака вновь начинает есть пищу из поднятой чашки. Сходные наблюдения делались также Г. П. Зеленым и В. Вырвицкой.

Эти данные свидетельствуют не только о существовании непосредственной связи между кортикальным пунктом дистантного сигнала и кортикальным пунктом локального моторного рефлекса лапы (связь *г*), но и о возможности активирования пищевого центра тем же дистантным раздражителем через посредство этого пункта и связи *а*.

Допущение о существовании непосредственной связи между кортикальным пунктом дистантного сигнала и пищевым центром может быть аргументировано тем фактом, установленным Е. И. Поповой, что при выработке сложных пищевых инструментальных условных рефлексов у свежих собак первым на дистантный сигнал появляется пищевой слюноотделительный условный рефлекс и короткий период времени существует он один, без признаков образования локального двигательного рефлекса лапы на тот же раздражитель. Далее, когда в силу ряда обстоятельств, о которых речь будет ниже, происходит довольно стойкое торможение локального моторного условного рефлекса на дистантный сигнал (т. е. блокирование связи *г*), тот же сигнал регулярно вызывает пищевой условный рефлекс со своими общедвигательным и секреторным компонентами (рис. 6).

Пока что весьма слабо аргументировано наше допущение о возможности опосредованного активирования дистантным сигналом кортикального пункта локального моторного рефлекса лапы. Нам кажется, что в какой-то мере в пользу этого допущения говорит упомянутый выше наш лабораторный факт о том, что и после выработки сложного рефлекса подача кормушки с пищей вызывает как пищевой рефлекс, так и локальный двигательный рефлекс лапы. Так как связь *в* является общей для комплексного условного раздражителя и так как в условиях наших экспериментов выработка непосредственной связи между кормушкой с кортикальным пунктом движения лапы считается мало вероятной, то возможно приведенный факт считать доказательством существования опосредованной условной связи между дистантным сигналом и кортикальным пунктом локального двигательного рефлекса. Почему же тогда дистантный сигнал сам не в состоянии активировать локальный моторный рефлекс через посредство активированного им пищевого центра и связи *б*, — этот вопрос пока остается открытым.

Мы располагаем также несколькими фактами, косвенно подкрепляющими предположение о существовании двух однопавленных условных связей — непосредственной и опосредованной — от дистантного сигнала к кортикальным пунктам каждого из упомянутых рефлексов. Мы имеем в виду, во-первых, явление двуступенчатости или двугорбности моторного условного

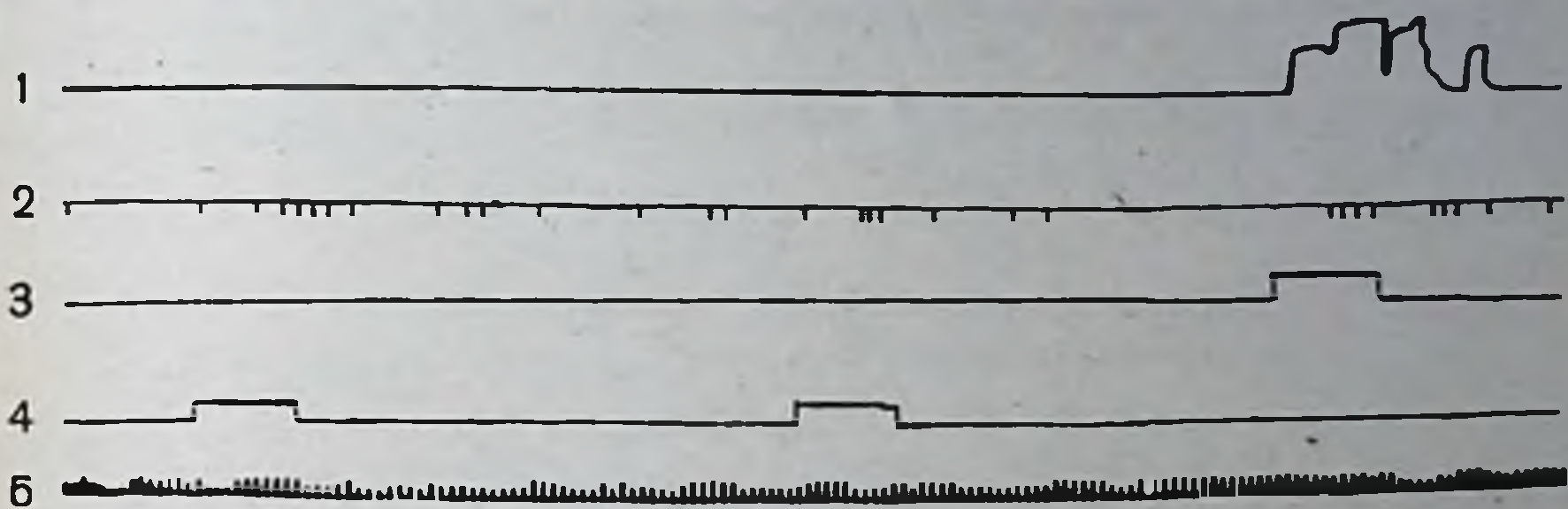
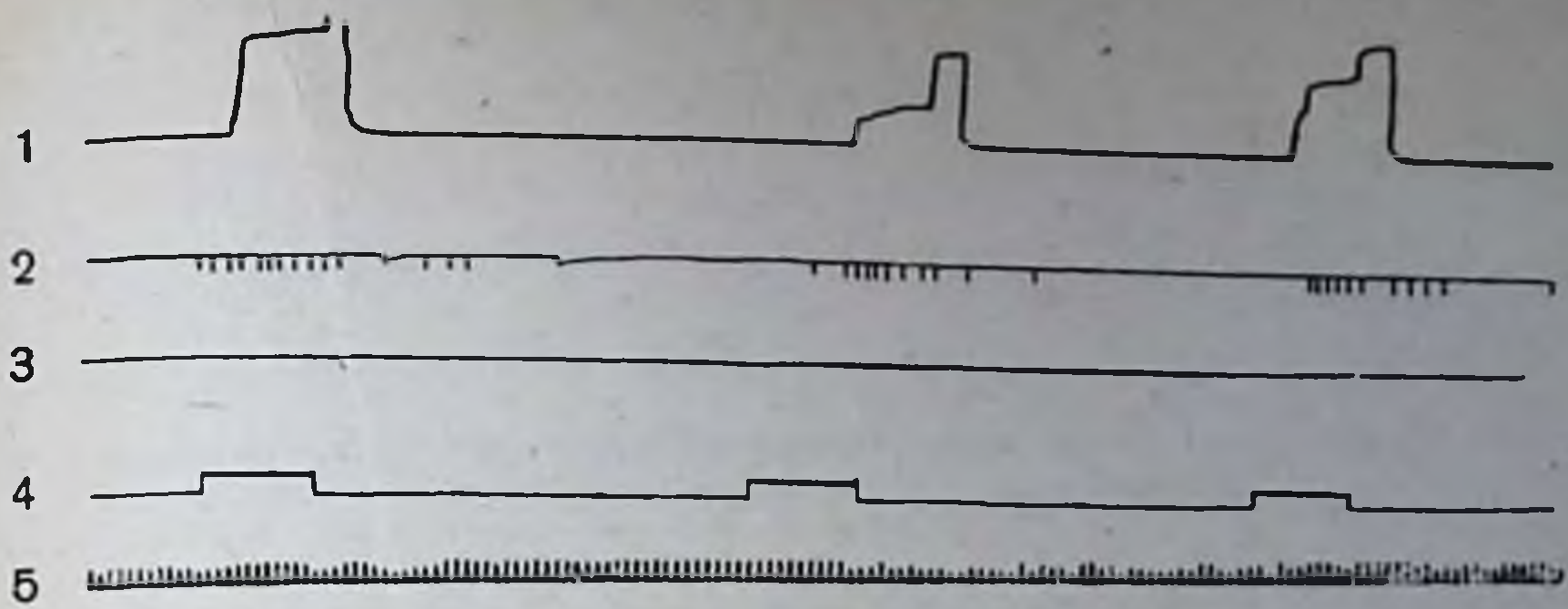


Рис. 5. Сохранность двигательного рефлекса на дистантный раздражитель после угашения двигательного рефлекса на чашку с пищей

1—5 — как и на рис. 3

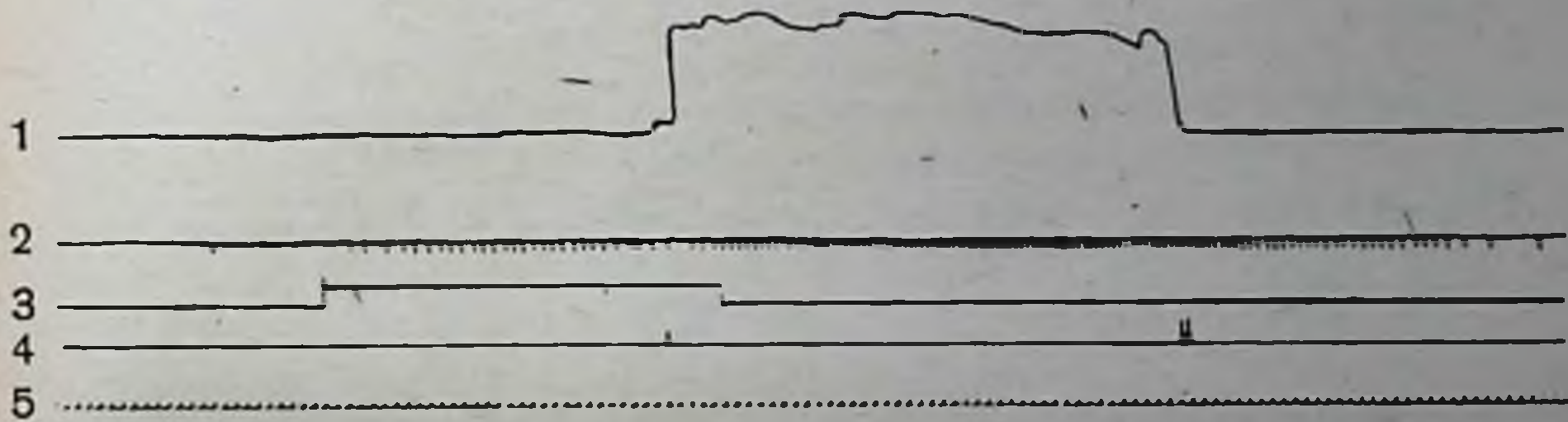


Рис. 6. Выпадение локального моторного рефлекса на дистантный сигнал при сохранности секреторного условного рефлекса на него

1—5 — как и на рис. 3

рефлекса (рис. 7), а во-вторых, часто наблюдаемое явление торможения этого рефлекса «с конца» или же его дробления на несколько фрагментов по ходу развития торможения (рис. 8). Во всяком случае весьма заманчиво рассматривать эти факты как проявление параллельного существования двух однозначных и однонаправленных условных связей, ответственных за разные участки единого условного движения, но отличающихся друг от друга своими функциональными свойствами и поэтому одновременно активирующихся и тормозящихся в процессе условно-рефлекторного акта.

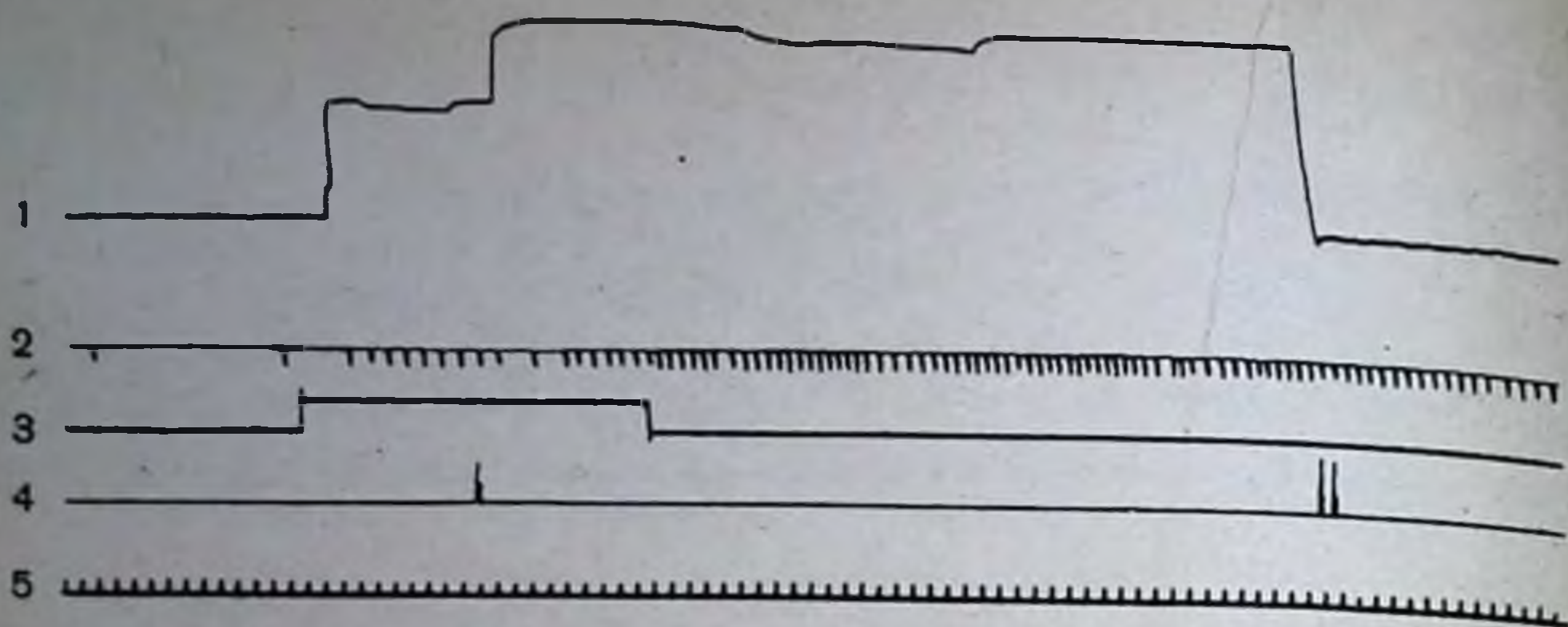


Рис. 7. Двуступенчатый локальный двигательный условный рефлекс (на звуковой раздражитель и на подачу пищи)
1—5 — как и на рис. 3

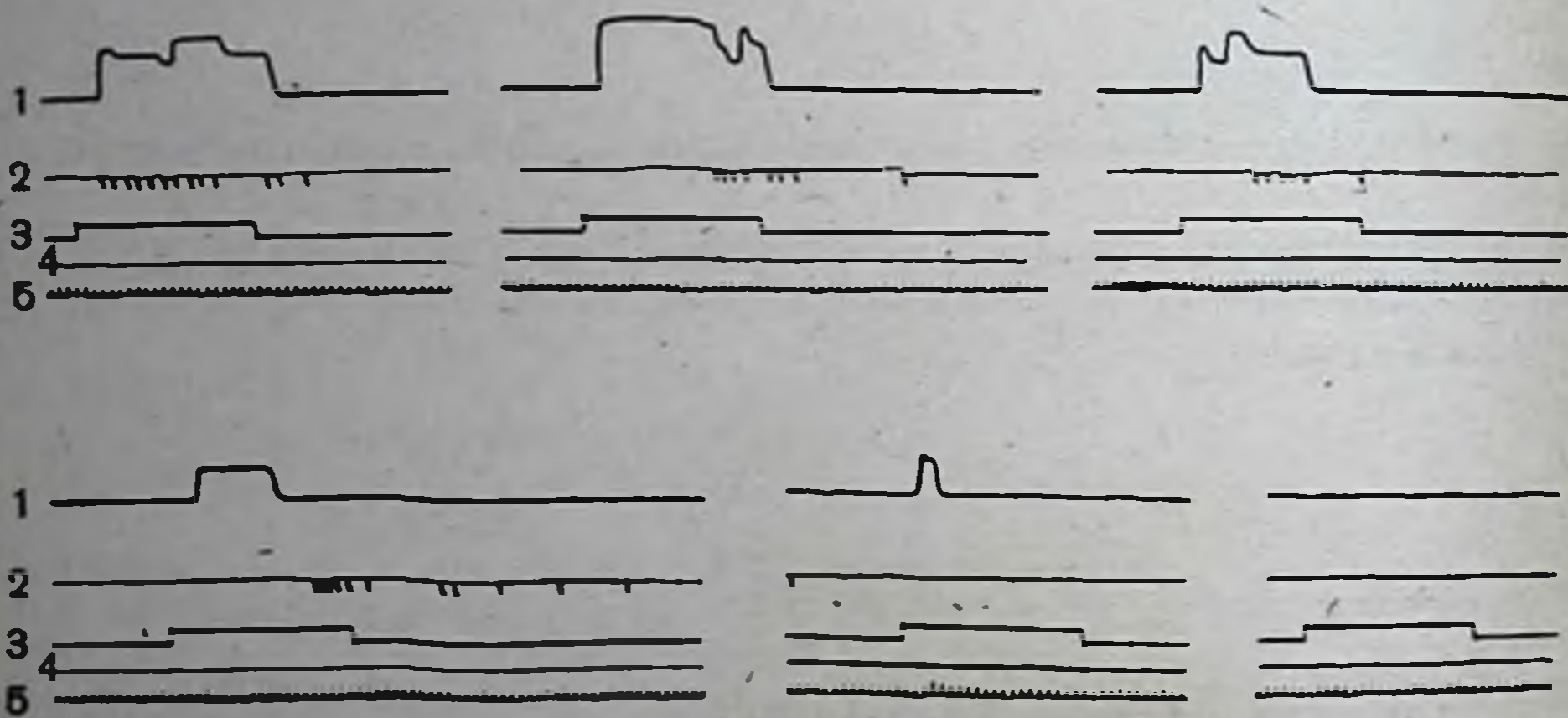


Рис. 8. Развитие угасательного торможения по типу «с конца»
1—5 — как и на рис. 3

Наши представления о функциональной архитектуре сложных инструментальных пищевых условных рефлексов и ее схематическое изображение позволяют понять также происхождение часто наблюдаемого явления постепенного ослабления и исчезновения локального двигательного условного рефлекса лапы на дистантный сигнал при сохранении вызываемого им же пищевого условного рефлекса. В условиях экспериментов наших сотрудников дистантный сигнал и подача чашки с пищей составляют последовательно-комплексный условный раздражитель (сигнальный раздражитель на 5—10 сек. предшествует подаче кормушки и продолжает действовать во время еды). В этом последовательном комплексе раздражителей чашка с пищей в силу своего родства с подкрепляющим раздражителем и близости к его действию является доминирующим компонентом и оказывает индукционно-тормозящее влияние на первый компонент. А та-

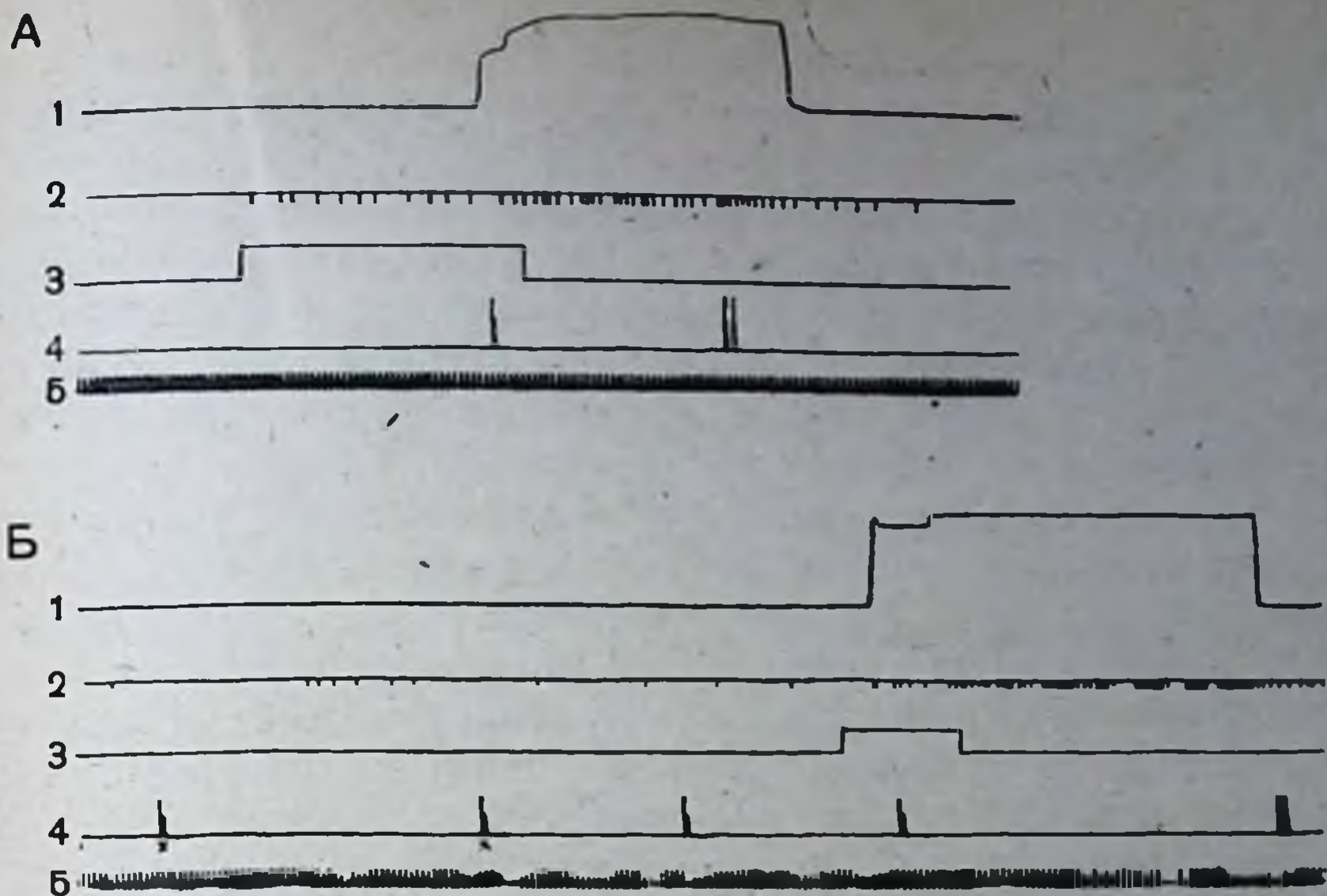


Рис. 9. Восстановление локального моторного условного рефлекса на дистантный раздражитель после ослабления этого рефлекса на подачу пищи

А — проба на свету: двигательный рефлекс отсутствует, но на кормушку сохранен; Б — проба в темноте после предварительного угашения двигательного рефлекса на стук кормушки путем многократной подачи пустой чашки. Звуковой раздражитель при этом вызывает двигательный рефлекс 1—5 — как на рис. 3

кого рода влияние, как мы полагаем и о чем писали неоднократно, сказывается в первую очередь на вставочных нейронах, связывающих нервный очаг слабого компонента комплексного раздражителя с другими нервными очагами. В нашем случае торможение охватывает условную связь между дистантным раздражителем и кортикальным пунктом локального двигательного условного рефлекса (связь 2 на схеме). Экспериментальная проверка такого понимания сути описанного явления полностью подтвердила его правильность. Е. И. Попова в специальных опытах на собаках, у которых моторный рефлекс на дистантный сигнал был заторможен путем различных манипуляций (ухудшение видимости чашки, угашение рефлекса на щелчок, возникающий при подаче кормушки, и т. п.), значительно ослабляла сигнальное значение чашки с пищей, а значит и доминирующее ее положение в комплексном условном раздражителе. Оказалось, что при этом стойко сохраняется локальный моторный условный рефлекс на дистантный сигнал, т. е. не происходит обычно наблюдаемая его редукция, и полностью восстанавливается названный рефлекс на этот сигнал, если в условиях обычных экспериментов он был заторможен (рис. 9). Подобное взаимоотношение между дистантным сигналом и чашкой с пищей как между слабым и сильным компонентами комплексного условного раздражителя находит свое выражение также и в другом факте.

Как было отмечено выше, при выработке вторичного, или сложного, пищевого инструментального условного рефлекса у «свежих» собак локальный двигательный условный рефлекс лапы на дистантный сигнал вырабатывается значительно раньше, чем на подачу кормушки с пищей. Но в следующей фазе формирования условного рефлекса, когда появляется и постепенно усиливается локальный двигательный условный рефлекс также и на подачу чашки с пищей, наблюдается постепенное ослабление того же рефлекса на дистантный сигнал (см. рис. 6).

В заключение мы хотели бы еще раз отметить, что развиваемые нами гипотетические положения о функциональной архитектуре элементарных и сложных пищевых инструментальных условных рефлексов нуждаются, естественно, в дальнейшей суровой экспериментальной проверке и теоретической отшлифовке. Нам кажется, что большинство наших фактов, как и многие факты других исследователей, в свете этих положений могут быть поняты и освещены лучше, чем под углом зрения других из существующих в настоящее время концепций по данному вопросу. Но вместе с тем даже не все наши факты, не говоря уже о фактах других исследователей, поддаются удовлетворительному объяснению с позиции изложенных выше наших теоретических положений.

Но как бы гипотетичны ни были эти наши положения в целом и в каком бы дальнейшем обосновании и развитии они ни нуждались, основное из них, именно положение об отсутствии принципиальной разницы между классическими инструментальными условными рефлексами, представляется нам достаточно убедительно аргументированным фактами и доводами уже и теперь.

ЛИТЕРАТУРА

- Асратян Э. А. 1960. В кн. «Центральные и периферические механизмы двигательной деятельности животных». М., Изд-во АН СССР, стр. 7.
- Асратян Э. А. 1965а. Журн. ВНД, 15, вып. 5, 796.
- Асратян Э. А. 1965б. В кн. «Рефлексы головного мозга». М., изд-во «Наука», стр. 114.
- Воронин Л. Г. 1952. Анализ и синтез сложных раздражителей у высших животных. Л., Медгиз.
- Вырвицка В. 1966. В кн. «Нервные механизмы двигательной деятельности». М., изд-во «Наука», стр. 346.
- Даурова Ф. К. и Колотыгина Р. Ф. 1969. Журн. ВНД, 19, вып. 3, 387.
- Зеленый Г. П. 1951. Журн. ВНД, 1, вып. 2, 147.
- Конорский Ю. М., Миллер С. 1936. Труды Физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, 6, вып. 1, 119.
- Конорский Ю. М. 1966. В кн. «Нервные механизмы двигательной деятельности». М., изд-во «Наука», стр. 351.
- Панкратов М. А. 1962. Современные вопросы физиологии высшей нервной деятельности. Л., Ленингр. гос. пед. ин-т.
- Плонская Е. И. 1958. Труды Ин-та ВНД АН СССР, серия физиол., 2, 951.
- Скипин Т. В., Антонова А. А., Асланова И. Ф., Винник Р. Л. 1955. Труды Ин-та ВНД АН СССР, серия физиол., 1, 27.

О МЕХАНИЗМЕ И ЛОКАЛИЗАЦИИ УСЛОВНОГО ТОРМОЖЕНИЯ

К ВОПРОСУ О ЛОКАЛИЗАЦИИ КОРТИКАЛЬНОГО ТОРМОЖЕНИЯ В ДУГЕ УСЛОВНОГО РЕФЛЕКСА¹

Несмотря на непрекращающийся и даже возрастающий прогресс наших знаний о торможении, многие его аспекты все еще остаются неизведанными, а нейрофизиологи, вслед за Павловым, все еще с горечью называют проблему торможения «проклятой». К числу недостаточно изученных и мало ясных вопросов этой проблемы относится вопрос о первоначальном возникновении и локализации разных видов кортикального торможения в элементах дуги условного рефлекса. Настоящее сообщение посвящено именно этому вопросу и содержит краткое изложение ряда новых фактов, полученных автором и его сотрудниками, а также теоретические положения, вытекающие в значительной мере из этих фактов.

До недавнего времени по вопросу о первоначальной локализации кортикального торможения существовали главным образом две противоположные точки зрения:

а) высказанное первоначально Бабкиным (1904) и Зеленым (1907), в последующем отстаиваемое самим И. П. Павловым и в последнее время Ройтбаком (1958) положение о возникновении торможения в клетках очага условного раздражителя; б) выдвинутая Перельцвейгом (1907) и Кашерининовой (1909), а в последующем поддержанная Анохиным с сотрудниками (1932, 1958), Ходоровым (1955), Панкратовым (1959) и другими точка зрения о возникновении условного торможения в нервных клетках очага безусловного раздражителя.

Кроме этих двух давних точек зрения со временем высказывались также и другие мнения. Так, Купалов и его сотрудники (1931, 1955) отстаивают положение о том, что условное торможение развивается одновременно в клетках очагов как условно-

¹ Доклад, прочитанный на Международном симпозиуме «Центральные и периферические механизмы движения» в Праге, в мае 1961 г. In: *Central and peripheral mechanisms of motor functions*. Prague, 1963, p. 113.

го, так и безусловного раздражителей. Коноровский (1948, 1956) развивает точку зрения, согласно которой кортикальное торможение есть проявление активности специальных тормозных структур, существующих отдельно и параллельно со структурами возбуждения на кортикальном уровне, подобно тому как они существуют на субкортикальном, спинальном и других уровнях интеграции центральной нервной системы.

Суть развиваемой нами (1947, 1949, 1955) точки зрения сводится к предположению о том, что условное торможение возникает первично в элементах самой условной связи, представляемой нами в виде цепи промежуточных нейронов, а не в клетках очагов условного или безусловного раздражителей, как это считают сторонники всех других точек зрения. Мы допускаем, однако, что при значительном углублении торможения, возникшего первично в элементах условной связи, оно может впоследствии охватить также и кортикальные нервные элементы очагов как условного, так и безусловного раздражителей. Какие же факты и доводы лежат в основе этой точки зрения, к которой, судя по всему, склонны в настоящее время примыкать также некоторые другие советские ученые (Скипин, 1956; Майоров, 1959, и др.).

Прежде всего здесь следует сослаться на общеизвестные давние факты, которые неоднократно приводились также и другими авторами в связи с обсуждением вопроса о возникновении условного торможения в элементах дуги условного рефлекса. Мы имеем в виду факт восприятия условного раздражителя и реакции на него после затормаживания положительного условного рефлекса. Он бесспорно свидетельствует о том, что возникшее в дуге условного рефлекса торможение локализовано не в кортикальном очаге условного рефлекса, а где-то в последующих звеньях дуги. О том же свидетельствуют, очевидно, и тривиальные факты относительно неравномерного течения процессов угашения или дифференцирования разных компонентов одного и того же условного рефлекса, например слюноотделительного и двигательного компонентов пищевого условного рефлекса. К давно известным фактам, представляющим определенный интерес с точки зрения обсуждаемого нами вопроса, относится факт отсутствия значительных изменений в безусловном рефлексе при затормаживании условного рефлекса путем угашения, дифференцирования или иным способом, а также факт сохранения при этом, и нередко без заметных изменений, условных рефлексов того же рода на другие раздражители. Из этих фактов может быть сделано заключение о том, что кортикальный очаг безусловного рефлекса также не может считаться инициальным местом возникновения условного торможения.

Кроме упомянутых выше общеизвестных фактов мы располагаем также собственными данными, полученными совместно с

сотрудниками в течение ряда лет (1941, 1958, 1959). Ниже приводится краткое их описание и истолкование.

В обширном экспериментальном материале, полученном нами совместно с сотрудниками на протяжении многих лет систематического исследования вопроса так называемого переключения в условнорефлекторной деятельности, накопились данные, которые имеют тесное отношение к вопросу о возникновении и локализации условного торможения. Прежде всего это факты, полученные при выработке условного переключения, когда условный раздражитель приобретает для животных одновременно два разнородных сигнальных значения — пищевой и оборонительный (Шитов и Яковлева, 1937; Стручков, 1955, 1956, 1960). После выработки переключения в данных конкретных условиях выявляется, как правило, только одно из его сигнальных значений. Этот факт проявления в данных условиях только одного из разнородных условных рефлексов и подавление при этом другого условного рефлекса является результатом развития процесса торможения в элементах дуги условного рефлекса, подлежащего подавлению по замыслу экспериментатора. Есть основание считать, что это выработанное торможение локализовано не в очаге условного раздражителя (ибо в каждой из камер раздражитель вызывает какой-нибудь из условных рефлексов — пищевой или оборонительный) и не в очагах разнородных безусловных раздражителей (ибо, по данным Струčkова, с одновременным переключением двух разнородных условных рефлексов в каждой из камер и в каждом из экспериментов возможно вызвать как пищевые, так и электрооборонительные условные рефлексy). Таким образом, на основании опытов с переключением разнородных условных рефлексов мы путем исключения приходим к выводу, что торможение в описанных выше случаях возникает и локализуется в нервных элементах самой условной связи. Небезынтересно отметить, что торможение дееспособного в данной обстановке условного рефлекса на какой-нибудь раздражитель, путем ли угашения, влияния экстренного раздражителя или иным способом, влечет за собой как бы автоматическое растормаживание обычно инактивного в этой обстановке партнерного условного рефлекса на тот же раздражитель. Этот факт, очевидно, также свидетельствует о развитии торможения в структурных элементах самой условной связи. Значительный интерес в плане обсуждаемого вопроса представляют результаты экспериментов по переключению условных рефлексов одного рода, но противоположного функционального знака. Речь идет о давних экспериментах Шитова и Замятиной (1938), в которых раздражитель в утренних опытах приобрел значение положительного пищевого условного раздражителя, а в дневных опытах — значение тормозного пищевого условного сигнала. Нам кажется, что результаты этих опытов также говорят в пользу локализации выработанно-

го хронического торможения именно в структурах условной связи. Если бы оно было локализовано в корковом очаге условного раздражителя, то раздражители заторможенных в одних опытах рефлексов не должны были бы вызвать рефлекса в других опытах. Если же это торможение было локализовано в корковом очаге безусловного раздражителя, то в опытах второго варианта не было бы такого положения, когда один раздражитель вызывает условный рефлекс, а близкий ему другой раздражитель не вызывает его.

В настоящее время по локализации условного торможения мы располагаем новым фактическим материалом, полученным в экспериментах, где в одних и тех же условиях и обстановке раздражителям одновременно придаются сигнальные значения двух разнородных условных рефлексов (пищевого и электрооборонительного). Это достигается тем, что индифферентный раздражитель сочетается в опытах то с пищей, то с электрическим раздражением одной из лап, либо подкрепляется тем и другим вместе. При этом оказалось возможным сохранение у тех же животных, наряду с этими рефлексами, названными у нас бинарными условными рефлексами, также обычных одинарных условных рефлексов на другие раздражители. В опытах с угашением бинарных условных рефлексов (путем отмены обоих безусловных раздражителей или одного из них) были получены данные, свидетельствующие о возможности полного торможения одного из бинарных рефлексов, когда второй еще долго сохранялся. На рис. 1 приведен фрагмент кимограммы таких опытов, проведенных нашей сотрудницей Дауровой (1960). Так как в этих опытах условный раздражитель вызывает оба рефлекса одновременно в одних и тех же условиях, а развивающееся при угашении бинарных рефлексов торможение является острым, вырабатываемым в течение одного опытного сеанса, то полученные в этих опытах данные кажутся особенно убедительным доказательством того положения, что условное торможение первично возникает не в очаге условного раздражителя, а в последующих звеньях дуги условного рефлекса. А ввиду того, что при угашении одного из бинарных условных рефлексов остаются без существенных изменений того же рода одинарные условные рефлексы на другие раздражители или при угашении одинарного условного рефлекса не изменяется того же рода условный рефлекс в бинарном рефлексе, то можно заключить, что это торможение не возникает первично также и в очаге безусловного раздражителя. Остается опять допустить, что и в данном случае торможение первоначально возникает и локализуется в элементах самой условной связи.

Определенный фактический материал по вопросу о локализации условного торможения получен также в проводимых нами за последние годы исследованиях по проблеме двусторонних условных связей. Причем в этих опытах мы, как правило, сочетаем



Рис. 1. Угашение обоих рефлексов в бинарном условном рефлексе на тон
 1 — запись движения лапы; 2 — запись слюноотделения; 3 — отметка условного раздражения; 4 — отметка безусловного раздражения; 5 — время (в сек.)

такие раздражители, безусловные рефлекс которых могут быть объективно и точно учтены и графически зарегистрированы (пища, электрическое раздражение лап, локальное охлаждение определенного участка кожи, дутье воздуха в глаз, пассивный подъем лапы, который впоследствии при выработке условных рефлексов становится активным, и т. п.). При сочетании этих раздражителей попарно в разных комбинациях в стереотипной или переменной последовательности вырабатываются, как правило, двусторонние связи: каждый из двух сочетаемых раздражителей со временем приобретает свойство вызывать наряду с присущим ему безусловным рефлексом также и рефлекс партнерного раздражителя в качестве условного рефлекса.

Наши сотрудники Варга и Прессман (1960) выработали у собак двусторонние условные рефлекс путем сочетания в стереотипной последовательности дутья в глаз и пассивного подъема одной из лап. Когда двусторонний рефлекс, или рефлекс с двусторонней связью, был выработан, они производили угашение одного из рефлекс, имея возможность контролировать при этом процесс развития условного торможения в элементах дуги условного рефлекса по объективным показателям состояния очагов обоих сочетаемых раздражителей. При этом были получены любопытные результаты. В случае, когда применялось дутье в глаз без подкрепления его пассивным подъемом лапы, происходило волнообразное угашение рефлекса и, в конце концов, дутье в глаз не только переставало вызывать сгибание

соответствующей лапы, но стало даже вызывать антагонистическое движение — ее экстензию. При этом вызываемый дутьем в глаз безусловный рефлекс, т. е. мигательный рефлекс, не только не ослабевает, а даже усиливается, свидетельствуя тем самым о том, что его кортикальный очаг не только свободен от условного торможения, но даже становится более возбудимым. Можно было думать, что угашение условного двигательного рефлекса обусловлено развитием торможения в кортикальном очаге двигательного рефлекса конечности. Отнюдь нет. После того, как дутье в глаз перестает вызывать условнорефлекторный подъем лапы, т. е. после полного угашения этого рефлекса, пассивный подъем лапы способен вызывать условнорефлекторное мигание глаза, иногда даже в более сильном виде, чем в начале опыта (рис. 2). В принципе, совершенно такие же результаты получаются и в том случае, когда производится угашение другого члена двустороннего условного рефлекса, т. е. когда в опыте периодически производится пассивный подъем лапы, и это не подкрепляется дутьем в глаз.

Сходные данные были получены М. И. Стручковым в отношении двусторонних рефлексов, выработанных путем сочетания пищи либо с пассивным подъемом одной из лап, либо с локальным охлаждением ограниченного участка кожи на боку. В первом варианте экспериментов подача пищи вызывала условнорефлекторный подъем лапы, а пассивный подъем лапы вызывал пищевой условный рефлекс, во втором же варианте экспериментов подача пищи вызывала локальный кожный сосудодвигательный условный рефлекс, а охлаждение кожи вызывало условную пищевую реакцию. Когда Стручков производил угашение одного из двусторонних условных рефлексов, скажем, подавал периодически пищу, не подкрепляя ее подъемом лапы, то после полного торможения вызываемого ею двигательного условного рефлекса, т. е. после того как подача пищи перестала вызывать движения лапы, пассивный подъем лапы в этом периоде вызывал пищевой условный рефлекс (рис. 3). В принципе такие же результаты получались при угашении сосудодвигательного условного рефлекса на подачу пищи.

Результаты этих опытов Струčkова, а также опытов Варга и Прессмана с еще большей наглядностью и убедительностью, чем описанные выше данные других наших сотрудников, свидетельствуют о том, что условное торможение возникает и первоначально локализуется именно в структурах самой условной связи, а отнюдь не в кортикальных очагах условного и безусловного раздражителей.

Но как было сказано в начале настоящего сообщения, мы допускаем, что при последующем углублении условного торможения в структурах инициального его возникновения оно может затем распространиться как на очаг условного раздражителя,

так и на очаг безусловного раздражителя, т. е. охватить в той или иной степени все центральные звенья дуги условного рефлекса, а также другие центральные нервные образования. Это находит свое выражение в ослаблении безусловного рефлекса, в ослаблении врожденной реакции на условный раздражитель, в развитии дремотного состояния и сна. Не исключена, конечно, возможность, что в каких-то определенных экстраординарных условиях торможение может первоначально возникать и в очагах условного и безусловного раздражителей и, в последующем углубляясь в них, привести к разным последствиям. Но наши данные дают достаточное основание считать, что обычно условное торможение, как правило, возникает инициально

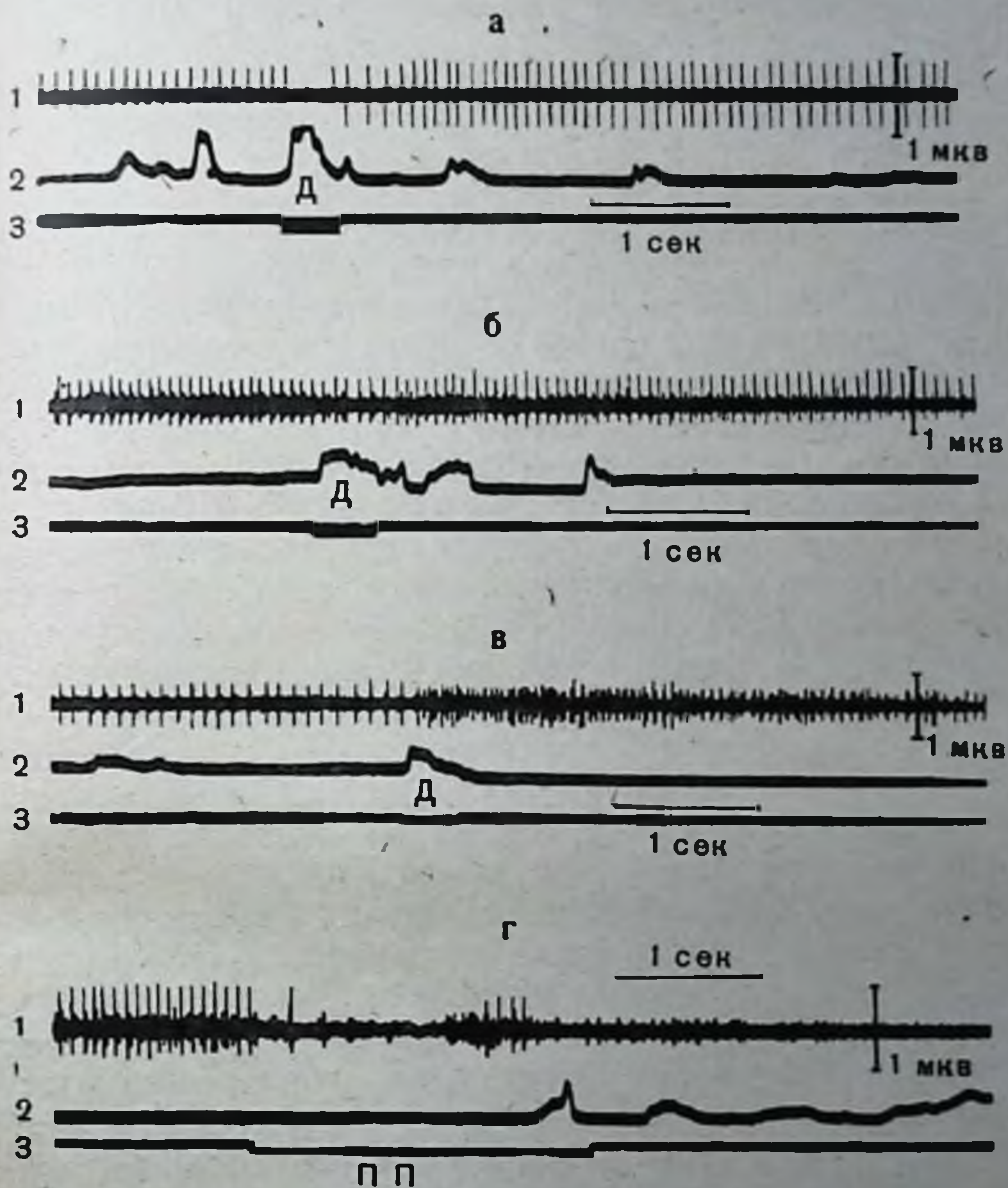


Рис. 2. Мигательный условный рефлекс на пассивный подъем лапы (г) после угашения двигательного условного рефлекса на дутье (Д) струи воздуха в глаз (а, б, в)

1 — электромиограмма икроножной мышцы; 2 — запись движения век; 3 — отметка раздражения

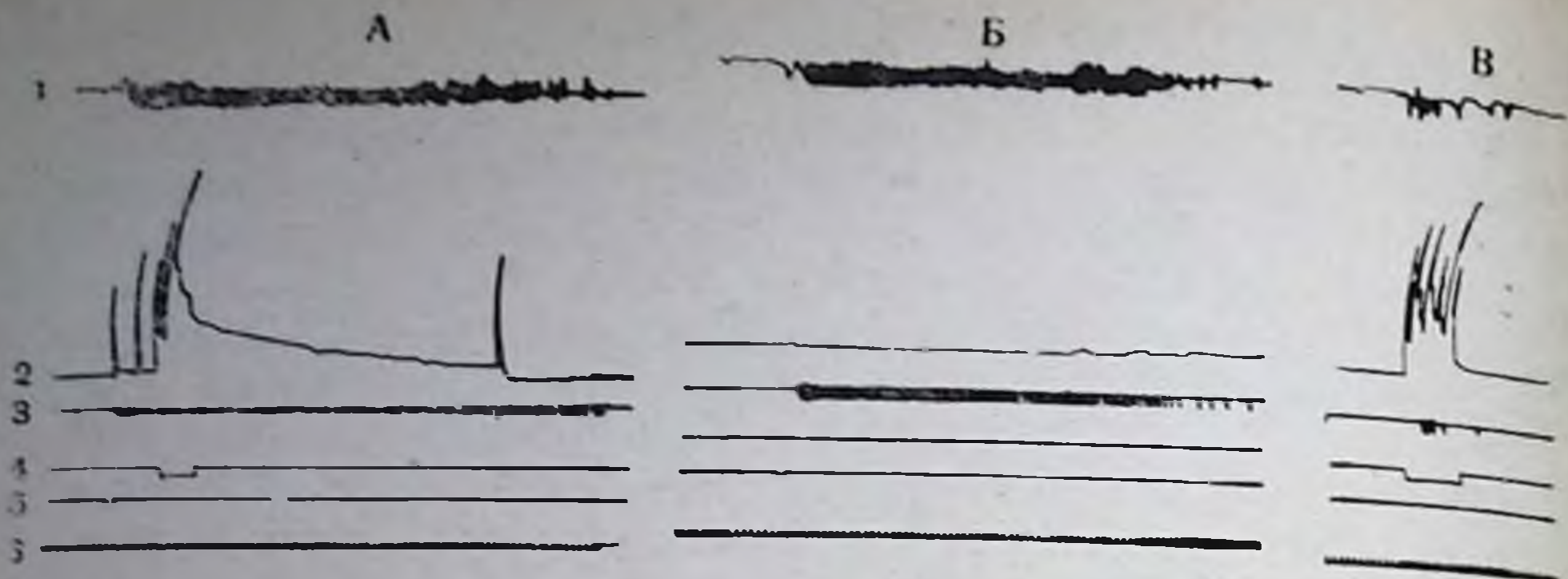


Рис. 3. Условный рефлекс с двусторонней связью (пища—движение). Проявление обратной связи (В) после угашения условного двигательного рефлекса на пищу (А, Б)

1 — запись жевательных движений; 2 — запись движения лапы; 3 — запись слюноотделения; 4 — отметка подъема лапы; 5 — отметка подачи пищи; 6 — время (в сек.)

в структурах условной связи, а в названных очагах оно появляется и углубляется значительно позже этого.

В пользу защищаемой нами точки зрения говорят также результаты новых опытов наших сотрудников Чилингарян и Романовской (1960). Эти эксперименты ставятся на собаках с предварительно вживленными контактными электродами в кортикальные моторные пункты какой-нибудь из лап, что дает возможность в условиях хронического эксперимента вызывать движение лапы путем электрического раздражения соответствующих пунктов коры, проследить изменения в уровне возбудимости этих пунктов под влиянием тех или иных воздействий и факторов и т. д. На таких собаках Чилингарян выработала двигательные условные рефлексы путем сочетания индифферентного звука с электрическим раздражением соответствующего пункта моторной коры. Романовская же выработала на таких собаках двигательные рефлексы обычным способом: путем сочетания индифферентного раздражителя с электрическим раздражением лапы. Когда условные рефлексы были выработаны и достигли определенной степени прочности, экспериментаторы ставили опыты по угашению выработанных условных рефлексов. Было установлено, что по ходу волнообразного угашения условного рефлекса возбудимость кортикального моторного пункта первоначально остается без изменений, а в дальнейшем, по мере углубления условного торможения, наступает быстро прогрессирующее ее снижение, которое приводит в конечном итоге к резкому (иногда в 3—4 раза) и длительному падению уровня возбудимости этого пункта по сравнению с исходным уровнем (рис. 4 и 5). Эти факты находятся в полном созвучии с описанными выше другими нашими данными. Они свидетельствуют, в частности, о том, что

условное торможение первоначально возникает не в кортикальном очаге безусловного рефлекса, а появляется в нем позже, лишь при значительном углублении торможения.

В настоящее время мы располагаем некоторыми фактически-ми данными относительно возникновения и локализации другого вида кортикального торможения, а именно, запредельного торможения. Эти данные получены нашей сотрудницей Дауровой и сводятся к следующему. В серии опытов по переключению в одной обстановке вырабатывался у собак пищевой условный рефлекс на тон частотой 1100 гц и интенсивностью 45 дб, а в другой обстановке на тот же раздражитель вырабатывался электрооборонительный условный рефлекс. Оба опыта ставились в один и тот же день, без определенной очередности. Когда тот и другой из условных рефлексов достигли определенной прочности и четкости переключения, Даурова ставила опыты по выявлению запредельного торможения. В этих целях она в том и в другом опытах экстренно усиливала условный раздражитель (тон) до 105—115 дб. В результате условный раздражитель становился запредельно-тормозным для одной деятельности (для пищевой или оборонительно-двигательной в зависимости от соотносительной

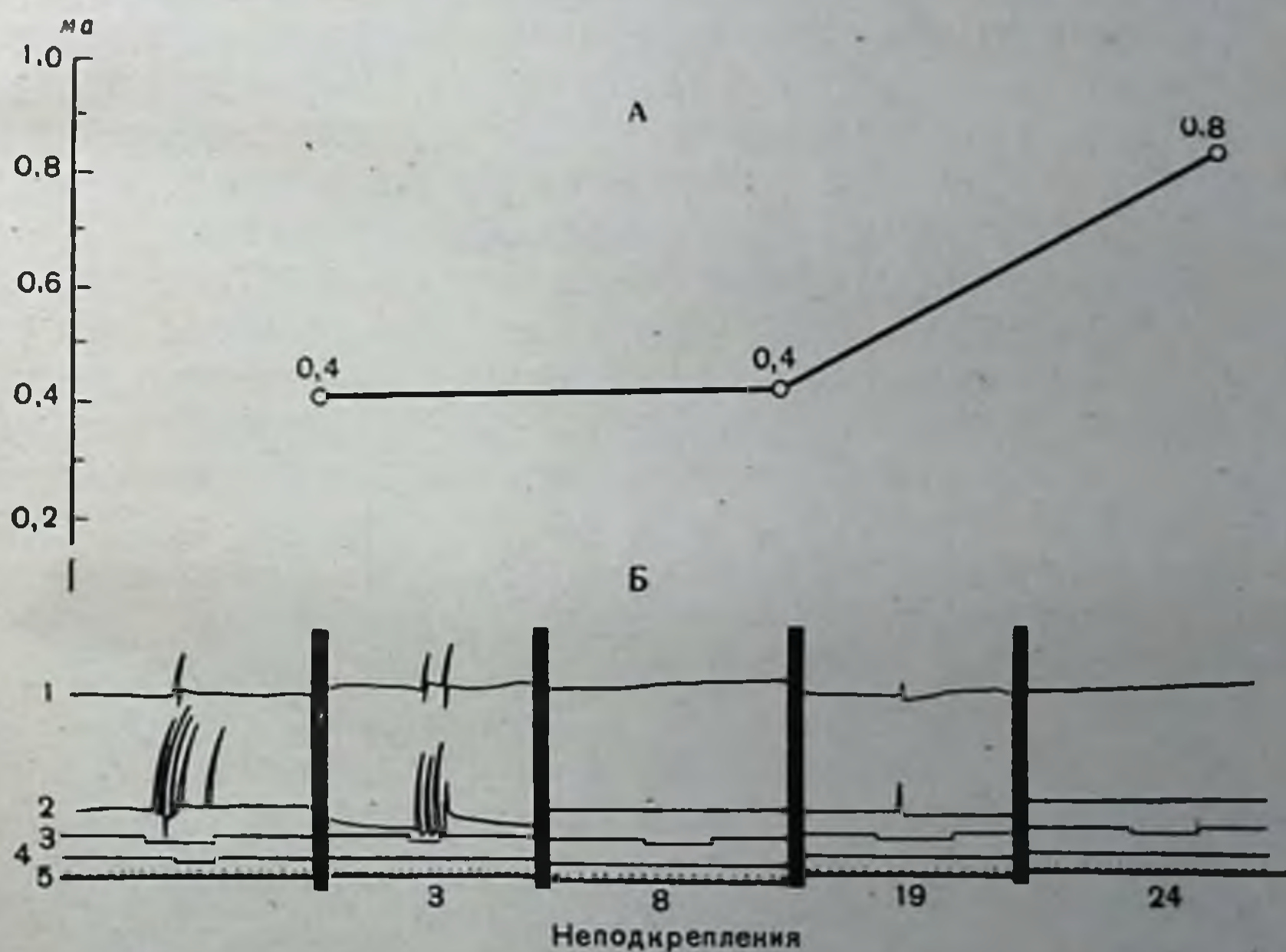


Рис. 4. Изменение порогов раздражения в корковом пункте двигательной области коры при угашении условного рефлекса, выработанного при раздражении этого же пункта

А — величина порогов; Б — фрагменты опыта с угашением; 1 — запись движений правой лапы; 2 — запись движений левой лапы; 3 — отметка условного раздражения; 4 — отметка безусловного раздражения; 5 — отметка времени (в сек.) (работа Л. И. Чилингарян)

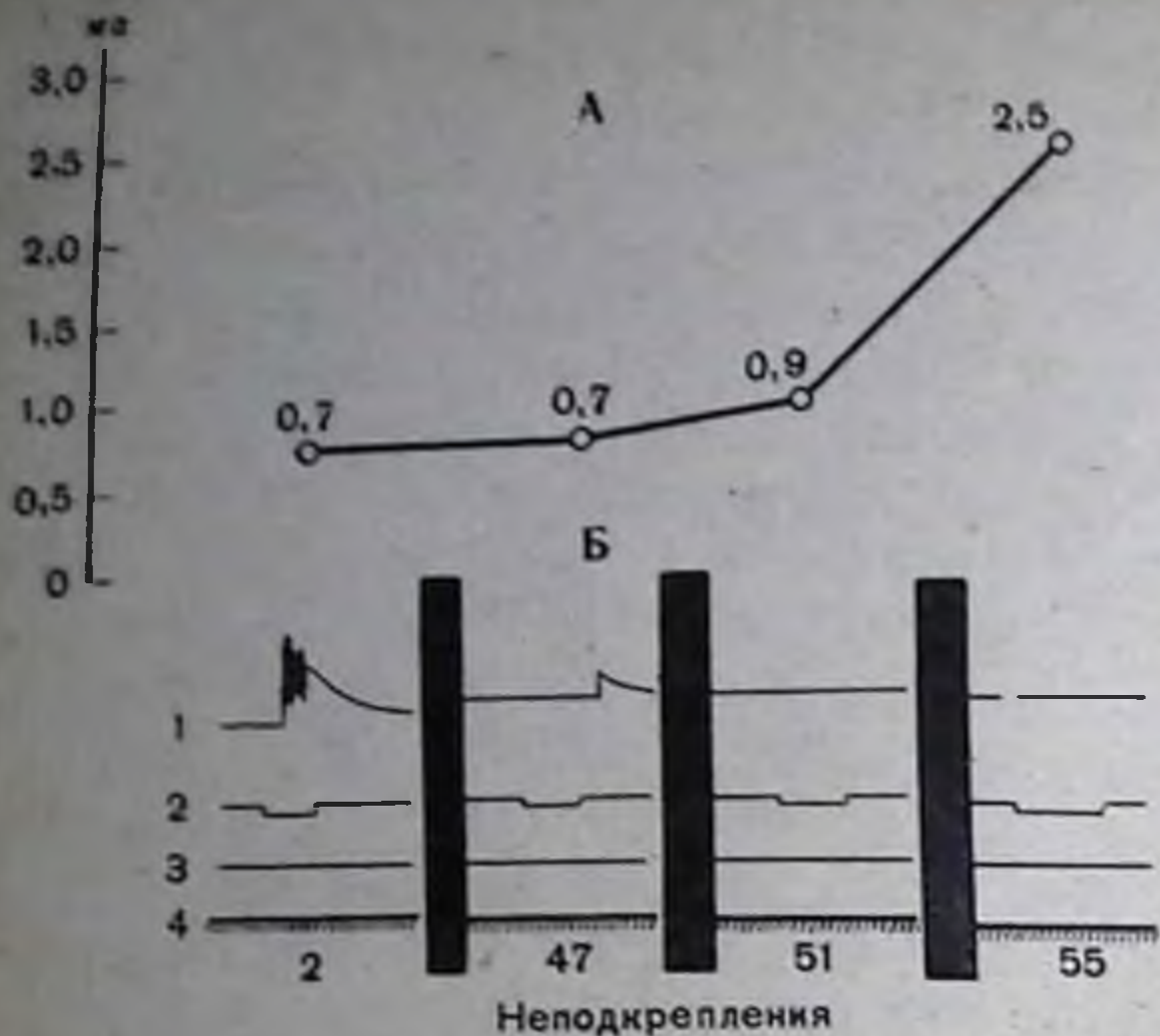


Рис. 5. Изменение порогов возбуждения в корковом пункте двигательного анализатора при угашении двигательного электрооборонительного условного рефлекса

А — величина порогов; Б — фрагменты опыта с угашением; 1 — запись движения лапы; 2 — отметка условного раздражения; 3 — отметка безусловного раздражения; 4 — отметка времени (в сек.) (работа Е. А. Романовской)

силы подкрепляющих раздражителей), сохраняя в то же время положительное сигнальное значение для другой деятельности.

Принципиально аналогичные результаты были получены Дауровой во второй серии экспериментов с экстренным усилением интенсивности раздражителя, являющегося сигналом бинарного условного рефлекса. Как и в предыдущей серии экспериментов, один условный рефлекс (именно пищевой) исчезал, а другой (электрооборонительный) при этом еще сохранялся.

Общий вывод из всех этих экспериментов ясен: раз при применении чрезмерно сильного условного раздражителя затормаживается только один из двух вызываемых им условных рефлексов, то очевидно, что возникшее запредельное торможение локализуется не в кортикальном очаге условного раздражителя, как это предполагал Павлов и как это принято считать, а в последующих звеньях дуги условного рефлекса. В каких именно — этот вопрос в настоящее время изучается Дауровой.

Этим исчерпывается изложение основного фактического материала нашей лаборатории, имеющего отношение к проблеме возникновения и локализации кортикального торможения в элементах дуги условного рефлекса. Исследования в этом направлении проводятся нами в настоящее время и будут продолжаться в будущем, причем в этих целях мы приступили к использованию в опытах также и методики регистрации электрической активности коры.

В заключение хотелось бы отметить следующее. Чтобы не осложнять и так нелегкую нашу задачу, мы нарочито не касались в данном сообщении вопроса о механизме торможения, о его природе и других аспектов проблемы торможения. Хотелось бы, однако, отметить, что, по нашему мнению, для существования обсуж-

даемого здесь вопроса точка зрения исследователя на механизм развития и на природу торможения не имеет решающего значения.

В нашем сообщении мы постоянно говорили о возникновении и локализации кортикального торможения. Это обусловлено тем, что мы придерживаемся точки зрения, что по крайней мере у высших животных и у человека условный рефлекс замыкается между двумя кортикальными пунктами и условная связь проходит через кортикальные структуры. Как известно, в настоящее время вопрос о замыкании условной связи в высших отделах центральной нервной системы, а значит о локализации центральной части дуги условного рефлекса, является предметом интенсивной дискуссии. Мы нарочито не касались существующих по этому вопросу точек зрения по тем соображениям, по каким мы не касались природы и механизма возникновения торможения в церебральных структурах. В обсуждаемом вопросе существенным не является также и то, каких взглядов придерживается исследователь по вопросу о местоположении условной связи в церебральных структурах.

Заканчивая сообщение, мы хотели бы отметить свое большое удовлетворение тем, что результаты проведенных совместно с сотрудниками исследований позволили нам в какой-то мере развить дальше, а в ряде существенных пунктов уточнить и дополнить представления нашего великого учителя Павлова о проблеме торможения — одной из наиболее сложных и важных проблем высшей нервной деятельности.

ЛИТЕРАТУРА

- Анохин П. К. 1932. Нижегородский мед. журн., № 7—8, 42.
Анохин П. К. 1958. Внутреннее торможение как проблема физиологии. М., Медгиз.
Асратян Э. А. 1941. Физиол. журн. СССР, 33, вып. 1, 13.
Асратян Э. А. 1947. Сб., посв. 30-летию Великой Октябрьской социалистической революции. М.—Л., стр. 366.
Асратян Э. А. 1949. И. П. Павлов. Жизнь и научное творчество. М., Изд-во АН СССР, стр. 112.
Асратян Э. А. 1955. Журн. высш. нервн. деят. (ВНД), 5, вып. 4, 480.
Асратян Э. А. 1958. Журн. ВНД, 8, вып. 3, 305.
Асратян Э. А. 1959. Лекции по некоторым вопросам нейрофизиологии. М., Изд-во АН СССР.
Бабкин Б. П. 1904. Опыт систематического изучения сложных нервных (психических) явлений у собак. Дисс. СПб.
Варга М. Е. и Прессман Я. М. 1960. 19-е Совещ. по проблемам высшей нервной деятельности. Тезисы и рефераты докладов. Л., стр. 71.
Даурова Ф. К. 1960. 19-е Совещ. по проблемам высшей нервной деятельности. Тезисы и рефераты докладов. Л., стр. 110.
Зеленый Г. П. 1907. Материалы к вопросу о реакции собаки на звуковые раздражения. Дисс. СПб.
Кашерининова Н. А. 1909. Материалы к изучению условных слюнных рефлексов на механическое раздражение кожи у собаки. Дисс. СПб.

- Конарский Ю. М. [Konorski J. M.] 1948. Conditioned Reflexes and Neuron Organization. Cambridge Univ. Press.
- Конарский Ю. М. 1956. Сб. «Проблемы современной физиологии нервной и мышечной системы». Тбилиси. Изд. АН Груз. ССР, стр. 343.
- Купалов П. С. и Ушакова А. М. 1931. Архив биол. наук, 31, вып. 5, 1.
- Купалов П. С. 1955. Журн. ВНД, 5, вып. 2, 157.
- Майоров Ф. П. 1959. Научные сообщения Института физиологии им. И. П. Павлова, вып. 1. М., Изд-во АН СССР.
- Прессман Я. М. и Варга М. Е. 1960. 19-е Совещ. по проблемам высшей нервной деятельности. Тезисы и рефераты докладов. Л.
- Пякратов М. А. 1959. Журн. ВНД, 9, вып. 3, 383.
- Перельцевейг Н. Я. 1907. Материалы к учению об условных рефлексах. Дисс. СПб.
- Ройтбак А. И. 1958. Труды Ин-та физиологии АН Груз. ССР, 11, стр. 121. Тбилиси.
- Романовская Е. А. 1960. 19-е Совещ. по проблемам высшей нервной деятельности. Тезисы и рефераты докладов. Л., стр. 80.
- Скипин Г. В. 1956. Журн. ВНД, 6, вып. 1, 22.
- Стручков М. И. 1955. Журн. ВНД, 5, вып. 4, 547.
- Стручков М. И. 1956а. Журн. ВНД, 6, вып. 2, 277.
- Стручков М. И. 1956б. Журн. ВНД, 6, вып. 2, 282.
- Стручков М. И. 1956в. Журн. ВНД, 6, вып. 6, 830.
- Стручков М. И. 1960. 19-е Совещ. по проблемам высшей нервной деятельности. Тезисы и рефераты докладов. Л., стр. 116.
- Ходоров Б. И. 1955. Доклады АН СССР, 103, 6, стр. 1119.
- Чилингарян Л. И. 1960. 19-е Совещ. по проблемам высшей нервной деятельности. Тезисы и рефераты докладов. Л., стр. 153.
- Шитов Ф. М. и Яковлева В. В. 1937. Бюлл. эксперим. биол. и мед., 4, вып. 4, 296.
- Шитов Ф. М. и Замятина В. А. 1938. Неопубликованные данные.

ВОЗНИКНОВЕНИЕ И ЛОКАЛИЗАЦИЯ КОРТИКАЛЬНОГО ТОРМОЖЕНИЯ В ЭЛЕМЕНТАХ ДУГИ УСЛОВНОГО РЕФЛЕКСА¹

Важнейшая координационная роль торможения в интегративной деятельности центральной нервной системы, в особенности высших ее отделов, была обстоятельно изучена И. М. Сеченовым, Ч. С. Шеррингтоном, И. П. Павловым, Н. Е. Введенским и их многочисленными последователями. Хорошо известны также факты и теоретические положения И. П. Павлова и его учеников относительно другой важной роли торможения, а именно, о его охранительной и восстановительной роли. Наряду с этим современная физиология располагает многими данными относительно закономерностей возникновения торможения в нервных структурах, его взаимодействия с возбуждением, его зависимости от разного рода факторов, многообразия его проявлений и т. п. И несмотря на возрастающий прогресс наших зна-

¹ Доклад, прочитанный на Павловской конференции по высшей нервной деятельности в Нью-Йорке 15.X 1960 г., организованной Нью-Йоркской академией наук совместно с Академией медицинских наук СССР.— Журн. высш. нервн. деят., 1961, т. 11, вып. 2.

ний о торможении, многие его аспекты все еще остаются неизведанными.

К числу недостаточно изученных вопросов этой проблемы относится вопрос о первоначальном возникновении и локализации разных видов кортикального торможения в элементах дуги условного рефлекса. Настоящее сообщение посвящено именно этому вопросу и содержит краткое изложение новых фактов, полученных автором и его сотрудниками в этом направлении, и теоретических положений, вытекающих из этих фактов.

Вопрос о возникновении и локализации разных видов кортикального торможения в элементах дуги условного рефлекса привлекал внимание исследователей на протяжении всего периода развития учения о высшей нервной деятельности. При этом главное внимание уделялось развитию и локализации условного торможения, т. е. вида торможения, специфического для коры больших полушарий головного мозга и наиболее важного для его деятельности. До недавнего времени по этому вопросу существовали главным образом две противоположные точки зрения: 1) условное торможение возникает в кортикальных нервных клетках очага условного раздражителя (Павлов, Бабкин, 1904; Зеленый, 1907) и 2) условное торможение возникает в нервных клетках очага безусловного раздражителя (Перельцевейг, 1907; Кашериннинова, 1909; Анохин и сотр., 1932, 1958; Ходоров, 1955, и др.). Первую точку зрения обосновывают в основном общеизвестным фактом иррадиации условного торможения из нервных структур какого-нибудь одного условного рефлекса на нервные структуры других условных рефлексов того же рода, а порой и иного рода, т. е. фактом распространения этого торможения на другие родственные и даже неродственные условные рефлексы. В пользу этой точки зрения в настоящее время А. И. Ройтбак (1958) приводит также новые данные о том, что при угашении условного рефлекса резко меняется характер электрической реакции кортикального очага условного раздражителя в ответ на его применение. В пользу же второй точки зрения не приводится значительных прямых фактов, а ее правильность обычно аргументируется ковенными доводами, в первую очередь такими, которые указывают на несостоятельность противоположной, т. е. первой, точки зрения (указывают, например, на восприятие раздражителя заторможенного условного рефлекса и т. п.).

П. С. Купалов (1931, 1955) по обсужденному вопросу выдвигает положение о том, что условное торможение развивается одновременно в клетках очагов как условного, так и безусловного раздражителей. Ю. М. Конорский (1948, 1956) развивает точку зрения, согласно которой кортикальное торможение есть проявление активности специальных тормозных структур, существующих отдельно и параллельно со структурами возбуждения на кортикальном уровне, подобно тому как они существуют на суб-

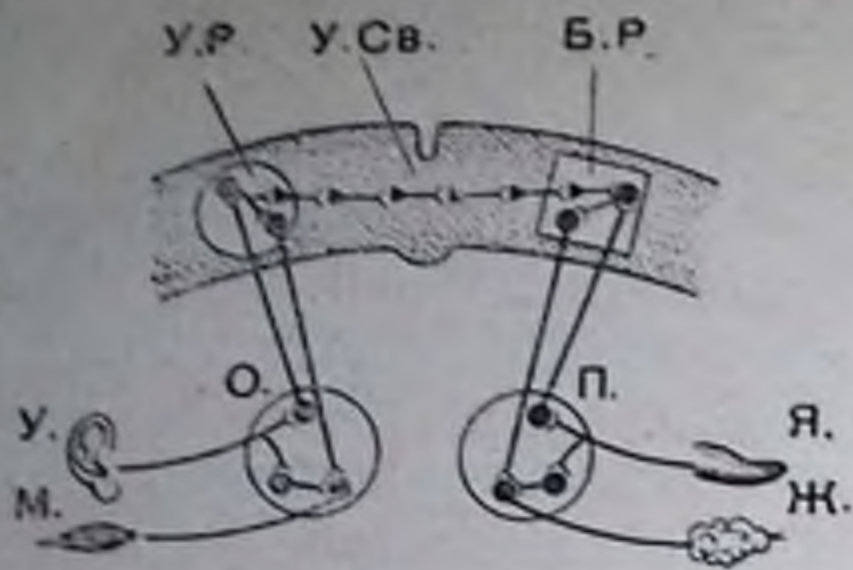


Рис. 1. Схема дуги условного рефлекса

У. Р.— кортикальный очаг условного раздражителя; Б. Р.— то же, безусловного раздражителя; У. Св.— условная связь; О. — центр ориентировочного рефлекса; П. — центр пищевого рефлекса; У.— ухо; Я.— язык; М.— мышца; Ж.— железа

кортикальном, спинальном и других уровнях интеграции центральной нервной системы. М. А. Панкратов (1959) на основании того, что у собак при угашении условных рефлексов второго порядка, в которых разного рода двигательные акты служили в качестве пищевых условных раздражителей первого порядка, приходит к заключению, что условное торможение развивается в том пункте двигательного анализатора, который представляет угасаемое движение. Наконец, нами (1947, 1949, 1955) было высказано предположение, что условное торможение возникает первично в элементах самой условной связи, представляемой нами в виде цепи промежуточных нейронов, а не в клетках очагов условного или безусловного раздражителя, как это считают сторонники всех других точек зрения. Мы допускаем, однако, что при значительном углублении торможения, возникшего первично в элементах условной связи, оно может впоследствии охватить также и кортикальные нервные элементы очагов как условного, так и безусловного раздражителей. Какие же факты и доводы лежат в основе этой точки зрения, к которой, судя по всему, склонны в настоящее время примыкать также некоторые другие советские ученые, как, например, Г. В. Скипин (1956), Ф. П. Майоров (1959) с сотрудниками и другие?

Прежде чем перейти к изложению самих фактов и доводов в пользу защищаемой точки зрения, хотелось бы отметить, что часть этих фактов и доводов имеет косвенный характер, т. е. они направлены на доказательство того, что условное торможение не возникает первоначально ни в кортикальном очаге условного раздражителя, ни в кортикальном очаге безусловного раздражителя. В этом отношении следует прежде всего сослаться на общеизвестные факты. Мы имеем в виду уже упомянутый выше факт восприятия условного раздражителя и реакции на него после затормаживания положительного условного рефлекса, т. е. после угашения, дифференцировки, запаздывания и т. п. Он бесспорно, свидетельствует о том, что возникшее при этом в дуге условного рефлекса торможение, приведшее к блокаде проведения возбуждения через нее, локализовано не в кортикальном очаге условного раздражителя (рис. 1, У. Р.), а где-то в последующих звеньях дуги. О том же свидетельствуют, очевидно, и факты

относительно неравномерного течения процесса угашения или дифференцирования разных компонентов одного и того же условного рефлекса, скажем, к примеру, слюноотделительного и двигательного компонентов пищевого условного рефлекса.

Известно, что нередко при этом один из компонентов условного рефлекса затормаживается полностью, а второй еще долгое время вызывается. Сюда же относится факт отсутствия значительных изменений безусловного рефлекса при затормаживании условного рефлекса путем угашения или дифференцировки или иным способом, а также факт сохранения при этом условных рефлексов того же рода на другие раздражители, к тому же порой без заметных изменений этих рефлексов. Из фактов может быть сделано заключение о том, что кортикальный очаг безусловного рефлекса (рис. 1, Б. Р.) также не может считаться инициальным местом возникновения условного торможения.

Мы располагаем также собственными данными, полученными совместно с сотрудниками в течение ряда лет и имеющими более тесную связь с вопросом о возникновении условного торможения в элементах дуги условного рефлекса.

Речь идет об исследованиях по вопросу так называемого переключения в условнорефлекторной деятельности (1941, 1958, 1959). Суть заключается в том, что удается одному и тому же индифферентному раздражителю придать одновременно два разных сигнальных значения, скажем, пищевое и электрооборонительное положительное и отрицательное, короткоотставленное и запаздывающее и т. п. Это достигается тем, что этот раздражитель в двух отличных друг от друга экспериментальных условиях подкрепляется по-разному, в одних пищей, в других электрическим раздражением, в одних сразу, в других с опозданием, в одних подкрепляется, в других не подкрепляется и т. п.

В этом отношении весьма показательными являются опыты наших сотрудников Ф. М. Шитова и В. В. Яковлевой (1937). Ф. М. Шитов в утренних опытах на собаках сочетал метроном 120 ударов в минуту с пищей и выработал на него пищевой условный рефлекс, а В. В. Яковлева в дневных опытах, поставленных в той же камере и на тех же собаках, тот же раздражитель сочетала с раздражением одной из лап животного электрическим током и выработала также на него электрооборонительный двигательный условный рефлекс. Таким образом, метроном приобретал для животных одновременно два сигнальных значения: пищевое и электрооборонительное. Однако в данных конкретных условиях проявлялось, как правило, только одно из его сигнальных значений, а второе находилось в заторможенном состоянии. В утренних опытах одного экспериментатора метроном вызывал только пищевой условный рефлекс, а в дневных экспериментах другого экспериментатора он вызывал только электрооборонительный рефлекс. Когда же оба экспериментатора ста-

виды опыт совместно, то проявлялись оба сигнальных значения: он вызывал как пищевой, так и электрооборонительный условные рефлексы, правда, в недостаточно регулярном виде.

В сравнительно недавних опытах в нашей лаборатории М. И. Стручков (1955, 1956) в одной из камер вырабатывал у собак два разнородных условных рефлекса: пищевой на звук зуммера, электрооборонительный на тактильный раздражитель кожи. Когда эти рефлексы достигли значительной четкости и прочности, М. И. Стручков приступил к параллельным экспериментам на тех же животных в другой камере, изменяя при этом коренным образом характер опыта, а именно, в новой камере он сочетал тактильный раздражитель кожи с пищей, а зуммер — с электрическим раздражением лапы. В конечном итоге собаки справились и с этой весьма трудной задачей. Через фазу двойной условнорефлекторной реакции на каждый условный раздражитель, через фазу постепенного усиления адекватных реакций и ослабления неадекватных на каждый из раздражителей в данной камере у них можно было достигнуть того, что в одной камере зуммер вызывал только пищевой условный рефлекс и тактильный раздражитель — только электрооборонительный условный рефлекс, а в другой камере, наоборот, зуммер вызывал только электрооборонительный условный рефлекс и тактильный раздражитель — только пищевой условный рефлекс.

Из приведенных фактов следует, что проявление в данных условиях только одного из двух присущих данному раздражителю разнородных условных рефлексов и подавление другого условного рефлекса является результатом развития процесса торможения в элементах дуги условного рефлекса, подлежащего подавлению по замыслу экспериментатора. Следовательно, это выработанное торможение локализовано не в очаге условного раздражителя (ибо в каждой из камер раздражитель вызывает какой-нибудь из условных рефлексов) и не в очагах разнородных безусловных раздражителей (ибо, по данным М. И. Струčkова, в каждой из камер и в каждом из экспериментов возможно вызвать как пищевые, так и электрооборонительные условные рефлексы), а торможение в описанных выше случаях возникает и локализуется в нервных элементах самой условной связи.

Существенно отметить, что выработанные на один и тот же раздражитель два разнородных условных рефлекса находятся в антагонистических, реципрокных отношениях. Торможение дееспособного в данной обстановке условного рефлекса на какой-нибудь раздражитель (путем ли угашения, влияния экстренного раздражителя или иными способами) влечет за собой как бы автоматическое растормаживание обычно инактивного в этой обстановке соучаствующего условного рефлекса на тот же раздражитель. Этот многократно проверенный и весьма интересный факт, очевидно, также свидетельствует о правильности сделанных

выше выводов о развитии торможения в структурных элементах самой условной связи.

С точки зрения обсуждаемого здесь вопроса значительный интерес представляют также результаты наших экспериментов по переключению условных рефлексов одного рода, но противоположного функционального знака. Речь идет о результатах давних опытов Ф. М. Шитова и В. А. Замятиной, суть которых заключается в следующем. Один и тот же экспериментатор в одной и той же камере проводил на собаке по два эксперимента — утром и днем, в которых одинаково вырабатывались пищевые условные рефлексы на ряд раздражителей. Разница в этих опытах сводилась лишь к тому, что в утренних опытах подкреплялись пищей все раздражители, а в дневных — все, за исключением одного раздражителя, который не подкреплялся. Это привело в конечном итоге к тому, что этот последний раздражитель приобрел двойное сигнальное значение, а именно; в утренних опытах — положительного пищевого условного раздражителя, а в дневных — тормозного пищевого условного сигнала. Дальнейшие эксперименты показали, что не столь четкое, но достаточно ясное решение может быть достигнуто собакой также при значительном усложнении задачи. В утренних опытах экспериментатор сочетал сильный гудок с пищей и выработал соответствующий условный рефлекс, одновременно отдифференцировав от него слабый гудок путем его неподкрепления. В дневных опытах тот же экспериментатор проделывал обратное: подкреплял пищей слабый гудок и не подкреплял сильный. Такая постановка опытов вызывала срыв условнорефлекторной деятельности у ряда собак, и задача так и не была решена ими, но другая часть собак решила ее, хотя и с большим трудом и в недостаточно ясной и четкой форме. В утренних опытах сильный гудок вызывал хороший пищевой условный рефлекс, слабый же гудок иногда не вызывал его, иногда вызывал слабый пищевой рефлекс. В дневных опытах имело место обратное: слабый гудок вызывал сильный условный пищевой рефлекс, а сильный гудок вызывал его в слабом виде либо вообще его не вызывал. Эти опыты также говорят в пользу локализации выработанного хронического торможения именно в структурах условной связи. Если бы оно было локализовано в корковом очаге условного раздражителя, то раздражители, заторможенные в одних опытах, не должны были вызывать рефлекса и в других. Если же это торможение было локализовано в корковом очаге безусловного раздражителя, то в опытах второго варианта не было бы такого положения, когда один раздражитель вызывает условный рефлекс, а близкий ему другой раздражитель не вызывает его.

В настоящее время мы располагаем новым фактическим материалом по локализации условного торможения, полученным в экспериментах другого рода, а именно в таких, в которых раз-

дражителям одновременно придаются сигнальные значения двух разнородных условных рефлексов: пищевого и электрооборонительного, но с той разницей от опытов по переключению, что здесь оба значения условного раздражителя проявляются параллельно и одновременно, в одних и тех же условиях и обстановке. Это достигается тем, что индифферентный раздражитель сочетается в опытах то с пищей, то с электрическим раздражением одной из лап, либо подкрепляется тем и другим вместе. Применение условного раздражителя вызывает одновременно как пищевой условный рефлекс, так и электрооборонительный. На рис. 2 приведен фрагмент кимограммы таких опытов, проведенных нашей сотрудницей Ф. К. Дауровой. Оказалось возможным сохранение у тех же животных наряду с бинарными условными рефлексами также обычных одинарных условных рефлексов на другие раздражители.

Ф. К. Даурова в ряде опытов производила угашение бинарных условных рефлексов путем периодического применения условного раздражителя, без его подкрепления пищей и электрическим током. Полученные при этом данные свидетельствуют о возможности полного торможения одного из бинарных условных рефлексов, а именно, пищевого, тогда как второй, т. е. электрооборонительный, условный рефлекс еще долго сохраняется (рис. 3). Ф. К. Дауровой было показано также, что когда условный раздражитель бинарного рефлекса не подкрепляется ни пищей, ни электрическим током, то угашение обоих условных рефлексов протекает не параллельно; обычно один из них полностью угашается, а другой еще сохраняется некоторое время (см. рис. 1, наст. сб., стр. 315).

Так как в этих опытах, в отличие от опытов с переключением, условный раздражитель вызывает оба рефлекса одновременно, в одном опыте, в одних и тех же условиях и так как в этих опытах развивается не хроническое торможение одного рефлекса, как это имеет место в случае переключения, а острое, вырабатываемое в течение одного опытного сеанса, то полученные в этих опытах данные являются особенно иллюстративным и убедительным доказательством того положения, что условное торможение первично возникает не в очаге условного раздражителя, а в последующих звеньях дуги условного рефлекса. А ввиду того, что при угашении одного из бинарных условных рефлексов остаются без существенных изменений того же рода одинарные условные рефлексы на другие раздражители или при угашении одинарного условного рефлекса не изменяется того же рода условный рефлекс в бинарном рефлексе, то можно заключить, что это торможение не возникает первично также и в очаге безусловного раздражителя. Остается опять допустить, что и в данном случае торможение первоначально возникает и локализуется в элементах самой условной связи.

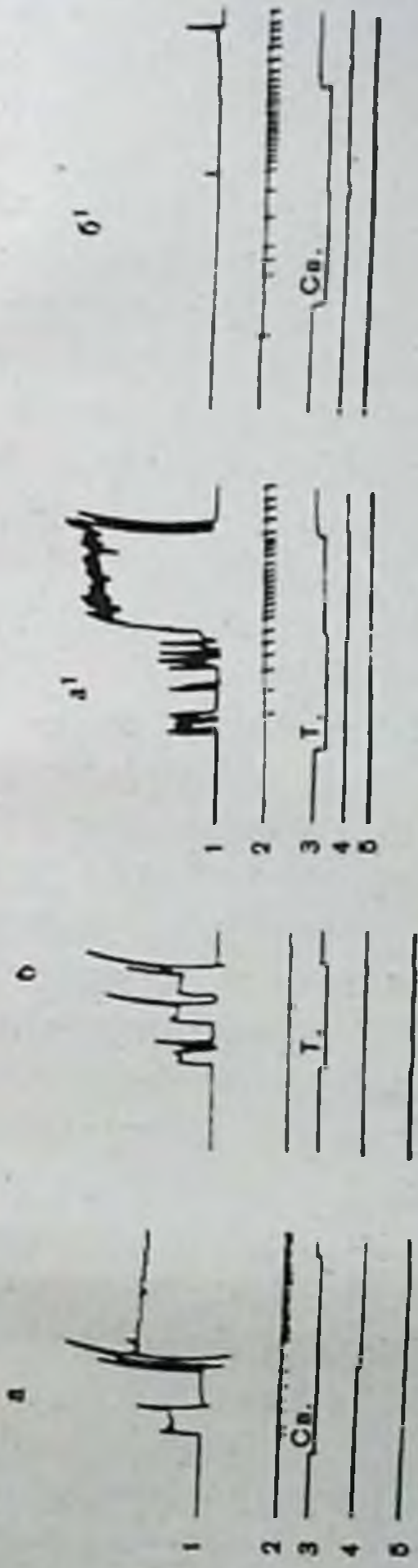


Рис. 2. Бинарные (а и а') и одинарные (б и б') условные рефлексы

1 — запись движения лапы; 2 — запись слюноотделения; 3 — отметка условного раздражителя; 4 — отметка безусловного раздражителя; 5 — время (в сек.)

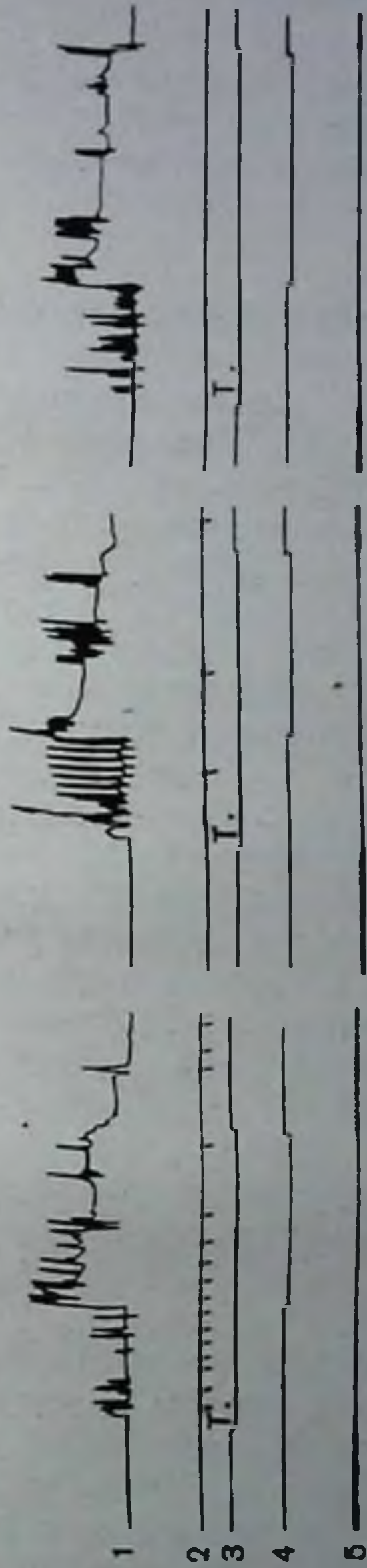


Рис. 3. Угашение одного из бинарных рефлексов

Обозначения те же, что и на рис. 2.

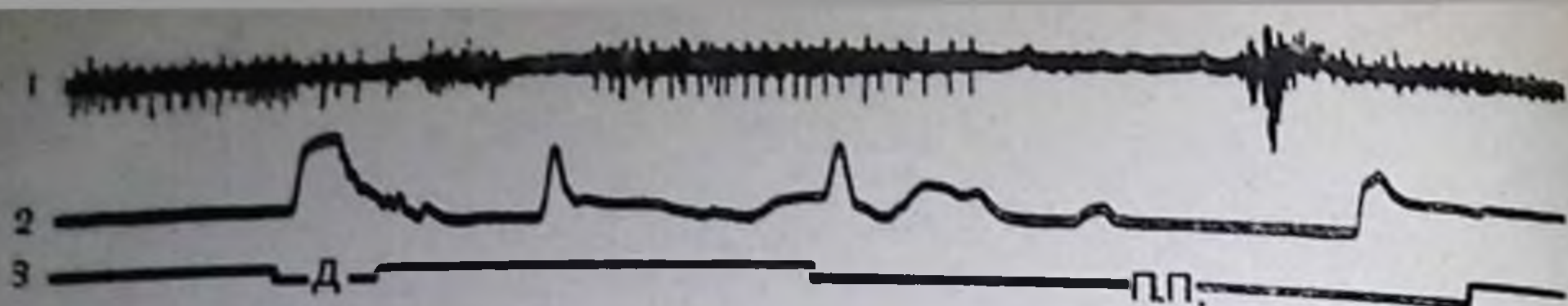


Рис. 4. Прямая и обратная условные связи, выработанные при стереотипном сочетании дутья струи воздуха в глаз с пассивным подъемом лапы

1 — электромиограмма икроножной мышцы; 2 — запись движения века; 3 — отметка раздражения

Определенный фактический материал по вопросу о локализации условного торможения получен также в проводимых нами за последние годы исследованиях по проблеме двусторонних условных связей. Характерной особенностью опытов по этой проблеме является то, что при выработке условных рефлексов сочетаются, как правило, такие раздражители, безусловные рефлексы которых могут быть объективно и точно учтены и графически зарегистрированы. В качестве таких раздражителей брали, например, пищу, электрическое раздражение лапы, локальное охлаждение определенного участка кожи (вызывают местный сосудодвигательный рефлекс), дутье воздуха в глаз (вызывают мигательный рефлекс), пассивный подъем лапы (получают рефлекторное расслабление экстензорных мышц, тестируемое путем записи электромиограммы; впоследствии при выработке условных рефлексов пассивное движение лапы становится активным) и т. п. При сочетании этих раздражителей попарно в разных комбинациях, в стереотипной или переменной последовательности вырабатываются, как правило, двусторонние условные связи: каждый из двух сочетаемых раздражителей со временем приобретает свойство вызывать наряду с присущим ему безусловным рефлексом также и рефлекс соучаствующего раздражителя в качестве условного рефлекса. На рис. 4 дана кимографическая запись прямого и обратного условных рефлексов, выработанных при стереотипном сочетании мигательного рефлекса с пассивным подъемом лапы.

Наши сотрудники М. Е. Варга и Я. М. Прессман выработали у собак двусторонние условные рефлексы путем сочетания в стереотипной последовательности дутья в глаз и пассивного подъема одной из лап. Когда двусторонний рефлекс (или рефлекс с двусторонней связью) был выработан, они производили угашение одного из рефлексов, имея возможность контролировать при этом процесс развития условного торможения в элементах дуги условного рефлекса по объективным показаниям очагов обоих сочетанных раздражителей. В случае, когда применялось дутье в глаз без подкрепления его пассивным подъемом лапы, проис-

ходило волнообразное угашение рефлекса, и в конце концов дутье в глаз не только переставало вызывать сгибание соответствующей лапы, но стало даже вызывать антагонистическое движение — ее экстензию. При этом вызываемый дутьем в глаз безусловный рефлекс (мигательный) не только не ослабевал, а даже усиливался, свидетельствуя о том, что его кортикальный очаг не только свободен от условного торможения, но даже становится более возбудимым. Можно было думать, что угашение двигательного условного рефлекса обусловлено развитием торможения в кортикальном очаге двигательного рефлекса конечности.

Однако оказалось, что этого нет. После того, как дутье в глаз перестало вызывать условнорефлекторный подъем лапы, т. е. после полного угашения этого рефлекса, пассивный подъем лапы способен был вызывать условнорефлекторное мигание глаза, иногда даже в более сильном виде, чем в начале опыта (см. рис. 2, наст. сб., стр. 317).

В принципе совершенно такие же результаты получаются и в том случае, когда производится угашение другого члена двустороннего условного рефлекса, т. е. когда в опыте периодически производится пассивный подъем лапы и это не подкрепляется дутьем в глаз. В подобном опыте волнообразный ход угашения условного рефлекса приводит в конце концов к тому, что подъем лапы не только перестает вызывать условный мигательный рефлекс, но даже влечет за собой антагонистический эффект: сильное и продолжительное раскрытие век. Далее, если после наступления угашения условного рефлекса произвести дутье в глаз, то это вызывает условнорефлекторный подъем лапы зачастую в более сильном виде, чем в начале опыта.

Сходные данные были получены М. И. Стручковым в отношении других двусторонних рефлексов, выработанных путем сочетания пищи либо с пассивным подъемом одной из лап, либо с локальным охлаждением ограниченного участка кожи на боку. В первом варианте экспериментов подача пищи вызывала условнорефлекторный подъем лапы, а пассивный подъем лапы вызывал пищевой условный рефлекс; во втором же варианте подача пищи вызывала локальный кожный сосудодвигательный условный рефлекс, а охлаждение кожи вызывало условную пищевую реакцию. Когда экспериментатор производил угашение одного из двусторонних условных рефлексов, скажем, подавал периодически пищу, не подкрепляя ее подъемом лапы, то после полного торможения вызываемого ею двигательного условного рефлекса, т. е. после того как подача пищи перестала вызывать движения лапы, пассивный подъем лапы в этом периоде вызывал пищевой условный рефлекс (рис. 5). В принципе такие же результаты получали при угашении сосудодвигательного условного рефлекса на подачу пищи.

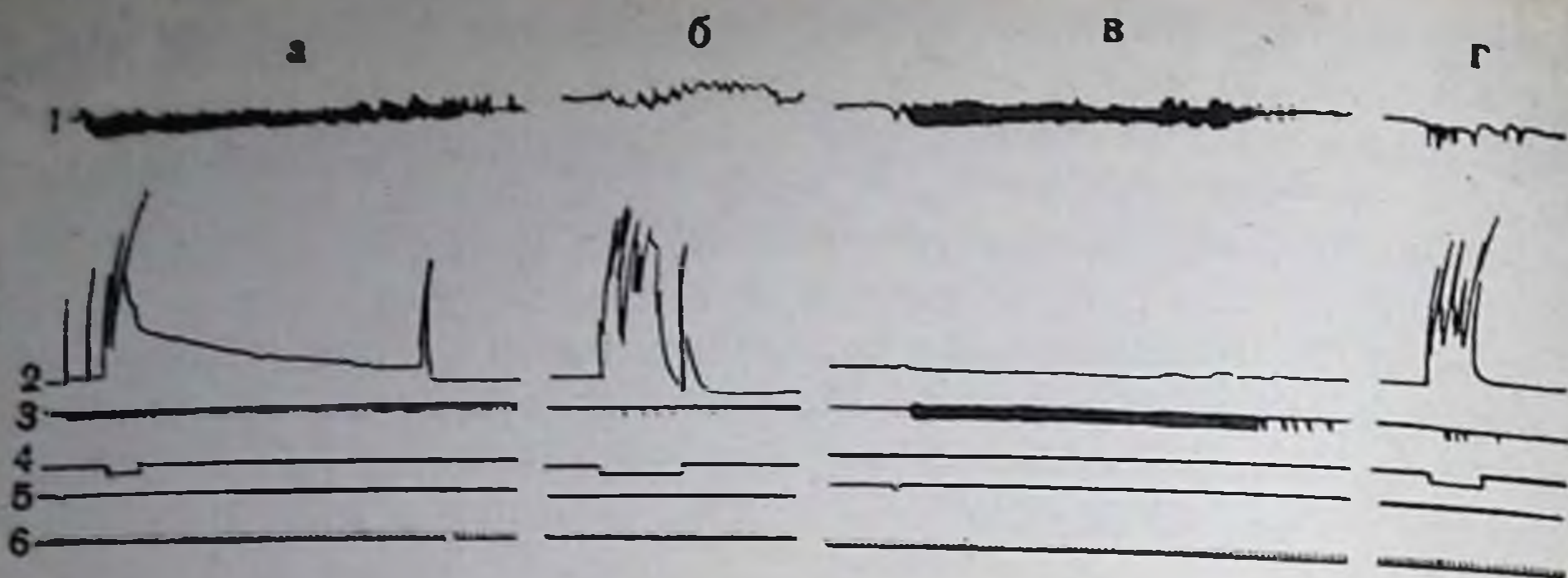


Рис. 5. Условный рефлекс с двусторонней связью (пища — движение)

а, б — прямая и обратная условная связь; в — угашенная прямая связь; г — испытание обратной связи после угашения прямой; 1 — жевательные движения, 2 — движения лапы; 3 — слюноотделение; 4 — отметка подъема лапы; 5 — отметка подачи пищи; 6 — время (в сек.)

Результаты опытов М. И. Стручкова, М. Е. Варга и Я. М. Прессмана с еще большей наглядностью свидетельствуют о том, что условное торможение возникает и первоначально локализуется именно в структурах самой условной связи, а отнюдь не в кортикальных очагах условного и безусловного раздражителей.

Но мы допускаем, что при последующем углублении условного торможения в структурах инициального его возникновения оно может затем распространиться как на очаг условного раздражителя, так и на очаг безусловного раздражителя, т. е. охватить в той или иной степени все центральные звенья дуги условного рефлекса. Это находит выражение в ослаблении безусловного рефлекса, в ослаблении врожденной реакции на условный раздражитель, в развитии дремотного состояния и сна. Но эти давно известные явления мы трактуем несколько иначе, чем другие исследователи. Те, кто придерживается точки зрения, что условное торможение первоначально возникает в очаге условного или в очаге безусловного раздражителя, перечисленные выше явления считают результатом последующего углубления в этих очагах инициального торможения и распространения его на другие церебральные структуры. В отличие от них мы полагаем, что условное торможение первоначально возникает в структурах условной связи и в случае последующего углубления в них распространяется на очаги условного и безусловного раздражителей и, вообще, на другие центральные нервные образования. Не исключена, конечно, возможность, что в каких-то определенных экстраординарных условиях торможение может первоначально возникать и в очагах условного или безусловного раздражителя и в последующем, углубляясь в них, привести к разным последствиям.

В пользу защищаемой нами точки зрения говорят результаты новых опытов наших сотрудников Л. И. Чилингарян и Е. А. Романовской. Эти опыты проводились на собаках с предварительно вживленными контактными электродами в кортикальные моторные пункты какой-нибудь из лап, что давало возможность в условиях хронического эксперимента вызывать движение лапы путем электрического раздражения соответствующих пунктов коры мозга, проследить изменения в уровне возбудимости этих пунктов под влиянием тех или иных воздействий. На таких собаках Л. И. Чилингарян выработала двигательные условные рефлексы путем сочетания индифферентного звука с электрическим раздражением соответствующего пункта моторной коры. Е. А. Романовская же выработала на таких собаках двигательные рефлексы обычным способом: путем сочетания индифферентного раздражителя с электрическим раздражением лапы. Когда условные рефлексы были выработаны и достигли определенной степени прочности, экспериментаторы ставили опыты по угашению выработанных условных рефлексов, прослеживая при этом путем прямой индикации динамику изменений возбудимости соответствующего кортикального пункта по сравнению с исходным уровнем. Ими были получены следующие сходные данные.

По ходу волнообразного угашения условного рефлекса возбудимость кортикального моторного пункта первоначально несколько повышается, вслед за тем она возвращается к исходному уровню, а в дальнейшем, по мере углубления условного торможения, наступает быстро прогрессирующее ее снижение, которое приводит в конечном итоге к резкому и длительному падению уровня возбудимости этого пункта по сравнению с исходным уровнем. Иногда пороговое значение раздражающего тока увеличивается в 3—4 раза и даже больше по сравнению с начальным его значением. Для сравнения отметим, что в обычных контрольных опытах, в которых не производится угашение условных рефлексов, по ходу опыта происходит, как правило, сдвиг противоположного характера, т. е. постепенное и неуклонное повышение возбудимости кортикального моторного пункта лапы. Это согласуется с данными многих других исследователей.

Полученные в этих опытах путем прямой индикации факты относительно отсутствия существенных изменений в возбудимости кортикального очага безусловного моторного рефлекса в стадии неглубокого угашения и относительно значительного снижения его возбудимости в стадии глубокого угашения находятся в полном созвучии с описанными выше другими нашими данными. Они свидетельствуют, в частности, о том, что условное торможение первоначально возникает не в кортикальном очаге безусловного рефлекса, а появляется в нем позже, лишь при значительном углублении торможения.

Мы располагаем также некоторыми фактическими данными относительно возникновения и локализации другого вида кортикального торможения, а именно, запредельного торможения. Ф. К. Дауровой в серии опытов по переключению в одной обстановке вырабатывался у собак пищевой условный рефлекс на тон частотой 1100 гц и интенсивностью 45 дб, а в другой обстановке на тот же раздражитель вырабатывался электрооборонительный условный рефлекс. Оба опыта проводили в один и тот же день, без определенной очередности. Когда тот и другой из условных рефлексов достигли определенной прочности и четкости переключения, экспериментатор ставил опыты по выявлению запредельного торможения. В этих целях в том и в другом опытах экстренно усиливался условный раздражитель (тон) до 105—115 дб. Результаты оказались весьма интересными: условный раздражитель при таком значительном его усилении перестал вызывать пищевой условный рефлекс и продолжал вызывать оборонительный условный рефлекс, иначе говоря, стал запредельно-тормозным для одной деятельности, сохраняя в то же время положительное сигнальное значение для другой деятельности (рис. 6).

Принципиально те же самые результаты были получены Ф. К. Дауровой во второй серии экспериментов по бинарным условным рефлексам, в которых на тот же тон интенсивностью 45 дб, в одной и той же обстановке и в одних и тех же опытах вырабатывались как пищевой, так и электрооборонительный

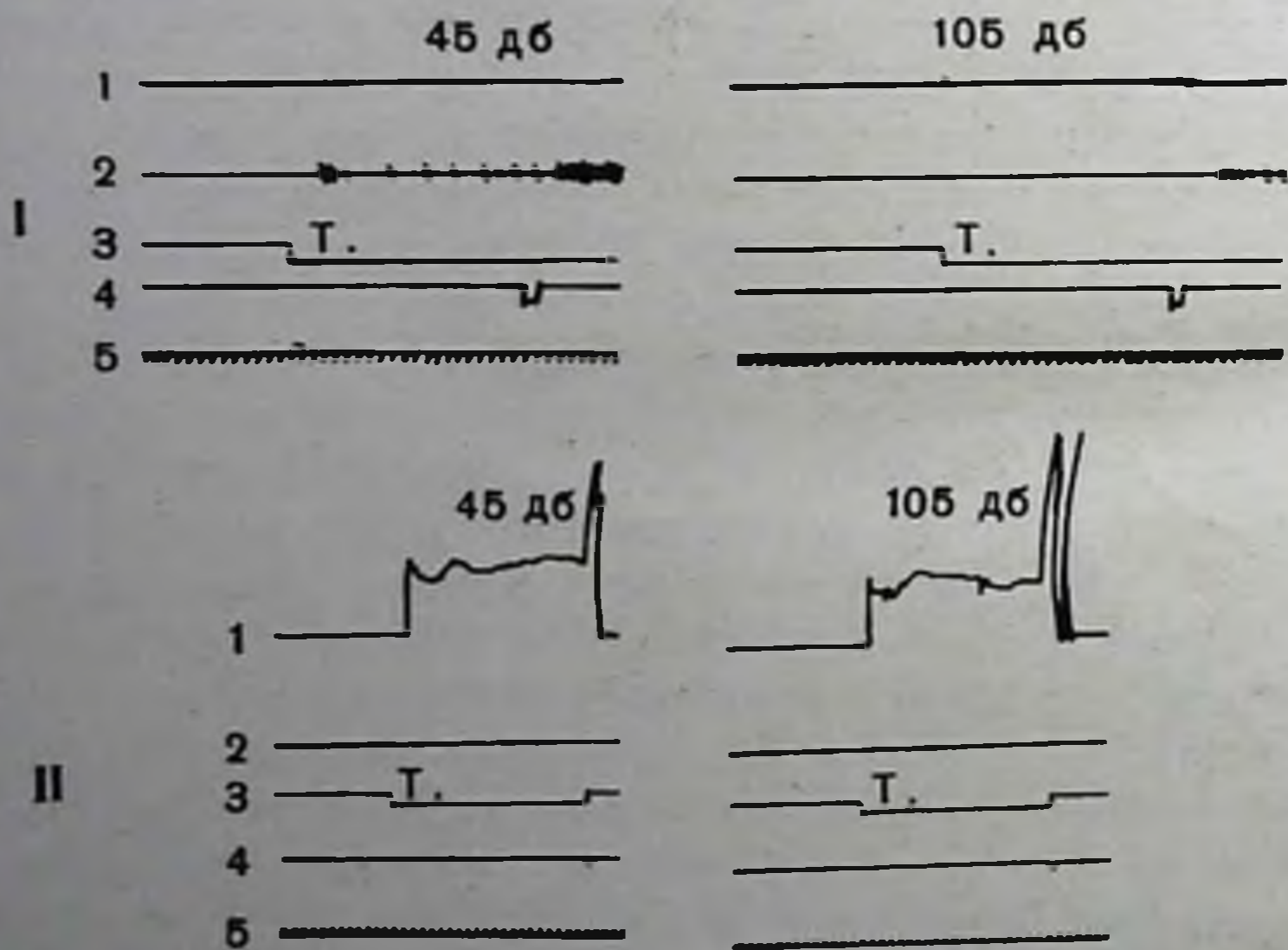


Рис. 6. Запредельное торможение переключенных условных рефлексов

I — «пищевые» условия; II — «оборонительные» условия. Обозначения те же, что и на рис. 2

условные рефлексы. Когда оба условных рефлекса достигли определенной прочности и условный раздражитель вызывал одновременно оба присущих ему условных рефлекса в достаточно сильном виде, проводили опыты по выявлению запредельного торможения путем экстренного и резкого усиления условного раздражителя. Результаты оказались такими же, как в предыдущей серии экспериментов, т. е. пищевой условный рефлекс исчезал, а электрооборонительный сохранялся. Ф. К. Даурова в других экспериментах по переключению и по бинарным условным рефлексам увеличивала пищевое подкрепление тона 45 дб (70 г мясо-сухарного порошка вместо 30 г в предыдущих опытах) и значительно ослабила раздражающий ток. Когда рефлексы были выработаны, то по примеру описанных выше опытов ставился опыт по выявлению запредельного торможения путем экстренного и резкого усиления интенсивности тона. На этот раз заторможенными оказались электрооборонительные условные рефлексы, а пищевые сохранялись.

Общий вывод из всех этих экспериментов ясен: раз при применении чрезмерно сильного условного раздражителя затормаживается только один из двух вызываемых им условных рефлексов, то, очевидно, возникшее запредельное торможение локализуется не в кортикальном очаге условного раздражителя, как это предполагал И. П. Павлов и как принято считать, а в последующих звеньях дуги условного рефлекса.

Таким образом, имеющиеся у нас в наличии фактические данные позволяют считать, что условное торможение возникает и первоначально локализуется в элементах условной связи, а не в очаге условного раздражителя или в очаге безусловного раздражителя, как считают другие исследователи. Согласно нашим данным, запредельное торможение также возникает и первоначально локализуется не в кортикальном очаге условного раздражителя, как принято считать в настоящее время, а в последующих звеньях дуги условного рефлекса.

В заключение хотелось бы отметить следующее. Чтобы не усложнять и так нелегкую нашу задачу, мы сознательно не касались в данном сообщении вопроса о механизме торможения, о его природе и других аспектов проблемы торможения.

Выше мы говорили о возникновении и локализации кортикального торможения. Это обусловлено тем, что мы придерживаемся точки зрения, что по крайней мере у высших животных и у человека условный рефлекс замыкается между двумя кортикальными пунктами и условная связь проходит через кортикальные структуры. Как известно, в настоящее время вопрос о замыкании условной связи в высших отделах центральной нервной системы, а значит, о локализации центральной части дуги условного рефлекса является предметом широкой дискуссии. Мы нарочито не касались существующих по этому вопросу точек

зрения по тем соображениям, по каким мы не касались природы и механизма возникновения торможения в церебральных структурах. В обсуждаемом вопросе не является существенным также и то, каких взглядов придерживается исследователь по вопросу о местоположении условной связи в церебральных структурах.

В заключение мы хотели бы отметить большое удовлетворение тем, что результаты проведенных нами совместно с сотрудниками исследований позволили в ряде существенных пунктов уточнить и дополнить и в какой-то мере развить дальше представления нашего великого учителя И. П. Павлова о проблеме торможения — одной из наиболее сложных и важных проблем высшей нервной деятельности.

ЛИТЕРАТУРА

- Анохин П. К. 1932. Нижегородский мед. журн., № 7—8, 42.
Анохин П. К. 1958. Внутреннее торможение как проблема физиологии. М., Медгиз.
Асратян Э. А. 1941. Физиол. журн., 33, № 1, 13.
Асратян Э. А. 1947. Сб., посв. 30-летию Великой Октябрьской социалистической революции. М.—Л., стр. 366.
Асратян Э. А. 1949. И. П. Павлов. Жизнь и научное творчество. М., Изд-во АН СССР, стр. 112.
Асратян Э. А. 1955. Журн. ВНД, 5, вып. 4, 480.
Асратян Э. А. 1958. Журн. высш. нервн. деят. (ВНД), 8, вып. 3, 305.
Асратян Э. А. 1959. Лекции по некоторым вопросам нейрофизиологии. М., Изд-во АН СССР.
Бабкин Б. П. 1904. Опыт систематического изучения сложных нервных (психических) явлений у собак. Дисс. СПб.
Зеленый Г. П. 1907. Материалы к вопросу о реакции собаки на звуковые раздражения. Дисс. СПб.
Кашерининова Н. А. 1909. Материалы к изучению условных слюнных рефлексов на механическое раздражение. Дисс. СПб.
Конорский Ю. М. [Konorsky J. M.] 1948. Conditioned Reflexes and Neuron Organization. Cambridge Univ. Press.
Конорский Ю. М. 1956. Сб. «Проблемы современной физиологии нервной и мышечной системы». Тбилиси, Изд. АН Груз. ССР, стр. 343.
Купалов П. С. и Ушакова А. М. 1931. Арх. биол. наук, 31, вып. 5, 1.
Купалов П. С. 1955. Журн. ВНД, 5, вып. 2, 157.
Майоров Ф. П. 1959. Научн. сообщ. Ин-та физиол., вып. 1. М., Изд-во АН СССР.
Панкратов М. А. 1959. Журн. ВНД, 9, вып. 3, 383.
Перельцвейг И. Я. 1907. Материалы к учению об условных рефлексах. Дисс. СПб.
Ройтбак А. И. 1958. Труды Ин-та физиол. АН Груз. ССР, 11, 121.
Скипин Г. В. 1956. Журн. ВНД, 6, вып. 1, 22.
Стручков М. И. 1955. Журн. ВНД, 5, вып. 4, 547.
Стручков М. И. 1956а. Журн. ВНД, 6, вып. 2, 277 и 282.
Стручков М. И. 1956б. Журн. ВНД, 6, вып. 6, 830.
Ходоров Б. И. 1955. Докл. АН СССР, 103, № 6, 1119.
Шитов Ф. М. и Яковлева В. В. 1937. Бюлл. эксперим. биол. и мед., 4, вып. 4, 296.

Несмотря на очевидные и значительные достижения в экспериментальном и теоретическом исследовании процесса торможения в высшей нервной деятельности, эта важная проблема во многих отношениях все еще остается недостаточно выясненной, а некоторые ее аспекты по-прежнему покрыты туманом неизвестности. Не зря Павлов называл проблему торможения «проклятой», желая этим подчеркнуть сложность и трудность как ее экспериментального изучения так и, в особенности, ее теоретического освещения даже в рамках деятельности большого мозга одного.

К числу наименее ясных вопросов этой актуальной проблемы относится вопрос о физиологических механизмах возникновения внутреннего или условного торможения и вопрос о локализации этого торможения в рамках дуги условного рефлекса. Этим вопросам и посвящено настоящее сообщение. Как это ни досадно, теоретические положения Павлова о механизмах возникновения и формирования этого высшего вида кортикального торможения представляются в современной научной литературе в большинстве случаев половинчато, нередко даже в не совсем правильном виде, к тому же не только теми, кто не согласен с этими положениями, но иногда и теми, кто является их сторонниками. В силу этого представляется целесообразным дать здесь конспективное изложение этих его теоретических положений.

В основе представлений Павлова о механизме условного торможения лежит его глубокая и оригинальная концепция об охранительной и восстановительной роли запредельного торможения. «Можно было думать,— писал он,— что своеобразное внутреннее торможение есть тоже запредельное торможение, причем интенсивность раздражения как бы заменяется его продолжительностью» (И. П. Павлов. Полное собр. трудов, т. III, 1949, стр. 384). Говоря конкретнее и по существу, в теоретических положениях Павлова о физиологических механизмах возникновения условного торможения центральное место занимает его допущение о том, что кортикальные нервные клетки, отличающиеся высокой реактивностью и весьма требовательные к питанию, под воздействием условного раздражителя истощаются, утомляются, разрушаются функционально, а это служит предпосылкой, даже толчком, стимулом к возникновению в них торможения как активного по природе и «экономического» по характеру естественного охранительного и восстановительного процесса. Сохранение же условных рефлексов, благодаря их подкреплению адекватными безусловными рефлексам, и неминуе-

¹ Доклад, прочитанный 10.XII 1968 г. на Юбилейной сессии Института экспериментальной биологии Академии наук Польши в Варшаве.—Журн. высш. нервн. деят., 1969, т. XIX, вып. 2.

мое развитие условного торможения при отмене этого подкрепления Павлов объяснял под углом зрения установленного в его лабораториях факта о том, что действие безусловного раздражителя во время подкрепления развивает сильное индукционное торможение на кортикальные клетки условного раздражителя, прекращает их работу и тем обеспечивает им заслуженный покой, функциональное восстановление и продолжительное сохранение дееспособности. При неподкреплении же условного рефлекса эти структуры продолжительное время остаются в состоянии следового возбуждения и поэтому истощаются быстрее и глубже. По Павлову, известную роль при этом может играть также постепенность затухания возбуждения. Считая функциональное разрушение нервной клетки необходимой предпосылкой, «толчком» к возникновению торможения, Павлов, однако, далек был от мысли отождествлять их.

При этом недостаточно ясным остается важный вопрос о том, как происходит преобразование запредельного торможения в условное торможение, в особенности в хронические его разновидности. Нам не известны какие-либо прямые и четкие высказывания Павлова по этому вопросу. Почему-то этот вопрос даже специально не занимал его. Можно лишь косвенно и с некоторыми оговорками распространить на этот конкретный и особенный случай некоторые общего характера его высказывания относительно выработки тормозных условных рефлексов и относительно превращения процесса возбуждения в процесс торможения, т. е. можно это преобразование представить себе как процесс выработки тормозного условного рефлекса.

Из сказанного выше и из многочисленных высказываний Павлова явствует, что он считал, что условное торможение возникает и локализуется в кортикальных клетках условного раздражителя. Свою точку зрения на локализацию внутреннего торможения Павлов аргументировал, в основном, обширными данными своих сотрудников (Перельцвейг, 1907; Бабкин, 1904; Коган, 1914; Красногорский, 1911; Анреп, 1917, и др.) о порядке и продолжительности иррадиации и концентрации торможения, точнее, относительно зависимости времени и порядка последовательного торможения условных рефлексов от степени близости раздражителей этих условных рефлексов к тормозному условному раздражителю. В пользу этой точки зрения приводятся также данные относительно сохранения дифференцировочным раздражителем своего тормозного значения и после того, как сигнальное значение партнерного положительного условного раздражителя переделывается из одного рода в другой, скажем из пищевого в кислотный или наоборот (Фридеман, 1912; Фролов, 1922).

Следует заметить, что положение Павлова о локализации внутреннего торможения аргументировано им слабее других его положений о торможении и является, пожалуй, наиболее уязви-

мым звеном в системе его взглядов по торможению в целом. Кроме того, почему-то Павловым не были приняты во внимание некоторые тривиальные факты его лаборатории, которые противоречили этому его положению. Мы имеем в виду в первую очередь тот факт, что тормозной условный раздражитель вызывает у животного активную двигательную реакцию, по характеру антагонистическую его реакции на положительный условный раздражитель (Миштовт, 1906, и др.). К ним можно отнести также факты несинхронной динамики условного торможения по показателям секреторного и двигательного компонентов пищевых рефлексов, т. е. факт диссоциации этих компонентов при угашении, дифференцировке и т. п. (данные Воскресенского, 1917; Архангельского, 1924; Петровой, 1932, и др.). В этом плане Павловым не учитывались также некоторые факты Перельцевейга (1907), Кашерининовой (1909) и других, которые, как мы увидим ниже, также имели специальное отношение к данному вопросу и также не укладывались в рамки указанного выше его теоретического положения.

Вклад Павлова в дело разработки теоретических вопросов кортикального торможения исключительно велик. Открытием новых видов и разновидностей этого торможения, характеристикой и классификацией известных форм торможения, установлением закономерностей и условий их генеза и развития, определением их роли в высшей нервной деятельности, выявлением охранительно-восстановительной роли процесса торможения — всем этим Павлов по существу открыл новую эру в истории разработки проблемы торможения, этой важнейшей и вечно актуальной проблемы физиологии большого мозга и нейрофизиологии в целом. Однако сам Павлов относился весьма строго и самокритично к оценке собственных достижений по разработке этой проблемы, склонен был недооценивать их, был постоянно неудовлетворен знанием проблемы. Весьма характерно и то, что Павлов всегда высказывал свои взгляды на торможение с неизменной осторожностью и с постоянными оговорками, сомнениями, а нередко даже менял те или иные из них, мотивируя все это ограниченностью наличного фактического материала, недостатком знаний, крайней сложностью самой проблемы и т. д. «Вот почему, — писал он по этому поводу, — пока отказываюсь высказываться за ту или другую из существующих теорий торможения или выставлять новую. Пока мы пользуемся временными предположениями для систематизирования нашего фактического материала и проектирования новых опытов» (И. П. Павлов. Полн. собр. трудов, т. IV, 1947, стр. 321).

Если при такой далеко не утешительной характеристике состояния теоретической разработанности проблемы кортикального торможения, данной создателем учения о высшей нервной деятельности в довольно позднем периоде своей творческой жизни,

учесть также и крайнюю важность и актуальность самой проблемы, то понятен будет неослабный интерес к этой неизменно актуальной проблеме как со стороны его учеников и последователей, так и со стороны других исследователей высшей нервной деятельности, равно как и понятно будет развитие ими различных новых концепций по отдельным важным проблемам или по проблеме в целом, к тому же концепций, зачастую не гармонизирующих с теми или иными из упомянутых выше взглядов самого Павлова.

Одной из наиболее характерных особенностей современного состояния знаний о внутреннем торможении является широко распространенная среди специалистов по высшей нервной деятельности точка зрения о том, что условное торможение возникает и первоначально локализуется не в кортикальном пункте условного раздражителя, как считали Павлов и многие его ученики (Бабкин, 1904; Зеленый, 1910; Беляков, 1911, и др.), а в одном из последующих элементов дуги условного рефлекса. Эта точка зрения обосновывается давними и новыми фактами о том, что торможение условного рефлекса влечет за собой ослабление подкрепляющего безусловного рефлекса (Перельцвейг, 1907); что при разнородных условных рефлексах на разные раздражители с одного анализатора торможение условного рефлекса на какой-нибудь один раздражитель влечет за собой последовательное торможение только условных рефлексов адекватного ему рода (Кашерининова, 1909); что компоненты многоэффекторного условного рефлекса при условном торможении затормаживаются одновременно и равномерно (Воскресенский и Павлов, 1917; Петрова, 1932; Фурсиков, 1924; Анохин, 1932, и др.); что развитие хронического условного торможения влечет за собой ослабление и исчезновение промежуточного слюноотделения (Купалов и сотр., 1931, 1955); что при условнорефлекторном переключении раздражители с двойным сигнальным значением в зависимости от ситуации вызывают один из условных рефлексов и затормаживают другой (Асратян и сотр., 1941, 1951, 1955, 1958, 1963); что при бинарных условных рефлексах на один и тот же условный раздражитель можно избирательно затормаживать один из рефлексов и сохранять второй (Асратян и сотр., 1962); что при условных рефлексах с двусторонней условной связью условное торможение рефлексов одного направления не влечет за собой торможения условного рефлекса противоположного направления (Асратян и сотр., 1969; 1965); что при выработке на один и тот же раздражитель двух разных электрооборонительных двигательных условных рефлексов можно затормозить один из этих рефлексов и сохранить другой (Ходоров, 1955, и др.).

В дополнение ко всему этому электрофизиологические исследования показали, что действие тормозных условных раздражителей также сопровождается реакцией и появлением

вызванных ответов в электрокортикограмме, как и действие положительных условных раздражителей (Лаптев, 1949; Коган, 1956, 1962; Ройтбак, 1962; Кратин, 1967; Рабинович, 1963; Гасанов, 1968, и др.). Тем же путем было показано, что условное торможение влечет за собой даже значительное повышение возбудимости кортикальных структур тормозного раздражителя (Чистович, 1956; Гасанов, 1968, и др.). Существенны и некоторые факты, полученные по этому вопросу на детях и взрослых людях и сводящиеся к тому, что они воспринимают тормозные условные раздражители так же, как и положительные (данные лаборатории Н. И. Красногорского, А. Г. Иванова-Смоленского, Г. В. Гершуни, Н. И. Касаткина, М. М. Кольцовой).

Придерживаясь единой или близкой точки зрения по данному вопросу, перечисленные выше исследователи расходятся во взглядах в отношении вопроса о том, в каком же из последующих звеньев дуги условного рефлекса локализуется условное торможение? Одни из них вслед за Перельцвейгом (1907) и Кашерининовой (1909) локализируют это торможение в кортикальных и даже подкорковых нервных структурах безусловного рефлекса (Анохин, 1932; Ходоров, 1955; Рокотова, 1956; Панкратов, 1955, 1956, и др.); другие локализируют его в мозговых структурах как сигнального, так и подкрепляющего раздражителей (Купалов и Ушакова, 1931); третьи в той или иной мере примыкают к развиваемой нами точке зрения о том, что условное торможение возникает и первоначально локализуется в элементах условной связи (Бериташвили, 1961; Воронин, 1965; Майоров, 1959; Скипин, 1956; Короткин, 1967, и др.).

Хотя расхождение во взглядах по вопросу о локализации условного торможения у этих групп исследователей органически связано с их представлениями о физиологических механизмах возникновения условного торможения, тем не менее было бы неверно утверждать, что первое всецело обусловлено вторым, так как исследователи, придерживающиеся одинакового взгляда по вопросу о локализации условного торможения, зачастую расходятся во взглядах относительно механизма его возникновения. Не представляется возможным разбирать здесь этот сложный и запутанный вопрос обстоятельно и в полном его объеме; мы ограничимся только несколькими беглыми замечаниями в этом плане.

Перельцвейг (1907), а вслед за ним Анохин (1968), Купалов (1955), Хильгард и Маркис (Hilgard, Marquis, 1940) и другие придерживаются в общих чертах точки зрения, что внутреннее торможение возникает в результате борьбы, конкуренции, столкновения двух рефлексов, т. е. фактически по тому механизму, по которому, согласно Павлову, возникает внешнее торможение. Однако эту борьбу каждый из названных исследователей представляет по-своему. По Перельцвейгу, борьба эта происходит

между центром условного раздражителя и центром безусловного рефлекса, который из-за отмены подкрепления постепенно ослабляется и в силу этого побеждается центром условного рефлекса. Если отвлечься от второстепенных нюансов в представлениях остальных из названных исследователей по данному вопросу, то, по их мнению, эта борьба происходит между возбужденными нервными структурами пищевого условного рефлекса и ориентировочного рефлекса, вызванного отменой подкрепления этого рефлекса; в этой борьбе побежденными по механизму отрицательной индукции или по закону «исключительности» оказываются структуры условного рефлекса. При повторениях подобной процедуры на основе такого безусловнорефлекторного торможения вырабатываются тормозные условные рефлексы.

Заслуживает внимания то обстоятельство, что в то время как, по Павлову, индукционное торможение структур условного раздражителя возникает *в результате действия подкрепляющего безусловного раздражителя и препятствует возникновению в нем условного торможения*, Анохин, Купалов и их единомышленники в полную противоположность этому считают, что индукционное торможение (по их терминологии, торможение по закону «исключительности» или интерференции) структур условного раздражителя возникает *вследствие отмены безусловного раздражителя и служит основой для возникновения условного торможения*.

Л. А. Орбели (1945) также считал, что в основе образования условного торможения лежит индукционное торможение, но в отличие от названных выше исследователей он при этом имел в виду не одновременную, а последовательную индукцию в возбужденных структурах условного рефлекса.

Известное распространение имеет также точка зрения о том, что развитие внутреннего торможения обусловлено существованием специальных тормозных структур — тормозных синапсов, тормозных интернейронов или тормозных полуцентров, которые активируются при отмене или прекращении подкрепления и порождают при этом специальные тормозные условные связи. Превалирование этих тормозных условных связей над положительными и есть условное торможение. К сторонникам этой точки зрения можно так или иначе отнести Ю. М. Конорского (Konorski, 1967), А. М. Алексаняна (1956, 1958), Е. Н. Соколова (1958, 1965), отчасти П. В. Симонова (1962) и др., хотя они тормозную функцию приписывают разным структурам и по-разному представляют механизм их активации и формирования условного торможения.

Оригинальную гипотезу о внутреннем торможении развивают И. С. Бериташвили (1961) и А. И. Ройтбак (1962). Суть этой гипотезы в общих чертах сводится к допущению, что в результате отмены подкрепления усиливается обратная условная связь,

это, в свою очередь, влечет за собой активацию дендритов пирамидных клеток и появление в них медленных электрических токов, которые электротонически угнетают тело нейрона и контактирующие с ним возбуждающие синапсы. При этом Ройтбак важную роль приписывает также посредничеству неспецифических таламических образований.

За последние годы высказываются также и другие идеи о механизме возникновения условного торможения; важная роль в этом деле приписывается ослаблению возвратных мышечных импульсов от эффекторов исполнительных органов (Кратин, 1967; Рабинович, 1963, и др.), формированию локального нераспространяющегося возбуждения в структурах сигнального раздражителя (У. Г. Гасанов) и т. п.

Среди современных точек зрения на механизм возникновения внутреннего торможения существуют и такие, которые могут рассматриваться как дальнейшее прямое развитие теоретических положений Павлова по этому вопросу. Мы имеем в виду точку зрения, сторонники которой вслед за Павловым считают, что в основе возникновения внутреннего торможения лежит охранительно-восстановительное торможение, возникающее из-за истощения, «функционального разрушения» нервных структур, хотя они и по-разному представляют как самый процесс преобразования этого вида безусловного торможения в условное торможение, так и локализацию последнего. К этой точке зрения так или иначе примыкают ряд учеников и последователей Павлова, а именно: В. К. Федоров (1949), Л. Г. Воронин (1965), Г. В. Скипин (1956), М. А. Панкратов (1955, 1956), автор этих строк и некоторые другие. Но в то время как большинство упомянутых исследователей ограничиваются лишь констатацией в общей форме своего согласия со взглядами Павлова по обсуждаемому вопросу, Федоров и мы идем несколько дальше этого. При этом каждый из нас по-своему представляет детали вопроса, которые к тому же не всегда совпадают с деталями понимания сущности вопроса нашим общим учителем. Федоров решающее значение в возникновении запредельного торможения придает суммации действия условного раздражителя с условным рефлексом на время, в результате чего происходит резкое усиление условного возбуждения, в то время как по Павлову, причиной и толчком к возникновению этого охранительно-восстановительного торможения при отмене подкрепления является истощение клеток кортикального пункта сигнального раздражителя в силу многократного продолжительного следового их возбуждения.

Ввиду того, что изложение нашей точки зрения является основной целью настоящего сообщения, то на ней мы остановимся несколько более обстоятельно.

Хотя наши личные представления о механизме возникновения и локализации внутреннего торможения также существенно

отличаются от исходной точки зрения Павлова по этим вопросам, тем не менее мы рассматриваем эти свои представления как дальнейшее развитие идей и концепций учителя. Вслед за Павловым и мы допускаем, что в основе развития внутреннего торможения лежит торможение, порожденное утомлением, истощением, «функциональным разрушением» нервных структур, лишенных благотворного влияния индукционного торможения подкрепляющего безусловного рефлекса из-за отмены подкрепления в серии аппликаций условного раздражителя и поэтому остающихся каждый раз в состоянии возбуждения дольше обычного. Но наша точка зрения существенно отличается от точки зрения Павлова по части того, какие именно элементы дуги условного рефлекса подвергаются при этом утомлению и истощению, а значит и местом для возникновения и локализации торможения. Как уже было сказано выше, по мнению Павлова, при этом истощается именно кортикальная *нервная клетка условного раздражителя*, в результате чего торможение происходит именно в нервной клетке, а не в соединительном пункте или пути между клеткой условного раздражителя и клеткой специального безусловного раздражителя (И. П. Павлов. Полн. собр. трудов, т. IV, 1947, стр. 323). Мы же считаем, как об этом было сказано выше, что не кортикальные клетки условного раздражителя являются нервными структурами, которые будто истощаются первыми и в которых якобы возникает и локализуется торможение, а истощаются *нервные структуры среднего звена дуги условного рефлекса, т. е. нервные элементы условной связи самой*, в которых и порождается и первоначально локализуется торможение.

Выше уже были упомянуты фактические данные нашей лаборатории, послужившие в совокупности с данными других исследователей основанием для отказа от допущения Павлова о возникновении и локализации внутреннего торможения в кортикальных клетках условного раздражителя. Не повторяя их, здесь мы дополним, однако, их некоторыми другими фактами, которые в совокупности с ними позволяют нам не только полнее аргументировать этот тезис, разделяемый в настоящее время многими исследователями, но и оспаривать правильность другой точки зрения по этому вопросу, а именно, точки зрения о том, что будто условное торможение возникает в церебральных структурах безусловного рефлекса. Само собой разумеется, что эти аргументы и доводы против допущения о локализации внутреннего торможения в кортикальном пункте условного раздражителя или же в церебральных структурах безусловного рефлекса нами с большим основанием одновременно рассматриваются как дополнительные аргументы и доводы в пользу своей точки зрения о локализации этого торможения в элементах условной связи самой. Часть этих данных в совокупности с другими фактами будут вслед за этим использованы при изложении нашего

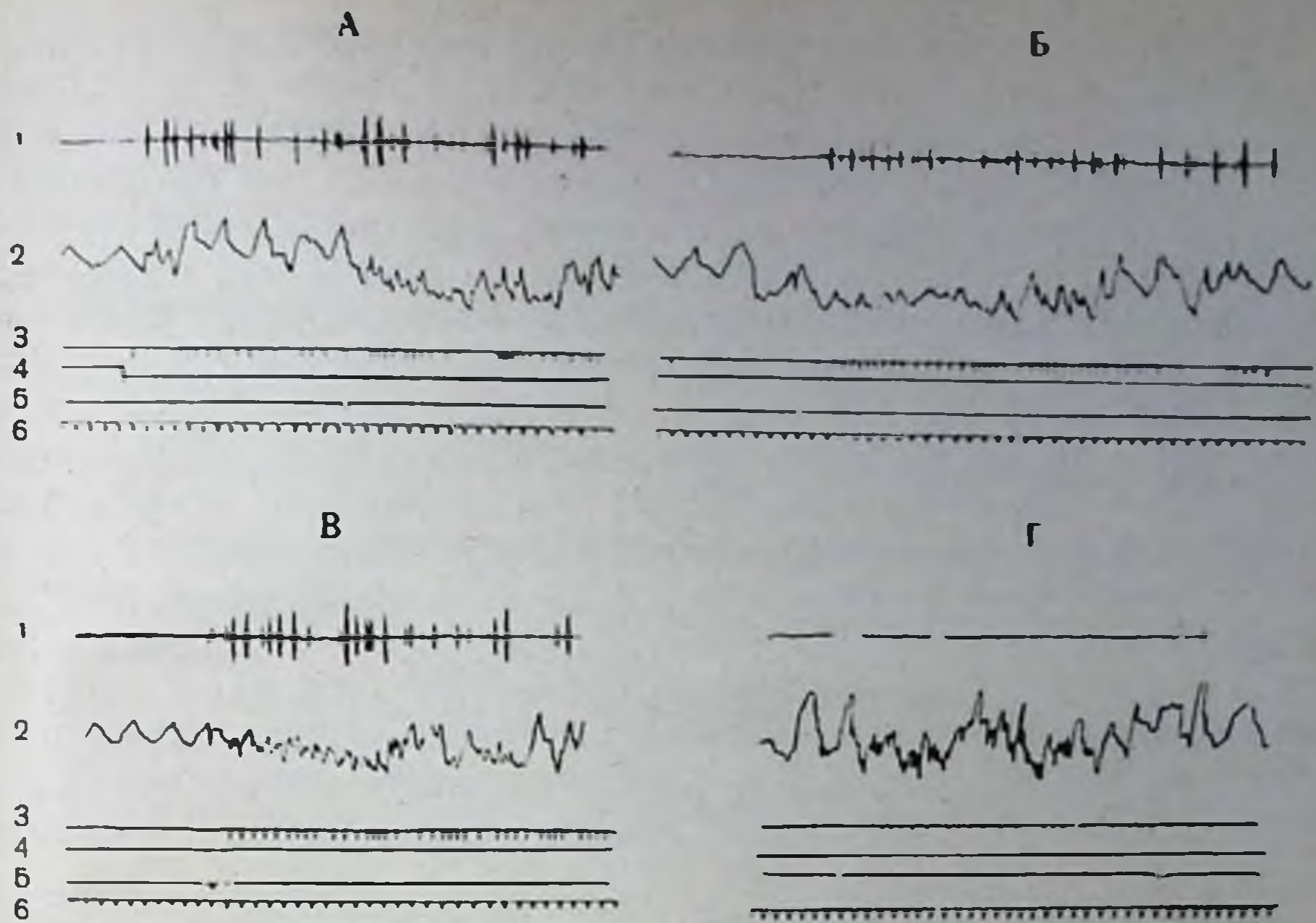


Рис. 1. Прямая и обратная связь в сочетаниях: вдувание воздуха в глаз —> пища

А — прямая условная пищевая связь на вдувание воздуха в глаз (слюноотделение); Б и В — обратная условная связь при поедании пищи (мигание); Г — контроль на собаке, не бывшей в экспериментах: еда пищи не сопровождается появлением или усилением мигательных движений. 1 — мигание; 2 — дыхание. 3 — слюна; 4 — отметка условного раздражителя; 5 — кормушка; 6 — время (в сек.) (работа Л. П. Руденко)

понимания механизма возникновения внутреннего торможения в структурах самой условной связи.

Конкретно мы имеем в виду следующие новые фактические данные нашей лаборатории, имеющие, как нам кажется, прямое отношение к обсуждаемому здесь вопросу о локализации условного торможения.

Стручкову (1955) удалось выработать условные рефлексy с перекрестным переключением их, а именно: в одной ситуации зуммер вызывал у собак пищевой условный рефлекс, а касалка — электрооборонительный, а в другой камере, наоборот — первый раздражитель вызывал электрооборонительный рефлекс, а второй — пищевой. Из этих данных явствует, что в обеих ситуациях от торможения свободны не только кортикальные пункты того и другого условных раздражителей, но и кортикальные пункты как пищевого, так и электрооборонительного безусловных рефлексов, ибо и одного и другого рода условные рефлексy осуществляютя как в первой, так и во второй ситуациях. Закономерно считать, что торможение локализуется в промежуточном звене дуги условного рефлексy.

Далее, некоторые сотрудники нашей лаборатории (Стручков, 1964, 1966; Варга, 1963; Прессман, 1966), а также Л. П. Руденко и другие в целях изучения условных рефлексов с двусторонней условной связью попарно сочетают между собой разного рода безусловные рефлексы — пищевой, электрооборонительный, мигательный и т. п. При этом каждый из сочетаемой пары раздражителей взаимно становится условным сигналом для рефлекса партнера, вызывает его эффект условнорефлекторно. На рис. 2 (см. наст. сб., стр. 254) и на рис. 1 приведены фрагменты кимограмм таких экспериментов, поставленных М. И. Стручковым и Л. П. Руденко, а на рис. 2 — схематическое изображение дуги таких условных рефлексов. Из полученных при этом данных с точки зрения обсуждаемого здесь вопроса представляют специальный интерес следующие. После полного угашения одного из противоположно направленных двух условных рефлексов второй рефлекс не только сохраняется, но часто даже усиливается. На рис. 3 и 4 показаны фрагменты кимограмм двух таких опытов, поставленных М. И. Стручковым и Л. П. Руденко.

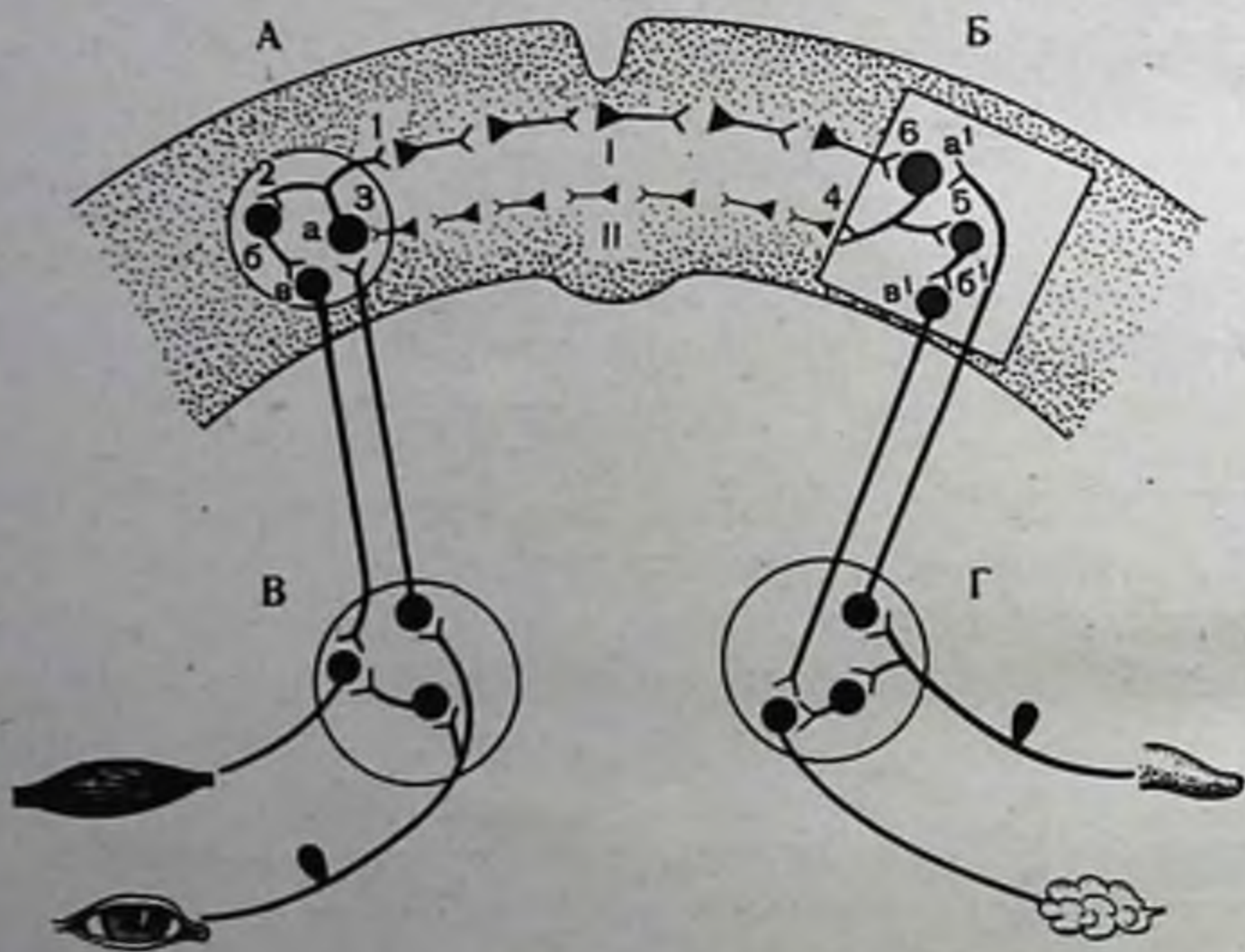


Рис. 2. Схематическое изображение дуги условного рефлекса с двусторонней связью

А — кортикальный пункт мигательного рефлекса: а — афферентный нейрон, б — вставочный нейрон, в — эфферентный нейрон, 1 и 2 — синаптические контакты коллатералей афферентного нейрона на вставочные нейроны, 3 — синаптический контакт между вставочным нейроном обратной условной связи и афферентным нейроном сигнального раздражителя; Б — кортикальный пункт пищевого рефлекса: а' — афферентный нейрон, б' — вставочный нейрон, в' — эфферентный нейрон, 4 и 5 — синаптические контакты коллатералей афферентного нейрона на вставочный нейрон, 6 — синаптический контакт между вставочными нейронами прямой условной связи и афферентным нейроном подкрепляющего раздражителя; I, II — прямая и обратная условная связь; В — субкортикальный пункт мигательного рефлекса; Г — субкортикальный пункт пищевого рефлекса

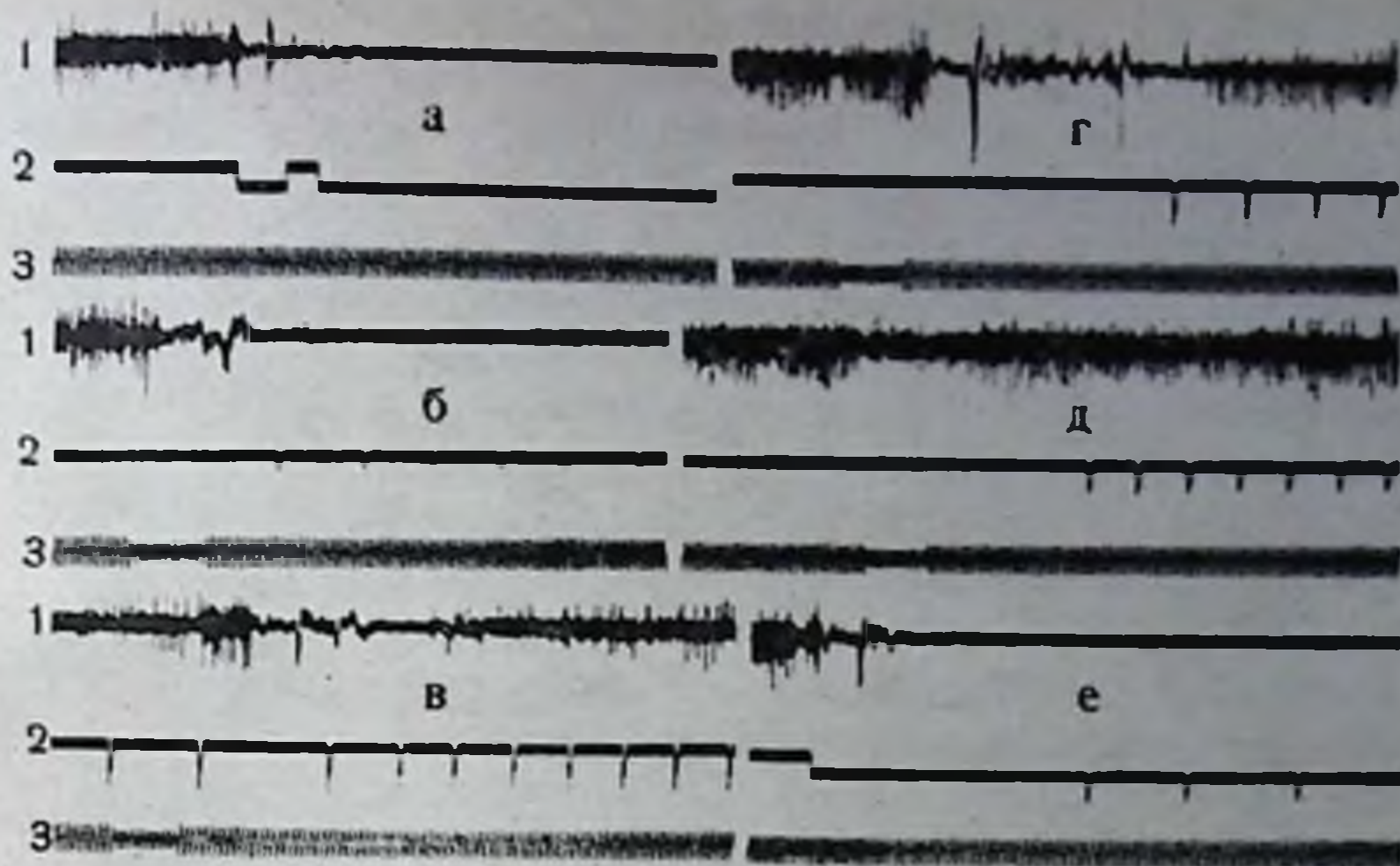


Рис. 3. Обратная условная связь

а — изменение потенциалов экстензоров бедра задней лапы при пассивном подъеме ее; б, в, г, д — 56, 57, 58 и 59-я последовательные пробы обратной связи; е — эффект прямой связи после угашения обратной; 1 — электромиограмма экстензоров бедра задней лапы; 2 — отметка пассивного подъема лапы и запись слюноотделения; 3 — отметка времени (0,1 сек.) и отметка подачи пищи (момент уменьшения амплитуды синусоиды) (работа М. И. Стручкова)

Это было бы невозможно, очевидно, если бы возникшее торможение было локализовано не в условной связи, а либо в кортикальном пункте одного, либо в кортикальном пункте другого из раздражителей.

В заключение отметим, что, выдвигая и отстаивая точку зрения о том, что внутреннее торможение возникает первоначально в самой условной связи, мы допускаем, однако, что при значительном углублении этого торможения оно может в последующем распространиться также на кортикальные пункты как условного, так и безусловного раздражителей.

Конспективному изложению нашей точки зрения на механизм возникновения внутреннего торможения мы хотели бы предпослать некоторые принципиально важные высказывания Павлова, сделанные при сопоставлении и анализе новых фактов своей лаборатории относительно индукционного тормозящего влияния безусловного рефлекса на клетки условного раздражителя, а также новых фактов относительно возможности выработки условного рефлекса при так называемом «покрытии» индифферентного раздражителя безусловным, фактов, не совсем созвучных, как нам кажется, с прежними его данными и взгляда-

дами по этим вопросам. Павлов, во изменение прежних своих теоретических положений по этим вопросам, счел возможным сделать компромиссное допущение о том, что «образование новых связей в коре может происходить не только в районах полушарий с оптимальной возбудимостью, но и в частях их, более или менее заторможенных» (И. П. Павлов. Полн. собр. трудов, т. IV, 1947, стр. 325). Далее, имея в виду близость временных соотношений и условий сочетаний условного и безусловного раздражителей при процедуре «покрытия», т. е. при развитии индукционно тормозящего влияния со стороны безусловного рефлекса на клетки условного раздражителя и при традиционной процедуре образования короткоотставленного условного рефлекса, Павлов высказывал также другую весьма глубокую мысль. «Приходилось признать,— писал он,— что механизм образования условного рефлекса и механизм внешнего торможения как-то сближаются или даже отождествляются, иначе говоря, что процесс внешнего торможения дает основание для

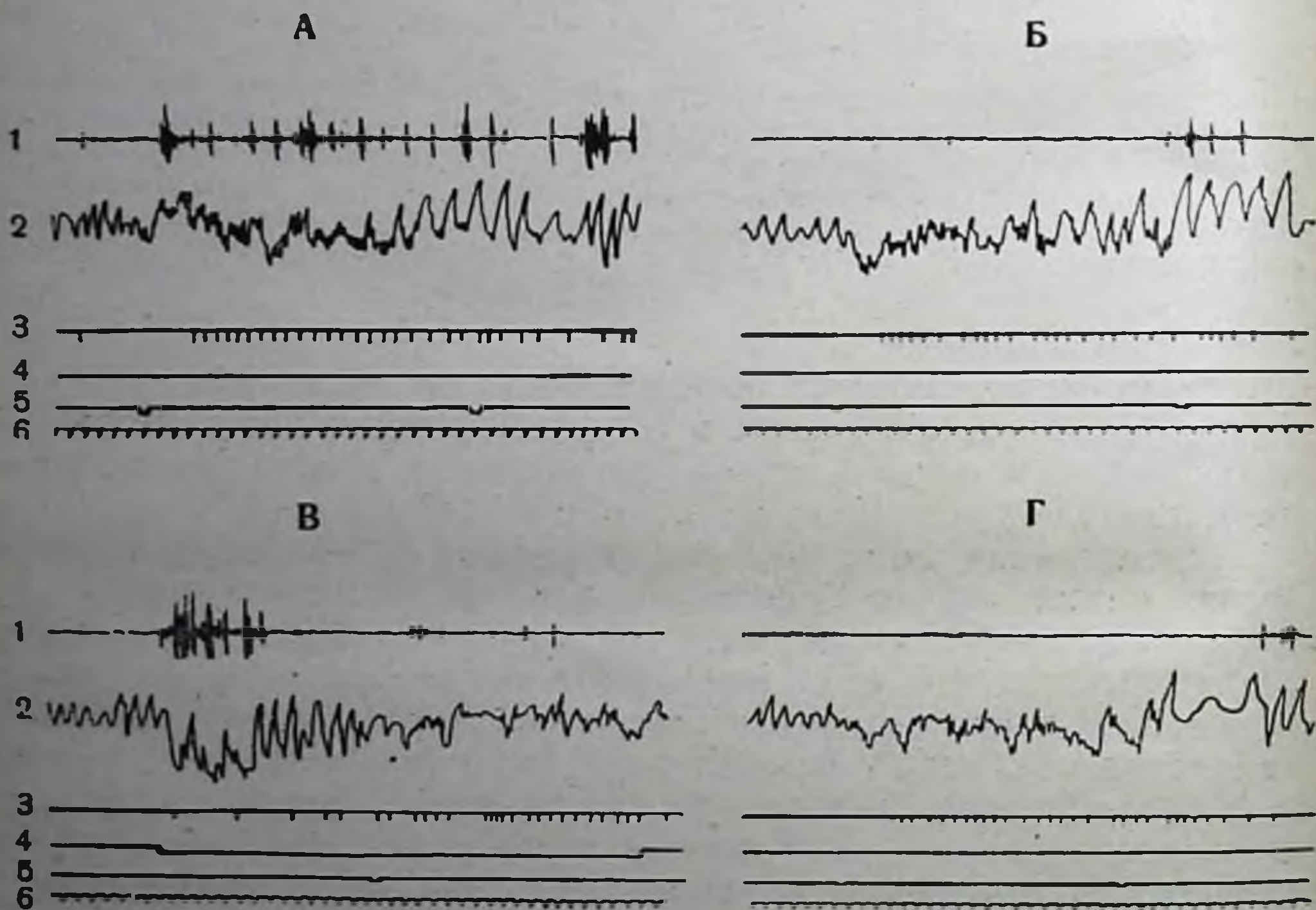


Рис. 4. Проявление прямой связи при угашении обратной

А — обратная связь (мигание) до угашения; Б — обратная связь уже угашена; В — испытание прямой связи (слюноотделение) при угашении обратной — она оказывается сохранной; Г — обратная связь при следующем испытании в том же опыте остается заторможенной.

Обозначения те же, что и на рис. 1 (работа Л. П. Руденко)

образования связи между клетками» (И. П. Павлов. Там же, стр. 324).

Но сделанное выше компромиссное допущение Павлова о возможности выработки условного рефлекса кортикальными клетками, «более или менее заторможенными», разрешая кое-как одни противоречия, выдвигают в свою очередь другие, не менее значительные противоречия, в том числе и противоречия, касающиеся его понимания механизма образования внутреннего торможения при отмене подкрепления. Совершенно очевидно, что допущение о возможности выработки условных рефлексов при таком состоянии кортикальных клеток делает крайне затруднительным отстаивание теоретического положения Павлова о механизме возникновения внутреннего торможения и об его локализации в кортикальных клетках условного раздражителя. Если охватившее эти клетки индукционное торможение неглубокое и они в этом состоянии еще способны участвовать в образовании и осуществлении условного рефлекса, то едва ли такое поверхностное торможение может обеспечить им полноценный покой, предотвратить их истощение, а вслед за тем и развитие в них внутреннего торможения. Если же охватившее кортикальные клетки условного раздражителя индукционное торможение достаточно глубокое, чтобы предотвратить их функциональное разрушение и т. д., то едва ли они будут способны участвовать в образовании и осуществлении условного рефлекса при торможении такой глубины.

Нам кажется, что факты, побудившие Павлова к этому допущению, могут быть поняты и объяснены и без отступления от основной его идеи относительно механизма возникновения внутреннего торможения, если стать на развиваемую нами точку зрения *об опосредованном индукционном торможении элементов условной связи со стороны подкрепляющего безусловного рефлекса*, и к тому же могут быть поняты и объяснены, пожалуй, полнее и глубже, чем при названном допущении.

В целях наглядности объяснения и аргументации нашего понимания сущности этих фактов, а также механизма возникновения внутреннего торможения в целом полезно будет использование уже приведенного выше нашего схематического изображения дуги условного рефлекса с двусторонней условной связью (см. рис. 2).

Сочетая раздражители разнородных безусловных рефлексов между собой в различной последовательности, мы в состоянии проследить, с большой точностью графически регистрировать и изучать не только процесс выработки и осуществления подобных условных рефлексов, но и динамику изменения соответственных прирощенных, т. е. собственных, безусловных рефлексов сочетаемых раздражителей при этом. О некоторых фактах, полученных в этих многолетних исследованиях и имеющих отношение

в вопросу локализации внутреннего торможения, уже было сказано выше. В этом нашем фактическом материале есть также данные, имеющие отношение к вопросу о механизме возникновения этого вида торможения. О некоторых из них сейчас и будет речь при конспективном изложении нашей точки зрения на этот вопрос.

Нами весьма обстоятельно был изучен феномен, который давно известен в виде факта ослабления ориентировочного рефлекса на новый раздражитель по мере того, как этот раздражитель становится сигнальным; он нашел свое наиболее яркое выражение в знаменитых опытах М. Н. Ерофеевой (1913) с выработкой пищевых условных рефлексов у собак на электрокожное раздражение их лапы. В экспериментах наших сотрудников собственный, т. е. безусловный, рефлекс первого по расположению во времени раздражителя (см. А на рис. 2) — независимо от того, оборонительно-двигательный ли это рефлекс или пищевой, мигательный или локально-сосудодвигательный и т. п., закономерно уменьшается по мере того как он в процессе сочетания со вторым по очереди раздражителем (см. В на рис. 2) приобретает сигнальное значение и начинает условнорефлекторно вызывать рефлекс последнего. Примечательно, что при этом происходит также удлинение латентного периода и повышение порога возбуждения собственного рефлекса сигнального раздражителя. На рис. 5 и 6 приведены данные таких опытов, поставленных М. Е. Варга и Л. П. Руденко.

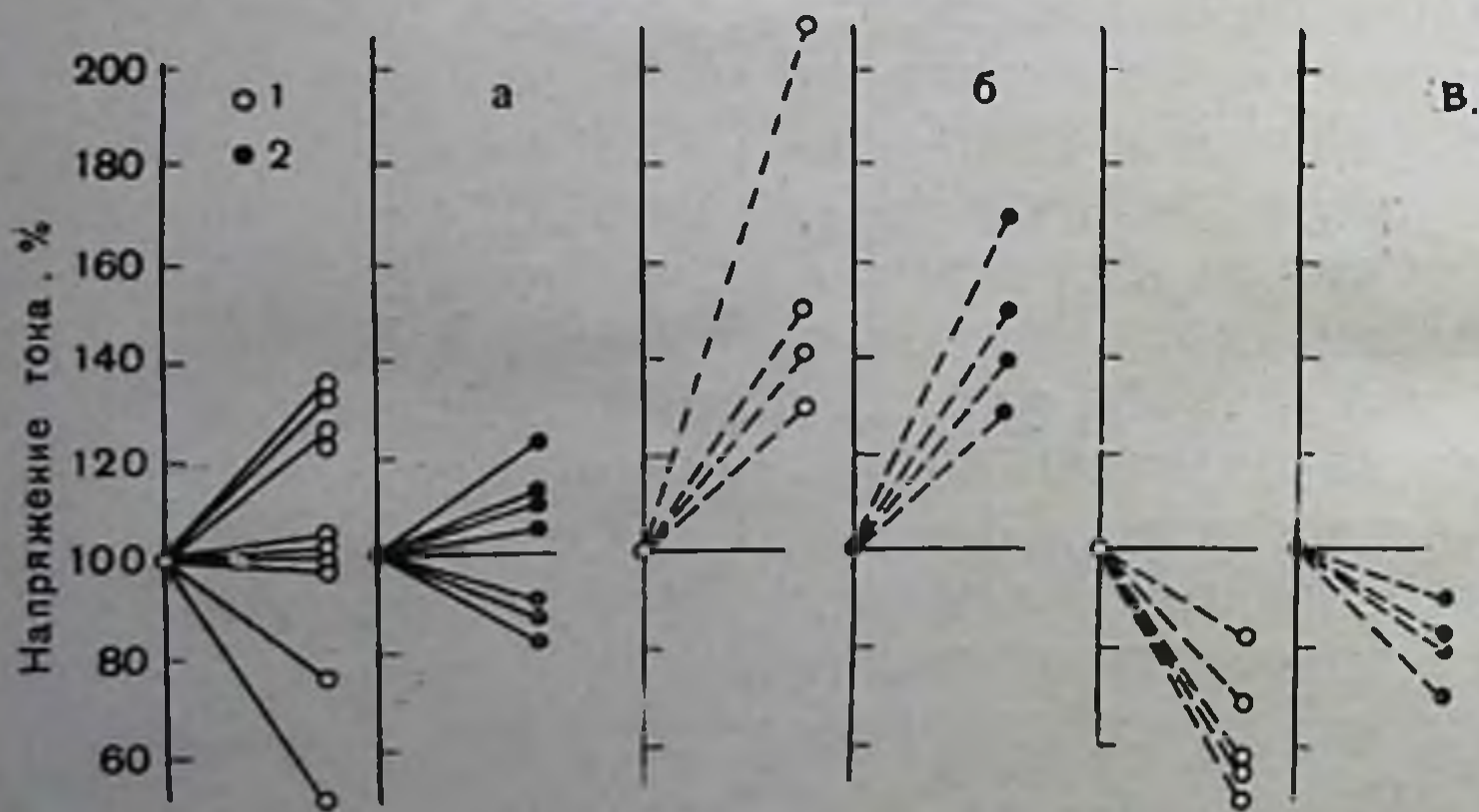


Рис. 5. Изменения порога безусловной оборонительной реакции. За 100% принимается пороговое напряжение, определяемое в каждый опытный день до начала опыта. Каждая линия отражает изменение пороговой величины в одном опыте

1 — собака Дик; 2 — собака Шеник; а — при поочередном применении комбинаций раздражителей тока и пищи; б — при многократном применении комбинаций, в которой электрокожное раздражение предшествует подаче кормушки; в — при многократном применении комбинации раздражителей, в которой подача кормушки предшествует электрокожному раздражению лапы (работа М. Е. Варга)

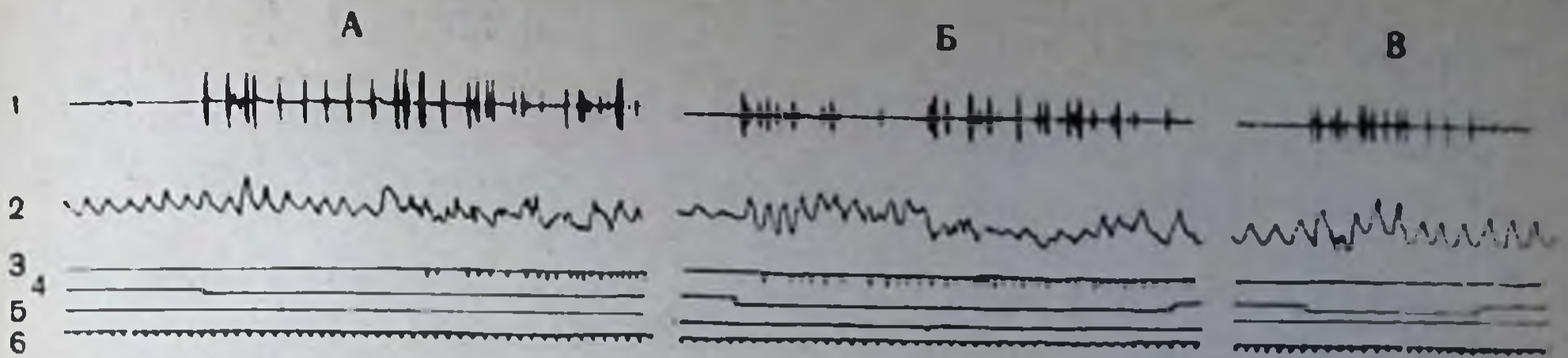


Рис. 6. Изменение собственного безусловного рефлекса сигнального раздражителя (мигания) при выработке и угашении условного пищевого рефлекса на вдувание воздуха в глаз

А — до выработки условного пищевого рефлекса; Б — при осуществлении условного пищевого рефлекса; В — при угашении пищевого рефлекса
Обозначения те же, что и на рис. 1.

Эти факты в совокупности с близкими им фактами других исследователей и нашей лаборатории были в свое время объяснены нами повторным развитием индукционного торможения со стороны второго по очереди раздражителя, т. е. подкрепляющего раздражителя на промежуточное звено дуги рефлекса первого по очереди раздражителя, т. е. сигнального (на рис. 2 это будет синапс 2 между афферентным и вставочным нейронами дуги этого рефлекса). Объяснить этот факт индукционным торможением афферентного звена дуги собственного рефлекса первого раздражителя (т. е. нейрона *a* на рис. 2) невозможно, ибо этому противоречит факт выработки и осуществления условного рефлекса, факт образования условного рефлекса на «покрываемый» раздражитель при его дополнительном подкреплении (Касьянов, 1949; Зброжина — Zbrozyna, 1958, и др.) а также факт зависимости силы условного рефлекса от продолжительности совместного действия условного и безусловного раздражителей (Майоров, 1928; Петров, 1940, и др.). Более того, имеются данные из лаборатории Г. В. Гершуни (1947), А. А. Гюрджяна (1954), нашей и других, свидетельствующих о том, что возбудимость воспринимающих клеток раздражителя повышается, когда он становится сигнальным. В отношении возникновения подобного торможения в эфферентном звене дуги собственного рефлекса первого раздражителя и речи быть не может.

В нашем понимании это и есть та связь механизма внешнего торможения с механизмом образования условного рефлекса, о котором говорится в приведенном выше высказывании Павлова. Но торможение это развивается не в нейронах сигнального раздражителя, как считал он, а в промежуточных структурах собственного рефлекса сигнального раздражителя и поэтому не препятствует, а, наоборот, даже благоприятствует образованию и осуществлению условного рефлекса.

Примечательно, что при угашении условного рефлекса, по мере того как первый раздражитель все слабее вызывает рефлекс партнерного раздражителя условнорефлекторно, его собственный рефлекс вновь постепенно усиливается (см. В на рис. 6).

На основании этих и некоторых других фактов можно сделать заключение, что вообще существуют реципрокно тормозящие взаимоотношения между промежуточными звеньями дуг этих двух рефлексов, имеющих общее афферентное звено, а именно, между промежуточным звеном, связывающим кортикальный пункт условного раздражителя с кортикальным пунктом подкрепляющего безусловного рефлекса, с одной стороны, и между промежуточным звеном дуги собственного безусловного рефлекса условного раздражителя — с другой стороны (на рис. 2 это будут синапсы 1 и 2).

Это с нашей точки зрения является основным правилом, из которого могут быть, разумеется, исключения. Оно в какой-то мере напоминает установленный еще Шеррингтоном (Sherrington, 1906) факт существования антагонистических отношений между равнозначными рефлексам (например, между флексорными и экстензорными рефлексам одной лапы), дуги которых берут начало от разных коллатералей одного и того же афферентного нейрона, которые, говоря иначе, имеют «общее стартовую звено».

Применительно к нашему случаю это предположение находит подтверждение в факте существования условных рефлексов, осуществляемых через обратную условную связь. Когда действует второй по очереди раздражитель (см. Б на рис. 2) один, без предшествования действия партнерного раздражителя, то он вызывает не только свой собственный безусловный рефлекс, но через обратную условную связь вызывает также рефлекс партнерного раздражителя (см. рис. 1, 3). Отсюда следует, что если кортикальный пункт условного раздражителя и прямая условная связь не находятся в состоянии возбуждения, то тогда не происходит и реципрокного торможения промежуточного звена дуги собственного безусловного рефлекса этого раздражителя, в силу чего становится возможным условнорефлекторное возбуждение этого звена и последующих звеньев дуги названного рефлекса. Далее, по данным лаборатории Павлова, Конорского, нашей и некоторых других исследователей, если пищевые локально-подвигательные инструментальные условные рефлексы у собак, вызванные обстановочными или другими вторичными условными раздражителями, затормаживаются при пищевом подкреплении, то они тут же с новой, порой даже с еще большей силой возобновляются после окончания еды. Не касаясь механизмов и структуры вторичных условных рефлексов, отметим лишь, что и в данном факте весьма четко проявляется не только тормозящее

действие подкрепляющего безусловного рефлекса на среднее звено собственного рефлекса сигнального раздражителя, если даже это звено возбуждается условнорефлекторно, но в этом факте проявляется также знакомое нейрофизиологическое явление отдачи, т. е. экзальтированного возбуждения заторможенных структур, как только прекращается действие порождающего это торможение фактора. Наконец, об антагонистических взаимоотношениях между рефлексами, имеющими общее афферентное звено, свидетельствуют следующие данные нашей лаборатории. Если в условиях экспериментов по условнорефлекторному переключению один и тот же раздражитель в одной ситуации вызывает пищевой условный рефлекс, а в другой ситуации — электрооборонительный двигательный, то угашение любого из этих рефлексов в адекватной ему среде механически влечет за собой появление антагонистического рефлекса адекватного для данной ситуации (Стручков, 1955; Руденко, 1969).

На основе этих и некоторых других фактов и положений мы и строим свое понимание механизма возникновения внутреннего торможения при отмене подкрепления условного рефлекса. Кратко оно сводится к следующему. 1. При подкреплении условного рефлекса под влиянием сильно возбужденного центра безусловного рефлекса происходит индукционное торможение среднего звена дуги собственного, т. е. безусловного, рефлекса условного раздражителя (см. синапс 2 на рис. 2), а воспринимающие клетки последнего раздражителя и элементы условной связи при этом остаются свободными от торможения и дееспособными. Помимо приведенных выше фактов в пользу этого положения говорят также наши и Б. И. Ходорова (1955) данные о том, что в определенных условиях присоединение условного раздражителя к действующему безусловному усиливает рефлекс последнего. 2. После прекращения действия подкрепляющего безусловного раздражителя и значительного ослабления возбуждения в его центральных структурах прекращается его тормозящее действие на среднее звено дуги собственного безусловного рефлекса условного раздражителя. 3. В силу этого в последнем возникает состояние послетормозного возбуждения, «отдачи», экзальтации, которое в свою очередь индукционно затормаживает условную связь, по-видимому, в основном начальные ее элементы (см. синапс 1 на рис. 2). Об этом свидетельствует, по-видимому, наш давний факт о том, что непосредственно после прекращения электрооборонительного двигательного безусловного рефлекса и спустя некоторое время после этого условные раздражители либо вовсе не вызывают надлежащие условные рефлексы, либо эти рефлексы вызываются в резко ослабленном виде.

Таким образом, в нашем понимании, *индукционное торможение элементов условной связи возникает не во время действия подкрепляющего безусловного рефлекса и непосредственно от*

него, а лишь после прекращения его действия и к тому же опосредованно, а именно: от последовательного экзальтированного возбуждения среднего звена дуги собственного рефлекса условного раздражителя, которое перед этим было заторможено действием подкрепляющего безусловного раздражителя. Это индукционное торможение и прекращает следовое возбуждение условной связи, предотвращает опасность возможного утомления и истощения ее элементов и тем самым устраняет необходимость возникновения внутреннего торможения в них. При отмене же подкрепления условного рефлекса нарушается вся цепь этих двухэтапных событий. Из-за отсутствия сильного возбуждения структур подкрепляющего безусловного рефлекса не затормаживается среднее звено дуги собственного рефлекса условного раздражителя, в силу этого не возникает в них состояния последовательной экзальтации, а значит не происходит индукционного торможения элементов условной связи, а эти последние остаются в состоянии длительного следового возбуждения. При повторной отмене подкрепления (что необходимо для выработки внутреннего торможения) большая суммарная продолжительность возбужденного состояния нервных элементов условной связи влечет за собой их все возрастающее утомление и истощение и служит толчком к возникновению в них внутреннего торможения как процесса охранительно-восстановительного, приобретающего в последующем и координационное значение, и «экономичный» характер.

Мы рассматриваем все это как главное, решающее в механизме возникновения и локализации условного торможения. Возможно, что при этом некоторую роль играют и другие факторы, в том числе и некоторые из тех, которым другие исследователи приписывают в этом деле главную роль.

Как явствует из вышесказанного, наш подход к обсуждаемому здесь вопросу лежит пока в той же «плоскости», что и подход Павлова, Шеррингтона и других классиков нейрофизиологии к нему. И схема дуги условного рефлекса с двусторонней связью, в которой фигурируют разные нейроны и синапсы, как и суждения о тех или иных изменениях в их функциональном состоянии, сделаны нами в том же плане, в каком делалось в классической нейрофизиологии в подобных случаях, основываясь на фактах относительно входа в «черный ящик» и выхода из него.

Мы отдаем себе отчет, что интимный механизм возникновения торможения в утомленных и истощенных нервных структурах является пока неизведанным, и раскрытие его тайн лежит, бесспорно, на путях изучения физико-химических и биохимических основ процессов возбуждения и на путях изучения тончайших структурных и функциональных сдвигов в нейронах, синапсах и отдельных их компонентах, т. е. на других по характеристике И. П. Павлова «плоскостях» изучения жизненных явлений.

Применительно к низшим отделам центральной нервной системы современная нейрофизиология при помощи тончайших микроэлектрофизиологических, цитохимических и электронно-микроскопических методик уже достигла выдающихся результатов в этом плане, а именно: выявила и охарактеризовала пресинаптические и постсинаптические формы торможения, их физиологическое значение, в какой-то мере их структурные, физико-химические и биохимические основы и т. п. Но нам кажется, что попытка использования этих данных в целях более полного и глубокого освещения механизмов внутреннего торможения как специфически кортикального феномена носила бы пока спекулятивный характер. Более того, по некоторым соображениям мы сочли еще преждевременным использовать в этих целях также менее богатые факты того же рода, полученные при помощи тех же методик в отношении высших отделов центральной нервной системы. Но одновременно с этим хотелось бы сказать следующее. Пусть результаты этого рода общенейрофизиологических исследований проблемы кортикального торможения, проведенных при помощи современных электрофизиологических методик на популяционном и нейрональном уровнях, пока еще не богаты, к тому же проблематичные, но они звонко возвещают наступление эры смелого разрушения демаркационных линий между различными «плоскостями» изучения проблемы торможения в высшей нервной деятельности и всей церебральной деятельности в целом, что пророчески предвидел гений Павлова еще более чем полвека тому назад.

Но пока что даже в рамках избранной нами «плоскости» освещения обсуждаемых вопросов можно довольствоваться лишь высказыванием гипотетических предположений. Одним из таких положений, к тому же весьма приближенного характера, могло бы считаться следующее. Павлов, на основании многочисленных данных своих лабораторий, неоднократно говорил, что торможение в кортикальных структурах особенно легко возникает под действием *слабых, новых и очень сильных раздражителей*. В данном случае может идти речь о первом и третьем случаях. Подвести без больших оговорок возникновение торможения в кортикальных структурах под влиянием *продолжительного* действия раздражителей средней силы, а тем более слабых раздражителей, под третий случай, т. е. под запредельное торможение из-за сверхсильного возбуждения, крайне затруднительно, а то и невозможно. Такому допущению противоречит хотя бы тот факт, что внутреннее торможение на слабые условные раздражители возникает легче и быстрее, чем на сильные условные раздражители. Более вероятным кажется нам подведение возникающего в этих условиях торможения под первый случай, т. е. *случай порождения торможения слабыми раздражителями*. Это торможение возникает не первично, не с «ходу», а в силу того, что нервные структуры

при продолжительном повторном возбуждении умеренной интенсивности утомляются и истощаются, от этого снижается их лабильность и возбудимость, а в этих условиях раздражители как бы становятся для них все более и более слабыми, происходит своеобразный процесс постепенного «ослабления» условных раздражителей, их трансформация из физиологически более сильных в менее сильные и, в конечном итоге, в слабые, со всеми вытекающими отсюда последствиями. При таком понимании сути дела название «запредельное» для возникающего в подобных условиях торможения должно считаться недостаточно точным и употребляться с оговорками.

В таком именно виде представляется нам дальнейшее творческое развитие идеи Павлова о механизме возникновения условного торможения, так именно мы мыслим себе конкретное приложение этих идей к новым фактам по этому вопросу.

Мы далеки от мысли, конечно, что с развиваемой нами точки зрения исчерпывающе освещаются все аспекты «проклятой» проблемы и удовлетворительно объясняются все факты относительно возникновения и локализации внутреннего торможения. Мы также, вслед за Павловым, можем сетовать на трудность и сложность проблемы и сказать, что наши теоретические положения далеко не охватывают всех известных фактов по обсуждаемому вопросу. Нам кажется, однако, что, сохраняя основные идеи Павлова по этому вопросу, но перемещая центр тяжести развертывающихся при развитии внутреннего торможения событий с кортикальных клеток условного раздражителя в элементы условной связи самой, т. е. промежуточное звено дуги условного рефлекса, мы не только приводим в большее соответствие этот процесс с большинством достоверных старых и новых фактов о предмете, но и в большей степени приближаем теорию этого вопроса к одному из основных положений современной нейрофизиологии, согласно которому калейдоскопия событий во взаимоотношениях возбуждения и торможения создается, в основном, афферентными нейронами через посредство различных синаптических контактов с интернейронами разных рефлекторных дуг, а может быть и с интернейронами разного функционального знака, положение, о котором мы подробно не говорим здесь, не желая пока что выходить из рамок принятой нами «плоскости» обсуждения вопросов торможения в высшей нервной деятельности.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексанян А. М. 1958. Журн. высш. нервн. деят. (ВНД), 8, вып. 1, 64.
- Алексанян А. М. 1959. Тезисы докл. XVII совещ. по проблемам высшей нервной деятельности. Л., стр. 9.
- Анохин П. К. 1932. Нижегородский мед. журн., № 7—8, 42.
- Анохин П. К. 1968. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М., изд-во «Медицина».
- Анрен Г. В. 1917. Архив биол. наук, 20, вып. 4.
- Архангельский В. М. 1924. Труды Физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, 1, 71.
- Асратян Э. А. 1941. Физиол. журн., 30, вып. 1, 13.
- Асратян Э. А. 1951. Журн. ВНД, 1, вып. 1, 47.
- Асратян Э. А. 1955. Журн. ВНД, 5, вып. 4, 480.
- Асратян Э. А. 1958. Журн. ВНД, 8, вып. 3, 305.
- Асратян Э. А. 1963. Журн. ВНД, 8, вып. 5, 781.
- Асратян Э. А. 1965. Журн. ВНД, 15, вып. 5, 796.
- Асратян Э. А. 1960. В кн. «Центральные и периферические механизмы двигательной деятельности». М., Изд-во АН СССР, стр. 7.
- Асратян Э. А. 1965. В кн. «Рефлексы головного мозга». М., изд-во «Наука», стр. 114.
- Асратян Э. А. 1962. Журн. ВНД, 12, вып. 2, 371.
- Бабкин Б. П. 1904. Опыт систематического изучения сложнопервичных (психических) явлений у собак. Дисс. СПб.
- Беляков В. В. 1911. Материалы к физиологии дифференцирования внешних раздражителей. Дисс. СПб.
- Беритов И. С. 1961. Нервные механизмы поведения высших позвоночных животных. М., Изд-во АН СССР.
- Варга М. Е. и Прессман Я. М. 1963. В кн. «Нервные механизмы условнорефлекторной деятельности». М., Изд-во АН СССР, стр. 3.
- Воронин Л. Г. 1965. Курс лекций по физиологии высшей нервной деятельности. М., «Высшая школа».
- Воскресенский Л. Н. и Павлов И. П. 1917. В кн. «Изв. Петрогр. биол. лабор.», 16, 3.
- Гасанов У. Г. 1968. Нейрофизиологические механизмы внутреннего торможения. Докт. дисс. М.
- Гершуни Г. В. 1947. Физиол. журн. СССР, 33, № 4, 393.
- Гюрджан А. А. 1954. Докл. АН СССР, 96, № 6, 1273.
- Ерофеева М. Н. 1913. Труды Об-ва русских врачей, 80, 278.
- Зеленый Г. П. 1910. Архив биол. наук, 15, вып. 4.
- Касьянов В. М. 1949. В кн. «Проблемы высшей нервной деятельности». М., Изд. АМН СССР, стр. 163.
- Кашерининова Н. А. 1909. Материалы к изучению условных слюнных рефлексов на механическое раздражение кожи у собаки. Дисс. СПб.
- Коган Б. А. 1914. Об иррадиации и концентрации угасательного торможения в коре больших полушарий. Дисс. СПб.
- Коган А. Б. 1956. В кн. «Докл. на XX Международном конгрессе физиологов в Брюсселе». М., Изд-во АН СССР, стр. 259.
- Коган А. Б. 1962. В сб. «Электрофизиологические исследования высшей нервной деятельности». М., Изд-во АН СССР, стр. 42.
- Короткин И. И. и Сулова М. М. 1967. Журн. ВНД, 12, вып. 5, 778.
- Красногорский Н. И. 1911. О процессе задерживания и о локализации кожного и двигательного анализаторов в коре больших полушарий у собак. Дисс. СПб.
- Кратин Ю. Г. 1967. Электрические реакции мозга на тормозные сигналы. Л., изд-во «Наука».
- Купалов П. С. и Ушакова А. М. 1931. Архив биол. наук, 29, вып. 5, 429.
- Купалов П. С. 1955. Журн. ВНД, 5, вып. 2, 157.
- Лаптев И. И. 1949. В кн. «Проблемы высшей нервной деятельности». М., Изд. АМН СССР, стр. 147.

- Майоров Ф. П. 1928. Труды Физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, 3, вып. 1, 125.
- Майоров Ф. П. 1959. Научн. сообщ. Ин-та физиол. им. И. П. Павлова, вып. 1, 49.
- Миштовт Г. В. 1906. Труды Об-ва русских врачей, 73.
- Орбели Л. А. 1945. Лекции по вопросам высшей нервной деятельности. М., Изд-во АН СССР.
- Павлов И. П. 1949. Полн. собр. трудов, т. 3, М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Павлов И. П. 1947. Полн. собр. трудов, т. 4, М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Павлов И. П. (совместно с М. К. Петровой). 1932. Труды Физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, 4, 3.
- Панкратов М. Н. 1955. Уч. зап. Лен. гос. пед. ин-та им. Герцена, 108, 27.
- Панкратов М. Н. 1956. Уч. зап. Лен. гос. пед. ин-та, им. Герцена, 113, 5.
- Перельцевейг И. Я. 1907. Материалы к учению об условных рефлексах. Дисс. СПб.
- Прессман Я. М. 1966. В кн. «Нервные механизмы двигательной деятельности». М., изд-во «Наука», стр. 383.
- Рабинович М. Я. 1963. Электрические реакции отдельных слоев коры больших полушарий при формировании условного рефлекса. Докт. дисс. М.
- Рокотова Н. А. 1956. Нервные механизмы произвольных движений. Докт. дисс. Л.
- Ройтбак А. И. 1962. В сб. «Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности». М., Изд-во АН СССР, стр. 87.
- Руденко Л. П. 1969. Журн. ВНД, 19, вып. 1, 162.
- Симонов П. В. 1962. Журн. ВНД, 12, вып. 2, 248.
- Скипин Г. В. 1956. Журн. ВНД, 6, вып. 1, 24.
- Соколов Е. Н. 1958. Восприятие и условный рефлекс. М., Изд. МГУ.
- Соколов Е. Н. 1965. Журн. ВНД, 15, вып. 2, 249.
- Стручков М. И. 1966. В кн. «Нервные механизмы двигательной деятельности». М., изд-во «Наука», стр. 377.
- Стручков М. И. 1964. Журн. ВНД, 14, вып. 4, 635.
- Стручков М. И. 1955. Журн. ВНД, 5, вып. 4, 547.
- Федоров В. К. 1949. Труды Физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, 15, 101.
- Фридеман С. С. 1912. Дальнейшие материалы к физиологии дифференцирования внешних раздражителей. Дисс. СПб.
- Фролов Ю. П. 1922. Архив биол. наук, 21, вып. 3—5, 159.
- Фурсиков Д. С. 1924. Труды Физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, 1, 3.
- Чистович Л. А. 1955. Физиол. журн., 41, 485.
- Ходоров Б. И. 1955. Докл. АН СССР, 103, № 6, 1119.
- Hilgart E. R. and Marquis D. G. 1940. Conditioning and leaning. N. Y.—London.
- Konorski J. 1967. Integrative activity of the brain. Chicago — London.
- Zbrozyna A. W. 1958. Acta biol. Exp., 18, 137, 163.
- Sherrington C. S. 1906. The integrative action of the nervous System. New Haven, London.

СОДЕРЖАНИЕ

I. ОБЩИЕ ВОПРОСЫ

Условный рефлекс и родственные ему явления	5
Об одной глубокой идее И. П. Павлова	39
Новое о безусловном и условном рефлексах	53
О месте образования и функциональных основах условной связи	68
Условный рефлекс и современная нейрофизиология	76
Некоторые актуальные вопросы развития учения И. П. Павлова	94
Стабильное и локальное электрофизиологическое выражение условного рефлекса	109
Электрофизиологическое проявление условного рефлекса	127
К механизму образования условного рефлекса	150

II. ТОНИЧЕСКИЕ УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ

Тонические условные рефлексы как форма целостной деятельности мозга	164
Условнорефлекторные основы сложного приспособительного поведения	174
Условнорефлекторное изменение функционального состояния мозга	181

III. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АРХИТЕКТУРА ДУГИ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ

Новые данные о значении силы и порядка сочетания раздражителей для формирования и сохранения условнорефлекторных связей	192
Некоторые аспекты замыкания условнорефлекторной связи и формирования ее свойств на примере двигательной деятельности	205
Некоторые аспекты замыкания условных связей и формирования их свойств	233
Некоторые особенности образования, функционирования и торможения условных рефлексов с двусторонней связью	249
Некоторые вопросы функциональной архитектуры сложных электрооборонительных двигательных условных рефлексов	264
К функциональной архитектуре инструментальных условных рефлексов	277
Некоторые вопросы функциональной архитектуры инструментальных пищевых условных рефлексов	292

IV. О МЕХАНИЗМЕ И ЛОКАЛИЗАЦИИ УСЛОВНОГО ТОРМОЖЕНИЯ

К вопросу о локализации кортикального торможения в дуге условного рефлекса	311
Возникновение и локализация кортикального торможения в элементах дуги условного рефлекса	322
О механизме и локализации условного торможения	337

Эзрас Асратович Асратян

**Очерки по физиологии
условных рефлексов**

*Утверждено к печати
Отделением физиологии Академии наук СССР*

Редактор *Л. П. Руденко*
Редактор издательства *Е. А. Колпакова*
Художник *В. А. Димитриади*
Технический редактор *В. И. Зудин*

Сдано в набор 8/V-1970 г. Подписано к печати 5/VIII-70 г.
Бумага № 2. Усл. печ. л. 22,5. Уч.-изд. л. 23,6.
Тираж 2600 экз. Формат 60×90¹/₁₆. Т-10256. Тпп. зак. 4128

Цена 1 р. 60 к.

Издательство «Наука»
Москва К-62, Подсосенский пер., 21
2-я типография издательства «Наука»
Москва Г-99, Шубинский пер., 10

