

Ю. КОНОРСКИ

**ИНТЕГРАТИВНАЯ
ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ
МОЗГА**

INTEGRATIVE ACTIVITY OF THE BRAIN

By

JERZY KONORSKI, M. D.

Professor of Neurophysiology, Nencki Institute
of Experimental Biology, Warsaw, Poland

CHICAGO AND LONDON

THE UNIVERSITY OF CHICAGO PRESS

1967

Ю. КОНОРСКИ

ИНТЕГРАТИВНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ МОЗГА

Перевод с английского
Б. А. ДАШЕВСКОГО и И. И. ПОЛЕТАЕВОЙ

Под редакцией и с предисловием
акад. П. К. АНОХИНА

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР»
МОСКВА 1970

Монография известного польского ученого Ю. Конорского, в которой изложена оригинальная концепция интегративной деятельности мозга. В книге собраны и обобщены результаты как новейших исследований, так и работ, проведенных в лаборатории И. П. Павлова; в значительной степени использованы также данные клинической неврологии.

Предназначена для физиологов, психологов, психиатров, невропатологов, для студентов старших курсов медицинских институтов и биологических факультетов университетов.

Редакция биологической литературы

ПРЕДИСЛОВИЕ РЕДАКТОРА РУССКОГО ИЗДАНИЯ

Книга известного польского ученого профессора Ю. Конорского представляет интерес для советского читателя во многих отношениях.

Прежде всего — потому, что она посвящена одной из актуальнейших проблем современной нейрофизиологии. Почти каждый известный ученый, работающий в области нейрофизиологии, пытается найти своим исследованиям место в системном общепарабиологическом подходе к такому изучению интегративной деятельности мозга, который ведет свое начало от Шеррингтона. И не случайно, по-видимому, Ю. Конорски назвал свою книгу так, чтобы вызвать у читателя соответствующую ассоциацию, напомнить ему о знаменитой книге Шеррингтона. Будучи отделена от труда Шеррингтона шестидесятью годами, монография Конорского несомненно представляет собой шаг вперед.

Книга Ю. Конорского особенно интересна для советского читателя еще и потому, что автор ее в определенном смысле ученик И. П. Павлова. Он не раз приезжал в лабораторию Ивана Петровича, работал там, а его оригинальные исследования по условным рефлексам второго типа много раз и весьма широко обсуждались с участием самого И. П. Павлова и многих его сотрудников. В частности, мне не раз пришлось обсуждать с проф. Конорским его интересные данные по условным рефлексам второго типа, которым отведено немало страниц в этой монографии.

Я хорошо помню, какое сильное впечатление произвели реакции собаки на условный раздражитель, не предсказанные обычной логикой условнорефлекторной деятельности.

Проф. Ю. Конорски — талантливый экспериментатор; его работы широко известны в мировой нейрофизиологии и потому его взгляды и концепции представляют для нас большой интерес.

Прежде всего бросается в глаза широта охвата проблемы. В самом деле, с одной стороны, в книге рассмотрен психологический аспект некоторых функций мозга, а с другой — различного рода представления и догадки о парабиологических механизмах этих функций и даже о процессах, протекающих на уровне синапсов.

Такой широкий подход фактически согласуется с намерением автора перебросить мост между аналитическим и синтетическим аспектами в изучении деятельности мозга.

На современном этапе развития нейрофизиологии этот подход настоятельно необходим, однако он требует некоторых методологических ограничений. Такие корреляции должны быть неизбежно превращены во вполне детерминистически обоснованные связи. Каждое рассуждение о синапсах по отношению к поведенческим процессам может быть полезным только в том случае, если от поведенческого акта до синаптического процесса можно проследить непрерывную цепь причинно-следст-

венных отношений. Таково категорическое требование, которое должно выполняться при любом «наведении мостов» между аналитическим и синтетическим подходом к изучению мозга.

В монографии Ю. Конорского затронуто очень много интересных вопросов, относящихся к проблемам интегративной деятельности мозга, причем некоторые из них обсуждаются впервые. Мне лично весьма импонирует подробный психофизиологический разбор перцептивных и гностических функций мозга — именно той его части, которую мы обычно именуем неопределенным понятием «анализатор». Сочетая психологический, физиологический и клиничко-неврологический подходы, Ю. Конорски дает довольно приемлемое объяснение самых разнообразных явлений, в том числе таких, например, как иллюзии и галлюцинации. Я полагаю, что сопоставление этой части материала Конорского с нашими обычными представлениями об аналитико-синтетической деятельности анализатора будет в высшей степени полезно. Другое дело, как относиться к включению в обсуждение интроспективного материала. Мне кажется, что автор поступает правильно, используя материал, касающийся всех уровней деятельности мозга, ибо какая-либо догматическая непримиримость в этом вопросе была бы просто вредна. Любой подход и любой прием в исследовательском анализе следует оценивать по конечным результатам. Если добытый результат создает трамплин для концептуального скачка и открывает новые возможности для исследовательской работы, то такой прием анализа вполне оправдан. Эволюция «трудилась» сотни миллионов лет, чтобы наградить высших животных способностью субъективно отражать объективный мир, и потому нейрофизиолог, отбрасывающий субъективное как ненужный эпифеномен, значительно ограничивает свои возможности для достижения конечной цели.

Трудно, конечно, в кратком предисловии высказать все соображения, которые неизбежно возникают у специалиста при чтении книги. Не все в ней бесспорно, но уже само это делает ее мощным стимулом к дальнейшим творческим дискуссиям. Однако некоторые вопросы общего принципиального характера мне все же хотелось бы оговорить в этом кратком предисловии.

Я понимаю, что задача, которую поставил перед собой автор монографии, не может быть решена одним человеком. Решение ее, т. е. наведение концептуального моста, будет плодом коллективного труда многих исследователей. Естественно поэтому, что в книге Ю. Конорского имеется ряд пробелов, которые должны быть восполнены в дальнейших работах. Так, объединение психологических, нейрофизиологических, поведенческих и клиничко-неврологических данных может дать максимальный эффект лишь в том случае, если в основу этого объединения положена какая-то концепция, которая удачно «сплавляет» весь этот разнородный фактический материал. Между тем, как раз по этой линии в книге имеются определенные недостатки, которые мешают читателю получить единое и законченное представление о концепции автора.

Так, рассуждая о таких понятиях, как «рефлекторное действие», «об-

ратная связь», «удивление животного», «реакция животного на неожиданность», «формирование образа», автор ставит их в один ряд, хотя совершенно очевидно, что сводить любой поведенческий акт к действию — это значит отказаться от представления о нем как о цельной и сложноорганизованной системе. Быть может, на некоторых ранних этапах решения проблемы такой ограниченный подход и допустим, но не тогда, когда уже существуют концепции, преодолевшие такое ограничение. Возможно указанный недостаток в интегрировании данных связан с решением автора не включать в обсуждение другие концепции, относящиеся к разбираемой им проблеме. Мне представляется, что для монографии такая позиция едва ли может быть полезной. Здесь я не могу не упрекнуть автора в том, что он игнорирует концепции советских ученых в этой области, к которым, как я знаю, он относится весьма сочувственно. Между тем, включение этих концепций в обсуждение, несомненно, придало бы более стройный характер многим рассуждениям автора, в частности, например, по поводу «удивления» животного при неожиданном изменении ситуации.

Мне хотелось бы также сказать об отношении автора к учению И. П. Павлова и особенно к тому, что принято называть творческим развитием этого учения.

Существует неправильная точка зрения, особенно распространенная в некоторых зарубежных лабораториях, что теория Павлова якобы устарела. Это расплывчатое выражение можно часто услышать и из уст специалистов по изучению высшей нервной деятельности. При этом точно не формулируют, что именно устарело. Условный рефлекс навсегда останется эпохальным открытием гения И. П. Павлова. Представления об угашении условных рефлексов, дифференцировке, торможении никогда не могут устареть, ибо они правильно отражают реальные факты поведения животного. Что же касается рабочих представлений И. П. Павлова и гипотез о нейрофизиологических механизмах, лежащих в основе всех этих явлений, то они, несомненно, меняются и будут меняться, углубляясь в соответствии с новым уровнем нейрофизиологических знаний. Я упоминаю об этом специально потому, что выражение «устарело» весьма расплывчато и лишено конкретного содержания.

Проф. Ю. Конорски достаточно хорошо оценивает достоинства основных открытий И. П. Павлова, но, к сожалению, в ряде случаев, вводя свои толкования некоторых его положений, существенно изменяет исходные методологические намерения самого Павлова. Так, он считает термин «подкрепление» — традиционный термин павловской школы — неверным; по его мнению «подкрепление» лишь означает что «одно следует за другим». Вряд ли можно согласиться с исключением «подкрепления» как понятия с широким биологическим смыслом.

«Подкрепляющий фактор» в павловском смысле — это фактор, который вносит в непрерывную последовательность индифферентных событий событие, жизненно важное для организма. Исследования самого последнего времени, в частности работы нашей лаборатории, показали, что этот «подкрепляющий фактор» даже в химическом отношении вно-

сит нечто новое и радикальное в жизнь нервной клетки. Он в самом деле химически подкрепляет все то, что разыгрывалось на других синапсах. Мне кажется, что именно это биологическое значение «подкрепления» следует изучать в первую очередь.

Все мы, ученики и последователи И. П. Павлова, должны с большой осторожностью оценивать и всемерно развивать в более тонких исследованиях те понятия, которые были созданы в свое время павловской школой. Несомненно, одни из них сохранят первоначальный смысл, приданный им Павловым, другие же в соответствии с успехами нейрофизиологии получают новое толкование. Для иллюстрации можно указать, например, на механизм распространения торможения, о котором все мы в прошлом много писали и говорили. Теперь установлено, что механизма распространения торможения не существует и нам придется потрудиться, чтобы найти новое объяснение тем явлениям, которые прежде трактовались как проявления этого механизма.

Я не сомневаюсь в том, что монография Ю. Конорского несомненно встретит живой отклик у советского читателя и послужит толчком к обсуждению ряда спорных вопросов в этой области исследований.

Такая дискуссия приобретает особый интерес потому, что проф. Ю. Конорски, весьма эрудированный физиолог, приводит богатейший материал из самых различных разветвлений той области знаний, которая теперь получила название «наук о нервной системе» («neurosciences»).

Будем надеяться, что обсуждение проблем, по-новому поставленных в книге Ю. Конорского, послужит творческому развитию дела нашего общего учителя.

П. К. Анохин

ПРЕДИСЛОВИЕ АВТОРА К РУССКОМУ ИЗДАНИЮ

Прежде чем непосредственно приступить к предмету наших рассуждений, мне хотелось бы сделать некоторые предварительные замечания. Современные исследования деятельности головного мозга развиваются по двум направлениям, которые различаются как по своим задачам, так и методически.

Первое направление, так сказать *аналитическое*, ставит перед собой цель изучить *элементарные* процессы, лежащие в основе деятельности мозга, и пользуется для этого, в частности, электрофизиологическими методами. К этому направлению относятся исследования, касающиеся механизма синаптической передачи, отношений между возбуждательными и тормозными процессами, взаимосвязи между различными отделами мозга, выяснения структуры вызванных потенциалов и многих других процессов. Благодаря систематическому совершенствованию электрофизиологических и анатомических методов, и прежде всего благодаря созданию микроэлектродов и применению электронной микроскопии, аналитическое направление сделало в последнее время большие успехи. Особенность этого направления исследований состоит в том, что они проводятся преимущественно в искусственных условиях — на наркотизированных или кураризированных животных.

Второе направление, которое можно назвать *синтетическим*, ставит перед собой цель выяснить механизмы деятельности головного мозга путем наблюдений над его реакциями у бодрствующего животного, т. е. над работой мозга в нормальном функциональном состоянии.

Сейчас уже большинству нейрофизиологов ясно, что оба эти направления должны дополнять друг друга, а именно основные закономерности нервных процессов, установленные при помощи аналитических методов, должны служить основой для объяснения роли головного мозга в управлении поведением животных и человека в нормальных условиях. Иными словами, данные из области аналитической нейрофизиологии должны служить строительным материалом, из которого должно быть построено здание физиологии интегративной деятельности головного мозга.

Хорошо известно, что основоположником синтетического подхода к изучению физиологии больших полушарий головного мозга был И. П. Павлов, который создал в начале нынешнего века новую, до того времени не существовавшую область нейрофизиологии — физиологию высшей нервной деятельности. Нет необходимости доказывать, что «высшая нервная деятельность» и «интегративная деятельность мозга» равнозначны. Разница между ними чисто терминологическая; дело в том, что во времена Павлова необходимо было прежде всего противопоставить «высшие» функции нервной системы ее «низшим» функциям, тогда как сейчас важнее противопоставить интегративные функции мозга элементарным процессам, протекающим в этом органе, т. е. тем процессам, которые до сих пор служили главным объектом внимания нейрофизиологов.

Развитие физиологии высшей нервной деятельности происходило отнюдь не гладко. В довоенное время в Америке господствовало среди психологов научное направление, названное *бихевиоризмом*, целью которого было чисто объективное изучение поведения животных без каких бы то ни было ссылок на их внутренние переживания. Однако бихевиористы

одновременно отбрасывали физиологическое толкование поведенческих актов, считая его лишенной оснований спекуляцией. В итоге бихевиористы горячо приветствовали все экспериментальные достижения школы Павлова, присваивая почти полностью предложенную им терминологию изучаемых явлений, но не признавали физиологических теорий, выдвигаемых Павловым для объяснения этих явлений.

Так же критически относилось к теории Павлова большинство нейрофизиологов, которые в те годы не занимались изучением роли головного мозга в управлении поведением.

Несомненно, главной причиной такого положения вещей был тот факт, что когда Павлов создавал свое учение о высшей нервной деятельности, основные закономерности работы головного мозга еще не были изучены. Поэтому от ряда концепций, которые Павлов выдвигал для объяснения найденных в его лабораториях фактов, пришлось потом отказаться, так как они не согласовались с данными современной нейрофизиологии. Это породило у многих физиологов и психологов известный скептицизм относительно того, можно ли вообще построить физиологическую теорию, которая объяснила бы механизмы управления поведением животных. Отсюда и пошло известное определение черепа как «черного ящика», тайны которого непостижимы.

С тех пор, однако, очень многое изменилось. Прежде всего значительно расширились наши знания об основных процессах, протекающих в головном мозгу. Все шире стали проникать в науку о поведении животных строго научные нейрофизиологические методы. Все больше исследователей стали заниматься сопоставлением клинических и анатомических данных, касающихся функции мозга. Благодаря этому накопился большой материал о функции отдельных областей мозга. Богатая информация была получена благодаря разработке метода вживления электродов в определенные участки мозга, что позволило раздражать эти участки электрическим током у бодрствующего животного и регистрировать двигательные и вегетативные реакции на такие раздражения. Кроме того, через вживленные электроды стали регистрировать электрические разряды групп нейронов или даже отдельных клеток и наблюдать, как они меняются под влиянием различных воздействий на организм.

Использование всех этих методов в поведенческих экспериментах нанесло сокрушительный удар по позициям ортодоксального бихевиоризма, по концепции «черного ящика». При этом позиции нейрофизиологов, которые рассматривают мозг как аппарат, управляющий поведением животных, напротив, значительно укрепились, так как поведенческий эксперимент, который до сих пор служил лишь изучению внешних проявлений, обогатился теперь прямыми данными о происходящих при этом в нем внутренних процессах.

По мере того как накапливались многочисленные факты, принадлежащие теперь уже бесспорно к области интегративной деятельности мозга, назревала настоятельная необходимость в их систематизации и классификации. Взять на себя такого рода труд могли только те из нейрофизиологов, которые, будучи хорошо знакомы с аналитической физиологией головного мозга, вместе с тем были бы прежде всего специалистами по физиологии высшей нервной деятельности.

Этот своего рода «социальный заказ» был выполнен учеными старшего поколения, которые, несомненно, отвечали сформулированному требованию.

В 1961 г. была опубликована книга И. С. Беритова «Нервные механизмы поведения высших позвоночных животных». В 1968 г. — книга П. К. Анохина «Биология и нейрофизиология условного рефлекса», а в 1967 г. данная монография.

Даже при беглом взгляде на эти три книги ясно, что их объединяет общий подход к проблеме. Однако, интересуясь всей проблематикой интегративной деятельности мозга в целом, каждый из авторов уделяет особое внимание той области, которая составляет сферу его научных интересов. Поэтому, хотя общая проблематика этих книг во многом перекрывается, акценты расставлены по-разному, различными бывают и толкования отдельных вопросов.

Попытаемся теперь перечислить те проблемы, обсуждение которых читатель найдет в данной книге.

С самого начала своей научной деятельности автор сосредоточил основное внимание на изучении физиологических механизмов двигательной активности животных. В сотрудничестве с С. Миллером была создана условнорефлекторная модель этого вида деятельности, которая была названа «условным рефлексом второго типа» (американские авторы позже называли ее «инструментальным условным рефлексом»). Свойства отдельных разновидностей условных рефлексов второго типа и их взаимоотношения с классическими условными рефлексами (рефлексами первого типа) автор изучал на протяжении многих лет — сначала с С. Миллером, а после войны с рядом сотрудников в Отделе нейрофизиологии Института экспериментальной биологии им. Ненцкого. Именно эти работы и основанные на полученных данных концепции изложены в гл. VIII—XI.

Другая проблема, которая издавна интересовала автора, — это проблема внутреннего торможения. И в этой области автор и его сотрудники провели ряд экспериментальных работ и предложили некоторые новые гипотезы, касающиеся механизма этого явления. Соответствующие данные изложены в гл. VII и X этой книги.

Автор принял концепцию, предложенную С. Солтысыком, согласно которой все сложные безусловные рефлексы (функциональные системы Анохина) состоят из двух этапов, а именно подготовительного рефлекса, или драйв-рефлекса, и исполнительного рефлекса. Эта концепция подробно изложена в гл. I (в применении к безусловным рефлексам) и в гл. VI (в приложении к классическим условным рефлексам).

Своеобразие данной книги состоит в том, что автор считал возможным выйти за рамки поведенческих экспериментов на животных и обратился за информацией по интегративной деятельности мозга к наблюдениям над человеком, и в частности к интроспекции. Мы сочли возможным провести свой анализ физиологических механизмов восприятий и ассоциаций, опираясь на данные, почерпнутые из повседневного опыта людей.

Здесь, пожалуй, уместно спросить, вправе ли физиолог пользоваться в своих рассуждениях данными интроспекции. Мы хорошо знаем, что бихевиористы резко возражают против этого, считая науку о поведении самостоятельной областью знаний. Но ведь у физиолога подход к этому вопросу совсем другой: для него изучение поведения — самоцель, он пользуется им как средством для умозаключений о работе мозга.

Никто не сомневается в том, что наши субъективные переживания, известные нам из интроспекции, действительно зависят от деятельности мозга — ведь если эта деятельность нарушается, исчезают и субъективные переживания. Более того, мы знаем, что *разные* психические переживания зависят от различных процессов в мозгу, т. е. один и тот же процесс не может вызвать два совершенно различных психологических переживания. Но если это верно, то почему нельзя на основании субъективных переживаний судить об определенных нейрофизических процессах, как мы это делаем на основании поведенческих актов (с чем как раз бихевиористы не хотят согласиться). Приведем простой пример. Если, исходя из того, что в ответ на условный раздражитель, предвещающий

пищу, выделяется слюна, мы делаем вывод, что между соответствующими нервными структурами возникла функциональная связь (каков бы ни был внутренний механизм этой связи), то почему бы не сделать вывод о возникновении подобной связи на основании того факта, что, заслышав из другой комнаты звуки сервированного обеда, мы ясно представляем его в своем воображении. В самом деле, предлагаемый подход существенно не отличается от того, который с успехом используется в психофизиологии, где многочисленные важные физиологические данные были получены путем изучения субъективных переживаний испытуемых. Конечно, интроспективные наблюдения, привлекаемые к обсуждению, не должны быть менее надежны и менее воспроизводимы, чем объективные. Кроме того, следует уяснить, что возникновение определенного субъективного переживания, так же как и определенного объективно наблюдаемого поведенческого акта, само по себе еще не служит объяснением, а, наоборот, оно *требует* объяснения в физиологических терминах. Или, иначе говоря, физиология мозга должна объяснять субъективные переживания так же, как она объясняет наблюдаемые поведенческие реакции.

Сейчас, когда мы получаем все большую возможность соотносить субъективные явления с электрическими сигналами мозга, использование субъективных переживаний как источника информации становится даже более важным. Так, если мы можем установить тесную корреляцию между порогом различения корковых потенциалов на ритмический свет и порогом субъективного ощущения слияния, то можно сказать, что второе, субъективное явление, вероятно, результат первого, объективного. Конечная цель нейрофизиологии на этом пути — возможность судить о субъективных переживаниях на основании картины электрической активности мозга — превращается из фантазии в реальность. Это было бы недостижимо, если бы мы не обратились к субъективным переживаниям людей.

Изучая высшую нервную деятельность человека и пользуясь полученными данными как источником информации об интегративной деятельности мозга, не следует забывать и о патологии. В течение последних 20 лет автор этой книги систематически изучал нарушения высшей нервной деятельности больных с очаговыми поражениями головного мозга. Накопленные данные оказались чрезвычайно существенными и для выяснения проблем, обсуждаемых в данной книге, и позволили значительно расширить наши представления о механизмах восприятия и ассоциаций.

Поскольку настоящая книга в сущности посвящена проблеме функциональной организации головного мозга, я считаю нужным сказать о своем отношении к анатомическим данным, касающимся локализации различных «центров» и соединяющих их нервных путей. Мы знаем, что многие из этих данных весьма противоречивы и поэтому было бы опасно, опираясь на них, делать те или иные далеко идущие выводы. Затем надо напомнить, что каждая функциональная система состоит из нескольких уровней и каждый из этих уровней имеет свои анатомические связи. Поэтому мы придерживаемся в наших рассуждениях того мнения, которое в свое время высказал Павлов, считавший, что понятие «центр» (в отличие от понятия «ядро») должно иметь функциональное, а не анатомическое значение. Исходя из этой точки зрения, всякий раз, описывая функциональную организацию отдельных систем, мы будем пользоваться блок-схемами. Мы убеждены в том, что на нынешнем уровне физиологии мозга важнее знать как и почему, чем где.

Наша цель — изложить последовательную концепцию интегративной деятельности головного мозга, которая, согласуясь с известными основ-

ными закономерностями развития нервных процессов, позволила бы объяснить широкий диапазон поведенческих актов и психических явлений. Поэтому мы не пытались охватить здесь обширную литературу по проблеме. Мы используем данные литературы избирательно, не приводя тех результатов, которые представляются нам спорными или не имеющими прямого отношения к проблеме.

Естественно, первостепенное значение при обсуждении имеют экспериментальные данные, полученные в нашей лаборатории, поскольку именно под их влиянием формировались наши взгляды. Ниже я кратко привожу те из них, которые были мною использованы.

Как я указал выше, С. Солтысику принадлежит заслуга четкой формулировки различий между драйв-рефлексами и исполнительными рефлексами. Еще более важным является его предположение, что в сфере пищевого поведения исполнительные рефлексы подавляют драйв-рефлексы. Эта на первый взгляд парадоксальная идея находит убедительное подтверждение в эксперименте; она позволяет объяснить сущность подкрепляющего значения пищи в инструментальных условных рефлексах. В работе, выполненной совместно с Г. А. Эллисоном, нам удалось при помощи соответствующих экспериментов отделить условный пищевой драйв-рефлекс от исполнительного, что значительно облегчило анализ этих рефлексов.

Важным этапом в понимании сущности внутреннего торможения были работы по переделке положительных условных рефлексов в тормозные и наоборот, выполненные совместно с Г. Швейковской. Работы Х. Хоронжины и С. Солтысика многое разъяснили в механизме условного торможения, и в частности в механизме инструментальных оборонительных условных рефлексов. Работы В. Вырницкой во многом способствовали выяснению структуры рефлекторной дуги инструментального условного рефлекса, что имело большое значение для развития наших представлений в этой области. В серии работ Э. Янковской, Т. Гурской и В. Козака было показано, что обратная сигнализация при движении, которое служит эффектом условного рефлекса второго типа, не является необходимой ни для выработки этого рефлекса, ни для его сохранения. Этот на первый взгляд парадоксальный факт послужил важной вехой в развитии наших представлений о механизме инструментальной реакции, так как он опровергает мнение о том, что проприоцепция является необходимым компонентом для воспроизведения этой реакции. К этим работам примыкают исследования Р. Тарнецкого, который показал, что разрушение структур, передающих афферентные сигналы от *данной* конечности в кору, ведет к исчезновению соответствующей инструментальной реакции.

Трудный и спорный вопрос, касающийся специфичности инструментальной реакции для того драйва, который служил ее источником, был предметом исследования Жерницкого и Экеля.

В. Лавицка обнаружила зависимость выработки разных видов дифференцировки от характера участвующих в ней раздражителей. Эту область исследований развивали дальше Ч. Добжецка и Г. Швейковска. Значение закона силы условных раздражителей в генерализации было предметом исследований К. Зелинского.

Проблемой кратковременной памяти занимались В. Лавицка (метод отсроченных реакций) и И. Лукашевска (метод реакции возвращения).

Особняком стоят работы по функциональной организации различных частей головного мозга, проведенные с использованием метода удалений ограниченных участков больших полушарий. Хотя, как отмечалось выше, мы не касались в этой книге вопросов точной локализации отдельных структур головного мозга, тем не менее сам факт существования струк-

тур, ответственных за определенные функции, имеет для наших рассуждений большое значение. В серии работ, в которых принимали участие С. Брушковски, М. Домбровска, В. Лавицка, И. Стемпень, Л. Стемпень, Г. Швейковска и Б. Жерници, было показано, что удаление определенных участков префронтальной области ведет к растормаживанию пищевых тормозных условных рефлексов. Результаты этих исследований легли в основу постулата о существовании высшего центра антидрайва голода. Опыты И. Стемпень и Л. Стемпеня на собаках и Я. Домбровской на крысах, у которых удаляли премоторную область коры, пролили свет на роль этой области в выполнении цепных двигательных актов. Функциональная организация сенсо-моторной области коры была предметом наших исследований вместе с И. Стемпень, Л. Стемпенем и Ч. Добжецкой. Работы Х. Хоронжины и Л. Стемпеня способствовали выявлению роли височной области коры в процессах кратковременной памяти на слуховые сигналы. В работах В. Лавицкой был проведен подробный анализ значения префронтальной области коры для отсроченных реакций. Эмотивную систему на уровне гипоталамуса изучали В. Вырзицка, Ч. Добжецка и Р. Тарнецки. Э. Фонберг, С. Брушковски и Э. Мемпель изучали функции лимбической системы.

В течение многих лет я работал вместе с Л. Стемпенем, Э. Мемпелем, Я. Шумской и С. Жарским в Отделе нейрохирургии Польской Академии наук над механизмами афазии и агнозии, что позволило мне непосредственно познакомиться с нарушениями высшей нервной деятельности у человека после очаговых поражений головного мозга. Моя совместная работа с Р. Гавронским в области бионики помогла мне уточнить идеи, касающиеся физиологических механизмов восприятий.

Всем своим коллегам приношу глубокую благодарность.

Для краткости в книге не проведен критический анализ концепций, несовместимых с нашей точкой зрения, и не рассматриваются концепции, близкие нашей. Следует подчеркнуть, что теория интегративных процессов мозга, излагаемая в этой книге, не претендует на абсолютную оригинальность. Некоторые из положений этой теории являются общепринятыми; иные развивались и другими авторами; но есть и такие, которые, насколько мне известно, никогда ранее не выдвигались.

При теоретическом анализе в той или иной области науки возможны два различных, но одинаково важных пути. Либо автор пытается *объяснить* как можно больше фактов, относящихся к данной области, рискуя тем, что некоторые его объяснения окажутся недостаточно обоснованными, либо он пытается вскрыть все слабости и несоответствия общепринятых концепций, выступая, так сказать, в роли адвоката дьявола.

Мы решили проделать первый путь, зная все его опасности и трудности, но полагая, что на современном этапе развития нашей области науки, когда еще нет общей схемы, которая позволила бы «организовать» и систематизировать быстро накапливающиеся экспериментальные факты, крайне необходим именно такой подход. Теории, объясняющие уже известные факты, и теории, позволяющие делать предсказания, одинаково важны независимо от того, подтвердятся ли они впоследствии или будут опровергнуты. Возможно, что в последнем случае они даже более полезны, так как возбуждают нашу любознательность, столь необходимую в любом научном поиске.

ВРОЖДЕННАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ОРГАНИЗМА

1. ВВОДНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Принято считать, что центральная нервная система высших животных обладает двумя главными свойствами — реактивностью и пластичностью. Реактивность ЦНС — это способность отвечать на раздражение рецептивных органов. Пластичность — это способность к изменению реактивности под влиянием последовательных раздражений [1, 2].

В основе реактивности лежат главные свойства нервной ткани — возбудимость, проводимость и способность к передаче сигналов, — биохимическая и биофизическая сущность которых в последнее время исследована довольно подробно. Внутренний же механизм пластичности до сих пор не разгадан; хотя предложен целый ряд гипотез для объяснения пластичности нервной системы, ни одна из них не получила экспериментального подтверждения.

Поскольку внутренний механизм пластичности неизвестен, мы не знаем, присуща ли она нервной ткани вообще — на всех уровнях нервной оси, — или она специфична только для высших уровней, т. е. коры мозга и базальных ганглиев. Каким бы ни был окончательный ответ на этот вопрос, несомненно одно: судя по имеющимся экспериментальным фактам, пластичность отчетливо выражена у нормальных животных, значительно более ограничена у декортицированных и весьма сомнительна у декаптированных препаратов. Поэтому И. П. Павлов [3] считал, что свойство, которое мы называем пластичностью, присуще только высшим уровням нервной системы и что именно кора является тем органом, который контролирует и регулирует пластичность.

Хотя такую радикальную точку зрения сейчас разделяют, по-видимому, не все нейрофизиологи, нет сомнений в том, что процессы пластичности играют доминирующую роль в интегративной деятельности коры мозга. Они и будут главным предметом настоящего исследования.

Однако перед тем, как приступить к нашей теме, следует рассмотреть те формы деятельности организма, которые не обусловлены пластичностью, а являются продуктом онтогенеза, детерминированного филогенезом.

Говоря о врожденных формах активности организма, необходимо отчетливо представлять себе, что в чистом виде в обычном поведении животных и людей такая активность фактически не существует, поскольку вскоре после рождения врожденные реакции индивидуума начинают видоизменяться по принципу обратной связи под влиянием непосредственных результатов его деятельности. В самом деле, лишь очень немногие простейшие реакции, присущие разным видам животных, такие, как мигательный рефлекс, глотание, дыхание и кашель (в основном определяемые нижними уровнями нервной оси), сохраняются неизменными на протяжении всей жизни.

Поскольку все формы активности, возникающие в результате обучения, развиваются на основе филогенетически предопределенных структур, изменение которых (но не само их существование) обусловлено индивидуальным опытом, то любую такую деятельность следует рассматривать как сочетание врожденных и приобретенных компонентов. Так, язык, изучаемый нами, — результат индивидуального опыта, но способность изучать любой язык врожденна и присуща только человеку.

Хотя такое деление активности нервной системы в соответствии с ее происхождением весьма относительно, мы воспользуемся им для ясности дальнейшего изложения; вначале мы рассмотрим механизм врожденной деятельности, а потом обратимся к анализу принципов, которые лежат в основе приобретенного поведения.

2. ФОРМЫ ВРОЖДЕННОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Живые организмы — это машины особого рода, деятельность которых направлена главным образом на сохранение индивидуума и вида. На пути к достижению этой цели в процессе филогенеза сформировался ряд самостоятельных механизмов, каждый из которых, выполняя свои отдельные задачи, участвует в поддержании нормальной жизнедеятельности. Следуя И. П. Павлову, мы будем называть эти механизмы безусловными рефlekсами. Чтобы избежать недоразумений, разъясним, что здесь мы будем называть рефлексом каждый процесс, возникающий на уровне рецепторов или на более высоких уровнях афферентного звена нервной системы, вовлекающий нервные центры и оканчивающийся на некотором уровне эфферентного звена. Термин рефлекс можно относить как к функциям многих эффекторов или даже всего организма в целом, так и к отдельно взятым эффекторам или намеренно нами отобранному какому-то конкретному эффекту, к «фазическим» действиям, когда раздражитель и реакция на него кратковременны, и к «тоническим» (которые часто называют «состояниями»), когда реакция длительна и может продолжаться дольше, чем действие раздражителя. В зависимости от контекста мы будем называть отдельные рефlekсы либо по типу раздражителей, вызывающих их (например, рефлекс на пищу, рефлекс на болевое раздражение), либо по типу порождаемых ими функций (пищевой рефлекс, оборонительный рефлекс), либо, наконец, по роду специфических эффектов (слюноотделительный рефлекс, сгибательный рефлекс). Совокупность нейронов, связанных с данным рефлексом, независимо от местоположения в нервной системе, будем называть *центром* рефlekса.

Безусловные рефlekсы можно классифицировать, используя различные критерии: 1) по характеру вызывающих их раздражителей; 2) по их биологической роли; 3) по порядку их следования в данном конкретном акте.

Здесь мы не будем обсуждать подробно классификацию по раздражителям. Хотя несомненно важно иметь полный перечень всех безусловных рефlekсов, свойственных каждому виду, эта задача выходит за рамки нашего исследования. Для нас значительно важнее классифицировать рефlekсы по их биологической роли. Мы можем разделить все рефlekсы на те, которые совершенно необходимы для поддержания жизни (сохранения) индивидуума или вида независимо от условий существования, и те, которые вступают в действие только при непредвиденных, критических обстоятельствах, когда организм защищается от воздействия вредных или опасных агентов. Рефlekсы первой группы будут называться *сохранительными*, а второй — *защитными*¹.

К сохранительным рефlekсам относятся: 1) рефlekсы, связанные с поступлением в организм всего необходимого (акты вдоха и глотания); 2) рефlekсы, связанные с выведением из организма продуктов жизнедеятельности и неиспользованных веществ (акт выдоха, мочеиспускание, де-

¹ В данной работе мы не будем пользоваться известной классификацией Гесса [39], который различал трофотропную и эрготропную активность в зависимости от того, какой тонус преобладает — парасимпатический или симпатический. Как будет показано ниже, защитная активность не обязательно бывает симпатикомиметической, а сохранительная — парасимпатикомиметической.

фекация); 3) восстановительные рефлексы (сон); 4) рефлексы, связанные с сохранением вида (копуляция, беременность, забота о потомстве).

Защитные рефлексы делятся на: 1) рефлексы, обеспечивающие удаление всего тела или его отдельных частей из сферы действия вредящего или опасного для организма раздражителя (рефлексы отдергивания или рефлексы отступления); 2) рефлексы, связанные с устранением вредящих агентов, попавших на поверхность тела или внутрь организма (рефлексы устранения раздражителя); 3) рефлексы уничтожения или нейтрализации вредящих агентов (наступательные рефлексы).

Некоторые сохранительные рефлексы направлены непосредственно на объект (пища, существо противоположного пола). Мы будем их называть рефлексами привлечения, а раздражители, вызывающие их, — привлекающими. Большинство защитных рефлексов направлено в сторону, *противоположную* вредящему или опасному раздражителю. Мы будем называть их оборонительными рефлексами, а соответствующие раздражители — отвергаемыми.

Деление рефлексов на сохранительные и защитные не следует считать абсолютным, ведь за свою жизнь животные попадают в самые разнообразные условия, из которых они выбирают оптимальные для своего существования. В конце концов и те и другие рефлексы предназначены для создания таких оптимальных условий. Например, низкая температура — вредящий раздражитель; она вызывает защитный рефлекс, вместе с тем все реакции, направленные на поддержание оптимальной температуры, можно считать сохранительными. Или возьмем другой пример. Обезьяна ищет паразитов в шерсти; с одной стороны — это акт защиты от паразитов, а с другой — способ поддержания чистоты тела. И все же приведенную классификацию надо считать полезной, так как большинство обсуждаемых в этой книге форм рефлекторной деятельности вполне укладывается в рамки этой схемы.

Третий способ классификации врожденной активности организма — по порядку последовательности фаз. Анализируя различные сохранительные рефлексы, мы видим, что безусловным рефлексам, ведущим к определенным полезным результатам, обычно предшествует подготовительная активность, которая обеспечивает организм соответствующими раздражителями. Так, акту еды предшествует поиск пищи, сну — поиск безопасного места, а совокуплению — поиск партнера противоположного пола. Несколько по-иному обстоит дело с защитными безусловными рефлексами, поскольку здесь подготовительная активность направлена на устранение вредящего раздражителя или, по крайней мере, на уменьшение интенсивности его воздействия. Соответственно врожденную активность (будь то сохранительная или защитная) можно разделить на *исполнительную*, которую можно определить как приспособление организма к воздействующему раздражителю, и *подготовительную*, которая обеспечивает организм привлекающими раздражителями или препятствует воздействию отвергаемых раздражителей.

По этой двойной классификации мы можем различать следующие четыре вида врожденной деятельности:

Сохранительная подгото-
вительная
Защитная подготовитель-
ная

Сохранительная исполни-
тельная
Защитная исполнитель-
ная

3. ИСПОЛНИТЕЛЬНЫЕ ПИЩЕВЫЕ БЕЗУСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ

Анализ сохранительной активности мы проведем на примере пищевого безусловного рефлекса, так как именно этот рефлекс играет глав-

ную роль в экспериментах по обучению животных (подробно это будет обсуждаться в гл. VI—XI).

Исполнительным пищевым безусловным рефлексом мы обозначим ряд событий, который начинается в тот момент, когда съедобное вещество попадает в полость рта, и заканчивается глотанием, т. е. мы не включаем в исполнительный пищевой рефлекс подготовительную фазу, когда восприятие пищи (зрением или обонянием) приводит к определенным двигательным актам, в результате которых пища и попадает в рот. Ниже мы покажем, что эта фаза составляет последний этап подготовительной пищевой активности и строится на принципах, отличных от механизмов самого исполнительного рефлекса.

Безусловный рефлекс на твердую пищу имеет две стадии. На первой стадии пища вызывает жевательные движения, которые сопровождаются слюноотделением, пока не образуется пищевой комок (болюс) — скользкая масса, состоящая из пережеванной пищи, слизи и жидкости, этот комок затем продвигается в заднюю часть полости рта и наступает вторая стадия рефлекса — глотание. Если в рот попадает жидкая пища, то ее присутствие во рту сразу же вызывает глотание.

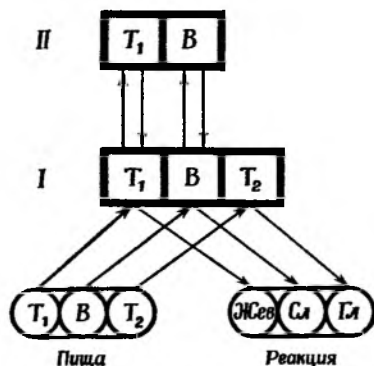
Шеррингтон [4], изучая жевательный рефлекс на децеребрированных кошках, показал, что он протекает следующим образом.

У децеребрированного препарата рот тонически закрыт, как обычно у бодрствующего животного. Под влиянием тактильных раздражений — прикосновения к определенным участкам области рта или давления на них — рот открывается благодаря сокращению мышц, размыкающих челюсти, и реципрокному расслаблению мышц, смыкающих челюсти. Оптимальная рефлексогенная зона для этого рефлекса — десна на верхней или нижней челюсти и передняя часть твердого неба. Прекращение раздражения этих зон сразу же вызывает явление отдачи: мышцы, размыкающие челюсти, расслабляются, а мышцы, смыкающие челюсти, сокращаются, при этом рот с силой закрывается. При сомкнутых челюстях твердая непережеванная пища снова давит на небо и стенки полости рта — рот снова открывается, а затем закрывается. Такие жевательные движения повторяются до тех пор, пока данная порция пищи не будет полностью пережевана.

Хотя в основе жевательного рефлекса действительно лежит такой механизм, он, по-видимому, слишком груб и непластичен, чтобы быть вполне эффективным. Высшие уровни нервной оси (в частности, сенсомоторная «оральная» зона коры) делают этот примитивный механизм более гибким, обеспечивают его соответствие конкретным размерам, форме и консистенции порций пищи на протяжении всего акта жевания. В этом отношении весьма показательны наблюдения на собаках, у которых производили билатеральное удаление сенсомоторной оральной зоны (расположенной в коронарной извилине). У таких собак нарушается жевание. Пища часто выпадает у них изо рта, а движения челюстей, хотя и более сильные, чем у нормальных собак, утрачивают тонкость и точность. Жевание длится значительно дольше и становится менее эффективным, так как животное лишилось соответствующей обратной связи, информирующей о местонахождении пищи во рту и ее консистенции, и утратило способность к координированным тонким движениям языка и челюстей.

Существуют отчетливые данные о том, что главные раздражители, контролирующие жевание, — это соматические раздражители: прикосновение, давление и, возможно, проприоцепция. Вкус не играет в акте жевания никакой роли, разве что в решении вопроса — следует ли жевать данный кусок или лучше его выплюнуть. При снижении вкусовой чувствительности или полном ее исчезновении после удаления вкусовой

зоны животное тщательно пережевывает все, что попадает ему в рот, даже и несъедобное, скажем тряпку или бумагу. Широкое распространение жевательной резинки еще раз наглядно свидетельствует о том, что ощущение вкуса не является обязательным компонентом жевательного рефлекса. Поскольку жевательная резинка не превращается в пищевой комок, так как обладает водоотталкивающими свойствами, рефлекс продолжается неопределенно долго, пока резинка находится во рту и раздражает соответствующие рефлексогенные зоны.



Фиг. 1. Блок-схема исполнительного пищевого безусловного рефлекса.

I — нижний уровень интеграции; *II* — высший уровень интеграции. Квадраты символизируют нервные центры; кружки — периферические раздражители и реакции. T_1 — тактильные и постуральные раздражители рта и их центры; B — вкусовые раздражители и их центры; T_2 — тактильные раздражители глотки и их центры; Жев — жевание; Сл — слюноотделение; Гл — глотание. Предполагается, что центр глотания локализуется только на нижнем уровне.

Еще один рефлекс, порождаемый наличием пищи во рту, — это слюноотделительный рефлекс, весьма тщательно изученный в свое время И. П. Павловым [5]. Если в жевательном рефлексе вкус пищи не играет роли, то в слюноотделительном он, по-видимому, играет первостепенную роль. Действительно, слюноотделение вызывается и твердыми и жидкими веществами, когда они действуют на хеморецепторы полости рта. Вещество, лишенное вкуса, например вода, не вызывает слюноотделения.

Нижний центр, контролирующий слюноотделительный рефлекс, расположен в продолговатом мозгу [6]. Импульсы от вкусовых рецепторов полости рта достигают nucleus solitarius, а отсюда идут к ядрам, иннервирующим слюнные железы.

Высший центр слюноотделительного рефлекса лежит в пределах соматосенсорной оральной зоны коры. Восходящие пути ведут от nucleus solitarius через медиальное заднеventральное ядро таламуса и достигают вкусовой зоны коры. Раздражение этой зоны сопровождается усиленным слюноотделением, удаление же ее вызывает резкое нарушение вкусового различения и интенсивности слюноотделительного рефлекса [7, 8].

Когда в результате жевания и слюноотделения образуется пищевой комок, то наступает следующий этап — собственно глотание, которое было очень подробно изучено Миллером и Шеррингтоном [9] на децеребрированных кошках.

Рефлексогенная зона глотания охватывает заднюю часть языка, мягкое небо и глотку. Интересно отметить, что у децеребрированного препарата рефлекс глотания легко вызывается водой или водными растворами в большом диапазоне температур, но не вызывается маслом. По-видимому, наиболее эффективным раздражителем глотания является раствор спирта, который вызывает повторные глотательные движения. Пищевой

комков, помещенный даже в оптимальную рефлексогенную зону глотания, либо совсем не вызывает этого рефлекса, либо рефлекс возникает с большой задержкой и нерегулярно. Очевидно, глотательный ответ на пищевой комков возможен лишь при раздражении центров, находящихся на более высоком уровне, или для его облегчения необходим предшествующий жевательный рефлекс. В нормальных условиях глотательный рефлекс вызывается жидкими и слизистыми веществами, но не сухими. Отсюда понятно, почему мы не глотаем жевательную резинку и с таким трудом проглатываем таблетки, даже если они и меньше обычного пищевого комка. Таблетку мы обычно глотаем с водой; при этом сухой предмет не соприкасается с рецепторами. Сухие, шершавые или остроугольные предметы, достигнув рефлексогенной зоны, порождают противоположный рефлекс — рвотный. Самый нижний центр акта глотания лежит в продолговатом мозгу.

Этот краткий обзор центрального механизма, контролирующего акт еды, иллюстрирует блок-схема на фиг. 1. Каждый блок — это «черный ящик», соответствующий афферентным нейронам, получающим импульсы с периферии, вставочным нейронам и эфферентным нейронам, которые передают сигналы на исполнительные центры.

4. ИСПОЛНИТЕЛЬНЫЕ ЗАЩИТНЫЕ БЕЗУСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ

Как мы уже говорили, защитные безусловные рефлексы делятся на: 1) рефлексы отдергивания или отступления, 2) рефлексы устранения раздражителя и 3) наступательные рефлексы. Первая и вторая группы рефлексов в отличие от третьей будут обозначены как оборонительные в соответствии с первоначальным значением этого термина, какой придавали ему И. П. Павлов и В. М. Бехтерев.

1. Из всего многообразия рефлексов отдергивания в эксперименте лучше всего изучен сгибательный. Его биологическая роль очевидна. Поскольку животных, обитающих на суше, часто подстерегают на земле всякого рода опасности, у них должен был развиваться соответствующий механизм. Тот факт, что механизм, контролирующий этот рефлекс, расположен в спинном мозгу, показывает, насколько этот рефлекс важен и как рано он закладывается в онтогенезе. Сгибательный рефлекс, как, впрочем, и большинство других видов врожденной деятельности, будучи относительно простым на уровне спинного мозга, становится сложным и тонко координированным, когда в него включаются другие, высшие уровни нервной системы, в том числе кора.

Рефлексы отдергивания вызываются не только болевыми раздражителями, но и раздражителями других модальностей. Например, неприятный запах или прикосновение предметов, вызывающих отвращение (скользких или грязных), приводят, как правило, к отдергиванию конечностей или повороту головы не только у людей, но и у животных.

2. Исполнительные защитные рефлексы второй группы направлены на устранение отвергаемого раздражителя с поверхности тела или изнутри. К этой группе относятся следующие рефлексы:

а) Рвотный рефлекс, возникающий при раздражении задней части полости рта или глотки сухими и острыми предметами или попаданием в рот отвергаемых веществ (а также их запахом).

б) Чихательный и кашлевой рефлексы, вызываемые раздражением слизистой носа или дыхательных путей.

в) Отвергающие рефлексы, возникающие при попадании в рот таких веществ, как сухой песок, растворы хинина или кислот; этот тип рефлексов редко встречается в естественных условиях; его широко использовал И. П. Павлов в своих опытах по условным рефлексам.

г) Отряхивательный рефлекс. В ответ на направленную в ухо струю воздуха животное трясет головой; тугая перевязка лапы вызывает ритмичное подергивание разгибательных мышц — все это примеры такого рефлекса.

д) Чесательный рефлекс, тщательно изученный Шеррингтоном [10] как пример спинального рефлекса. Хотя этот рефлекс можно легко вызвать даже на низком спинальном препарате, он в этом случае носит рудиментарный характер: животное просто делает ритмичные движения лапой по воздуху, не касаясь тела. И только у нормальных животных этот рефлекс достигает необходимой четкости и ловкости — животное, приняв соответствующую позу, не теряя равновесия, почесывает именно то место на коже, на которое падает раздражение.

Чесательный рефлекс никогда не вызывается настоящим болевым раздражителем (который вызывает рефлекс отдергивания или наступательные рефлексы); обычно его вызывает слабый тактильный раздражитель, особенно если он перемещается с одного места на другое. Биологическое значение этого рефлекса — устранение паразитов, попадающих на кожу, и поэтому его можно отнести к следующей группе защитных рефлексов — к наступательным.

3. Наступательные, или агрессивные, рефлексы направлены непосредственно на устранение вредящего раздражителя. В естественных условиях вредящее раздражение наносят обычно другие животные того же или другого вида. Иногда биологически оправданным может оказаться не бегство от опасности, а вступление в бой. Стало быть, одни и те же раздражители в зависимости от условий воздействия могут вызвать либо оборонительные, либо наступательные рефлексы.

В опытах на крысах можно показать яркий пример такого двоякого действия вредящего раздражителя [11, 12]. Если крысу или мышь подвергать болевому раздражению, пропуская через пол клетки электрический ток, она обычно реагирует рефлексом отдергивания, подскакивает или карабкается по стенке. Если в ту же небольшую клетку поместить двух животных, то их реакция на электрический ток, пропускаемый через пол клетки, в корне меняется. Рефлекс отдергивания исчезает, но зато крысы начинают драться; при прекращении пропускания тока драка прекращается.

Не менее поучительна реакция крысы, кошки и собаки на сдавливание периферической части хвоста или конечности. Как правило, животное и не пытается бежать, а становится весьма агрессивным, даже если болевое раздражение наносится недушевленным предметом. Именно так ведет себя собака, яростно набрасываясь на аппарат, из которого ей в ухо бьет струя воздуха; животное пытается укунить экспериментатора, если он в это время находится поблизости. Наступательные рефлексы проявляются у декортицированной собаки, если прикоснуться к ее спине.

Заканчивая этот краткий обзор исполнительных безусловных рефлексов — сохранительных и защитных, следует подчеркнуть одну существенную особенность раздражителей, которыми они вызываются. Действие этих раздражителей всегда характеризуется строгой специфичностью, что отличает их от раздражителей, используемых нейробиологами при исследовании рецептивных механизмов у наркотизированных животных. Как отмечалось выше, слизистые и жидкие вещества (но не масло) при соприкосновении с мягким небом вызывают глотание, а сухие предметы — рвотный рефлекс. Один и тот же болевой раздражитель приводит к разным результатам в зависимости от того, присутствует ли рядом другое животное или нет. Чесательный рефлекс,

даже на спинальном уровне, вызывается исключительно тонким раздражителем, полной характеристикой которого в смысле функционирующих рецепторов мы пока еще не располагаем. Другими словами, для воспроизведения этих простых и на первый взгляд примитивных рефлексов необходимы весьма тонкие и сложные паттерны стимулов, которые, по меткому замечанию Шеррингтона, должны соответствовать им, как ключ — замку. Это первостепенной важности обстоятельство, ибо ни одна физиологическая теория высшей нервной деятельности не может считаться адекватной, если она не дает ему удовлетворительного объяснения.

5. ИСПОЛНИТЕЛЬНЫЕ БЕЗУСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ НА БИОЛОГИЧЕСКИ ИНДИФФЕРЕНТНЫЕ РАЗДРАЖИТЕЛИ (РЕФЛЕКСЫ НАЦЕЛИВАНИЯ)

До сих пор мы имели дело с довольно ограниченной группой раздражителей, выполняющих определенную биологическую роль и вызывающих конкретные безусловные рефлексы. К этой группе принадлежат: вредящие раздражители различного рода, действующие на отдельные части тела; специфические соматические раздражители для слизистой рта; различные виды вкусовых раздражителей; отвергаемые запахи; вестибулярные раздражители, вызывающие постуральные рефлексы; соматические раздражители половых органов; повышение давления в мочевом пузыре или прямой кишке и многие другие. Однако на рецептивные органы действует несравненно больше таких раздражителей, которые не имеют прямого биологического значения. Тем не менее эти первоначально нейтральные, или индифферентные, раздражители вызывают ряд весьма сложных рефлексов, направленных на оптимальное их восприятие, с тем, чтобы затем установить связи таких раздражителей с биологически значимыми. В этом разделе мы обсудим те специфические реакции на индифферентные раздражители, которые можно трактовать как исполнительные.

Если животному предъявлен какой-то новый индифферентный раздражитель, то единственной биологически оправданной реакцией на него будет такая реакция, которая позволит извлечь информацию о том, какова возможная польза от него или какую опасность он в себе таит. Для этого животное должно приспособить соответствующие рецептивные органы так, чтобы воспринять это раздражение наиболее эффективно. В психологических терминах этот процесс описывают так: «субъект обращает внимание» на предъявленный раздражитель. Поскольку в соответствующий физиологический термин *ориентировочный рефлекс* не все вкладывают одинаковый смысл (обычно при этом подразумевают все элементы реакции на новизну), мы предлагаем новый термин — *рефлекс нацеливания*, которым специально обозначим приспособление данного анализатора к оптимальному восприятию определенного раздражителя. Вся совокупность неспецифических — соматических или вегетативных — реакций на новый раздражитель (например, испуг, повышение частоты сердечных сокращений, изменение электрического сопротивления кожи) будет называться ориентировочным рефлексом.

Каковы эффекты рефлексов нацеливания, вызываемых раздражителями отдельных модальностей?

Зрительный раздражитель вызывает ряд реакций, с помощью которых данный раздражитель фокусируется в области центральных ямок сетчатки. Это достигается поворотом глаз и головы в направлении объекта (рефлекс фиксации), конвергенцией глазных яблок и приспособлением хрусталика и зрачка к наилучшей рецепции раздражителя (акко-

модация). Если раздражитель перемещается, то глаза и голова следуют за ним, удерживая его в поле ясного видения.

Собраны убедительные анатомические и физиологические данные, которые свидетельствуют, что в зрительном рефлексе нацеливания участвуют верхние бугорки четверохолмия и соседние с ними структуры (нижний уровень), а также зрительная зона коры (высший уровень контролирующего механизма этого рефлекса). Верхнее двухолмие получает волокна от зрительной коры, в частности от парастриарной области (поле 18) через внутренних кортико-тектальный тракт, и посылает волокна к ядрам глазодвигательного нерва. При одностороннем повреждении верхнего бугорка четверохолмия происходит полная или частичная утрата способности воспринимать контрлатеральные зрительные раздражители; при двустороннем повреждении этого отдела наблюдается стойкое выпадение рефлексов фиксации и слежения [13]. Двустороннее повреждение затылочной зоны приводит к сходному выпадению [14, 15]. Наоборот, раздражение стриарной и парастриарной зон вызывает содружественные движения глаз.

Механизм слухового рефлекса нацеливания сходен с механизмом зрительного. Животное настораживает уши и поворачивает голову в сторону источника звука; у него сокращаются мышцы среднего уха пропорционально интенсивности раздражения.

Можно предположить, что механизм, контролирующий слуховой рефлекс нацеливания, также локализуется на двух уровнях: в нижнем двухолмии и слуховой зоне коры. Нижнее двухолмие имеет двустороннюю связь через медиальное коленчатое тело (а возможно, и непосредственно) со слуховой корой; оно посылает нисходящие волокна по текто-спинальному тракту. Наличие коркового контроля слухового рефлекса нацеливания подтверждается в опытах по удалению слуховой проекционной зоны. Было показано, что двустороннее удаление этой зоны приводит к резкому снижению способности определять местонахождение источника звука [16, 17] и к почти полному исчезновению рефлекса мышцы, натягивающей барабанную перепонку [18].

У животных, в жизни которых важную роль играет обоняние, существует обонятельный рефлекс нацеливания — принюхивание. Механизм центрального контроля этого рефлекса неизвестен. Также мало понятен физиологический механизм тактильных рефлексов нацеливания. Как известно из субъективного опыта, мы можем получить представление о предмете, ощупывая его, но неясно, какой механизм при этом включается в действие. Значение соматосенсорной коры в проявлении тактильного рефлекса нацеливания подтверждается так называемым явлением экстинкции: при одновременном тактильном раздражении двух симметричных точек на поверхности тела больной с повреждением соматосенсорной коры не почувствует тактильного раздражения на стороне, противоположной поражению.

Итак, имеющиеся данные позволяют сделать вывод, что проекционные зоны коры, по-видимому, играют важную роль в формировании соответствующих рефлексов нацеливания. Значение этого факта будет обсуждаться в дальнейшем в связи с физиологией восприятий.

Важное свойство рефлексов нацеливания состоит в том, что они не обязательно связаны с периодом действия раздражителя. Начинаясь при предъявлении определенного раздражителя, такой рефлекс по мере действия раздражителя постепенно идет на убыль и в конечном счете исчезает. В психологических терминах об этом пишут так: «субъекта больше не интересует раздражитель», или «субъект перестает обращать на него внимание». Этот процесс, называемый привыканием, мы обсудим подробно в гл. II (разд. 11).

6. ПОДГОТОВИТЕЛЬНЫЙ ПИЩЕВОЙ БЕЗУСЛОВНЫЙ РЕФЛЕКС (ГОЛОД)

Проанализировав примеры исполнительных безусловных рефлексов на привлекающий, отвергаемый и индифферентный раздражители, мы обсудим теперь подготовительные безусловные рефлексы. Начнем опять с сохранительного рефлекса, взяв в качестве примера подготовительную фазу пищевого рефлекса.

Общепризнано, что подготовительная активность, ведущая к исполнительному пищевому рефлексу, регулируется *голодом*. С физиологической точки зрения голод можно считать некоторым определенным паттерном центральных нервных процессов, которые проявляются рядом отдельных актов, направленных на добывание пищи, и прекращаются, когда животное наедается досыта. Это конечное состояние в противоположность голоду называют насыщением.

Согласно нашему определению, понятие «голод» не идентично ни голоданию, т. е. простому лишению пищи на какое-то время, ни физиологической потребности в пище, проявляющейся внешними симптомами голодания. Это скорее регулирующий механизм особой рефлекторной активности, которую мы будем называть *рефлексом голода*. Наша непосредственная задача — выявить те раздражители, которые вызывают голод и соответствующие реакции на них. Затем мы рассмотрим центральный механизм рефлекса голода. В этой главе говорится лишь о безусловном рефлексе голода.

Вопрос о том, какие раздражители вызывают безусловный рефлекс голода, совсем не прост, потому что голод, как мы увидим позднее, может быть вызван рядом факторов, действующих либо по отдельности, либо — что значительно чаще — в разнообразных комбинациях. Поэтому нельзя отбросить какой-либо из предполагаемых факторов на том лишь основании, что сам по себе один этот фактор голода не вызывал. Отсюда весьма маловероятна и любая «монистическая» теория голода.

Во-первых, проявление голода зависит в большой степени и от времени, прошедшего с последнего приема пищи, и от количества этой пищи. Поэтому голод можно объяснить либо поступлением в мозг информации от интерорецепторов пищеварительного тракта, либо изменением состава крови, омывающей нейроны соответствующих центров, либо тем и другим одновременно.

В своем подробном исследовании по проблеме голода Кэннон [19] показал, что чувство голода не связано с отсутствием пищи в желудке. Приходится, однако, отбросить и его собственную концепцию, трактующую о том, что голод якобы обусловлен афферентными импульсами, оповещающими мозг о сокращениях пустого желудка; дело в том, что ни ваготомия, которая полностью снимает эти сокращения [20], ни удаление всего желудка не влияют на рефлекс голода. Отмеченную Кэнноном непосредственную связь «голодных» сокращений желудка с чувством голода можно объяснить тем, что эти сокращения представляют собой *следствие* рефлекса голода, а не его *причину*. Однако, поскольку эти сокращения появляются в тех случаях, когда желудок пуст, и исчезают при его наполнении и поскольку растяжение стенок желудка — это фактор, вызывающий насыщение, можно признать, что отсутствие пищи в желудке — это один из факторов, участвующих в возникновении рефлекса голода.

Значение состава крови как фактора, вызывающего голод, лучше документировано экспериментально. Была предложена *глюкостатическая* теория голода, согласно которой голод зависит от содержания глюкозы в крови или, точнее, от ее утилизации, измеряемой артерио-венозной разницей [21, 22].

Являются ли глюкорецепторы единственными хеморецепторами центральной нервной системы, сигнализирующими о голоде, или в крови присутствуют и другие проникающие через гемато-энцефалический барьер вещества, которые определяют уровень голода?

Известно, что чувство голода у животных и у людей весьма избирательно; голод вовсе не означает потребность в любой пище, а только в совершенно определенных видах пищи; все другие виды пищи при этом могут полностью игнорироваться. Хотя такая избирательность может зависеть и от других факторов (обсуждаемых ниже), несомненно, что определенные виды голода вызываются гуморальными факторами, т. е. относительной недостаточностью отдельных пищевых веществ (таких, как белки, соли и другие) [23]. Тягу к определенному виду пищи и предпочтение этого вида другим можно наблюдать у людей, которые долгое время находились на ограниченном рационе либо по болезни, либо из-за неблагоприятных условий жизни, а также при особых пищевых потребностях (например, при беременности). Такой избирательный голод можно объяснить только тем, что специфическая недостаточность вызывает специфический голод. В пользу этой точки зрения свидетельствует также тот факт, что введение инсулина вызывает не голод вообще, а только тягу к сладкому. Следовательно, афферентная часть системы голода представляет собой весьма дифференцированное хеморецептивное поле, в котором «рецепторы» разных видов (возможно, анатомически и смешанные) реагируют на определенные молекулы.

Признавая важную роль перечисленных гуморальных факторов в возникновении рефлекса голода, следует, однако, твердо помнить, что не только они порождают этот рефлекс. Отложив рассмотрение факторов, вызывающих голод условнорефлекторным путем (гл. VI), мы остановимся здесь только на тех раздражителях, которые можно отнести к категории безусловных. Наиболее известный из таких раздражителей — небольшая порция пищи, предложенная субъекту, который еще не совсем сыт.

Проводится такой опыт. Собака хорошо приучена к экспериментальной камере, где ее оставляют на долгое время, но не кормят. Собака спокойна, и ничто в ее поведении не указывает на голод. Но стоит дать ей немного вкусной пищи, как ее поведение резко меняется. Сразу же, как только она проглотит кусок, у нее проявляется сильный рефлекс голода, длящийся несколько минут.

Сходную картину можно наблюдать и у людей. Нередко человек в привычное время садится за стол, совсем не ощущая голода (либо потому, что он незадолго перед этим что-нибудь съел, либо потому, что он в последний раз поел слишком плотно). Стоит, однако, ему отведать какого-нибудь вкусного блюда, и голод мгновенно пробуждается. Недаром говорят: «Аппетит приходит во время еды».

Итак, при отсутствии полного насыщения кратковременно действующий вкусовой раздражитель, стимулирующий исполнительный пищевой рефлекс, сразу же вызывает безусловный рефлекс голода.

Дальнейший анализ показывает, что голод, вызванный небольшой порцией пищи, носит избирательный характер — отмечается тяга именно к той пище, какая была предъявлена. Понаблюдайте за собой, когда вы едите орехи: съев один орех, вы тут же тянетесь за следующим. В эксперименте этот факт проверяли так [24]. Собаку обучили выполнять два различных движения: одно, чтобы достать хлеб, другое — воду из той же чашки. Сытая, но испытывающая жажду собака выполняет движения, направленные на получение воды. Если собака не хочет пить, но голодна, она осуществляет те движения, которые позволяют ей получить хлеб. Если же она и голодна и хочет пить, то она производит эти движения

попеременно правильными длинными сериями. Иными словами, если собака начала «работать на пищу», она продолжает делать это какое-то время, затем, после некоторой нерешительности, она переключается на воду, и наоборот. Показывая собаке попеременно то пищу, то воду, можно безошибочно «переключать» ее то на один, то на другой вид деятельности. Такое же переключение происходило и в том случае, если после движения «на пищу» вместо пищи предлагалась вода, и наоборот. Подобная картина наблюдалась в опытах Вурвицкой на кроликах с двумя инструментальными актами, соответствующими двум различным видам пищи¹.

Голод, вызванный предъявлением пищи, играет исключительно важную роль в естественной жизни животных и человека и имеет прямое отношение к тому, что мы называем аппетитом.

Рассматривая роль вкуса пищи в исполнительных рефлексах, мы не касались значения привлекательности пищи именно с этой, вкусовой, стороны. Однако при обсуждении проблемы голода вкусовой аспект очень важен. Вообще говоря, чем сильнее тяга к какой-то определенной пище, тем большее удовольствие она доставляет, а самый интенсивный голод наступает в момент, когда порция проглочена.

Аналогично этому, когда в опыте хлеб заменяют мясом, собака сразу же оживляется и голод ее резко усиливается.

В заключение попытаемся ответить на вопрос: существуют ли другие (не вкусовые) безусловные раздражители, способные вызвать рефлекс голода? Хотя прямых данных для ответа на этот вопрос нет, можно предположить, что к этой группе раздражителей, по крайней мере у некоторых видов животных, относится запах пищи. В старых опытах Цитовича [25] было показано, что щенки, которые до некоторого возраста питались одним молоком, почуяв впервые запах мяса, отнюдь не остались к нему безразличными: он их буквально «притягивал», они немедленно схватили кусок (вид мяса подобную реакцию не вызывал). Каустан показал, что в пищевом поведении новорожденных животных исключительно важную роль играет запах сосков [26].

Вполне возможно, что у отдельных видов животных рефлекс голода, подобно некоторым видам подготовительной защитной активности, может быть связан и с другими экстероцептивными раздражителями (например, зрительными).

Условимся называть голод, вызванный вкусом пищи, ее запахом или другими экстероцептивными раздражителями (как безусловными, так и условными), *аппетитом*, а голод, вызванный исключительно гуморальными факторами, воздействующими непосредственно на хеморецепторы, — *гуморальным голодом*. Следует подчеркнуть, что и те и другие факторы, порождающие голод, обычно действуют совместно при относительном преобладании каких-то одних.

Обратимся теперь к рассмотрению тех *эффектов*, к которым приводит голод. Прежде всего бросается в глаза общее *двигательное беспокойство*. Этот эффект наблюдается у всех лабораторных животных (мышей, крыс, кошек, кроликов, собак и обезьян). Его легко наблюдать в зоопарках, когда наступает время кормления зверей. Взрослый человек обычно подавляет двигательное беспокойство, вызванное голодом; ребенок же

¹ Нам могут возразить, что сказанному совершенно противоречит обычная для человека манера еды. В наше меню входит, как правило, ряд достаточно сложных блюд (правда, блюда эти подбираются в надлежащих сочетаниях, и в этом смысле напоминают скорее фугу или аккорды, чем отдельные тона). Однако и здесь можно проследить принцип избирательности аппетита; он выражается в последовательном чередовании блюд. Вряд ли человек согласился бы есть по одному глотку от нескольких разных блюд.

заявляет о своем голоде во весь голос. Вокализация — обычный симптом голода и у животных.

Внимательно наблюдая за двигательным беспокойством голодного животного, легко заметить, что оно не носит характер гиперкинеза (хаотических сокращений мышц); это скорее повышенная активность, состоящая из ряда поведенческих актов, свойственных данному виду и следующих один за другим в определенном порядке. Поскольку, как мы увидим ниже, есть основания полагать, что в мозгу существует некая общая система «программирования» поведенческих актов, можно допустить, что действие голода состоит в облегчении и мобилизации этой системы. Исходя из этого, мы назовем такое состояние беспокойства активацией моторной поведенческой системы.

С общим повышением двигательной активности согласуется и наблюдаемая при голоде повышенная эффективность всей двигательной системы вообще и жевательных мышц в частности. Движимые голодом, дикие звери способны на колоссальное напряжение физических сил. Здесь уместно привести опыты Хананашвили [27], который обучал собак прыгать через высокий барьер. Он отмечал, что способность брать барьер зависела от степени голода. Если голод был несильный, а приманкой служил хлеб, прыжок, как правило, не удавался; голодная собака, почувывая запах мяса, с легкостью брала то же препятствие.

Хотя у большинства животных, используемых в поведенческих опытах, так же как и у людей, подготовительная пищевая активность, регулируемая голодом, формируется в соответствии с индивидуальным опытом, в отдельных случаях можно наблюдать наследуемые, стабильные формы этого поведения. Охотничий инстинкт хищников (подкрадывание, нападение и т. д.) — типичный пример такого поведения.

В связи с этим возникает вопрос: к какому виду активности следует отнести акт захватывания пищи, вызываемый ее видом или запахом, — к безусловным рефлексам или к условным, приобретенным на самых ранних этапах жизни, под влиянием опыта?

Без специального исследования ответить на этот вопрос трудно. У тех птиц, которые, едва вылупившись из яйца, начинают долбить клювом все мелкие предметы подряд, эта реакция несомненно врожденная; опыт же лишь формирует способность различать предметы. Многочисленные наблюдения Слонима и др. [28] на млекопитающих позволяют предположить, что рассматриваемый акт является смешанным по своему характеру, причем у разных видов превалирует либо врожденный, либо приобретенный его компонент.

Другое проявление безусловного рефлекса голода — активация определенных *афферентных систем*, т. е. повышение внимания к раздражителям различных модальностей. Несомненно, что голод резко повышает возбудимость вкусового и обонятельного анализаторов.

Голодное животное сразу же реагирует даже на очень слабые запахи, которые оно оставило бы без внимания, будучи в состоянии насыщения. Кроме того, есть все основания полагать, что у животных, у которых при поиске пищи доминирующую роль играют зрительные или слуховые восприятия, рефлекс голода вызывает активацию зрительного или слухового анализатора или того и другого одновременно.

Если оба эффекта голода — активация системы двигательного поведения и активация афферентных систем — хорошо известны из общих наблюдений над животными и людьми, а также на основании той роли, которую они играют в опытах по обучению, то наши знания о влиянии голода на вегетативную систему, к сожалению, весьма скудны. Единственный твердо установленный факт, касающийся данной области, — это так называемые «голодные спазмы» желудка, которые наблюдались

и у людей (с желудочной фистулой) и у животных. Эти медленные сокращения охватывают весь желудок и по мере усиления голода возрастают по частоте и продолжительности. Другие пищевые вегетативные реакции — слюноотделение и секреция желудочного сока — это компоненты исполнительного пищевого рефлекса и несомненно порождаются не голодом как таковым (см. гл. IX).

Можно поставить вопрос в такой форме: каков общий характер вегетативных сдвигов, вызываемых голодом? Особенно важно узнать, какой из компонентов вегетативной системы превалирует при голоде — симпатический или парасимпатический, или они остаются в равновесии? ¹

К сожалению, у нас нет данных для прямого ответа на эти важные вопросы. Однако тот факт, что голод сопровождается повышением общей двигательной активности и усилением мышечной эффективности, позволяет думать, что при голоде повышен симпатический тонус. Если это предположение получит в дальнейшем подтверждение в эксперименте, то придется признать, вопреки Гессу, что сохранительная активность не обязательно трофотропна.

Кратко обсудив афферентные и эфферентные аспекты безусловного рефлекса голода, перейдем к рассмотрению его центрального механизма. Еще совсем недавно об этом механизме мы могли лишь строить догадки, опираясь на данные, полученные методом «вход — выход». В последние годы положение коренным образом изменилось. Теперь с помощью электрического раздражения различных областей мозга у бодрствующих животных, а также путем выключения соответствующих участков мозга можно выявить те области, которые имеют отношение к регуляции рефлекса голода и непосредственно изучить их функциональные особенности.

Мы не будем излагать здесь подробно накопленные в данной области факты и входить в детали всех существующих по этому поводу разногласий. Нам хотелось бы лишь изложить вкратце наиболее обоснованные собщения, которые позволяют нам понять природу функционального механизма подготовительной пищевой активности.

Огромное количество данных показывает, что подготовительная пищевая активность регулируется двумя реципрокно связанными подсистемами: одну назовем подсистемой голода, другую — подсистемой насыщения.

Нижний уровень обеих подсистем представлен в гипоталамусе, причем центр голода лежит в латеральном ядре, а центр насыщения — в вентромедиальном.

Раздражение латерального гипоталамуса вызывает типичную картину голода, что особенно демонстративно у заранее досыта накормленных животных.

Коза — удобный объект для такого наблюдения [29]. Сытая коза спокойна и апатична — лежит и дремлет. При раздражении латерального гипоталамуса у такого животного появляется двигательное беспокойство, которое явно усиливается с увеличением силы раздражителя. Появляется поведение поискового типа; животное осматривается, пытается вскарабкаться на стенку загона, хватая за одежду стоящих поблизости лю-

¹ Следует подчеркнуть, что когда мы говорим о симпатическом или парасимпатическом характере некоторой активности, мы используем эти термины с большой осторожностью, имея в виду лишь относительное преобладание того или другого эффекта. В самом деле, ведь при всех физиологических состояниях вегетативные реакции дают определенные сложные паттерны, которые нельзя признать ни чисто симпатическими, ни чисто парасимпатическими, так как они обычно имеют характер смешанных. Ситуация здесь в общем такая же, как и в случае соматической системы: ведь ни одно движение в природе не состоит из чистого сокращения сгибателей при полном расслаблении разгибателей, и наоборот.

да. Если в этот момент козе предлагают пищу, она буквально набрасывается на нее, оставаясь на время еды спокойной, но стоит убрать корм, вновь проявляет беспокойство. Прекращение раздражения возвращает животное в исходное состояние апатии.

Совсем другую картину можно вызвать, раздражая гипоталамический центр насыщения у заранее ненакормленного животного: коза становится апатичной, перестает есть; обычно она отворачивается от пищи и ложится. По прекращении раздражения животное сразу же возвращается к еде, причем ест более жадно — своеобразный феномен «отдачи» [30].

Разрушение соответствующих областей гипоталамуса производилось главным образом в опытах на крысах; эти опыты оказались весьма иллюстративными. Повреждение латерального гипоталамуса вызывает сначала общую афагию, которая сразу же или позднее переходит в анорексию [31]. В этом состоянии животные принимают только очень вкусную пищу и отказываются от обычного лабораторного корма. Продолжительность периода восстановления в значительной мере зависит от степени повреждения мозга. Исполнительный пищевой рефлекс при этом сохраняется: если пищу положить животному в рот, то оно ее прожует и проглотит.

Повреждение вентромедиального гипоталамуса приводит к гиперфагии: животное ест несравненно больше, чем до операции, и если давать ему корм *ad libitum*, то оно значительно прибавит в весе. Затем постепенно количество поглощаемой пищи уменьшается и становится лишь немногим больше обычного; вес животного стабилизируется. Интересно, что тучные животные, подобно животным с гипофагией, становятся весьма разборчивыми в еде. Если к корму подмешать какой-то «наполнитель», то такие животные вообще перестают есть, тогда как здоровые животные в такой ситуации съедают больше. Эти животные отказываются от корма и в случае добавления к нему небольшого количества хинина, что для нормальных животных остается незамеченным. Если же пищу приправить декстрозой, то животное с вентромедиальным повреждением съедает значительно больше, а нормальная крыса, наоборот, даже меньше [32].

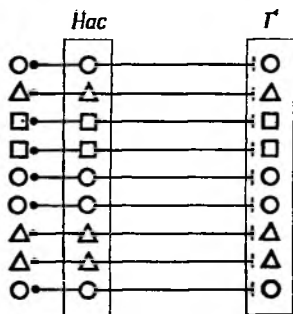
Высшие уровни подсистем голода и насыщения локализируются в лимбической системе мозга. Хотя локализация соответствующих центров точно не установлена, существование их в данной области подтверждается как опытами с разрушением, так и методом электрического раздражения. Так, разрушения базальнолатеральной части комплекса миндалин вызывают гиперфагию [33]. Раздражение тех же структур приводит к резкому уменьшению количества поглощаемой пищи, причем такое состояние продолжается довольно долго и может даже оставаться навсегда по отношению к той пище, которую давали во время раздражения [34]. Повреждение медиальной части миндалины вызывает афагию, переходящую в анорексию [35].

Какова организация всей подготовительной пищевой активности в целом? Конечно, наш ответ на этот вопрос надо считать сугубо предположительным.

Прежде всего следует выяснить, где локализируются интрацентральные хеморецепторы, регулирующие рефлексы голода на отдельные питательные вещества? По-видимому, весьма разумно предположить, что молекулы этих веществ непосредственно воздействуют на соответствующие хеморецепторы центра насыщения в гипоталамусе. Далее можно допустить, что нейроны центра насыщения посылают тормозные импульсы на строго определенные нейроны центра голода. Таким образом, совокупность нейронов в центре насыщения, возбуждаемая определенными молекулами, подавляет соответствующие нейроны центра голода, а недостаток этих

молекул в межклеточной жидкости высвобождает данную часть центра голода от этого тормозного влияния (фиг. 2).

Существование этих взаимоотношений подтверждается теперь прямыми электрофизиологическими данными [36]. Однако из сказанного никак не следует, что гипоталамический центр голода (или подсистема голода в целом) полностью зависит от гуморальных факторов, действующих на центр насыщения. Во-первых, есть некоторые данные, указывающие на то, что пищевые вещества, в частности глюкоза, способны непосредственно подавлять центр голода [37]. Во-вторых, как мы уже упоминали, можно в эксперименте раздражать гипоталамический центр



Фиг. 2. Схема влияния центра насыщения на центр голода.

Кружками, треугольниками и квадратами обозначены различные молекулы питательных веществ. Предполагается, что они стимулируют соответствующие хеморецепторы центра насыщения (Нас). Нейроны этого центра посылают тормозные импульсы на соответствующие нейроны центра голода (Г). На схеме не изображено возможное прямое влияние молекул на центр голода.

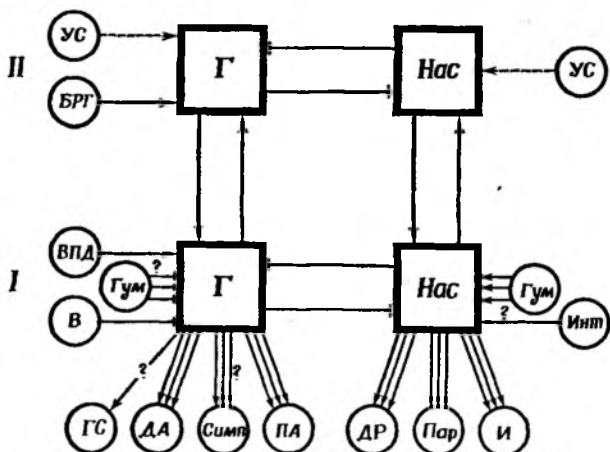
голода и заставляя таким образом сытое животное поглощать пищу. Стало быть, этот центр может приходить в состояние возбуждения, несмотря на тормозное влияние со стороны центра насыщения. В-третьих, относительная независимость подсистемы голода от подсистемы насыщения подтверждается и тем, что само по себе освобождение подсистемы голода от тормозных влияний со стороны центра насыщения еще не активирует ее. Имеются и другие сильнодействующие агенты (безусловные и условнорефлекторные), которые влияют на подсистему голода самостоятельно, независимо от гуморальных факторов. Мы отмечали ранее, что основной безусловный раздражитель, активирующий подсистему голода, — это прием небольшой порции пищи на фоне неполного насыщения. Другой агент, способствующий активации центра голода, — это пустой желудок. Растяжение стенок желудка пищей, наоборот, вызывает торможение центра голода. Торможение этого центра вызывается также повышением температуры тела и антагонистическими рефлексам (см. разд. 12). Механизм действия этих факторов на центр голода пока не ясен.

Итак, уровень голода в каждый отдельный момент времени является результатом сочетания всех этих положительных и отрицательных влияний.

Высший уровень подготовительной пищевой системы выполняет ассоциативную роль — при его участии формируются пищевые условные рефлексы (гл. VI). Мы полагаем, что каждый центр этого высшего уровня имеет двустороннюю связь с соответствующим центром нижнего уровня. По восходящим путям передаются импульсы, информирующие высшие центры о взаимоотношениях между голодом и насыщением на нижнем уровне; по нисходящим путям идут команды, которые корректируют и модулируют активность этих центров в соответствии с той конкретной

информацией о среде, в которой находится организм в данный момент, и его прошлым опытом. На фиг. 3 мы приводим блок-схему системы голод — насыщение с обозначением ее основных функциональных свойств.

Сказанное выше позволяет легко объяснить ряд экспериментальных фактов, относящихся к процессу питания у нормальных животных и животных с повреждениями мозга. Здесь мы рассмотрим только те явления, которые относятся к безусловным рефлексам; соответствующие условные рефлексы будут рассмотрены позже.



Фиг. 3. Упрощенная блок-схема системы голод (Г) — насыщение (Нас).

I — нижний уровень системы; II — верхний уровень системы. Сплошной стрелкой обозначаются возбуждающие пути, отрезком прямой — тормозные, пунктирной стрелкой — условно-рефлекторные связи. В — действие вкуса; ВПД — последствие вкуса; Инт — интероцептивные раздражители; Гум — гуморальные раздражители; БРГ — безусловно-рефлекторный раздражитель голода; УС — условный сигнал; ГС — голодные сокращения; ДА — двигательная активация; Симп — симпатический выход; ПА — перцептивная активация; ДР — двигательная релаксация; Пар — парасимпатический выход; И — индифферентность. Так как установлено, что голодные сокращения появляются после повреждения латерального гипоталамуса [72], то они могут также зависеть от нижней (вагусной) рефлекторной дуги, вероятно вовлекаемой в действие при раздражении желудка введенным в него баллоном.

У здоровых животных, находящихся в однообразной обстановке (крысы в клетках), поглощение пищи регулируется голодом, связанным с недостатком тех или иных пищевых веществ в крови, и аппетитом, который возникает под влиянием вкуса пищи. В норме гуморальный фактор оказывается вполне достаточным для возникновения рефлекса голода, и поэтому животное съедает значительное количество корма, даже если вкусовые качества последнего ухудшены добавлением каких-либо наполнителей. После повреждения гипоталамического центра голода у животного вначале возникает афагия, но постепенно восстанавливается нормальное состояние (возможно, потому, что центр разрушен не полностью). Однако, поскольку механизм голода нарушен, для возникновения рефлекса голода требуется более сильное раздражение, которое и обеспечивается вкусом пищи. Точно так же и в клинической практике, чтобы вызвать аппетит у больного, ему стараются давать более вкусную пищу.

Иная картина наблюдается при повреждении гипоталамического центра насыщения. Такое повреждение приводит к двояким последствиям. Во-первых, разрушается главный (если не единственный) химический анализатор состава крови; в результате мозг перестает получать информацию о потребности организма в пищевых веществах, и «насыщение крови» перестает лимитировать объем потребляемой пищи. Но, поскольку механизм аппетита не затронут, он принимает на себя регуляторную функцию, причем с элиминацией механизма насыщения его

чувствительность, возможно, даже повышается. Несмотря на гиперфагию, такие животные становятся более «привередливыми», чем нормальные, поскольку их аппетит почти целиком зависит от вкусовых качеств пищи.

7. ПОДГОТОВИТЕЛЬНЫЕ ЗАЩИТНЫЕ БЕЗУСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ

Рассмотрим теперь подготовительную активность несколько иного типа — активность, связанную с защитой организма от вредных раздражителей. Мы начнем обсуждение с анализа подготовительных оборонительных рефлексов, исполнительная фаза которых состоит в актах отдергивания или отступления. Подготовительная фаза этих рефлексов контролируется состоянием, которое принято называть *страхом*.

Рассматривая страх как особый центральный процесс, регулирующий рефлекс страха, проанализируем последовательно характер вызывающих его раздражителей, его эффекты и природу центрального механизма. В этой главе рассмотрим только безусловнорефлекторный страх.

Несомненно, что большинство рефлексов страха тесно связано с ощущением боли. Действительно, любое живое существо *боится* боли, и его поведение во многом связано с такой подготовительной активностью, которая предотвращает действие болевых раздражителей. Очевидно, однако, что предотвращение действия вредящего раздражителя зависит от предвосхищения его, что возможно лишь на основе прошлого опыта. Естественно, возникает вопрос: какова безусловнорефлекторная связь между болью и страхом, т. е. в какой именно момент возникает страх как результат действия вредящего раздражителя, а не ожидания этого действия?

Выше мы назвали болевыми те раздражители, которые вызывают оборонительные исполнительные рефлексы отдергивания или отступления. В качестве примера был приведен сгибательный рефлекс. Всем известно, однако, что, кроме этой соматической реакции, болевой раздражитель — особенно если он сильный — вызывает общую вегетативную реакцию, которая, как будет показано ниже, весьма характерна для страха. Отсюда ясно, что болевые раздражители имеют два аспекта — *эпикритический*, обуславливающий локальную адаптивную реакцию типа отдергивания или отступления, и *протопатический*, вызывающий общее приспособление всего организма к неожиданной ситуации.

Хотя исполнительный рефлекс отдергивания на болевой раздражитель и реакция страха, вызванная этим раздражителем, чаще всего сопутствуют друг другу, можно легко показать, что они в значительной мере независимы. Реакция отдергивания обычно длится, пока действует болевой раздражитель или чуть дольше, а реакция страха значительно перекрывает действие раздражителя и затухает лишь постепенно, через несколько минут или даже часов¹. При слабом болевом раздражении реакция страха может быть незначительной или вообще не появляется, однако исполнительная реакция все-таки разовьется. У некоторых больных шизофренией или после фронтальной лоботомии сильные болевые раздражения вызывают нормальную или даже повышенную реакцию отдергивания, но реакции страха при этом не возникает [38]. И наоборот, существуют чисто протопатические боли, которые сопровождаются силь-

¹ Этому утверждению на первый взгляд противоречит простое экспериментальное наблюдение: если на животное в данной обстановке постоянно воздействовать кратковременным болевым раздражителем (с предшествующим условным раздражителем или без него), реакция страха, которая предшествует болевому раздражителю, внезапно приостанавливается при окончании его действия. Однако это явление целиком обусловлено механизмом условнорефлекторного торможения — животное привыкает к тому, что после того, как раздражитель перестает действовать, оно находится вне опасности.

ным страхом при малозаметной исполнительской реакции (стенокардия, фантомные боли и т. п.).

Как ни велико значение боли, и у животных и у людей нередко наблюдаются реакции страха, при которых боль не выступает ни в качестве фактического пускового механизма этих реакций, ни как предвестник опасности (в условных рефлексах страха).

Многочисленные наблюдения за поведением животных в естественных условиях обитания и специальные опыты показывают, что врожденные рефлексы страха могут вызываться первыми признаками приближения хищника — его видом, запахом или звуком. Эти реакции страха врожденные, они несомненно появились в процессе естественного отбора и носят подлинно прогностический характер. Страх, наблюдаемый у домашних птиц при виде хищника, у лошадей, почуявших медведя, у мелких животных, слышавших рев крупного зверя, — все это примеры таких явлений.

Мы знаем на собственном опыте, что и у людей существуют многочисленные безусловные рефлексы страха, не связанные с болевыми ощущениями. Ребенок пугается при виде незнакомых предметов, особенно если они подвижны. Сильный и внезапный шум или чей-то пронзительный крик всегда вызывают безотчетный страх. Вид окровавленного человеческого тела приводит нас в ужас. Сильное чувство страха у людей и у других приматов возникает, как правило, при виде движущегося предмета, по форме напоминающего змею. Безусловнорефлекторный страх охватывает человека, когда он смотрит вниз с большой высоты. В большинстве этих примеров раздражители, вызывающие страх, являются сложными и требуют от анализаторов весьма развитых перцептивных способностей, которые, вероятно, приобретаются в результате перцептивного обучения.

Интересно выяснить, может ли страх, подобно голоду, вызываться гуморальными факторами. Или, иными словами, вызывают ли сильные болевые раздражители секрецию какого-то гормона (как часть своей исполнительской реакции), который непосредственно активирует систему страха?

Хотя на этот вопрос мы пока не можем дать однозначного ответа, исключать участие хеморецепторного механизма (наряду с другими механизмами) в формировании рефлекса страха, по-видимому, нет оснований. Мы знаем по собственному опыту, что у людей иногда возникает состояние беспричинного беспокойства, на фоне которого легко появляется чувство страха (вспомните невроз страха). Аналогичным образом некоторые мелкие животные (например, мыши или зайцы), которым постоянно грозит опасность нападения со стороны хищников, все время пребывают в состоянии оборонительной настороженности, т. е. страха, по-видимому, поддерживаемого гуморальными факторами. Если это правильно, то можно предположить, что страх действует по принципу положительной обратной связи: гормоны, образовавшиеся под влиянием страха, действуют на хеморецепторы соответствующего центра, способствуя тому, что страх продолжается и в отсутствие вызывающих его раздражителей.

Если, как мы видим, вопрос о раздражителях, провоцирующих страх, не ясен, то об эффектах страха можно сказать более определенно. Благодаря главным образом классической работе Кэннона [19] и его сотрудников в этой проблеме многое ясно; работы Кэннона в этой области приводятся во всех учебниках. Есть, однако, один вопрос, который Кэннон подробно не рассматривал.

Биологическая защитная роль страха в сохранении индивидуума диктует два способа избежать хищника. Прежде всего мобилизовать орга-

низм к *действию*, чтобы как можно скорее покинуть опасную зону. Но зачастую для организма выгоднее сохранять состояние неподвижности, дабы остаться незамеченным для хищника, который обычно обращает внимание только на движущиеся предметы (так называемый «рефлекс мнимой смерти»). Соответственно у животных существуют две тактики обороны — активная и пассивная.

Характерные проявления активной обороны в некотором отношении напоминают проявления голода. Во-первых, происходит сильная активация двигательной системы поведения, которая проявляется двигательным беспокойством (в том числе вокализацией), повышенной эффективностью мышц (субъект способен на такие усилия, которые невозможны для него в обычном состоянии). Во-вторых, имеет место активация афферентных систем — малейший шорох или даже собственное сердцебиение кажутся громopodobными. И наконец, наиболее яркое проявление страха — повышение тонуса симпатической системы: расширяются зрачки, возрастает частота сердечных сокращений, усиливается секреция адреналина, происходит сужение висцеральных сосудов, расширение мышечных и т. п. Когда двигательная активность оказывается по какой-то причине невозможной, повышается мышечный тонус и появляется дрожь.

По-иному осуществляется безусловная пассивная оборонительная реакция: мышцы расслабляются (субъект парализован страхом), пропадает голос, падает кровяное давление. Обморок от ужаса — несомненно одна из форм «рефлекса мнимой смерти».

Пассивный рефлекс страха больше присущ мелким животным — добыче хищников (мелкие птицы, грызуны). Наиболее обычная их реакция — замереть на месте — проявляется, по-видимому, в случае близкой и почти неизбежной опасности. И правда, когда хищник совсем близок, лучший способ защиты — это «мнимая смерть».

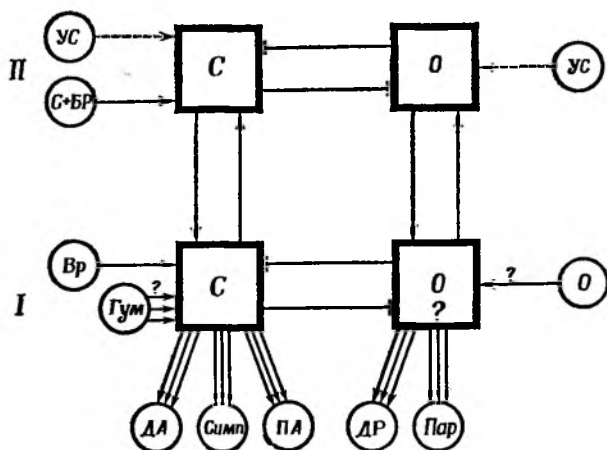
Вегетативные симптомы пассивного страха не описаны так подробно и систематически, как симптомы активного страха. Однако имеются некоторые данные, показывающие, что пассивный страх сопровождается повышением парасимпатического тонуса. Так, у кошек в состоянии страха обнаруживается брадикардия. Другие признаки преобладания парасимпатического отдела вегетативной нервной системы — дефекация и мочеиспускание, — как правило, наблюдаются при состоянии пассивного страха у крыс, мышей, кроликов и собак. У некоторых животных в поведении явно преобладает один из двух видов оборонительных рефлексов, у других — поведение носит смешанный характер, и прибегают они к той или иной тактике в зависимости от ситуации.

В ряде своих опытов (не опубликовано) я вызывал у животных сильный страх. Эти опыты строились по принципу охоты на животных из иррушечного ружья, которое стреляло кусочками бумаги, но звук «выстрела» был очень громким. При этом у собак после каждого выстрела резко повышалось кровяное давление; у кроликов оно обычно резко падало, но иногда потом повышалось. Несколько животных после ряда выстрелов погибли от сосудистого коллапса.

Переходя к анализу центрального механизма безусловнорефлекторного страха, отметим, что после классических опытов Гесса [39] по раздражению гипоталамуса этот механизм изучали многие исследователи. Получены убедительные данные, что в системе страха, так же как и в системе голода, существуют по крайней мере два уровня: нижний — в гипоталамусе и высший — в лимбической зоне (в частности, в миндалине). Раздражение точек страха в гипоталамусе (чаще в опытах на кошках) создает полную картину «чистого» страха без каких бы то ни было признаков боли; животное выглядит испуганным: зрачки его резко расширены, повышена частота сердечных сокращений, оно либо проявляет дви-

тательное беспокойство, пытаюсь бежать, либо, наоборот, замирает на месте. Раздражение определенных точек миндалины порождает аналогичную картину. У животных с повреждением соответствующих областей вызвать страх значительно труднее [40, 41].

Так же как и в отношении системы голода, можно утверждать, что высший уровень системы страха связан с условнорефлекторными процессами, надстроенными над безусловными рефлексам страха, не через



Фиг. 4. Блок-схема системы страх (С) — облегчение (О).

С — центры страха; О — центры облегчения; Вр — вредящий раздражитель; С+БР — безусловнорефлекторный раздражитель страха (невредящего характера). Остальные обозначения такие же, как на фиг. 3. Предполагается, что невредящие раздражители страха действуют на высший уровень системы страха. Отметим также, что нижний уровень системы облегчения рассматривается гипотетически.

болевые раздражители, а через те раздражители (в частности, зрительные и слуховые), которые в процессе филогенеза превратились в сигналы опасности. Так, после разрушения миндалины обезьяна не испытывает страха перед своими естественными врагами — змеями [42], а дикая крыса перестает бояться человека.

Возникает вопрос, существует ли в системе страха свой антипод, т. е. подсистема, отвечающая за состояние облегчения, наступающее при избавлении от страха.

Наилучшим аргументом в пользу этой гипотезы были бы опыты, в которых частичные повреждения определенной области мозга приводили бы к усилению страха. Однако таких данных мало, и они не очень убедительны, поскольку состояние облегчения (общего расслабления), наступающее при избавлении от страха, трудно отличимо от состояния успокоения, которому обычно уступает место ярость (см. ниже). Другим аргументом в пользу существования «центра облегчения» может служить тот факт, что это состояние удается вызвать условнорефлекторно (см. гл. VI, разд. 5). Принимая во внимание все эти данные, мы постулируем, что система, контролирующая этот вид защитной подготовительной активности, подобно пищевой системе, состоит из двух реципрокных подсистем — после прекращения действия агентов, вызывающих страх, активируется подсистема облегчения. Биологическое значение этой подсистемы сводится к нейтрализации рефлекса страха, когда ситуация перестает быть опасной. На фиг. 4 приведена соответствующая блок-схема.

Обратимся теперь к описанию другого вида защитной подготовительной активности — к наступательным рефлексам. Если прямому воздействию раздражителей, вызывающих исполнительный рефлекс отступления,

предшествует страх, то действию раздражителей, вызывающих наступательные рефлексы, предшествует ярость. Устрашающая поза, которую принимает кошка при встрече с собакой или обезьяна при виде человека, — типичный пример такой активности.

Раздражители, вызывающие ярость, в общем принадлежат к той же категории, что и раздражители, вызывающие страх. Характер реакции зависит от вида животного (у мелких беззащитных животных вряд ли возникнет реакция ярости при виде крупного хищника), от индивидуальных особенностей (в одной и той же ситуации пугливое животное испытывает страх, а драчливое — ярость) или от ситуации (один и тот же раздражитель вызывает у животного ярость, если оно находится на своей территории, и страх, если на чужой).

Эффекты ярости (как и в случае страха) можно разделить на соматические и вегетативные. Соматические эффекты ярости вовсе не такие, как у страха, так что эти два состояния можно без труда различить как у людей, так и у животных. Хотя обе реакции проходят на фоне выраженной активации системы двигательного поведения, группы мышц, которые при этом вовлекаются, различны. При ярости основную роль играют мышцы лица (оскаливание зубов, скрежетание, фырканье), при страхе этого нет. У некоторых животных, особенно у приматов, в реакции ярости участвуют обычно передние конечности (человекообразные обезьяны бьют лапами, кошки царапаются, слоны топают); страх же «задаёт работу» в основном задним конечностям [43].

Различия между страхом и яростью проявляются и в характере вегетативных реакций. Хотя оба состояния связаны с преобладанием симпатического тонуса, распределение крови в организме при этом неодинаково. У человека гнев сопровождается расширением сосудов лица, страх — их сужением (от гнева багровеют, от страха бледнеют). Такова же, по-видимому, реакция сосудов верхних конечностей. Аналогичные различия можно было бы обнаружить и у животных, если тщательно проверить распределение крови в организме и другие вегетативные эффекты.

Центральный механизм реакции ярости локализуется на двух уровнях — в гипоталамусе и в лимбической системе. Действительно, раздражая гипоталамус и миндалину, легко вызвать ярость у кошек, а повреждение соответствующих областей мозга делает «ручными» и тихими даже таких свирепых животных, как дикие крысы и дикие кошки [40, 41].

Теперь последний вопрос: существует ли наряду с подсистемой ярости реципрокная ей подсистема, ответственная за состояние успокоения? Об этом нам известно даже больше, чем о реципрокных взаимоотношениях в системе, контролирующей страх. Действительно, многочисленные работы свидетельствуют, что при повреждении гипоталамуса или лимбического мозга животное, которое было до операции ручным, впадает в неукротимую ярость [44, 45]. По-видимому, при операции разрушаются центры, которые в норме подавляют реакцию ярости. Возникает вопрос, не контролируется ли состояние облегчения, наступающее при избавлении от страха, и состояние успокоения, сменяющее ярость, одним центром, или для каждого из этих состояний существует свой центр. Против идентичности этих двух центров, по-видимому, свидетельствует тот факт, что животные, которые после повреждения определенной области мозга впадают в ярость, не становятся при этом более пугливыми.

Заканчивая рассмотрение ярости и наступательных рефлексов, следует подчеркнуть радикальное отличие их от на первый взгляд сходного поведения, связанного с нападением хищника на свою жертву, которое, как было показано, можно вызывать электрическим раздражением латерального ядра гипоталамуса [46, 47]. Совершенно ясно, что эта реакция

не имеет ничего общего с защитной функцией организма, поскольку жертва хищника намного слабее и ничем ему не угрожает. В данном случае речь идет о составном компоненте охотничьего инстинкта, который, следовательно, принадлежит не к защитной, а к сохранительной деятельности.

8. ПОДГОТОВИТЕЛЬНАЯ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ (ПОИСКОВЫЕ РЕФЛЕКСЫ)

Как мы подчеркивали в разд. 5, большинство раздражителей, падающих на рецептивные поверхности, сами по себе не имеют какого-либо определенного биологического значения; они лишь служат для последующей приспособляемости организма к окружающей среде. Чтобы выполнять это назначение, такие раздражители должны восприниматься и распознаваться возможно точнее; эта потребность привела к формированию группы исполнительных рефлексов, которые мы называли рефлексами нацеливания. Можно, однако, предсказать, что поведение, связанное с реакцией на такие раздражители (его лучше всего назвать исследовательским поведением), никоим образом не сводится лишь к «нацеливанию» на стимул-объекты, которые уже собственно попали на соответствующую рецептивную поверхность. Организм способен отыскивать эти объекты и тогда, когда они находятся вне рецептивной поверхности, или, иными словами, способен к особому виду подготовительного поведения, которое служит этой цели. Назовем этот тип поведения поисковым поведением или поисковыми рефлексам. Движущим началом, контролирующим поисковое поведение, считают *любопытство*. Мы примем этот термин, обозначив им физиологические процессы, которые лежат в основе поискового поведения.

Теперь анализируем уже знакомым нам методом особенности поисковых рефлексов.

По поводу раздражителей, вызывающих поисковое поведение, многое еще не ясно. Поисковое поведение обслуживает многие другие виды подготовительной активности организма — например, поиск пищи, поиск существа противоположного пола или поиск подходящего места для сна. Однако этот вид поведения весьма отличается от собственно исследовательского поведения, поскольку здесь речь идет о поиске уже известного стимул-объекта, тогда как исследовательское поведение устремлено на поиск *новых* раздражителей, которые пока еще не имеют определенного биологического значения для организма. Это положение лучше всего подтверждается тем фактом, что исследовательская деятельность возможна и в отсутствие какой бы то ни было другой подготовительной деятельности, направленной к конкретной цели.

Полное отсутствие стимулов в течение длительного времени невыносимо для организма; разнообразие раздражителей почти также необходимо организму, как пища и вода. На этом основании мы должны отнести исследовательское поведение к сохранительной деятельности и попытаться найти какие-то внутренние (гуморальные) факторы, регулирующие это поведение. Можно предположить, что нейроны всех афферентных систем находятся в норме в активном состоянии, как бы «питаясь» внешними раздражителями. Если такого рода раздражителей нет — т. е. когда наступает своеобразный «голод» на раздражители, — вступает в действие гипотетическая «исследовательская система» мозга, которая стремится активизировать исследовательское поведение и тем самым восстановить гомеостаз сенсорных систем. Следует добавить, что многократно предъявленный нейтральный раздражитель становится привычным и перестает вызывать исследовательские рефлекс; поэтому

внешние раздражители должны вызывать у субъекта интерес либо своей новизной, либо тем, что они ассоциируются с некоторыми врожденными функциями организма.

Можно предположить, что, кроме этого общего, квазигуморального механизма, существует еще один механизм регуляции исследовательской деятельности, аналогичный по действию постисполнительной деятельности, активизирующей пищевой поиск. Ведь если субъект, привыкнув, перестает через некоторое время обращать внимание на тот стимул-объект, который вызывал рефлекс нацеливания, то у него сразу же «возникает аппетит» на новые раздражители, т. е. исчезновение рефлекса нацеливания само по себе служит стимулом для поискового рефлекса. У животных в такой ситуации поисковые рефлексы обычно образуют как бы цепь, где каждый предыдущий рефлекс служит раздражителем следующего. Систематическое исследование новой среды, нового предмета путем осмотра и обнюхивания, так хорошо известное у крыс, кошек и собак, и путем осмотра и ощупывания у приматов может служить хорошим примером такого рода цепей поисковых рефлексов и рефлексов нацеливания. Нельзя не видеть сходства между этой перемежающейся последовательностью любопытства и рефлексов нацеливания с аналогичной последовательностью голода и принятия пищи, типичной для пищевого поведения приматов.

Ясно, что для перемещения исследовательских рефлексов с одного стимул-объекта на другой необходимо, чтобы исчез рефлекс нацеливания, направленный на первый раздражитель, дабы внимание субъекта могло переключиться на следующий. В зрительной системе такое прерывание осуществляется специальным корковым механизмом, локализованным в лобной зрительной зоне. Действительно, при повреждении этой зоны у людей нарушаются рефлексы фиксации и слежения. Такой больной не в состоянии отвести взгляд от наблюдаемого предмета; при чтении он вынужден водить пальцем по строчкам, переводя взгляд вслед за пальцем. Возможно, подобные механизмы «преодоления» рефлексов нацеливания существуют и для других анализаторов, но, насколько мне известно, систематически их еще не изучали.

Эффект любопытства, как и эффект голода, состоит в активации системы двигательного поведения и, по определению, сильной активации афферентных систем. Эти эффекты можно наблюдать в опытах с ограничением сенсорного притока, когда субъекта долгое время подвергают действию монотонных внешних раздражителей. В результате у него появляются яркие образы или даже галлюцинации различных модальностей (см. гл. IV) и беспокойство [48]. Поразительно, насколько это состояние напоминает то, которое развивается при длительном голодании.

Аналогия между голодом на пищу и «голодом» на разнообразные внешние раздражители углубляется тем, что и в том и другом случае наблюдается особого рода «аппетит» на определенные виды раздражителей. Например, можно наблюдать «тягу» к раздражителям именно той модальности, какой касалось ограничение сенсорного притока. И соответственно одну из модальностей, например «зрительное любопытство», можно предельно «насытить» длинными сериями разнообразных зрительных раздражителей (подобное чувство возникает часто в картинных галереях), оставив «слуховое любопытство» неутоленным, и наоборот.

И последнее, центральный механизм, контролирующий исследовательское поведение, пока еще не изучен. Мы не знаем, существует ли на уровне гипоталамуса соответствующий контролирующий механизм, но на корковом уровне он несомненно имеется. Так, одно из наиболее характерных последствий фронтальной лоботомии у людей — это снижение или даже утрата любопытства при полной сохранности рефлексов наце-

ливания. Именно это прежде всего и отличает лоботомированных больных от здоровых людей и делает их так похожими на автоматы.

Вместе с тем известны случаи, когда у лоботомированных больных исследовательское поведение особенно подчеркнуто: они стремятся тщательно обследовать все находящиеся вокруг предметы, постепенно переключая свое внимание с одного на другой [49]. Возможно, в этих случаях послеоперационный рубец служит раздражителем системы исследовательского поведения. Можно, однако, предположить существование реципрокной системы, подавляющей любопытство.

Хотя соответствующих наблюдений на животных мало и они не систематизированы, описаны случаи, когда животные с повреждениями мозга, которые ведут себя в остальном нормально, не обнаруживают никакого интереса к окружающему, и, наоборот, случаи, когда исследовательская активность таких животных крайне преувеличена. Работы, где бы проводились систематические исследования этого вопроса, мне, к сожалению, не известны.

Заканчивая анализ подготовительного исследовательского поведения, отметим, что исследовательский рефлекс — не единственный вид реакции на биологически индифферентные раздражители. Многие такие раздражители, особенно когда индивидуум сталкивается с ними впервые, вызывают реакции, подобные страху; возникает испуг и ряд симпатических эффектов. Реакции этого типа бывают наиболее сильно выражены у животных, пугливых по самой своей природе (независимо от того, является ли эта их пугливость индивидуальным или видовым признаком). Очень важно не путать эти реакции с исследовательскими, потому что контролируются они совершенно разными и даже антагонистическими механизмами. В самом деле, если животное в процессе исследовательской активности наталкивается на стимул-объект, который по тем или иным причинам вызывает подобную страху «ориентировочную реакцию», его поведение сразу же меняется. Исследовательское поведение прекращается, и животное либо замирает на некоторое время (реакция пассивного страха), либо отступает в более знакомое и безопасное место. Только после нескольких встреч индивидуума с этим стимул-объектом, когда происходит угашение этой подобной страху ориентировочной реакции, вновь проявляется исследовательская активность. Такое переключение с одной реакции на другую можно часто наблюдать у детей, когда какой-то предмет, на взгляд ребенка странный и чуждый, или незнакомый человек вызывают сначала страх (крик или попытку убежать), затем ориентировочную реакцию испуга и в конце концов, когда и она угасает, проявляется любопытство и поисковое поведение [50].

9. ОБЩИЕ СВОЙСТВА РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ ПОДГОТОВИТЕЛЬНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ. КОНЦЕПЦИЯ ДРАЙВА И ЭМОЦИИ

Из приведенного обсуждения различных видов подготовительной безусловнорефлекторной активности организма отчетливо следует, что, несмотря на некоторые различия, всем им присущи некоторые общие свойства.

1. Активация моторной поведенческой системы, которая проявляется двигательным возбуждением и повышением эффективности двигательных реакций. Хотя конкретные паттерны двигательного возбуждения для разных форм активности в какой-то мере различаются, а благодаря индивидуальному и групповому опыту эти различия становятся еще более выраженными, само явление активации свойственно и голоду, и подготовительной фазе полового поведения, и страху, и ярости, и любопытству. Единственное исключение, пожалуй, составляет пассивный страх, когда животное замирает на месте.

2. Активация афферентных систем, позволяющая животному с большой точностью выявить в окружающей среде именно те раздражители, которые имеют отношение к данному виду активности. Опять-таки несомненно, что для каждого конкретного вида активности характерна активация своего анализатора; сам же факт активации афферентной системы имеет место при всех видах такой деятельности.

3. Повышение тонуса симпатической системы, наиболее отчетливо заметное (хотя и несколько различающееся по паттерну) при таких видах активности, как активная оборона и наступление, присуще также и другим видам подготовительной активности.

Если механизм активации моторной поведенческой системы в сфере подготовительной активности изучен недостаточно подробно, то механизм активации афферентных систем, по-видимому, более ясен. Первые предположения о принципе его работы были высказаны Джаспером [51—53], который показал, что неспецифические ядра таламуса («ретикулярная система таламуса») способны передавать облегчающие воздействия с нижних уровней эмотивной системы к соответствующим областям коры. Именно с этим, по-видимому, связан диффузный (хотя и не абсолютно хаотический) характер проекции этой системы на кору мозга и ее независимость от специфических афферентных систем.

Повышение симпатического тонуса осуществляется через нисходящие пути, идущие от гипоталамуса и центрального серого вещества (педункулярный тракт) [54].

Центры всех систем, контролирующих подготовительную активность, локализуются, по крайней мере, на двух уровнях — в гипоталамусе и в лимбической зоне. Полагают, что гипоталамические центры контролируют и координируют в основном безусловнорефлекторный компонент подготовительной активности, а лимбическая зона служит главным образом для ассоциации этих врожденных видов активности с совпадающими индифферентными раздражителями; на основе этих ассоциаций впоследствии формируется условнорефлекторная деятельность организма.

Далее, есть достаточные основания считать, что все подготовительные системы состоят из двух параллельных реципрокных подсистем, из которых одна вызывает определенную активность, а другая подавляет ее. Так, подсистема голода реципрокно связана с подсистемой насыщения, подсистема страха — с подсистемой облегчения, а подсистема ярости — с подсистемой успокоения. По-видимому, даже подсистеме любопытства противостоит реципрокная подсистема, которую можно назвать подсистемой безразличия.

Наконец, все системы, контролирующие сохранительную активность, а возможно и защитную, обладают интрацентральными хеморецепторами, т. е. некоторые из их афферентных нейронов снабжены собственными рецепторами (по-видимому, на дендритах), реагирующими на молекулы различных веществ в межклеточной жидкости. Наличие таких интрацентральных хеморецепторов в системах пищевого и полового поведения на уровне гипоталамуса можно считать экспериментально доказанным [55]. Возможно, они существуют и в системах «страх — облегчение» и «ярость — успокоение».

В рамках представленного здесь обсуждения можно легко объяснить тот удивительный на первый взгляд факт (на который указывали многие исследователи), что слабое раздражение самых разнообразных точек в гипоталамусе и лимбической зоне вызывает однотипную картину перцептивной настороженности, которая проявляется тем, что животное оглядывается, что-то ищет, настораживает уши, принохивается; у него расширяются зрачки. На ЭЭГ при этом отмечается десинхронизация.

Создается впечатление, что «ориентировочная реакция» имеет в мозгу широкое представительство, перекрывающее точки, которые соответствуют описанным выше видам подготовительной активности. Однако этот вывод неправилен. Если признать, что сенсорная активация характерна для всех видов подготовительной активности организма, то описанную картину поисковых рефлексов и рефлексов нацеливания легко представить себе как первую стадию этих видов активности. И действительно, если применить более сильный или более длительно действующий раздражитель, то мы увидим, как эта «ориентировочная реакция» переходит в страх, ярость или голод.

Теперь, по-видимому, целесообразно ввести ряд общих терминов, которые будут недвусмысленно обозначать различные аспекты рассматриваемых явлений и нервные структуры, от которых они зависят.

Нервные процессы, контролирующие основные виды подготовительной активности организма (будь то безусловные или условные) и направляющие организм на осуществление исполнительных рефлексов или оберегающие его от воздействия вредных агентов, мы будем называть словом «драйв» (drive), что приблизительно соответствует таким понятиям, как «побуждение», «мотив». Те формы поведения, которые связаны с этими процессами, назовем драйв-рефлексами. Субъективные переживания, связанные с определенными видами драйвов (знакомые каждому из самонаблюдения), назовем эмоциями. Надо полагать, что они свойственны и высшим животным.

Как было показано выше, большинство драйвов, а возможно и все, имеют свои физиологические антиподы; по сути — это состояния, следующие за удовлетворением данного драйва (когда голод утолен, опасность миновала и т. д.). Мы видели, что эти состояния порождаются не просто понижением возбудимости определенных центров, контролирующих данный драйв, но приведением в действие других центров, которые реципрокно связаны с первыми и потому оказывают на них тормозное действие. Представляется разумным назвать физиологические аспекты такого состояния антидрайвом. Это примерно то, что Торндайк называл *satisfying state of affairs*; как мы покажем позднее, эти состояния имеют огромное значение в формировании приобретаемого двигательного поведения. Психологический эквивалент состояния антидрайва я предлагаю называть настроением (*moods*). Действительно, чувство удовлетворения после хорошего обеда и чувство облегчения при избавлении от опасности точнее всего, вероятно, можно охарактеризовать как настроение, ибо делать при этом уже, так сказать, нечего. К этой категории я отнес бы и чувство печали — пассивное состояние человека, смирившегося со своей судьбой (хотя, конечно, об «удовлетворении» в этом случае говорить не приходится).

Совершенно очевидно, что система, контролирующая драйвы и антидрайвы, анатомически и функционально отличается от той системы, которая ответственна за анализ внешнего мира (т. е. восприятий) и за соответствующие реакции на отдельные паттерны стимулов. Поэтому мы предлагаем называть рассматриваемую систему *эмотивной*, или *мотивационной*; систему же, связанную с отдельными восприятиями и специфическими поведенческими актами, — *познавательной*, или *гностической* системой.

Различия между этими двумя системами станут более понятными в ходе дальнейшего обсуждения. Здесь же мы укажем лишь наиболее яркие из них.

1. Эмотивная и познавательная системы обслуживаются двумя разными центральными нервными структурами. Познавательная система действует через специфический отдел мозга — отдел с более или менее

четкой локализацией, где пути, ведущие от рецепторов к центрам и от центров к эффекторам, отличаются строгой топографической упорядоченностью. К этой системе относятся специфические ядра таламуса (проекционные и ассоциативные) и неокортекс (проекционный и ассоциативный). Все эти области мы назовем *познавательным мозгом*. Эмотивная система действует через так называемый неспецифический отдел мозга, в котором топографическая упорядоченность почти или вовсе не выражена. Сюда следует отнести ретикулярную систему, гипоталамус, интралиминарные таламические ядра и обонятельный мозг (лимбическая система). Все эти области мы назовем *эмотивным мозгом* [56].

2. Рецептивные поверхности познавательной системы состоят из более или менее сложных рецепторов, находящихся либо на поверхности тела, либо в особых углублениях, а также в мышцах и суставах. Одновременные и последовательные паттерны стимулов, воздействующих на эти рецепторы во всевозможных комбинациях, весьма точно и тонко регулируют паттерны двигательных реакций.

Рецептивная же часть эмотивной системы имеет совершенно иной характер. Во-первых, главную роль в возникновении сохранительных драйв-рефлексов и, по-видимому, вспомогательную — в защитных драйв-рефлексах играет интрацентральная хеморецептивная зона гипоталамуса. Во-вторых, в тех случаях, когда драйв-рефлексы вызываются экстероцептивными раздражителями, осуществляется это за счет их «протопатических» (эмотивно окрашенных) компонентов, анатомически и функционально отличающихся от «эпикритических», играющих основную роль в познавательных рефлексах. Действительно, существуют многочисленные данные, показывающие, что любая афферентная система имеет коллатерали или даже отдельные периферические пути, непосредственно доставляющие информацию через ретикулярную систему на нижний или высший уровни эмотивного мозга. И потому при раздражениях разных модальностей регистрируются потенциалы действия в ретикулярной формации, гипоталамусе и лимбической зоне. Для дальнейшего рассмотрения будет удобно ввести термин — *эмотивный анализатор*, обозначив им афферентную часть всех драйв- и антидрайв-рефлексов.

Следует, однако, добавить, что познавательные аспекты раздражителей, принимаемых неокортексом, также играют роль в возникновении отдельных драйв-рефлексов. Так, некоторые зрительные раздражители, вызывающие врожденный охотничий инстинкт, страх или половое влечение, по-видимому, слишком сложны для передачи через более примитивную протопатическую систему и требуют посредничества познавательной части зрительного анализатора. В этом отношении такие раздражители сходны с условнорефлекторными драйв-стимулами, которые по определению имеют чисто познавательный характер.

3. Симптомы повреждения познавательного мозга и мозга эмотивного у животных и у людей в корне различны. Повреждения познавательного мозга в зависимости от локализации связаны с нарушениями какой-то отдельной познавательной функции на определенном уровне сложности. При повреждениях такого характера отмечается выпадение какой-то определенной функции; нарушения могут оказаться очень серьезными (если повреждения достаточно обширны и имеют «критическую» локализацию), однако «личность» в целом сохраняется, что объясняется целостностью эмотивного мозга. Нарушения эмотивного мозга не влияют на познавательные функции субъекта (если только они не блокированы эмоциональными расстройствами), но приводят к явным эмотивным симптомам, которые могут коренным образом изменить «личность» субъекта. Агрессивность, боязливость, изменения со стороны полового пове-

ления, нарушение социальных взаимоотношений и т. д. — весьма характерные последствия таких повреждений.

4. Соответственно и электрическое раздражение познавательного мозга и мозга эмотивного — как у человека, так и у животного — порождает совершенно разные эффекты. Раздражение неокортекса вызывает у человека в зависимости от локализации либо ощущения различных модальностей, либо движения, но эти ощущения обычно лишены эмоциональной окраски. То же самое происходит и при раздражении гомологичных зон коры у животных. Раздражение эмотивного мозга приводит к явным эмоциональным переживаниям, которые сопровождаются резко выраженными вегетативными эффектами. Приводимые ниже опыты с самораздражением показывают, что стимуляция познавательного мозга мотивационно нейтральна, тогда как раздражение эмотивного мозга имеет выраженную мотивационную окраску — положительную или отрицательную [57].

10. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ ДРАЙВ-РЕФЛЕКСАМИ И ИСПОЛНИТЕЛЬНЫМИ РЕФЛЕКСАМИ

Теперь мы подходим к одной из наиболее спорных проблем: каковы взаимоотношения между драйвом и соответствующим исполнительным актом? Поскольку эти взаимоотношения в сфере сохранительной и защитной активности организма не совсем одинаковы, мы рассмотрим их раздельно. В качестве примера сохранительной активности возьмем акт еды.

Влияние голода на исполнительное пищевое поведение сравнительно понятно. Как отмечалось выше, драйв голода вызывает активацию афферентной системы, в частности вкусового и обонятельного анализаторов, а также активацию двигательной системы, в частности жевательных мышц. При попадании пищи в рот сила жевательных движений зависит от интенсивности голода. Такое же влияние голод оказывает на слюноотделение [58].

Однако обратная зависимость — влияние исполнительного рефлекса на драйв голода — не столь очевидна. Интересно выяснить, как влияет исполнительный акт на голод — усиливается ли последний, остается неизменным или уменьшается? Чтобы ответить на этот вопрос, попытаемся установить, что происходит с эффектами голода при исполнительном акте еды.

Что касается общей двигательной активации, то всякий знает, как сразу же успокаивается животное, получив пищу, и как оно полностью сосредоточивается на еде. Такое же успокоение наступает у грудного ребенка, как только губы его коснутся материнского соска; все мышцы при этом расслабляются, на лице появляется выражение удовлетворения и блаженства. Стоит отнять у него сосок, как возвращается прежнее состояние возбуждения и напряженности. Такую же картину можно наблюдать и в условнорефлекторных опытах с голодными собаками, пока они не привыкнут к периодическому кормлению. Итак, есть все основания утверждать, что на время акта еды активация моторной поведенческой системы снимается задолго до того, как наступает состояние насыщения.

Активация афферентной системы (второй признак голода) также становится менее выраженной. В состоянии голода субъект ощущает тревогу и обращает внимание на малейшие изменения во внешней среде; на время еды его перцептивная реактивность падает: поглощенная едой собака почти не реагирует на внешние раздражители, если эти раздражители не настолько мощны, чтобы подавить исполнительную реакцию.

Указанное снижение реактивности менее выражено у животных, у которых акт еды осуществляется не непрерывно, например у приматов.

Можно высказать предположение, будто оба эти эффекта обусловлены не подавлением самого драйва голода во время акта еды, а просто направлением двигательной и сенсорной активации по специфическим каналам. Акт еды и вкусовой раздражитель могут подавлять другие двигательные реакции и другие рефлексы нацеливания, оставляя неизменной интенсивность драйва голода. Если это так, то можно ожидать, что еще один эффект голода — сокращения желудка (которые не имеют отношения к соматомоторным и соматосенсорным функциям) — не изменится или даже возрастет в начале акта еды.

Опыты на животных с фистулой желудка, которые неоднократно ставились для выяснения этого вопроса, дали недвусмысленные результаты. И. П. Павлов в своем классическом исследовании пищеварительных желез указывал, что спонтанные сокращения желудка исчезают либо когда наступает возбуждение при виде пищи, либо при мнимом кормлении [5]. Позже эту проблему тщательно изучали Болдырев [59] и другие авторы [60], получившие аналогичные результаты: как только в рот животного вкладывали пищу, тотчас же наступало расслабление желудка и прекращение «голодных» сокращений. (Эти опыты будут более подробно описаны в гл. VI.)

Очень важные наблюдения, касающиеся данной проблемы, были сделаны Карлсоном [65] на известном больном с фистулой желудка (Фред Власек). Этот больной обычно питался таким образом, что предварительно прожеванную им пищу вводили затем в желудок через фистулу шприцем. Голодные сокращения желудка регистрировали с помощью наполненного воздухом баллона, введенного в желудок; их можно было даже видеть простым глазом через фистулу.

Когда в состоянии голода, которому соответствовали регулярные и продолжительные сокращения желудка, больной брал в рот пищу, сокращения немедленно прекращались и не возобновлялись до тех пор, пока пища находилась во рту. Как только больной выплевывал пережеванную пищу и ополаскивал рот теплой водой, желудок снова начинал сокращаться, причем иногда более интенсивно. Сокращения желудка прекращались и под влиянием вкусового раздражителя, например куска сахара.

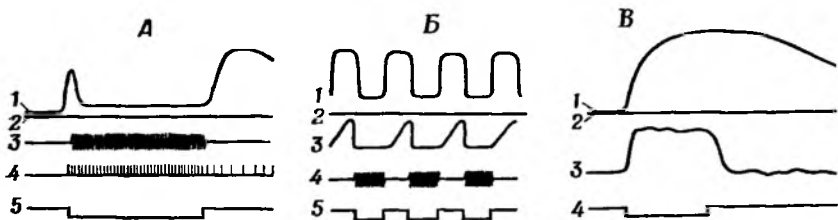
Если больного просили произвести жевательные движения без пищи, голодные сокращения не приостанавливались; если он жевал что-нибудь несъедобное (например, парафин), то сокращения лишь частично подавлялись и вскоре возобновлялись с прежней силой, несмотря на то, что больной продолжал жевать.

Эти наблюдения отчетливо показывают, что вкусовое раздражение, приводящее к пищевой исполнительной реакции, на время своего действия подавляет голодные сокращения желудка, а прекращение этого действия ведет к возобновлению сокращений, иногда с явлением отдачи.

Итак, мы приходим к выводу, что во время исполнительной пищевой активности сам драйв голода временно подавляется с тем, чтобы восстановиться с явлением отдачи, когда эта активность прерывается (при условии, если полное насыщение не наступило). На фиг. 5, А приведена схема, иллюстрирующая связь между безусловнорефлекторным драйвом голода и соответствующим исполнительным рефлексом¹.

¹ Мне хотелось бы отметить, что мысль о тормозном влиянии исполнительной пищевой активности на драйв-рефлекс голода была впервые выдвинута С. Солтысыком, идеи которого вообще во многом прояснили мои собственные представления в этой области.

Многим может показаться парадоксальным утверждение, будто на время акта еды голод подавляется. Это объясняется тем, что у человека акт еды осуществляется не непрерывно, как у многих животных. Мы кладем кусочек пищи в рот вилкой, ложкой или палочками для еды (причем это действие является инструментальной реакцией, пробуждаемой голодом), жуем и глотаем, затем берем следующий кусочек и т. д. Поэтому, если голод и подавляется присутствием пищи во рту, то, как только кусок пищи проглатывается, голод тут же вновь возвращается,



Фиг. 5. Схема, иллюстрирующая отношения между безусловным драйв-рефлексом и исполнительным безусловным рефлексом.

А. Рефлекс голода и рефлекс на пищу при непрерывном акте еды: 1 — фактический уровень голода (гипотетически); 2 — исходный уровень; 3 — жевание; 4 — слюноотделение; 5 — пребывание пищи во рту. Б. Рефлекс голода и рефлекс на пищу в случаях, когда акт еды не носит непрерывного характера: 1 — фактический уровень голода; 2 — исходный уровень; 3 — инструментальные двигательные акты, обеспечивающие поглощение пищи; 4 — жевание; 5 — пребывание пищи во рту. В. Рефлекс страха и оборонительный сгибательный рефлекс: 1 — фактический уровень голода (гипотетически); 2 — исходный уровень; 3 — сгибание конечности; 4 — раздражение электрическим током. Отметим, что в случае А начальное повышение уровня голода происходит благодаря условнорефлекторному процессу, когда субъект замечает порцию пищи и берет ее в рот.

да еще с некоторой отдачей. Таким образом, периоды усиления и подавления голода чередуются, быстро сменяя друг друга, и поэтому самонаблюдение не дает возможности сделать правильный вывод (фиг. 5, Б). Однако, проделав следующий простой опыт, можно легко убедиться в правильности высказанного выше утверждения.

Все мы хорошо знаем, что от такой еды, как орехи, финики, маслины и т. п., страшно трудно оторваться. «Поклевывая» их понемногу и не насыщаясь вполне, мы обычно никак не можем остановиться — рука сама неудержимо тянется за следующим орехом или фиником. Происходит это, несомненно, потому, что сразу после проглатывания каждого кусочка драйв голода сильно возрастает. Чтобы прервать эту принудительную последовательность актов еды, мы решаем взять в рот целую пригоршню лакомства, а остальное спрятать. Эта мера представляется нам несомненно эффективной, и мы надеемся, наконец, пресечь таким образом свое желание брать еще и еще. Однако, как только вся порция окажется съеденной, мы снова чувствуем сильнейшее желание взять еще кусочек. И только если у нас хватит сил какое-то время противостоять соблазну, это желание постепенно ослабевает и исчезнет.

Это ясно показывает, что главной причиной данного специфического драйва голода служит явление отдачи после завершающего акта.

Можно допустить еще одно возражение против гипотезы о тормозном влиянии вкуса пищи на драйв голода: рассматриваемый процесс торможения отличается от торможения, которое имеет место при насыщении (см. разд. 11). По-видимому, главное различие между этими двумя состояниями заключается в том, что торможение центров голода носит при насыщении характер длительного процесса, а во время акта еды оно действует на фоне сильного возбуждения системы голода и поэтому прерывание еды тотчас же вызывает усиление голода как некую реакцию отдачи, что и проявляется возобновлением еды. Конечно, при интенсив-

ном драйве голода подавление его актом еды не может быть полным. Голодный человек ест торопливо и прожорливо — еще не проглотив один кусок, он берет в рот следующий. Такую же картину можно наблюдать и у очень голодных собак. Поэтому-то слишком сильный голод не способствует наступлению исполнительной реакции, а мешает ее нормальному развитию.

Наша гипотеза о тормозном влиянии вкуса пищи на драйв голода подтверждается, кроме того, соответствием специфичности драйва определенному типу пищи. В предыдущем разделе указывалось, что в зависимости от потребностей организма в данный момент голод может быть избирательным: предпочтение отдается какому-то одному виду пищи. Если дать животному надлежащую пищу, то она полностью удовлетворяет данный вид голода, вызывая его оптимальное подавление на время еды и оптимальную реакцию отдачи потом. Но, если животному дать неподходящую пищу, удовлетворение оказывается менее полным из-за более слабого подавления данного конкретного вида голода. Если мы жуем совершенно безвкусный предмет, например жевательную резинку, то голод вообще не подавляется. Таким образом, определенные виды голода строго соответствуют определенным вкусовым свойствам; они подходят друг к другу, как ключ к замку. Конечно, это соответствие не абсолютно, потому что очень голодный субъект крайне не разборчив и ест все подряд.

Точно такая же связь существует между драйвом любопытства, проявляющимся поисковыми рефлексам, и исполнительными рефлексам нацеливания. Рассмотрим, например, зрительное исследовательское поведение. С одной стороны, зрительные поисковые рефлекс, состоящие в сканировании окружающих предметов, облегчают возникновение рефлекса фиксации, если по какой-то причине данный стимул-объект привлеч внимание субъекта. С другой стороны, когда рефлекс фиксации действует, происходит активное торможение поискового рефлекса. Как говорилось выше (см. разд. 8), для восстановления поисковой активности или переключения внимания на другой стимул-объект необходим специальный механизм преодоления этого торможения.

Следует подчеркнуть, что выводы, к которым мы пришли из анализа взаимоотношений подготовительного и исполнительного рефлексов в сфере сохранительной активности, полностью согласуются с наблюдениями этологов над инстинктивным поведением [62]. Было показано, что последовательные стадии врожденного полового поведения животных связаны между собой по принципу отрицательной обратной связи: каждая последующая стадия оказывает тормозное влияние на предыдущую при условии полного удовлетворения драйва. То же относится и к системе охотничьего инстинкта.

Важно выяснить, существует ли такая же связь между подготовительным и исполнительным рефлексам и в сфере защитной активности. Несомненно (так же как и при сохранительной активности), такие драйвы, как страх или ярость, облегчают соответственно реакцию отступления или наступательную реакцию. Однако эта аналогия не распространяется на обратные отношения: тормозящего влияния исполнительного рефлекса отступления на драйв страха или ярости не наблюдается.

Мы уже знаем (разд. 7), что вредящий раздражитель обычно оказывает двоякое действие: он вызывает определенную исполнительную реакцию, специфичную для данного раздражителя, и общую реакцию страха. Таким образом, драйв страха функционирует не только после окончания воздействия вредящего раздражителя, но и во время его приложения (фиг. 5, В). Иными словами, мы допускаем существование физиологического различия между действием привлекающих раздражите-

лей, которые вызывают сохранительную исполнительную реакцию, и отвергаемых раздражителей, приводящих к защитной исполнительной реакции. Мы увидим далее, что как раз это различие и объясняет совершенно разные функции этих категорий раздражителей при выработке инструментального условного рефлекса.

Итак, резюмируем:

1. Каждый драйв-рефлекс, связанный как с сохранительной, так и с защитной активностью, облегчает наступление соответствующего исполнительного рефлекса.

2. Если в сфере сохранительной активности исполнительный рефлекс оказывает тормозное влияние на соответствующий драйв, то в сфере защитной активности исполнительный рефлекс подобного влияния не оказывает.

3. После окончания исполнительного безусловного рефлекса функционирует соответствующий драйв-рефлекс. В сфере сохранительной активности он «запускается» последствием исполнительного безусловнорефлекторного стимула, а в сфере защитной активности он продолжается дольше, чем действие этого стимула.

11. ПРОБЛЕМА АНТИДРАЙВА

Итак, эмоциональная сторона активности животных охватывает два диаметрально противоположных состояния: драйвы и антидрайвы. Если главная особенность драйвов сводится к общей мобилизации двигательной системы организма, то основное свойство антидрайвов — демобилизация и успокоение. Хотя общий паттерн всех драйвов во многом одинаков и на первый взгляд они порой даже неразличимы (поймите, например, почему кричит младенец), они несомненно качественно различны.

Относится ли сказанное и к антидрайвам? Ранее мы обсудили природу насыщения при утолении голода, облегчения при избавлении от страха и успокоения, наступающего вслед за яростью. Добавим еще половое удовлетворение, «насыщение» сном и т. д. Существует ли некий общий «фонд» антидрайва для всех этих состояний или каждый из них «приписан» к своему виду драйва?

Накоплены многочисленные данные в пользу существования отдельных видов антидрайва, соответствующих определенным видам драйва. Пожалуй, наиболее убедительные из них — это результаты опытов Олдса с самораздражением (которые мы обсудим позднее). Олдс показал, что состояние удовлетворения, вызванное раздражением отдельных точек эмотивного мозга, отнюдь не анонимно, а связано с конкретными драйвами. Это было доказано тем, что изменение интенсивности пищевого или полового драйва по-разному влияет на частоту самораздражений в зависимости от того, в какой точке находится вживленный электрод — в центре пищевого или полового «вознаграждения» [63]. Кроме того, несомненно, что возникновение антидрайва страха, когда опасность миновала, вовсе не обязательно сопровождается антидрайвом голода, и наоборот, как это было бы, если бы оба состояния зависели от одного физиологического процесса.

В связи со структурой антидрайвов возникает еще один важный вопрос: существует ли для каждого драйва только один вид антидрайва? К сфере защитной активности этот вопрос не относится: в этой сфере соответствующий механизм антидрайва приводится в действие в любом случае, когда по той или иной причине проходит страх или ярость.

В сфере же сохранительной активности дело обстоит не так просто, поскольку здесь мы встречаемся с двумя (или, как будет показано ни-

же, даже с тремя) различными аспектами действия антидрайва. Во-первых, имеет место удовлетворение данного конкретного вида драйва, например получение необходимого вида пищи в нужном количестве. Но, как мы уже знаем, сам исполнительный акт — это также состояние (отметим, весьма динамичное и фазическое состояние) временного удовлетворения драйва, и есть достаточно оснований полагать, что оно связано с торможением драйва. Вот почему возникает вопрос: имеем ли мы в этих двух случаях (при исполнительном рефлексе и при состоянии насыщения) дело с одним и тем же явлением, зависящим от одной системы антидрайва, или это два различных явления, относящихся к двум разным системам?

Можно было бы допустить, что вкусовой раздражитель, который, как мы видели выше, сразу же подавляет голодные сокращения желудка, активирует центр насыщения, а последний вызывает кратковременное частичное торможение сильно возбужденного центра голода. Этот механизм в противоположность подлинному насыщению должен быть не «тоническим», а «фазическим», поскольку он находится в динамическом равновесии с сильно активированным центром голода, способным к явлению отдачи при прекращении действия вкусового раздражителя.

Слабое место этой гипотезы в том, что в соответствии с ней после повреждения центра насыщения в вентромедиальном гипоталамусе поедание пищи не должно бы оказывать тормозное влияние на драйв голода. Поэтому (как будет объяснено ниже) инструментальный условный рефлекс не мог бы вырабатываться. Хорошо известно, что на самом деле этого не наблюдают.

Можно сделать другое допущение — о наличии более тесной анатомической связи между механизмом антидрайва, активируемым во время еды, и драйвом голода; нейроны антидрайва могут быть просто разбросаны в латеральном гипоталамусе среди нейронов драйва. Иными словами, латеральный гипоталамус может служить центром, контролирующим и драйв голода, когда животное хочет есть, и антидрайв голода, когда оно получает еду. Конечно, нейроны, соответствующие обеим подсистемам, должны быть реципрочно связаны.

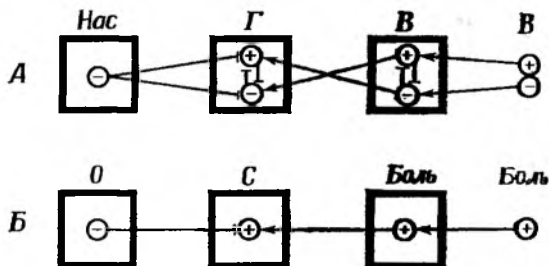
По-видимому, второе допущение физиологически более правдоподобно; мы располагаем многочисленными данными, свидетельствующими, что в анализаторах познавательных систем реципрочно связанные нейроны как бы «перемешаны». В самом деле, так называемые оп- и off-нейроны обнаружены во всех анализаторах (исследованных с помощью микроэлектродов) и представлены на различных уровнях каждой афферентной оси (см. гл. II).

Данная гипотеза не только правдоподобна с физиологической точки зрения, но и представляется весьма плодотворной, поскольку позволяет объяснить ряд функциональных свойств системы пищевого поведения, в частности соответствующую роль латерального гипоталамуса.

Прежде всего допустим, что, как и в других рецептивных системах, вкусовые рецепторы делятся на оп- и off-рецепторы, а нейроны более высоких уровней на оп- и off-нейроны, причем первые возбуждаются, когда пища находится во рту, а вторые — когда пищевой комоч проглатывается. Допустим далее, что импульсы, несущие информацию о вкусе пищи и его последствии, передаются не только в познавательную систему — через вентральное заднемедиальное ядро таламуса к вкусовой зоне коры, но также и на эмотивную систему — в латеральный гипоталамус и лимбическую зону мозга. Импульсы первого типа можно вполне назвать эпикритическими, а вторые — протопатическими. Мы допускаем, что оп-импульсы вкуса пищи активируют нейроны антидрай-

ва голода в латеральном гипоталамусе (которые, может быть, правильнее называть off-нейронами голода) и тормозят оп-нейроны голода, тогда как off-импульсы вкуса пищи, наоборот, возбуждают оп-нейроны голода и тормозят off-нейроны голода (фиг. 6, А).

Согласно этой гипотезе, гипоталамический центр голода в основном (если не полностью) контролируется протопатическими вкусовыми ощущениями, возбуждающими отдельные типы off-нейронов голода, когда пища находится во рту, или соответствующие оп-нейроны голода, когда она проглатывается; а центр насыщения контролируется главным образом гуморальными факторами. Как можно предположить, влияние



Фиг. 6. Отношения между драйв- и антидрайв-нейронами в системах голода и страха.

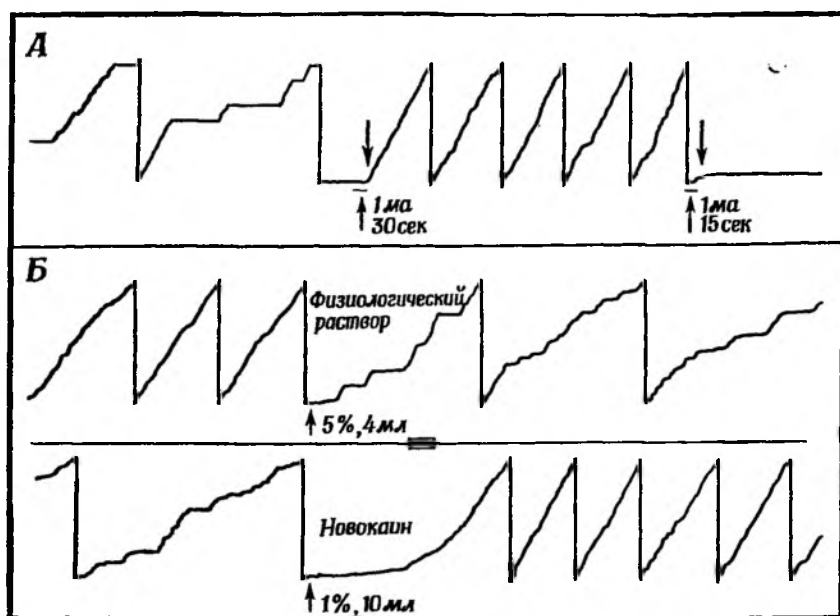
А. Система голод—насыщение. Нас — центр насыщения; Г — центр голода с оп-драйв-нейронами (+) и off-драйв-нейронами (—); В — вкусовые рецепторы и нижний центр вкуса с оп(+)— и off(—) нейронами. Оп-нейроны вкуса пищи активируют off-нейроны голода, а off-нейроны вкуса пищи — оп-нейроны голода. Нейроны насыщения тормозят и оп- и off-нейроны голода. Показаны только протопатические пути воздействия вкуса, и указан механизм воздействия голода для одного питательного вещества. Б. Система страх — облегчение. О — центр облегчения; С — центр страха только с оп-нейронами; Боль — болевые рецепторы и нижний болевой центр. Центр страха однороден; он реагирует непосредственно на протопатический аспект болевых раздражителей.

центра насыщения на центр голода проявляется только в регулировании *общего уровня возбудимости* отдельных типов его нейронов, соответствующих определенным видам питательных веществ. Возбуждение центра насыщения под влиянием гуморальных факторов понижает возбудимость центра голода, а отсутствие такого возбуждения (из-за отсутствия этих агентов) порождает эффект облегчения (ср. фиг. 2). Кроме того, можно допустить, что тормозное влияние центра насыщения на центр голода одинаково затрагивает как оп-, так и off-нейроны голода (фиг. 6, А). Такое допущение позволяет понять, почему, когда субъект сыт, не только уменьшается или исчезает драйв голода, но одновременно снижается или вовсе исчезает удовлетворение (этого драйва), когда пища попадает в рот. И наоборот, когда центр голода освобождается от тормозного влияния центра насыщения, не только повышается аппетит на данную пищу, но параллельно усиливается и удовлетворение (наслаждение), вызываемое ее вкусом. Из сказанного легко понять также, почему при повреждении вентромедиального гипоталамуса основную роль в регуляции потребления пищи играют протопатические свойства вкусовых раздражителей.

Кроме того, рассматриваемая гипотеза объясняет еще одно важное явление, которое до сих пор нельзя было объяснить. Дело в том, что раздражение латерального гипоталамуса может вести к двум противоположным эффектам: с одной стороны, оно повышает драйв голода, вызывая у животного сильнейшее возбуждение, а с другой — может вызвать удовлетворение, о чем свидетельствует частота самораздражения при выработке инструментального условного рефлекса [64, 65]. Кроме того, было показано, что повреждение вентромедиального гипоталамуса или введение в эту область новокаина существенно усиливает

эффект вознаграждения при самораздражении латерального гипоталамуса (фиг. 7).

Эти факты можно объяснить тем, что кратковременное раздражение латерального гипоталамуса возбуждает главным образом off-нейроны голода, и именно те, для которых характерен меньший латентный период и более низкий порог; при более продолжительном раздражении этой зоны в процесс вовлекаются оп-нейроны голода, обладающие



Фиг. 7. Типичный пример записи, иллюстрирующий изменения частоты самораздражения латерального гипоталамуса при различных экспериментальных влияниях на гипоталамус [65].

А. Повышение частоты самораздражений при двустороннем разрушении вентромедиальных областей (показано стрелками). Б. Снижение частоты самораздражений при химическом возбуждении вентромедиальных областей и последующее снятие торможения под воздействием анестезирующего вещества.

большой латентностью и более высоким порогом. Если животное находится в состоянии насыщения, возбудимость off- и оп-нейронов голода понижена, поэтому частота соответствующих самораздражений снижается. Добавим, что прекращение самораздражения вызывает по принципу «отдачи» возбуждение оп-нейронов голода, потому животное и выполняет следующую инструментальную реакцию. Этот эффект мы подробно обсудим в гл. IX.

Наша концепция о гетерогенной (смешанной) структуре центра голода, состоящего из оп- и off-нейронов, в какой-то мере проясняет также суть различия между функциональной организацией систем, контролирующих драйв голода и драйв страха (и ярости). Если допустить, что центр страха не гетерогенен, а гомогенен и состоит только из оп-нейронов, возбуждаемых протопатической составляющей болевых раздражителей, то станет понятным важное различие в характере влияния пищи и боли на соответствующие виды драйва (ср. фиг. 5 и 6).

Здесь мы коснемся еще одного, на первый взгляд парадоксального явления, которое, казалось бы, противоречит изложенному. Речь идет о чувстве радости, свойственном главным образом людям, но существующем и у высших животных.

Чувство радости возникает при достижении какой-либо положительной цели, а потому его скорее надо квалифицировать не как драйв, а как антидрайв. Внешние проявления радости (смех, двигательная реакция) можно считать своеобразной исполнительной реакцией. Действительно, хотя радость и проявляется двигательным возбуждением, однако оно носит совершенно иной характер, чем при разных видах драйва. В нем нет напряжения и стремления достигнуть цели; оно скорее относится к категории таких явлений, как облегчение, или разрядка, но, конечно, эти определения ничего не объясняют на самом деле, и мы так и не знаем, почему люди или животные выражают свою радость громко и бурно, а не тихо и спокойно.

12. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ РАЗЛИЧНЫМИ ЭМОТИВНЫМИ СОСТОЯНИЯМИ

В этой главе нам осталось обсудить взаимоотношения между различными драйвами и антидрайвами с тем, чтобы выявить, при каких условиях они действуют в одном направлении, а при каких — в противоположных. Мы не собираемся здесь подробно анализировать эту проблему, а дадим лишь краткий общий очерк тех взаимоотношений, которые существуют между отдельными эмотивными состояниями.

Антагонизм между разными видами драйва, пожалуй, наиболее отчетливо виден на примере взаимоотношений двух видов драйва, принадлежащих к сохранительной и к защитной активности. Так, драйв страха сильно противодействует драйвам в сфере сохранительной активности (голод, сексуальный драйв, любопытство). Мы знаем по собственному опыту, а также из многочисленных экспериментальных данных, что появление сильного страха немедленно и полностью подавляет голод, половое влечение и любопытство. Существует и обратная зависимость, но она не столь отчетливо выражена, так как защитная активность, вызванная непредвиденной случайностью, очевидно, доминирует над сохранительной. Ведь в конце концов сохранительная активность может иногда быть отсрочена, тогда как критическая ситуация требует немедленного действия.

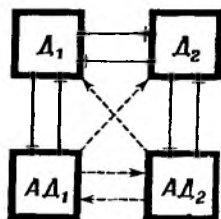
Менее отчетливо выражен антагонизм между сохранительными драйвами и драйвом ярости. Хорошо известно, что сильный голод может вызвать у человека раздражение; у собак ярость, направленная на какого-то врага, способствует усилению голода [66, 67].

У людей антагонизм между страхом и гневом отчетливее всего проявляется во время боя. Сильный гнев полностью подавляет страх, придает храбрость и подавляет реакции на болевые раздражители. И наоборот, сильный страх исключает возможность агрессивного поведения. Оба драйва вызываются одними и теми же раздражителями; поэтому, если они выражены в умеренной степени, они легко переходят одно в другое, что часто можно наблюдать при драке.

По-видимому, различные драйвы в сфере сохранительной активности тоже находятся между собой в антагонистических взаимоотношениях. Например, сильный голод подавляет половой драйв и любопытство; половой драйв подавляет голод и любопытство; а любопытство умеряет голод. Однако удовлетворение одного из этих видов драйва, т. е. действие соответствующего антидрайва, облегчает возникновение другого. Так, умеренное насыщение способствует появлению полового драйва или любопытства; то же относится и к антидрайву, возникающему при удовлетворении защитного драйва. В самом деле, исчезновение ярости способствует возникновению голода и полового влечения. То же относится и к взаимоотношению между страхом и голодом.

Итак, можно сформулировать следующий общий принцип взаимоотношений между различными видами драйва и антидрайва.

Все драйвы — как сохранительные, так и защитные — обычно находятся в антагонистических отношениях, что, по-видимому, биологически целесообразно: ведь преследование сразу двух целей — вообще невыполнимая задача. Удовлетворение же определенного драйва, вызывая состояние соответствующего антидрайва, открывает путь для другого драйва (здесь речь идет о сохранительной активности), соответствующего фактическим потребностям организма. Далее, если отдельные драйвы, за редкими исключениями, находятся в антагонистических



Фиг. 8. Отношения между отдельными видами драйва, а также между драйвами и антидрайвами.

D_1 , D_2 — центры отдельных видов драйва; AD_1 , AD_2 — центры соответствующих антидрайвов. Жирные линии соответствуют прочным связям, светлые — слабым, пунктирные линии — возможным облегчающим влияниям. Отмечается существование реципрокных отношений между драйвом и соответствующим антидрайвом, антагонистических отношений различной интенсивности между разнородными драйвами и слабо выраженных облегчающих влияний как между драйвом и неоднородным антидрайвом, так и между разнородными антидрайвами.

взаимоотношениях, то антидрайвы, по-видимому, наоборот, синергичны. На фиг. 8 приведена упрощенная блок-схема описанных взаимоотношений.

13. ВЫВОДЫ

Различные виды врожденной активности организма, т. е. той активности, на которой строится все приобретенное поведение животных, можно разделить по их биологической роли на сохранительные и защитные, а по последовательности осуществления — на подготовительные и исполнительные.

По определению сохранительная активность направлена на поддержание жизни индивидуума путем обеспечения его необходимыми пищевыми веществами, освобождения от конечных продуктов обмена и восстановления его жизненных сил, а также сохранение вида. Защитная активность направлена на избавление индивидуума от действия вредящего агента или от опасности его действия. Эта активность принимает либо оборонительный характер — избегание самого воздействия или опасности такого воздействия, — либо наступательный — уничтожение или разрушение раздражителя.

Врожденную исполнительную активность — сохранительную и защитную — принято называть безусловными рефlekсами. Она проявляется в тех случаях, когда организм, сталкиваясь с раздражителем, вызывающим данную активность, реагирует на него соответствующим образом. Так, попавшая в рот пища вызывает безусловный пищевой рефлекс (жевание, слюноотделение, глотание); переполненный мочевой пузырь — мочеиспускание; вхождение пениса во влагалище — копуляцию; «нейтральный» раздражитель, действующий на определенное рецептивное поле, — безусловный рефлекс нацеливания; вредящий стимул, приложенный к ступне, — сгибательный безусловный рефлекс; чу-

жеродный агент, попавший в трахею, вызывает кашлевой рефлекс; сдавливание хвоста — наступательный рефлекс. Все это наиболее типичные примеры различных видов исполнительно-активной активности.

Подготовительная активность направлена или на обеспечение необходимого раздражителя, вызывающего исполнительный безусловный рефлекс (в сфере сохранительной активности) или на опережение действия раздражителя (в сфере защитной активности).

Подготовительная активность выражается либо определенными, более или менее жесткими, врожденными паттернами поведения (так называемые инстинкты), либо она имеет общий характер, который затем оформляется и «специализируется» в соответствии с индивидуальным опытом животного.

Механизмы, регулирующие подготовительную активность, называются драйвами, а их психологические эквиваленты — эмоциями. Так, пищевую подготовительную активность регулирует голод, половую — половое влечение; подготовительную активность рефлексов нацеливания — любопытство; защитную подготовительную активность — страх (оборонительные рефлексy) или ярость (наступательные рефлексy).

Безусловные раздражители, вызывающие тот или иной вид драйва, в основном относятся к двум категориям. Это, во-первых, специальные гуморальные раздражители, действующие непосредственно на нейроны (возможно, на дендриты) соответствующих центров (интрацентральные хеморецепторы). Несомненно, такого рода раздражители играют роль в формировании большинства видов драйва в сфере сохранительной активности. Их роль в сфере защитной активности еще не ясна. Во-вторых, все виды драйва — как сохранительные, так и защитные — вызываются специфическими протопатическими раздражителями, как раз теми, которые порождают и соответствующие исполнительные рефлексy. Если защитные драйвы вызываются наличным действием этих раздражителей, то сохранительные — прекращением их действия.

Почти все драйвы дают следующие эффекты: повышение двигательной активности (то, что мы называем активацией двигательной системы поведения); повышение двигательной эффективности; активацию определенных афферентных систем, возможно при участии неспецифических таламических ядер, и повышение тонуса симпатической системы.

Драйвы контролируются частью мозга, которую мы называем «эмотивной системой» (в противоположность познавательной). Центры ее размещаются на двух уровнях — в гипоталамусе и в лимбической системе; полагаем, что последняя принимает участие в выработке условных драйв-рефлексов.

Когда тот или иной драйв удовлетворяется соответствующей исполнительно-активной реакцией или устранением вредящего раздражителя, то наступает противоположное ему состояние, которое Торндайк называл «satisfying state of affairs». Мы назвали это состояние «антидрайв», а его психологический эквивалент — настроением (mood). Соответственно существуют следующие антидрайвы: пищевой (насыщение), половой (половое удовлетворение), антидрайв любопытства (индифферентность), страха (облегчение) и ярости — гнева (успокоение).

Системы, контролирующие драйвы в сферах сохранительной и защитной активности, не совсем одинаковы по своей организации. В системе голод — насыщение (пример сохранительной активности) центр насыщения регулируется гуморальными раздражителями; при его активации подавляется центр голода, а при его инактивации центр голода освобождается от этого влияния. Поэтому центр насыщения регулирует *возбудимость* центра голода или вернее отдельных групп нейронов, со-

ответствующих определенным питательным веществам. Предполагается, что центр голода состоит из оп-нейронов и реципрокно связанных с ними off-нейронов. Эти последние возбуждаются под влиянием вкусовых раздражителей, т. е. во время исполнительнй пищевой реакции. Оп-нейроны голода, наоборот, возбуждаются при отсутствии вкусовых раздражителей, в особенности после окончания исполнительнй пищевой реакции.

Такой двойственной организации, по-видимому, не существует в сфере защитной активности, где раздражители, вызывающие исполнительную реакцию, одновременно вызывают и драйв-реакцию.

Взаимоотношения между различными видами драйва и между ними и антидрайвом складываются, по-видимому, согласно следующим принципам.

1. Между каждым видом драйва и соответствующим ему антидрайвом существует антагонизм.

2. Различные драйвы — как сохранительные, так и защитные — также находятся во взаимоотношениях, т. е. самый сильный драйв подавляет все другие.

3. При удовлетворении данного драйва начинает действовать антидрайв; при этом возможно облегчение других видов драйва.

Драйвы и антидрайвы представляют две тенденции в поведении животного. Первые заставляют организм что-либо делать для его сохранения, а вторые дают возможность организму становиться спокойным или осуществлять исполнительную активность, когда цель, к которой направлен драйв, оказывается достигнутой. Таким образом, драйвы и антидрайвы играют решающую роль в формировании адаптивного поведения индивидуума: драйвы дают возможность животному находить способы для достижения необходимых целей — будь то обеспечение необходимыми для жизни веществами, удаление конечных продуктов обмена или устранение вредных факторов; соответствующие антидрайвы сигнализируют о достижении этих целей. Итак, если для драйва характерен стресс и напряжение, то для антидрайва — отсутствие напряжения и спокойствие.

ЛИТЕРАТУРА

1. Konorski J., *Conditioned Reflexes and Neuron Organization*, Cambridge, Cambridge University Press, 1948.
2. Konorski J., *Mechanisms of learning*. In *Physiological Mechanisms in Animal Behaviour*, pp. 409—431, Symp. Soc. Exp. Biol., № 4 (1950).
3. Павлов И. П., *Лекции о работе больших полушарий*, Полн. собр. соч., Т. 4, Изд-во АН СССР, 1951.
4. Sherrington C. S., *Reflexes elicitable in the cat from pinna, vibrissae, and jaws*, *J. Physiol. (London)*, **51**, 404—431 (1917).
5. Павлов И. П., *Лекции о работе главных пищеварительных желез*, Полн. собр. соч., Т. 2, Изд-во АН СССР, 1951.
6. Wang S. C., *Localization of the salivatory center in the medulla of the cat*, *J. Neurophysiol.*, **6**, 195—202 (1943).
7. Bakkin B. P., Buren I. M., *Mechanism and cortical representation of the feeding patterns*, *Arch. Neurol. Psychiat. (Chicago)*, **66**, 1—19 (1955).
8. Zernicki B., Santibanez G., *The effects of ablations of «alimentary area» of the cerebral cortex on salivary conditioned and unconditioned reflexes in dogs*, *Acta Biol. Exp. Vars.*, **21**, 163—176 (1961).
9. Miller F. R., Sherrington C. S., *Some observations on the bucco-pharyngeal stage of reflex deglutition in the cat*, *Quart. J. Exp. Physiol.*, **9**, 147—186 (1916).
10. Sherrington C. S., *The Integrative Action of the Nervous System*. 2d ed., Cambridge, Cambridge University Press, 1947.
11. O'Kelly L. J., Steckle L. C., *A note on long enduring emotional responses in the rat*, *J. Psychol.*, **8**, 125—131 (1939).
12. Ulrich R. E., Azrin N. H., *Reflexive fighting in response to aversive stimulation*, *J. Exp. Analysis Behav.*, **5**, 511—520 (1962).

13. Sprague J. M., Meikle T. H., Jr., The role of the superior colliculus in visually guided behavior, *Expl. Neurol.*, **11**, 115—146 (1965).
14. Klüver H., Functional significance of the geniculo-striate system. In H. Klüver ed., *Visual Mechanisms*, pp. 253—299, Lancaster, Pa., J. Cattell, 1942.
15. Dreher B., Marchiafava P. L., Zernicki B., Studies on the visual fixation reflex. II. The neural mechanism of the fixation reflex in normal and pretrigeminal cats, *Acta Biol. Exp. Vars.*, **25**, 207—217 (1965).
16. Neff W. D., Fisher J. F., Diamond I. T., Yela M., Role of auditory cortex in discrimination requiring localization of sound in space, *J. Neurophysiol.*, **19**, 500—512 (1956).
17. Szwejkowska G., Stepień L., неопубликованные эксперименты.
18. Baust W., Berlucchi G., Reflex response to clicks of cat's tensor tympani during sleep and wakefulness and the influence thereon of the auditory cortex, *Arch. Ital. Biol.*, **102**, 686—712 (1964).
19. Cannon W. B., *Bodily Changes in Pain, Hunger, Fear and Rage*, New York and London, Appleton-Century, 1929.
20. Grossman M. J., Stein I. F., Vagotomy and the hungerproducing action of insulin in man, *J. Appl. Physiol.*, **1**, 263—269 (1948).
21. Mayer J., Regulation of energy intake and the body weight, The glucostatic theory and the lipostatic hypothesis, *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, **63**, 15—43 (1955).
22. Anand B. K., Nervous regulation of food intake, *Physiol. Rev.*, **41**, 677—708 (1961).
23. Richter C. P., Total self regulatory functions in animals and human beings, *Harvey Lect.*, **38**, 63—103 (1942).
24. Zernicki B., Ekel J., Elaboration and mutual relations between alimentary and water instrumental conditioned reflexes in dogs, *Acta Biol. Exp. Vars.*, **19**, 313—325 (1959).
25. Цитович И. С., О происхождении натуральных условных рефлексов. Докторская диссертация, С.-Петербург, 1911.
26. Gault E. P., личное сообщение.
27. Ситуационные условные рефлексы у собак в норме и патологии. Сост.: П. С. Купалов, О. Н. Воеводина, В. Д. Волкова, И. В. Малюкова, А. Т. Селиванова, В. И. Сыренский, М. М. Хананашвили, Г. А. Шнчко, изд-во «Медицина», Л., 1964.
28. Слоним А. Д., Основы общей экологической физиологии млекопитающих, т. I, Изд-во АН СССР, М. — Л., 1961.
29. Wyrwicka W., неопубликованные данные.
30. Wyrwicka W., Dobrzecka C., Relationship between feeding and satiation centers of the hypothalamus, *Science*, **132**, 805—806 (1960).
31. Teitelbaum P., Epstein A. N., The lateral hypothalamic syndrome. Recovery of feeding and drinking after lateral hypothalamic lesions, *Psychol. Rev.*, **69**, 74—90 (1962).
32. Teitelbaum P., Sensory control of hypothalamic hyperphagia, *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **48**, 156—163 (1955).
33. Lewińska M. K., Changes in eating and drinking produced by partial amygdalar lesions in cat, *Bull. Acad. Pol. Sci., Ser. sci. biol.*, **15**, (1967).
34. Fonberg E., Delgado J. M. R., Avoidance and alimentary reactions during amygdala stimulation, *J. Neurophysiol.*, **24**, 651—664 (1961).
35. Fonberg E., Aphagia produced by destruction of the dorsomedial amygdala in dogs, *Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. sci. biol.*, **14**, 719—722 (1966).
36. Anand B. K., Dua S., Singh B., Electrical activity of the hypothalamic «Feeding centres» under the effect of changes in blood chemistry, *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.*, **13**, 54—59 (1961).
37. Epstein A. N., Teitelbaum P., Lateral hypothalamic control of insulin-induced feeding. In 22d International Congress of Physiological Sciences, Leiden, September, 10—17, 1962, Vol. II, Abstr. № 361, Amsterdam, Excerpta Medica Found. Internat. Congr. Ser. № 48 (1962).
38. Traugott N. N., личное сообщение.
39. Hess W. R., *The Functional Organization of the Diencephalon*, New York and London, Grune and Stratton, 1957.
40. Ursin H., Kaada B. R., Functional localization within the amygdaloid complex in the cat, *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.*, **12**, 1—20 (1960).
41. Ursin H., The effect of amygdaloid lesions on flight and defense behavior in cats, *Exp. Neurol.*, **11**, 61—79 (1965).
42. Klüver H., Bucy P. C., Preliminary analysis of functions of the temporal lobes in monkeys, *Arch. Neurol. Psychiat.*, (Chicago), **42**, 979—1000 (1939).
43. Darwin Ch., *The Expression of the Emotions in Man and Animals*, London, John Murray, 1872.
44. Spiegel E. A., Miller H. R., Oppenheimer M. J., Forebrain and rage reactions, *J. Neurophysiol.*, **3**, 538—548 (1940).

45. Brutkowski S., Fonberg E., Mempel E., Angry behaviour in dogs following bilateral lesions in the genual portion of the rostral cingulate gyrus, *Acta Biol. Exp. Vars.*, **21**, 199—205 (1961).
46. Wasman M., Flynn J. P., Directed attack elicited from hypothalamus, *Arch. Neurol.*, (Chicago), **6**, 220—227 (1962).
47. Hutchinson R. R., Renfrew J. W., Stalking attack and eating behaviors elicited from the same sites in the hypothalamus, *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **61**, 360—367 (1966).
48. Berlyne D. E., Conflict, Arousal, and Curiosity, New York, McGraw-Hill, 1960.
49. Rosvold H. E., личное сообщение.
50. Bühler C., Hetzer H., Mabel F., Die Affektwirksamkeit von Fremdheitseindrücken im ersten Lebensjahr, *Z. Psychol.*, Abt., **1**, **107**, 30—49 (1928).
51. Jasper H. H., Diffuse projection systems, The integrative action of the thalamic reticular system, *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.*, **1**, 405—420 (1949).
52. Jasper H. H., Functional properties of the thalamic reticular system. In *Brain Mechanisms and Consciousness*, pp. 374—401, Oxford Blackwell Sci. Publ., 1954.
53. Jung R., Coordination of specific and nonspecific afferent impulses at single neurons of the visual cortex. In H. H. Jasper et al., eds., *Reticular Formation of the Brain*, pp. 423—434, Boston, Little, Brown and Co., 1958.
54. Abrahams V. C., Hilton S. M., Zbrozyna A., Active muscle vasodilatation produced by stimulation of the brain stem, Its significance in the defence reaction, *J. Physiol.*, (London), **154**, (491—513 (1960)).
55. Gorski R. A., Whalen R. E. eds., *Brain and Behavior*, Vol. III, The Brain and Gonadal Function, Berkeley and Los Angeles, University of California Press, UCLA Forum Med. Sci. № 3 (1966).
56. Papez J. W., A proposed mechanism of emotion, *Arch. Neurol. Psychiat.*, (Chicago), **38**, 725—743 (1937).
57. Olds J., A preliminary mapping of electrical reinforcing effects in the rat brain, *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **49**, 281—285 (1956).
58. Хазен С. Б., О соотношении размеров безусловного и условного слюноотделительных рефлексов. Докторская диссертация, С.-Петербург, 1908.
59. Болдырев В. Н., Периодическая работа пищеварительного аппарата при пустом желудке. Докторская диссертация, С.-Петербург, 1904.
60. Гальперин С. И., Нейро-гуморальные регуляции у позвоночных животных, изд-во «Высшая школа», М., 1960.
61. Carlson A. J., *The Control of Hunger in Health and Disease*, Chicago, University of Chicago Press, 1916.
62. Tinbergen N., *The Study of Instinct*, Oxford, Clarendon Press, 1955.
63. Olds J., Effects of hunger and male sex hormone on self-stimulation of the brain, *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **51**, 320—324 (1958).
64. Margules D. L., Olds J., Identical «feeding» and «rewarding» systems in the lateral hypothalamus of rats, *Science*, **135**, 374—375 (1962).
65. Hoebel B. G., Teitelbaum P., Hypothalamic control of feeding and self-stimulation, *Science*, **135**, 375—376 (1962).
66. Young P. T., *Emotion in Man and Animal*, New York, Wiley, 1943.
67. Павлов И. П., Петрова М. К., Analysis of some complex reflexes in dog. Relative strength of centers. In *Lectures on Conditioned Reflexes*, New York, International, 1928.
68. Mayer J., Sudsaneh S., Mechanism of hypothalamic control of gastric contractions in rat, *Amer. J. Physiol.*, **197**, 274—285 (1959).

ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ ВОСПРИЯТИЯ

1. ВВОДНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

В предыдущей главе был дан общий обзор механизмов, лежащих в основе различных видов врожденной деятельности нервной системы, обеспечивающих адаптацию организма к окружающей среде. Однако для поддержания жизни и нормального существования высших животных одной этой активности недостаточно; помимо механизмов, обеспечивающих адаптацию организма к внешней среде, необходимы еще и механизмы, определяющие саму способность к адаптации. Для этого относительно жесткие формы врожденной деятельности должны обогащаться и модулироваться, посредством чего постоянно видоизменяется и совершенствуется адаптация организмов. Грубо говоря, это происходит путем постоянного накопления сортируемой определенным образом поступающей информации, ее хранения и ассоциации отдельных сообщений, прибывающих по различным каналам. Нет необходимости доказывать, что канал обратной связи, информирующий о состоянии эффекторов (так называемые «сервомеханизмы»), поставляет не менее важную информацию, чем та, которая поступает из внешней среды.

Систематическое изложение принципов интегративной деятельности мозга целесообразнее всего построить по следующей схеме. Прежде всего надо показать, каким образом перерабатывается информация, доставляемая рецепторами, затем в каком виде осуществляется ассоциация отдельных сообщений, поступающих из разных источников, и, наконец, необходимо рассмотреть, как используется эта информация эффекторами. В данной главе мы обсудим общие принципы предварительной обработки информации афферентной системой, а в следующей — покажем эти принципы «в работе» в применении к отдельным анализаторам.

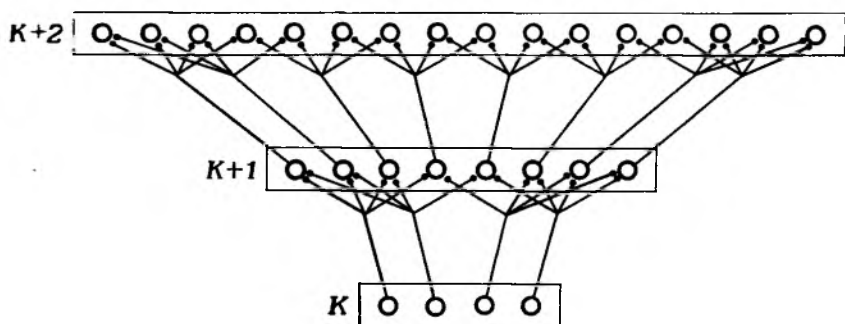
2. ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ
АФФЕРЕНТНЫХ СИСТЕМ

Экспериментальные работы последних лет с применением макро- и микроэлектродной техники регистрации потенциалов действия, возникающих при раздражении отдельных рецептивных поверхностей на различных уровнях афферентных систем, а также в отдельных нервных клетках, значительно дополнили наши знания о механизмах функционирования этих систем. В этом разделе мы попытаемся кратко изложить общие принципы, лежащие в основе деятельности афферентных систем, которые вытекают из электрофизиологических исследований разных анализаторов.

1. Каждый анализатор — это конструкция, состоящая из n -уровней; основанием ее служит соответствующая воспринимающая поверхность, а вершиной — тот уровень, на котором оканчивается рейс импульсов, идущих от рецепторов. Каждый уровень этой конструкции — совокупность нервных клеток, аксоны которых идут на следующий уровень; исключение составляет верхний уровень, аксоны которого выходят за пределы данного анализатора. Каждую такую совокупность мы будем называть *афферентным полем* (или центром, или зоной) анализатора. Нервные клетки, участвующие в получении отдельных импульсов с нижних уровней или основания системы, мы назовем *нейронами* данного поля.

Взаимоотношения между последовательными уровнями анализатора построены по принципу дивергенции — конвергенции, причем дивергенция в общем преобладает (не считая взаимоотношений между основанием и первым по порядку уровнем). Поэтому, чем выше уровень, тем из большего числа нейронов он состоит (фиг. 9).

2. В некоторых системах между последовательными уровнями имеется точное топическое соответствие: k -й уровень является приблизительно проекцией (в геометрическом смысле) $(k-1)$ -го уровня и так вплоть до первого уровня. Однако в некоторых других системах такого точного топического соответствия нет. В отдельных случаях $(k-1)$ -й



Фиг. 9. Принцип дивергенции — конвергенции в афферентных системах.

В треугольниках — отдельные уровни (K, K+1, K+2); кружками обозначены их нейроны, точками — синаптические контакты. На схеме степень дивергенции 1:4, степень конвергенции — 1:2.

уровень дважды, а иногда и трижды представлен в k -м уровне (так называемые сенсорные зоны I, II и следующие), причем каждое представление имеет свою топическую организацию.

3. Нейроны отдельного уровня данного анализатора либо связаны с нейронами более высокого уровня этого же анализатора, либо их аксоны идут в другие части нервной системы. Нейроны первого типа мы назовем *транзитными*; а нейроны второго типа — *выходными*. Мы не будем здесь рассматривать вопрос о том, идет ли речь об обособленных элементах или каждый из них способен выполнять обе эти функции, посылая коллатерали и на более высокий уровень и в другие центры.

То афферентное поле, которое состоит из нейронов, посылающих свои аксоны только на более высокий уровень, мы будем называть *транзитным*; если же в поле есть и нейроны, аксоны которых выходят за пределы системы, то такое поле мы назовем *транзитно-выходным*. По определению высший уровень каждой афферентной системы состоит только из выходных нейронов, а потому он представляет собой *выходное поле* в чистом виде (фиг. 10).

Выходные нейроны нижележащих уровней каждого анализатора представляют последнее звено в афферентной части дуги различных (описанных в предыдущей главе) безусловных рефлексов, таких, как рефлексы нацеливания на нейтральные раздражители, оборонительные рефлексы на вредные раздражители или пищевые рефлексы на вкусовые раздражители. Выходные нейроны высшего уровня того или иного анализатора посылают свои аксоны к высшим уровням других анализаторов и образуют анатомический субстрат ассоциативной функции нервной системы (об этом будет сказано в гл. IV).

Как станет ясно из дальнейшего, транзитные нейроны играют роль промежуточного звена в процессе обработки информации в пределах

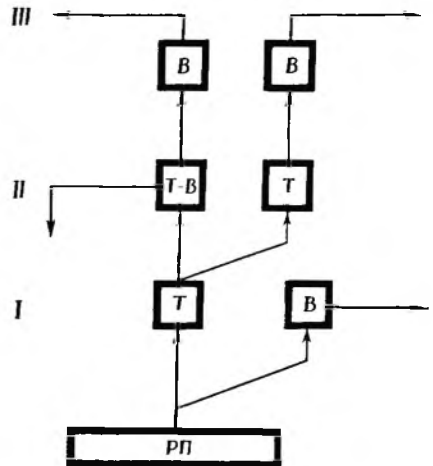
данной афферентной системы, а выходные нейроны участвуют в использовании этой информации для самой разнообразной деятельности организма. Учитывая это существенное различие в физиологическом назначении нейронов того или другого типа, мы назовем функцию транзитных нейронов на всех уровнях данного анализатора *рецептивной функцией*, а сами эти нейроны — *рецептивными*; функцию же выходных нейронов — *перцептивной функцией*, а нейроны — *перцептивными*. Это соответствует и современному употреблению данных терминов: ведь перцепцией (восприятием) в отличие от рецепции мы обозначаем ту форму афферентной активности, которая участвует в ассоциативных процессах и в поведении животного.

4. В каждой афферентной системе значительный процент выходных нейронов ответствен за рефлекс, которые контролируют собственную активность этой системы (*возвратные рефлекс*). Существует по меньшей мере два основных типа таких рефлексов.

Первый тип — это рефлекс, которые мы назвали рефлексам нацеливания. Их назначение — приспособливать нижние уровни данной афферентной системы и эффекторы, связанные с соответствующими рецептивными органами, «подгонять» их для наилучшей рецепции сенсорного притока. Выходные нейроны, вызывающие рефлекс нацеливания, расположены на различных уровнях афферентной системы, но особенно полно они представлены в проекционных зонах коры (см. гл. I, разд. 5).

Другой тип возвратных рефлексов — это те, которые ограничивают сенсорный приток, перекрывая «шлюзы» афферентной системы (как на уровне ядер переключения, так и на периферии). Они играют первостепенную роль в явлениях привыкания (подробно об этом см. разд. 10).

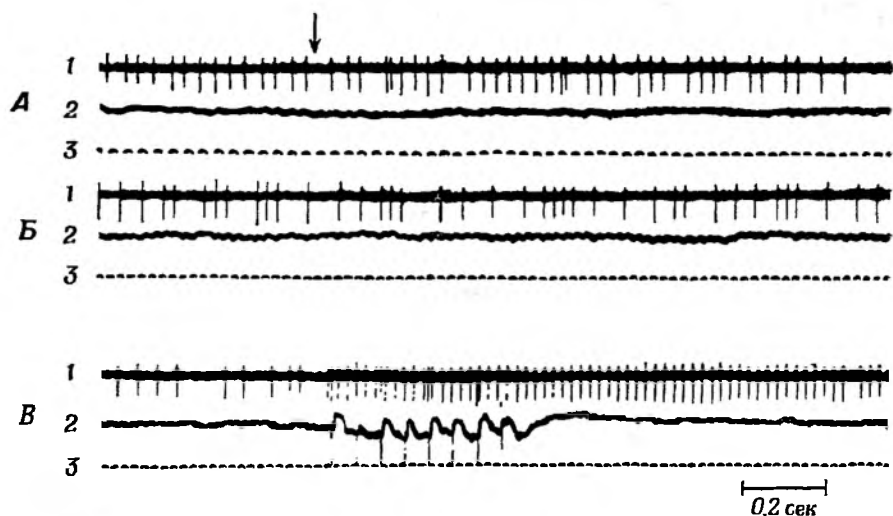
5. Нейроны некоторых (а возможно, и всех) уровней афферентной системы не только активируются соответствующим сенсорным притоком, идущим по «специфическим» путям, но и испытывают на себе действие восходящей «неспецифической» системы, влияние которой распространяется через неспецифические ядра таламуса на обширные районы коры. Фиг. 11 иллюстрирует это явление. Как сказано в гл. I (разд. 9), эта система представляет собой часть всей эмотивной системы, и ее роль состоит в том, чтобы под влиянием отдельных видов драйва облегчать (или тормозить) некоторые анализаторы. Предполагается, что специфический сенсорный приток поступает через аксосоматические синапсы, а неспецифический — через аксонендритные. Как мы покажем ниже, облегчающее влияние неспецифической системы на определенную афферентную систему играет важную роль в познавательных механизмах, так как оно необходимо для процессов восприятия и обучения.



Фиг. 10. Блок-схема основных особенностей организации афферентных систем.

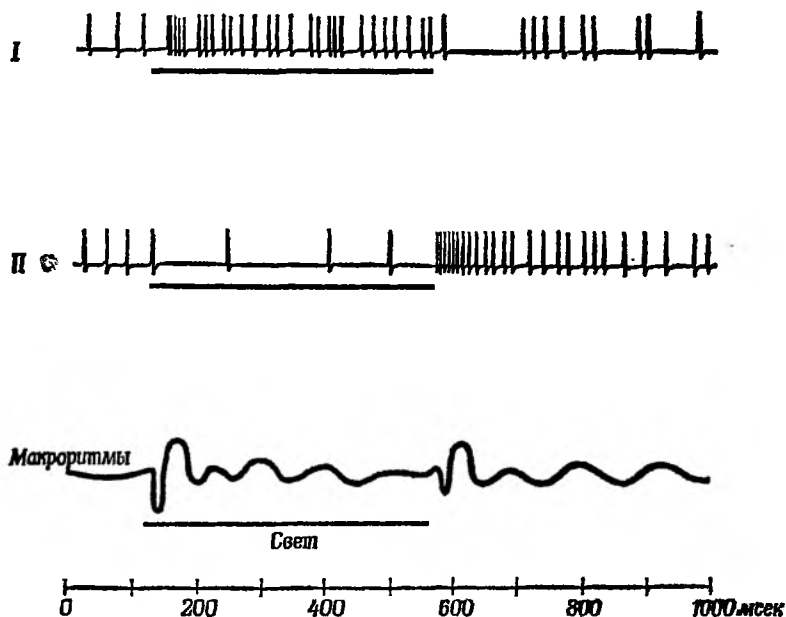
РП — рецептивная поверхность; I, II, III — последовательные уровни системы; Т — транзитные поля; В — выходные поля; Т-В — транзитно-выходное поле. Вертикальные стрелки обозначают транзитные пути; горизонтальные стрелки — выходные пути.

Выходное поле на уровне I обозначает поле, с которого начинается безусловнорефлекторная дуга. На уровне II показан выходной путь, обслуживающий возвратные рефлекс (стрелка вниз). Уровень III — верхний уровень данной афферентной системы; показаны ассоциативные пути из него на другие афферентные системы.



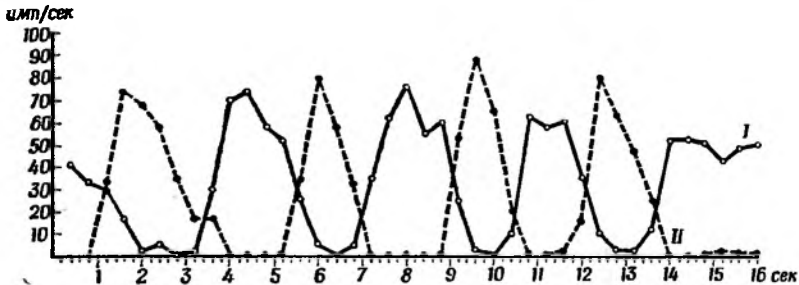
Фиг. 11. Возрастание критической частоты слияния мельканий для нейрона зрительной коры при раздражении таламуса [28].

1 — активность нейрона, зарегистрированная микроэлектродом; 2 — ЭЭГ; 3 — отметка светового раздражения. А. Мелькающий свет возрастающей частоты вплоть до 18 вспышек в 1 сек вызывает регулярные разряды нейрона. За этим следуют паузы в активности, свидетельствующие о достижении критической частоты слияния мельканий (показано стрелкой). Б. При частоте мельканий 19–41 в 1 сек нейрон не может реагировать на каждую вспышку и обнаруживает нерегулярность разрядов. В. После короткой серии электрических раздражений интраламнарных ядер таламуса (16 имп/сек) нейрон следует за мелькающим светом высокой частоты (41 вспышка в 1 сек) и дает разряд на каждую вспышку. Через 1–2 сек вновь появляются паузы в разрядах.



Фиг. 12. Он- и off-нейроны в зрительной коре кошки (упрощенно) [28].
I — он-нейрон; II — off-нейрон. Остальные объяснения см. в тексте.

6. В отдельных полях некоторых (или всех) афферентных систем есть нейроны, которые активируются началом действия тех или иных конкретных агентов, падающих на соответствующую рецептивную поверхность (оп-эффект), и нейроны, возбуждаемые окончанием действия этих агентов (off-эффект). Соответственно первые нейроны называются оп-нейронами, вторые off-нейронами (фиг. 12). Соответствующие оп- и off-нейроны находятся в реципрокных взаимоотношениях: чем



Фиг. 13. Реципрокные отношения двух нейронов в соматосенсорной коре, отвечающих соответственно на сгибание (I) и разгибание (II) руки в локтевом суставе [29].

сильнее возбуждение первых, тем более выражено торможение вторых, и наоборот.

Реципрокные взаимоотношения между отдельными нейронами проявляются не только в реакции на наличие или отсутствие данного раздражителя, но и в отношении двух раздражителей, действующих в противоположных направлениях, например при сгибании и разгибании конечностей (фиг. 13).

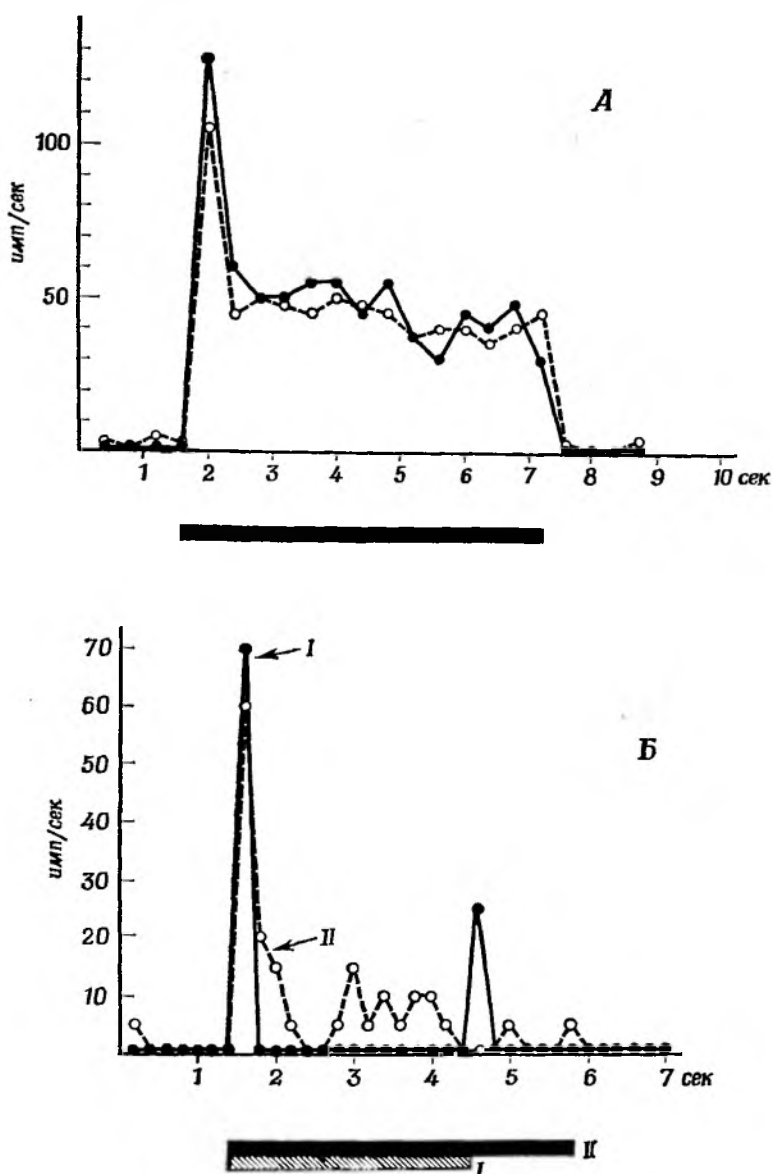
7. В большинстве случаев нейроны, возбуждаемые началом действия того или иного агента, сохраняют активность и на протяжении последующего его действия; нейроны, возбуждаемые окончанием действия раздражителя, сохраняют активность и после прекращения этого действия (фиг. 12). Обычно интенсивность возбуждения нейрона, измеряемая частотой его разрядов, понижается при длительном приложении раздражителя, достигая определенного устойчивого состояния. Это явление называется адаптацией (фиг. 14). Степень адаптации, измеряемая уменьшением частоты разрядов при продолжающемся воздействии раздражителя, зависит от свойств данного нейрона и вида раздражителя.

Из сказанного вытекает, что длительное *отсутствие* стимуляции того или иного афферентного поля приводит к непрерывной импульсации off-нейронов (или по крайней мере некоторых из них), прекращающейся сразу, как только какой-то раздражитель достигнет этого поля. Такую импульсацию принято называть «спонтанной».

Стало быть, отсутствие сенсорного притока само по себе оказывается физиологическим раздражителем, т. е. служит источником информации об окружающей среде; эта информация имеет, по-видимому, не меньшее значение, чем информация, доставляемая разнообразными паттернами стимулов. Мы полагаем, что в том случае, когда некоторое афферентное поле находится под облегчающим воздействием неспецифической системы, имеет место постоянная активация оп- и off-нейронов. Это допущение поможет нам понять некоторые явления, связанные с формированием условных рефлексов (гл. VII, разд. 5).

8. В определенных афферентных полях возбуждение того или иного нейрона путем раздражения соответствующей точки воспринимающей поверхности может быть полностью подавлено одновременным раздра-

жением другой точки, лежащей поблизости (фиг. 15). Это явление называется *латеральным торможением*. Полагают, что оно обусловлено тормозными связями, существующими между соседними нейронами внутри



Фиг. 14. Адаптация оп-нейрона в соматосенсорной коре при равномерном давлении на кожу [30].

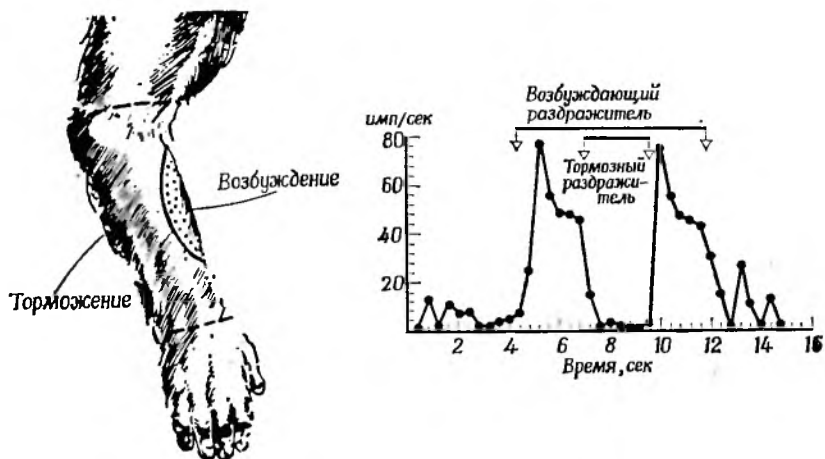
А. Приложение двух идентичных раздражителей с интервалом 10 мин; широкой черной чертой внизу указана длительность раздражения. Б. То же, но для двух раздражений различной длительности (I и II).

В случае А адаптация частичная, в случае Б — почти полная.

отдельных афферентных полей (фиг. 16). Как мы увидим позднее, чем выше уровень данного афферентного поля, тем обширнее сфера латерального торможения.

9. Для каждого нейрона определенного афферентного поля данного анализатора существует раздражитель (т. е. паттерн возбуждения опре-

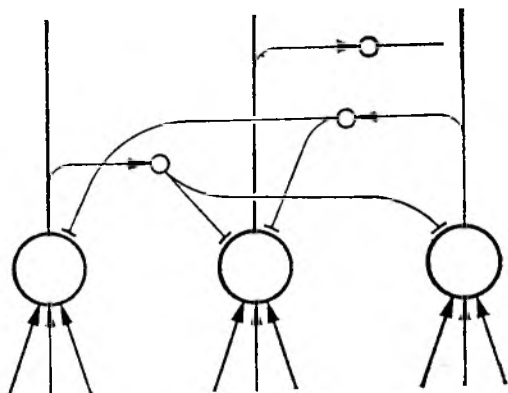
деленных рецепторов), который вызывает оптимальную реакцию, т. е. дает максимальную частоту разрядов. Такой раздражитель можно назвать *адекватным* для данного нейрона (фиг. 17).



Фиг. 15. Латеральное торможение в соматосенсорной коре у обезьяны [30].

Рецептивное поле, соответствующее возбуждающему нейрону соматосенсорной зоны, окружено тормозным рецептивным полем. Справа показана реакция нейрона.

10. Чем выше уровень данной афферентной системы, тем на более сложные и тонкие адекватные раздражители реагируют его нейроны. Существование этой важной закономерности было убедительно доказано Хьюбелом и Визелом [1—4] на зрительном анализаторе; есть основания полагать, что она характерна и для других анализаторов.



Фиг. 16. Схема латерального торможения.

Большие круги — нейроны, маленькие круги — клетки Реншоу, участвующие в тормозных процессах. Стрелками обозначены возбуждающие связи, линиями с поперечной чертой — тормозные.

Из работы Хьюбела и Визела следует, что адекватные раздражители для нейронов, расположенных в латеральном колленчатом теле (афферентное поле третьего порядка), — это небольшие пятна (светлые, темные или цветные) определенного оптимального диаметра (фиг. 18, А).

Регистрация ответов нейронов афферентного поля четвертого порядка (зрительная проекционная зона коры, поле 17) показывает, что здесь адекватные раздражители уже не пятна, а прямые линии неограничен-

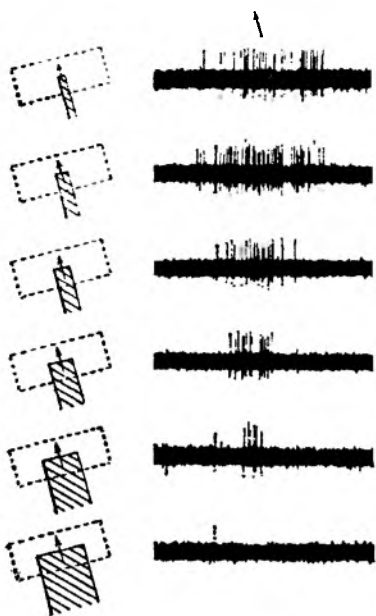
ной длины, но вполне определенной ориентации — от горизонтальной до вертикальной. Эти линии обычно располагаются на определенных участках зрительного рецептивного поля («простые» нейроны), но иногда одному нейрону может соответствовать целый набор линий определенной

ориентации в пределах более широкой зоны («сложные» нейроны). Нейроны стриарной коры отвечают на линии трех типов: темные полосы, светлые полосы («щели») и границы, разделяющие темные участки от светлых (фиг. 18, Б).

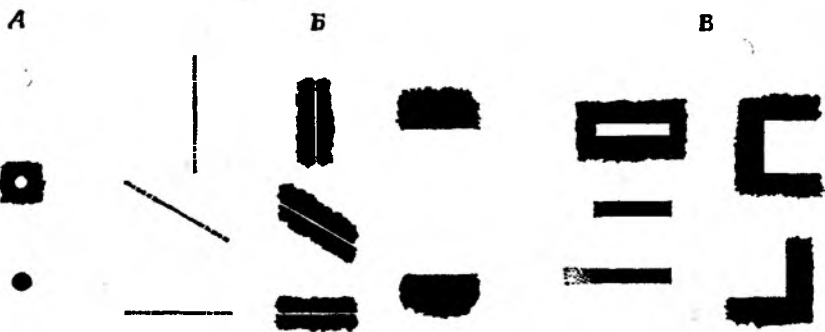
В зрительных полях еще более высоких порядков (поля 18 и 19 или, лучше, по Хьюбелу и Визелу, зрительные зоны II и III) нейроны реагируют на еще более сложные паттерны: две пересекающиеся прямые границы — «углы», темные и светлые полосы определенной ширины, ограниченные с одного конца, типа «языков», ограниченные с двух концов, — «палочки» («сверхсложные» нейроны) (фиг. 18, В). Кроме того, некоторые нейроны реагируют на такие более сложные формы только при их локализации на определенной области сетчатки, а другие — на весь набор сходных форм в пределах какой-то определенной зоны.

По предположению Хьюбела и Визела, нейроны более высоких уровней зрительной афферентной системы формируются путем конвергенции соответствующих нейронов нижележащих уровней.

Иными словами, нейрон самого высшего уровня — это вершина пирамиды, основание которой образуют рецептивные органы. Так как одни и те же рецепторы и нейроны нижних уровней участвуют в различных ком-



Фиг. 17. Адекватный раздражитель нейрона в зрительной зоне III у кошки [4].



Фиг. 18. Различные типы паттернов, адекватных для определенных уровней зрительной афферентной системы.

А. Для латерального колоччатого тела. Б Для зрительной проекционной зоны. В. Для зрительной парипроекционной зоны.

бинациях разнообразных пирамид, то пирамид может быть больше, чем нейронов нижних уровней. Следует подчеркнуть, что среди нейронов нижнего уровня, конвергирующих на определенный нейрон выше расположенного уровня, одинаковую роль играют и оп- и off-нейроны; следо-

вательно, паттерн стимулов, адекватный для данного нейрона высшего уровня, характеризуется наличием одних каких-то определенных элементов и отсутствием других.

3. КОНЦЕПЦИЯ ГНОСТИЧЕСКИХ НЕЙРОНОВ

Нетрудно понять, что паттерны стимулов, адекватные для нейронов определенных уровней зрительной афферентной системы, хотя и представляются нейрофизиологу несомненно сложными, тем не менее просты и примитивны по сравнению с теми паттернами, которые человек и животные фактически воспринимают в повседневной жизни и на которые они реагируют. В самом деле, мы воспринимаем людей, человеческие лица, животных, мелкие предметы вблизи, крупные — на далеком расстоянии; и несомненно, если судить по поведенческим реакциям, кошке и обезьяне (подопытные животные, с которыми работали Хьюбел и Визел) свойственны в основном те же восприятия.

Однако ни люди, ни животные не замечают линий, краев, углов, «языков» или «палочек», т. е. тех компонентов воспринимаемых предметов, которые по данным новейших исследований, служат адекватными раздражителями для изучаемых нейронов. Правда, нам часто не удастся произвольно вычлениить эти компоненты из воспринимаемого предмета, который мы видим как целое, но такой процесс основан на анализе зрительного паттерна этих предметов, а не на более примитивном непосредственном их восприятии. Поэтому, хотя перечисленные компоненты воспринимаемых предметов несомненно существуют в нашей (и животных) зрительной рецепции, мы обычно не обращаем внимания на них или не осознаем их существования.

Сказанное станет яснее, если мы обратимся к другим анализаторам, где вторичный анализ восприятия с «вычлениением» участвующих в нем компонентов зачастую вообще невозможен. Мы не можем разложить звук человеческого голоса на составляющие его акустические компоненты, хотя без малейшего труда распознаем тот или иной знакомый голос. Неграмотный человек не сумеет разбить звучащее слово на фонемы, и уж никто из нас не в состоянии разложить сказанное слово на его кинестетические компоненты. Вкус любого блюда воспринимается как таковой, а не путем анализа; ну а о запахе уж и говорить нечего. Фактически одной из причин возникновения гештальт-психологии и было понимание того, что наши восприятия не образуются суммированием простых ощущений, как это утверждала ассоциативная психология девятнадцатого века.

Теперь — решающий вопрос: почему это так?

Можно предположить, что отдельные нейроны так называемых ассоциативных зон коры связаны разнообразными путями и образуют, по мнению Хебба, клеточные ансамбли, соответствующие отдельным восприятиям [5]. Эти связи, как отмечал Хебб, настолько хорошо развиты и многонаправленны, что достаточно активировать один нейрон, как возбуждается весь ансамбль.

Однако, опираясь на данные опытов Хьюбела и Визела и экстраполируя их результаты, можно объяснить происхождение восприятий согласно тем же принципам, которые, как известно, лежат в основе функции нижних уровней афферентных систем. Иными словами, можно допустить, что восприятиям людей и животных соответствуют не ансамбли нейронов, а единичные нейроны высших уровней отдельных анализаторов. Мы назовем эти уровни гностическими зонами, а нейроны, отвечающие отдельным восприятиям, — гностическими нейронами.

Согласно этой гипотезе, функции гностических и транзитных зон существенно различаются. Если назначение транзитных нейронов — объединять элементы рецепции во все более и более сложные паттерны, служащие сырьем для гностических нейронов, то последние отвечают на биологически значимые паттерны стимулов, используемые в ассоциативных процессах и поведении организмов. Отсюда следует, что после того, как задача данного транзитного афферентного поля выполнена (т. е. после того, как это поле передало паттерны стимулов, которым соответствуют его нейроны, на более высокий уровень), эти паттерны при дальнейшей переработке информации уже не выступают в качестве отдельных сообщений; они сливаются в нечто целое и потому полностью теряют свою индивидуальность. Нейрон более высокого порядка, отвечающий на некоторый интегрированный паттерн, как бы «не знает» о том, из каких элементов он синтезирован. Эта гипотеза позволяет нам разрешить известное противоречие гештальт-психологии, которая, несомненно, признавая тот факт, что наши восприятия состоят из простых элементов, составляемых отдельными рецепторами, утверждала, что элементы эти полностью утрачиваются в восприятиях. Даже если мы и воспринимаем некоторые простые паттерны, на которые отвечают нижние уровни анализатора (геометрические контуры — в зрительном анализаторе или тоны — в слуховом), то это происходит не потому, что мы как бы «спускаемся» на эти нижние уровни, используя соответствующие нейроны, а потому, что формируются специальные перцептивные нейроны на высшем уровне. Иными словами, их простота только кажущаяся, и они фактически даже более усложнены, поскольку не принадлежат к «естественному репертуару» нашего перцептивного опыта.

Чем более развит анализатор и чем на более сложные паттерны стимулов отвечают его гностические нейроны, тем выше «лестница» транзитных полей, приводящих к конечному результату. Тот же принцип отражается и в филогенезе: чем более развит мозг данного вида, тем больше уровней имеет отдельный анализатор. Следовательно, эволюция коры мозга осуществляется не за счет расширения первичных проекционных зон, которые у разных видов животных остаются относительно постоянными, а благодаря «наложению» на них (в функциональном смысле) новых уровней корковой интеграции и, возможно, благодаря их развитию вширь.

До сих пор еще нет прямых электрофизиологических данных, которые свидетельствовали бы о том, что нейроны гностических зон действительно ответственны за восприятия, однако в пользу этой гипотезы свидетельствует масса косвенных данных как из области психологии, анатомии и невропатологии, так и из исследований результатов раздражения мозга на бодрствующих людях. К обсуждению этих данных мы сейчас и приступим.

4. ДАННЫЕ ПСИХОЛОГИИ О СУЩЕСТВОВАНИИ ГНОСТИЧЕСКИХ НЕЙРОНОВ

Следует еще раз напомнить, что, согласно нашим представлениям, принадлежность данных нейронов и процессов к перцептивным определяется не столько уровнем их интеграции и степенью сложности, сколько их функциональным назначением, их участием в ассоциативных процессах, управляющих поведенческими реакциями. В предыдущей главе мы рассмотрели перцептивные процессы, контролируемые нижними уровнями афферентной системы, здесь же мы будем иметь дело с значительно более сложными восприятиями, формирующими основу жизненного опыта человека.

Мы проведем наш анализ на примере перцептивных процессов человека; этот выбор диктуется тем, что наши собственные восприятия более доступны для нас, чем восприятия животных. Ведь о наличии того или иного типа восприятия у животного можно судить лишь по косвенным данным, на основании его реакции в специальных опытах. Осведомленность же относительно восприятий человека основывается на собственной интроспекции и подробных словесных отчетах других людей. Поэтому в данной главе и в трех последующих приводится в основном материал, собранный на людях; экспериментальным данным и результатам наблюдений на животных отведена вторая часть книги.

Укажем с самого начала, что мы касаемся здесь только одной формы восприятий, связанных с привлечением внимания к определенному, *уже известному* стимул-объекту¹ и распознаванием его *сразу же* без какого-либо специального исследования. Типичные примеры такого восприятия — это узнавание знакомого лица с первого взгляда или знакомого предмета, знакомого голоса по первому произнесенному слову, знакомого запаха, характерного жеста и т. д. Такие восприятия мы будем называть *унитарными*, отличая их от сложных восприятий, имеющих место, когда мы тщательно исследуем некоторый объект, переводя свое внимание с одного его элемента на другой.

Понятно, что по определению унитарное восприятие возможно тогда и только тогда, когда в гностической зоне афферентной системы уже сформирован соответствующий гностический нейрон (или скорее множество эквивалентных нейронов) (см. разд. 7). Поэтому гностическую зону можно представить себе как своеобразную «картотеку» гностических нейронов, в которой представлены все унитарные восприятия, сформировавшиеся у данного индивидуума.

Кроме того, следует сразу пояснить, что мы будем заниматься лишь «чистыми» унитарными восприятиями, т. е. будем абстрагировать их от каких бы то ни было ассоциаций. Правда, во многих случаях невозможно уклониться от этих ассоциаций; например, увидев какой-то предмет, мы сразу же осознаем его назначение или наименование, что вовсе не характерно, но это осознание не является необходимым для возникновения унитарного восприятия. Этот тезис можно подтвердить наблюдениями из повседневной жизни, специальными опытами с использованием искусственных паттернов, при которых создаются новые восприятия, лишенные какого-либо «значения», а также данными патологии. Приведем только несколько примеров такого рода «утраты» ассоциаций. Можно видеть лицо или слышать знакомый голос, абсолютно не думая о том, кому он принадлежит. Можно увидеть известного человека и не вспомнить его имя. Больной амнестической афазией воспринимает показанный ему предмет, но не в состоянии вспомнить его наименование, которое здоровому сразу же приходит на ум. Больной, страдающий «сенсорной» афазией, слышит слово, опознает его (т. е. отличает от бессмысленных «слов»), но не может сказать, что оно означает.

Рассмотрим теперь особенности унитарных восприятий, чтобы выявить, в какой мере они согласуются с нашей гипотезой об их анатомической и физиологической природе.

¹ Термином «стимул-объект» (С-О) мы называем какое-либо событие внешнего мира, которое воздействует на рецепторы и вызывает унитарное восприятие. Слово «стимул» отражает его действие на афферентную часть нервной системы, а слово «объект» показывает, что этот стимул не элементарный или неполный, а охватывает паттерн, соответствующий определенному предмету или воспринимаемому событию. Приведем примеры стимул-объектов. Для зрительной системы: вид карандаша, яблока, написанное слово; для соматической — фактура материала, из которого сделан карандаш; для слуховой системы: шум мотора, человеческий голос, произнесенное слово.

1. Первое свойство унитарного восприятия — это тесная связь с рефлексом нацеливания, который ему непосредственно предшествует. Сразу же, как только стимул-объект попадает на рецептивную поверхность, наше внимание сосредоточивается на нем и рецептивный аппарат приспособляется к его оптимальной рецепции. Только после завершения этих процессов происходит опознание стимул-объекта. Это говорит о том, что воспринимаются не все раздражители, падающие на рецептивную поверхность, а лишь те, которые по тем или иным причинам вызвали рефлекс нацеливания.

Как нам известно из гл. I, рефлексам нацеливания предшествует исследовательский драйв или другие виды драйва, вызывающие неспецифическое облегчение (активацию) определенной афферентной системы. Есть все основания полагать, что это облегчающее влияние необходимо для возбуждения соответствующих гностических нейронов, т. е. для акта опознания стимул-объекта.

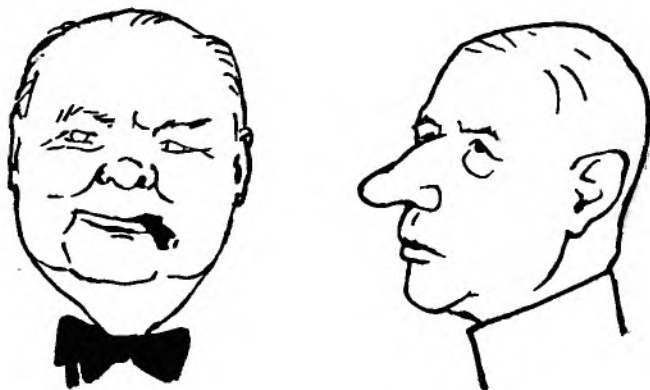
2. Следующее, упомянутое уже раньше, свойство — это *целостность* унитарных восприятий, т. е. то обстоятельство, что каждое из них возникает как отдельное событие. Очень редко случается, что мы колеблемся, к какой категории отнести тот или иной паттерн стимулов, но даже и тогда альтернативные образы не наслаиваются друг на друга, а быстро сменяются один другим (вспомните широко используемые в психологических тестах рисунки с двумя значениями). В других случаях мы не распознаем тот или иной стимул-объект с первого взгляда, так как его восприятие затрудняет другие паттерны, скажем зрительный объект предъявлен на пестром фоне или знакомый звук слышится в сопровождении шума. Но опять-таки, если после некоторой задержки раздражитель воспринимается, это происходит как непосредственное узнавание и паттерн «схватывается» в целом.

3. Еще одна важная черта унитарных восприятий — это *комплементарность* их элементов. Мы считаем, что элементы, из которых составляется данное унитарное восприятие, взаимно дополняют друг друга, поскольку нейроны нижележащего уровня, представляющие эти элементы, конвергируют на соответствующий гностический нейрон. Лучше всего об этом свидетельствуют следующие факты: если один элемент из данного паттерна исчезает или заменяется другим или если к паттерну добавляется новый элемент, то может произойти одно из двух — либо это изменение пройдет вовсе не замеченным и предъявленный паттерн будет принят соответствующим гностическим нейроном, несмотря на небольшое изменение в нем, либо деформация паттерна окажется достаточной, чтобы помешать восприятию; тогда этот паттерн будет признан совершенно новым, не принадлежащим к нашей перцептивной картотеке.

Можно привести множество примеров из повседневной жизни, иллюстрирующих этот принцип. Так, мы часто не узнаем знакомого, если он появился в новом головном уборе, если он отрастил бороду или, наоборот, сбрил ее, если он впервые предстал перед нами в очках или, напротив, без очков. Так же мы не узнаем слово, если в нем изменена, опущена или добавлена одна фонема. А вместе с тем часто, читая текст, мы не замечаем пропуски или искажения букв; это известно всякому, кто хоть раз правил корректуру.

Иногда мы узнаем объект, но чувствуем, что в нем что-то изменилось. Это происходит в том случае, когда благодаря соответствующей ассоциации мы ожидаем, что в данной ситуации должен появиться именно данный стимул-объект, а не какой-то другой. Например, встретив знакомого и узнав его, мы порой чувствуем, что в его лице или одежде что-то изменилось, но не сразу осознаем, что именно; из этого следует, что отдельные элементы, как таковые, в нашем восприятии не участвуют.

4. Четвертая особенность унитарных восприятий заключается в том, что одни элементы этих восприятий существенны, а другие несущественны. Легко заметить, что не *все* элементы стимул-объекта, попадающие на рецептивную поверхность, необходимы для его опознания. Действительно, карикатурист какими-то несколькими штрихами создает у зрителя полное представление об оригинале. Двух-трех характерных штрихов оказывается достаточно для возбуждения гностических нейронов, представляющих данное лицо. Так же обстоит дело и в том случае, когда мы узнаем какой-нибудь предмет, который плохо освещен и потому виден неотчетливо. Здесь уместно вспомнить о наблюдениях этологов, показавших, что весьма упрощенные модели животного противоположного пола



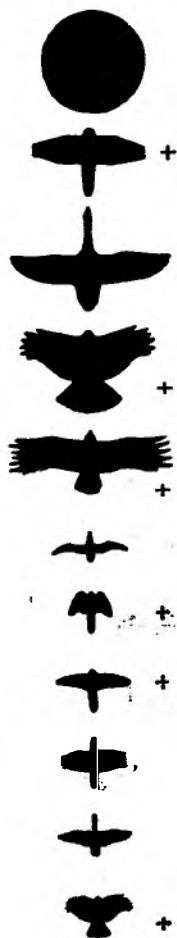
Фиг. 19. Шаржи на двух известных политических деятелей.

или, скажем, хищника вполне заменяют оригинал (фиг. 20) [6]. Все это свидетельствует о том, что в наших собственных восприятиях, точно так же как и у животных, имеются существенные элементы, утрата или изменение которых полностью разрушает восприятие, и элементы несущественные, которые играют второстепенную роль в формировании данного перцептивного нейрона. Какие из элементов существенны, а какие нет? Решить этот вопрос можно только с помощью специальных экспериментов, подобных этологическим.

Из нашей концепции легко вывести принцип избирательности существенных элементов восприятий, который со своей стороны может служить поддержкой самой концепции. В самом деле, было бы ошибкой считать, что в формировании отдельного гностического нейрона принимает участие все огромное множество элементов паттерна и бесконечное число его деталей. Это потребовало бы невероятно большого числа нейронов и их связей; кроме того, это было бы и нецелесообразным, поскольку при слишком большой избирательности способность к адаптации неизбежно должна быть очень низкой. Фактически интегрирование афферентного притока состоит столько же в объединении одних признаков, неотъемлемо свойственных данному стимул-объекту, сколько и в отсортровке других, которые по тем или иным причинам, по-видимому, несущественны или даже вводят в заблуждение.

5. Следующее общее свойство унитарных восприятий — их искаженный характер по сравнению с паттерном, что обусловлено особенностями соответствующих рецептивных поверхностей. Это наиболее очевидно в зрительном анализаторе. Как мы покажем в следующей главе, гностические нейроны воспроизводят величину стимул-объекта не точно, как она проецируется на сетчатку, а в соответствии с ее стандартом. То же

происходит и с глубиной картины, ее тенями, цветом и многими другими особенностями. Все эти искажения зрительных паттернов, проецируемых на сетчатку, которые во всех учебниках психологии определяются термином «константности восприятий», объясняются тем, что гностический нейрон отвечает эталону данного стимул-объекта и вовсе не «заинтересован» в фотографической точности изображения.



Фиг. 20. Модели для проверки реакций различных птиц на хищников [6].

Модели движутся вверх. Знаком (+) обозначены модели, вызывающие реакцию. Главной характерной чертой хищной птицы является ее короткая и толстая «шея», другие черты несущественны.

6. Еще одна особенность унитарных восприятий — это деление на категории (категоризация); в основу деления берутся различия в элементах, из которых эти восприятия складываются. Так, в зрительном анализаторе отдельные категории восприятий соответствуют лицам и фигурам людей, животным, мелким предметам, буквам алфавита и т. д. Аналогично этому в слуховом анализаторе отдельные категории восприятий отвечают известным звукам окружающей среды, словам или мелодиям. В соматическом анализаторе категории определяются текстурой осязаемых предметов или их формой, а также положением конечностей.

Сказанное касается не только отдельных типов стимул-объектов, но и их частных аспектов. Возьмем для примера категории слуховых восприятий человеческой речи. Мы можем обратить внимание на сами слова, произносимые кем-то, т. е. на то, что говорится, либо на голос, т. е. на то, кто говорит. В первом случае унитарные восприятия — это отдельные услышанные слова безотносительно к тому, кто их произносит, во втором — это голоса конкретных людей вне связи с содержанием слов. То же можно сказать и о восприятиях определенных мелодий, исполняемых на том или ином инструменте, и о восприятиях, соответствующих звучанию отдельных музыкальных инструментов безотносительно к исполняемым мелодиям. Следовательно, наши восприятия могут извлекать из стимул-объекта одну какую-то характерную черту, полностью опуская другие.

Как будет показано в разд. 5 настоящей главы (и документально доказано в гл. III), деление восприятий на категории имеет физиологическое и анатомическое выражение в организации гностических зон, где каждой категории стимул-объекта отвечает отдельное поле.

7. Последнее важное свойство унитарных восприятий — это взаимный антагонизм.

Мы упоминали уже, что между элементами, составляющими данное конкретное унитарное восприятие, не бывает антагонизма; напротив, они дополняют друг друга, создавая целостное унитарное восприятие. Это обусловлено конвергенцией нейронов нижележащего уровня, представляющих эти элементы, на гностические нейроны, отображающие данное восприятие.

Однако совершенно иные взаимоотношения существуют между отдельными унитарными восприятиями. Наш повседневный опыт самонаблюдения (к сожалению, не подкрепленный надлежащим образом экспе-

риментально) позволяет считать, что наиболее сильным оказывается антагонизм между унитарными восприятиями, относящимися к одной категории.

Пытаясь узнать в лицо нескольких людей, с которыми мы одновременно встретились, мы должны переключать внимание с одного лица на другое и вряд ли способны узнать их всех вместе, разве что они составляют знакомую *группу*, отвечающую какому-то отдельному унитарному восприятию. Так же и со словами — мы узнаем отдельные слова, если слышим их одно за другим, а не одновременно, даже если каждое произносится на своей высоте звука (см. гл. III).

Если антагонизм между унитарными восприятиями одной категории вполне очевиден, то в отношении унитарных восприятий, принадлежащих к разным категориям, в пределах одного анализатора он не столь очевиден, а для разных афферентных систем он выражен еще в меньшей степени. Так, можно одновременно слышать и мелодию и слова песни, поскольку соответствующие восприятия относятся к разным категориям; можно слушать музыку или вести беседу и тут же есть, так как между вкусовыми и слуховыми восприятиями нет антагонизма. Еще более убедительным свидетельством отсутствия антагонизма между восприятиями отдельных модальностей может служить навык вождения автомобиля. Все зрительное внимание водителя сосредоточено на дороге, но одновременно он может слушать радио, беседовать с соседом, курить сигарету — иными словами, восприятия, относящиеся к другим анализаторам, несколько не мешают его основному занятию.

Все-таки иногда возникает антагонизм между двумя разнородными группами восприятий. В сложной дорожной ситуации водитель перестает слышать собеседника; голодный — полностью сосредоточивается на еде; или наоборот, музыка может настолько захватить человека, что он перестанет есть.

Однако в данных примерах антагонизм между двумя видами активности касается уже не самих восприятий, а тех *эмоций*, которые этими восприятиями вызваны. В самом деле, если восприятие одной модальности вызывает сильную эмоцию (например, страх перед грозящей катастрофой), то эмоции, вызываемые другими восприятиями (удовольствие от музыки или беседы), полностью подавляются и человек перестает обращать внимание на несущественные для данной ситуации стимул-объекты.

Антагонизм между восприятиями одной категории позволяет объяснить и другой важный факт, а именно ретроактивное или проактивное торможение.

Так, если мы воспринимаем в близкой последовательности серию стимул-объектов одной категории, то между этими объектами возникает жесткая конкуренция в образовании следов кратковременной памяти: либо след унитарного восприятия стирается следующим, либо, напротив, препятствует второму восприятию. И опять-таки можно привести убедительные доказательства тому, что торможение особенно сильно выражено, если восприятия относятся к одной категории. Так, известно, что объем непосредственной памяти возрастает, если запоминаемые сообщения относятся к разным категориям.

Механизм антагонистических отношений между гностическими нейронами одной категории, по-видимому, обусловлен существованием в пределах гностических полей мощного латерального торможения, благодаря которому возбуждение гностического нейрона, представляющего один стимул-объект, имеет тенденцию подавлять другие гностические нейроны, соответствующие другим стимул-объектам.

5. НЕВРОЛОГИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ О СУЩЕСТВОВАНИИ ГНОСТИЧЕСКИХ НЕЙРОНОВ

Анализируя общую анатомическую организацию коры мозга, легко обнаружить, что интракортикальные связи проекционных и ассоциативных зон коры сильно отличаются друг от друга. Если проекционные зоны являются, по нашей терминологии, транзитными, посылают свои аксоны только в смежные зоны, принадлежащие тому же анализатору, то ассоциативные зоны, которые мы называли выходными, посылают свои аксоны в составе длинных ассоциативных путей в различные области коры [7, 8]. Разумно допустить, что в этих зонах (а это высшие уровни отдельных анализаторов) расположены гностические нейроны, представляющие те паттерны стимулов, которые как раз и используются нервной системой в ее интегративной деятельности.

Богатую информацию по этому вопросу дает клиника поражений коры мозга. Здесь мы приведем лишь общие черты этих наблюдений, оставив подробности для следующей главы.

Накоплена масса фактов, свидетельствующих о том, что поражения проекционных транзитных зон и поражения гностических зон коры вызывают совершенно различные расстройства высшей нервной деятельности.

При поражении проекционных зон возникают резко выраженные нарушения чувствительности в отношении раздражителей определенной модальности. Если поражения не очень обширны, то соответствующие выпадения имеют узко локальный характер. Особенно отчетливо это проявляется при локализации поражений в соматической и зрительной проекционных зонах. После поражения соматической зоны нарушается тактильная и глубокая чувствительность в контрлатеральной части тела: больной не ощущает прикосновения и не имеет представления о положении конечности. Главный симптом поражения зрительной зоны — гемианопия, локализация которой зависит опять-таки от места пораженного участка. Можно предположить, что в обоих случаях разрушена часть корковых транзитных нейронов данного анализатора и поэтому импульсы с соответствующей рецептивной поверхности не достигают гностической зоны.

Совершенно по-иному проявляются поражения гностических полей. Чувствительность, как таковая, сохраняется, и больной имеет правильное представление о месте приложения раздражителя. Однако при тщательном обследовании выясняется, что определенная категория восприятий у такого больного утрачена. Так, одни больные не узнают хорошо знакомых людей (лицевая агнозия), хотя легко опознают все остальное; другие не распознают букв алфавита (алексическая агнозия) или не могут на ощупь узнать предмет, который держат в руке (астереогнозия) и т. д. Следует подчеркнуть, что высокая избирательность агностических симптомов, связанных с ограниченными поражениями коры, производит на многих исследователей, знакомых с этим вопросом только по литературе, такое странное впечатление, что некоторые из них до сих пор относятся скептически к самому существованию этих симптомов. Однако, с нашей точки зрения, эта избирательность вполне понятна, если исходить из того, что определенным категориям восприятий соответствуют отдельные гностические поля.

Не менее интересны и важны данные Пенфилда и сотр. [9], полученные при электрическом раздражении коры во время нейрохирургических операций, производившихся под местной анестезией. Эти данные полностью согласуются с клиническими наблюдениями.

Электрическое раздражение проекционных зон коры вызывает у

больного грубые и примитивные ощущения, локализуемые на определенном участке рецептивной поверхности. Так, при раздражении соматической зоны больной отмечает ощущение «мурашек» или «покалывания» в строго определенных точках поверхности тела. При раздражении зрительной зоны больной видит какие-то пятна, разноцветные огни, звезды, ромбы, круги, иногда какие-то продолговатые знаки, не похожие ни на что из виденного им прежде, — они кажутся ему «фантастическими».

Совершенно по-иному воспринимается раздражение гностических зон. Если в раздражаемой гностической зоне нет никакого патологического очага, то при ее раздражении не возникает никаких ощущений; такие зоны называют «немыми». Если же раздражению подвергают зону, в которой локализуется эпилептогенный очаг, у больного возникают очень яркие восприятия (галлюцинации) эпизодов жизни, как бы извлекаемые из «глубин памяти». Естественно объяснить это явление тем, что раздражение оказывает влияние на отдельные гностические нейроны, возбудимость которых по каким-то причинам повысилась.

Аналогичные явления наблюдаются у больных эпилепсией перед припадком — во время так называемой эпилептической ауры. И здесь в зависимости от локализации очага раздражения больной испытывает либо простые и грубые ощущения, подобные описанным выше (если очаг находится в проекционной зоне), либо стереотипные сложные галлюцинации — воспоминания каких-то прошлых событий (если очаг лежит в гностической зоне).

6. ПРОБЛЕМА ФОРМИРОВАНИЯ ГНОСТИЧЕСКИХ НЕЙРОНОВ

Итак, по-видимому, само существование гностических нейронов довольно убедительно подтверждается, хотя этому нет прямых доказательств. Иначе обстоит дело с проблемой формирования гностических нейронов и гностических полей. Об этом мы почти ничего не знаем и потому можем предложить лишь предварительную гипотезу, возникшую на основе приведенных выше соображений; эта гипотеза, по-видимому, согласуется с имеющимися в нашем распоряжении фактами из области психологии и невропатологии.

Опыты Хьюбела и Визела [10] показали, что функциональная организация проекционной зрительной зоны является врожденной: у новорожденных котят, не имеющих никакого зрительного опыта, в этих зонах имеются такие же нейроны, как и у взрослых кошек. Совершенно по-иному обстоит дело с гностическими нейронами, которые формируются под влиянием опыта и потому представляют собой продукт своеобразных процессов обучения.

В своей прежней работе [11] мы выдвинули гипотезу, согласно которой обучение состоит в преобразовании потенциальных связей, установившихся между двумя группами нейронов в процессе онтогенеза, в реально действующие связи. Нейроны одной группы, передающие импульсы на другую, были названы передающими, а нейроны, получающие импульсы от первой группы, — воспринимающими. Мы допускали, что преобразование указанных связей происходит благодаря повышению проводимости синаптических контактов, связывающих окончания аксонов первой группы нейронов с перикарионами второй. При этом мы не касаемся внутренней природы этого повышения проводимости, допуская, что оно может иметь либо микроморфологический характер (своего рода созревание), либо биохимический, либо тот и другой вместе.

Допуская существование потенциальных связей между отдельными группами нейронов, мы не считаем, что эти связи совершенно непроходимы для импульсов, поступающих от передающих нейронов. Как будет

показано ниже, у нас есть веские основания полагать, что при повышении возбудимости воспринимающих нейронов потенциальные связи могут стать временно действующими. Именно этим можно объяснить те явления, которые Ухтомский назвал «доминантой» [12], а другие авторы — суммационной реакцией (pseudoconditioning).

Какова бы ни была внутренняя природа процессов обучения, формирование действующих связей нельзя считать мгновенным процессом, происходящим в момент возбуждения соответствующих нейронов или сразу же после него. Имеются данные, что такой, например, процесс, как консолидация следов памяти, происходит постепенно и может быть прерван при неблагоприятных условиях [13]. Мы просто упоминаем об этом факте, не входя здесь в детали, ввиду чрезвычайно противоречивого и спорного экспериментального материала по этому вопросу (см. гл. XII).

Мы допускаем далее, что обучение возможно тогда и только тогда, когда воспринимающие нейроны находятся под одновременным воздействием «специфических» импульсов, поступающих от передающих нейронов, и «неспецифических», идущих от эмотивной системы. Иными словами, мы считаем, что преобразование потенциальных связей в действующие происходит лишь в том случае, если воспринимающие нейроны находятся в состоянии активации, создаваемом драйв-центрами через аксодендритные синапсы.

Хотя это допущение до сих пор и не подтверждено прямыми электрофизиологическими данными, оно подкрепляется огромным числом поведенческих фактов, которые будут рассмотрены в других главах.

Непосредственное отношение к данной проблеме могут иметь результаты опытов, проведенных в самое последнее время; эти опыты показали, что анодная поляризация воспринимающих нейронов способствует обучению [14—16].

Посмотрим теперь, каким образом, исходя из приведенных выше принципов, можно объяснить формирование новых гностических нейронов, когда на соответствующую рецептивную поверхность попадает новый стимул-объект. Подчеркнем при этом еще раз, что наше обсуждение этого вопроса в высшей степени упрощенно и схематично. Цель наша состоит лишь в том, чтобы наметить возможные пути решения проблемы. Более детальная теория формирования гностических нейронов в отдельных анализаторах требует значительно более глубокого анализа, который будет предпринят в другой работе [17].

На фиг. 21 приведена схема формирования новых гностических нейронов. Здесь мы видим, что транзитное поле T , непосредственно предшествующее гностическому полю G , состоит из n нейронов — $T_1, T_2, T_3, \dots, T_n$. Гностическое поле G — из m нейронов — G_1, G_2, \dots, G_m , причем m значительно больше n , поскольку предполагается, что дивергенция преобладает над конвергенцией. На каждый гностический нейрон уровня G в среднем конвергируют p нейронов уровня T , причем p меньше n .

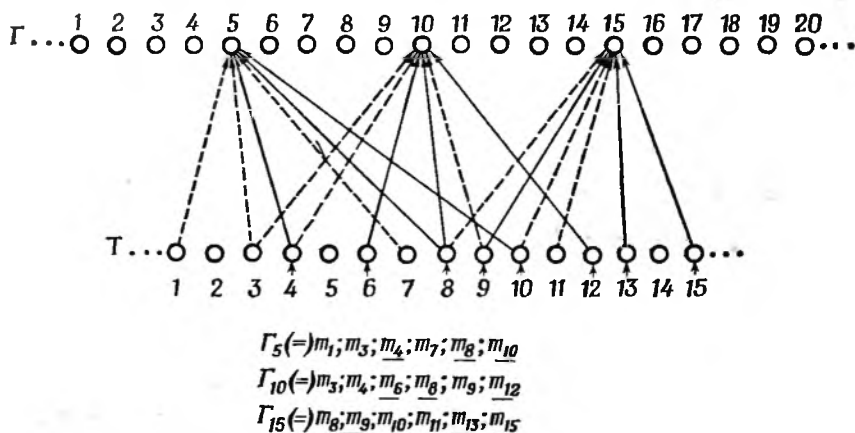
Таким образом, мы имеем следующие ряды нейронов уровня T , подчиненные отдельным нейронам уровня G .

$$\begin{array}{ccccccc} T_{G11}, & T_{G12}, & T_{G13} & \dots & T_{G1p} (=) & G_1 \\ T_{G21}, & T_{G22}, & T_{G23} & \dots & T_{G2p} (=) & G_2 \\ T_{G31}, & T_{G32}, & T_{G33} & \dots & T_{G3p} (=) & G_3 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ T_{Gm1}, & T_{Gm2}, & T_{Gm3} & \dots & T_{Gmp} (=) & G_m \end{array}$$

Очевидно, каждый нейрон T представлен во многих рядах, поскольку произведение mp значительно больше, чем общее число этих нейронов n .

Теперь предположим, что каждый паттерн стимулов, которому будет отвечать нейрон поля Г, состоит из равного числа элементов q , отображенных в поле Т, причем q меньше p^1 .

Допустим, человек уже имеет некоторый опыт — он знаком со стимул-объектами, представленными в данном гностическом поле, т. е. у него уже сформировались гностические нейроны, соответствующие некоторым



Фиг. 21. Схема процесса формирования нового гностического нейрона.

Т — последнее транзитное поле; Г — гностическое поле. Номерами обозначены нейроны каждого поля. Для примера приведены три таких гностических нейрона (G_5 , G_{10} , G_{15}). Сделано допущение, что каждый стимул-объект состоит из трех и только трех элементов, представленных в транзитном поле. Таким образом, объект, состоящий из элементов T_4 , T_6 , T_{10} , может «занять» гностический нейрон G_5 , объект из элементов T_6 , T_8 , T_{12} — гностический нейрон G_{10} , а объект из элементов T_8 , T_{13} , T_{15} — гностический нейрон G_{15} . Связи, фактически действующие при восприятии объекта, обозначены сплошными линиями, недействующие — пунктиром. Под схемой дана формула, характеризующая состав каждого из трех гностических нейронов; действующие транзитные нейроны, участвующие в восприятии данного объекта, подчеркнуты. Одни и те же нейроны могут посылать аксоны на различные гностические нейроны (дивергенция) и участвовать в разнообразных восприятиях.

из этих объектов. Такие нейроны мы назовем действующими гностическими нейронами, а те, которые еще не были вовлечены в ответы, — потенциальными.

Допустим теперь, что данное гностическое поле находится под воздействием эмотивной системы, т. е. человек, испытывая тот или иной драйв (скажем, любопытство), обращает внимание на данную категорию раздражителей с помощью соответствующих поисковых рефлексов. Если в таком случае предъявляется определенный паттерн стимулов, то через нижние уровни этой системы он тотчас же вызывает резко выраженный рефлекс нацеливания, благодаря которому афферентная система приспособляется к оптимальному «приему» данного раздражителя. Если данный паттерн уже знаком, т. е. в гностическом поле есть соответствующий ему нейрон уровня Г, то этот нейрон будет активироваться через действующие связи, установленные между ним и отдельными нейронами уровня Т.

Если же речь идет о новом паттерне, то весь процесс пойдет совершенно по-иному. Во-первых, под влиянием сильной ориентировочной реакции «что такое?» произойдет активация гностического поля в целом. Во-вторых, нейроны уровня Т, активируемые элементами нового паттерна, будут передавать импульсы на уровень Г, причем будут вовлечены те нейроны, на которые конвергируют все элементы данного паттерна.

¹ К сожалению, автор не в состоянии решить математическую задачу о числе связей между m , n , p и q , которые будут гарантировать высокую вероятность подчинения каждого ряда из q элементов уровня Т по крайней мере одному нейрону уровня Г.

Благодаря активации этих нейронов, вызванной эмотивной системой, потенциальные синаптические связи начнут преобразовываться в действующие. Вследствие этого всякий раз, когда будет вновь появляться тот же паттерн, он будет активировать то же множество нейронов, так как теперь они соответствуют одному унитарному восприятию в данном гностическом поле.

Поскольку, согласно нашему допущению, число элементов q , составляющих данный паттерн стимулов, меньше числа нейронов p уровня T , конвергирующих на данный гностический нейрон, то на него могут приходиться импульсы, возникшие под влиянием и других паттернов, отличных от того, который уже «занял» этот нейрон. Отсюда возникает проблема поведения гностического нейрона в отношении новых «посягателей», пытающихся «завладеть» им.

По аналогии со сходными явлениями в нервной системе и даже вне ее¹ мы предлагаем следующую гипотезу: после того как потенциальный гностический нейрон был «занят» некоторым паттерном, а потому преобразовался в действующий, он окажет «сопротивление» любым новым паттернам, даже если они потенциально и соответствуют данному нейрону. Иными словами, мы постулируем, что новые паттерны стимулов могут «претендовать» только на еще «не занятые» нейроны гностического поля, а нейроны, уже преобразованные в действующие, для этих паттернов недоступны. Мы назовем это явление принципом «иммунитета» действующих гностических нейронов против «чужих» паттернов.

7. ИЗБЫТОЧНОСТЬ НЕЙРОНОВ В ГНОСТИЧЕСКОМ ПОЛЕ

Итак, мы приходим к выводу, что в гностическом поле каждому унитарному восприятию может отвечать не один нейрон, а какое-то их множество; ведь если новый стимул-объект предъявляется в момент, когда это гностическое поле находится в состоянии активации, то все «незанятые» нейроны, которые потенциально «содержат» его элементы, способны превращаться в действующие, отвечающие данному паттерну. Мы обозначаем это свойство принципом избыточности гностических нейронов. Совокупность нейронов, отвечающих одному паттерну стимулов, назовем множеством (set) гностических нейронов (фиг. 22).

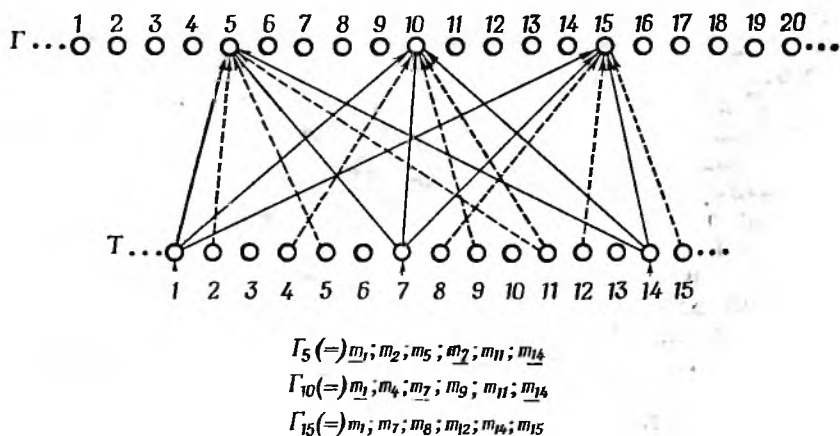
Множества гностических нейронов, соответствующих различным унитарным восприятиям, отнюдь не равны по численности. Рассмотрим основные факторы, определяющие численность отдельных множеств.

Во-первых, можно допустить, что в молодом организме в ответ на каждое предъявление нового паттерна будет формироваться больше гностических нейронов, чем в более старом. Не говоря уже о возможном снижении пластичности нервной системы с возрастом, сказанное можно объяснить тем, что в молодом возрасте потенциальные гностические нейроны превалируют над действующими. По мере расширения знакомства с данной категорией раздражителей это соотношение постепенно изменяется на обратное: начинают преобладать действующие гностические нейроны. Поэтому, когда данный паттерн предъявляется очень молодому субъекту (но уже с надлежаще развитым гностическим полем), все нейроны, которые потенциально «содержат» в себе полный набор элементов этого паттерна, оказываются свободными. Позднее некоторые из нейронов, которые могли бы отвечать какому-то новому паттерну, уже «заняты» другим паттерном и по принципу иммунитета оказываются для него недосягаемыми. С возрастом в гностических полях становится все мень-

¹ Имется в виду резистентность иннервированных мышечных волокон к вживлению новых нервных волокон или оплодотворенного яйца к новым сперматозоидам.

ше и меньше свободных нейронов, способных отображать новые паттерны стимулов.

Во-вторых, можно считать, что число гностических нейронов, формирующихся при каждом предъявлении паттерна стимулов, зависит от степени активации гностического поля, связанного с соответствующим восприятием. Если восприятие протекало на фоне усиленного внимания, вызванного должной эмоцией, то можно ожидать, что ему будет отвечать большая численность гностических нейронов, чем аналогичному восприятию на фоне индифферентного состояния.



Фиг. 22. Схема, иллюстрирующая сущность принципа избыточности.

Здесь все три отобранных нейрона представляют восприятие одного стимул-объекта, состоящего из элементов, отраженных транзитными нейронами T_1 , T_7 и T_{14} .

В-третьих, можно полагать, что при повторном предъявлении стимул-объекта импульсы достигают не только тех гностических нейронов, которые уже «заняты» им в первый раз, но и новых, идентичных гностических нейронов, которые могут формироваться из свободных нейронов, потенциально соответствующих данному паттерну, но по каким-то причинам еще не «занятых» им. Таким образом, повторное предъявление паттерна может привести к дальнейшему увеличению числа соответствующих гностических нейронов; правда, увеличение это постепенно замедляется, по крайней мере по двум причинам: во-первых, при частом предъявлении одного и того же стимула «интерес» к нему становится все меньше и меньше, и потому активация данного поля ослабляется, а во-вторых, все меньше становится и свободных потенциальных нейронов, соответствующих этому паттерну.

Эти рассуждения приводят нас к важному выводу, что хотя повторное предъявление стимул-объекта и ведет к увеличению численности соответствующих ему гностических нейронов, увеличение это не беспредельно.

Наконец, процесс формирования гностических нейронов в значительной мере зависит от того, что происходит *после* предъявления данного стимул-объекта: если некоторое время спустя предъявить другие стимул-объекты из той же категории, то они могут легко подавить процесс консолидации данного восприятия. Это явление, хорошо известное как ретроактивное торможение, оказывает резко отрицательное влияние на формирование новых гностических нейронов.

После того как произошла консолидация восприятия данного паттерна, его опознавание, по-видимому, уже перестает зависеть от числа от-

вечающих ему гностических нейронов. Самое большее, на что может повлиять обширность (по числу нейронов) представительства паттерна, — это на латентный период его опознавания и на возможность его опознавания в неблагоприятных условиях (например, при недостаточном внимании или на фоне «шумов», помех). Можно, однако, полагать, что такая избыточность гностических нейронов имеет существенное значение для сохранения унитарных восприятий при поражениях коры. В самом деле, если в результате старения или из-за какого-то патологического процесса клетки данного поля коры дегенерируют или разрушаются, то очевидно, что скорее всего исчезнут те следы памяти, которые представлены малым числом нейронов.

Многие клинические наблюдения весьма убедительно подтверждают такой вывод. Типичные психические изменения, связанные со старостью или общей энцефалопатией (например, болезнь Пика), состоят в сохранении памяти на события, имевшие место в далеком прошлом, тогда как более поздние события стираются из памяти. Более того, всем известно, что в старости воспоминания детства становятся даже более яркими, несомненно из-за отсутствия конкурирующего влияния более свежих воспоминаний.

Избирательность в сохранении запоминаемого материала наблюдается также при очаговых поражениях, затрагивающих определенные гностические поля. Как будет показано в следующих главах, при особых формах агнозий (когда данная гностическая функция снижена, но не утрачена полностью) воспоминания, относящиеся к более раннему времени, используемые чаще или имеющие сильную эмоциональную окраску, сохраняются лучше, чем те, которые не подверглись прочной консолидации. Малочисленностью гностических нейронов, соответствующих той категории восприятий, которая затронута при данном типе агнозии, можно объяснить также, почему ответы таких больных в предлагаемых тестах чрезвычайно неустойчивы и часто непредвиденны. Действительно, эти ответы изменяются не только от испытания к испытанию, но и в пределах одного испытания, что в значительной мере зависит от эмоционального состояния больного. Если он в хорошем настроении и чувствует поддержку экспериментатора, его ответы могут быть удивительно верными, но если он утомлен или в состоянии стресса, ответы совершенно неудачны. Этот вопрос мы подробно обсудим в гл. IV (разд. 10).

8. ВОСПРИЯТИЯ СХОДНЫХ ПАТТЕРНОВ И ПРОБЛЕМА РАЗЛИЧИЕНИЯ

В двух предыдущих разделах мы занимались проблемой формирования новых гностических нейронов при восприятии совершенно нового паттерна стимулов, непохожего ни на какой из уже знакомых объектов. Отсюда и впечатление новизны, переживаемое при появлении этого объекта, физиологический эквивалент которого, как предполагается, состоит в том, что данный паттерн не соответствует ни одному из существующих гностических нейронов; в результате — ориентировочная реакция и активация данного анализатора.

Теперь мы перейдем к другой, более сложной проблеме — к проблеме формирования гностических нейронов в случае восприятия стимул-объекта, сходного с уже известным и сначала неотличимого от него, тогда как ситуация требует их различения.

Начнем с того, что укажем на необходимость разграничить два явления, которые, однако, часто смешивают: речь идет о *различении* стимул-объектов и *дифференцировке*. Различением мы будем называть чисто *перцептивный процесс*, не обязательно даже охватывающий разные ассоциации или разные реакции, возникающие на каждый различаемый

стимул-объект; а дифференцировкой, в соответствии с павловским употреблением этого слова, — использование различаемых раздражителей для различных реакций организма. Если *дифференцировка* предполагает непременно *различимость* двух используемых раздражителей, то обратное — вовсе не обязательно. И мы увидим далее (гл. XII), как животное, прекрасно различая два стимул-объекта, оказывается неспособным использовать это знание в задаче на дифференцировку [18].

Разграничивая эти два понятия, мы тем не менее не отрицаем существования тесной взаимосвязи между самими явлениями. Дело в том, что, поскольку восприятия служат материалом для ассоциаций и определяют в конечном счете поведенческие акты, соответствующие гностические нейроны в значительной степени развиваются и формируются под давлением потребностей, связанных с этими актами. Таким образом, как мы вскоре увидим, если имеет место различение двух раздражителей, то это обычно происходит *по необходимости*, т. е. различия между объектами используются в поведении.

Здесь мы остановимся на процессе различения — явлении, протекающем на перцептивном уровне, а проблему дифференцировки рассмотрим в гл. VII и X.

Допустим, что после формирования множества гностических нейронов, соответствующих некоторому паттерну стимулов, предъявляется другой паттерн, отличающийся от первого несколькими элементами. При этом мы столкнемся со следующими возможностями.

Во-первых, изменение только одного элемента может превратить паттерн в неопознаваемый, так как он не будет больше соответствовать определенным гностическим нейронам. Например, взяв какую-нибудь букву алфавита, можно легко увидеть, что изменение, пропуск или добавление какого-нибудь элемента совершенно меняет ее значение (фиг. 23, I). То же можно сказать и о какой-либо одной фонеме в произносимом слове.

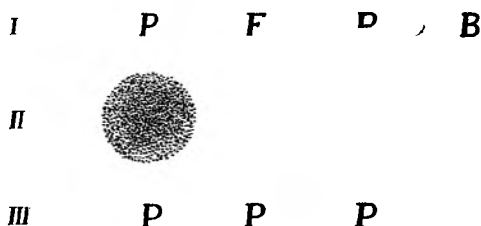
В свете сказанного выше это явление легко объяснить. Пропуск некоторого оп-элемента означает замену его реципрокным off-элементом, а добавление некоторого оп-элемента, наоборот, замену им реципрокного off-элемента. Таким образом, каждое изменение данного паттерна означает замену одного из его элементов новым, а в результате новый паттерн не соответствует определенным гностическим нейронам.

Во-вторых, паттерн может быть предъявлен в условиях, неблагоприятных для восприятия: знакомый зрительный стимул-объект виден при тусклом освещении или знакомый звук слышен на фоне шума. В этом случае соответствующие гностические нейроны будут возбуждаться слабее, чем в нормальных условиях, и потому при подпороговом раздражении паттерн может оказаться неопознанным, либо он опознается после длительного латентного периода (фиг. 23, II).

Наконец, новый паттерн может быть похож на уже знакомый, но отличаться только теми элементами, которые не учитываются соответствующими нейронами (фиг. 23, III). Тогда различие между двумя паттернами не воспринимается, и новый паттерн будет восприниматься нейронами, представляющими прежний паттерн.

Рассмотрим теперь ход событий, когда эти раздражители предъявляются неоднократно в непредсказуемом порядке. Если два паттерна стимулов нейтральны или имеют одинаковое значение (например, они сигнализируют об одном и том же безусловном раздражителе), то их различение при восприятии каждого из них в отдельности вряд ли возможно. Субъект просто не обратит внимания на различные свойства каждого паттерна, а потому оба они останутся представленными одними и теми же гностическими нейронами.

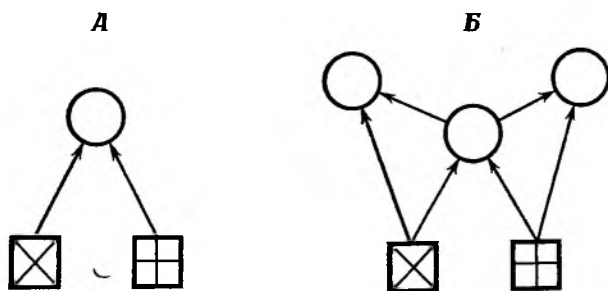
Но допустим, что паттерны *имеют* различные значения (как при дифференцировке по Павлову). Тогда двойственное значение каждого восприятия будет порождать конфликтную ситуацию, которая в свою очередь усилит общую активацию, и особенно активацию соответствующего анализатора. В результате возрастет внимание, направленное на оба раздражителя, и сформируются совершенно новые множества перцептивных



Фиг. 23. Различные виды изменений некоторых элементов паттерна.

I — изменяется один из существенных элементов; в результате виден совершенно новый паттерн; *II* — паттерн виден при неясном освещении; *III* — паттерн изменен в некоторых несущественных элементах, вследствие этого паттерн сохраняется, если не проведена тренировка на специальное различение.

нейронов, причем каждое будет отвечать соответствующему паттерну и отражать его специфические элементы. Но поскольку сохраняется и прежнее множество нейронов, представляющих более грубые свойства обоих раздражителей, то каждому из них теперь будет соответствовать два множества — одно, отражающее общие характерные черты, а другое — специфические особенности, отличающие их (фиг. 24).



Фиг. 24. Схема, иллюстрирующая процесс различения двух сходных паттернов.

Общие элементы обоих паттернов обозначены квадратами; специфические — у одного косым крестом, у другого — прямым, гностические нейроны обозначены кругами.

A. До различения. Гностические нейроны представляют только общие элементы двух паттернов и поэтому они неразличимы.

B. После различения. Новые гностические нейроны представляют и общие и индивидуальные элементы паттернов.

Таким образом, мы приходим к важному выводу, что различение двух паттернов стимулов, первоначально воспринимаемых как идентичные, протекает не за счет преобразования существовавших гностических нейронов, а благодаря формированию новых в дополнение к прежним.

Благодаря двойному представительству различаемых раздражителей возможен их анализ, т. е. восприятие и общих свойств, и специфических, что на первый взгляд противоречит принципу целостности унитарных восприятий. Например, услышав голос знакомого человека, мы распознаем, мужской он или женский, и, кроме того, различаем его индивидуальные особенности. Каждый из этих двух аспектов восприятия голоса — это особое унитарное восприятие: одно формируется на основе нейронов, соответствующих мужским и женским голосам вообще,

а другое — на основе нейронов, соответствующих голосам определенных людей.

Итак, мы видим, что, хотя различение и дифференцировка — явления самостоятельные, дифференцировка во многом управляет процессом различения. В самом деле, необходимость дифференцировать два паттерна стимулов путем формирования разных ассоциаций для каждого направляет развитие обучения по путям, указанным выше. Следует, однако, отметить, что, как только различение выработалось и сформировались новые множества гностических нейронов, их дальнейшая судьба в жизни организма уже не зависит ни от цели, для которой они возникли, ни от степени необходимости в них. И действительно, однажды возникшая под давлением определенной потребности способность различать некоторые стимул-объекты сохраняется независимо от того, используется ли она для совершенно иных целей или же вообще не играет никакой роли в жизни.

9. ПРОБЛЕМА ФОРМИРОВАНИЯ НОВЫХ ГНОСТИЧЕСКИХ ПОЛЕЙ

Итак, мы видим, что большинству стимул-объектов, с которыми мы сталкиваемся в жизни, отвечает не одно множество гностических нейронов, а два (или даже больше): множество нейронов «грубой настройки», представляющих *общие* свойства объектов данного типа, и множество нейронов, соответствующих *частным* особенностям объектов, характерным только некоторым из них или даже одному отдельно взятому объекту. Так, у нас есть гностические нейроны, представляющие автомобиль вообще, другие — автомобили разных марок, а третьи — наш собственный автомобиль. Или есть гностические нейроны, представляющие маленьких птиц вообще, а другие — каждый вид птиц отдельно (особенно если вы по профессии орнитолог). То же можно сказать и о восприятии листьев вообще и о каждой форме их для ботаника, о восприятии лиц вообще, отдельных групп людей (мужчин или женщин, детей или взрослых) и лиц наших знакомых.

Такой вывод проливает некоторый свет на проблему формирования гностических полей, но ввиду отсутствия в настоящее время достаточно убедительных данных по этой проблеме нам не хотелось бы обсуждать ее в деталях. Скажем лишь, что гностические поля имеют потенциальные связи с соответствующими полями более низкого порядка и что некоторые из этих связей превращаются в действующие под влиянием личного опыта организма. Нам, однако, неизвестно, упорядочены ли эти потенциальные связи каким-то особым образом в процессе филогенеза, или они совершенно «свободны» для последующего развития гностических полей под воздействием даже самых невероятных паттернов.

На основании сказанного можно, по-видимому, допустить, что эти поля подчиняются некоей иерархии и аналогично структуре афферентных систем в целом komponуются из наложенных друг на друга уровней. Детали этой иерархической структуры полностью зависят от индивидуального опыта или коллективного опыта людей, принадлежащих к определенной социальной группе. Мы вынуждены оставить открытым вопрос о том, отвечает ли более высокому уровню гнозиса свое особое анатомическое поле или он включается в соответствующий низший уровень?

Представим себе человека, у которого есть *грубое* представление об определенной категории стимул-объектов, скажем о лицах другой расы или звуках иностранного языка, и, поскольку все это не играет особой роли в его жизни, он не интересуется их детальными свойствами. Допустим далее, что условия его жизни меняются и индивидуальные различия этих стимул-объектов приобретают для него большое значение; ну, ска-

жем, он переезжает в страну, где большинство составляют люди другой расы, которые говорят на чужом для него языке. Сначала ему трудно, так как полагаться на свои прежние, «грубые» гностические нейроны он уже не может, — должны сформироваться новые, значительно более специфичные. Столкнувшись сразу со множеством незнакомых стимул-объектов одной категории, он, конечно, совершенно теряется, поскольку оказывается не в состоянии различать их. Но постепенно он начинает воспринимать различия между отдельными стимул-объектами новой категории и опознавать все большее и большее их число. Это происходит благодаря тому, что он научается обращать внимание на те элементы стимул-объектов, которые прежде оставались незамеченными; теперь они играют существенную роль во вновь сформировавшихся гностических нейронах. Благодаря большой практике наш субъект настолько хорошо познает данную категорию стимул-объектов, что, встретившись с совершенно новым экземпляром, он *сразу же* определяет его отсутствие в своем «досье», у него возникает надлежащая ориентировочная реакция, схватывание нового объекта в целом, формирование вскоре соответствующих гностических нейронов без какого-либо специального процесса различения — такова последовательность этапов в данном случае. Это явление обычно называют «формированием установок» («learning sets»); его часто наблюдают и у людей и у животных [19].

Двойное (или множественное) представительство стимул-объектов одной категории имеет интересный невропатологический аспект. В некоторых случаях частичного поражения определенного гностического поля, когда больной утрачивает способность воспринимать конкретные стимул-объекты, способность воспринимать категорию в целом сохраняется. Так, при лицевой агнозии больной, не узнавая конкретных лиц, знает, что это лица людей, а при аудиовербальной агнозии больной, не распознающий отдельных слов, отличает их от других звуков. Это показывает, что «грубые» нейроны, представляющие всю категорию паттернов в целом, могут сохраниться и тогда, когда нейроны, соответствующие отдельным паттернам этой категории, разрушены. Этот факт позволяет предположить, что нейроны этих двух групп локализируются в разных полях коры.

Еще один, вероятно иной, способ формирования новых гностических полей (в анатомическом или по крайней мере в функциональном смысле) имеет место в том случае, когда уже сформированные гностические нейроны являются элементами более сложных паттернов, играющих значительную роль в жизни индивидуума. Можно предположить, что в этом случае в соответствии с принципами, открытыми Хьюбелом и Визелом, образуются новые «сложные» нейроны. Примером может служить обучение читать и писать (разумеется, только на тех языках, в которых не существует больших различий между написанием и произношением слова). Сначала каждая буква — это отдельный паттерн, представленный в соответствующем гностическом поле зрительного или кинестетического анализатора. Затем отдельные буквы объединяются в слова; легко допустить, что наиболее часто используемые слова получают представительство в виде определенных «сложных» гностических нейронов, отличных от тех, какими представлены конкретные буквы. В следующей главе мы приведем соответствующие данные по этому вопросу.

Итак, гностические зоны коры находятся в состоянии непрерывного развития: формируются новые гностические нейроны в уже сформировавшихся гностических полях и создаются новые поля, представляющие новые категории паттернов. Особенно интенсивно этот процесс идет в раннем периоде жизни, затем интенсивность его снижается, а в глубокой старости он почти полностью прекращается.

10. ПРОБЛЕМА ПРИВЫКАНИЯ

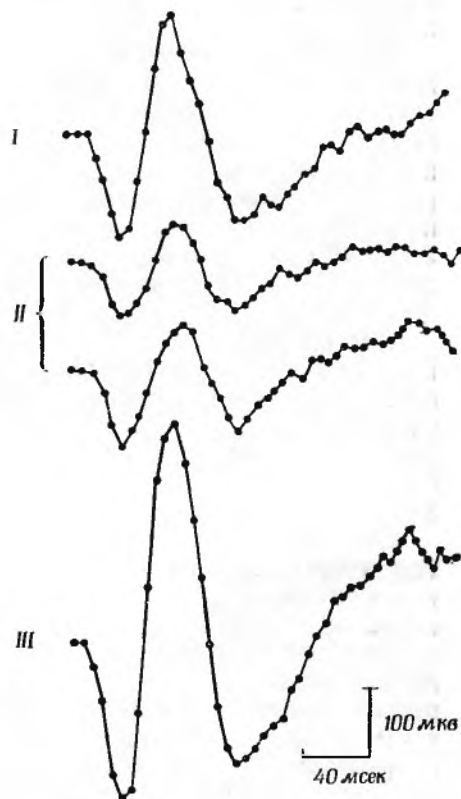
Как уже отмечалось в предыдущей главе, так называемые нейтральные раздражители при первом предъявлении вызывают сложный тип рефлекса, обозначаемый как ориентировочный. Он складывается из: 1) рефлекса нацеливания — «подгонки» афферентной системы к восприятию раздражителя; 2) вегетативных реакций с преобладанием симпатического компонента; 3) десинхронизации ЭЭГ — общей или в рамках данного анализатора.

Если раздражитель предъявляется неоднократно и не влечет за собой последствий, вызывающих активацию, то постепенно эти проявления ориентировочной реакции ослабевают, а затем некоторые из них совсем исчезают. Это явление, первоначально названное Павловым «угашением ориентировочной реакции», теперь принято называть «привыканием».

Несмотря на многочисленные экспериментальные исследования, посвященные явлению привыкания, физиологический механизм его до сих пор неясен. Принято считать, что это явление представляет некоторую весьма примитивную форму пластического изменения и что оно обусловлено процессом торможения. Однако по поводу того, какая именно часть ориентировочной реакции подвергается торможению и каким образом этот процесс возникает, нет единодушия.

Имеются убедительные данные, свидетельствующие о том, что в явлении привыкания непосредственно участвуют перцептивные функции организма. В самом деле, мы знаем, что привыкнуть — это значит «потерять интерес» к неоднократно предъявляемому стимул-объекту и перестать обращать на него внимание. Это наблюдение согласуется с фактом снижения амплитуды вызванных корковых потенциалов при повторном предъявлении раздражителя. Однако такого уменьшения амплитуды не происходит, если субъекта «заставляют» обращать внимание на данный раздражитель, например путем выработки условного рефлекса (фиг. 25). Итак, мы видим, что проблема привыкания внутренне связана с темой данной главы; попытаемся объяснить это явление на основе нашей концепции механизмов восприятия.

Новый паттерн стимулов, вызывающий ориентировочную реакцию, естественно еще не представлен в гностических «картотеках» соответствующего анализатора. Совместные действия рефлекса нацеливания и части неспецифической системы, особенно связанной с данным анализатором, как бы «вносят» данный стимул-объект в соответствующие «картотеки» гностического поля путем формирования нового множества гностических нейронов.



Фиг. 25. Реакция на щелчок, зарегистрированная на височной доле у обезьяны. I — начало опыта; II — привыкание; III — условный рефлекс.

Если же стимул-объект не нов, т. е. он уже представлен в надлежащем гностическом поле, судьба его может быть двойкой.

Во-первых, с самого начала предъявление данного стимул-объекта может сопровождаться каким-то порождающим драйв фактором, что приводит к активации определенной системы. Тогда по правилу классического условного рефлекса (см. гл. VI) этот стимул будет вызывать такую же активацию, а потому сохранится и вызываемый им рефлекс нацеливания, сопровождаемый другими признаками ориентировочной реакции.

Во-вторых, может случиться, что стимул-объект, регистрируемый гностической системой, не совпадает ни с каким эмотогенным фактором, т. е. он не имеет значения для сохранения жизнедеятельности организма. С биологической точки зрения должен бы развиваться какой-то механизм, направленный на подавление ориентировочной реакции, вызываемой этим раздражителем: в противном случае субъекту пришлось бы беспрестанно обращать внимание на бесчисленные явления, происходящие в окружающей среде и в нем самом и не имеющие никакого значения в его жизни. Такой механизм подавления на самом деле существует и его действие проявляется через привыкание.

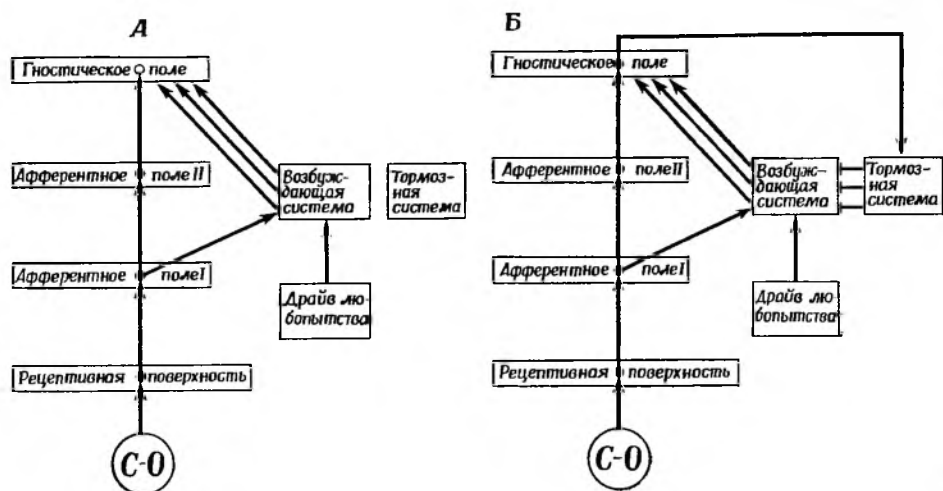
Мы предполагаем, что этот механизм торможения, приводящий к привыканию, внутренне присущ самим гностическим нейронам. Иными словами, мы полагаем, что существует тип рефлекса, который вызывается уже известными стимул-объектами, связанными с соответствующими гностическими нейронами, и оказывает тормозное влияние на афферентные импульсы, идущие к этим нейронам. Назовем этот тип рефлекса *тормозным перцептивным возвратным рефлексом*.

Этот рефлекс действует всякий раз, если только он не подавлен противоположным механизмом, порождаемым системой активации. По всей вероятности, «эффектором» данного рефлекса служит тормозная часть неспецифической системы, которая подавляет облегчающую часть той же системы и тем самым предотвращает развитие ориентировочного рефлекса, погашая его в самом начале (фиг. 26). Это подавляющее влияние может производиться либо той частью неспецифической тормозной системы, которая имеет дело исключительно с данным анализатором, — тогда привыкание будет носить строго избирательный характер, либо это влияние может осуществляться всей системой в целом — и тогда наступит безразличие к окружающему, сонливость [20].

Эта на первый взгляд парадоксальная концепция механизма привыкания хорошо согласуется с известными фактами. Поскольку один и тот же стимул-объект оказывается источником либо положительного неспецифического эффекта, облегчающего рефлекс нацеливания и приводящего к восприятию, либо тормозного эффекта, подавляющего оба процесса, очевидно, эти эффекты находятся в неустойчивом равновесии. Если по каким-то причинам происходит активация некоторой афферентной системы (как это происходит под влиянием возбуждающих средств или какого-либо эмотогенного фактора), то субъект, достаточно привыкший к данному раздражителю, проявит полную ориентировочную реакцию. И наоборот, транквилизаторы делают субъекта апатичным и снижают ориентировочные реакции.

Приведем яркий пример оживления ориентировочной реакции под влиянием эмоций, описанный Глазером [27]. Явление привыкания решили продемонстрировать на заседании физиологического общества, и студент-физиолог согласился быть испытуемым. Было выработано привыкание к погружению руки в воду при температуре от 4 до 47°. Во время пробы, проведенной накануне, у испытуемого полностью отсутствовала реакция на погружение руки в воду любой температуры в пределах

этого диапазона. Демонстрацию проводили в аудитории, и испытуемый хорошо знал о присутствии людей, хотя и сидел к ним спиной. Показаний прибора он не видел. Обстановка была необычной; испытуемый был взволнован и заинтересован в происходящем. При погружении руки в воду у него появилась реакция, которая имела место в начале эксперимента — то привывания. Через 48 час, когда его потом вновь проверили в привычной лабораторной обстановке, реакции снова не было.



Фиг. 26. Гипотетический механизм привыкания.

А. Новый стимул-объект. Стимул активирует определенные элементы рецептивной поверхности, отдельные нейроны рецептивного поля первого порядка, отдельные нейроны рецептивного поля второго порядка, а отсюда сигналы конвергируют на некоторые потенциальные гностические нейроны гностического поля. Нейроны рецептивного поля первого порядка (или другая центральная структура) передают возбуждение на неспецифическую возбуждающую систему, которая повышает возбудимость гностического поля. Одновременное действие специфических импульсов на это поле приводит к формированию соответствующих гностических нейронов. **Б. Знакомый стимул-объект.** Первоначально ход сигналов тот же, что и при воздействии нового объекта. Сигналы от специфической и неспецифической систем достигают соответствующих гностических нейронов и вызывают восприятие стимул-объекта. Эти гностические нейроны посылают импульсы на неспецифическую тормозную систему (или, вернее, на ее часть), которая подавляет соответствующую ей часть системы возбуждения, и таким образом немедленно приостанавливается восприятие стимул-объекта. Вследствие этого прекращается ток импульсов с гностических нейронов на тормозную систему и может иметь место другое восприятие, вызванное драйвом любопытства.

Наша концепция объясняет и другой факт — избирательный характер привыкания [21, 22]. Действительно, если раздражитель несколько отличается от того, на который происходило привыкание, то он сразу же вызывает ориентировочную реакцию в полном объеме: стимул не соответствует гностическим нейронам, сформированным в ответ на прежний раздражитель, и потому тормозный перцептивный возвратный рефлекс не может быть вызван. Более того, если непосредственно после действия второго раздражителя предъявить прежний, то привыкание исчезнет из-за продолжительной активации, вызванной новым раздражителем.

Можно интерпретировать еще один факт: после того как ориентировочный рефлекс на некоторый раздражитель угас, он может вновь появиться во время дремотного состояния субъекта [23]. Так, мы знаем по опыту, что во время дремоты способность к восприятию снижается. Поэтому встречавшийся ранее раздражитель может оказаться сразу непознанным и вызовет ориентировочную реакцию, сопровождаемую активацией.

Наконец, наша концепция объясняет и «вездесущий» характер явления привыкания. Если раньше принято было считать, что у декортицированных животных привыкания не бывает, то теперь мы знаем что оно

встречается на любом уровне нервной системы [24—26]. Всякий раз, когда нам приходится иметь дело с восприятиями в более широком смысле слова (как функциями выходных нейронов, приводящими к определенному поведенческому акту), даже в наиболее грубом и наиболее примитивном виде, мы сталкиваемся с механизмом привыкания, который не накладывается на структуры, ответственные за ориентировочный рефлекс (как это многие полагают), но зависит от этих структур. Этим, по-видимому, можно объяснить тот факт, что даже после удаления обширного участка слуховой зоны коры привыкание к слуховым раздражителям (тонам) не только просто сохраняется, но сохраняет свой избирательный характер [27]. Можно допустить, что в этом случае восприятие слуховых раздражителей происходит на уровне нижнего двухолмия, которое имеет мощный выходной механизм, обеспечивающий рефлекс нацеливания на эти раздражители. Поскольку эта структура имеет точную тонотопическую организацию [28], то, очевидно, разным тонам здесь соответствуют различные нейроны.

Если принять во внимание, что торможение ориентировочного рефлекса имеет весьма избирательный характер и не касается тех раздражителей, которые даже незначительно отличаются от того, к которому развилось привыкание, то придется признать, что последний раздражитель всякий раз опознается. Иными словами, мы полагаем, что такой стимул вызывает короткий рефлекс нацеливания, который как раз достаточен для опознавания этого стимула и для передачи сигналов на специфическую тормозную систему. Между прочим, это еще одно доказательство моментального характера унитарных восприятий, которые могут быть вызваны исключительно кратковременным актом внимания по принципу «все или ничего».

В заключение следует отметить, что полное и стойкое привыкание к тому или иному паттерну стимулов нужно считать экспериментальным артефактом; в обычной жизни людей и животных оно встречается редко. Большинство стимул-объектов окружающей нас среды имеет двойственный характер, т. е. иногда они имеют поведенческое значение, а иногда — нет. В первом случае они привлекают наше внимание, а во втором мы почти их не замечаем. Приведем несколько примеров, иллюстрирующих универсальность этого двойственного отношения к известным стимул-объектам любой модальности. Мы совершенно не обращаем внимания на множество мелких предметов на письменном столе — у нас к ним возникло привыкание, но, как только какой-нибудь из них понадобится для работы, привыкание исчезает. Мы абсолютно не замечаем тикания часов в комнате (привыкаем к нему), но всякий раз, когда мы проверяем, не остановились ли часы, привыкание исчезает. Наконец, мы вовсе не думаем в каждый данный момент о своей позе, о положении наших рук и ног (ведь все это повторялось уже тысячи раз), но если та или иная поза служит исходным положением для какого-либо важного движения или же, наоборот, завершает такое движение, то мы обычно прекрасно ее осознаем.

11. ВЫВОДЫ

Каждая афферентная система (анализатор) построена по принципу иерархии, причем ее высшие уровни функционально накладываются на нижележащие и получают от них сигналы, идущие с рецептивных поверхностей. Каждый уровень афферентной системы состоит из нейронов, принимающих определенные импульсы с нижележащих уровней или с определенной рецептивной поверхности. В некоторых (или всех) афферентных системах возможно «разветвление» с образованием нескольких афферентных полей следующего уровня.

Взаимоотношения между последовательными уровнями основываются на принципе конвергенции — дивергенции. Так как каждый последующий уровень имеет больше нейронов, чем предыдущий, дивергентные связи преобладают по численности над конвергентными. Благодаря принципу конвергенции нейроны более высоких уровней отвечают более сложным сенсорным паттернам, чем нейроны нижних уровней.

Среди афферентных нейронов можно различить: *транзитные* нейроны, которые передают сигналы, получаемые от нейронов нижележащего уровня, на нейроны следующего уровня; *выходные* нейроны, которые посылают сигналы за пределы данного анализатора, в другие области мозга, и, возможно, *транзитно-выходные*, смешанные. Уровни, состоящие из одних *транзитных* нейронов, называются *транзитными уровнями*; состоящие из выходных нейронов — *выходными уровнями*, а имеющие оба типа нейронов — *транзитно-выходными уровнями*. По определению высший уровень анализатора — в чистом виде выходной уровень.

Функция транзитных нейронов называется *рецептивной*, выходных — *перцептивной*. В соответствии с этим мы называем восприятиями те афферентные процессы, которые вовлечены в ассоциативную или поведенческую деятельность организма. Чем выше уровень данного выходного (или перцептивного) нейрона, тем более сложный сенсорный паттерн он представляет и тем более сложными ассоциативными функциями он наделен.

К одному из важных видов выходных нейронов принадлежат нейроны, контролирующие перцептивные возвратные рефлекс, которые регулируют сенсорный приток на нижних уровнях (включая рецептивные поверхности и связанные с ними эффекторы) по принципу положительной или отрицательной обратной связи. Положительная обратная связь обеспечивается облегчением перцептивных процессов через рефлекс нацеливания (повышение внимания); отрицательная обратная связь обеспечивается подавлением перцептивных процессов через перцептивные тормозные рефлекс (снижение внимания).

В этой главе рассматривались только перцептивные процессы, зависящие от активности высших уровней афферентных систем, тех уровней, которые принято называть ассоциативными зонами коры мозга. Нейроны этих зон мы называем *перцептивными*, или *гностическими*, а сами зоны — *гностическими зонами*.

По определению каждый нейрон гностической зоны соответствует сложному сенсорному паттерну, доставляемому конвергенцией рецептивных нейронов нижележащих уровней (представляющих элементы этого паттерна). Восприятие, которое активирует гностический нейрон, мы называем *унитарным восприятием*.

В соответствии с этим мы обозначаем унитарным восприятием мгновенный, не аналитический акт опознавания известного паттерна стимулов, который протекает как единичный акт внимания. Унитарное восприятие возникает в тот момент, когда на рецептивную поверхность анализатора попадает известный паттерн, который вызывает надлежащий рефлекс нацеливания, направляющий внимание субъекта на этот паттерн. Восприятия, появляющиеся в результате тщательного обследования данного паттерна и разложения его на элементы, — это сложные восприятия, основанные на ассоциациях.

Для унитарных восприятий в отличие от сложных характерны следующие особенности:

1. Непосредственная связь с предшествующим рефлексом нацеливания (восприятие как единичный акт внимания).

2. Целостность (в том смысле, в каком можно, например, говорить о целостности химических молекул).

3. Комплементарность элементов, составляющих восприятие.

4. «Модельность», выражающаяся в том, что отдельные элементы восприятия существенны, а другие нет.

5. Искаженность — деформация сенсорного паттерна, спроецированного на рецептивную поверхность, приближающая его к эталонному стимул-объекту.

6. Категоризация.

7. Взаимный антагонизм между восприятиями, принадлежащими к одной категории; он зависит от латерального торможения.

Все эти особенности легко вывести из нашего представления о том, что анатомическим и функциональным субстратом унитарных восприятий являются гностические нейроны. Следует особо подчеркнуть, что наша концепция разрешает известное противоречие между ассоциативной психологией, утверждающей, что восприятия складываются из элементарных ощущений, и гештальт-психологией, подчеркивающей целостность процессов восприятия. Действительно, хотя восприятия и складываются из элементарных событий, называемых ощущениями, мы не расчленяем, а иногда даже и не можем расчленить их в наших сенсорных переживаниях, так как они сливаются на уровне перцептивных нейронов, которые осуществляют интегративный процесс переработки информации, доставляемой с периферии. Перефразируя известное выражение Джексона: «Мозг мыслит на языке целых движений, а не отдельных мышечных сокращений», мы можем сказать, что мозг мыслит на языке целых воспринимаемых объектов, а не их элементов. На самом деле, обе эти истины — выражение одного общего принципа.

Данные психологии и невропатологии показывают, что в рамках одного анализатора унитарные восприятия подразделяются на отдельные категории, причем каждая категория представлена частью соответствующей гностической зоны, названной *гностическим полем*. Поэтому «топографически» гностические зоны организованы не в соответствии с топической организацией рецептивной поверхности, как в проекционных зонах, а в соответствии с особенностями унитарных восприятий. Поражение, затрагивающее данное гностическое поле, приводит к развитию специфической формы агнозии, при которой избирательно нарушаются восприятия определенной категории, тогда как восприятия других категорий — в пределах того же анализатора — сохраняются. Категоризация восприятий в отдельных анализаторах будет рассмотрена в следующей главе.

В противоположность рецептивным и перцептивным нейронам нижних уровней афферентных систем, которые построены в соответствии с врожденными паттернами организации, перцептивные нейроны гностических зон формируются в индивидуальной жизни субъекта под влиянием его опыта. Процесс формирования гностических нейронов в ответ на новые стимул-объекты, с которыми сталкивается человек, протекает следующим образом.

Предполагается, что в каждом гностическом поле имеются потенциальные гностические нейроны, т. е. нейроны, которые связаны с нейронами нижележащего уровня потенциальными, а не действующими связями. При встрече с новым паттерном стимулов сигналы с нижнего уровня достигают тех потенциальных гностических нейронов, на которые конвергируют аксоны соответствующих нейронов этого уровня. Одновременно этот паттерн вызывает ориентировочный рефлекс, эффект которого, среди прочего, заключается и в активации соответствующего анализатора. Это состояние активации — необходимая предпосылка для преобразования потенциальных связей, конвергирующих на данные нейроны, в действующие, т. е. оно делает возможным формирование дей-

ствующего гностического нейрона, представляющего данный паттерн.

Из этой гипотезы следует тот вывод, что каждый паттерн, воспринятый субъектом, представлен не одним гностическим нейроном, а множеством эквивалентных нейронов, и именно тех, которые находятся в точках конвергенции элементов данного паттерна (принцип избыточности). Численность гностических нейронов зависит главным образом от следующих факторов: 1) периода жизни, в котором было приобретено данное унитарное восприятие: чем раньше, тем больше множество; 2) интенсивности активации в момент предъявления паттерна стимулов; 3) числа предъявлений данного паттерна; 4) отсутствия одновременного предъявления других паттернов, относящихся к той же категории. Принцип избыточности объясняет избирательность в сохранении одних унитарных восприятий и утрате других после частичных разрушений гностического поля (в старости, при энцефалите или очаговых поражениях мозга).

При предъявлении стимул-объекта, сходного с тем, который уже представлен в данном гностическом поле, возможны следующие ситуации:

1. Новый паттерн отличается от прежнего каким-либо существенным элементом. Тогда этот паттерн не будет отождествляться со старым. Если он имеет некоторое значение для субъекта, то сформируется новое множество гностических нейронов.

2. Новый паттерн отличается от старого одним из тех элементов, которые не всвлекались в восприятие; следовательно, он окажется идентичным старому паттерну. Если, однако, этот новый паттерн имеет иное ассоциативное значение, то произойдет процесс различения. Он состоит в формировании для каждого паттерна отдельных множеств гностических нейронов, охватывающих те элементы, которыми они отличаются. Кроме того, остается еще и старое множество, представляющее их общие характерные черты. Тогда субъект приобретает способность воспринимать общие свойства обоих паттернов и индивидуальные каждого из них.

На основе такого процесса различения гнозис человека пополняется новыми категориями восприятий, представленными и новыми гностическими полями в функциональном или даже анатомическом смысле.

Неоднократное предъявление данного паттерна без совпадения с действием какого-либо эмотогенного фактора приводит к привыканию, т. е. вызываемая им ориентировочная реакция в большей или меньшей степени ослабляется. Предполагается, что привыкание внутренне присуще гностическим нейронам. Иными словами, постулируется существование специфического типа рефлекса, названного *тормозным перцептивным возвратным* рефлексом. Он вызывается известными паттернами, опосредуется гностическими нейронами и приводит к возбуждению соответствующей части тормозной неспецифической системы. Это в свою очередь подавляет облегчающее влияние активирующей системы на данный перцептивный процесс, гася его развитие с самого начала.

Если «нейтральный» раздражитель сопровождается действием эмотогенных факторов, то он по принципу классического условного рефлекса вызывает активацию, подавляя тормозный перцептивный возвратный рефлекс. Таким образом, благодаря ассоциациям с эмотогенными факторами протекает процесс отбора раздражителей, приобретших определенное биологическое значение, от «нейтральных» раздражителей, не имеющих существенных последствий. Следует, однако, отметить, что если в условиях опыта две эти группы раздражителей обычно четко разграничены, то в естественной жизни раздражители, полностью «нейтральные» в одних случаях, становятся исключительно важными в других.

ЛИТЕРАТУРА

1. Hubel D. H., Wiesel T. N., Receptive fields of single neurones in the cat's striate cortex, *J. Physiol.* (London), **148**, 574—591 (1959).
2. Hubel D. H., Wiesel T. N., Integrative action in the cat's lateral geniculate body, *Ibid.*, **155**, 385—398 (1961).
3. Hubel D. H., Wiesel T. N., Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex, *Ibid.*, **160**, 106—154 (1962).
4. Hubel D. H., Wiesel T. N., Receptive fields and functional architecture in two nonstriate visual areas (18 and 19) of the cat, *J. Neurophysiol.*, **28**, 229—289 (1965).
5. Hebb D. C., *The Organization of Behavior, A Neuropsychological Theory*, New York, Wiley, 1957.
6. Tinbergen N., *The Study of Instinct*, Oxford, Clarendon Press, 1955.
7. McCulloch W. S., The functional organization of the cerebral cortex, *Physiol. Rev.*, **24**, 390—407 (1944).
8. Geschwind N., Disconnexion syndromes, *Brain*, **88**, 237—296 (1965).
9. Penfield W., Rasmussen T., *The Cerebral Cortex of Man*, New York, Macmillan, 1950.
10. Hubel D. H., Wiesel T. N., Receptive fields of cells in striate cortex of very young, visually inexperienced kittens, *J. Neurophysiol.*, **26**, 994—1002 (1963).
11. Konorski J., *Conditioned Reflexes and Neuron Organization*, Chap. 5, Cambridge, Cambridge University Press, 1948.
12. Ухтомский А. А., К вопросу условий возбуждения в доминанте, *Nov. Refl. Fiziol. Nerv. Sist.*, **2**, 3—15 (1926).
13. Glickman S. E., Perseverative neural processes and consolidation of the memory trace, *Psychol. Bull.*, **58**, 218—233 (1961).
14. Русинов В. С., An electrophysiological analysis of the connecting function in the cerebral cortex in the presence of a dominant region area. In 19th International Physiological Congress. Montreal, 1953: Abstracts of Communications, pp. 719—720, 1953.
15. Morrell F., Effect of anodal polarization on the firing pattern of single cortical cells, *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, **92**, 860—876 (1961).
16. Albert D. J., The effects of polarizing currents on the consolidation of learning, *Neuropsychologia*, **4**, 65—77 (1966).
17. Gawroński R., Konorski J., неопубликованные данные.
18. Konorski J., The role of central factors in differentiation. In 22d International Congress of Physiological Sciences, Leiden, September 10—17, Vol. III, 318—329, Amsterdam, Excerpta Medica Found. Internat. Congr. ser. № 49 (1962).
19. Harlow H. F., The formation of learning sets, *Psychol. Rev.*, **56**, 51—65 (1949).
20. Соколов Е. Н., Neuronal models and the orienting reflex. In M. A. B. Brazier, ed., *The Central Nervous System and Behavior: Transactions of the Third Conference*, Feb. 21—24, 1960, Princeton, pp. 187—276, New York, J. Macy, Jr., Found, 1960.
21. Sharpless S., Jasper H., Habituation of the arousal reaction, *Brain*, **79**, 655—680 (1956).
22. Hernández-Peón R., Brust-Carmona H., Functional role of subcortical structures in habituation and conditioning. In *Brain Mechanisms and Learning*, A Symposium Organized by the Council for International Organizations of Medical Sciences, pp. 393—412, Oxford, Blackwell Sci. Publ. (1961).
23. Kozak W., Westerman R., Basic patterns of plastic change in the mammalian nervous system. In *Nervous and Hormonal Mechanisms of Integration*, Symposia of the Society for Experimental Biology, **20**, 509—544, Cambridge (1966).
24. Buchwald J. S., Halas E. S., Schramm S., Progressive changes in efferent unit responses to repeated cutaneous stimulation in spinal cats, *J. Neurophysiol.*, **28**, 200—215 (1965).
25. Sharpless S., Jasper H., Habituation of the arousal reaction, *Brain*, **79**, 655—680 (1956).
26. Rose J. E., Greenwood D. D., Goldberg J. M., Hind J. E., Some discharge characteristics of single neurons in the inferior colliculus of the cat. I. Tono-topical organization, relation of spikecounts to tone intensity, and firing patterns of single elements, *J. Neurophysiol.*, **26**, 294—341 (1963).
27. Glaser E. M., *The Physiological basis of habituation*, London, 1966.
28. Jung R., Neuronal integration in the visual cortex and its significance for visual information, in *Sensory Communication*, ed. W. Rosenblith, New York, London, 1961.
29. Mountcastle V. B., Modality and topographic properties of single neurons of cat's somatic sensory cortex, *J. Neurophysiol.*, **20**, 408—434 (1957).
30. Mountcastle V. B., Powell T. P. S., Neural mechanisms subserving cutaneous sensibility, with special reference to the role of afferent inhibition in sensory perception and discrimination, *Bull. J. Hopkins Hosp.*, **105**, 201—232 (1959).

КАТЕГОРИИ ВОСПРИЯТИЙ В ОТДЕЛЬНЫХ АНАЛИЗАТОРАХ

1. ВВОДНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

В предыдущей главе было показано, что благодаря экстраполяции экспериментальных результатов Хьюбела и Визела на более высокие уровни афферентных систем можно выдвинуть новую физиологическую теорию восприятий, которая, по-видимому, удовлетворительно объясняет многие факты из области психологии и невропатологии. Согласно этой теории, унитарным восприятиям (т. е. психологическим явлениям непосредственного распознавания известного стимул-объекта одним актом внимания) в гностических зонах коры соответствуют отдельные нейроны, которые мы назвали перцептивными, или гностическими. Таким образом, гностические зоны каждого из анализаторов представляют собой своего рода картотеки всех восприятий данной модальности, в которых представлены все стимул-объекты, знакомые данному индивидууму. Чем более сложен анализатор, тем более тонкие и сложные паттерны представлены в его гностическом «ведомстве».

Было показано, что в основу организации гностических зон положен принцип категоризации — каждая зона подразделяется на ряд гностических полей, в которых представлены отдельные категории паттернов данной модальности. Об этом свидетельствуют следующие факты:

1. Наиболее выраженным оказался антагонизм между теми унитарными восприятиями, которые соответствуют паттернам одной категории; это наводит на мысль, что гностические нейроны, представляющие эти паттерны, группируются в одном поле.

2. Паттерны одной категории состоят из определенных видов элементов, различных для разных категорий.

3. Паттерны одной категории образуют ассоциации с определенными паттернами других модальностей.

4. Неврологические данные ясно показывают, что ограниченные поражения той или иной гностической области приводят к выпадению некоторых категорий восприятий, оставляя практически незатронутыми другие категории той же афферентной системы.

Попытаемся классифицировать унитарные восприятия каждого анализатора и кратко охарактеризовать каждую из этих категорий. Анализируя конкретные восприятия и их категории в пределах каждого анализатора, мы получим возможность значительно глубже понять основные свойства унитарных восприятий и показать, что принятая нами для их интерпретации физиологическая теория на самом деле стоит на твердом фундаменте фактов.

Как отмечалось во введении, мы не будем в процессе обсуждения уделять слишком много внимания вопросам топографии отдельных гностических полей в данных гностических зонах. Ни локализация этих зон, ни их подразделение точно не изучены; литературные данные по этому вопросу весьма противоречивы. В настоящее время мы еще далеки от решения этих топографических проблем, тем более что, по всей вероятности, морфология гностических полей, по-видимому, у разных людей различна. Некоторые категории восприятий мы будем характеризовать здесь исключительно на основе данных психологии, так как не располагаем данными о соответствующих гностических полях, осуществляющих их анатомическое представительство. В таких случаях даже само су-

ществование этих гностических полей целиком гипотетично, и у нас нет уверенности, занимают ли они самостоятельное место в гностических зонах или же вкраплены в поля, представляющие другие категории. Поэтому весь анализ, проводимый в данной главе, будет чисто функциональным, но мы надеемся, что он послужит стимулом для дальнейших исследований анатомической организации зон, участвующих в гностических функциях.

Для удобства мы введем здесь некоторые символы. Отдельные модальности будут обозначены следующим образом: Зр — зрение; Сл — слух; Сом — соматическая чувствительность; К — кинестетическая чувствительность; Об — обоняние; Лаб — вестибулярная чувствительность; Э — эмоциональные восприятия. Категории восприятий будут изображены символом анализатора и символом данной категории. Эти же символы мы применяем к соответствующим афферентным системам и гипотетическим гностическим полям.

2. КАТЕГОРИИ УНИТАРНЫХ ВОСПРИЯТИИ В ЗРИТЕЛЬНОМ АНАЛИЗАТОРЕ (Зр)

Важно ясно представлять себе, что зрительная система состоит из трех подсистем, каждая из которых играет совершенно самостоятельную роль в жизни организма и, по всей вероятности, имеет своеобразную функциональную и анатомическую организацию. Подсистемы эти следующие:

1. Система восприятия общей освещенности (свет и темнота) (Зр-Ос).

2. Система восприятия пространственных отношений между организмом и средой и между отдельными элементами среды (Зр-Пр).

3. Система восприятия формы и цвета предметов внешнего мира (Зр-Ф).

Ясно, что, хотя определенный уровень общей освещенности среды является необходимым условием надлежащего функционирования двух других подсистем, восприятие света и темноты как таковых и их различных градаций — совершенно независимая функция, осуществляемая даже при закрытых глазах. Есть основания считать эту систему филогенетически самой старой, а функционально наиболее примитивной. Это означает, что выходные нейроны данной системы расположены на относительно низких уровнях зрительного анализатора.

Система освещенности играет существенную роль при двух видах врожденной активности организма — в защитной активности и в чередовании сна и бодрствования.

У большинства организмов система освещенности в значительной степени определяет чередование сна и бодрствования: у многих дневных животных темнота — один из главных стимулов, вызывающих сон; у ночных животных дневной свет вызывает сон, а темнота — бодрствование.

Вторая активность, контролируемая этой системой, связана с безопасностью организма. У многих мелких животных (например, у лягушек) внезапное затемнение значительной части поля зрения — как это случается при нападении крупного хищника — вызывает страх и поспешное бегство.

К сожалению, нам неизвестна организация системы освещенности, число ее уровней и положение соответствующих афферентных полей.

Вторая система — система восприятия пространственных отношений между субъектом и окружающей его средой и между разнообразными элементами самой среды (Зр-Пр) высоко развита у людей и животных. Как будет показано в следующей главе, эта система функционирует в

тесной корреляции с системой кинестетико-пространственных отношений (К-Пр) и с вестибулярной системой (Лаб), имея с каждой из них двустороннюю связь.

Хотя мы и не располагаем точными данными относительно функциональных свойств гностических нейронов этой системы, можно допустить, что она оперирует со следующими типами унитарных восприятий: 1) Отношение между предметами и организмом, например расстояние до предмета и его положение относительно горизонтальной и вертикальной плоскости. 2) Отношение между предметами, расстояние между ними — выше, ниже, рядом, близко, далеко и т. д. Понятно, что некоторые из этих унитарных восприятий реципрокны (скажем, слева и справа), а другие — нет (например, направление и расстояние). Ясно также, что для гностических нейронов, представляющих пространственные отношения, никакой роли не играют свойства рассматриваемых предметов — форма, цвет и т. д. И действительно, можно столкнуться с совершенно незнакомыми предметами и тем не менее точно определить их пространственные отношения.

Добавим для ясности, что восприятия пространственных отношений, рассматриваемые здесь, унитарны, т. е. предполагается, что наблюдаемые объекты находятся в поле зрения, а оценка их пространственных отношений моментальна. Более сложные процессы протекают в тех случаях, когда предметы находятся на значительном расстоянии и, чтобы оценить их взаимоотношения, приходится переводить взгляд с одного предмета на другой — процесс, требующий участия глазодвигательных реакций и кинестезии. Хотя эти сложные пространственные восприятия, несомненно, тесно связаны с только что описанными более простыми, они основаны на более сложных механизмах, включающих взаимодействие между унитарными восприятиями и глазодвигательными реакциями.

Можно привести убедительные неврологические данные, что восприятие пространственных отношений связано с наличием особого поля в зрительной гностической зоне. Действительно, описан клинический синдром зрительно-пространственной агнозии, связанной с поражением ростральной части затылочной области. В таких случаях поражение обычно локализуется в правом полушарии, возможно, потому, что пространственный гнозис не имеет прочной связи с вербальным гнозисом, который представлен главным образом в доминантном, как правило в левом, полушарии. Известно, что зрительная ориентация в пространстве не сопровождается вербализацией, и зрительные образы пространственных отношений редко ассоциируются со словами.

Здесь уместно также вспомнить, что раздражение некоторых точек в правой затылочной области у бодрствующих больных приводит к искажению зрительно-пространственных отношений; аналогичные симптомы наблюдаются и при эпилептических разрядах, локализованных в этой области [1].

Хотя методы выявления зрительно-пространственной агнозии не являются прямыми тестами на унитарные восприятия пространственных отношений, тем не менее они оказываются весьма показательными. Эти методы предполагают выявление утраты представления (а не восприятия) о пространственных отношениях, которые были хорошо знакомы испытуемому до заболевания. Обычно больного просят показать на контурной карте, где находятся самые большие города, реки, горы; набросать план того района города, где он живет, схему своей квартиры или больничной палаты и т. д. С помощью таких тестов удается выяснить, что у больного отсутствуют представления о пространственных отношениях рассматриваемых объектов, хотя сами эти объекты ему хорошо известны. Так, больной, в прошлом шофер такси, всю жизнь проживший в Вар-

шаве, не смог сделать набросок плана центра города; он чертил линии улиц в неверных направлениях, не зная, какие из них параллельны, а какие пересекаются. Тот факт, что он не видел своих грубых ошибок, даже когда взял карту, свидетельствует о том, что речь идет о зрительной агнозии пространственных отношений, а не о нарушении способности воспроизводить эти отношения письменно (что является следствием совсем другого расстройства). Больной не мог описать словами расположение улиц, но сразу же называл наименования отдельных улиц и перечислял их достопримечательности.

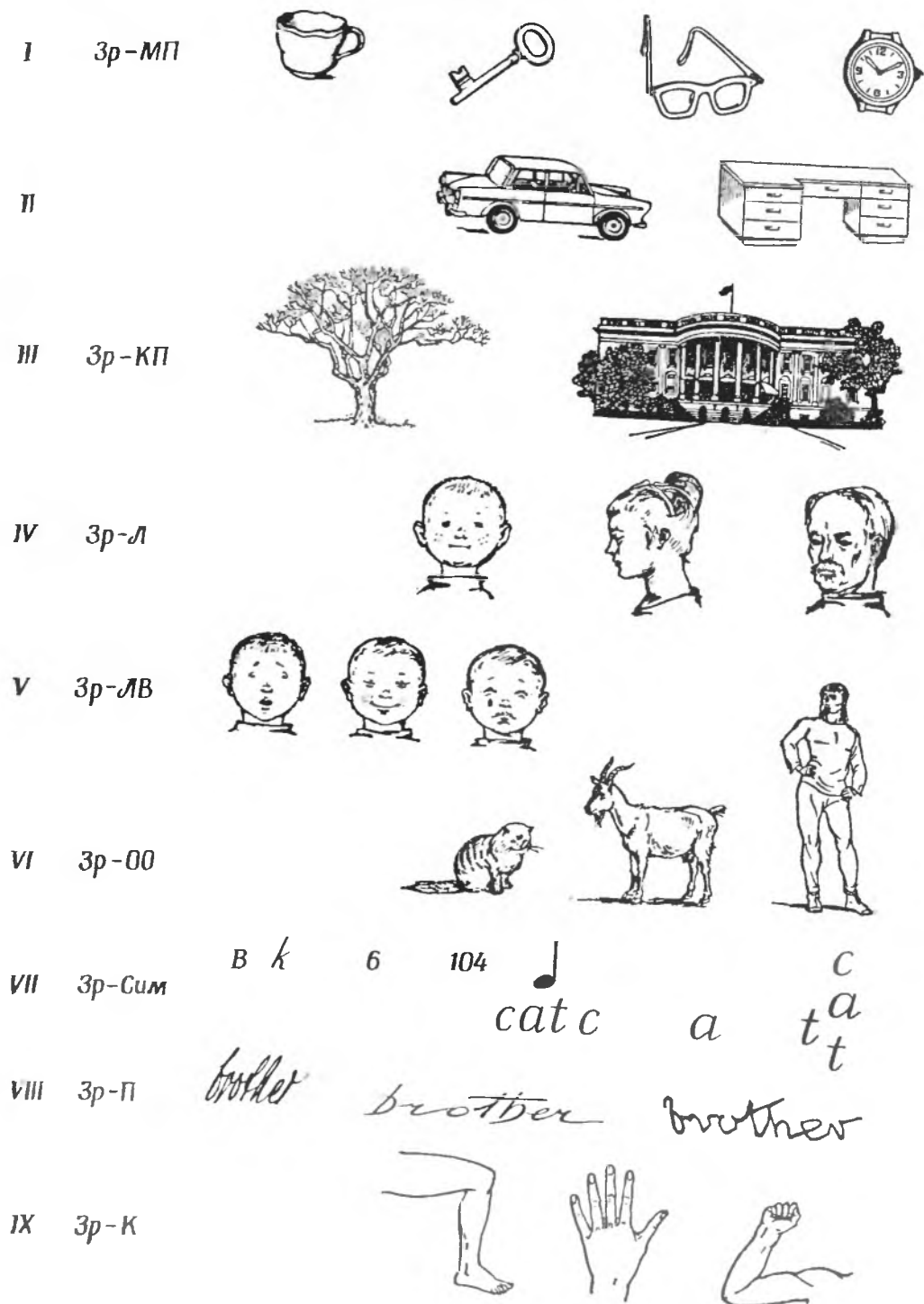
Другой больной, служащий с высшим образованием, страдавший не менее тяжелой зрительно-пространственной агнозией, был совершенно не способен воспринять пространственные отношения между видимыми предметами. Он не мог показать на контурной карте известные ему города или соседние страны; не мог нарисовать часы или сказать, где у коровы рога — на голове или у хвоста. Но при этом он сразу узнавал знакомые лица людей, предметы и буквы алфавита. Его лексические способности сохранились — он легко читал вслух, однако при более детальном обследовании были выявлены и некоторые лексические нарушения, обусловленные зрительно-пространственной агнозией (о чем мы поговорим позднее).

У многих видов животных, особенно у тех, которым пространственная ориентация необходима для сохранения вида, гнозис пространственных отношений развит очень высоко. Однако играет ли зрительная ориентация в пространстве такую же важную роль у животных, как и у человека, не ясно. Поражения, затрагивающие теменно-затылочную область, резко нарушают пространственную ориентацию у крыс и кошек [2—4], что проверялось на лабиринтных задачах, а это показывает, что их зрительная афферентная система принимает существенное участие в этой функции.

Наиболее хорошо развита, по крайней мере у приматов, система предметного зрения. Мы перечислим основные категории восприятий стимул-объектов, представленных в соответствующей гностической зоне зрительной коры, и кратко опишем их характерные черты на основании данных из сферы психологии и невропатологии.

1. *Мелкие предметы обихода, которые можно взять в руки (Зр-МП)* (фиг. 27, I). Общие свойства этих предметов таковы: а) они имеют четкие определенные контуры; б) они подвижны, в том смысле, что не связаны с каким-то фоном; в) они видны не только на различном расстоянии (эту особенность мы будем обсуждать позднее), но и в различных ракурсах, а поэтому они представлены не только эквивалентными гностическими нейронами, но и нейронами, соответствующими другим паттернам; г) соответствующие им нейроны имеют хорошо развитые двусторонние связи с соответствующими гностическими нейронами соматического анализатора, представляющего соматические унитарные восприятия, которые мы получаем, когда берем такой предмет в руки (С-МП).

Отдельную группу зрительных стимул-объектов, возможно принадлежащих к той же категории, составляют крупные предметы, которые не всегда можно охватить одним взглядом (разве что на далеком расстоянии) и рассмотреть как целое (фиг. 27, II). Можно допустить, что этим предметам соответствуют одни нейроны, когда объекты видны как целое (например, на картине или с некоторого расстояния) и другие нейроны, когда рассматривается каждая их часть отдельно. Тогда они вызывают сложные восприятия, представленные отдельными группами гностических нейронов, тесно связанных между собой и образующих, согласно Хеббу, клеточные ансамбли [5].



Фиг. 27. Отдельные категории зрительных стимул-объектов, представленные в соответствующих гностических полях.

I, II — мелкие предметы, которые можно брать в руку или к которым можно прикасаться; III — крупные предметы, воспринимаемые только зрением; IV — лица; V — выражения лиц людей; VI — одушевленные объекты; VII — символы; VIII — различные почерки; IX — положения конечностей

Накоплено много убедительных неврологических данных в пользу того, что восприятия мелких предметов представлены в особом гностическом поле. Описано много случаев избирательного нарушения зрительных восприятий неодушевленных предметов при сохранении других зрительных восприятий. Вот один из подобных примеров [6].

Больной прекрасно узнавал всех посетителей еще до того, как они начинали говорить. На просьбу описать внешность кого-нибудь из обслуживающего персонала он делал это очень точно, указывая на индивидуальные особенности каждого. Неплохо распознавал он животных по рисункам, правильно назвал слона, льва. Неодушевленные же предметы совершенно не узнавал. Долго глядя на рисунок с изображением самолета, стола, автомобиля он говорил: «Я не знаю, что бы это могло быть». Интересно, что стоило больному взять предмет в руки, как он тотчас же узнавал его. Например, посмотрев на пепельницу, он сказал: «Это для того, чтобы смотреть... это кладется набор и через него смотреть», и затем: «Она круглая, у нее такая форма, чтоб закрывать объектив». Но, как только он взял ее в руку, он твердо произнес: «Это пепельница».

2. *Крупные предметы, которые нельзя взять в руки и которые воспринимаются только зрением* (Зр-КП, фиг. 27, III). Предметы этой группы резко отличаются от предыдущих. Они неподвижны и «вмонтированы» в фон, на котором их видят; а ведь тот же предмет на необычном фоне может оказаться совершенно нераспознаваемым. Еще одна характерная особенность — предметы этой категории имеют строго определенную ориентацию в направлении вертикальной оси поля зрения: если предмет перевернут, он уже не соответствует данному унитарному восприятию, и окончательное распознавание его происходит за счет мысленной его инверсии. Последнее и самое важное — предметы данной группы обычно не ассоциируются с соматической информацией. Не имея соответствующих данных об анатомическом представительстве этого вида восприятий, мы выделяем эту категорию восприятий лишь на основании психологических наблюдений.

3. *Лица людей* (Зр-Л, фиг. 27, IV). Один из первых значимых стимул-объектов, возникающих перед глазами ребенка, — это, несомненно, человеческое лицо. Появляясь вновь и вновь, это лицо очень быстро начинает ассоциироваться со многими другими восприятиями — зрительными, тактильными, обонятельными и эмоциональными. А потому, опираясь на гипотезу формирования гностических нейронов, можно предположить, что формируется многочисленная группа нейронов, представляющих человеческие лица вообще. Постепенно каждое лицо приобретает свое значение и ассоциируется с определенными событиями: ребенок начинает узнавать лица матери, отца и других близких. Так формируется обширная категория унитарных восприятий, связанных с узнаванием знакомых лиц.

Эта категория зрительных восприятий весьма специфична. Лицо — это своеобразная матрица, состоящая всегда из одних и тех же видов элементов, занимающих одни и те же места, но отличающихся в деталях. При малейшем изменении одной детали лицо становится неузнаваемым. Далее, лица всегда «принадлежат» каким-то конкретным людям, а потому они тесно ассоциируются с другими зрительными восприятиями облика людей. И последнее — гностические нейроны, соответствующие восприятиям лиц, образуют многочисленные прочные связи с определенными категориями гностических нейронов других анализаторов и перцептивными нейронами эмотивной системы.

Отсюда становится понятным, что унитарным восприятиям человеческих лиц должно отвечать свое особое гностическое поле, а разрушение

этого поля должно привести к неспособности различать отдельные лица. Этот вывод полностью подтверждается клиническими наблюдениями; в литературе описан соответствующий вид агнозии, которую принято называть лицевой агнозией (прозопагнозией). Приведем несколько примеров.

Описан больной, который совершенно не узнавал лиц знакомых ему людей (даже лица своей жены), но по голосам сразу же опознавал их. Он мог также узнать человека (или его фотографию), если видел всю его фигуру или какие-то дополнительные черты. Например, он узнал портрет Людовика XIV по парикю. Лицо Наполеона ему показалось незнакомым, но, увидев его портрет во весь рост, больной легко узнал его. Сам он характеризовал свой дефект так: «Я вижу очень хорошо детали вашего лица, ваш рот, нос, но все это как в тумане. Я перестал быть физиономистом» [7].

Мы приведем здесь цитату еще из одной работы, в которой описан больной с прозопагнозией [8]:

«Когда к нему подходили, он пристально вглядывался в лицо человека и начинал как-то странно двигать головой в разных направлениях. Он говорил, что сначала глядит на подбородок и рот, затем тщательно рассматривает лицо с обеих сторон, нос, глаза и лоб, но, по его собственным словам, «не может сложить все это вместе». Иногда он делал какие-то замечания о фигуре человека, его одежде, особых чертах лица, шрамах, очках, цвете лица и волос и т. д. и все это использовал — а изредка и успешно — с тем, чтобы узнать стоящего перед ним человека. Он не мог зрительно узнавать знакомых ему людей, даже жену. В зеркале, как он говорил, он видит свое лицо затуманенным и странным. Но он мог понять мимику лица, выражающего гнев или удивление... Не испытывал затруднений в опознавании предметов (по одному, или группой, или на рисунках), когда ему называли их; если ему указывали на какой-то предмет, то он легко называл его. Он верно определял цвет привычных ему предметов и говорил, что способен даже представлять себе цвет и цветовые оттенки. По его словам, у него сохранились прежние сновидения; стереоскопическое зрение было не нарушено».

Следует отметить, что у больных с прозопагнозией хорошо сохраняется восприятие выражений лица (а это уже другая категория паттернов) (Зр-ЛВ, фиг. 27, V).

Наши сведения об унитарных восприятиях одушевленных объектов (Зр-ОО, фиг. 27, VI), фигурах людей и знакомых нам животных значительно более ограничены. Важная особенность этих стимул-объектов — подвижность; характерность движений, несомненно, облегчает восприятие. И правда, человека часто узнают издали по походке или по особой манере держаться. Плавные контуры — еще одно свойство одушевленных объектов, отличающее их от предметов неодушевленных, для которых характерны четкие контуры. Как отмечалось выше, агнозия в отношении неодушевленных предметов не затрагивает одушевленные объекты, а при лицевой агнозии несколько не нарушено восприятие силуэтов.

4. *Буквы алфавита, цифры, короткие слова и другие символы* (Зр-Сим, фиг. 27, VII). Описанные выше категории унитарных восприятий присущи всем приматам, а некоторые из них (Зр-Ос, Зр-П, Зр-КП и другим животным). Данная же категория — целиком прерогатива человека: ведь эти восприятия имеют прямое отношение к речи. Но если говорить о перцептивном аспекте символов, то их следует рассматривать в одном ряду с другими унитарными восприятиями зрительной системы.

Взяв в качестве типичных символов печатные буквы латинского алфавита, кратко охарактеризуем эту группу стимул-объектов. Буквы представляют собой определенные сочетания небольшого числа элемен-

тов — прямых и изогнутых линий разной ориентации; далее, буквы как целое пространственно ориентированы по горизонтали и по вертикали. Наконец, каждая буква ассоциируется с определенным звуком (фонема) и кинестетическим паттерном ее написания.

Есть достаточно оснований полагать (см. предыдущую главу), что короткие последовательности букв, составляющие наиболее часто употребляемые слоги или слова, формируют свои гностические нейроны, а потому воспринимаются в целом, не разлагаясь на отдельные элементы. Интересно заметить, что в данном случае унитарное восприятие возникает лишь при условии, если эти сложные сочетания букв имеют определенное пространственное расположение, а именно стоят в определенном порядке (в индоевропейских языках, например, слева направо). Так, хорошо известное слово, но напечатанное вертикально или разрядкой сразу не воспринимается.

Данные клиники убедительно свидетельствуют, что зрительные паттерны символов имеют определенное представительство в мозгу — свое гностическое поле. Так, поражения, локализующиеся в затылочной области коры, сопровождаются избирательным нарушением способности распознавать буквы и слова при полном сохранении всех других категорий зрительного гнозиса. Этот синдром называется алексической агнозией. Он отличается от другого синдрома, при котором символы распознаются, но при этом нарушаются ассоциации их с соответствующими фонемами (слуховыми или кинестетическими). Этот синдром (алексическая афазия) обсуждается в гл. V.

На основании подробно изученных случаев можно дать следующее описание алексической агнозии [9].

В большинстве случаев способность воспринимать буквы утрачивается не полностью: некоторые буквы больные распознавали; однако сходные буквы — P и R, D и O, M и N — смешивали, а редко используемые буквы не узнавали вовсе. Этот алексический синдром становился особенно очевидным, когда больному предлагали прочесть слова. Он либо абсолютно не мог этого сделать, либо произносил совсем другие слова.

Те больные, у которых сохранилась способность узнавать буквы, могли читать по слогам. Они могли также писать под диктовку или от себя, но переписать текст, скопировать его оказались не в состоянии.

Интересно, что больные сразу узнавали знакомый им почерк. Этот факт показывает, что унитарные восприятия определенных почерков (Зр-П, фиг. 27, VIII) — это особая категория восприятий, которым соответствует особое гностическое поле.

Приведенные данные вполне согласуются с нашими представлениями о процессах восприятия, изложенными в предыдущей главе. Поскольку, согласно этим представлениям, гностические нейроны, отвечающие словам и редко употребляемым буквам, менее многочисленны, чем гностические нейроны, представляющие часто используемые буквы, вероятность соответствующих нарушений выше, и поэтому способность читать слова утрачивается чаще, чем способность к распознаванию отдельных букв. Поэтому больной как бы возвращается на более ранний этап — к чтению слов по слогам. Объяснимо и сохранение способности писать слова под диктовку (на слух) или произносить их: ведь процесс письма зависит от кинестетической гностической зоны, которая у этих больных не повреждена. Списывание же слов оказывается невозможным, поскольку восприятие соответствующих паттернов нарушено. Позднее (в гл. IV и V) мы обсудим дефекты противоположного характера, когда сохраняется только способность списывать, а способность писать что-либо от себя или под диктовку утрачивается.

Чтобы оттенить специфичность данного синдрома, приведем здесь описание другого и до некоторой степени противоположного нарушения способности к чтению, которое мы наблюдали у больного с тяжелой формой зрительно-пространственной агнозии.

Этот больной довольно хорошо читал знакомые ему слова. Однако он совершенно не мог произнести слово по буквам. Слово с какой-то одной измененной буквой он обычно, не замечая ошибки, читал как написанное правильно. Так, видя слово «okilagu», он читал его «osulagu» (по-польски «очки»). Если же в слове меняли несколько букв, он абсолютно не мог его прочесть.

Как и следовало ожидать, этот случай показывает, что у грамотного человека аналитическое чтение требует участия пространственной ориентации, а потому при тяжелых формах зрительно-пространственной агнозии такое чтение становится невозможным. Правильное же чтение хорошо известных слов явно говорит о том, что зрительные паттерны этих слов целостны и схватываются как унитарные восприятия. Следовательно, при зрительно-пространственной агнозии больной способен читать знакомые (и только знакомые) слова, но не может прочесть их по буквам. Человек же, страдающий нерезко выраженной формой алексической агнозии, не в состоянии читать слова (знакомые и незнакомые) целиком, но может прочесть их по буквам.

Между прочим, проведенный анализ показывает, как осторожно следует подходить к оценке различных типов агнозий (и других нарушений высшей нервной деятельности) и как важно применять надлежащие методики для выявления различных синдромов.

5. *Зрительные восприятия положения собственных конечностей и их движений* (Зр-К, фиг. 27, IX). Новорожденный очень рано начинает рассматривать те части своего тела, которые попадают в его поле зрения, и следить за изменением их положения при движениях. Поэтому есть достаточные причины считать, что такого рода зрительные картины формируют особую категорию унитарных восприятий; между этими восприятиями, с одной стороны, и восприятиями соматетическими (С-К) и кинестетическими (К-К), с другой, возникают специфические ассоциации. В нормальной жизни взрослого эта категория гнозиса не играет столь важной роли вследствие сильного развития проприоцептивного гнозиса, как соматетического, так и кинестетического. Но если из-за какого-то повреждения (например, деафферентации) эти источники информации о поведении конечностей утрачиваются, то важность зрительного контроля движений значительно возрастает. Так, при различных видах атаксии больной не в состоянии без зрительного контроля придать определенное положение конечностям или произвести ими точное движение.

Читатель, несомненно, заметит, что мы исключили из обсуждения важную область функции зрительной системы, связанную с цветовым зрением. Мы сделали это намеренно, чтоб не осложнять наш анализ описанием той системы, функция которой недостаточно изучена. В конце концов существование черно-белых кинофильмов позволяет с полным основанием заявить, что почти все зрительные события внешнего мира могут быть переданы в черно-белом изображении. И окажись мы все вдруг дальтониками, как некоторые животные, мы, конечно, лишились бы многих эстетических ощущений, которые получаем благодаря зрению, но при этом зрительная информация существенно не пострадала бы.

Весьма вероятно, что цветовое зрение занимает особое корковое поле, так как нам известен синдром, называемый цветовой агнозией, когда внешний мир лишается для больного всех своих красок. Но мы точно не знаем, подлинная ли это агнозия или же все цвета представлены в некоторой транзитной зоне, из которой они распределяются на отдельные

гностические нейроны, «подцвечивая» тем самым определенным образом воспринимаемые паттерны. В связи с этим особенно интересно отметить, что во многих унитарных восприятиях цвет — не существенный элемент паттерна: ведь почти каждый зрительный объект может быть опознан, если он представлен только в одном черно-белом воспроизведении.

Заканчивая этот обзор различных зрительных гностических полей, кратко остановимся на проблеме их локализации. На основе данных Хьюбела и Визела о свойствах нейронов полей 18 и 19 [10] и эффектов раздражения этих зон у находящихся в сознании больных [11], можно прийти к выводу, что эти зоны все еще принадлежат к транзитным зонам, отвечающим элементам восприятий, а не самим восприятиям. Вследствие этого гностические зрительные поля должны размещаться более рострально и латерально, захватывая височную (поля 37 и 22?) и теменную (поле 39 и задняя часть поля 7) области коры.

В самом деле, производимое при операции раздражение задневисочной области коры у находящихся в сознании больных эпилепсией приводит к зрительным галлюцинациям — больным представляются лица каких-то людей [11]; по-видимому, в этой области расположено гностическое поле Зр-Л. Остальные зрительные гностические поля локализируются, вероятно, дорсальнее, на границе затылочной и теменной долей. Можно допустить, что поля Зр-МП и С-МП лежат близко друг к другу и связаны наикратчайшими соединениями. Зрительно-пространственное гностическое поле в свою очередь должно быть расположено так, чтобы иметь кратчайшие связи с вестибулярным анализатором (вероятно, в теменной доле) и с кинестетическим гностическим полем в дорсо-латеральной лобной области.

Судя по результатам многочисленных экспериментов, у обезьян гностическое зрительное поле, по-видимому, локализовано в нижневисочной области коры, так как удаление этой области коры ведет к нарушению зрительного различения [12].

Пока не выяснено, как распределяются отдельные гностические поля по полушариям. Весьма вероятно, что здесь имеет место следующая закономерность: те познавательные функции, которые требуют участия речи, представлены в так называемом доминантном полушарии, а не связанные с речью — в субдоминантном. В соответствии с этим правилом гностическое поле символов (Зр-Сим), вероятно, локализовано в доминантном полушарии, зрительное поле пространственных отношений (Зр-Пр) в субдоминантном, а гностическое поле Зр-МП может быть представлено в обоих.

3. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЗРИТЕЛЬНОГО ГНОЗИСА

Теперь на примере зрительного гнозиса хотелось бы показать «в работе» те общие принципы процессов восприятия, которые мы изложили в предыдущей главе.

Мы уже отмечали, что зрительные унитарные восприятия — это не совсем подходящий пример унитарности характера восприятий, поскольку в большинстве случаев мы легко охватываем не только целостные паттерны, но и их элементы. На самом деле лишь относительно редко некий зрительный «гештальт» оказывается «неразложимым», как, например, при опознании почерка, силуэта и проч.

Вместе с тем можно привести бесчисленное множество примеров, подтверждающих принцип независимости унитарных восприятий от точной картины объекта, спроецированного на сетчатку. Этот принцип, получивший название принципа константности восприятий, был тщательно исследован на примере формы и величины наблюдаемых объектов [13].

Проанализируем более подробно константность величины, т. е. кажущуюся сохранность размеров предметов безотносительно к их удаленности от глаза. Так, сравнивая дерево, растущее перед окном моего дома на некотором (небольшом) расстоянии от него, и цветы — в горшке на подоконнике, я воспринимаю дерево значительно выше, чем цветы, вопреки тому, что проекция дерева на сетчатке может быть даже меньше, чем проекция цветов.

Еще один всем известный пример константности величины. Люди на экране телевизора кажутся нам «нормального» роста, и мы никогда не принимаем их за пигмеев. Или в кино — сидим ли мы близко или далеко от экрана (лишь бы не чересчур близко или далеко), люди и предметы кажутся нам «обыкновенными». Принцип константности величины весьма убедительно демонстрирует так называемый эффект Эмерта.

Установите схему I*, предназначенную для исследования последовательных образов, на расстоянии 40 см от глаз и смотрите на нее в течение 35 сек. Затем переведите взгляд на серый квадрат и переместите схему на 80 см от себя или приблизьте ее к себе на 20 см. Вы увидите, что, когда рисунок находится на расстоянии 80 см, последовательный образ букв станет очень большим, а на расстоянии 20 см — очень маленьким. Это объясняется очень просто. Конечно, величина последовательного образа на сетчатке, как и в проекционной зоне, всегда одна и та же. Но по сравнению с буквами, которые мы независимо от расстояния воспринимаем константными, мы в первом случае видим последовательный образ увеличенным, а во втором — уменьшенным. Иными словами, мы не воспринимаем изменения углового размера знака ни при удалении, ни при приближении схемы.

Все эти явления можно объяснить, исходя из предположения, что все объекты, представленные в нашей картотеке восприятий, обладают некоей определенной стандартной величиной: т. е. муха имеет размер какой-то типичной мухи, человек — типичного человека, а дерево — типичного дерева. Поэтому вопреки фактическим различиям величины данных зрительных паттернов на сетчатке и в проекционной зоне гностические поля игнорируют эти расхождения, а вводят иные, основанные на эталонных отношениях абсолютных размеров между отдельными объектами. Следует подчеркнуть, что этот род «иллюзий» — результат нашего *зрительного опыта*, а отнюдь не следствие абстрактного знания величины объектов. В самом деле, ведь мы прекрасно знаем истинные размеры луны и солнца, но они не кажутся нам колоссальными.

Резюмируем: зрительные восприятия знакомых нам предметов редко соответствуют реальным угловым размерам их изображений на сетчатке, ибо в нейронах зрительной гностической зоны отображается лишь стандартная (эталонная) величина этих предметов и именно такого рода стандарт и «навязывается» нашим зрительным ощущениям. Это явление можно назвать коррекционной иллюзией, так как здесь искажение «правильного» зрительного паттерна приводит к более адекватной оценке реального объекта.

Следует, однако, особо отметить, что данный принцип приложим лишь к довольно узким пределам тех расстояний, с которых мы воспринимаем объекты. Если мы видим дерево далеко на горизонте, механизм коррекционной иллюзии уже не действует и дерево кажется нам совсем маленьким, оттого что оно образует теперь другое унитарное восприятие; и только за счет ассоциации, но никак не по восприятию мы относим его к тем же деревьям, что стоят к нам значительно ближе. В этой связи

* Все цветные схемы помещены между стр. 176 и 177.

приведем интересные факты из статьи Тернбалла, наблюдавшего одно племя пигмеев в Африке [14].

Молодой и смысленный проводник Тернбалла был из племени, обитавшего в джунглях. Очутившись впервые в жизни на открытой местности, куда его доставили на автомобиле, и увидев издали стадо буйволов, он спросил: «Как называются эти насекомые?». Когда же ему ска-



Фиг. 28. Психологический тест
«моя жена и моя теща» [54].
Объяснение см. в тексте.

зали, что это буйволы, он наотрез отказался поверить и решил, что его просто разыгрывают. Автомобиль подъехал ближе, размеры животных на его глазах увеличились; решив, что это не иначе, как колдовство, он крайне испугался. В такое же замешательство он пришел, увидев издали рыбацкую лодку с несколькими людьми на борту. Он не мог поверить, что перед ним на самом деле лодка, и твердил, что это просто какой-то кусочек дерева. Однако с расстояния в несколько метров он без труда опознавал людей, птиц, ветки деревьев.

Обратимся теперь к фактам, подтверждающим наличие антагонизма между зрительными унитарными восприятиями одной категории. Пожалуй, нельзя лучше продемонстрировать всю суть таких отношений, как одновременно предъявив через стереоскоп разные паттерны для каждого глаза. В такой ситуации соперничество глаз выливается в то, что либо видится один рисунок, либо другой,

либо даже мозаика из обоих, но почти никогда они не сливаются в одно целое. Однако условия экспериментов, выполненных для иллюстрации данного принципа, не отвечают нашим требованиям, так как предъявленные стимулы (цветовые таблицы, геометрические фигуры или лица людей, незнакомых испытуемому) не представляют в нашем понимании унитарных восприятий. Поэтому здесь довольно скудны и надлежащие данные по интересующей нас проблеме. В одном из своих опытов Энгл [15] показал испытуемому два рисунка, на которых одно лицо было изображено нормально, а другое — перевернуто; как и следовало ожидать, исходя из нашей концепции, испытуемый увидел только нормальное лицо. В другом эксперименте того же автора, когда на одном из двух рисунков было изображено лицо человека, случайно знакомого испытуемому, оно доминировало над изображением незнакомого лица.

Заслуживают большего доверия случайные самонаблюдения людей, привыкших смотреть в монокулярный микроскоп, держа при этом другой глаз открытым. Обычно в такой ситуации можно переключать внимание с изображения в микроскопе на предметы, находящиеся рядом (например, зарисовка препарата). Но абсолютно невозможно видеть сразу и то и другое.

Стереоскопический метод, вероятно, был бы особенно удобен для исследования взаимоотношений между различными унитарными восприятиями и выявления антагонизма между ними. Он мог бы быть также весьма интересным в определении того, вызовет ли предъявление на оба глаза дополняющих друг друга картин (например, на один глаз дается лицо без носа, на другой — один нос) объединение обоих и появление одного связного зрительного паттерна.

К. Грэхэм [51] писал, что при определенных обстоятельствах предъявление рисунка забора на один глаз и рисунка пони — на другой приводит в результате, по словам испытуемого, к восприятию пони, перепрыгивающего через забор. Это типичный пример комплементарности двух унитарных восприятий, не антагонистичных друг другу. Проведенные нами стереоскопические эксперименты по восприятию лиц известных людей полностью подтвердили все наши ожидания по этому вопросу.

Другой тест, удостоверяющий существование антагонизма между восприятиями. Такие тесты, как «куб Неккера», «лестница Шредера» и самый сложный из всех — «моя жена и моя теща» — все это типичные иллюстрации данного принципа.

Остановимся подробнее на последнем из них (фиг. 28). На одной картине представлено изображение двух различных лиц в зависимости от того, «как» смотреть. Взглянув на рисунок в первый раз, мы сразу же видим одно из двух лиц, не замечая при этом каких-либо деталей и не анализируя того, что видим. При этом увидеть другое лицо не удастся, даже если кто-то специально показывает: «Вот рот, вот нос...» Объединить все эти детали в новое целое мы не в состоянии, ибо лицо, которое мы сразу увидели, подавляет новое восприятие. И вдруг мы все-таки начинаем воспринимать второе лицо, однако восприятие первого лица тотчас же полностью исчезает, и теперь мы опять уже никак не можем заново вызвать восприятие первого лица.

4. КАТЕГОРИИ УНИТАРНЫХ ВОСПРИЯТИЙ В СЛУХОВОМ АНАЛИЗАТОРЕ (Сл)

Слуховой гнозис человека по своей общей структуре существенно отличается от зрительного. Если зрение служит главным каналом информации о событиях внешнего мира, а его участие в речевой функции ограничено весьма недавним приобретением в форме чтения, то в отношении слуха придется сказать прямо противоположное: здесь относительно примитивный слуховой гнозис, состоящий в распознавании различных звуков, действительно несуществен; быть может, в наш шумный век мы даже почувствовали бы некоторое облегчение, лишившись возможности воспринимать звуки, но сохранив при этом способность слышать речь. Вместе с тем слуховой анализатор человека наделен исключительно важной функцией — слышать человеческую речь. Слуховой гнозис речи — это поистине основа наших социальных отношений, и в этом плане слуховой анализатор значительно важнее зрительного. Действительно, слепые с самого рождения, тем самым оказавшись лишенными главного источника информации о внешнем мире, социально лучше приспособлены, нежели люди, глухие с рождения, неспособные слышать человеческую речь. Из этого следует, что гностический аппарат восприятия речи у человека развит исключительно высоко. Односторонняя локализация этого аппарата — несомненно величайшая оплошность природы — в значительной мере благоприятствует исследованию данного гнозиса.

Опираясь на данные психологии и невропатологии, слуховые восприятия можно подразделить на следующие категории: 1) разнообразные звуки внешнего мира (Сл-Зв); 2) голоса отдельных людей (Сл-Гол); 3) определенные звуки, представляющие элементы человеческой речи (слова и короткие предложения (Сл-Р)); 4) мелодии (Сл-Мел). Ниже рассмотрим каждую категорию в отдельности.

1. Категорию унитарных восприятий, представляющих известные звуки внешнего мира, можно разбить на несколько групп: а) звуки, издаваемые предметами, сделанными руками человека, (телефон, мотор, сви-

сток, музыкальный инструмент); б) звуки неодушевленной природы (вой ветра, гром, шум моря); в) звуки, издаваемые животными; г) звуки, выражающие различные эмоции у животных и людей (крик, стон, плач, смех).

Представлены ли все эти группы одним общим гностическим полем или все они анатомически обособлены — не ясно. По-видимому, такое обособление вполне вероятно, если учесть тот факт, что некоторые группы звуков были особенно важны и значимы для первобытного человека. Эту проблему можно исследовать путем применения специальных этнологических тестов: исследование эффектов, которые вызывают типичные примеры каждой группы звуков у здоровых людей и у больных с очаговыми поражениями мозга.

Звуки, издаваемые определенными предметами и животными, образуют тесные ассоциации со зрительными паттернами соответствующих объектов. Звуки, выражающие эмоции, в основном связаны с эмотивной системой.

2. Особая категория слуховых восприятий, вероятно обслуживаемая отдельным гностическим полем, связана с разнообразными голосовыми характеристиками человеческой речи (Сл-Гол). Мы сразу же, по одному произнесенному слову узнаем голоса наших знакомых, не видя их; новый для нас человеческий голос вызывает ориентировочную реакцию, пока мы не занесем его в свою «картотеку» голосов. Здесь мы наталкиваемся на далеко идущую аналогию со зрительным гнозисом лиц людей: подобно тому как характерные черты и выражения отдельных человеческих лиц под влиянием эмоций относятся к разным категориям зрительных восприятий, так и индивидуальные голоса людей и эмоциональные интонации речи занимают совершенно особые категории слуховых восприятий. Как мы увидим в гл. V, существуют взаимные ассоциации между индивидуальными голосами и лицами людей, что дает возможность предположить наличие тесного соседства между двумя соответствующими полями.

3. Обратимся теперь к обсуждению основной категории слуховых восприятий человека, несравненно более сложной, чем предыдущие, и значительно лучше изученной психологами и невропатологами, — к категории слуховых восприятий речи, представленной слуховым гностическим полем, которое обычно называют слуховым центром речи.

Накоплено множество психологических и неврологических данных, свидетельствующих о том, что слуховые унитарные восприятия речи представлены словами и короткими фразами. Это объясняется тем, что с самого раннего детства ребенок научается воспринимать звучание слова целиком, а не по фонемам. Только позднее, обучаясь читать, он разбивает слово на буквы (фонемы), и лишь тогда эти звуки попадают в ряды унитарных восприятий. Мы назовем слуховые унитарные восприятия речи *аудиовербальными восприятиями*, а соответствующие гностические нейроны — *аудиовербальными*.

К аудиовербальным унитарным восприятиям приложимы те же принципы, что и к зрительным. Они подчиняются правилу «все или ничего», т. е. распознаются как целое либо не распознаются вовсе. Распознавание их обычно связано с ассоциациями, поскольку слова обычно имеют определенное значение. Нам приходится сталкиваться и со «словами», не имеющими значения¹; иногда можно на время забыть значение данного

¹ Для удобства (правда, погрешив при этом против традиции) мы используем термин «слово» для обозначения слухового паттерна, который по характеру подобен слову независимо от того, имеет ли он смысловое значение или нет. В противном случае мы пришли бы к полнейшей путанице, ибо английское слово перестало бы быть словом для человека, не знающего английского языка, или для говорящего по-английски больного, но страдающего сенсорной афазией.

слова: в таких случаях возникает чисто слуховое опознание словесного паттерна без каких-либо ассоциаций.

Так как в различных языках для формирования аудиовербальных гностических нейронов существенными оказываются разные элементы, то надежней всего происходит различение и опознание слов родного языка. Например, в английском больше гласных, чем в польском, поэтому для меня разнообразные оттенки гласных неотличимы, а для каждого человека, родной язык которого английский, они прекрасно различимы. Так как слово — это унитарное восприятие, то изменение одной гласной преобразует все слово и может сделать его неопознаваемым. Так, слова *destruction* и *distraction* или *russian* и *ration*¹, которые звучат, конечно, каждое по-своему для говорящего по-английски, для меня на слух почти не имеют какого-либо различия, и я легко могу подменить одно слово другим. Точно так же многие японцы, в языке которых не существует разницы между звуком «l» и «г», не в состоянии отличить «light» от «right» или «Igu» от «Ilу» и пользуются этими парами слов без разбору. Для людей, владеющих английским (и для меня тоже), эти слова совершенно различны, и, вероятно, им никогда не придет в голову, что они имеют что-то общее.

Далее, если некое слово, будучи сказано на чужом диалекте или с плохим произношением, как-то искажается, то обычно либо оно узнается как именно это слово и тогда не замечается какого-либо искажения в нем, т. е. надлежащие нейроны отвечают на него вопреки видоизменению, либо оно не опознается вовсе. Обе эти ситуации мне особенно хорошо знакомы. Часто мои английские коллеги не понимают какое-то произнесенное мной слово, хотя, на мой взгляд, я говорю его исключительно верно и, что более интересно, я не вижу какой-либо разницы между моим и их произношением, если только мне специально не укажут на это. Действительно, очень редко бывает, что мы узнаем слово и одновременно осознаем, что оно произнесено нечетко; такое случается обычно, если мы уже знакомы с данным произношением и уже привыкли к нему.

Принцип антагонизма между отдельными аудиовербальными восприятиями выступает даже более отчетливо, чем в случае зрительных восприятий одной категории, ибо два слуховых стимула могут быть предъявлены в точности одновременно. Если мы слышим сразу же два слова, произнесенных разными людьми, то опознаем лишь то из них, на котором концентрируем свое внимание. Вместе с тем антагонизм между слуховыми восприятиями разных категорий, по-видимому, значительно менее выражен или может даже вообще отсутствовать. Мы способны, например, опознавать в одно и то же время слова и голос говорящего или же мелодию песни и ее слова.

Так как аудиовербальное гностическое поле локализовано только в доминантном полушарии, а последствия повреждений в этом поле сразу же бросаются в глаза, в литературе можно найти множество случаев аудиовербальной агнозии — так называемой *словесной глухоты*. Основное, что характеризует расстройство данного типа, — это то, что человек не распознает звуки речи, не испытывая при этом никаких затруднений в распознавании всех остальных звуков. Те больные, словесная глухота которых не отягощена амнестической афазией (см. гл. V), а потому они способны описать свой собственный недостаток, жалуются, что вместо ясной речи они слышат какое-то неотчетливое бормотание. В случае ес-

¹ Для читателя с «тонким» слухом дадим транскрипции этих слов: *destruction* [dis'trʌkʃən] (разрушение), *distraction* [dis'trækʃən] (развлечение), *russian* ['rʌʃjən] (русский), *ration* ['ræʃən] (рацион).

ли дефект менее резко выражен, больной с трудом различает сходные слова или поток быстрой речи. Если такого больного заставить повторять слова, то обнаруживается тяжелая форма парафазии, а при необходимости писать под диктовку — параграфия; вместе с тем способность копировать написанное у больного не нарушена (т. е. данный синдром прямо противоположен синдрому алексической агнозии).

Приведем типичный пример слабо выраженной словесной глухоты, взятый из работы Столяровой-Кабелянской [16].

У больного понимание речи было резко снижено. Не поняв слово, он повторял сходное по звучанию и указывал на именуемый уже этим словом объект. Так, слыша слово «ноготь», он говорил «ноги» и показывал на свои ноги; на слово «усы» он произносил «волосы» и указывал на них. Не замечал он и искажений в произнесенных словах. В произвольной речи и при повторении обнаруживалась значительная парафазия. Видимые предметы он называл правильно, но опять-таки с парафазией. Он никогда не осознавал ошибок своей речи и не пытался исправить их. Способность переписывать (копировать) текст не пострадала, но при произвольном письме наблюдалась резкая параграфия.

Как мы увидим в гл. V, аудиовербальная агнозия отличается и от «сенсорной» афазии, при которой распознавание слов не ухудшается (что может быть проверено путем должного повторения их), но утрачивается способность понимать их, и от «центральной» афазии, при которой распознавание слов сохраняется, но больные не в состоянии повторять слова. Две эти формы афазии — результат повреждения не самого гностического поля, а его связей с гностическими полями других анализаторов.

4. Заканчивая этот обзор слуховых восприятий, следует упомянуть о восприятиях мелодий (Сл-Мел). Этот тип слухового гнозиса представлен самостоятельным гностическим полем, которое, по-видимому, находится на некотором расстоянии от аудиовербального, так как аудиовербальная агнозия обычно не сопровождается агнозией мелодий, и наоборот.

Проблема локализации слуховых гностических полей столь же неясна, как и зрительных. Поле 41 на границе сильвиевой борозды считается проекционным (транзитным) акустическим полем. Ниже находится поле 42 (парапроекционное), а ниже его, в средней височной извилине, — гностическое поле 22. Где-то в этих областях в доминантном полушарии и расположено аудиовербальное гностическое поле. Судя по исследованиям с раздражением тех или иных участков коры у больных эпилепсией ниже этого поля (поле 21 и 20), тесно примыкая к зрительному гностическому полю восприятия лиц (Зр-Л), лежат поля, представляющие голоса людей (Сл-Гол) и мелодии (Сл-Мел); раздражение коры в данной области вызывает соответствующие галлюцинации. Поля, представляющие остальные звуки (Сл-Зв), не идентифицированы. По всей вероятности, они локализируются в недоминантном полушарии или же в том и другом.

5. УНИТАРНЫЕ ВОСПРИЯТИЯ В ОБОНЯТЕЛЬНОМ (Об) и ВЕСТИБУЛЯРНОМ (Лаб) АНАЛИЗАТОРАХ

Ввиду того что вестибулярный и обонятельный гнозис людей значительно менее развиты, чем слуховой и зрительный, и играют относительно несущественную роль в ассоциативных функциях, мы охарактеризуем лишь основные их свойства.

Несомненно, что знакомые запахи, которые доносятся до нас в повседневной жизни, — запах пищи, цветов, экскрементов — являются унитарными восприятиями и, как таковые, представлены соответствующими нейронами обонятельного гностического поля. Ассоциации между обо-

звательным и другими анализаторами носят в какой-то мере познавательный характер (особенно для слепых, которым обоняние во многом заменяет зрение) и частично — эмотивный. Действительно, в нашей эмоциональной жизни запахи весьма важны, ибо играют существенную роль в возникновении драйв-рефлексов как на привлекающие, так и на отталкивающие раздражители.

У животных со слабо развитым зрением (например, у собак) обонятельный гнозис развит лучше и более тонко, чем у человека; отсюда можно допустить, что у таких животных имеются обширные гностические поля, представляющие все виды запахов, которые им известны. Так, если собака на своей территории сталкивается с незнакомым человеком, к которому она не проявляет какой-либо враждебности, то у нее тут же включаются в действие обонятельные поисковые рефлексы (следствие драйва любопытства) и она с помощью обоняния начинает обследовать новый объект, как мы это делаем с помощью зрения. Таким образом, собака распознает различных знакомых ей людей, а возможно, и неодушевленные предметы в основном с помощью обоняния, которое у таких животных, по-видимому, тесно ассоциируется со зрением.

Еще меньше можно сказать по поводу вестибулярного анализатора. Гностический аппарат его обеспечивает информацию о положении головы относительно вертикальной оси и поворотах головы в разнообразных направлениях. Эта информация совместно с постуральной, кинестетической и зрительной обеспечивает ориентацию в пространстве. Вестибулярные восприятия связаны главным образом с глазами и постуральными рефлексами — этот вопрос подробно исследовал в своем классическом труде Магнус [17].

6. КАТЕГОРИИ УНИТАРНЫХ ВОСПРИЯТИЙ В СОМЕСТЕТИЧЕСКОМ И ВКУСОВОМ АНАЛИЗАТОРАХ

Соместетическим анализатором мы называем такую афферентную систему, которая связана с ощущениями, возникающими в области поверхности тела (включая рот), суставов и внутренних органов.

Среди рецепторов, связанных с ощущениями от поверхности тела, мы различаем рецепторы тактильные, болевые, температурные и рецепторы давления. Сюда же можно включить и вкусовые рецепторы, так как они оперируют в тесном содружестве с другими рецепторами слизистой рта. Афферентную систему, связанную со всеми этими субмодальностями, назовем соместетической экстероцептивной системой (С-ЭС).

Из рецепторов суставов мы рассмотрим только те, которые поставляют информацию о положении конечностей и тела, не касаясь болевых рецепторов. Афферентную систему, связанную с постуральными рецепторами суставов, назовем *соместетической проприоцептивной системой* (С-ПС) в отличие от *кинестетической проприоцептивной системы* (К-ПС), доставляющей информацию относительно движений. По Шеррингтону, термин «проприоцепция» объединяет и кинестезию и постуральную соместезию, т. е. все восприятия, связанные с движениями и положением конечностей.

Мы не будем рассматривать здесь интероцептивную афферентную систему, связанную с ощущениями от внутренних органов, поскольку данная система играет второстепенную роль в соматическом гнозисе.

Главное внимание будет уделено тем категориям соместетических восприятий, которые принимают важнейшее участие в ассоциативных функциях и существование которых подтверждается наблюдениями из области невропатологии.

1. Восприятие положения конечностей (соместетический проприоцептивный гнозис, С-К).

2. Восприятие текстуры осязаемых объектов, а также болевая и температурная чувствительность (текстуальный гнозис, С-Т).

3. Восприятие формы мелких предметов, которые можно взять в руки (стереогнозис, С-МП).

4. Восприятие вкуса (вкусовой гнозис, С-В).

5. Восприятие положения рта, связанного с речью (оральный гнозис, С-Ор).

1. *Восприятие положения конечностей (С-К).* По всей видимости, это одна из самых ранних категорий соматического гнозиса, возникающих после рождения. Благодаря способности направлять внимание на отдельные позы (за счет соматических рефлексов нацеливания), ребенок «вычленяет» из общего потока информации, поступающей от всех суставов, те сигналы, которые относятся к определенным позам, интегрирует их и научается впоследствии воспринимать положение своих конечностей.

Мы полагаем, что общее «ощущение» отдельной части тела, которое мы испытываем каждый раз, когда обращаем внимание на ту или иную конечность, обусловлено соместетической проприоцептивной системой. Кроме того, данная система ответственна за «схему тела», т. е. за осознание отношений между различными частями тела, их формы, размеров и т. д. Вот почему при поражении соматического гностического поля, хранящего всю соответствующую информацию, наступают такие своеобразные соматические нарушения, как чувство полной утраты конечности (асоматогнозия), такое ощущение, будто конечность принадлежит кому-то другому или словно она изменилась по величине и т. д. [18]. Тот факт, что расстройства данного типа распространяются обычно только на одну конечность, контрлатеральную по отношению к очагу поражения, показывает, что соответствующие гностические поля имеют строгую топическую организацию.

Чисто гностический характер рассматриваемого синдрома подтверждается тем, что поражения проекционной соместетической зоны, приводящие к значительному нарушению позных и тактильных ощущений, как правило, не сопровождаются асоматогнозией. Следует также отметить, что ампутация конечности вызывает не ощущение ее утраты, а, напротив, ощущение ее присутствия — так называемый симптом фантомной конечности. Таким образом, мы видим, что выпадение ощущения конечности вызывается только повреждением тех гностических нейронов, которые ответственны за соместетические восприятия.

2. *Восприятие текстуры осязаемых предметов (С-Т).* Предметы окружающего нас мира характеризуются «макроструктурой», что в основном воспринимается зрительной системой, и «микроструктурой» или текстурой, восприятие которой осуществляется экстероцептивной соместетической, которая позволяет выяснить многие свойства предмета, узнать, гладкий он или шершавый, мягкий или твердый, упругий или пластичный, сухой или влажный, холодный или теплый, тупой или острый. Большинство соответствующих рецепторов расположены на ладонной поверхности пальцев рук; у взрослого человека — это главный рецептивный аппарат текстурального гнозиса. У животных, а также у маленьких детей этой же цели служит рот.

Перечисленные выше текстуральные свойства предметов, с которыми нам приходится повседневно иметь дело, настолько обыденны и столь неизменны, что мы почти не обращаем на них внимания. А ведь какое множество предметов мы берем за день в руки, когда одеваемся, умываемся, едим, выполняем свою повседневную работу; вспомнив об этом, мы поймем, какое множество текстур приходится нам опознавать и иден-

тифицировать и, значит, как много перцептивных нейронов располагается в соответствующем гностическом поле соместетического анализатора.

Агнозия, связанная с текстуральной категорией восприятий, описана подробно Делеем [19], который определил ее термином *ахилогнозия*.

3. *Соместетическое восприятие мелких предметов* (С-МП). Эту категорию соместетических восприятий составляют «макроструктурные» свойства предметов. Взяв в руку хорошо известный предмет, мы тотчас же узнаем его; стало быть, мы обладаем соместетическим гнозисом (стереогнозис), объединяющим отдельные характеристики предмета в одно унитарное восприятие. Так как главный канал информации о форме предметов — это зрительный анализатор и (как мы подчеркивали ранее) для переработки такой информации развивается мощная гностическая система, то вполне уместно спросить, не осуществляется ли опознавание таких мелких предметов за счет ассоциации. Однако неврологические данные показывают, что это вовсе не обязательно, ибо субъект с тяжелой формой зрительной агнозии, полностью неспособный распознать предмет с помощью зрения, сразу же опознает его, взяв в руку.

Как и гнозис фактуры, стереогнозис зависит главным образом от рецепторов кисти. Согласно соответствующим клиническим данным, стереогнозис базируется исключительно на соместетических ощущениях; кинестезия же не играет при этом никакой роли. Действительно, мы часто наблюдали, как больной с поражением коры, локализующимся кпереди от центральной извилины, у которого отмечался парез кисти, сразу же опознавал предмет, положенный ему на ладонь. И напротив, больной с поражением теменной доли может искусно и точно пальпировать предмет (с закрытыми глазами), но тем не менее у него не создается даже отдаленного представления о его форме.

Гностические нейроны, ответственные за стереогнозис, расположены в теменной области позади соматической проекционной зоны кисти. Поражения, локализующиеся в этой зоне, вызывают синдром, называемый астереогнозией или аморфогнозией. Имеются некоторые данные в пользу того, что стереогнозис складывается из двух стадий. Сначала объединяются элементарные свойства данного предмета, например его форма и твердость, а затем уже из этого возникает тактильное восприятие предмета в целом. Эти отношения хорошо иллюстрирует следующий протокол обследования больного с очагом повреждения в левой теменной доле [20]. Больного попросили распознать предметы, которые положили ему в правую и левую руку. Он дал следующие ответы:

Предмет	Левая рука	Правая рука
Авторучка	Авторучка	Это что-то длинное, холодное, имеет неровность
Спичечная коробка	Спичечная коробка	Предмет средних размеров, прямоугольный, не очень плотный, деревянный
Трубка	Трубка	Что-то толстое, длинное, круглое... трубка
Ключ	Ключ	Это длинный предмет, с кружком, металлический (продолжительное колебание)... ключ

Ясно, что предметы, которые он берет левой, непораженной рукой, он распознает сразу; предметы же, находящиеся в правой руке, он сначала

ла описывает словами, ссылаясь на тактильные и стереогностические элементы, и лишь потом либо идентифицирует их, либо нет.

Этот демонстративный протокол показывает, что перед нами пример гнозиса с двумя уровнями аналогично тому, что мы описывали при рассмотрении зрительного анализатора, когда речь шла о восприятии лиц и слов. Так как, по нашим наблюдениям, грубая форма соматетической агнозии, которая, возможно, отчасти идентична текстуральной агнозии, всегда сопровождается нарушениями чувствительности, то можно предположить, что соответствующее гностическое поле лежит либо позади соматической проекционной зоны, либо внутри самой этой зоны, т. е. некоторые нейроны его являются и выходными нейронами и обладают качеством проекционных.

Как упоминалось выше, гностическая функция рук, имеющая у здоровых людей существенное, хотя и ограниченное значение в познании внешнего мира, становится чрезвычайно важной у слепых. Этот факт проливает некоторый свет на проблему, поставленную в предыдущей главе, о потенциях и «созидательной мощи» афферентной системы в отношении формирования новых гностических полей (или по крайней мере гностических категорий), которые никогда не существовали у здоровых людей. Мы знаем, что слепые способны не только необычайно тонко интегрировать свои тактильные ощущения, но, более того, они научаются при помощи осязания опознавать рельефные буквы шрифта Брайля и даже обычного алфавита и таким образом «читать» с поразительной легкостью. Еще более удивительно, как слепоглухие могут научиться «слышать» нормальную речь, пальпируя гортань говорящего. Вообразите себе, сколько должно сформироваться в соматическом гностическом поле чрезвычайно тонких перцептивных нейронов, чтобы справиться с такой задачей!

4. *Восприятие вкуса (С-В)*. Поскольку рот является своеобразными «входными воротами», через которые в организм поступают все питательные вещества, рецептивная поверхность слизистой рта должна быть организована таким образом, чтобы отличать съедобные вещества от несъедобных и разнообразные съедобные вещества друг от друга. Для выполнения этой функции на слизистой языка существует множество химических рецепторов, легко возбудимых разными вкусовыми веществами. Смешанные импульсы, сообщающие о разнообразных признаках пищи — ее вкусе, текстуре и температуре, — достигают проекционной зоны коры, локализованной у человека в задней части роландической зоны *oregulum*. Скучные, и к тому же противоречивые, неврологические данные позволяют, однако, сделать предположение, что гностической зоной вкуса служит часть *insula*, тесно примыкающая к указанной проекционной зоне [1]. Это согласуется с тем, что область *insula*, столь незначительная у животных, у человека сравнительно обширна.

Исходя из факта весьма однообразного питания животных в естественной их жизни, можно полагать, что гностическая вкусовая система представлена у них крайне бедно. Поэтому мы полагаем, что у животных перцептивная зона находится вблизи проекционной, а быть может, даже и включена в нее. Такое предположение позволяет объяснить тот любопытный и неожиданный факт, что, как обнаружено в экспериментах на животных, многие нейроны в этой зоне являются полимодальными [21]. По нашему мнению, именно эти нейроны интегрируют различные сенсорные аспекты пищи.

В отличие от животных у человека вкусовая гностическая система исключительно высоко развита, о чем свидетельствует разнообразие видов пищи, употребляемой цивилизованными людьми. Наш «кулинарный опыт» привел к формированию многочисленных групп перцептивных

вкусовых нейронов, представляющих различные виды блюд в нашем меню. Хотя основу унитарного восприятия составляют вкусовые компоненты и их различные комбинации, однако и другие аспекты пищи (запах, консистенция и даже температура) играют существенную роль в создании вкусовых паттернов в целом. В самом деле, одна и та же пища, приготовленная различными способами (разрезанная на крупные или мелкие куски или раскрошенная; сухая или влажная, мягкая или жесткая, холодная или горячая и т. д.), может иметь различный вкус, а следовательно, и быть представлена различными гностическими нейронами.

Вкусовые унитарные восприятия характеризуются теми же свойствами, что и восприятия в других анализаторах. Психологически они неразложимы, распознаются с «первого глотка» и могут в корне измениться даже при незначительном изменении только одного ингредиента (скажем, при добавлении соли, сахара или перца).

Следует подчеркнуть, что гностический аспект вкуса пищи совершенно независим от привлекательного или отталкивающего характера ее, что остается под контролем системы пищевого драйва, которая участвует в отборе пищи, наиболее «пригнанной» для данного конкретного рефлекса голода — безусловного и условного (см. гл. 1). Как отдельные вкусовые признаки, так и вкусовые ощущения в целом сохраняются безотносительно к голоду или насыщению (хотя чувствительность в каждом случае претерпевает некоторые изменения). Ведь мы распознаем данную конкретную пищу по вкусу независимо от того, нравится она нам или нет, вызывает она в данный момент аппетит или мы насытились ею.

Между прочим, то же самое относится и к другим категориям восприятий. Зрительное восприятие данного лица, слуховое восприятие голоса или имени конкретного человека почти совершенно независимы от нашего эмоционального отношения к нему, которое может резко меняться. Происходит это оттого, что гностический и эмоциональный аспекты стимула полностью обособлены, отражая тем самым функциональную и анатомическую обособленность познавательной и эмотивной систем. Феноменологическое единство обоих этих аспектов, которое так выпукло выступает в наших субъективных переживаниях, обусловлено существованием двусторонних глубоких ассоциативных связей, соединяющих гностические нейроны с соответствующими эмотивными.

5. *Восприятие положения рта, связанного с речью (C-Op)*. У человека рецептивный аппарат рта выполняет не только вкусовое назначение, но участвует и в речевой функции. Хотя речь обслуживается главным образом кинестетическим анализатором (см. ниже), тем не менее, как подтверждают данные невропатологии, соматетический анализатор также активно участвует в этой функции. Дело в том, что произнесение каждой фонемы определяется не только кинестезией отдельных движений губ, языка и мягкого нёба, но также и положением этих структур. Такого рода артикуляционные положения, исключительно сложные и утонченные, формируют унитарное восприятие, характерное для каждой фонемы. Восприятия, характерные для родного языка, которые сформировались в детстве, конечно, весьма устойчивы, а приобретенные позднее (изучение иностранных языков) далеко не так совершенны и стабильны.

Гностическое поле, в котором формируются соответствующие гностические нейроны, локализуется в теменной области покрышки (орегсulum) доминантного полушария, позади проекционной соматетической оральной зоны. При повреждении этого поля возникают отчетливые и легко распознаваемые симптомы: больной не в состоянии придать рту правильное положение для произнесения какого-то звука, и поэтому слова, произносимые больным, крайне искажены и неразборчивы. При этом больной отчетливо сознает свой дефект, поскольку через слуховую об-

ратную связь он получает отчетливую информацию о нарушенной речи. Он пытается сам исправить ее, произнося одно и то же слово по многу раз различными способами, но все попытки его остаются тщетными.

Этот синдром очень подробно изучил А. Р. Лурия [22, 23]. Мы называем его *соместетической афазией*, или *афазией Лурия*, в отличие от кинестетической афазии, или *афазии Брока*, вызываемой поражениями в аналогичной зоне кинестетического анализатора. Однако самый подходящий термин для данного вида расстройства — это *артикуляционная агнозия*, ибо оно затрагивает гностические нейроны, соответствующие положению рта. Как убедительно показал Лурия, повреждения теменной области *operculum* сказываются не только на артикуляции, но также и на других разнообразных положениях языка, губ или щек.

Все соместетические гностические поля, за исключением вкусового, локализируются в теменной доле каудальнее постцентральной извилины (поля 5 и 7). В принципе они сохраняют соматотопическую организацию, характерную для проекционной зоны. В соответствии с этим соматогностическое оральное поле С-Ор находится в теменной области *operculum*; соматогностические поля положений конечностей (С-К), вероятно, располагаются среди соответствующих проекционных полей, а текстуральное и стереогностическое поля (С-Т и С-МП) лежат на дорсолатеральной поверхности теменной коры, являясь как бы продолжением кзади соместетической зоны рук. Как отмечалось выше, возможно, что поле С-МП примыкает к полю зрительного восприятия мелких предметов (Зр-МП). Вкусовое гностическое поле находится ниже проекционной оральной зоны в верхней части островка (*insula*).

Что касается латерализации соместетического гнозиса, то хорошо известно, что оральная соместезия представлена в доминантном полушарии, а соматогнозис отдельных конечностей — в соответствующих контрлатеральных полях. Остальные категории соматогнозиса представлены либо в одном, либо в обоих полушариях.

7. ЦЕНТРАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ КИНЕСТЕТИЧЕСКОГО АНАЛИЗАТОРА (К)

Когда мы обсуждаем экстероцептивные и проприоцептивные восприятия, мы стоим на твердой почве фактов и представлений, ибо связанные с этим афферентные системы достаточно полно изучены, а принципы передачи сигналов на последовательные уровни каждой системы довольно хорошо поняты. Паттерны этих категорий являются результатом внешних воздействий, и задача нервной системы состоит в том, чтобы тщательно переработать их и должным образом использовать.

Совершенно по-иному обстоит дело с кинестезией, афферентная система которой посылает информацию на высшие нервные центры не относительно тех событий, которые протекают вне или внутри тела, а о том, что порождено самой центральной нервной системой, т. е. об активных движениях. Именно поэтому кинестезию зачастую называют каналом сенсорной обратной связи, поскольку через этот канал центральная нервная система получает информацию о непосредственных результатах собственной деятельности.

Первая основная проблема формулируется следующим образом: имеет ли кинестетический гнозис свою особую афферентную систему или же информация о движениях достигает коры мозга по другим афферентным каналам, в первую очередь через проприоцепторы суставов. Хотя физиологи и психологи прошлого века не сомневались в самостоятельном существовании таких чувств, как чувство положения, чувство движения и чувство напряжения [24—26], в наше время разницу между ними почему-то перестали сознавать так отчетливо. Можно привести высказы-

вания ряда авторитетных исследователей о том, что ощущение движения передается через проприоцептивную систему суставов и что мышечные рецепторы служат только для рефлекторной координации моторных актов с помощью спинального механизма. Такие заключения, по-видимому, основаны на экспериментальных данных, показывающих, что рецепторы суставов действительно посылают импульсы в кору, сообщая об изменениях положения конечностей, и что пассивные движения суставов в противоположных направлениях вызывают противоположные эффекты в нейронах, связанных взаимоотношениями реципрокности [27]. Следует, однако, заметить, что эти данные являются не чем иным, как приложением общих принципов адаптации и реципрокности афферентных нейронов — принципов, оперирующих во всех других афферентных системах. В самом деле, вполне понятно, что субъект скорее обратит внимание на изменение положения конечностей, вызванное пассивным или активным движением, чем на устойчивое состояние, и что он по-разному воспринимает изменения положения в противоположных направлениях. Но делать из этого вывод о том, что эти сигналы представляют собой источник информации относительно активных движений, мне кажется совершенно не оправданным.

Ниже мы попытаемся показать, что эта концепция не выдерживает критики и что о движениях, выполняемых нашим телом, кору мозга информирует кинестетическая афферентная система, берущая начало на мышечных и сухожильных рецепторах. Короче говоря, мы предлагаем здесь теорию кинестетического гнозиса, которая будет развернута затем в последующих главах и которая позволит объяснить происхождение точных движений и их выполнение.

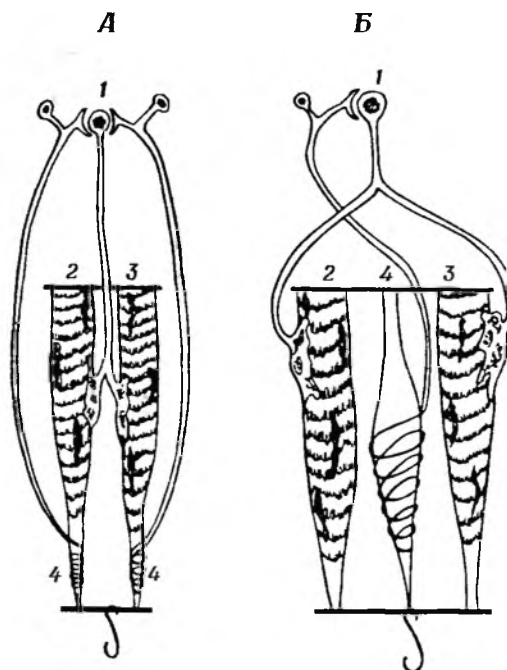
Сначала нужно ясно себе представить, что кинестетическая афферентная система существенным образом отличается от других афферентных систем не только тем, что она выполняет роль канала обратной связи в отношении моторной активности организма, но в большей степени тем, что она использует особые способы передачи сигналов, идущих от периферических рецепторных органов.

Как было показано выше, во всех других анализаторах физические и химические явления, происходящие на рецепторах, кодируются в форме нервных импульсов и в таком виде передаются на более высокие уровни анализатора. Роль каждого уровня при этом состоит в «перемешивании», «перетасовке» элементарных сигналов и объединении их в различные более сложные паттерны. Иными словами, на долю вышележащих уровней афферентных систем выпадает отбор из бесчисленных элементов данного стимул-объекта только тех составляющих, которые при объединении доставляют стимулы для определенной активности организма.

В кинестетическом анализаторе происходит нечто совершенно иное. Здесь рецепторы дают информацию только о *напряжении* мышц, а кора мозга «заинтересована знать» главным образом об их *движениях*. Вследствие этого должен был развиться специфический механизм, который на основании напряжений, зарегистрированных отдельными мышечными рецепторами, «делает вывод» относительно вида осуществляемых движений.

Хорошо известно, что мышечные рецепторы бывают двух типов: одни располагаются параллельно контрактильным элементам (мышечные веретена), а другие — последовательно с ними (сухожильные рецепторы) (фиг. 29). В результате такого устройства различные функции мышц сопровождаются соответствующими функциональными изменениями каждого из этих типов рецепторов. Пассивное растяжение мышцы вызывает усиление импульсации в обоих типах рецепторов, пропорциональ-

ное силе напряжения; изометрическое сокращение в чистом виде приводит к повышению импульсации в сухожильных органах и понижению импульсации веретен; сокращение мышцы с преодолением постоянного сопротивления (например, при поднимании какого-то груза) также вызывает замедление импульсации веретен; активность сухожильных ре-



Фиг. 29. Мышечные рецепторы [55].

А. Схема, иллюстрирующая функцию сухожильных органов, соединенных с контрактными элементами «последовательно». В этом случае натяжение—как пассивное, так и активное—передается на концевые органы неупорядоченно. Б. Схема, иллюстрирующая функцию мышечных веретен, соединенных с контрактными элементами «параллельно». 1 — клетка переднего рога; 2, 3 — мышечные волокна; 4 — рецептор.

цепторов не изменяется. Таким образом, каждому типу мышечного сокращения (изометрическому, изотоническому, при разнообразных противодействиях, при изменяющемся сопротивлении и т. д.) соответствуют определенные комбинации функциональных состояний веретен и сухожильных рецепторов. Обобщая, можно сказать, что существует точное соответствие между состоянием мышечных рецепторов, с одной стороны, и силой и характером мышечных сокращений — с другой.

Учитывая такую специфическую особенность кинестетического анализатора, мы полагаем, что он состоит из двух последовательных частей: одна служит «переводу» с языка натяжения мышечных и сухожильных рецепторов на язык мышечных сокращений, другая интегрирует проприоцепцию элементарных сокращений в проприоцепцию сложных движений. Сигналы от рецепторов напряжения, проходя через спинно-мозжечковые пути, достигают коры мозжечка; отсюда другие импульсы, идущие через мозжечковые ядра и таламус, достигают «моторной» коры. Разумно предположить, что механизм перевода расположен в мозжечковой коре, другими словами, к мозжечку приходят с периферии сигналы, сообщающие о напряжении мышц, а покидают этот орган сигналы, информирующие о мышечных сокращениях. Это позволяет нам взглянуть на мозжечковую кору как на подлинную рецептивную поверх-

ность элементарных движений; роль рецепторов здесь, по всей вероятности, выполняют клетки-зерна. Действительно, именно эти клетки служат «станцией назначения» для импульсов, идущих с периферии, и «станцией отправления» для импульсов, текущих в кору мозга.

Приняв такую точку зрения, мы сразу видим, что кинестетический анализатор, т. е. афферентная система, периферический конец которой представлен мозжечковой корой, не отличается по своей анатомической организации от других афферентных систем и, в частности, от соматического анализатора. Действительно, импульсы, посылаемые клетками-зернами, направляются к мозжечковым ядрам, которые соответствуют ядрам Голя и Бурдаха соматического анализатора. От этих станций переключения соматические и кинестетические сигналы идут на два примыкающих друг к другу вентробазальных ядер таламуса, а именно *nucleus ventralis posterolateralis* и *nucleus ventralis lateralis*, а эти ядра передают соответствующую информацию в примыкающие зоны проекционной коры: соматическую зону в постцентральной извилине и кинестетическую зону в прецентральной извилине. Последняя представляет собой как бы зеркальное изображение первой, ибо представительства соматезии и кинестезии отдельных частей тела лежат друг против друга по обе стороны центральной борозды.

Как пояснялось в предыдущем параграфе, непосредственно позади проекционной соматической зоны находится гностическая соматическая зона (поля 5 и 7), связанная с восприятиями сложных паттернов, элементы которых представлены в проекционной зоне. Аналогично этому непосредственно впереди кинестетической проекционной зоны расположена кинестетическая гностическая зона (так называемая премоторная зона, или поле 6), связанная с восприятиями сложных движений, элементы которых представлены в «моторной» проекционной зоне. На фиг. 30 мы даем блок-схемы обеих систем.

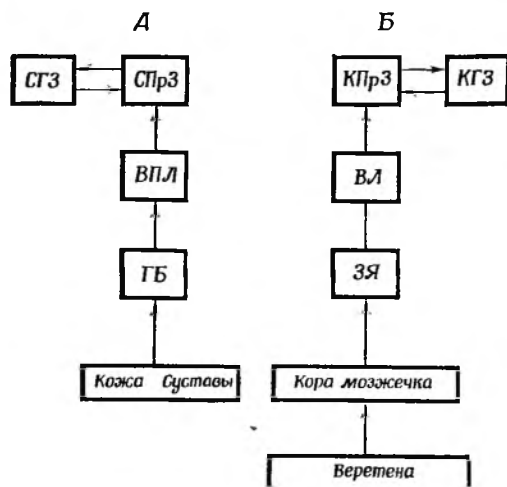
В последнее время обнаружены прямые проекции мышечных афферентов в сенсомоторной коре через *funiculus posterior* и вентральное заднелатеральное ядро таламуса [52].

Возникло предположение, что именно эти афферентные пути «используются в интеграции движений, вызываемых со стороны коры». Согласно нашим представлениям, прямые пути, ведущие от мышечных рецепторов напряжения к коре мозга, минуя мозжечок, несут информацию относительно напряжения мышц, точно так же как пути, ведущие от рецепторов суставов, доставляют информацию о положении конечностей. Оба эти источника информации, несомненно, имеют значение при выполнении точных движений и даже более важны при оценке конечных результатов этих движений. Мы не думаем, однако, что они могут играть какую-то непосредственную роль в формировании этих движений, ибо эту функцию выполняет кинестетический анализатор в узком смысле этого слова через посредство мозжечка.

Из этого обсуждения вытекает важное соображение: кинестетическая система в противоположность суставно-соматической связана не только с оценкой перемещения конечностей, но также и с мышечным усилием независимо от наличия перемещения. Действительно, многие наши «движения» относятся к чисто изометрическим; сошлемся, например, на такой случай: если надо удержать в руках тяжелый предмет, то оценка выполняемого при этом усилия и точная подгонка этого усилия к весу предмета являются исключительно задачами кинестезии.

Поскольку неизометрические моторные акты воспринимаются за счет информации, доставляемой и рецепторами суставов и мышечными рецепторами, то отсюда следует, что соматическая и кинестетическая проприоцепции частично замещают друг друга и разделяют между со-

бой ответственность за выполнение точных движений. В зависимости от характера таких движений главную роль может принимать на себя либо суставная соместезия, либо кинестезия. Если задача требует строго определенного положения конечности и длительного его сохранения независимо от мышечного усилия (например, когда мы держим в руках какой-нибудь сверток), то основную роль играет суставная проприоцепция. (Мне известен случай опухоли мозга, локализованной в теменной доле, первый симптом которой состоял в том, что больная ничего не могла удержать в руке.) Если же задача требует точного соизмерения усилия,



Фиг. 30. Упрощенная схема соместетической и кинестетической афферентных систем.

А. Соместетическая афферентная система. ГБ — ядра Голя и Бурлаха; ВПЛ — вентральное постеро-латеральное ядро таламуса; СПрЗ — соместетическая проекционная зона; СГЗ — соместетическая гностическая зона. Б. Кинестетическая афферентная система. ЗЯ — зубчатое ядро мозжечка; ВЛ — вентролатеральное ядро таламуса; КПрЗ — кинестетическая проекционная зона; КГЗ — кинестетическая гностическая зона (для упрощения красное ядро не показано). Отмечается отчетливая симметрия между двумя системами, включая периферическую часть кинестетической афферентной системы.

например, если вам нужно тщательно приладить друг к другу два хрупких предмета, не разбив их, то в этом случае главную роль играют кинестетические ощущения.

В табл. I приведены примеры различных ситуаций, в которых обратная связь осуществляется либо за счет соместетической, либо за счет кинестетической проприоцепции.

Если наша гипотеза о функциональной организации кинестетической афферентной системы верна, то следует ожидать, что удаление мозжечка

Таблица 1

Тип задачи	Участие соместезии и (или) кинестезии		
Пассивное перемещение конечности	+		—
Активное перемещение конечности	+	или	+
Задача, требующая точного положения конечности	—		—
Задача, требующая точного усилия	—		—
Удержание конечности в определенном положении без мышечного усилия	+		—
Удержание конечности в определенном положении, требующее усилия	+	и	+
Быстрое произвольное движение	+	и	+

ка или повреждение проводящих путей, связывающих его с корой, приведет к полной потере кинестезии при абсолютной сохранности соматестезии. Клинические наблюдения и эксперименты на животных показывают, что это действительно так: основные мозжечковые симптомы, такие, как дисметрия, которая может принять форму гиперметрии или гипометрии, интенционный тремор, обнаруживаемый главным образом при завершении направленных произвольных движений, адиадохокинез и другие, можно легко объяснить утратой кинестетической обратной связи относительно выполняемых движений. Между прочим, отсюда понятно, почему симптомы, вызванные повреждениями мозжечка, называют мозжечковой атаксией, хотя всегда подчеркивают, что они в корне отличаются от атаксий, возникающих при поражении соматестетической афферентной системы.

Механизм формирования гностических нейронов в рамках кинестетических гностических полей точно такой же, как и в других анализаторах. Для новорожденного ребенка в состоянии бодрствования характерна почти непрерывная активация системы двигательного поведения под влиянием разнообразных форм драйва, таких, как любопытство (направленное на свое тело и окружающую среду), страх или голод. Хаотические движения, выполняемые ребенком, порождают поток сигналов в кинестетической системе, а некоторые определенные конфигурации из них, которые оказываются почему-либо успешными (см. гл. IX), ведут к формированию гностических нейронов в отдельных кинестетических полях. Таким образом приобретаются некоторые простые кинестетические паттерны, например ребенок научается брать руку или пальцы в рот, сгибать или разгибать руки и ноги, хватать небольшие предметы. Постепенно эти паттерны объединяются в более сложные; ребенок научается управлять позами и манипулировать доступными предметами. Дальнейшее развитие кинестетического гнозиса приходит позднее при обучении самым разнообразным тонким движениям, и при этом формируется все больше и больше нейронов в отдельных кинестетических гностических полях, представляющих и объединяющих все соответствующие двигательные паттерны.

Как мы помним из описания других афферентных систем, все они имеют два вспомогательных механизма, цель которых — гарантировать наилучшее восприятие стимулов, попадающих на соответствующие воспринимательные поверхности. Один из этих механизмов связан с мобилизацией определенных анализаторов (которые могут оказаться полезными при данной деятельности организма), что происходит за счет общей активации, вызванной соответствующей формой драйва. Создается основа для поискового рефлекса. Другой механизм обеспечивает концентрацию внимания на определенных стимул-объектах (которые становятся существенными для организма в данный момент), что осуществляется путем «подгонки» рецепторов и высших афферентных центров к наилучшему восприятию. Процесс этот мы называли рефлексом нацеливания.

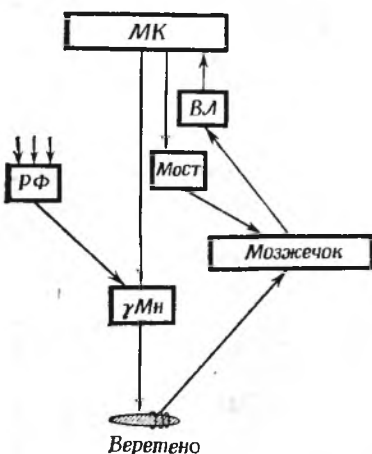
Точно такие же два механизма существуют и в кинестезии, а эфферентная система, посредством которой они выполняют свое назначение, называется гамма-системой. За последние два десятилетия стало известно, что роль гамма-системы, т. е. эфферентных путей, иннервирующих интрафузальные волокна, состоит в том, чтобы повышать чувствительность рецепторов веретен и таким образом увеличивать точность информации, доставляемой ими в мозжечок [28—30]. Кроме того, известно, что существуют два возможных пути активации гамма-системы: либо в результате общей активации, вызванной разными видами драйва, — в таком случае все гамма-мотонейроны активируются через ретикулоспи-

нальные пути, либо вследствие локальной активации тех гамма-мотонейронов, которые снабжают мышцы, участвующие в данном моторном акте, — через кортикоспинальные или кортико-рубро-спинальные пути. В то время как первый механизм подготавливает организм к любому виду мышечной деятельности, второй подготавливает его к определенному двигательному акту и, как таковой, имеет все признаки кинестетического рефлекса нацеливания. Действительно, субъективный

аспект данного процесса проявляется в том, что мы концентрируем внимание на той конечности, которой предстоит выполнить данное движение, причем такая концентрация внимания сопутствует не только выполнению движения, но и намерению его выполнить.

Следует, однако, подчеркнуть, что гамма-эфферентный механизм, по-видимому, не единственный механизм кинестетических рефлексов нацеливания. Напомним, что истинной кинестетической воспринимающей поверхностью, соответствующей движениям, является кора мозжечка. Поэтому есть все основания полагать, что проекционная кинестетическая зона коры мозга контролирует данную «воспринимающую поверхность» точно так же, как другие проекционные зоны контролируют другие воспринимающие поверхности (см. гл. I, разд. 5). Осуществляется этот контроль через кортико-мозжечковые пути, идущие либо через мост, либо через красное ядро, либо через оба эти образования.

На фиг. 31 приведена блок-схема центральной регуляции кинестетических восприятий в сфере подготовительной (через



Фиг. 31. Блок-схема центральной регуляции кинестетической обратной связи.

МК — моторная (кинестетическая) кора; ВЛ — вентролатеральное ядро таламуса; РФ — ретикулярная формация; γ-Мн — гамма-мотонейрон. Показано, что гамма-мотонейроны находятся под воздействием ретикулярной формации («поисковый рефлекс») и моторной коры («рефлекс нацеливания») и что моторная кора оказывает свое влияние и на веретено и на мозжечок.

ретикуло-спинальные пути) и исполнительной активности (через кортико-спинальные и кортико-мозжечковые пути).

В заключение следует отметить, что описанный только что эфферентный выход является, конечно, не единственным выходом, берущим свое начало в кинестетической проекционной зоне. Наиболее мощными и, по общему признанию, наиболее важными нисходящими путями являются те, которые связывают (непосредственно или опосредованно) кору мозга не с гамма-мотонейронами, а с альфа-мотонейронами и которые таким образом контролируют двигательную активность организма. Именно из-за существования этих нисходящих путей кинестетический аспект прецентральной зоны коры оставался долгое время в тени, и внимание исследователей было буквально приковано к «двигательному» аспекту. В следующей главе мы обсудим роль эфферентной системы в двигательном поведении.

8. КАТЕГОРИИ КИНЕСТЕТИЧЕСКИХ УНИТАРНЫХ ВОСПРИЯТИЙ

Как подчеркивалось в предыдущем разделе, кинестетические восприятия не могут быть проверены тем же путем, что и экстероцептивные восприятия, поскольку они порождаются активными движениями, а не вызываются внешними агентами. Поэтому надлежит найти другой метод

исследования кинестетического гнозиса, используя для этой цели не периферические, а скорее ассоциативные каналы, которые приводят к активации соответствующих нейронов. Как будет показано в следующей главе, в пользу существования кинестетических гностических нейронов свидетельствует умение выполнять те движения, элементы которых интегрируются на данных нейронах. Вследствие этого, обращаясь к задаче категоризации кинестетического гнозиса, мы не будем опираться на метод распознавания, как это делалось ранее, а попытаемся проверить, возможно ли осуществление данного интегрированного движения. Способность выполнять интегрированные движения, представляющие собой унитарные поведенческие акты, называют *праксисом*.

Вводя этот критерий, мы можем указать следующие наиболее важные категории кинестетического гнозиса.

1. Кинестетический гнозис кистей рук, ответственный за выполнение отдельных тонких движений кистей рук (праксис кисти, К-К).

2. Кинестетический гнозис тела, ответственный за разнообразные паттерны определенных тонких движений тела и ног (праксис тела, К-Т).

3. Кинестетический гнозис рта, связанный с осуществлением тонких движений рта, обычно используемых в речи (речевой праксис рта, К-Р).

4. Кинестетический гнозис пространственных отношений, отвечающий за способность представлять расстояния и направления на основе моторного поведения (К-Пр).

Обсудим теперь последовательно каждую из этих категорий.

1. *Кинестетический гнозис кистей рук и пальцев* (К-К). Этот гнозис, исключительно развитый у приматов, принадлежит к тому типу гнозиса, который не осознается, ибо мы не фиксируем внимания на массе привычных двигательных актов, шаблонно выполняемых нами в повседневной жизни. Поэтому мы перечислим здесь некоторые типичные поведенческие акты, осуществляемые под контролем соответствующих кинестетических нейронов на протяжении целого дня.

Движения во время умывания: намыливание разных участков тела (каждая часть намыливается по-своему), смывание мыла мочалкой, вытирание полотенцем (причем движения при вытирании, например, спины и ног совершенно различны).

Отдельные моменты одевания.

Манипуляции, связанные с едой: нарезание хлеба, отрезание мяса от куска, лежащего на тарелке, наливание кофе в чашку, размешивание сахара, еда с помощью ложки или вилки и т. д.

Поворачивание ключа в замке, протирание очков, зажигание спички, прикуривание и т. д.

Кроме того, много разных поведенческих актов связано с профессиональной деятельностью. Привычные акты, выполняемые плотником, слесарем, парикмахером, портным, хирургом, врачом-терапевтом, пианистом, виолончелистом, совершенно различны. По сути дела, значительная часть обучения какой-либо профессии состоит в приобретении профессиональных навыков, в том, чтобы научиться не только тому, что делать при тех или иных обстоятельствах, но и как это делать; приобретение навыков, требующее иногда длительной тренировки, заключается не в чем ином, как в формировании множеств кинестетических нейронов, необходимых для выполнения какой-то определенной работы.

Особый тип праксиса связан с письмом, в котором отдельные буквы и их наиболее частые комбинации (включая и собственную подпись), формируют соответствующие гностические нейроны.

Об унитарном характере отдельных моторных актов свидетельствует их плавное и шаблонное течение без осознания элементов, из которых

они состоят (без специального анализа), и с резким антагонизмом между различными актами. Едва ли можно осуществить одновременно два различных действия не только одной рукой (что технически невозможно), но и обеими. Я не могу, например, бриться правой рукой и тут же намыливать лицо левой, хотя каждое из этих движений легко выполнимо в быстрой последовательности.

Общепризнанно, что кинестетическая гностическая зона, ответственная за праксис рук, лежит впереди моторной (проекционной) зоны кисти в дорсо-латеральной части поля 6 доминантного полушария. Повреждения в этой области вызывают синдром апраксии обычно с поражением обеих рук сразу без каких-либо признаков пареза. Считается, что способность писать имеет свое особое гностическое поле, поскольку и нарушение этой способности (аграфия) встречается независимо от других видов апраксий. В своей классической работе Джекобсен [31] описал синдром апраксии, наблюдавшийся у обезьян после удаления поля 6. Нарушение заключалось в неспособности выполнять руками специфические точные движения, которым обезьяну обучили до операции.

2. *Кинестетический гнозис тела (К-Т)*. Этот тип гнозиса представлен, конечно, значительно беднее, чем гнозис рук, поскольку в повседневной жизни, собственно, и не приходится обучаться сложным двигательным актам тела. Для большинства людей вся кинестезия тела исчерпывается небольшим числом движений, необходимых, чтобы сесть, встать, лечь, повернуться с боку на бок. Несомненно, по-другому обстоит дело в случаях специальной тренировки у гимнастов, акробатов, футболистов, танцоров, пловцов и др. У каждого, владеющего каким-либо подобным искусством, сложные двигательные координации представлены в соответствующих гностических нейронах. В соответствии с общими принципами топографии кинестетической гностической зоны можно полагать, что гностическое поле, в котором представлена кинестезия тела, локализуется на дорсальной и дорсо-медиальной поверхности коры впереди соответствующих «моторных» проекций тела и ног.

3. *Кинестетический гнозис, связанный с речью (К-Р)*. В предыдущем разделе мы указали, что в речевой функции важную роль играют соматетические оральные восприятия, артикуляционные и тактильные, поскольку для правильного произношения фонем необходимо надлежащее положение рта. Роль соматетического гностического поля, однако, лишь второстепенна, так как соответствующие нейроны, в которых представлена речь, находятся в специальном гностическом поле, которое принадлежит кинестетическому анализатору. Этого и следовало ожидать, поскольку мы хорошо знаем, что произнесение слов является актом сложного взаимодействия мышц и лишь тонкая координация отдельных движений языка, губ, мягкого неба и челюстей делает речь возможной. Так называемый «двигательный центр речи», который мы считаем кинестетическим гностическим полем речи, был описан 100 лет назад Брока на основании данных аутопсии, произведенной им в двух случаях расстройства речи, которое было впоследствии названо «моторной афазией», или «афазией Брока». Это исследование позволило сделать вывод, что функция речи контролируется областью коры, лежащей во фронтальной части орегисилит доминантного полушария. По-видимому, именно такая локализация «центра речи» вполне понятна, если иметь в виду тот факт, что в непосредственной близости с ним находится кинестетическая проекционная оральная зона.

Формирование речи у детей происходит так же, как и описанное выше развитие способности к сложным двигательным актам. В возрасте примерно 9 месяцев ребенок начинает лепетать — произносить некоторые хаотические звуки, что служит проявлением активации системы двига-

тельного поведения. Вероятно, в это же время формируется некоторый примитивный гнозис рта, представительство которого либо совпадает с моторной проекционной оральной зоной, либо находится во фронтальной части *operculum* — между этой проекционной зоной и собственно центром речи.

Затем благодаря существованию связей между акустической и кинестетической гностическими зонами (см. гл. V) ребенок учится повторять звуки, которые он слышит, и таким образом развивается артикулированная речь. Под влиянием *слов*, которые слышит ребенок, формируются гностические нейроны не только в аудиовербальном поле, но и в словесно-кинестетическом; кинестетическим восприятиям произносимых слов начинают отвечать отдельные гностические нейроны.

Многочисленные данные из сферы психологии и невропатологии указывают, что слова и короткие фразы действительно представлены словесно-кинестетическими нейронами. Произносимые слова представляют собой унитарные «образования» и потому не могут быть разложены на элементы. Только много позднее, обучаясь читать и писать, ребенок знакомится с буквами как с самостоятельными гностическими элементами и учится разбивать слова на буквы.

Еще убедительнее в этом смысле клинические наблюдения на больных, страдающих словесно-кинестетической агнозией («моторная афазия»), обусловленной повреждением так называемого двигательного центра речи. Речь больного становится очень скупой и может свестись к отдельным словам; но если дефект не сопровождается анартрией, то слова эти больной произносит абсолютно правильно; других слов больной вообще не произносит или произносит их редко, даже если слышит их.

Анализ расстройства речи у больных с словесно-кинестетической агнозией показывает, что характер данного дефекта прямо вытекает из рассмотренного выше принципа избыточности. Действительно, если в лексиконе такого больного сохранилось всего несколько слов, то слова эти либо из тех, которые он усвоил в раннем детстве, либо те, которые он особенно часто употреблял, либо, наконец, имеющие особо яркую эмоциональную окраску. В том случае, если больной говорит на нескольких языках, слова родного языка сохраняются лучше, чем языка, который он выучил позже. Между прочим, следует отметить, что у таких больных не всегда сохраняются простые фонемы и наименования букв, хотя «технически» они, по-видимому, легко произносимы.

Принцип избыточности со всей очевидностью проявляется не только на примере словесно-кинестетической агнозии, но и в том, что с возрастом способность человека усваивать новые слова снижается. Если в детстве новые слова запоминаются мгновенно, то с возрастом они усваиваются хуже, а в старости такое запоминание становится практически невозможным. Некоторые старые люди не в состоянии запомнить какое-либо новое наименование, если его нельзя разбить на знакомые слова.

Словесно-кинестетическую агнозию следует отличать от сходного с ней и иногда сопутствующего расстройства речи — анартрии. При этом виде расстройства речи больной способен говорить плавно, но каждая фонема произносится невнятно, а иногда совершенно неразборчиво. Считают, что анартрия обусловлена повреждением либо проекционной зоны, в которой представлены движения рта, либо соответствующих нисходящих путей. Не исключено также, что симптомы анартрии могут быть следствием какой-либо формы кинестетической оральной агнозии, касающейся некоторых сравнительно простых координированных движений рта и гортани, лежащих в основе артикуляции.

Еще одна форма орального гнозиса охватывает кинестетические пагтерны мелодий (К-Мел). Особенно тонко развитый у певцов, этот гнозис,

конечно, тесно связан с соответствующим слуховым гнозисом (Сл-Мел). Несомненно, кинестетическое поле, ответственное за воспроизведение мелодий, обособлено от словесно-кинестетического, так как в большинстве случаев полной «моторной афазии» данная способность оказывается незатронутой. Вполне вероятно, что голосовые модуляции, свойственные нормальной речи, представлены в том же гностическом поле, которое «обслуживает» и пение. Действительно, у субъектов, страдающих «моторной афазией», интонационные характеристики речи обычно сохраняются и даже бывают несколько утрированы: больной таким способом как бы пытается компенсировать свой дефект.

Исходя из того, что мы знаем о распределении функций между доминантным и субдоминантным полушариями, можно полагать, что кинестетическое поле, ответственное за воспроизведение мелодий, локализуется либо в субдоминантном полушарии, либо в обоих.

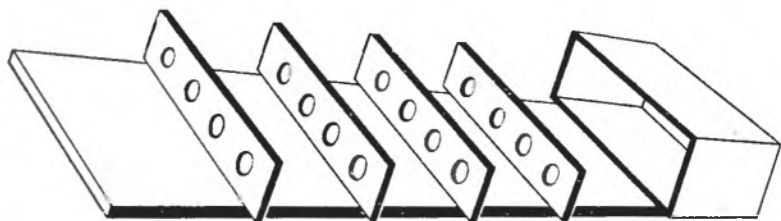
4. *Кинестетический гнозис пространственных отношений* (К-Пр). Ранее мы кратко охарактеризовали зрительно-пространственный гнозис (Зр-Пр) и вестибулярно-пространственный гнозис (Лаб), строящиеся на функциях соответственно зрительного и вестибулярного анализаторов. Можно, однако, легко представить, что две эти гностические категории не исчерпывают гнозис пространственных отношений во внешнем мире. В самом деле, если бы мы были пассивными наблюдателями, лишенными какой-бы то ни было возможности двигаться в окружающей среде (как, например, обездвиженные в специальных станках обезьяны при хронических нейрофизиологических опытах), то наша осведомленность о внешнем мире оказалась бы крайне ограниченной, так как расстояния до предметов и направления их расположения относительно тела оцениваются главным образом с помощью локомоторного поведения. Кинестетический гнозис данного типа находится в постоянном взаимодействии со зрительно-пространственным и вестибулярным гнозисом, определяющими положение тела в окружающем мире (см. гл. V). Подобно тому как выполнению какого-либо точного движения рукой предшествует построение основанной на предыдущем опыте определенной программы, которая отображается соответствующими нейронами кинестезии руки, так и передвижению с одного места на другое предшествует составление подобной программы на локомоторных кинестетических нейронах. Так же как сложные моторные действия оканчиваются обычно зрительными или тактильными восприятиями ожидаемых результатов, так и локомоторные акты завершаются зрительными восприятиями нового места, которое мы намеревались достичь.

Трудно представить себе, каковы унитарные восприятия нашего локомоторного кинестетического гнозиса; быть может, приводимые ниже пояснения как-то помогут понять их природу.

Во-первых, несомненно, что локомоторный кинестетический гнозис не связан с технической стороной движений, вовлеченных в локомоцию, например с числом шагов, необходимых для того, чтобы покрыть какое-то расстояние, видом такого передвижения (ходьба или бег) и т. д. В опытах на крысах это положение подтверждается тем, что крыса, научившаяся преодолевать данный лабиринт, выбирается из него самыми разнообразными способами — бегом, ползком или вплавь [32]. Иными словами, гнозис локомоторных актов носит *абстрактный* характер, отвечающий самой сути активного перемещения в пространстве, а никак не методу передвижения.

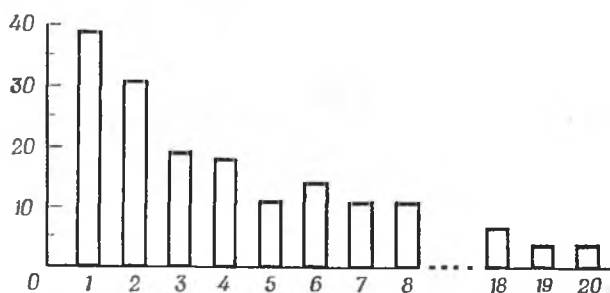
Во-вторых, по-видимому, как и в других гностических полях, пространственно-кинестетические нейроны представляют некоторые короткие «сегменты» нашего локомоторного поведения, которые тем не менее несут объединенный и законченный характер. Возьмем простой пример.

Локомоторные кинестетические нейроны отвечают моему передвижению в собственной квартире из одной комнаты в другую, внутри каждой комнаты, тому, как я хожу по лестнице и т. д. При простых поведенческих актах захватываются только единичные группы нейронов, при более сложных — должны вовлекаться последовательности активаций разнообразных множеств нейронов (например, при прогулке по знакомой местности).



Фиг. 32. Установка для эксперимента с выбором одного из четырех отверстий в каждой из четырех перегородок [33].

В-третьих, очевидно, что пространственно-кинестетический гнозис может в значительной мере компенсироваться зрительным, это особенно относится к унитарным локомоторным актам. Так, когда я хожу по хорошо известному мне месту (например, в своей квартире), утрата кинестетической программы может легко возместиться видимыми мной



Фиг. 33. Последовательное ускорение обучения в эксперименте с выбором одного из четырех отверстий [34].

По оси абсцисс отложен номер серии по порядку; по оси ординат — число попыток до правильного решения.

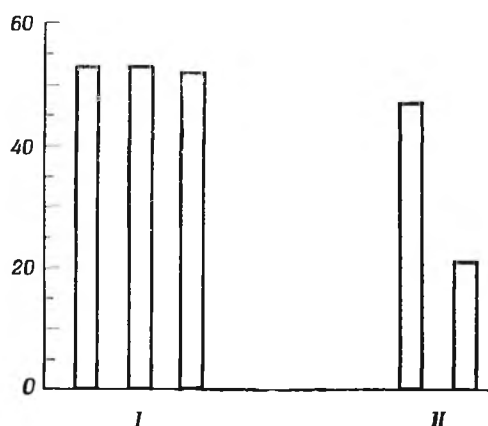
ориентирами пути и зрительным восприятием самой цели маршрута. Поэтому последствия поражений в префронтальных зонах у животных и человека (см. ниже), по-видимому, должны полностью компенсироваться, что можно проверить, удалив наглядные ориентиры движения. К сожалению, мы располагаем слишком скудными данными, касающимися этой важной проблемы.

Поскольку, наблюдая обычное поведение людей — как здоровых, так и больных с префронтальными поражениями, — нельзя сделать определенных выводов о пространственно-кинестетическом гнозисе из-за той решающей роли, которую играет зрительный гнозис, способный в этом отношении замещать кинестетический, для получения более точной информации по данному вопросу приходится обращаться к эксперименту.

Опишем в связи с этим несколько подробнее серию опытов на крысах, проведенных Домбровской [33—36].

Опыты проводились при пищевом подкреплении на специальной установке, предусматривающей возможность выбора одного из четырех

отверстий в каждой из четырех перегородок (фиг. 32). После предварительного обучения, при котором все отверстия были открыты, животных приучили следовать определенным маршрутом, открыв только по одному отверстию в каждой перегородке. После того как крыса делала 6 безошибочных побегов, маршрут меняли и вновь обучали ее до 6 безошибочных побегов. Такие серии повторялись по многу раз. Животное решало данную задачу все быстрее, и в конце концов число попыток сократилось до 2—3 (фиг. 33). Очевидно, крыса постепенно приобретала способность интегрировать данную сложную задачу в унитарный зигзагообразный двигательный акт, которым она овладевала после



Фиг. 34. Отсутствие последовательного ускорения в том же опыте у крыс с повреждением префронтальных зон [34].

I — животные с повреждением префронтальных зон; *II* — нормальные животные.

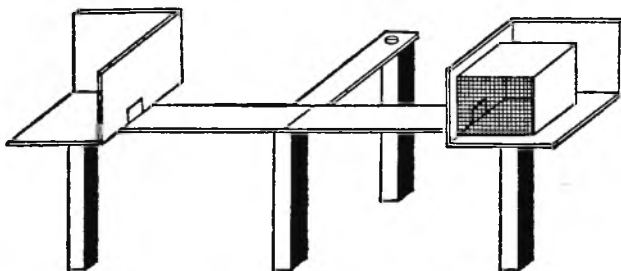
нескольких предъявлений кинестетического паттерна. В подтверждение этого вывода можно привести тот факт, что когда в некоторых последовательных перестановках изменяли только одно отверстие (даже последнее), оставив все другие по-старому, крысы тем не менее совершали ошибочные движения и в отношении неизменных отверстий, как будто был нарушен весь характер побежки в целом.

Совершенно по-иному вели себя крысы с билатеральными повреждениями в префронтальной области (фиг. 34). Если в первой серии опытов результат был такой же, как и в контрольной группе, то при последующих перестановках у оперированных крыс характерного улучшения показателей не наблюдалось: овладение каждой новой задачей проходило с той же скоростью, что и в первой серии. Из этого следует, что крысы с повреждениями префронтальной области оказались не в состоянии объединять выполнение каждой задачи в унитарный акт и им приходилось обучаться правильному пути в каждой перегородке отдельно. В подтверждение можно привести следующий любопытный факт: если в одной из задач меняли только одно отверстие в последней перегородке, то крысы с повреждением префронтальной области выполняли задачу даже лучше контрольных. Если контрольным животным приходилось обучаться заново всей задаче целиком и потому они допускали ошибки и у неизменных перегородок, то у оперированных крыс «переобучение» касалось лишь одной последней перегородки.

Не менее убедительными оказались опыты Лукашевской, в которых использовался Т-образный лабиринт (фиг. 35) [37—40]. Крыс обучали доставать пищу в конце хода лабиринта и затем сразу возвращаться к той стороне, с которой они начинали побегу (в стартовую клетку). Да-

валось 5 попыток в день; в третьем опыте каждой серии меняли место стартовой клетки; следующую серию начинали с того места, где клетка находилась в конце предыдущего дня.

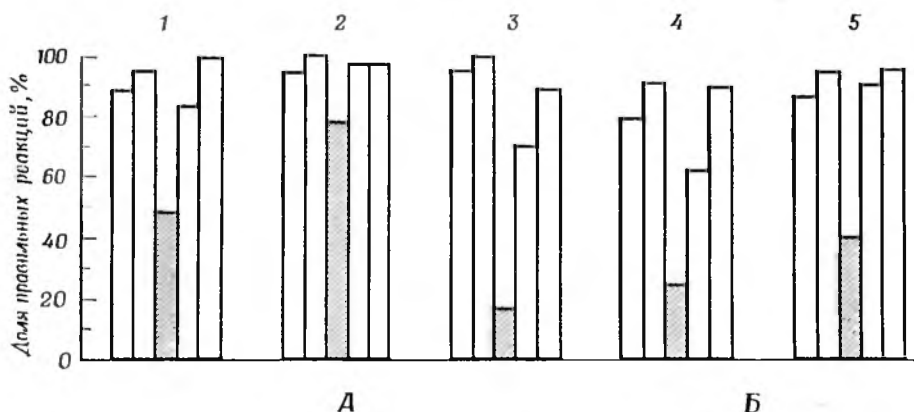
Были взяты 5 групп крыс: контрольные, контрольные ослепленные, крысы, обученные в лабиринте, в котором один ход был выкрашен в



Фиг. 35. Схема эксперимента для изучения реакций возвращения [39].

белый цвет, а другой — в черный; крысы с префронтальными повреждениями, а также ослепленные крысы с префронтальными повреждениями.

Результаты этих экспериментов, представленные на фиг. 36, достаточно ясны. Во-первых, было установлено, что дополнительные зрительные ориентиры мешали правильной реакции возвращения; усиливалась



Фиг. 36. Реакции возвращения у различных групп крыс.

Каждая группа из пяти столбцов представляет среднее распределение реакций по всем сериям опытов у всех животных (около 100 серий). В каждой серии в первых двух пусках клетку ставили на то же место, что и в последних трех пусках в предыдущей серии. При третьем пуске (заштрихованный столбик) клетку помещали на противоположный конец лабиринта. Чем ниже заштрихованный столбик, тем сильнее тенденция к повторению реакции возвращения. А. Животные, не подвергавшиеся лоботомии; 1 — нормальные животные; 2 — ослепленные; 3 — нормальные животные, которых пускали в лабиринт с одним белым, а с другим черным ходом. Б. Животные, перенесшие лоботомию; 4 — зрячие; 5 — ослепленные. Отмечается, что при наличии зрительных ориентиров лабиринта или при префронтальных повреждениях у крыс тенденция к повторению предыдущих побегов усиливается и тем самым препятствует правильной реакции возвращения.

тенденция идти к тому концу, с которого животное начинало предыдущую побегу; у ослепленных же крыс эта тенденция отсутствовала, и они лучше справлялись с задачей. Отсюда следует, что реакция возвращения у крыс опирается на кинестетический гнозис, тогда как умение возвращаться по протеканному пути основано главным образом на зрительном гнозисе. Во-вторых, обнаружено, что префронтальные повреждения, при которых страдает пространственно-кинестетический гнозис, резко нарушают реакцию возвращения, причем это нарушение опять-таки сильнее выражено у зрячих крыс, чем у ослепленных.

Другой тест для исследования воздействия префронтальных повреждений на пространственно-кинестетический гнозис у животных строится на отсроченных реакциях. Мы обсудим его в гл. XII, посвященной вопросам кратковременной памяти.

Возникает весьма важный вопрос: можно ли отнести префронтальные симптомы, с которыми мы сталкиваемся у людей, к тем же дефектам, какие описаны у животных?

Несомненно, некоторые из этих симптомов в значительной степени сходны с описанными выше нарушениями у животных (или даже идентичны им). При обширных префронтальных поражениях часто возникают нарушения ориентации в пространстве, особенно сильно выраженные в темноте [41].

Недавно было показано, что у больных с поражениями, локализующимися в префронтальной области (как у зрячих, так и у слепых), особенно глубоко нарушена способность к лабиринтному обучению [42]; при этом симптомы весьма сходны с теми, какие наблюдаются в опытах на крысах. Небезынтересно отметить, что нарушение ориентации в пространстве значительно резче выражено при правостороннем поражении. Этот факт согласуется с тем, что ориентация в пространстве, как зрительная, так и кинестетическая, не связана с вербализацией.

Создается, однако, впечатление, что нарушения программирования двигательных актов, обнаруживаемые у больных с префронтальными поражениями, затрагивают не только пространственно-кинестетический гнозис. Как показал А. Р. Лурия [44, 45], при поражении левой префронтальной зоны нарушается преобразование словесных инструкций в двигательные акты. Например, такой больной не способен выполнить соответствующую словесную инструкцию, предписывающую ему реагировать определенным движением на отдельные стимулы, хотя может правильно повторить инструкцию. Лишь в том случае, если больного обучить задаче посредством обычной инструментальной методики, он легко справляется с нею (если только она не требует постоянной кинестетической программы). Ставился, например, тест с нажатием на резиновый баллон. Больному предлагалась конфликтная инструкция: в ответ на короткий сигнал делать длинный, а в ответ на длинный сигнал — короткий нажим [44, 45]. Так как эта задача требует постоянного программирования движения для того, чтобы противостоять естественному стремлению к противоположной реакции, то больному с префронтальными поражениями никак не удается справиться с задачей, хотя он ее совершенно правильно понимает.

Еще один тест на выявление нарушения моторного программирования использовал Милнер [46]. Испытуемому поручали сортировать карточки в соответствии с определенными последовательными инструкциями. Больные с префронтальными поражениями выполняли это задание с величайшим трудом, обнаруживая стремление придерживаться принципа, используемого в предшествующей сортировке, вопреки изменению инструкции. Автор отметил отсутствие корреляции между выполнением теста на сортировку и решением лабиринтной задачи; в первом случае нарушение возникало при повреждении левой префронтальной области, а во втором случае — при повреждении правой. Отсюда следует, что программирование движений, основанное на речи, зависит главным образом от левой префронтальной области.

Наконец, наблюдения, сделанные недавно в нашей лаборатории, показали, что больные с левосторонним (но не с правосторонним) префронтальным поражением лишь с большим трудом выполняют арифметические действия, требующие удержания в уме сразу нескольких правил, которые нужно применять в разное время [47, 48].

В заключение скажем, что, по-видимому, в префронтальной зоне коры локализуются некоторые специфические гностические поля, имеющие отношение к более высоким формам организации поведения. Эти формы организации охватывают по крайней мере две категории. Первая связана с программированием пространственно-кинестетических двигательных актов, из которых складывается локомоторное поведение, и хорошо представлена не только у человека (в недоминантном полушарии), но и у кочующих животных, если они обитают в достаточно сложной местности. Вторая категория, присущая главным образом человеку, связана с организацией более высоких форм поведения, направленного на специфическую переработку информации (типа арифметических действий). Она представлена в доминантном полушарии и, по всей вероятности, тесно связана с речью.

9. ВОСПРИЯТИЯ ЭМОЦИОНАЛЬНЫХ СОСТОЯНИЙ

Как указывалось в гл. I, эмотивная часть мозга, контролирующая драйв-рефлексы и антидрайв-рефлексы, обладает своей собственной афферентной системой, состоящей из нескольких уровней, которые размещаются на различных участках нервной оси. Рассмотрим для простоты гипоталамус и лимбический мозг. Если гипоталамус обслуживает врожденные драйв- и антидрайв-рефлексы, то лимбический мозг играет в основном ассоциативную роль, осуществляя двустороннюю связь с гностическими полями других анализаторов.

Эмотивная система принимает афферентный поток из двух главных источников — от рецепторов различных модальностей, принадлежащих другим анализаторам и достигающих этой системы, вероятно, через ретикулярную формацию, и от специфических внутрицентральных хеморецепторов, расположенных на дендритах нейронов гипоталамуса. К первой категории относятся болевые раздражители, громкие шумы, вызывающие страх, приятные или неприятные запахи, вкусовые свойства пищи и т. д. Вторую группу составляют гуморальные факторы, регулирующие драйв в сфере пищевого и полового поведения.

Отдельные группы перцептивных нейронов эмотивного мозга отвечают определенным эмоциональным состояниям, таким, как голод, насыщение, любопытство, сонливость, испуг, гнев, ярость, печаль. Предполагается, что каждый драйв и антидрайв имеют свои собственные множества перцептивных нейронов, вступающих в антагонистические или синергические отношения с другими множествами нейронов эмотивного анализатора. Взаимные отношения между разнообразными формами драйва и антидрайва обсуждались в гл. I.

С психологической точки зрения переживание каждой эмоции или драйва имеет все признаки унитарного восприятия. В самом деле, оно всегда переживается как непосредственно единичное психическое событие, моментально распознаваемое и неразложимое. Поскольку перцептивные нейроны высшего уровня эмотивной системы образуют мощные ассоциации с большинством гностических полей (гл. V), отдельные эмоции и настроения редко переживаются как изолированные эмотивные состояния без каких-либо познавательных компонентов. Хотя каждому несомненно знакомо переживание «чистого» страха, «чистого» гнева или «чистой» печали (в одном популярном польском романе некая нервная особа говорит: «Я совершенно забыла, что меня так мучило»), тем не менее пугаемся мы обычно из-за чего-то, сердимся на кого-то, сожалеем о чем-то и т. д.

О локализации отдельных множеств эмотивных нейронов мы еще знаем очень мало. По мнению одних, группы таких нейронов локализуются дискретно (вспомните о локализации нейронов страха и нейронов

инева в амигдале) [49]; другие настаивают на том, что эти нейроны топически неразделимы. Можно допустить, что перцептивные нейроны отдельных эмоций располагаются попеременно, и потому специфичность их легче выявить фармакологическими и биохимическими методами, нежели нейрохирургическими.

Можно привести удивительный пример избирательности действия разных фармакологических препаратов в смысле индукции различных видов драйва при инъекции на один и тот же участок эмотивного мозга. После инъекции карбахола животное (крыса) начинало жадно пить, после инъекции норадреналина — есть корм, а после инъекции одного из растворимых стероидных гормонов — строить нору. Все три препарата вводились в один и тот же участок ринэнцефалона — в место соединения диагональной полоски Брока с медиальной преоптической областью; каждый из эффектов был специфичен для данного препарата или соответствующей группы родственных веществ [53].

Следует особо подчеркнуть, что, согласно убедительным клиническим и экспериментальным данным, орбитальные зоны префронтальной области у приматов следует отнести к эмотивному мозгу. С одной стороны, эти зоны контролируют антидрайв-рефлексы, о чем свидетельствует тот факт, что повреждение этих зон приводит к симптомам «растормаживания», таким, например, как раздражительность, сексуальность или прожорливость [50]. (Соответствующий экспериментальный материал будет приведен в гл. X.) С другой стороны, здесь находится представительство таких «высоких» эмоций, как эстетические чувства, социальные побуждения, любознательность; после префронтальной лоботомии отмечаются соответствующие нарушения.

10. ВЫВОДЫ

В этой главе мы произвели систематический анализ отдельных категорий унитарных восприятий в каждом анализаторе. Наша классификация опиралась на психологические данные, основанные главным образом на фактах антагонистических отношений между восприятиями одной категории; на данные о развитии различных видов гнозиса, о различии элементов в отдельных категориях восприятий, о наличии ассоциаций с восприятиями других анализаторов, а также на невропатологические данные, подтверждающие существование отдельных гностических полей для определенных категорий.

Ниже мы еще раз перечислим основные категории восприятий в каждом анализаторе с указанием типа агнозии, возникающей при повреждении соответствующего гностического поля.

Зрительный анализатор (Зр)

Гнозис

Агнозия

А. Общей освещенности (Зр-Ос)	?
Б. Пространственных отношений (Зр-Пр)	Зрительно-пространственная агнозия
В. Предметный	
1. Мелких предметов, которые можно взять в руки (Зр-МП)	Зрительная предметная агнозия
2. Крупных предметов (Зр-КП)	?
3. Лиц людей (Зр-Л)	Прозопагнозия
4. Выражений лиц (Зр-ЛВ)	?
5. Одушевленных объектов (Зр-Оо)	?
6. Символов (Зр-Сим)	Алексическая агнозия
7. Почерков (Зр-П)	?
8. Положений конечностей (Зр-К)	?

Слуховой анализатор (Сл)

- | | |
|---------------------------------|---|
| 1. Звуков внешнего мира (Сл-Зв) | Невербальная звуковая агнозия |
| 2. Голосов людей (Сл-Гол) | ? |
| 3. Речи (Сл-Р) | Аудиовербальная агнозия (словесная глухота) |
| 4. Мелодий (Сл-Мел) | Отсутствие музыкальности |

Обонятельный анализатор (Об)

- | | |
|------------|---|
| 1. Запахов | ? |
|------------|---|

Вестибулярный анализатор (Лаб)

- | | |
|--------------------------------|---|
| 1. Положение и движение головы | ? |
|--------------------------------|---|

Соместетический анализатор (С)

А. Экстероцептивные системы (С-ЭС)

- | | |
|--------------------------|---------------|
| 1. Текстуры (С-Т) | Ахилогнозия |
| 2. Формы объектов (С-МП) | Астереогнозия |
| 3. Вкуса (С-В) | ? |

В. Проприоцептивная система (С-Пр)

- | | |
|---------------------------|---|
| 1. Позы конечностей (С-К) | Асоматогнозия |
| 2. Позы мышц рта (С-Ор) | Постуральная агнозия рта (афазия Лурия) |

Кинестетический анализатор (К)

- | | |
|--|---|
| 1. Движений кистей руки (К-К) | Апраксия и аграфия |
| 2. Движений тела (К-Т) | Апраксия тела |
| 3. Движений рта, связанных с речью (К-Р) | Словесно-кинестетическая агнозия (афазия Брока) |
| 4. Движений мышц рта, участвующих в пении (К-ПМ) | ? |
| 5. Локомоторного поведения (К-Пр) | Префронтальный синдром |
| 6. Сложных поведенческих актов | Префронтальный синдром |

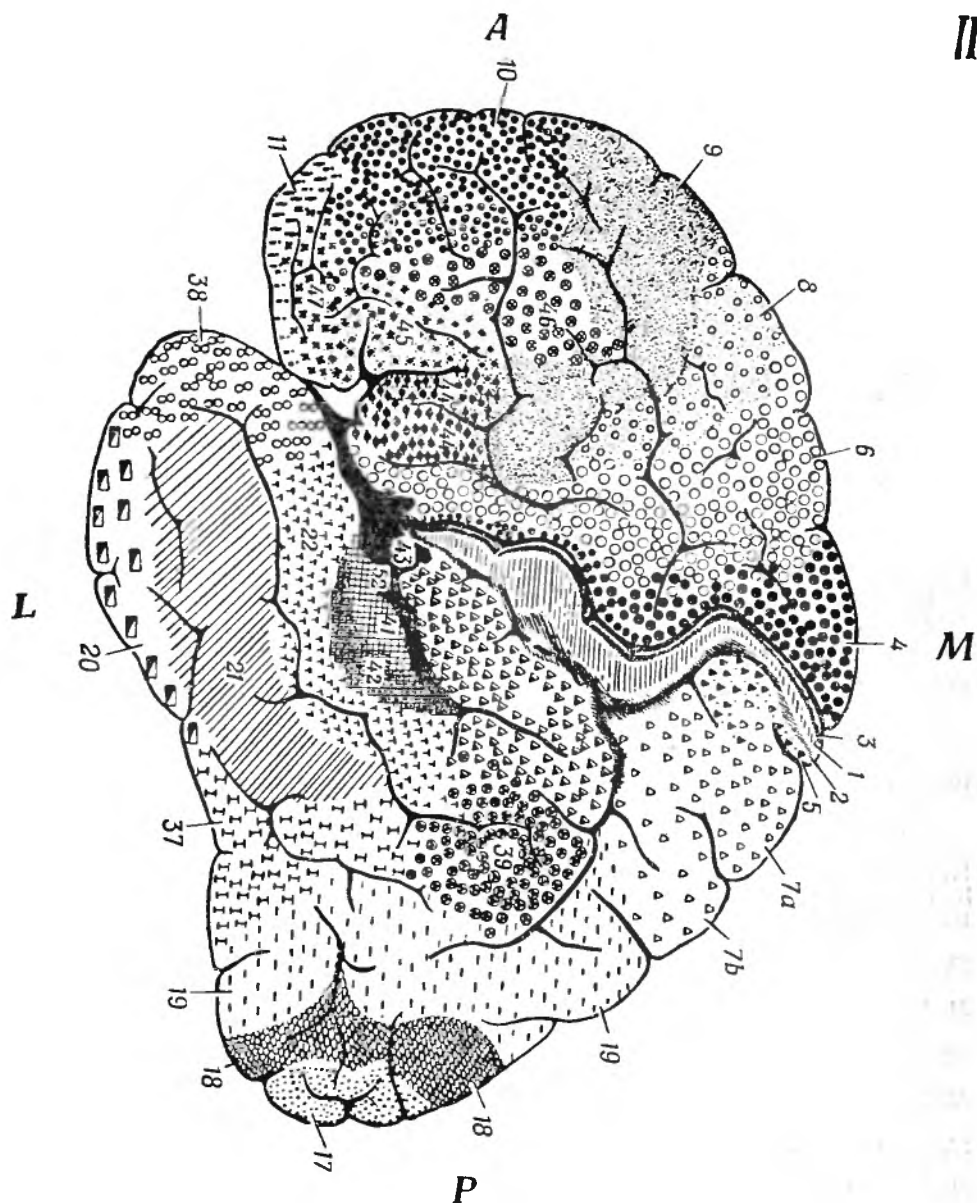
Эмотивный анализатор

- | | |
|----------------------------------|---|
| 1. Отдельные эмотивные состояния | ? |
|----------------------------------|---|

Если анализ, связанный с экстероцептивным и постуральным соместетическим гнозисом, мы строили на процессах распознавания паттернов, отражаемых определенными унитарными восприятиями, то обсуждение кинестетического гнозиса на основе такого метода оказалось невозможным, и мы вынуждены были классифицировать отдельные гностические нейроны и их категории на базе унитарных поведенческих актов.

На фиг. 37 мы приводим два изображения коры мозга человека. Одно представляет собой карту Бродмана, на которой нанесены проекционные и ассоциативные поля, именуемые полями Бродмана. Другое — концептуальная карта, построенная на основании соображений, высказанных в данной главе. Хотя соотношение между этими изображениями приблизительно такое же, как между реалистическим портретом человека и его образом, исполненным художником-кубистом, тем не менее хорошо видно, что обе схемы не так уж и далеки друг от друга.

Концептуальная карта дает основу для последующего анализа функций мозга, касающихся связей между гностическими полями отдельных анализаторов. К этой задаче мы обратимся в гл. V.



цитоархитектоническая карта того же полушария по Бродману (II).

диальная (M) поверхности коры. Проекционные (транзитные) поля заштрихованы; гностические линиями, границы между отдельными полями — светлыми линиями. Стрелками указаны связи гипотетической схемы предположительно соотносены с цитоархитектоническими полями карты поля (соответственно поля 17, 18 и 19); Зр-Сим (поле 76) Зр-МП (76), Зр-КП (39), Зр-Пр (39, в пратор (Сл): Сл — проекционное слуховое поле (41, 42); Сл-Р (22), Сл-Зв (22, в правом полушарии), С-Р, С-Т, С-Н (3, 1, 2) — проекционные соматестетические поля; С-Ор (40), С-Р, С-Т, С-Н (5, 7а), С-МП К-Л, К-ВК, К-Т, К-НК (4) — проекционные кинестетические поля, К-Ор (44, 45), К-Р (6), К-Т, К-К лизатор (локализация не ясна); Об — обонятельный анализатор (на карте Бродмана не указан); ля на плане мы поместили в левое полушарие, хотя фактически некоторые из них локализируются в латеральнобазальную поверхность коры (невидимую на карте Бродмана). Медиальная часть эмоне показана.

ЛИТЕРАТУРА

1. Penfield W., Jasper H., *Epilepsy and the Functional Anatomy of the Human Brain*. 1st ed., London, J. and A. Churchill, 1954. (У. Пенфилд, Г. Джаспер, Эпилепсия и функциональная анатомия головного мозга человека, ИЛ, М., 1958.)
2. Krechevsky I., *Brain mechanisms and «hypotheses»*, J. Comp. Psychol., 19, 425—462 (1935).
3. Warren J. M., Warren H. B., Akert K., *Umweg learning by cats with lesions in the prestriate cortex*, J. Comp. Physiol. Psychol., 54, 629—632 (1961).
4. Дзбровска Ж., неопубликованные данные.
5. Hebb D. C., *The Organization of Behavior, A Neuropsychological Theory*, New York, Wiley, 1957.
6. Hécaen H., de Ajuriaguerra J., *Agnosie visuelle pour les objets inanimés par lésion unilatérale gauche*, Rev. Neurol., 94, 222—233 (1956).
7. Hécaen H., de Ajuriaguerra J., Magiset C., Angelergues R., *Agnosie des physionomies*, Encéphale, 41, 322—360 (1952).
8. Cole M., Percz-Cruet J., *Prosopagnosia*, Neuropsychologia, 2, 237—246 (1964).
9. Alajouanine T., Lhermitte F., de Ribaucourt-Ducarne B., *Les alexies agnosiques et aphasiques*. In T. Alajouanine, ed., *Les grandes activités du lobe occipital*, pp. 235—260, Paris, Masson, 1960.
10. Hubel D. H., Wiesel T. N., *Receptive fields and functional architecture in two nonstriate visual areas (18 and 19) of the cat*, J. Neurophysiol., 28, 229—289 (1965).
11. Penfield W., Rasmussen T., *The Cerebral Cortex of Man*, New York, Macmillan, 1950.
12. Pribram K. H., Mishkin M., *Simultaneous and successive visual discrimination by monkeys with inferotemporal lesions*, J. Comp. Physiol. Psychol., 48, 198—202 (1955).
13. Gibson J. J., *The Perception of the Visual World*, Cambridge, Mass., Riverside Press, 1950.
14. Turnbull G. M., *Some observations regarding the experiences and behavior of the Bambuti Pygmies*, Am. J. Psychol., 74, 304—308 (1961).
15. Engel E., *The role of content in binocular resolution*, Am. J. Psychol., 69, 87—91 (1956).
16. Столярова-Кабелянская Д. Г., *Клинические и патофизиологические различия между корковой и транскортикальной сенсорной афазией*. В кн.: «Вопросы клиники и патофизиологии афазий», ред. Е. В. Шмидт и Р. А. Ткачев, стр. 24—57, Медгиз, М., 1961.
17. Magnus R., *Körperstellung*, Berlin, Springer, 1924.
18. Critchley M., *The Parietal Lobes*, London, E. Arnold, 1953.
19. Delay J. P. L., *Les astéréognosies*, Pathologie du toucher, Clinique, physiologie, topographie, Paris, Masson, 1935.
20. De Ajuriaguerra J., Hécaen H., *Le cortex cérébral, Etude neuro-psycho-pathologique* 2d ed., Paris, Masson, 1960.
21. Landgren S., *Convergence of tactile, thermal, and gustatory impulses on single cortical cells*, Acta Physiol. Scand., 40, 210—221 (1957).
22. Лурия А. Р., *Травматическая афазия. Клиника, семиотика и восстановительная терапия*, Изд-во АМН СССР, М., 1947.
23. Лурия А. Р., *Высшие корковые функции человека и их нарушения при локальных поражениях мозга*, Изд-во МГУ, М., 1962.
24. Wundt W., *Grundzüge der physiologischen Psychologie*, Bd. 2, 6 Aufl. Leipzig, 1910.
25. Nagel W., *Handbuch der Physiologie des Menschen, Physiologie der Sinne*, Brunswick, 1905.
26. Foster M., *A Textbook of Physiology*, Book III, 5th ed., London, 1891.
27. Mountcastle V. B., Powell T. P. S., *Central nervous mechanisms subserving position sense and kinesthesia*, Bull. Johns Hopkins Hosp., 105, 173—200 (1959).
28. Leksell L., *The action potential and excitatory effects of the small ventral root fibers to skeletal muscle*, Acta Physiol. Scand., 10 (Suppl. № 31), 1—84 (1945).
29. Kuffler S. W., Hunt C. C., Quilliam J. P., *Function of medullated small-nerve fibers in mammalian ventral roots; efferent muscle spindle innervation*, J. Neurophysiol., 14, 29—54 (1951).
30. Granit R., *Receptors and Sensory Perception, A Discussion of Aims Means, and Results of Electrophysiological Research into the Process of Reception*, New Haven, Yale University Press, 1955. (Р. Гранит, Электрофизиологическое исследование рецепции, ИЛ, М., 1958.)
31. Jacobsen C. F., *Influence of motor and premotor area lesions upon the retention of skilled movements in monkeys and chimpanzees*, Res. Publ. Ass. Nerv. Ment. Dis., 13, 225—247 (1932).
32. Lashley K. S., Ball J., *Spinal conduction and kinesthetic sensitivity in the maze habit*, J. Comp. Psychol., 9, 71—105 (1929).

33. Dąbrowska J., Kinaesthetic tasks in relearning albino rats, *Acta Biol. Exp. Vars.*, **19**, 105—121 (1959).
34. Dąbrowska J., An analysis of reversal learning in relation to the pattern of reversal in rats, *Ibid.*, **23**, 11—24 (1963).
35. Dąbrowska J., Reversal learning in frontal rats, *Ibid.*, **24**, 19—26 (1964).
36. Dąbrowska J., Reversal learning in relation to the pattern maze alterations in frontal rats, *Acta Biol. Exp. Vars.*, **27** (1967).
37. Łukaszevska I., A study of returning behaviour of white rats on elevated maze, *Acta Biol. Exp. Vars.*, **21**, 253—265 (1961).
38. Łukaszevska I., Return reaction versus one trial learning, *Ibid.*, **22**, 23—30 (1962).
39. Łukaszevska I., The effect of intra-maze visual cues on return reaction in rats, *Ibid.*, **24**, 153—159 (1964).
40. Łukaszevska I., неопубликованные данные.
41. Marie P., Béhague P., Syndrome de désorientation dans l'espace consécutif aux plaies profondes du lobe frontal, *Rev. Neurol.*, **26**, 3—14 (1919).
42. Milner B., Visually-guided maze learning in man, effects of bilateral hippocampal, bilateral frontal, and unilateral cerebral lesions, *Neuropsychologia*, **3**, 317—338 (1965).
43. Corkin S., Tactually-guided maze learning in man, effects of unilateral cortical excisions and bilateral hippocampal lesions, *Neuropsychologia*, **3**, 339—351 (1965).
44. Лурья А. Р., Мозг человека и психические процессы. Т. I, Изд-во Акад. педагогич. наук РСФСР, М., 1963.
45. Лурья А. Р., Хомская Е. Д., Disturbances in the regulative role of speech with frontal lobe lesions. In J. M. Warren and K. Akers, eds., *The Frontal Granular Cortex and Behavior*, New York, McGraw-Hill, pp. 353—371, 1964.
46. Milner B., Some effects of frontal lobectomy in man. In J. M. Warren and K. Akert eds., *The Frontal Granular Cortex and Behavior*, pp. 313—334, New York, McGraw-Hill, 1964.
47. Subczyński J., Zaburzenia odtwarzania złożonych ciągów liczbowych w ogniskowych uszkodzeniach mózgu. (Disorders of reproduction of compound numerical sequences in focal lesions of the brain.) *Rozpr. Wydz. Nauk Med. PAN.*, R. 6, T. 2, 181—201, Polish with English summary (1961).
48. Polipowska T., Szumska J., Analiza zaburzeń rachowania w przypadkach ogniskowych uszkodzeń płatów czołowych. (Disorders of calculation after prefrontal lesions in man.) *Rozpr. Wydz. Nauk Med. PAN.* Polish, in preparation, 1967.
49. Ursin H., Kaada B. R., Functional localization within the amygdaloid complex in the cat, *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.*, **12**, 1—20 (1960).
50. Jarvie H. F., Frontal lobe wounds causing disinhibition. (A study of six cases.), *J. Neurol. Neurosurg. Psychiat.*, **17**, 14—32 (1954).
51. Graham C. M., Visual Perception, in *Handbook of Experimental Psychology* ed. by S. S. Stevens, New York, London, p. 894, 1951. (Экспериментальная психология, ИИЛ, М., 1960.)
52. Oscarson O., Rosen I., Short-latency projections to the cat's cerebral cortex from skin and muscle afferents in the contralateral forelimb, *J. Physiol.*, **182**, 164—184 (1966).
53. Fisher A. E., Courty J. W., Cholinergic tracing of a central neural circuit underlying the thirst drive, *Science*, **138**, 691—693 (1962).
54. Boring E. G., *The Physical Dimensions of Consciousness*, New York, Century, 1933.
55. Fulton J. F., Pisuner J., in *Amer. J. Physiol.*, **83**, 554—562 (1928).

ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ АССОЦИАЦИИ

1. ВВОДНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Материал двух предыдущих глав ясно показывает, что задача перцепции — обеспечивать мозг точной и адекватной информацией о событиях внешнего мира и о внутреннем состоянии самого организма. Мы показали, что именно организация афферентных систем гарантирует возможное выполнение этой задачи наилучшим образом. Это достигается благодаря тому, что гностические поля отображают уже в высшей степени отфильтрованную, избирательную картину внешнего мира, картину, которая отражает сущность текущих событий более верно и глубоко, чем доставляемое нашими рецепторами весьма поверхностное и фотографическое отражение, зависящее от кратковременной и постоянно изменяющейся «точки зрения».

Получение и консолидация восприятий в наших гностических «картотеках» — это, однако, лишь первый шаг в интегративной деятельности мозга. В дальнейшем же происходит ассоциация восприятий, обусловленная их синхронным возникновением и приводящая в конечном счете к использованию их в поведенческих актах. Именно это и станет предметом рассмотрения остальных глав нашей книги.

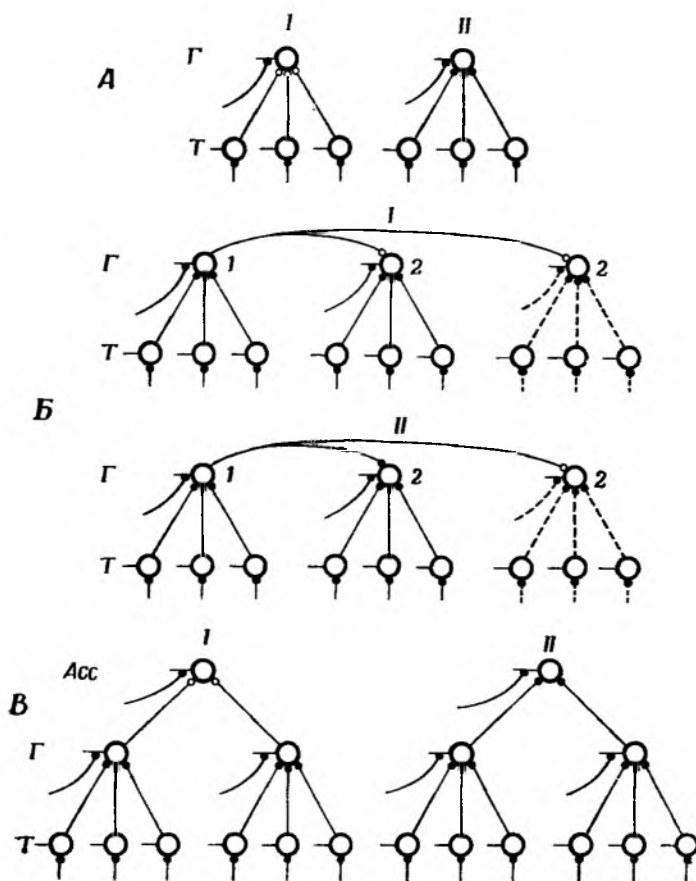
С целью избежать терминологической путаницы условимся использовать термин «ассоциация» для описания отношения между раздражителями, восприятиями или образами, а термин «связь» (имеется в виду реально существующая связь) для обозначения отношения между соответствующими нейронами. Другими словами, термину «ассоциация» мы придаем психологическое, или, шире, функциональное значение, а термин «связь» относим к анатомическому субстрату.

В гл. II (разд. 6) мы рассматривали проблему формирования новых функциональных связей между нейронами различных уровней отдельных анализаторов. Было установлено, что предпосылкой образования таких действующих связей служит существование потенциальных связей между соответствующими нейронами — анатомических путей, ведущих от передающих нейронов к воспринимающим. В процессе формирования унитарных восприятий эти действующие связи устанавливаются между рецептивными нейронами транзитных полей и потенциальными перцептивными нейронами гностических полей, на которые конвергируют рецептивные нейроны. Образование этих действующих связей возможно лишь при одном обязательном условии, а именно: принимающие нейроны должны находиться в состоянии активации; это состояние вызывается через аксо-дендритные связи, идущие от неспецифической активирующей системы (фиг. 38, А).

Образование действующих связей между нейронами отдельных гностических полей в процессе формирования ассоциаций происходит уже при несколько иных условиях. В этом случае должно иметь место синхронное возбуждение передающих и принимающих нейронов через аксо-соматические связи, идущие к ним от рецептивных нейронов нижележащих афферентных полей. Это возбуждение должно происходить при облегчающем влиянии неспецифической активирующей системы, которая оказывает свое влияние как на передающие, так и на принимающие нейроны — влияние, необходимое и для восприятия соответственных пат-

тернов и для образования действующих связей между этими нейронами (фиг. 38, Б).

Можно выдвигать самые разнообразные предположения по поводу того, насколько существенно это различие в условиях установления действующих связей в процессах восприятия и формирования ассоциаций,



Фиг. 38. Возможный механизм формирования унитарных восприятий (А) и ассоциаций (Б, В).

Нейроны обозначены кружками (тело) с черточками (дендриты). Линии, соответствующие аксонам, заканчиваются мелкими светлыми кружочками (потенциальные связи) или черными точками (действующие связи). Сплошные линии обозначают те связи, которые фактически активированы; пунктирные — неактивированные связи. Т — транзитный уровень, Г — гностический уровень, Асс — ассоциативный уровень. 1 — передающие нейроны; 2 — принимающие нейроны. Слева у каждого гностического нейрона изображены аксоны, кончающиеся на его дендрите; они обозначают неспецифические афференты, необходимые для пластичного изменения. I — исходное состояние; II — состояние после пластичного изменения. А. Формирование гностического нейрона; в состоянии I указаны потенциальные связи между транзитными нейронами и соответствующим гностическим нейроном; в состоянии II эти связи преобразованы в действующие. Б. Формирование ассоциаций. Из двух принимающих нейронов только левый активируется с периферии, и поэтому действующая связь формируется только с этим нейроном. В. Формирование ассоциации в соответствии с теорией конвергенции. Отметим, что предполагаемый механизм формирования ассоциации в точности тот же, что и механизм формирования гностического нейрона.

а также о том, что служит источником этого различия. В случае формирования ассоциаций доставка сообщения по «надлежащему адресу» обеспечивается возбуждением принимающих нейронов с периферии; при образовании же восприятий в таком специальном адресующем механизме нет никакой необходимости, поскольку формирование действующих связей обеспечивается конвергенцией передающих нейронов на определенный принимающий нейрон (ср. фиг. 38, Б с фиг. 38, А). Сле-

дует, однако, отметить, что такого противопоставления закономерностей, регулирующих образование действующих связей в процессе возникновения восприятий и ассоциаций, можно было бы совсем избежать, если посмотреть на все с иных позиций, а именно признать, что ассоциативные процессы основаны на тех же принципах, что и перцептивные. Действительно, можно допустить, что ассоциативный процесс обусловлен формированием новых гностических нейронов, связывающих воедино паттерны, доставляемые каждым из одновременно происходящих восприятий. Иными словами, можно было бы допустить существование полимодальных гностических полей, нейроны которых служили бы точками конвергенции гностических нейронов отдельных анализаторов (фиг. 38, В).

Эта теория, объясняющая ассоциации конвергенцией сигналов на нейроны «ассоциативных» полей (здесь в буквальном значении этого слова), была предложена Фессаром и Гасто [1] на основании электрофизиологических данных, свидетельствующих о существовании полимодальных нейронов в этих областях. Несмотря на весь соблазн принять эту теорию для своих рассуждений, мы все-таки предпочтем не поддаться ему и последуем более избитым (но, возможно, и более надежным) путем, объясняющим явления ассоциации через связь. Дело в том, что принятие концепции ассоциаций, протекающих за счет конвергенции, потребовало бы допущения ряда весьма произвольных гипотез для объяснения сложных свойств ассоциации, которые легко и естественно объясняются прежней гипотезой. Если же когда-нибудь будет найдено убедительное доказательство в пользу гипотезы конвергенции, то и всю проблему физиологического механизма ассоциаций надо будет решать по-новому.

Возвращаясь к предмету нашего обсуждения, обратим внимание на тот факт, что, согласно основным нейрофизиологическим закономерностям, ассоциации, подобно связям, всегда однонаправленны, т. е. из существования ассоциации от единичного восприятия А к единичному восприятию В совсем еще не следует, что существует и ассоциация, направленная от В к А. Каждый из этих процессов независим друг от друга, и поэтому необходимо выяснить, какие условия определяют направление ассоциации двух синхронных восприятий, если между обеими группами гностических нейронов, представляющих эти восприятия, существуют потенциальные связи в обоих направлениях.

Во-первых, ясно, что если восприятие А *всегда* сопровождается восприятием В, а восприятие В часто воспроизводится и в отсутствие А, то ассоциация, направленная от А к В, устанавливается легко и будет устойчивой, тогда как ассоциация от В к А может быть либо слабой, либо ее вообще не будет. Например, если мы слышим голос того или иного человека (восприятие А) почти всегда, когда и видим его (восприятие В), а обратное бывает лишь в редких случаях, то можно думать, что ассоциация, связывающая голос с внешним видом этого человека, будет создаваться значительно легче противоположной.

Во-вторых, по-видимому, важную роль при установлении направления ассоциации играет временная последовательность совпадающих восприятий. Действительно, обширнейший экспериментальный материал из области классических условных рефлексов (которые представляют собой особый случай ассоциаций), показывает, что, если два восприятия действуют в частично перекрывающейся последовательности, то формирование ассоциации происходит в направлении от предшествующего восприятия к последующему, а не в противоположном («прямая ассоциация», а не «обратная»). Подробно эту проблему мы обсудим в гл. VI разд. 8, где рассматриваются классические условные рефлексы.

Хотя в соответствии с нашей теорией ассоциации через связь формирование ассоциаций и формирование унитарных восприятий происходит различными путями, основные свойства обоих процессов во многом сходны. Как и восприятия, ассоциации легче формируются в молодом возрасте, нежели в старости, в состоянии эмоционального возбуждения, чем в индифферентном, и зависят до некоторой степени от числа соединенных попарно стимул-объектов. Чем «прочнее» ассоциации между данными стимул-объектами, тем более стойкими они оказываются по отношению к различным повреждающим воздействиям — таким, например, как старение или травма. Иначе говоря, ассоциации, как и восприятия, подчиняются принципу избыточности.

Если между двумя группами гностических нейронов А и В сформировались действующие связи $A \rightarrow B$, то принимающая группа нейронов В может возбуждаться двумя путями: либо с периферии через афферентные проводящие пути, либо от передающей группы нейронов А через ассоциативные проводящие пути. Естественно, возникает вопрос: идентичны ли с психологической и физиологической точки зрения эти два типа возбуждения? Легко показать наличие существенного *психологического* различия между этими двумя случаями, так как каждый из них вызывает особое, индивидуальное психическое «событие». В то время, как возбуждение группы гностических нейронов через афферентные проводящие пути вызывает *восприятие* стимул-объекта, возбуждение этой группы нейронов через ассоциативные проводящие пути обычно вызывает его *образ*. Возникает важный вопрос. В чем заключается *физиологическое* различие между двумя этими явлениями, различие, которое объясняло бы интроспективную специфичность каждого из них.

2. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ОБРАЗА

Во-первых, следует отметить, что психологическое различие между восприятием и образом является качественным и не может быть сведено к чисто количественному. На самом деле, у нас может возникнуть чрезвычайно яркий образ — зрительный или слуховой — некоторого события (особенно если оно происходит на фоне выраженного эмоционального возбуждения) без какой-бы то ни было тенденции его превращения в галлюцинацию (квазивосприятие; см. ниже) и, с другой стороны, может появиться какое-то смутное восприятие (например, вид какого-то предмета в тумане либо слабый звук), которое тем не менее не превращается в образ.

По-видимому, главное психологическое различие между восприятиями и образами состоит в том, что если восприятия обычно относят к определенным событиям внешнего мира, то образы, как полагают, возникают лишь «в нашем сознании». Это различие наиболее отчетливо выступает для зрительного анализатора. Зрительные восприятия всегда проецируются на те места, где действует стимул-объект. Даже в тех случаях, когда стимул-объекты возникают внутри нашего глаза (например, симптом «летающих мушек») или на сетчатке (в случае последовательных образов), они тем не менее воспринимаются где-то перед нами. А «летающих мушек» мы даже пытаемся отогнать, пока, наконец, не понимаем всю тщетность наших усилий.

Образы, несомненно, этой характерной черты лишены. Сказанное наиболее демонстративно в том случае, когда отчетливо представляемые нами предметы не связываются с каким-либо конкретным местом в пространстве, поскольку их местоположение постоянно меняется. Например, когда я представляю себе лицо знакомого человека, или свечу, или книгу, я весьма часто «вижу» эти предметы обособленными перед моими

глазами, без проекции вовне. Несколько по-другому «видится» знакомый объект, когда он связан с определенным местом, скажем кресло в моей квартире. Я мысленно вижу его на своем месте (даже если оно позади меня), но и в этом случае представление о занимаемом предметом месте существует в моем сознании.

Приблизительно также обстоит дело с звуковыми воздействиями. Слуховые восприятия проецируются на те места внешнего мира, где, как нам кажется, они возникают. Звуки, не имеющие конкретной локализации, например гром, тем не менее ясно воспринимаются как возникающие вовне. Даже «звон» в собственном ухе иногда воспринимается как внешний звук, а если мы его и относим к уху, то и тогда мы его не смешиваем со слуховыми образами.

Приведу случай из собственного опыта. Когда после длительного полета в очень шумном самолете я прибыл в отель, мне все время казалось, будто в моем номере слышится монотонный звук. Я был уверен, что он доносится из ванной, пока, переходя с места на место, не понял, что шумит у меня в ушах.

Пожалуй, здесь уместно привести известный анекдот. Хозяин просит слугу разузнать, откуда раздается такой сильный звон, который мешает ему уснуть. «Сэр,— отвечает слуга,— простите меня, но это звенит у меня в ушах».

По-видимому, эти интроспективные различия между восприятиями и образами тесно связаны с их физиологическими различиями. Как мы уже упоминали выше, функция каждой афферентной системы неразрывно связана с рефлексом нацеливания, назначение которых состоит в приспособлении (подгонке) воспринимающего органа для оптимального восприятия стимула. Эти рефлексы включаются в действие, когда стимул-объект активизирует те или иные нейроны в проекционной зоне коры; они являются необходимым условием возникновения унитарных восприятий (гл. II, разд. 4).

Убедительные данные показывают, что образы не вызывают рефлексов нацеливания. Даже если зрительный образ сопровождается движением глаз в том направлении, где, как это представляется, должен находиться объект этого образа, то и тогда это обусловлено не рефлексом нацеливания, а поисковым рефлексом — совершенно иным по характеру и зависящим от других нервных структур. Поэтому мы предполагаем, что именно рефлекс нацеливания, надлежаще приведенные в действие внешними стимул-объектами и зависящие лишь от них, приводят нашим восприятиям ту «реальность», которой образы лишены.

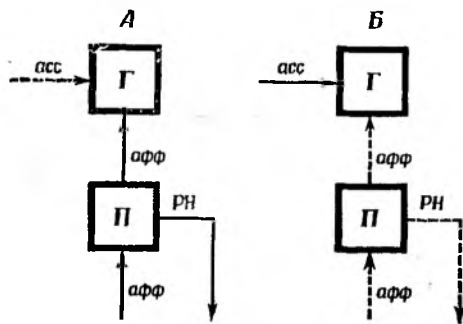
На основе этих соображений разумно предложить следующую физиологическую гипотезу о различии между восприятиями и образами. Будем считать, что у субъекта возникает восприятие всякий раз, когда возбуждение гностических нейронов *совпадает* с возбуждением соответствующих проекционных нейронов, вызывающих рефлекс нацеливания. Образ же переживается при возбуждении лишь гностических нейронов, т. е. в отсутствие возбуждения соответствующих проекционных нейронов. Иначе говоря, мы полагаем, что возбуждение именно проекционного уровня афферентной системы облакает наши восприятия в столь конкретную форму (фиг. 39).

Если эта гипотеза соответствует истине, то можно ожидать, что у субъекта, у которого сенсорный приток блокирован из-за повреждения соответствующей рецептивной поверхности или афферентных проводящих путей к проекционной зоне после того, как гнозис уже сформирован, образы сохраняются, хотя восприятия станут невозможными. И наоборот, у больных с поражением только гностического поля, представляющего некоторый класс восприятий, образы соответствующих стимул-объектов

исчезнут, хотя сенсорный вход, в том числе и рефлексы нацеливания, не повреждены.

Существуют многочисленные наблюдения, подтверждающие такой вывод. Приведем несколько примеров.

Яркую иллюстрацию сохранения зрительного гнозиса после потери зрения мы находим у всем известной Ольги Скороходовой, которая ослепла и оглохла в возрасте 5 лет. Специально тренируясь, она научилась говорить, печатать на машинке, читать, пользуясь шрифтом Брайля, и принимать информацию от других с помощью «дактилографии». Став психологом, Скороходова написала интереснейшую книгу о своем восприятии окружающего мира [2].



Фиг. 39. Схема физиологического механизма восприятия (А) и образа (Б).

Г — гностический уровень; П — проекционный уровень; афф — афферентные пути; асс — ассоциативные пути; РН — эфферентный путь для рефлекса нацеливания. Фактически активированные пути обозначены сплошными линиями; неактивированные — пунктирными.

Как описывается в книге, у нее не только сохранились некоторые зрительные образы раннего детства, но и способность к формированию новых зрительных образов на основании тактильных восприятий, словесных описаний, сделанных другими людьми или почерпнутых из книг. У нее были отчетливые, яркие сновидения.

Ниже мы приведем пример из ее самонаблюдений.

«Конечно, я не представляю себе сразу целую группу предметов, а отдельно каждый: стул, стол, шкаф, кровать, тахту и т. д. Причем представляю я предметы... в натуральную величину, и, разумеется, знакомые мне предметы я представляю не частично, например, вначале одну ножку стула, потом другую, затем спинку... Нет, знакомую вещь я представляю себе сразу, целиком, в натуральную величину. Другое дело, если бы я столкнулась с частью какого-либо незнакомого или необычного предмета. Не зная этого предмета в целом, я безусловно представляла бы себе только ту часть, к которой прикасалась руками. Например, если бы мне дали прикоснуться к какому-нибудь одному концу рогов оленя и затем спросили: «Теперь вы представляете ветвистые рога этого животного и всего оленя?». Без сомнения, я сказала бы: «Нет». Но прикоснувшись к краю спинки своей кровати, я скажу, что представляю себе всю кровать».

Или вот еще всем известный пример: Бетховен написал и исполнил на фортепьяно свою Девятую симфонию и многие другие свои произведения, будучи совершенно глухим.

Аналогичная ситуация возникает в случаях потери зрения при повреждении проекционной зоны коры. Прекрасное описание подобного случая дает Нильсен [3].

Больной с двусторонней эмболией в области птичьей шпоры рассказывает, что он увидел вдруг миллион искр и в тот же момент ослеп;

однако у него сохранилась способность вызывать в своем представлении все, что он прежде видел, и описывать объект, в том числе и его цвет по памяти.

Вместе с тем больные, страдающие тем или иным типом агнозии, утрачивают не только восприятия, порожденные соответствующими стимул-объектами, но и их образы.

Приведем для иллюстрации взятое у Критчли [4] драматическое описание случая внезапного возникновения тяжелой формы зрительной агнозии, по-видимому, в связи с кровоизлиянием. Больной — пациент Шарко, по просьбе последнего так рассказывает о своем состоянии:

«Прежде мне достаточно было одного взгляда на человека или на предмет, чтобы они запечатлелись у меня в мозгу.

Эту свою способность я широко использовал в своих занятиях. Я прочитывал то, что мне нужно было запомнить и, закрыв глаза, ясно представлял себе написанное во всех деталях. Так же я запоминал лица людей, страны и города, которые посещал во время своих долгих путешествий, да и вообще все предметы, которые попадались мне на глаза.

Внезапно это внутреннее видение совершенно исчезло. Сейчас никаким усилием воли я не могу представить себе даже черты лица своих детей и жены, более того — даже простейшие предметы повседневного обихода. Соответственным образом абсолютно изменились и все мои впечатления. Изменились даже сновидения. Теперь мои сны — это слова, тогда как прежде передо мной возникали зрительные образы.

Если же я хочу удержать в памяти тот или иной предмет, я должен назвать его словом, тогда как прежде мне достаточно было его, так сказать, сфотографировать».

Итак, мы видим, что в соответствии с нашей точкой зрения, поражения каких-то конкретных афферентных систем на любом промежуточном уровне, включая и проекционную зону коры, приводят к утрате свойственного данной системе сенсорного входа; образы же, присущие этой системе, остаются невредимыми. И напротив, поражения гностических полей данного анализатора не сказываются на сенсорном входе системы, интегративная же функция мозга — как в форме восприятий, так и в форме воспроизведения образов — при этом нарушается.

3. ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРИРОДА ГАЛЛЮЦИНАЦИЙ

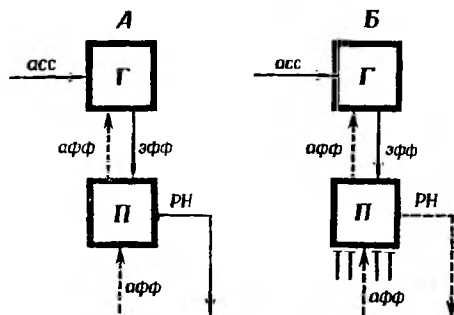
Хорошо известно, что в некоторых случаях возбуждение гностических нейронов через ассоциативные пути порождает в мозгу процессы, которые обладают всеми свойствами восприятий, проецируются вовне, хотя их появление и не связано с действием каких-то реальных стимул-объектов. Это явление мы называем галлюцинациями. Попытаемся рассмотреть условия, при которых они проявляются, и выяснить их физиологический механизм.

Отметим с самого начала, что мы не относим к этой категории те упоминавшиеся в гл. II явления, которые связаны со стимуляцией проекционной зоны отдельных анализаторов, например ощущение «мурашек» в конечностях, искры в глазах или шум в ушах. Как указывалось выше, проекционная зона — это часть афферентного пути, находящаяся *за пределами* той области, где формируются восприятия, и поэтому, естественно, что стимуляция этой зоны вызывает внешние ощущения, подобные тем, которые порождаются стимуляцией нижних уровней афферентной системы.

Для понимания механизма «истинных» галлюцинаций приходится сделать допущение, что нейроны гностических зон не только принимают волокна от нейронов проекционных зон, но и сами посылают волокна

к этим последним. Хотя это допущение и основано на определенных нейронографических данных [5, 6], существование таких анатомических связей признают не все. Следует, однако, иметь в виду, что, поскольку сама локализация отдельных гностических зон четко не установлена, вряд ли можно признать убедительными и анатомические факты, противоречащие нашему допущению.

Стало быть, если данная группа гностических нейронов возбуждается через ассоциации, то импульсы от этих нейронов могут идти в проекционную зону и, как мы полагаем, к тем нейронам, которые раздражаются соответствующим стимул-объектом. Поскольку возбуждение



Фиг. 40. Схема физиологического механизма галлюцинаций.

А. Галлюцинация. Б. Образ; тенденция к галлюцинации преодолена. Обозначения те же, что и на фиг. 39.

рецептивных нейронов этой зоны вызывает соответствующий рефлекс нацеливания, то тем самым выполняются и все условия для явлений, аналогичных восприятиям, а именно галлюцинаций (фиг. 40, А).

Но если все это действительно так, то должен возникнуть вопрос, почему же при наличии ассоциаций галлюцинации все-таки возникают не всегда, а, напротив, представляют собой исключительное и уж никак не типичное явление.

Ответить на этот вопрос мы пока еще не в состоянии. Можно высказать лишь некоторые предположения. Можно, в частности, допустить, что обратные связи от гностических нейронов к соответственным проекционным нейронам слабо развиты и потому они приводятся в действие лишь при определенных условиях. Для лучшего понимания механизма галлюцинаций имеет смысл подробнее охарактеризовать эти условия.

Прежде всего, есть основания допустить, что если даже доставляемая рецепторами сенсорная информация однообразна и не приводит к возникновению восприятий, она тем не менее возбуждает рецептивные нейроны проекционной зоны коры и тем самым блокирует доступ несоответствующих им импульсов, идущих от гностической зоны (фиг. 40, Б). Так, если мы на некоторое время закрываем глаза, мы «видим» темноту, так как при этом активируются off-нейроны проекционной зоны, что вызывает сильное реципрокное торможение тех нейронов, которые должны возбуждаться воздействием нейронов гностической зоны. Сказанное приложимо и к слуховому анализатору. Если с периферии звуки не поступают, то возбуждаются off-нейроны проекционной зоны, представляющие тишину, что сопровождается торможением сигналов из слуховой гностической зоны, соответствующих слуховым образам. Если же нейроны проекционной зоны бездействуют, то могут возникнуть условия, благоприятствующие возникновению галлюцинаций.

Есть достаточно оснований полагать, что механизм нормального (но не наркотического) сна состоит, кроме всего прочего, в отключении

сенсорного притока путем торможения на уровне ядер переключения афферентных систем. Вследствие этого ни on- и ни off-сигналы с периферии не достигают (а если достигают, то лишь немногие) коры мозга, и поэтому образы, вызываемые ассоциациями, могут принять форму галлюцинаций. В этом и состоит механизм сновидений.

С предложенным объяснением механизма сновидений хорошо согласуются общеизвестные факты — десинхронизация ЭЭГ и быстрые движения глаз при сновидениях [7]. Действительно, яркие зрительные галлюцинации, вызванные эмоциональными состояниями (см. гл. V, разд. 2), приводят к активации зрительной гностической зоны, что сопровождается появлением на ЭЭГ характерных волн высокой частоты и малой амплитуды. Вместе с тем возникшие в зрительной гностической зоне импульсы, спускаясь в зрительную проекционную зону, возбуждают нейроны, регулирующие рефлекс нацеливания, которые и придают возникающему процессу характер квазивосприятия, т. е. галлюцинации. Именно по этой причине сновидения и быстрые движения глаз всегда сопутствуют друг другу.

Можно также ожидать, что если данная афферентная система на долгое время лишается различных стимулирующих воздействий, а однообразный сенсорный приток вызывает привыкание, то создаются условия для возникновения истинных галлюцинаций. Хотя специальные опыты с ограничением сенсорного притока и не дали однозначных результатов — возможно потому, что, находясь в условиях острого сенсорного «голода» (см. гл. I, разд. 8), испытуемый способен сам доставлять себе разнообразные слуховые или зрительные стимулы, все же известны случаи возникновения в этих условиях истинных галлюцинаций. Так, Швертшлагер рассказал о том, что когда после кровоизлияния в сетчатку ему надолго туго забинтовали глаза, у него появлялись такие зрительные галлюцинации, что их «реальность» не вызвала сомнений.

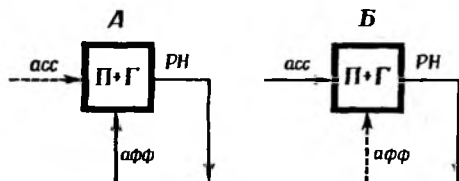
При некоторых патологических состояниях, связанных с сильным эмоциональным возбуждением, приводится в действие несколько иной механизм галлюцинаций. Можно допустить, что при таких состояниях отдельные группы гностических нейронов возбуждаются через ассоциации со стороны эмотивной системы настолько сильно (см. гл. V), что генерируемые ими импульсы «прорываются» в проекционную зону и начинают доминировать над сигналами, приходящими с периферии. Именно это обычно и происходит при различных формах бреда, когда больной, полностью сосредоточенный на своих переживаниях, проецирует их на внешний мир.

Подобный механизм галлюцинаций характерен и для больных с очаговой эпилепсией при локализации очага в зрительной или слуховой гностических зонах. Во многих работах Пенфилда [9] отмечается, что и в момент эпилептической ауры, и при стимуляции обнаженной коры во время операции у больных возникали галлюцинации, которые они сами сравнивали со сновидениями. При раздражении тех же гностических зон у людей, не страдающих эпилепсией, подобный эффект не наблюдался. Своеобразные стереогностические галлюцинации встречаются у больных с поражением теменной области; они, несомненно, связаны с очагом раздражения в данной зоне. У такого больного возникает ощущение, будто что-то лежит у него на ладони. Это ощущение может быть настолько отчетливым и ярким, что больной подробно описывает размер, форму, фактуру предмета и температуру его поверхности, а убедившись, что в действительности на ладони ничего нет, выражает большое удивление [10].

Мы склонны объяснять эти факты так: возбужденные нейроны той гностической зоны, которая находится в состоянии повышенной возбуди-

мости, обусловленной каким-нибудь очагом раздражения (что отчетливо видно на ЭЭГ), посылают сильные разряды в соответствующую проекционную зону; этим блокируется сенсорный приток с периферии, что и ведет к возникновению галлюцинаций. Если же раздражать электрическим током нормальное гностическое поле, то активация его нейронов вызывает образы, неотличимые от тех, которые испытуемый переживает в действительности.

Резюмируя, можно сделать вывод, что механизм возникновения галлюцинаций заложен в самом мозгу, но включается он лишь при каких-то исключительных обстоятельствах. По-видимому, это биологически оправдано; ведь если бы все зрительные или слуховые образы мы принимали бы за непосредственное отражение реальности (иными словами,



Фиг. 41. Механизм галлюцинации в примитивной афферентной системе.

А. Восприятие. Б. Галлюцинация. Обозначения те же, что и на фиг. 39.

за восприятия), то наша способность приспособления к окружающей среде сильно бы страдала.

Из приведенных рассуждений, однако, следует, что различие между восприятиями и образами существует лишь в тех афферентных системах, в которых проекционная и гностическая зоны разделены. В тех же анализаторах, у которых проекционные нейроны выполняют одновременно и перцептивную функцию, как периферические, так и ассоциативные импульсы активируют одни и те же нейроны. Можно ожидать, что эти нейроны, не будучи в состоянии различать происхождение импульсов, отвечают на ассоциативные импульсы так же, как и на периферические, т. е. вместо образов возникают галлюцинации (фиг. 41).

Это предположение убедительно подтверждается фактами. Как указывалось в предыдущей главе, экстероцептивный соматестетический гнозис тела (за исключением гнозиса кистей рук и рта) развит недостаточно, так как в соответствующих зонах не существует нейронов, которые представляли бы сложные паттерны. Поэтому нейроны проекционной сенсорной зоны отвечают на раздражения, действующие на кожу, не только элементарными ощущениями, но и восприятиями через ассоциации; в результате возбуждения данных нейронов через ассоциации возникают не образы, а галлюцинации.

Вообразите, например, что вы сидите в битком набитой комнате, а сзади вас сидит человек в грязной одежде и все время почесывается. По ассоциации у вас возникнет совершенно определенный зрительный образ — вам покажется, что у вас по всему телу скачут блохи. Но одновременно вы почувствуете и зуд в разных участках тела, и притом не воображаемый, а вполне реальный. Таким образом оказывается, что блоха на вашем собственном теле и на теле вашего соседа — вызывает одинаковое соматестетическое ощущение.

И другой пример: если, скажем, на глазах весьма чувствительного человека кто-то порежет палец, то наш бедный свидетель почувствует настоящую (а не воображаемую) боль в собственном пальце, что полностью противоречит зрительному образу случившегося, — образу, кото-

рый, несмотря на всю свою яркость, вряд ли приведет к зрительной галлюцинации.

У Рибо [11] мы находим весьма красочное описание такого рода галлюцинаций. Рассказывается, например, как один студент в шутку ударил своего приятеля по пальцу ручки скальпеля, бедняга почувствовал при этом такую острую боль, что вообразил, будто скальпель пронзил его палец до кости...

В другом случае, мясник, зацепив крюком рукав, стал отчаянно кричать и жаловаться на страшную боль, хотя крюк прошел всего лишь сквозь одежду, даже не задев руки.

В следующей главе при анализе конкретных ассоциаций мы приведем еще ряд примеров, иллюстрирующих явление подмены образов галлюцинациями, характерное для тех афферентных систем, где нет четкого разделения гностических зон от проекционных.

Из сказанного можно сделать важный вывод о том, что галлюцинации *филогенетически старше* образов. Соответственно можно предположить, что у животных галлюцинации возникают намного чаще, чем у человека, и что в рамках тех анализаторов, для которых у человека характерны преимущественно образы, у животных возникают галлюцинации.

Читателю, который усомнится в способности животных к таким психическим переживаниям, как галлюцинации, на том основании, что этого нельзя проверить (хотя, собственно говоря, то же можно сказать и о восприятиях), мы напомним, что, с нашей точки зрения, галлюцинации имеют не только психологический, но и физиологический аспект. Термином «галлюцинация» мы обозначаем возникающее через ассоциацию возбуждение группы гностических нейронов, которое сопровождается рефлексом нацеливания, направленным на несуществующий раздражитель. Поскольку на нынешнем уровне развития экспериментальных методов мы не можем идентифицировать потенциалы действия, соответствующие активации определенного множества гностических нейронов без применения специальной «метки» (об этом см. ниже), нам приходится опираться в своих суждениях в основном на проявления рефлекса нацеливания или на другие поведенческие реакции, характерные для данного раздражения.

Хотя в многочисленных опытах на животных по выработке условных рефлексов тот класс явлений, который можно было бы связать с галлюцинациями, никогда систематически не изучался, тем не менее некоторые случайные (в большинстве своем неопубликованные) наблюдения позволяют предположить, что подобные явления встречаются довольно часто. Несколько подходящих примеров я могу привести и из собственного опыта.

Методом условных рефлексов собаку обучили избегать введения кислоты в рот поднятием передней лапы в ответ на звук зуммера, раздающийся со стороны боковой стены звуконепроницаемой камеры; в промежутках между звуками собака, как правило, оставалась спокойной. Тем не менее случалось, что собака внезапно решительно поворачивала голову в сторону зуммера и поднимала лапу. Это поведение ничем не отличалось от вызванного действительным звуком зуммера, и можно предположить, что на самом деле у собаки была слуховая галлюцинация (звук зуммера) [12]. В данном случае возбуждение соответствующих гностических нейронов происходило через ассоциацию, установившуюся между экспериментальной ситуацией и слуховым раздражением. Как будет показано ниже, имеются достаточно убедительные объективные данные в пользу того, что такая ассоциация действительно возникает.

Другое наблюдение было сделано при выработке пищевого условного рефлекса. И в этом случае в периоды между опытами собака иногда внезапно поворачивала голову в сторону источника условнорефлекторного раздражителя, затем к кормушке; при этом выделялось столько же слюны, как и при воздействии самого условнорефлекторного раздражителя.

Недавно мы проводили опыты с собакой, которая была приучена при помощи пищевого подкрепления поднимать правую переднюю лапу и класть ее на кормушку в ответ на тактильное раздражение периферического участка этой лапы. Затем было удалено соматосенсорное поле коры, где представлена эта конечность. После операции условный рефлекс исчез, но затем спонтанно восстановился, хотя и был слабее, чем до операции, о чем можно было судить по угашению [13]. Спустя несколько месяцев после операции возникло новое явление — в интервалах между сочетаниями собака внезапно начинала смотреть на правую переднюю лапу, затем клала ее на кормушку и настойчиво глядела на то место, где обычно появлялся корм. Поведение это в точности повторяло реакцию на условный раздражитель. Можно предположить, что рубец, сформировавшийся на месте операции, оказывал раздражающее действие на сохранившийся участок сенсорного представительства этой конечности, вызывая тактильную галлюцинацию [14].

Наконец, наблюдения за поведением собак с выработанными условными рефлексам в экспериментальной камере также позволяют предположить, что животные испытывают истинные галлюцинации безусловных раздражителей. Так, в ответ на условный раздражитель, сигнализирующий введение кислоты в рот, собака реагирует точно так же, как и при действии самой кислоты (трясет головой и выделяет слюну); в ответ на условный раздражитель, возвещающий направление струи воздуха в ухо, собака так же энергично трясет головой, как и при действии самой струи.

Некоторые результаты электрофизиологических исследований на бодрствующих животных также позволяют предположить наличие у них галлюцинаций. Так, обнаружено, что если непрерывный звуковой раздражитель неоднократно сочетать с мелькающим светом, который порождает вызванные ритмические потенциалы в затылочной области, то зачастую (хотя и не регулярно) те же ритмы наблюдаются в этой области и в ответ на действие только одного звука [15], а иногда даже и в перерывах между сочетаниями. Можно предположить, что это довольно непостоянное, но весьма отчетливое явление свидетельствует о вызываемой звуком зрительной галлюцинации (мелькающий свет).

4. СВОЙСТВА УНИТАРНЫХ ОБРАЗОВ

Поскольку по своему физиологическому механизму образы как гностические явления не отличаются от восприятий, то можно полагать, что сказанное ранее об основных свойствах восприятий должно относиться и к образам. Более того, можно предвидеть, что так как образы представляют собой чистую форму возбуждения гностических нейронов, на которую не наслаивается возбуждение проекционных нейронов, их характерные черты будут выступать даже отчетливее, чем у восприятий.

Ниже мы обсудим такие свойства унитарных образов, как целостность и антагонизм.

Целостность унитарных образов более очевидна, чем целостность восприятий. В самом деле, если зрительные и слуховые восприятия обычно сложны, ибо состоят из ряда унитарных восприятий — одновременных (если между ними нет антагонизма) или быстро сменяющихся

друг друга — то образ, как правило, возникает как изолированное явление. Так, я знаю по собственному опыту, что легко могу вызвать чистый образ почерка знакомого мне человека, не представляя себе при этом никаких конкретных слов. Само собой разумеется, что при восприятии это невозможно — ведь практически представления о том, *что* написано и *как* написано, неотделимы друг от друга. Или, скажем, когда я утомлен и в моем мозгу возникают образы голосов разных людей, но я при этом «не слышу», что они говорят, и не потому, что слова доносятся или произносятся неразборчиво, а просто сами слова не участвуют в возникновении образа. При восприятии же такое разобщение вряд ли возможно.

Далее, поскольку в отличие от восприятий образ возникает в отсутствие соответствующего стимул-объекта, он может информировать нас об определенном гностическом событии и в тех случаях, когда восприятие было единственным и больше не повторилось.

Представьте себе, что вы были свидетелем какого-то трагического события, например несчастного случая на улице. Каждый по опыту знает, что такое восприятие прочно остается в памяти и этот образ можно вызывать вновь и вновь даже долгое время спустя, причем он возникает всегда в одной и той же форме — например, вы отчетливо видите распростертое на мостовой окровавленное тело. С течением времени образ может и потускнеть, но сама картина останется прежней, как будто в вашей памяти сохранилась ее фотография.

То же можно сказать и о слуховых образах. Если у вас на глазах произошел какой-либо несчастный случай и вы слышали при этом душераздирающий крик, то этот слуховой образ надолго останется в вашей памяти и всякий раз, когда вы его вызовете через ассоциации, будет звучать тот же крик, словно его записали на магнитофонную ленту.

Антагонизм унитарных образов или образов и восприятий подчиняется тем же закономерностям, что и антагонизм восприятий. Поскольку яркость образов варьирует в широких пределах, из конкурирующих образов верх берет самый яркий, который подавляет все остальные.

Вот простой, но достаточно убедительный пример такой конкуренции различных образов. Допустим, на моих глазах произошло какое-то драматическое событие, которое овладело моим зрительным воображением. Я ложусь спать, но преследующий меня образ не дает мне уснуть и подавляет все другие. Желая избавиться от него, я принимаюсь читать роман. Если доминирующий меня образ «засел» крепко, чтение не помогает. Хотя, читая, я воспринимаю слова вполне нормально (так как это восприятие не относится к категории антагонистических в отношении данного образа), тем не менее я не понимаю, что читаю, т. е. те обычные зрительные образы, которые вызываются словами, подавлены образом пережитого события. Если же событие подействовало на меня недостаточно сильно, то образы, возникающие при чтении, начинают превалировать и я наконец избавляюсь от навязчивого образа и сосредотачиваюсь на содержании книги. Но, увы, стоит только отложить книгу и погасить свет, как настойчивый образ возвращается вновь и опять подавляет все другие, разворачивая передо мной снова всю цепь событий. Этот пример весьма убедительно иллюстрирует взаимодействие между различными конкурирующими образами.

Так как возбуждение гностических нейронов, вызванное действующим стимул-объектом, как правило, сильнее, чем их возбуждение через ассоциативные пути, то и реальное восприятие обычно подавляет все конкурирующие с ним образы. Так, внимательно всматриваясь в картину, нельзя одновременно мысленно видеть другую картину сходного

сюжета или, слушая один голос, в то же время представлять себе голос другого человека. Однако, глядя на картину, можно одновременно «слышать» в воображении чей-то голос, объясняющий ее сюжет, или, слушая чей-то рассказ, можно легко представлять себе сюжет этого рассказа зрительно. Все это возможно потому, что гностические нейроны, относящиеся к разным категориям, не конкурируют друг с другом.

Иногда все-таки образы начинают доминировать над реальными восприятиями. Если возбуждение некоторой группы гностических нейронов, вызванное через ассоциации, достигает очень сильной степени, как это случается при сильном эмоциональном возбуждении, то оно может легко преобладать над возбуждением конкурирующей группы нейронов, порождаемым действующим стимул-объектом. Например, глубоко сосредоточась на своих мыслях, вызывающих в нас слуховые словесные образы, мы не слышим того, что говорят в это время по радио. К сожалению, это случается редко, чаще же включенный на полную мощность приемник соседей вообще не позволяет нам думать о чем бы то ни было.

5. ЯРКОСТЬ УНИТАРНЫХ ОБРАЗОВ

Если под влиянием того или иного стимул-объекта возбуждается определенная группа гностических нейронов, что вызывает унитарное восприятие, то сила этого возбуждения относительно постоянна; если же гностические нейроны возбуждаются через ассоциацию, это возбуждение свободно от стабилизирующего влияния со стороны сенсорного притока. В результате колебания силы восприятий (при условии постоянного стимул-объекта), которые зависят от фактической возбудимости вовлеченных гностических нейронов, за редким исключением, относительно малы, колебания же яркости образов довольно сильно выражены. Здесь мы находим полную аналогию с отношениями в классическом условном рефлексе, который и есть не что иное, как частный случай ассоциации. В то время как *безусловный* ответ, вызываемый воздействием соответствующего безусловного раздражителя (т. е. восприятие), относительно стабилен и неизменен, условный ответ, возникающий на условный раздражитель путем ассоциации, неизмеримо более изменчив и зависит от самых разнообразных факторов.

В этом разделе мы рассмотрим основные факторы, влияющие на силу унитарных образов, обращаясь в основном к интроспекции. Окончательные итоги будут подведены в гл. VI, где оценка возбуждения гностических нейронов производится по другому показателю, а именно по условнорефлекторной реакции.

В гл. II отмечалось, что формирование гностических нейронов в значительной степени зависит от активации соответствующей афферентной системы, вызванной данным эмоциональным состоянием. После того как эти нейроны сформировались, интенсивность возбуждения их через ассоциации в значительной мере зависит от того же фактора. Так, если на наших глазах произошло какое-то трагическое событие, то его отчетливая и яркая картина (зрительная и/или слуховая) сохраняется надолго и полностью овладевает нами. Когда же эмоциональное возбуждение, вызванное этим событием, постепенно ослабевает, снижается и степень ассоциативной активации соответствующих гностических нейронов, отчего возникшие образы постепенно тускнеют.

Приблизительно то же происходит и под влиянием какого-то единичного события, порождающего страх, ужас, гнев и тому подобное. Совершенно по-иному обстоит дело при эмоциональных состояниях, сопровождающих сохранительную активность (например, голод или половой

драйв). Эти эмоциональные состояния циклически возвращаются, но не как отголосок прошлого события, а всякий раз, как только начинает функционировать данный драйв. Так, при сильном голоде мы представляем себе стол, уставленный желанной едой. Сильный голод может превратить зрительные или слуховые образы, связанные с едой, в иллюзии или даже в галлюцинации. Подобное наблюдается и при сильном, неудовлетворенном половом драйве, когда перед мысленным взором ярко и живо, а порой даже навязчиво предстанет образ человека, к которому направлено половое влечение, или просто человека противоположного пола. Но стоит удовлетворить, насытить драйв, как зрительные образы исчезают и их не удается вызвать даже произвольно.

Яркость образа зависит, однако, не только от определенного, связанного с ним драйва, но и от общей активации, вызванной, например, кофеином или фенамином. Нам кажется, что ум становится яснее, мысли отчетливее, на самом деле все это — просто результат усиления яркости образов.

Другой фактор, влияющий на силу образов,— это прочность связей, устанавливающихся между двумя группами гностических нейронов, принимающих участие в данной ассоциации. Например, ощупывая некоторый знакомый предмет, мы тотчас представляем себе его зрительный образ; если мы написали какой-то символ (скажем, букву алфавита), то закрыв глаза или в темноте мы отчетливо зрительно представляем себе, что мы написали. Точно так же у некоторых людей при чтении возникают яркие слуховые образы читаемых слов. Все эти образы отчетливо проявляются и могут быть безошибочно вызваны через ассоциации благодаря тому, что между соответствующими группами гностических нейронов установились прочные связи.

Однако не для всех ассоциаций существует такая надежность. Так, глядя на яблоко, я либо ощущаю его вкус, либо нет, и в основном это зависит от того, голоден ли я. Или, слушая чей-то голос по телефону, я либо «вижу» перед собой говорящего, либо нет, опять-таки в зависимости от того, насколько мне интересен этот человек и подавляется ли его образ восприятием других людей, на которых я могу смотреть в данный момент. Идя по улице, я иногда представляю себе, что я увижу за углом, а иногда нет, в зависимости от того, насколько мне это интересно. Вообще среди многих ассоциаций, возникающих при данном восприятии, действующими становятся лишь те, на которые направлено наше внимание в данный момент. Или языком физиологии можно сказать, что среди нескольких групп гностических нейронов, принимающих информацию от данной передающей группы, возбуждаются лишь те, возбудимость которых по каким-то особым причинам повышена. Здесь перед нами третья группа факторов, определяющих яркость наших образов, а именно возбудимость принимающей группы нейронов в момент возбуждения передающей группы.

В гл. VI (разд. 7) мы подведем итоги обсуждаемой здесь проблемы при рассмотрении параметров, определяющих формирование классического условного рефлекса.

Следующий важный вопрос, который надо рассмотреть,— это вопрос об истинном механизме, определяющем интенсивность образов. Есть все основания предположить, что яркость возникающего образа пропорциональна интенсивности возбуждения соответствующей группы нейронов. Как было показано выше, это зависит от силы возбуждения передающих нейронов, посылающих импульсы к данной группе, от численности связей, соединяющих эти две группы, и от возбудимости принимающих нейронов. Размер же принимающей группы нейронов, по-видимому, не играет существенной роли в интенсивности соответствующего образа.

На самом деле, у нас нет четких данных, что прежний опыт, представленный в соответствующих гностических зонах большой группой нейронов, вызывает более яркий образ, нежели более свежий опыт, представленный мелкими группами.

6. ВЗАИМОСВЯЗЬ МЕЖДУ ВОСПРИЯТИЯМИ И АССОЦИАЦИЯМИ

Поскольку, согласно нашим представлениям, данная конкретная группа гностических нейронов может возбуждаться либо соответствующим восприятием, либо через ассоциации, очевидно, что воздействие обоих источников возбуждения одновременно должно вызывать суммацию соответствующих эффектов. Механизм такой суммации мы и рассмотрим в этом разделе.

Обычно, когда унитарное восприятие вызывается вполне адекватным стимулом, происходит максимальное возбуждение соответствующих гностических нейронов, и поэтому импульсы, приходящие к ним по ассоциативным путям, почти полностью подвергаются окклюзии (в шеррингтоновском смысле этого слова). Единственно, в чем проявляется влияние ассоциативных импульсов в таких случаях,— это укорочение латентного периода распознавания стимул-объекта (см. ниже). Если, однако, стимул-объект предьявлен в неблагоприятных условиях, когда его распознавание в какой-то степени затруднено, тогда сразу же приобретают значение ассоциативные импульсы. Напомним, что в этих условиях конвергенция афферентных импульсов с ближайшего транзитного поля на соответствующую группу гностических нейронов является неполной из-за отсутствия некоторых элементов, обычно принимающих участие в данном восприятии. Вследствие этого сигналы, приходящие на эти нейроны, либо вызывают подпороговое возбуждение, тогда данный стимул-объект не распознается, либо порождают должное восприятие, но после более продолжительного латентного периода. Если одновременно на эти же нейроны приходят и сигналы через ассоциативные пути, то они суммируются с перцептивными сигналами и способствуют формированию нормального унитарного восприятия.

Сказанное можно пояснить многочисленными примерами. Когда мы видим нечеткий силуэт приближающегося человека, мы сразу же узнаем его, если ждали его прихода. Читая неясный текст старой рукописи, мы значительно лучше распознаем слова текста, если знакомы с предметом. Слушая речь, заглушаемую фоновым шумом, мы легко узнаем те слова, которые ожидали услышать, и с трудом — непредвиденные. При виде дыма или огня мы сразу же начинаем ощущать даже очень слабый запах гари. Согласно общим принципам суммации, чем более избыточны и четки ассоциативные сигналы, достигающие данного гностического нейрона, тем более недостаточной и неполной может быть перцептивная информация. Следует отметить, однако, что до тех пор, пока на гностическое поле прибывают импульсы с рецептивной поверхности, возникает восприятие, а не образ. Объясняется это тем, что действующий паттерн стимулов, независимо от его отчетливости, вызывает соответствующий рефлекс нацеливания, что является достаточным условием для возникновения восприятия.

В предыдущем разделе мы рассматривали ситуацию, когда импульсы, доставленные через перцептивные и ассоциативные пути, приходят к множеству гностических нейронов, фактически представляющему данный стимул-объект. Может, однако, так случиться, что некоторый неполный паттерн вызывает подпороговую активацию нескольких множеств гностических нейронов, а данная ассоциация отберет то из них, которое представляет не действующий стимул-объект, а совсем иной. В этом

случае наше восприятие будет ложным — это явление называется иллюзией.

Вот несколько типичных примеров иллюзий.

Вы идете ночью по лесу и боитесь бандитов. Тогда чуть ли не каждый куст воспринимается, как притаившийся с ружьем человек, а если при этом ветер колышет ветви куста, то кажется, будто «бандит» шевелится. Или вы высматриваете в толпе девушку, с которой условились встретиться; приходит назначенный час, ваше нетерпение растет и силуэт знакомой начинает «узнаваться» во всех похожих женских фигурах, которые вы видите издалека. Другой пример: в городе, который подвергается бомбардировкам, каждое хлопанье дверьми легко принять за шум взрыва. Больной, страдающий бредом отношения, ясно слышит свое имя или какие-то оскорбления в свой адрес, произносимые неотчетливыми голосами незнакомых ему людей.

Заканчивая, напомним, что рассмотренная выше суммация сигналов, достигающих гностического нейрона по перцептивным и ассоциативным путям (т. е. через аксо-соматические синапсы), в корне отличается от суммации перцептивных или ассоциативных сигналов, с одной стороны, с импульсами, идущими к данному гностическому полю от неспецифической активирующей системы — с другой. В первом случае происходит истинная суммация *информации*, поступающей к гностическому нейрону через различные каналы познавательной системы; во втором же происходит лишь повышение чувствительности нейронов к поступающим сигналам, при этом никакой другой информации, кроме той, что приходит от познавательных источников, эти нейроны не получают.

7. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ АССОЦИАЦИИ

Итак, интроспективный метод, насколько это удалось показать, оказывается весьма информативным при изучении свойств унитарных образов (а следовательно, и отвечающих им гностических нейронов), и с его помощью выявляется много важных данных, которые затем можно проверить другими методами. Однако вряд ли можно считать этот метод полностью удовлетворительным, ибо, руководствуясь только им, мы не получим полной информации о всех ассоциациях, которые формируются в нашем мозгу.

В предыдущем разделе мы отмечали, что через ассоциации далеко не всегда удастся вызвать тот или иной конкретный образ, особенно если мы пытаемся сделать это в особых условиях эксперимента. Было особенно подчеркнуто, что само по себе наличие связей между двумя группами нейронов различных гностических полей вовсе еще не означает, что унитарное восприятие, возбуждающее данную группу нейронов, будет вызывать через ассоциативные пути надпороговое (в психологическом или физиологическом смысле) возбуждение другой группы, вызывая тем самым соответствующий образ и (или) вегетативную или двигательную реакцию. Было показано, что лишь ограниченное число ассоциаций способны вызвать соответствующие образы, зачастую же образы не воспроизводятся. Так, нас окружает много людей, но мы почти никогда не представляем себе образы их голосов или, еще реже, их почерков, хотя на самом деле мы, несомненно, обладаем такими ассоциациями. Действительно, любой стимул-объект ассоциируется в нашем сознании с сонмом других, но в каждом конкретном случае мы отбираем только некоторые из них в зависимости от того, какие гностические нейроны предрасположены в данный момент к надпороговому возбуждению. Поэтому во многих случаях для выявления существующих ассоциаций приходится прибегать к другим, более надежным методам.

Один из таких методов можно назвать *методом «подмены»*; речь идет о простом наблюдении над эффектом подмены ожидаемого восприятия совсем другим.

Допустим, вы представляете испытуемому знакомого ему человека, но каким-то образом делаете так, чтобы голос его звучал совершенно по-иному — он начинает говорить «не своим» голосом. Услышав этот измененный (хотя в чем-то и очень знакомый голос), испытуемый страшно удивится и даже испугается, так как этот странный голос не соответствует сформировавшейся у него ассоциации между внешним видом и подлинным голосом этого человека. Можно проделать другой опыт: надеть наушники, подключенные к специальному прибору, который позволяет слышать собственную речь с опозданием; у испытуемого при этом возникает очень странное ощущение, настолько прочна у нас в сознании соответствующая ассоциация: мы привыкли тут же слышать то, что произносим.

Используя всевозможные изобретательные приемы, можно провести массу подобных опытов, например угостить человека привлекательным бифштексом, у которого окажется вкус пирожного, или наоборот; диванную подушку можно сделать... из свинца, гантели — из папье-маше и т. п. А можно лишить какой-нибудь предмет одного из его характерных признаков. Недавно со мной произошел именно такой случай. Во время эксперимента по выработке условного рефлекса в радиофицированной звуконепроницаемой камере из-за какой-то неполадки не включился микрофон, и я увидел неистово лающую собаку, не услышав ни единого звука. Нелепость этой картины открыла мне, насколько прочна в моем сознании ассоциация между зрительным образом лающей собаки и звуком ее лая. Меня бы наверняка меньше поразило, если бы я услышал громкий лай собаки с закрытой пастью.

Итак, мы видим, что, предъявляя стимул-объект в сочетании с новым вместо обычно сопутствующего ему, мы можем установить наличие ассоциаций, которые не обязательно выявляются по фактически существующим образам.

Следует отметить, что метод подмены можно с успехом применять и для проверки ассоциаций у животных, так как неожиданное изменение обычной последовательности предъявления раздражителей вызывает явную, сразу бросающуюся в глаза ориентировочную реакцию: испуг, некоторое двигательное возбуждение, пристальное внимание, направленное на замещающий раздражитель (даже если сам по себе он и не нов для животного), а также нарушение его нормальной деятельности — например в условнорефлекторном процессе. К сожалению, эту методику систематически в опытах на животных не применяли, так как мало интересовались этой проблемой.

Есть еще один, сходный с предыдущим, объективный метод обнаружения ассоциаций, который можно назвать *методом ожидания*. Опыт ставится следующим образом. В данной конкретной ситуации неоднократно предъявляют ряд известных стимул-объектов и измеряют минимальное время, необходимое для их распознавания. В другой ситуации тем же самым путем предъявляют другой ряд известных стимул-объектов. Затем в контрольном эксперименте в условиях, соответствующих первой ситуации, предъявляют стимул-объекты, относящиеся ко второй. Можно предвидеть, что минимальное время распознавания при контрольном опыте увеличится, ибо испытуемый не ожидает появления этих стимул-объектов в данной ситуации. Опыт показывает, что между данной ситуацией и предъявленными на ее фоне предметами устанавливаются ассоциации, которые вызывают подпороговое возбуждение соот-

ветствующих гностических нейронов. Далее мы приведем убедительные доказательства наличия подобных ассоциаций и у животных.

Третий объективный метод исследования ассоциаций использует в качестве индикаторов возбуждения определенных гностических или эмоциональных нейронов поведенческие реакции. Так, если та или иная группа нейронов, имея какой-то очевидный признак возбуждения, становится принимающей группой, то в существовании ассоциации можно удостовериться в том случае, если этот признак обнаружится при возбуждении передающих нейронов. Собственно говоря, метод классического условного рефлекса как раз и основан на этом принципе. В следующем разделе мы проиллюстрируем использование этого метода при анализе кинестетического гнозиса.

Схему классического условного рефлекса можно использовать для выявления ассоциаций между индифферентными раздражителями. Вначале неоднократно предъявляют сразу же друг за другом два нейтральных раздражителя P_1 и P_2 . Затем раздражитель P_2 сочетают с раздражителем R_3 , который вызывает некоторую очевидную реакцию. После того как P_2 благодаря условному рефлексу приобрел способность сам вызывать эту реакцию, вновь предъявляется P_1 . Если и теперь воспроизводится тот же ответ, то это означает, что возникла ассоциация между P_1 и P_2 .

Описанную методику иногда применяли для выявления ассоциаций между индифферентными раздражителями у животных [16—18]. Однако этот метод точен и надежен лишь в случае положительного результата; чувствительность его, несомненно, ниже предыдущих. Действительно, отрицательные данные вовсе не дают оснований считать, что ассоциация между P_1 и P_2 отсутствует, просто она может быть недостаточно прочной для воспроизведения эффекта R_3 в ответ на действие P_1 , особенно потому, что эти раздражители фактически никогда не совпадали.

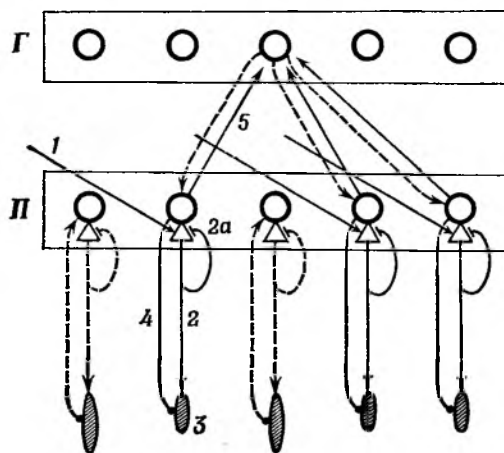
Наконец, наличие ассоциаций можно проверить электрофизиологическими методами, а именно регистрируя с помощью макро- или микро-электродов потенциалы действия принимающего коркового поля в тот момент, когда возбуждается передающее. Эту методику впервые разработали Дюруп и Фессар [18], которые показали, что если звук неоднократно сопровождается в частично перекрывающейся последовательности светом, вызывающим десинхронизацию ЭЭГ в затылочной области коры, то первый раздражитель — звук — в конце концов вызывает тот же ответ, что и световой раздражитель. После этого сходные данные получили многие исследователи, проводя опыты на различных животных и подбирая попарно разнообразные раздражители. Этот метод позволяет выявить ассоциации между нейтральными раздражителями, которые не вызывают каких-либо явных реакций.

В заключение можно сказать, что некоторые методы обнаружения ассоциаций могут заменять или дополнять прямую интроспекцию, основанную на выявлении наличия конкретных образов в конкретных ситуациях. Как мы уже говорили, интроспективный метод, как и другие, имеет свои преимущества и свои недостатки, в одних случаях он может применяться с успехом, в других же — окажется неадекватным.

8. КИНЕСТЕТИЧЕСКИЕ ОБРАЗЫ И ИХ СВЯЗЬ С ДВИЖЕНИЕМ ТЕЛА

В предыдущей главе мы подчеркивали, что кинестетический анализатор отличается от других анализаторов не только по своей более сложной анатомической структуре, обеспечивающей двухэтапную переработку информации (мышечные рецепторы — мозжечок, мозжечок — кора мозга), но и по своему физиологическому назначению. В то время как все

другие анализаторы извлекают информацию о событиях, протекающих за пределами центральной нервной системы и независимо от ее собственной активности, заставляют эту систему так или иначе реагировать на них, у кинестетического анализатора совершенно противоположная роль: животное осуществляет движения, вызванные активностью соответствующих нервных центров, а кинестетические рецепторы по каналам обратной связи информируют о фактическом выполнении этих движений. Это существенное различие и приводит к тому, что функция кинестетического анализатора отличается от назначения других анализаторов,



Фиг. 42. Модель формирования кинестетического гностического нейрона.

Г — кинестетическое гностическое поле; П — проекционное кинестетическое (двигательное) поле. Кружками обозначены перцептивные и рецептивные нейроны, треугольниками — пирамидные клетки; овалами — мышечные волокна в состоянии расслабления или сокращения (в зависимости от размера овала). Стрелки, касающиеся нейрона, обозначают возбуждающие синаптические контакты, стрелки, не доходящие до нейрона, — потенциальные возбуждающие контакты, линии с поперечной черточкой на конце — тормозные синаптические контакты; сплошные линии соответствуют фактически действующим связям; пунктирные — недействующие связи. Весь процесс протекает следующим образом: 1 — импульсы, порожденные рефлексом, достигают отдельных пирамидных клеток в проекционной зоне; 2 — нисходящие импульсы достигают мышечных волокон (2а — показана петля Реншоу, которая тормозит пирамидную клетку после ее возбуждения); 3 — сокращаются мышцы; 4 — восходящие импульсы (через мозжечок) достигают рецептивных кинестетических нейронов в проекционной зоне; 5 — импульсы идут на потенциалный гностический нейрон через пути, конвергирующие на этот нейрон, и преобразуют его в действующий гностический нейрон.

хотя, как мы увидим, механизм его работы основан на общих для всех анализаторов закономерностях.

Напомним вкратце, как формируются кинестетические гностические нейроны на примере процесса печатания на машинке. Допустим, у человека уже образовался ряд простых зрительно-моторных реакций — он находит клавишу, обозначающую отдельную букву, и нажимает ее определенным пальцем. Так как печатание на машинке часто встречающихся слогов и слов требует определенной последовательности ударов по клавишам, то кинестетические восприятия, возникающие в процессе печатания, начинают объединяться и отображаться гностическими нейронами более высокого порядка по сравнению с нейронами, соответствующими единичным ударам. Таким образом, создается новое гностическое поле (в функциональном или анатомическом смысле), в котором последовательные моторные акты, соответствующие часто встречающимся словам или слогам, представлены отдельными группами гностических нейронов. Точно так же формируются и все другие кинестетические гностические нейроны, соответствующие элементам нашего повседневного поведения (фиг. 42).

Важно, однако, понять, что как только гностические кинестетические нейроны, соответствующие отдельным поведенческим актам, сформиро-

вались, роль их коренным образом меняется — теперь они начинают функционировать независимо от сенсорного притока, которому они как раз и обязаны своим формированием. Вернемся к примеру. Когда печатание на машинке выполняется на основе слуховых или зрительных восприятий или соответствующих образов, гностические нейроны, представляющие кинестетические паттерны печатания отдельных слов, возбуждаются через ассоциацию еще *до того*, как слово напечатано, а сам двигательный акт представляет собой результат такого возбуждения.

Итак, мы приходим к важному выводу, что после того как некоторый сложный моторный акт (обычно называемый преднамеренным, или произвольным) сформировался, соответствующие ему кинестетические гностические нейроны возбуждаются через ассоциативные пути и передают команды на его осуществление в исполнительные центры. Иными словами, кинестетические гностические нейроны играют роль механизмов, *программирующих* поведенческие акты, которыми субъект овладел в процессе практики.

Теперь возникает вопрос первостепенной важности; необходимо выяснить, каков физиологический механизм нисходящего потока сигналов, направленного с кинестетических гностических нейронов к эффекторам.

Нам представляется возможным предложить разумный ответ на этот вопрос, исходя из общих представлений о функциональной организации афферентных систем.

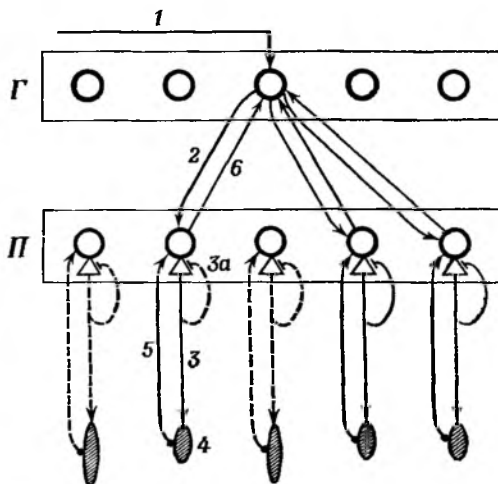
В разд. 3 этой главы было сделано предположение о двустороннем характере связей между проекционными зонами коры мозга и соответствующими им гностическими зонами: с одной стороны, элементарные нейроны проекционной зоны конвергируют на гностические нейроны, с другой, эти гностические нейроны своими аксонами связаны с соответствующими нейронами проекционной зоны. Отмечалось также (гл. III, разд. 7), что во все проекционные зоны «встроены» выходные нейроны, «обслуживающие» соответствующие рефлексы нацеливания; в кинестетической же проекционной зоне, с которой вызывается каждое элементарное движение тела, выходная система подобного рода особенно хорошо развита.

Что касается экстероцептивных анализаторов, то в этой системе нисходящие пути, идущие от гностических зон к проекционным, в нормальных условиях используются редко, так как проекционные зоны все время «заняты» приемом потока информации с рецепторов, который подает сигналы с более высоких уровней (см. фиг. 40, Б). В кинестетическом же анализаторе мы сталкиваемся с совершенно иной картиной, поскольку весь целиком афферентный вход в проекционную зону — это не что иное, как канал обратной связи, информирующий о движениях, запрограммированных в определенном гностическом поле этого анализатора. Отсюда следует, что в тот момент, когда в данном гностическом поле через ассоциации программируется данное движение, соответствующая часть проекционной зоны *молчит* и способна принимать сигналы, приходящие с этого поля. Эти сигналы передаются на афферентные нейроны (в основном пирамидные клетки), которые направляют их к мотонейронам и мышцам.

Таким образом, мы видим, что сложные паттерны моторных актов, которые сформировались на гностических нейронах благодаря кинестетическим рецепторам, теперь воспроизводятся через ассоциацию, дробятся на составные элементы и в такой форме передаются к эффекторам. Сказанное иллюстрирует схема, приведенная на фиг. 43.

Естественно спросить: почему данное движение, однажды вызванное через ассоциацию, не выполняется непрерывно — ведь кинестетические сигналы с мышц, принимающих участие в этом движении, идут вверх и

достигают опять тех же гностических нейронов? Правильнее всего, пожалуй, объяснить это тем, что пирамидные клетки снабжены мощными тормозными петлями, такими же, как у мотонейронов (клетки Реншоу), роль которых как раз и заключается в том, чтобы блокировать заикливание движения, вызванного кинестетическими нейронами [20—22] (фиг. 43). Можно допустить, что и кинестетическим гностическим нейронам придана аналогичная петля, препятствующая новой активации проекционной зоны, что в конечном счете и гарантирует одиночный характер запрограммированного движения.



Фиг. 43. Модель активации кинестетического гностического нейрона через ассоциативные пути.

Обозначения те же, что и на фиг. 42. 1 — импульсы с другого гностического поля активируют кинестетический гностический нейрон; 2 — импульсы, направляющиеся в проекционную зону, активируют соответствующие рецептивные нейроны, которые возбуждают пирамидные клетки; 3 — нисходящие импульсы достигают мышечных волокон, в то время как импульсы (3а), идущие через петлю Реншоу, тормозят активированную пирамидную клетку; 4 — сокращается мышца; 5 — восходящие импульсы (через мозжечок) активируют рецептивные нейроны в проекционной зоне; 6 — импульсы, идущие через конвергирующие связи к кинестетическому гностическому нейрону, вновь активируют этот нейрон. Повторение того же самого хода событий предотвращается тормозной петлей Реншоу, которая имеется у пирамидной клетки (3а), а возможно, и у гностического нейрона (не показано).

Предлагаемый механизм произвольных движений находится, по-видимому, в полном соответствии с тем, о чем свидетельствует анализ нашего повседневного опыта и клинических наблюдений.

Из психологического анализа мы знаем, что воображение некоторого определенного движения приводит либо к очевидному исполнению, либо, по крайней мере, к скрытому его осуществлению; последнее регистрируется с помощью ЭМГ. Еще Джемс [22] в свое время заявил, что представление о движении является тем фактором, который вызывает само движение; он назвал это «идеомоторным актом» и проиллюстрировал на обширном материале. Стоит привести цитаты из его работы, касающиеся данного вопроса.

«Предваряющее представление о сенсорных последствиях того или иного движения плюс (в некоторых случаях) «приказ» сделать эти последствия реальными — вот что позволяет нам распознать интроспекция в качестве предвестника произвольного акта.

Иногда достаточно одной только мысли, но иногда должен выступить еще и дополнительный сознательный компонент — в виде указания, приказа, разрешения — и предшествовать этому движению. Случаи отсутствия такого указания составляют более простую разновидность.

Итак, можно считать установленным следующее: каждое представление о движении в какой-то мере вызывает реальное движение — объект

этого представления; причем представление, не сдерживаемое каким-то антагонистичным, одновременно присутствующим в сознании, вызывает движение в максимальной степени».

Эти цитаты показывают, насколько отчетливо Джемс представлял себе механизм произвольных движений, понимания которого он достиг на основании весьма тонкой интроспекции. Тот факт, что и мы пришли к точно такой же концепции, исходя из совершенно иных соображений, а именно опираясь на физиологический анализ двигательных актов, является весьма обнадеживающим.

Не менее убедительны данные из области невропатологии, полученные путем анализа последствий повреждений коры или результатов ее раздражения у бодрствующих больных во время нейрохирургических вмешательств.

Хорошо известно, что травмы моторной (проекционно-кинестетической) зоны коры приводят к нарушению самого *выполнения* произвольных движений, запрограммированных в гностическом поле, причем программа, план движений при этом не страдает. Несомненно, больной хорошо представляет себе движение, которое он должен выполнить, пытается его осуществить, но не может или почти не может его осуществить из-за повреждения исполнительного механизма. Более того, поскольку обратная связь с периферии функционирует нормально, больной знает, что его суставы не изменили своего положения согласно требованию программы, и потому увеличивает свое психическое усилие, чтобы привести мышцы в действие, — точно так, как мы все делаем, когда наше движение наталкивается на какое-то сопротивление. Содружественное движение парной конечности (часто наблюдаемое в подобных случаях) говорит о том психическом усилии, которое затрачивает больной на безуспешную попытку выполнить движение парализованной конечностью. Если же с течением времени эти нарушения компенсируются, то в результате восстанавливаются и моторные паттерны, и у больного нет необходимости обучаться им заново.

Заслуживает внимания и тот факт, что когда раздражение соответствующих точек обнаженной двигательной коры во время нейрохирургической операции вызывает специфические элементарные движения, больной *никогда* не принимает их за подлинные произвольные движения, вызванные им самим, и чувствует, что они как бы «навязаны» ему против воли; у него возникает точно такое же ощущение, как при искусственном раздражении периферического нерва или мышцы. Такое ощущение «постороннего характера» движения, вызванного раздражением двигательной коры, объясняется тем, что оно не запрограммировано в гностическом кинестетическом поле, а порождено возбуждением лишь исполнительных центров.

Далее, в соответствии с нашей концепцией можно ожидать, что, если у больного парализована конечность в результате повреждения нисходящего пути (например, внутренней капсулы) и одновременно (при обширном поражении) у него нарушена соматическая проприоцепция этой конечности, он не должен осознавать свой паралич. Ведь в этом случае кинестетическое гностическое поле правильно программирует движение, передает команды к его осуществлению, но не получает информации о том, что команда не выполнена. Вследствие этого у больного *должна* возникнуть галлюцинация выполнения движения, протекающая по механизму галлюцинаций в экстероцептивных анализаторах (см. гл. 3, фиг. 40, А).

В клинике все обстоит именно так. Некоторые больные с парезами или параличами отрицают свое заболевание, настаивая на том, что способны выполнять движения пораженной конечностью у них полностью

сохраниена. Невропатологи часто называют этот симптом «анозогнозией» [4]. В большинстве случаев это явление временное, так как зрительная обратная связь замещает утраченную проприоцептивную обратную связь и, удостоверяя отсутствие движения этой конечностью, приучает больного к мысли, что его ощущение движения ошибочно.

Совершенно иные симптомы возникают в тех случаях, когда повреждение локализуется впереди от двигательной зоны и оказывает влияние на отдельные гностические кинестетические поля. Как показано в предыдущей главе, при таких повреждениях (апраксии) нарушается программирование соответствующей категории движений. В этих случаях больной может выполнять определенный двигательный акт, но из-за разрушения соответствующих гностических нейронов не знает, *как* его осуществлять. Так, больной, страдающий кинестетической агнозией рук, — в прошлом бегло писавший на машинке — полностью утратил свое мастерство и мог печатать лишь под контролем зрения, нажимая на каждую клавишу отдельно, как когда-то в самом начале своей практики. Аналогично этому больной с диагнозом кинестетической речевой агнозии («моторной афазии») не способен говорить не из-за повреждения моторно-оральных функций, а потому что у него разрушен механизм программирования речевых паттернов. В отличие от больного с анартрией он не способен *мыслить* словами — он утратил *внутреннюю* речь, что можно обнаружить с помощью соответствующих тестов (см. об этом ниже, разд. 9).

Очень важный вывод, который можно сделать опираясь на нашу концепцию, состоит в том, что с того момента, как группа гностических нейронов, представляющих определенный кинестетический паттерн, сформировалось, оно может включаться через ассоциативные пути независимо от входного сенсорного притока с соответствующей конечности. Иными словами, если даже нарушены или совсем уничтожены каналы обратной связи кинестетической информации, данное движение все-таки может быть запрограммировано и выполнено. Именно поэтому больной, перенесший операцию на мозжечке, не утрачивает способности ни к программированию целенаправленных движений, ни к их осуществлению. Нарушается лишь точность движений, их плавность, ибо в процессе осуществления движений обратная связь действительно необходима, особенно если эти движения сложны и выполняются последовательно. В этом смысле кинестетический гнозис ничем не отличается от слухового или зрительного. Больной, утративший зрение уже после формирования зрительных гностических полей, несмотря на отсутствие первичных зрительных восприятий, в значительной степени пользуется сформировавшимися в его мозгу зрительными образами. Человек, оглохший взрослым, несмотря на утрату слуховых восприятий, пользуется слуховыми образами. То же можно сказать и о больном, который перестает получать поток кинестетической информации после формирования соответственных гностических полей, но сохраняет способность использовать свои кинестетические образы для выполнения тех поведенческих актов, которым он выучился до заболевания. У всех этих больных несовершенство гнозиса, обусловленное отсутствием соответствующих восприятий, затрудняет приспособительное поведение, для которого необходима информация с рецепторов, но этот дефект не препятствует использованию гнозиса как программирующего устройства. Наша концепция позволяет понять и оценить различия между теми, кто утратил восприятия некоторой модальности уже *после* формирования соответствующих гностических нейронов, и теми, у которых имеется тот или иной дефект с самого рождения и чей гнозис не имел условий для развития.

Заканчивая рассмотрение механизмов произвольных движений, мы вновь остановимся на анатомическом строении кинестетической системы и осветим функциональную важность мощных нисходящих путей от коры к мозжечку.

Есть все основания сравнить эти пути с эфферентными путями, свойственными каждому анализатору, назначение которых — управлять сенсорным притоком путем регулирования его интенсивности и «обслуживать» рефлекс нацеливания. Ясно, однако, что такой регулирующий механизм, использующий нисходящие пути, имеет особенно большое значение в кинестетическом анализаторе. Действительно, кора мозжечка, которая представляет собой истинную рецепторную поверхность этого анализатора, должна быть точно информирована о каждом движении, которое запускается программирующими центрами. Сигналы с коры, доставляющие информацию о *программе* того или иного движения, достигают мозжечка несколько раньше приходящих сюда импульсов с мышц, извещающих о *выполнении* этого движения. Очевидно, что сопоставление этих двух потоков информации имеет первостепенное значение для двигательного поведения организма. В самом деле, если два ряда этих сообщений не соответствуют друг другу, то кора мозга должна быть об этом сразу же информирована с тем, чтобы надлежащим образом изменить паттерн движения.

Предположим, мы находимся в какой-то среде, которая оказывает непривычное сопротивление нашим движениям: например, все тело погружено в воду или мы идем, находясь по пояс в воде. В тот момент, когда мы поднимаем руку (или ногу) из воды, создается странное ощущение, будто она стала необыкновенно тяжелой; при погружении в воду она кажется нам необыкновенно легкой (такими же будут, по-видимому, наши ощущения при передвижении на Луне). При таких условиях сигналы, посылаемые на исполнительные органы для осуществления того или иного движения, окажутся неподходящими и не будут соответствовать сообщениям, приходящим в мозжечок с периферии. Мозжечок сразу же регистрирует это несовпадение двух потоков информации, и в кору направляются соответствующие сигналы коррекции.

Так как мозжечок регулирует движения, порождаемые не только кинестетическим анализатором, но и те, которые участвуют в рефлекс нацеливания и зависят от других афферентных систем, то очевидно, что мозжечок имеет двустороннюю связь не только с кинестетической, но и с соматической, зрительной и слуховой зонами коры. Действительно, сопоставление *программы* движений, сопряженных, скажем, со зрительным рефлексом нацеливания (поворот головы и глаз в сторону раздражителя), с фактическим *выполнением* этого движения, что удостоверяется проекцией раздражителя на область центральной ямки, имеет первостепенное значение для животного. Отсюда вывод, что экстероцептивные стимулы, пусть в меньшей степени, чем кинестетические, но так же, как и они, должны иметь представительство в мозжечке — факт, приводивший в смущение многих исследователей, занимавшихся изучением его функций.

9. ПРОГРАММИРОВАНИЕ МОТОРНЫХ АКТОВ В СЛУЧАЕ ИХ ВЫПОЛНЕНИЯ И НЕВЫПОЛНЕНИЯ

Как мы видели выше, Джемс, анализируя психологический механизм произвольных движений, пришел к выводу, что представление о том или ином движении является достаточным условием для его выполнения; что же касается «указания», «приказа» или «разрешения» его осуществ-

вить, то они проявляются в интроспекции не всегда, а лишь в некоторых особых случаях. И далее, согласно Джемсу, если представление о движении *не* влечет за собой его выполнения, это обусловлено только тем, что это представление сдерживается каким-то «антагонистичным одновременно присутствующим в сознании представлением».

Попытаемся разобраться, правильно ли это утверждение Джемса с физиологической точки зрения.

В гл. XI, где подробно анализируется механизм инструментальных двигательных актов у животных, будет показано, что выполнение этих актов является результатом совместного действия познавательных ассоциаций и драйвов. Там будет показано, кроме того, что чем прочнее ассоциация между раздражителем и двигательной реакцией, тем при более низком уровне эмотивной активации проявляется эта реакция.

Мы думаем, что этот принцип, который, как мы уже знаем, характерен для всех ассоциативных процессов, можно экстраполировать и на двигательное поведение человека, а именно: так называемые произвольные движения детерминируются мотивационно точно таким же путем, как и инструментальные реакции у животных. Поэтому нам кажется, что предполагаемое Джемсом «указание», составляющее как раз мотивационный аспект выполнения движения, является обязательным для каждого двигательного акта, вызванного через ассоциации, независимо от того, проявляется ли оно в интроспекции или нет.

Попутно следует добавить, что, как и в отношении других анализаторов (см. разд. 5), такое «указание» уже заключено в самом намерении выполнить движение, а не в его выполнении. Ведь подобно тому, как мы не воссоздаем в своем воображении вкус пищи, если мы сыты, или сексуальные картины, если не испытываем полового влечения, мы не представляем себе и движения, если отсутствует эмоциональная мотивация, облегчающая его возникновение. Как уже отмечалось, сила такой эмоциональной мотивации, необходимой для выполнения данного движения, обратно пропорциональна прочности ассоциативной связи между фактически действующими раздражителями и кинестезисом данного движения.

Приведем для иллюстрации простой пример.

Допустим, мы привыкли вставать по утрам всегда в одно и то же время. Ассоциация между моментом пробуждения и кинестезией всего акта вставания настолько сильна, что все действия при этом мы выполняем почти «автоматически», едва ли осознавая какую-либо их мотивацию. Если, однако, нашему намерению встать противодействует какой-либо фактор, скажем холод в помещении, ревматические боли или просто сонливость, то в зависимости от ситуации либо мы остаемся в постели, либо у нас начнет нарастать мотивация (возникнет весьма отчетливая мысль: «Я опоздаю на работу», либо: «Я же пропущу поезд») и двигательный акт выполняется. Между прочим, эта ситуация точь-в-точь та же, что и в экспериментах на крысах, когда они для получения пищи должны пересечь находящийся под током коридор.

Сложнее обстоит дело в случае оральной кинестезии, участвующего в акте речи. Хорошо известно, что в нашей жизни речь играет двойную роль. С одной стороны, это поведенческий акт — главный способ общения людей и, как таковой, он аналогичен всем другим поведенческим актам, описанным выше (так называемая «экспрессивная речь»). С другой стороны, каждый знает, что все мы наделены способностью к «внутренней речи», или «вербальному мышлению», которая адресуется не к эффекторам, а к другим отделам познавательной системы. В связи с этим возникает важная проблема — понять, каков механизм внутренней речи и почему в отличие от других рассмотренных выше случаев возбужде-

ния кинестетических гностических нейронов внутренняя речь *не* служит выполнению двигательных актов.

Мы не в состоянии дать однозначное решение этой проблемы, но можем предложить две гипотезы для объяснения сущности вербального мышления.

Начнем с того, что когда ребенок только учится говорить, он болтает все, что «ему приходит в голову», т. е. возбуждение его вербальных гностических нейронов сразу же передается на эфферентные нейроны, точно так, как это происходит при других видах кинестетического гнозиса. Становясь взрослее, человек научается «скрывать свои мысли», т. е. подавлять внешние двигательные акты, вызываемые возбуждением кинестетических вербальных нейронов. Таким образом, формируется внутренняя речь.

Часто утверждают, что внутренняя речь связана с очень слабыми сокращениями мышц рта, которые видны на ЭМГ. Это утверждение, скорее всего, ошибочно, ибо даже при общем центральном или периферическом параличе мышц, участвующих в речевом акте, внутренняя речь сохраняется.

Предложенная теория интериоризации речи за счет механизмов торможения согласуется с рядом фактов, наблюдаемых в норме и патологии. Например, можно заметить, что если в обычных условиях мы наедине с собой почти никогда не говорим вслух, то в весьма возбужденном состоянии внутренняя речь становится «внешней». Отсюда — громкие эмоциональные возгласы ярости или страха и длинные громкие монологи перед воображаемым противником. Иногда в процессе какого-то сложного рассуждения, связанного с большим умственным напряжением, также возникает стремление «озвучивать» некоторые мысли. При некоторых формах шизофрении больной непрерывно говорит, не имея слушателей — симптом, называемый «Vorbeireden»; то же наблюдается иногда у стариков. И, наконец, тот факт, что наша внутренняя речь обычно сопровождается очень слабыми сокращениями мышц рта, — все это можно объяснить, как результат недостаточного торможения.

Можно, однако, предложить совершенно иное объяснение механизма интериоризации речи, рассматривая этот процесс не как следствие торможения, а как первичный процесс, протекающий параллельно с внешней речью, но никак не порождаемый ею.

Следует отметить, что переключение с внешней речи на внутреннюю происходит очень плавно, иногда независимо от сознания. Между прочим, есть люди, которые просто ощущают потребность говорить вслух, нередко обращаясь при этом даже к животным. Другие же, наоборот, очень молчаливы, и им приходится делать над собой усилия, чтобы поделиться с кем-нибудь своими мыслями.

Можно предположить, что непосредственное переключение внешней (громкой или шепотной) речи на внутреннюю и наоборот зависит просто от состояния мышц рта и голосовых связок. Так, я замечаю, что, когда во время письма мои губы плотно сжаты, я контролирую то, что пишу, только своей внутренней речью; стоит мне приоткрыть рот, я сразу же начинаю шевелить губами. Интересно, так ли это у других. Итак, мы полагаем, что когда мышцы, закрывающие рот, расслаблены, а голосовые связки натянуты, возбуждение словесно-кинестетических нейронов приводит к громкой речи; если расслаблены и мышцы и голосовые связки, возникает шепотная речь; если же мышцы рта напряжены, имеет место внутренняя речь. Состояние же голосовой щели и мышц рта в значительной мере зависит от конкретных внешних условий и психического состояния; указанным способом речь может легко переключаться с одного типа на другой в виде своеобразного инструментального условного реф-

лекса. Так, присутствуя на собрании, мы говорим громко, обращаясь ко всем, шепотом — обращаясь к соседу и думаем про себя о том, что касается нас одних.

Итак, мы считаем, что состояние мышц рта и голосовой щели относится к тем поведенческим актам, которые приспособляются к соответствующим внешним условиям и внутреннему состоянию, тогда как типы речи (внутренняя, шепотная или громкая) непосредственно определяются указанными состояниями мышц рта и голосовой щели.

Нам представляется, что предложенная концепция применима не только к вербализации, но, вероятно, и вообще ко всем другим видам кинестетического гнозиса. Так, лежа утром в постели и планируя все свои действия на день, можно ясно представить их себе без какой бы то ни было тенденции к непосредственному их осуществлению, просто потому, что занимаемое нами фактическое положение несовместимо с осуществлением этих действий в данный момент. Или же можно заметить, что намного легче избежать даже очень мотивированного движения, если реальная ситуация мешает его выполнению. В самом деле, нередко, чтобы удержать себя от какого-нибудь несоответствующего двигательного акта, достаточно вообразить себе ситуацию, при которой осуществление такого акта затруднено. Улисс, который приказал своим товарищам привязать себя к мачте судна для того, чтобы он не смог сбежать к сиренам,— пожалуй, наиболее выразительный пример подобной ситуации.

Вернувшись к анализу внутренней речи, укажем, что повреждения, локализованные в словесно-кинестетическом гностическом поле, ведущие к «моторной афазии», в отличие от поврежденных проекционной оральной зоны, вызывающих анартрию, влияют не только на внешнюю, но и на внутреннюю речь. Поскольку такой больной, как легко понять, совершенно не способен что-либо сообщить нам о своем состоянии, приходится обращаться к косвенным доказательствам. Приведем в качестве примера один весьма демонстративный случай.

Больная 42 лет перенесла тяжелую травму: удар топором по голове пришелся почти точно на левую фронтальную оперкулярную область. В результате произошла полная потеря речи; однако праксис рук не был нарушен.

Спустя месяц общее состояние больной восстановилось: она была контактна, оживлена, сохранила способность полностью себя обслуживать, каких бы то ни было признаков апраксии или аграфии не отмечалось.

Речь у больной практически отсутствовала, она произносила лишь несколько слов: «да», «нет», «здесь», «боже мой», но произносила их без каких бы то ни было анартрических искажений. Пытаясь говорить, она использовала эти слова в различной последовательности, придавая им живые интонации. Спустя некоторое время, ее словарь несколько расширился; в нем появились такие слова и фразы, как «мистер», «вы знаете?», «не так ли?», «мне кажется». Речь ее состояла лишь из воспроизведения этих слов и фраз в различных сочетаниях. Она, конечно, полностью сознавала, что говорит вовсе не то, что хочет сказать, и сильно страдала от этого. Мимика ее полностью сохранилась, и она пыталась передать свои ощущения и мысли с помощью разнообразных гримас.

Не в состоянии называть предметы, которые ей предъявлялись, она зато всегда показывала их назначение. Ее ответы состояли только из перечисленных выше слов. Не могла она и повторять слова, которые слышала; иногда ей удавалось произнести некоторые гласные. Однако петь без слов больная могла. Довольно хорошо понимая обращенную

к ней речь, она могла выполнить лишь одно из предлагаемых ей нескольких заданий.

У нее сохранилась способность списывать — копировать написанные слова, но написать что-либо под диктовку или написать название предъявленного ей предмета она была не в состоянии. Единственное, что она писала не копируя, — это свою подпись и последовательность цифр, если несколько первых были уже написаны.

Для нашего обсуждения в этом случае особенно важно, что больная совершенно не могла писать слова под диктовку или по указанию на соответствующий предмет, но зато с легкостью копировала написанные слова или записывала некоторую хорошо известную ей последовательность символов. Этот дефект обусловлен тем, что написанию слов под диктовку или письменному выражению своих собственных мыслей предшествует их *внутренняя вербализация*, которую больная утратила. Потерей способности к внутренней речи объясняется утрата способности к выполнению двух различных заданий при полном сохранении способности понимать речь. Каждый из нас хорошо знает, что если нам предстоит выполнить только какое-то одно задание, то мы выполняем его сразу же по команде, принятой на слух; если же мы получаем два задания, то они сначала вербализуются в нашей внутренней речи, и второе задание уже выполняется после ревербализации.

10. ОБЩАЯ ПАТОЛОГИЯ АССОЦИАЦИИ

В тех случаях, когда повреждается путь между двумя гностическими полями, сформировавшиеся ранее связи между нейронами этих полей либо ослабляются, либо исчезают вовсе. Вследствие этого в той или иной степени нарушаются соответствующие ассоциативные процессы. У человека такие нарушения сильнее всего проявляются в речевых ассоциациях. Пожалуй, наиболее демонстративны случаи чистой амнестической афазии, без наслоения «моторной» афазии (словесно-кинестетическая агнозия). Как будет показано в гл. V (разд. 5), эта форма афазии обусловлена повреждением связей между зрительной гностической зоной (Зр) и словесно-кинестетическим гностическим полем. При таком повреждении больной не может назвать воспринимаемые или представляемые им предметы.

Ниже перечислены наиболее характерные особенности расстройств речи, наблюдаемые у таких больных.

1. Нарушение способности называть предметы носит динамичный характер, т. е. ответы больного обычно непостоянны. Так, он иногда называет данный предмет верно, затем, несколькими минутами позже, — неправильно, или наоборот. Общее число правильных ответов довольно широко варьирует от опыта к опыту, что зависит от эмоционального состояния больного, усталости, настроения.

2. При прочих равных условиях вероятность верного называния зависит от того, насколько больному знаком предъявляемый предмет, вызывает ли он какие-нибудь эмоции, а также от того, в каком возрасте он заучил название этого предмета.

3. Латентный период реакции у больных с амнестической афазией обычно больше, чем у здоровых людей, причем продолжительность этого периода опять-таки зависит от того, насколько больному знакомо данное слово.

4. Если такому больному показать несколько знакомых ему предметов, а затем предложить ему быстро называть их, указывая на них в случайном порядке, то раз от разу его ответы будут все хуже и хуже.

5. Больной с амнестической афазией либо совсем не может назвать

предъявленный ему предмет («Я не знаю»), либо может дать ошибочный ответ. В таких случаях он обычно называет предмет одной категории с предъявленным.

6. У некоторых больных с амнестической афазией наблюдается персеверация. Назвав правильно первый показанный ему предмет, он и второй, из той же категории, называет точно так же. Или же одним и тем же наименованием больной навязчиво называет многие предъявленные ему предметы.

Ниже мы приводим выписку из протокола обследования больного, страдавшего относительно чистой формой амнестической афазии, для которого было характерно стремление обязательно дать ответ — любой, правильный или нет.

Предмет, показанный больному

Ответ

Носовой платок	Платок
Ручка	Сигарета
Сигарета	Сигарета
Очки	Сиг...
Монета	Монета
Ключ	Сигарета, нет

Перерыв

Монета	Монета
Сигарета	Сигарета
Носовой платок	Платок
Часы	Монета
Карандаш	Сигарета
Очки	Монета, нет, не монета
Кошелек	Такая вот монета
Ключ	Сигарета
Часы	Монета

Перерыв

Рисунок свиньи	Свинья
Рисунок повозки	Повозка
Рисунок мыши	Маленькая свинья

Нужно подчеркнуть, что понимание услышанных слов и их повторение у этого больного почти не было нарушено, и в тех случаях, когда ему подсказывали начало слова, он тотчас же называл его полностью.

Перечисленные особенности нарушения ассоциаций при амнестической афазии характерны и для других ассоциативных систем. Например, если больной не понимает слышимых слов в результате повреждения связей между слуховым речевым гностическим полем (Сл-Р) и зрительной гностической зоной (гл. V, разд. 2), мы снова отмечаем динамичный характер нарушения, увеличение латентного периода ответов, усугубляющее влияние серии быстрых последовательных испытаний, категоричный характер ошибок (подмена названий предметов одной категории названиями другой) и склонность к персеверации.

Можно ли объяснить эти нарушения, исходя из нашей концепции?

Следует отметить, что все перечисленные симптомы можно разбить на две группы. В первую мы включаем те симптомы, которые просто свидетельствуют о нарушении данного типа связей; к ним относятся: утрата способности давать вообще какой бы то ни было ответ, увеличение ла-

тентного периода его и зависимость ответа от того, в какой мере данный предмет знаком испытуемому, и от эмоционального значения предмета. Для объяснения этих симптомов можно привлечь принцип избыточности, допустив, что чем более многочисленны связи между двумя группами нейронов, тем больше вероятность их сохранения. Тот факт, что в состоянии умеренной активации ответы больного улучшаются, объясняется неспецифическим облегчением принимающих гностических нейронов.

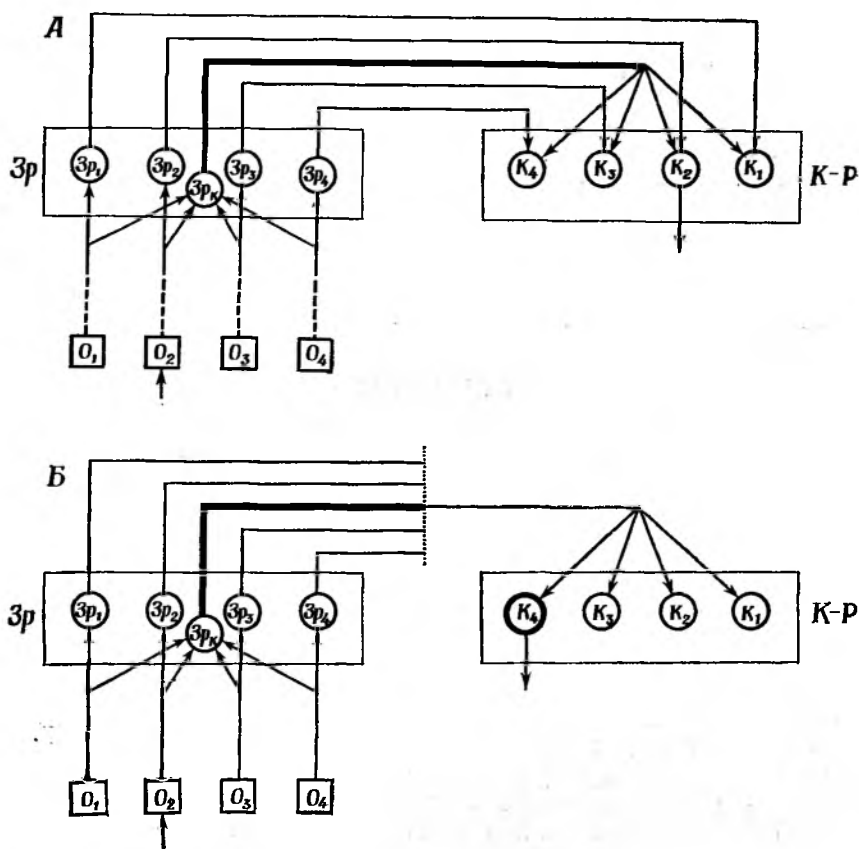
Вторую группу составляют симптомы, связанные с появлением *ошибочных* ответов. Каков же механизм этих ошибочных ответов?

При объяснении этого механизма нужно учитывать два следующих свойства высшей нервной деятельности. Первое, которое мы обсудим подробно в гл. XII, заключается в том, что если восприятие или ассоциация возбуждает какую-то группу гностических нейронов, то это возбуждение более или менее продолжительное время оказывает облегчающее последствие на эти нейроны. Полагают, что это последствие обусловлено функцией примыкающих к гностическим нейронам ревербирующих цепей, которые включаются в действие при возбуждении нейронов. Вторая характерная черта, имеющая отношение к нашему обсуждению, касается структуры гностических нейронов, представляющих различные паттерны стимулов (гл. II, разд. 8 и 9). Напомним, что эти паттерны в гностических зонах представлены двояко: во-первых, нейронами «грубой настройки», представляющими общие свойства всей категории данных паттернов («категориальные» нейроны), и нейронами «тонкой настройки» («индивидуальные» нейроны), соответствующими индивидуальным признакам отдельных паттернов.

Теперь мы можем легко понять механизм возникновения ошибочных ответов при афазии и основные их черты. Возьмем в качестве примера случай афазии, при которой больной неправильно называет предметы. Каждый объект внешнего мира, имеющий определенное название, представлен в зрительной гностической зоне «категориальными» и «индивидуальными» нейронами. Поскольку «категориальные» нейроны участвуют в *каждом* восприятии стимул-объектов определенной категории, то они посылают свои аксоны ко всем словесно-кинестетическим нейронам, соответствующим названиям этих объектов. Что же касается группы индивидуальных нейронов, то они посылают свои аксоны к словесно-кинестетическим нейронам, представляющим конкретные наименования (фиг. 44, А).

При повреждении, затрагивающем проводящие пути, соединяющие гностическую зрительную зону с кинестетическим речевым полем, аксоны «категориальных» нейронов, как более многочисленные, повреждаются в меньшей степени, чем аксоны «индивидуальных» нейронов. Вследствие этого при предъявлении больному объекта, принадлежащего к определенной категории, сигналы, идущие от «индивидуальных» нейронов, могут и не достичь соответствующих словесно-кинестетических нейронов, тогда как сигналы от «категориальных» нейронов, несомненно, достигнут ряда словесно-кинестетических нейронов, представляющих названия предметов данной категории. Именно поэтому больной либо вообще не назовет предмет, если имеет место подпороговое возбуждение нейронов, либо приведет к наименованию в пределах данной категории предметов, которое более близко ему по предыдущему опыту (фиг. 44, Б). Вот почему он может повторить название, сказанное прежде (персеверация); может назвать сходный предмет, обладающий некоторой эмоциональной значимостью (в нашем примере — монета или сигарета); может назвать более знакомый ему предмет, например орех вместо жевачки, лягушку вместо ящерицы или попугая вместо совы. Добавим, что

поскольку у этих больных понимание речи может полностью сохранить-ся, то, произнеся данное слово, больной осознает свою ошибку. Наиболее типичны ответы такого рода. Рисунок ящерицы: «Как это назы-вается, я изучал на уроках биологии..., но это не лягушка; нет, не могу сказать». Рисунок кролика: «Кошка, нет не кошка, не похоже на кошку».



Фиг. 44. Схема связей между зрительной гностической зоной (Зр) и словесно-кинестетическим (речевым) гностическим полем (К-Р).

O_1, O_2, O_3, O_4 — четыре зрительных объекта одной категории; $Зр_1, Зр_2, Зр_3, Зр_4$ — соответствующие «индивидуальные» зрительные нейроны; K_1, K_2, K_3, K_4 — соответствующие словесно-кинестетические нейроны; $Зр_K$ — «категориальный» зрительный нейрон. А. В норме; светлыми линиями показаны связи между «индивидуальными» зрительными нейронами и соответствующими словесно-кинестетическими нейронами; связи между «категориальным» зрительным нейроном и всеми словесно-кинестетическими нейронами, в которых представлены наименования объектов одной категории, показаны жирной линией, чтобы подчеркнуть их огромное количество. Испытуемый правильно называет показываемый объект (O_2). Б. Повреждение путей, связывающих зрительное поле со словесно-кинестетическим. Для простоты предполагается, что все «индивидуальные» связи при этом разрушены, тогда как «категориальные» связи частично сохранены. В результате словесные ответы зависят от временной активации данного словесно-кинестетического нейрона (обведен жирным). Поэтому предъявленный объект (O_2) активирует словесно-кинестетический нейрон K_4 вместо нейрона K_2 . Ответ неправильный.

Рисунок медведя: «Это дикий зверь... я забыл... волк... нет, не волк, а что-то другое»¹.

Следует подчеркнуть, что хотя ошибочные ответы наиболее характерны и многочисленны при повреждении данной ассоциативной системы, они встречаются и в норме, а также на границе нормы и патологии. И если кто-нибудь по эмоциональным мотивам назовет одного человека именем другого или если пожилой человек, говоря о еде, спутает назва-

¹ Все эти примеры мы взяли из недавно опубликованной монографии Марушевского [23].

ния блюд (хорошо понимая все свои ляпсусы), то все эти факты можно объяснить рассмотренными выше механизмами.

Таким образом, наша интерпретация ошибочных ответов при афазии применима к довольно обширной группе явлений, относящихся к ассоциативным процессам. Резюмируя, можно сказать, что если тот или иной стимул-объект, играющий передающую роль в данной ассоциации, представлен в соответствующей гностической зоне «категориальными» и «индивидуальными» группами нейронов, то сигналы, достигающие принимающего гностического поля, могут отклониться и попасть не по назначению на те нейроны, которые по той или иной причине находятся в состоянии повышенной возбудимости. Чем прочнее связи между «индивидуальными» нейронами передающего гностического поля и нейронами принимающего гностического поля, тем более устойчивы ассоциации и тем меньше вероятность ошибки. И напротив, чем значительнее преобладание «категориальных» нейронов над «индивидуальными» или выше возбудимость определенного множества принимающих нейронов, тем больше вероятность ошибочного ответа.

11. ВЫВОДЫ

В двух предыдущих главах мы рассматривали процессы возбуждения гностических нейронов за счет стимуляции рецепторов, здесь же, в этой главе, мы рассмотрели процесс возбуждения этих нейронов через ассоциативные пути. Если возбуждение гностических нейронов сигналами, идущими с периферии, вызывает унитарное восприятие, то возбуждение этих нейронов через ассоциации обычно приводит к возникновению образа. Это психологическое различие между двумя явлениями находит объяснение в физиологическом различии между ними. Отмечалось, что унитарные восприятия возникают тогда, когда сигналы, идущие по афферентной системе снизу к проекционной зоне, вызывают рефлекс нацеливания, приспособляющий сенсорные приборы к оптимальному восприятию данного раздражителя. Этот рефлекс придает переживанию конкретную реальную форму, чего лишены образы. На этом основании было сделано допущение, что возбуждение гностических нейронов совместно с соответствующими проекционными нейронами вызывает восприятие, если же гностические нейроны возбуждаются отдельно, возникают образы.

Исходя из этой гипотезы, можно прийти к выводу, что повреждения афферентной оси на любом уровне, включая и проекционную зону, приводят к утрате восприятий, образы же сохраняются (при условии, если повреждение нанесено после того, как сформировалась данная гностическая зона). Вместе с тем повреждения, локализующиеся в гностических полях, не оказывают влияния на рецепцию раздражителей, но приводят к утрате восприятий и образов данной категории. Этот вывод подтверждается наблюдаемыми фактами.

Следующий вопрос, который мы рассмотрели, касался механизма возникновения галлюцинаций, т. е. процессов, возникающих через ассоциации, но тем не менее имеющих психологические свойства восприятий. Высказано предположение, что в этих случаях возбуждение гностических нейронов через ассоциации передается по нисходящим путям на проекционную зону, что ведет к совместному возбуждению обеих зон. В нормальных условиях этого нисходящего возбуждения проекционной зоны не происходит, ибо она все время «занята» потоком информации, идущей с периферии и блокирующей импульсы гностических полей. Поэтому мы пришли к выводу, что галлюцинации возникают лишь в том случае, когда проекционная зона абсолютно свободна от сенсорного при-

тока. Так происходит, например, в фазе глубокого сна, когда на фоне длительного отсутствия сенсорного притока возникают сновидения, или при состояниях бреда, когда сильное эндогенное возбуждение полностью подавляет афферентный приток.

В тех афферентных системах, гнозис которых недостаточно развит, а потому одни и те же нейроны выполняют и проекционные и перцептивные функции, могут возникать галлюцинации иного рода. Так, в соматестетическом анализаторе возбуждение соответствующих нейронов через ассоциации приводит к характерным галлюцинациям (зуд или боль).

Исходя из этого, можно прийти к выводу, что у животных галлюцинации более распространены, чем у людей, поскольку гностические поля у животных развиты значительно слабее. Внимательное наблюдение за поведением собак в экспериментах по выработке условных рефлексов действительно подтверждает правильность этого вывода. В частности, можно полагать, что стабилизированный условный раздражитель вызывает скорее галлюцинацию безусловного раздражителя, чем его образ.

Сила образов варьирует в довольно широких пределах, что зависит от изобилия связей между передающими и принимающими группами нейронов, от интенсивности возбуждения передающих нейронов и от степени активации данного гностического поля. Во всех других отношениях унитарные образы характеризуются теми же свойствами, что и унитарные восприятия, а именно целостностью, способностью к взаимодействию и наличием антагонизма между образами, которые представлены гностическими нейронами одного поля.

Когда на один гностический нейрон приходят одновременно импульсы, идущие по перцептивным и ассоциативным каналам, происходит суммация двух потоков. Возможны следующие частные случаи такой суммации:

1. Стимул-объект, вызывающий данное восприятие, полностью адекватен и, следовательно, распознается с минимальным латентным периодом. В этом случае ассоциативные сигналы ничего уже не могут добавить к возбуждению этого нейрона (окклюзия, по Шеррингтону).

2. Стимул-объект, действующий на воспринимающую поверхность, неполноценен, а поэтому оказывается неполной и конвергенция сигналов, идущих с периферии, на данный гностический нейрон; тогда импульсы, достигающие этого нейрона через ассоциативные каналы, не блокируются и могут существенно содействовать распознаванию стимул-объекта.

3. Стимул-объект, действующий на воспринимающую поверхность, неполноценен, ассоциации же обманчивы; в этом случае субъект будет воспринимать не подлинный предмет или явление, а другой, которому также соответствует этот паттерн. В результате возникает то, что мы называем иллюзией.

Самый простой метод выявления ассоциаций у людей — самонаблюдение, пригодное в том случае, когда восприятие того или иного стимул-объекта, представленное передающей группой гностических нейронов, вызывает образ стимул-объекта, которому отвечает принимающая группа гностических нейронов. Однако этот метод недостаточно чувствителен, так как во многих ситуациях, прибегая к нему, невозможно выявить существующие ассоциации. Предложены два других экспериментальных метода, по-видимому более надежных. Метод «подмены», при котором воспринимаемый стимул-объект замещается другим и оценивается реакция на неожиданность; и метод ожидания, при котором сопоставляются латентные периоды восприятий ассоциируемых и неассо-

цируемых стимул-объектов. Существует еще одна группа методов выявления ассоциаций, основанных на схеме условного рефлекса и на регистрации вызванных потенциалов; однако эти методы имеют такую же, если не меньшую, чувствительность, что и метод интроспекции.

В отличие от других гностических зон, функция которых — восприятие и передача информации на другие гностические зоны, основное назначение кинестетической гностической зоны — программирование сложных произвольных движений организма. Принцип функционирования: сигналы, идущие от различных гностических полей, достигают определенной группы кинестетических гностических нейронов, если они активированы эмотивной системой и доставляются на проекционные нейроны, откуда по нисходящим путям отсылаются на мышцы. Это происходит потому, что в тот момент, когда гностические кинестетические нейроны возбуждены, соответствующие проекционные нейроны свободны от возбуждения.

Эта концепция подкрепляется целым рядом данных из области психологии и невропатологии. В связи с этим особое значение приобретает выдвинутое еще Джемсом представление об образах как основных, если не единственных, источниках движений (идеомоторный акт). Вместе с тем данные невропатологии показывают, что если при повреждении проекционной кинестетической зоны само программирование произвольных двигательных актов не нарушается, то при поражениях гностической кинестетической зоны программирование этих актов становится невозможным. Повреждение, затрагивающее нисходящую моторную систему, приводит к параличу, который осознается и самим больным, так как каналы обратной связи от парализованной конечности сохраняются: если же это повреждение сопровождается и поражением путей сенсорного притока, больной не чувствует, что у него паралич (и узнает о нем лишь благодаря зрению), ибо он лишен обратной афферентации (анализогнозия).

Параллельно с сигналами, идущими к эффекторам, кора мозга посылает копии этих сигналов в мозжечок. Таким образом, мозжечок получает информацию о программе данного двигательного акта, выработанной гностическими нейронами, и о результатах ее выполнения с эффекторов. Если эти два потока информации не соответствуют друг другу, мозжечок через кору вносит соответствующую коррекцию.

Как правило, ассоциативное возбуждение отдельной группы гностических нейронов приводит к выполнению соответствующего движения. Однако есть многочисленные случаи отсутствия очевидных двигательных актов при возбуждении гностических кинестетических нейронов. Это особенно показательно при так называемой внутренней речи, или вербальном мышлении.

Анализ различий между экспрессивной речью (соответствующие движения рта) и внутренней речью (когда только думаешь словами, не произнося их) позволяет выдвинуть две гипотезы. Согласно первой из них, внутренняя речь формируется на основе экспрессивной за счет торможения внешних двигательных актов, в соответствии со второй определяющими факторами громкой речи, шепота и вербального мышления служат различные состояния голосовой щели и мышц рта.

В отличие от повреждения соответствующей проекционной зоны повреждение словесно-кинестетической зоны приводит к нарушению не только экспрессивной речи, но и вербального мышления. Этот вывод подтверждается рядом фактов; в случае такого повреждения больной утрачивает способность писать под диктовку или от себя (и то и другое требует внутренней вербализации). способность же переписывать, копировать написанное сохраняется.

В случае повреждения путей, соединяющих два гностических поля, соответствующие ассоциативные процессы либо совсем исчезают, либо нарушаются. Эти нарушения выявляются по увеличению латентного периода, и (или) по ошибочным ответам вместо правильных с тенденцией к персеверации. Симптомы эти находят свое объяснение на основании принципа избыточности и исходя из предположения, что «категориальные» гностические нейроны имеют значительно больше связей с принимающими нейронами, чем «индивидуальные» гностические нейроны.

В следующей главе мы рассмотрим отдельные виды связей между различными гностическими полями, которые создаются у людей в их повседневной жизни.

ЛИТЕРАТУРА

1. Fessard A., Gastaut H., Correlations neurophysiologiques de la formation des réflexes conditionnels. In M. A. Fessard, H. Gastaut, A. N. Leontiev, G. de Montpelier, and H. Pieron, eds., *Le conditionnement et l'apprentissage*, pp. 15—90, Paris, Presses Universitaires, 1958.
2. Скороходова О. И., Как я воспринимаю и представляю окружающий мир, Изд-во Акад. педаг. наук РСФСР, 1954.
3. Nielsen J. M., In discussion in L. A. Jeffress, ed., *Cerebral Mechanisms in Behavior*, pp. 183—193, New York, Wiley, 1951.
4. Critchley M., *The Parietal Lobes*, pp. 311—312, London, Arnold, 1955.
5. Von Bonin G. H., Garol H. W., McCulloch W. S., The functional organization of the occipital lobe. In H. Klüver, ed., *Visual Mechanisms*, pp. 165—192, Lancaster, Pa., Cattell, 1942.
6. Bailey P., von Bonin G. H., Garol H. W., McCulloch W. S., Functional organization of temporal lobe of monkey (*Macaca mulatta*) and chimpanzee (*Pan satyrus*), *J. Neurophysiol.*, 6, 121—128 (1943).
7. Dement W., Kleitman N., Cyclic variations of EEG during sleep and their relation to eye movements, body motility and dreaming, *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.*, 9, 673—690 (1957).
8. Moore T. V., *Cognitive Psychology*, Philadelphia, J. B. Lippincott, 1939.
9. Penfield W., Jasper H., *Epilepsy and the Functional Anatomy of the Human Brain*, London, J. and A. Churchill, 1954. (У. Пенфилд, Г. Джаспер, *Эпилепсия и функциональная анатомия головного мозга человека*, ИЛ, М., 1958.)
10. Ribot Th., *The Psychology of the Emotions*, p. 143, New York, Walter Scott Publishing Co., 1911.
11. Конорски Ю., Миллер С., Условные рефлексы двигательного анализатора, в кн. «Труды физиол. лабор. И. П. Павлова», вып. 6, стр. 119—278, 1936.
12. Dobrzecka C., Sychowa B., Konorski J., The effects of lesions within the sensory-motor cortex upon instrumental response to the «specific tactile stimulus», *Acta Biol. Exp. Vars.*, 25, 91—106 (1965).
13. Dobrzecka C., Konorski J., неопубликованные данные.
14. Morrell F., Jasper H. H., Electrographic studies of the formation of temporary connections in the brain, *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.*, 8, 201—215 (1956).
15. Нарбутович И. О., Подкопаев Н. А., Условный рефлекс как ассоциация, в кн. «Труды физиол. лабор. И. П. Павлова», вып. 6, № 2, стр. 5—24, 1936.
16. Brogden W. J., Sensory preconditioning, *J. Exp. Psychol.*, 25, 323—332 (1939).
17. Hilgard and Marquis' *Conditioning and Learning*, Revised by G. A. Kimble, 2d ed., New York, Appleton-Century-Crofts, 1961.
18. Durup G., Fessard A., L'electroencephalogramme de l'homme, *Année Psychol.*, 36, 1—32 (1935).
19. Phillips C. G., Intracellular records from Betz cells in the cat, *Quart. J. Exp. Physiol.*, 41, 58—69 (1956).
20. Purpura D. P., Grundfest H., Nature of dendritic potentials and synaptic mechanisms in cerebral cortex of cat, *J. Neurophysiol.*, 19, 573—595 (1956).
21. Kubota K., Sakata H., Takahashi K., Uno M., Location of the recurrent inhibitory synapse on cat pyramidal tract cell, *Proc. Japan Acad.*, 41, 195—197 (1965).
22. James W., *The Principles of Psychology*, Vol. II, chap. 26, New York, Dover, 1950.
23. Maruszewski M., *Aphasia, the Problems of Theory and Therapy*, Warsaw, 1966.

ОСНОВНЫЕ АССОЦИИ У ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

I. ВВОДНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Все мы знаем, что настоящий этап развития наук о поведении человека и животных характеризуется вполне определенным подходом к феноменам поведения, который ныне глубоко укоренился и часто рассматривается как единственно научный. Подход этот чисто экспериментальный и сугубо искусственный. Когда мы говорим об «искусственности», то имеем в виду, что раздражители, применяемые в наших исследованиях, а также двигательные реакции, которые должен выполнять испытуемый, обычно не встречаются в жизни. В естественных условиях собаке никогда не приходится ожидать появления корма, услышав странные звуки, раздающиеся откуда-то со стороны и не связанные с местонахождением источника пищи; ей никогда не приходится различать два чистых тона, из которых один сигнализирует о появлении пищи, а другой — нет; крысе никогда не требуется прыгать в аппарате Лэшли, выбирая дверцу, обозначенную треугольником, и минуя дверцу с кругом. Это — в отношении афферентной стороны эксперимента. Что же касается эфферентной стороны, то в естественных условиях собаке никогда не приходится для получения корма поднимать заднюю ногу; кошке никогда не требуется для этого чесаться или вылизывать себе под хвостом, а крысе — продолжительное время нажимать на рычаг, следуя простым замысловатым правилам подкрепления.

Можно легко проследить истоки такого подхода. Его развитие началось с того момента, когда И. П. Павлов впервые вместо естественного условнорефлекторного стимула (предъявления пищи) использовал в качестве пищевого условнорефлекторного раздражителя метроном, а Торндайк заставлял кошек чесаться, чтобы их выпустили из клетки.

Как хорошо известно, в наш век это направление исследований широко разрослось, а искусственный характер задач, предъявляемых животным и в равной мере человеку, оказался фактически основным его методом и преимуществом.

Мы ни в коей мере не хотим умалять достоинств этого метода (о нем много говорится во второй части нашей книги), но нам представляется справедливым задать вопрос: следует ли считать это направление единственно приемлемым подходом к изучению проблемы поведения? В конце концов нельзя забывать, что становление нервной системы человека и животных как в филогенезе, так и в онтогенезе происходит под непрерывным давлением внешней среды, которое обеспечивает наилучшее приспособление нервной системы к этой среде. Следовательно, заменив реальные и постоянно действующие факторы искусственными, мы рискуем проглядеть нечто весьма существенное, что может оказаться очень важным для понимания принципов функционирования данного организма. Нам кажется, что пришло время снова стать «натуралистами» и заниматься не только изобретением новых раздражителей, влияющих на животное, и изучением новых реакций, выполняемых при этом животным, но и исследованием реакций, которым природа *уже научила* животное (или человека), и механизмов, которые лежат в их основе.

Мы так и поступали в предыдущих главах, занимаясь физиологическим анализом восприятий и образов, уже имеющихся в арсенале личности, а не навязанных ей искусственно. В этой главе мы будем придер-

живаться того же направления. Посмотрим, какие ассоциации возникли у человека и животных под влиянием факторов внешней среды, действующих согласно законам природы, а не тем условиям, которые созданы и которые выполнимы лишь в рамках экспериментальной камеры.

Как и раньше, основным объектом нашего анализа будет современный человек, воспитанный в условиях современной цивилизации. Ведь, несомненно, именно ассоциации, возникающие у человека, известны нам лучше всего. В самом деле, мы можем проводить наблюдения над самим собой и своими знакомыми практически ежечасно. Наблюдения же над другими видами (которые к тому же попадают при этом в необычные для них условия) ведут лишь немногие специально занимающиеся этим люди и, так сказать, лишь по долгу службы.

Следует помнить, что главным, а быть может, и единственным анатомическим субстратом ассоциаций высшего порядка, возникающих между восприятиями, служат ассоциативные волокна, соединяющие различные участки коры мозга. Играют ли в этом какую-либо роль межталамические связи, нам пока не известно; поэтому мы оставим этот вопрос открытым. Корковые же ассоциативные пути изучались подробно и анатомическими и физиологическими методами (главным образом методом нейронографии). Конечно, соблазнительно было бы сопоставить чисто функциональные *ассоциации*, о которых пойдет речь в данной главе, с фактически существующими анатомическими связями, соединяющими отдельные области коры. Мы, однако, не пойдем на это, и вот по каким соображениям. Во-первых, анатомические данные об интракортикальных связях противоречивы и к тому же далеко не полны. Во-вторых, как указывалось в предыдущих главах, нам еще точно неизвестна локализация различных гностических зон. Ввиду этого мы считаем, что «подгонка» психологического материала к малодостоверным анатомическим данным окажется непродуктивной и будет носить произвольный характер. Только в тех случаях, когда соответствие между двумя группами фактов вполне очевидно, мы будем это учитывать.

Значительная часть излагаемого в этой главе материала посвящена ассоциациям, играющим существенную роль в речи человека. Назначение этой главы — дать общий обзор физиологических механизмов, связанных с осуществлением этой важной и свойственной исключительно человеку ассоциативной функции. Во избежание возможных недоразумений отметим, что мы не будем приводить здесь многочисленные, порой противоречивые литературные данные по этому вопросу и не будем сопоставлять свои выводы с выводами других авторов. Мы попросту изложим материал в соответствии с принятыми нами концепциями. Тот факт, что многие авторы (не все, конечно) на основе своих собственных наблюдений пришли к взглядам, сходным или даже полностью совпадающим с нашими, лишь усиливает нашу аргументацию.

Отметим, что хотя в литературе описаны тысячи случаев различных форм афазии, эта область исследований остается до сих пор зыбкой и неопределенной. Вызвано это по крайней мере тремя причинами. Во-первых, поражения мозга травматической, сосудистой или опухолевой этиологии всегда сложны, и их локализация не соответствует строгим границам функциональных областей. Во-вторых, методы исследования больных сильно разнятся. В большинстве своем они случайны и не строгие и поэтому часто не могут помочь в конкретных случаях, когда требуется сделать определенное заключение о характере расстройства речи. В-третьих, у нас имеются веские основания полагать, что функциональная организация различных аспектов речи у разных людей различна. Она варьирует в широких пределах в зависимости от врожденных особенностей мозга, а также от путей становления данной вербальной

функции. Приведем пример: в одних языках умение читать достигается обучением читать целые слова, в других оно связано с обучением составлять слова из букв. Некоторые люди схватывают значение слова, лишь взглянув на него; другие — посредством слухового образа слова; третьи — прибегают к внутренней или даже внешней речи; четвертые — посредством всех трех предыдущих способов, взятых в различном соотношении. Вследствие этого симптоматика алексической афазии даже при совершенно одинаковых поражениях может оказаться у разных больных различной в зависимости от того, каков механизм чтения в данном конкретном случае. Другой пример. Я начал изучать английский язык в зрелом возрасте, читая тексты. В результате, чтобы понять разговорную речь, мне часто приходится зрительно представлять себе написанными слова, которые я слышу. Так что, если бы у меня развилась зрительная агнозия, то при этом пострадала бы моя способность понимать английскую речь и никто не понял бы, чем это вызвано.

Как будет видно из дальнейшего, мы вернемся к старому методу интерпретации, т. е. займемся тем самым «рисованием схем», которое так сильно критиковали многие авторы. Мы не во всем согласны с этой критикой. Нам думается, что если схемы, которыми пользовались пионеры афазиологии, не точны или ошибочны из-за того, что в то время не было достаточной информации, то это еще не значит, что «виноват» сам принцип; надо просто уточнить схемы. Весьма возможно, что и наши схемы связей, ответственных за речь, тоже не точны; об этом свидетельствует тот факт, что, пользуясь ими, мы не всегда в состоянии объяснить частную симптоматику в каждом конкретном случае. Это вызвано тем, что мы еще не все знаем о гностических зонах, имеющих отношение к речи, и что связи между ними могут отличаться от предполагаемых нами. Однако мы можем с определенностью утверждать, что наш общий подход к афазиологии верен. Следуя этому направлению, можно внести определенный вклад как в понимание механизмов речи, так и в определение правильных путей компенсации в случае расстройства¹ этих механизмов.

Анализируя речь и ее расстройства, мы ограничимся наиболее простыми функциями. Мы не беремся здесь за сложные задачи, так как они потребовали бы слишком много произвольных допущений. Так, мы сознательно опускаем проблемы, связанные с механизмом счета, абстрагирования и т. д. Нас будет интересовать исключительно конкретная речь на самом примитивном уровне ее развития.

Разбирая различные категории ассоциаций, мы будем по отдельности рассматривать ассоциации, не связанные с речью и связанные с ней. Первый тип ассоциаций свойствен часто не только человеку, но и животным; второй — характерен только для человека. Для краткости мы назовем ассоциации первого типа «невербальными», а второго — «вербальными».

Если во время предварительного обучения устанавливаются устойчивые связи, ведущие от какого-то множества нейронов А к группе В, а от нейронов В к нейронам С, то почти наверняка этот путь будет использован и при установлении связей между А и С. Иными словами, связи вида А—С будут не непосредственными, а через нейроны множества В. Этот принцип играет важную роль в развитии речи, и, прибегая к нему, можно объяснить некоторые интересные и причудливые явления. Похоже на то, что этот принцип носит более общий характер и применим к фор-

¹ Таков же подход к проблемам афазии у Н. Гешвинда [19], который высказал недавно предположение, что расстройства речи следует относить к группе синдромов разъединения.

мированию ассоциаций вообще, но прямых доказательств этому пока еще нет.

Наш обзор ассоциаций у человека все равно не будет полон, если даже сознательно не рассматривать все «искусственные» типы ассоциаций, а также те, которые образуются лишь у некоторых групп людей. Наша цель состоит в том, чтобы показать ряд таких ассоциаций, которые, хотя установились у человека не в специальных камерах для выработки условных рефлексов и не подвергались различным видам тренировки в эксперименте, тем не менее представляют большой интерес и позволяют нам понять структуру интегративной деятельности мозга. Эта проблема будет снова рассматриваться в последующих главах. В них мы попытаемся на основании обширного экспериментального материала проанализировать механизм образования ассоциаций, их свойства и различные превращения.

2. АССОЦИИ, НАПРАВЛЕННЫЕ К ЗРИТЕЛЬНОМУ АНАЛИЗАТОРУ

Мы подчеркивали ранее, что больше всего информации о внешнем мире мы получаем через зрительный анализатор. Поскольку имеющие определенное значение паттерны, соответствующие различным стимул-объектам, довольно сложны и многообразны, вокруг проекционной зоны коры сформировалась богатая гностическая система. Сама же эта зона «выродилась» в передаточную станцию, пересылающую на высшие уровни зрительного анализатора те элементы, которые там объединяются. В соответствии с концепцией, предложенной в предыдущей главе, ассоциативная активация гностических нейронов этого анализатора в норме проявляется в виде образов. Галлюцинации же возникают лишь как исключение; они проявляются при полном бездействии проекционной зоны, когда она блокирована на нижних уровнях афферентного пути.

Как сказано в гл. III, можно выделить следующие главные зрительные гностические поля: 1) гностическое поле, в котором представлено зрительное восприятие частей тела, например конечностей и их положения (Зр-К); 2) гностическое поле, соответствующее зрительному восприятию мелких предметов, которые можно брать в руки (Зр-МП); 3) гностическое поле, представляющее крупные предметы, которые воспринимаются только (или главным образом) зрительно (Зр-КП); 4) гностическое поле, соответствующее восприятию человеческих лиц (Зр-Л); 5) гностическое поле, в котором представлены восприятия символов (буквы, числа, слова) (Зр-Сим); 6) гностическое поле, соответствующее зрительным аспектам пространственных отношений (Зр-Пр).

Основные ассоциации, идущие от других афферентных систем к перечисленным полям, представлены на схеме II.

А. Невербальные ассоциации

1. Стереогностико-зрительные ассоциации (С-МП→Зр-МП). Поскольку многие окружающие нас мелкие предметы можно и видеть и брать в руки, у человека, а возможно и у приматов на протяжении жизни устанавливаются прочные связи между соматетическим гностическим полем кистей рук и зрительным гностическим полем, в котором представлены восприятия этих предметов. Благодаря этим связям активация соматетических гностических нейронов, вызванная прикосновением знакомого предмета, немедленно приводит к представлению его зрительно (визуализация). То же самое происходит и у слепых, если только они лишились зрения уже после развития зрительного гнозиса.

Что касается анатомических путей, по которым осуществляются данные ассоциации, то они, по-видимому, идут в составе верхнего затылочного-лобного пучка. Этот пучок, между прочим, соединяет и дорсо-латеральную теменную зону с дорсо-латеральной затылочной.

2. Соместетическо-зрительные ассоциации, относящиеся к положению конечностей (С-К→Зр-К). Поскольку положение конечностей, особенно рук и пальцев, воспринимается и проприоцепторами суставов и зрительно, то между соответствующими гностическими нейронами у человека (и у приматов) устанавливаются прочные связи. В результате, закрыв глаза, мы можем отчетливо представить себе положение каждой конечности, причем особенно ярко представляется положение пальцев и кистей. Насколько прочны эти ассоциации, убедительно демонстрирует метод «подмены», примененный много лет назад Страттоном [1]. Этот автор несколько дней носил очки со стеклами, которые переворачивали изображение вверх ногами и слева направо. Он обратил внимание на то, что руки и ноги часто представлялись сразу в двух положениях. Кроме положений и отношений, в которых он их видел сквозь очки, всегда перед глазами возникало их прежнее, привычное положение, тесно связанное с мышечным и тактильным ощущением. Стоило закрыть глаза или отвести их в сторону, это изображение усиливалось и становилось доминирующим.

Постепенно зрительный образ доэкспериментального положения конечностей становился все более смутным и в конце концов заменился образом, отвечающим новому зрительному опыту. Трудно отыскать более наглядный пример противоречия между зрительным образом положения конечности, возникшим по ассоциации, и его настоящим восприятием.

Такого рода ассоциации формируются в раннем детстве, когда младенец начинает двигать конечностями и разглядывать их. Интересно отметить, что я отчетливо представляю себе зрительный образ положения согнутых пальцев ног, хотя не думаю, чтобы мне часто случалось это видеть. Таким образом, ассоциация, сформировавшаяся в детстве, сохранилась и в зрелом возрасте, несмотря на редкое ее употребление. Вместе с тем, я не могу зрительно представить себе положения и движения языка во рту, так как соответствующие соместетическо-зрительные ассоциации никогда не формировались; однако мне ничего не стоит представить себе язык высунутым из рта, поскольку я иногда видел это в зеркале.

3. Кинестетическо-зрительные ассоциации, относящиеся к мелким предметам, которые можно брать в руки, и к символам (К-К→Зр-МП и К-К→Зр-Сим). Манипулируя различными мелкими предметами, на которые мы при этом смотрим, мы всегда видим результат наших действий: разрезаем лимон — он распадается на дольки, завязываем галстук — видим, как образовался узел, и т. д. В результате между определенными кинестетическими нейронами, представляющими различные движения, выполняемые кистью, и зрительными гностическими нейронами, представляющими результаты этих действий, образуются связи. Поэтому, выполняя какое-нибудь из таких действий вслепую, мы легко можем представить зрительно его результат. Как будет показано позднее, эти ассоциации участвуют во взаимодействии кинестезии со зрением, обеспечивая зрительный контроль за выполнением тонких двигательных актов.

Частным типом такого рода ассоциаций являются ассоциации, связанные с письмом. Процесс письма состоит из совпадающих по времени кинестетических восприятий двигательного акта, связанных с написанием символа, и зрительных восприятий его изображения на бумаге.

Между этими видами восприятий устанавливается прочная ассоциация. В результате, когда мы, закрыв глаза, «пишем» в воздухе пальцем букву или даже не пишем, а только воображаем такую попытку, то у нас тотчас же возникает яркий зрительный образ этой буквы.

Можно предположить, что аналогичные связи сформировались так же между кинестезией двигательных актов и зрительным эффектом изменения положения конечностей ($K-K \rightarrow Зр-K$). Тем не менее мы не особенно уверены в существовании таких прямых связей. Более вероятно, что они проходят через промежуточное соматическое гностическое поле положения конечности ($K-K \rightarrow C-K \rightarrow Зр-K$).

4. Слухо-зрительные ассоциации ($Сл-Зв \rightarrow Зр-МП$, $Сл-Зв \rightarrow Зр-КП$, $Сл-Зв \rightarrow Зр-Л$). Существует обширная категория событий, в которых зрительное восприятие в большей или меньшей степени связано со слуховым. Вот наиболее типичные примеры: видим колокольчик и слышим его звон; видим автомобиль и слышим шум его мотора; видим собаку и слышим ее лай; наконец, видим человека и слышим его голос. В соответствии с этим образуются связи (проходящие, по-видимому, через нижний продольный пучок), которые соединяют гностические нейроны, представляющие различные звуки ($Сл-Зв$) или человеческие голоса ($Сл-Гол$), со зрительными гностическими нейронами, соответствующими объектам, издающим эти звуки. Особенно это относится к виду объекта в тот момент, когда он издает звук (вид лающего собаки или говорящего человека).

Обсуждаемые здесь ассоциации — это источник любопытных эффектов, особенно в наш век радио, которое позволяет часто слышать людей, не видя их. Когда я слышу по радио голос знакомого человека, то сейчас же представляю его зрительно. Вместе с тем, если я слышу по радио голос, который мне знаком и легко различим, но обладателя его я не знаю, то никакого зрительного образа у меня не возникает.

Ассоциации, которые мы сейчас обсуждаем, возможно, имеются не только у человека, но и у животных. И в самом деле, нетрудно убедиться, что если хозяин окликнет свою собаку, находясь вне поля ее зрения, и та, прибежав на зов, вместо хозяина увидит другого человека, то начнет в беспокойстве искать хозяина. Лев, ищущий самку, услышав издали ее рев, вероятно, представляет свою партнершу зрительно.

5. Вестибулярно-пространственно-зрительные ($Лаб \rightarrow Зр-Пр$) и пространственно-кинестетическо-пространственно-зрительные ($К-Пр \rightarrow Зр-Пр$) ассоциации. Беритов [2] недавно показал, что вестибулярная афферентная система во взаимодействии со зрительной афферентной системой играет важную роль в пространственной ориентации как у человека, так и у других видов. В самом деле, если вестибулярный аппарат разрушен, то ни человек, ни животное не может с закрытыми глазами решить даже простейших пространственных задач. В этом случае, человек, например, не в состоянии найти место, которое он до того неоднократно посещал; или, скажем, он не в состоянии пройти по извилистой тропинке, по которой раньше ходил.

Вестибулярное восприятие играет главную роль при пассивном перемещении тела в пространстве, например, когда мы едем в машине, которую ведет другой человек. В ситуациях же лабиринтного типа основное значение имеет кинестетическое восприятие — от глаз, головы и тела. В итоге между этими тремя афферентными системами установились ассоциации, так что они оказались взаимозаменяемыми. Мы приведем лишь несколько примеров, чтобы продемонстрировать существование ассоциаций, связывающих вестибулярное и кинестетическое восприятие, с одной стороны, со зрительным — с другой.

Предположим, я путешествую в поезде, начав свой путь из города, в котором живу. Даже не выглядывая из окна, я все же ярко представляю пространственно-зрительный образ вокзала, который остался позади меня. Если на какой-нибудь станции прицепят паровоз к другому концу поезда и мы поедом в обратном направлении, то я буду совершенно твердо уверен, что возвращаюсь назад. Я ясно «увиджу» вокзал и его окрестности именно впереди меня; я никак не могу вообразить его позади. Наоборот, если поезд делает огромную петлю, не воспринимаемую моим вестибулярным аппаратом, то хоть я и знаю, что возвращаюсь домой, я никак не могу представить себе, что это действительно так. Я абсолютно не в состоянии представить вокзал впереди меня. И только в тот момент, когда около станции увижу деталь знакомого ландшафта, все неожиданно становится на свои места и иллюзия направления исчезает.

Этот пример показывает, в какой мере наш пространственно-зрительный гнозис зависит от вестибулярного восприятия.

Легко показать, что в основе явления, известного под названием «устойчивость внешнего мира», лежат пространственно-кинестетико-пространственно-зрительные ассоциации. Действительно, когда мы водим глазами, поворачиваем голову или вращаемся вокруг своей оси и видим соответствующим образом различные части окружающей нас обстановки, мы совершенно определенно ощущаем, что движемся именно мы, а внешний мир остается неподвижным. (Хольст [3] назвал это явление «*Reafferenz-Prinzip*»). Если же положение глаз или тела изменяется без нашего активного участия, мы уже не испытываем ощущения устойчивости внешнего мира. Если, например, нажать пальцем на глазное яблоко, то окружающие предметы тут же «отпрыгивают» в противоположном направлении; когда мы смотрим из окна быстро идущего поезда, то весь пейзаж в окне «движется» в обратную сторону.

Крайне любопытен и демонстративен еще один случай, когда окружающее становится неустойчивым, хотя мы и выполняем движения глазами или головой активно. Это происходит, когда мы надеваем искажающие очки. Страттон [1] сразу обратил внимание на это. Стоило ему надеть свои очки, перевортывающие изображение, как видимый мир сразу же терял устойчивость. «Если я двигал головой так, чтобы взгляд скользил, то создавалось впечатление не собственного моего движения, как в случае нормального зрения, а одновременно и движения предметов, на которые я смотрел».

Этот факт объясняется очень просто: при движении глаз или головы в поле зрения возникали не те изменения, которые с ними ассоциируются, а прямо противоположные. Поэтому фактически наблюдаемые изменения воспринимались как результат движения окружающей среды. Только постепенно, когда выработались новые ассоциации между движениями и изменениями в поле зрения, внешний мир снова «стабилизировался». Произошло это в результате того, что изменения в нем стали соответствовать ожидаемым. Это еще один пример применения метода «подмены» для выявления ассоциаций.

Следует, кстати, подчеркнуть, что для кинестетическо-пространственно-зрительных ассоциаций решающую роль играет не обратная связь, информирующая о движениях глаз, а само программирование этих движений в кинестетическом гностическом поле. Это подтверждается следующим хорошо известным фактом: если из-за паралича мышц глазного яблока произвольные движения глаза неосуществимы, то человек в таком случае испытывает ощущение, будто то, на что он смотрит, движется в направлении желаемого движения глаз. Вызвано это опять-таки тем, что в соответствии с прочно установившимися ассоциациями чело-



Схема 1



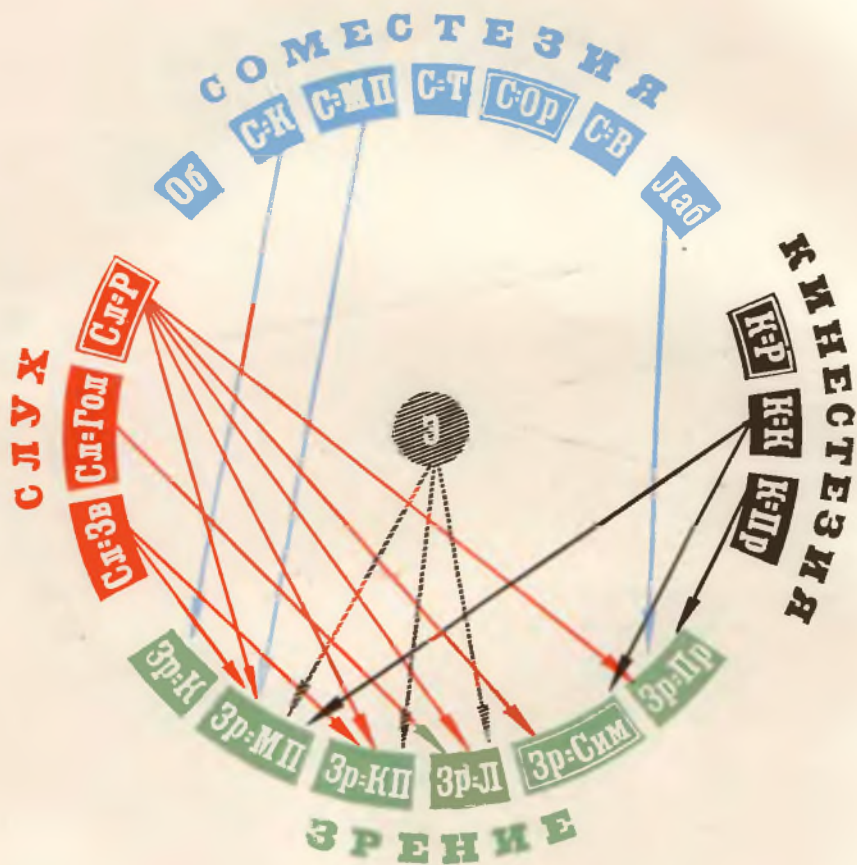


Схема II

З Р Е Н И Е

Зр-дс
Зр-См
Зр-Л
Зр-КП
Зр-М
Зр-К

К И Н Е С Т Е З И Я
К:Р
К:Н
К:ПР

С Л У Х

Сл-Зв
Сл-Гол
Сл-Р

ОБ
С:Н
С:МП
С:Т
С:Ор
С:В
Лаб



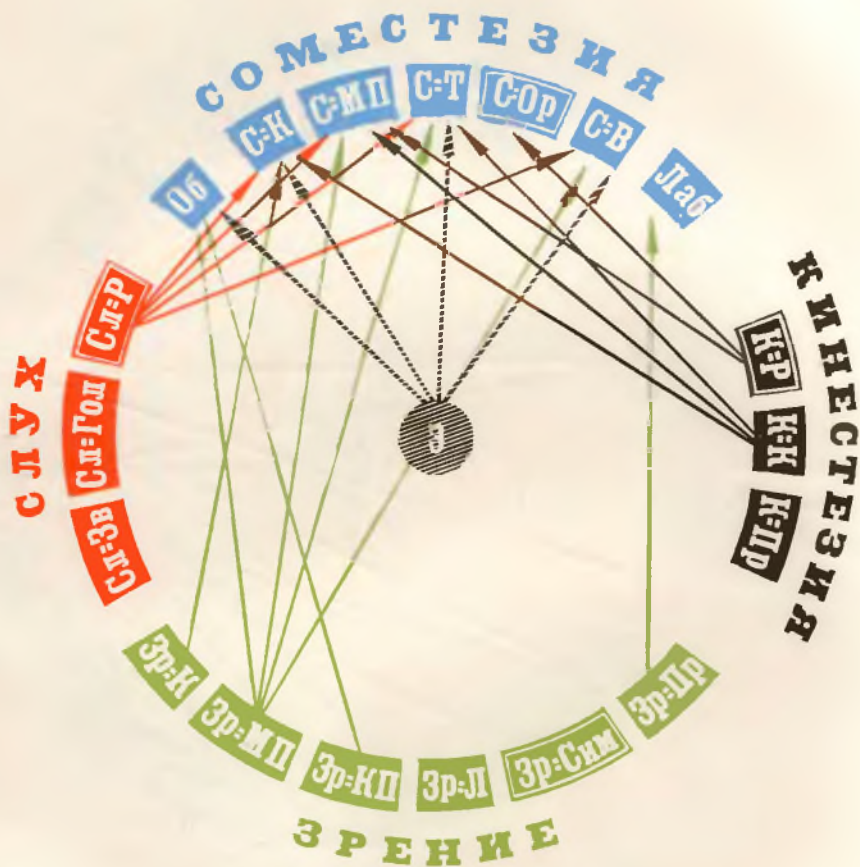


Схема IV

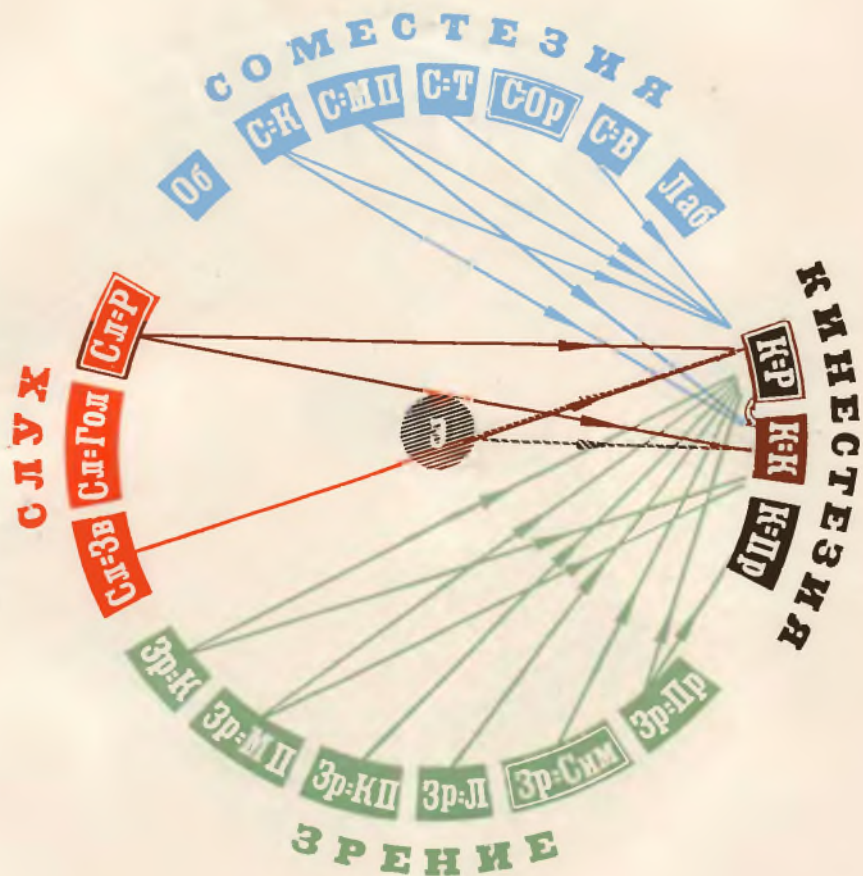


Схема V

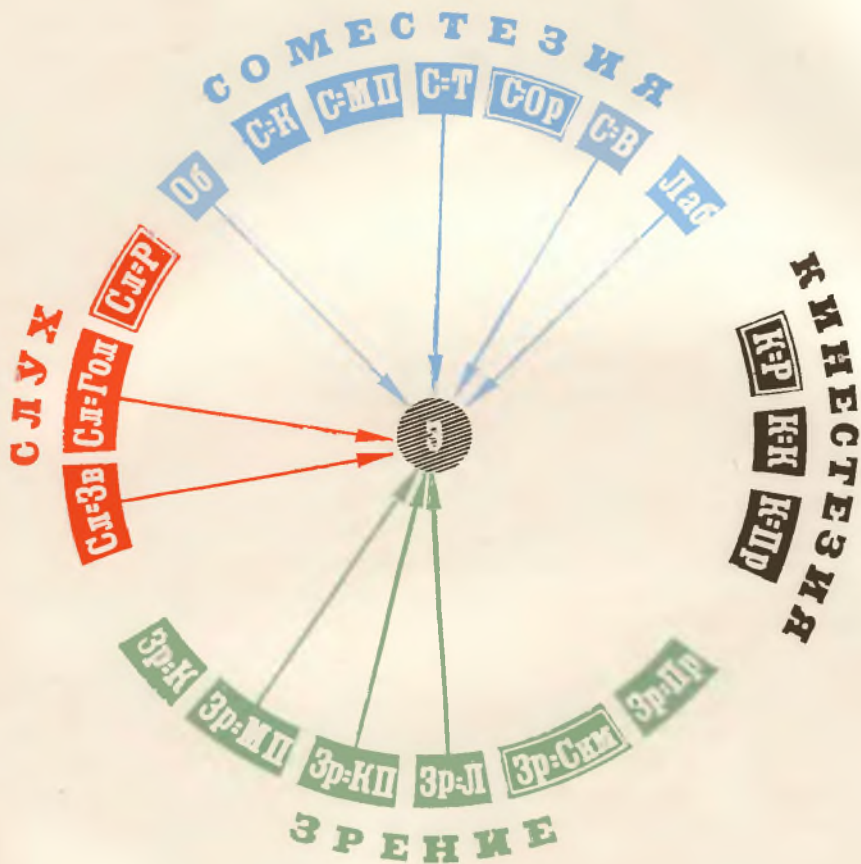


Схема VI

век должен видеть не то, что находится перед ним, а то, что лежит в направлении желаемого взгляда.

Легко показать, что наша способность ориентироваться в пространстве является результатом взаимодействия зрительной и проприоцептивной афферентных систем; решающую роль в этом случае играет кинестезия движений глаза. Например, я сижу с закрытыми глазами за письменным столом лицом к балкону. Мне не составляет труда представить себе обстановку комнаты и картины на стенах справа и слева от меня. Но, воображая левую сторону комнаты, я поворачиваю глаза налево, когда же я воображаю правую сторону,— направо. Я очень часто пытался «взглянуть» (с закрытыми глазами) на левую стену, а зрительно представить себе правую, но из этого ничего не выходило. Точно так же мне не удавалось представить ту часть города (улицы, дома, магазины), которая находилась по правую или по левую руку от меня, если я в тот момент «глядел» в противоположную сторону. Как и раньше, необходимо было повернуть глаза в нужном направлении, пусть даже совсем незначительно. Было бы целесообразно поставить специальные психологические опыты для подтверждения этого явления¹.

Ситуация несколько меняется, когда я пытаюсь воспроизвести длинную цепь зрительных образов, например представить себя выходящим из квартиры и идущим на прогулку. Я последовательно представляю себе, как иду к двери, открываю ее, закрываю дверь, спускаюсь по лестнице, открываю и закрываю входную дверь дома, поворачиваю налево, иду по переулку к улице, вижу улицу, движение на ней, поворачиваю направо к кинотеатру, вижу кинотеатр и т. д. Можно предположить, что эта цепь мысленных событий является результатом взаимодействия зрительных образов, возникающих передо мной, с *кинестетическими* образами совершаемых мной действий. К последним относятся: выход из квартиры, спуск по лестнице, открывание и закрывание дверей, повороты на улице. Эти образы явно не зрительные. Я никогда не видел со стороны, как я их совершаю, и потому они отсутствуют в моем зрительном гностическом поле.

Таким образом, мы приходим к следующему важному заключению: цепи зрительных образов, связанных с нашим локомоторным поведением, представляют собой чередование зрительных и кинестетических образов и/или кинестетического восприятия движений глаз. Чередование это происходит по формуле $K_1 \rightarrow Zp_1 \rightarrow K_2 \rightarrow Zp_2 \rightarrow K_3 \rightarrow Zp_3$. Возникает вопрос: возможно ли установление ассоциаций между последовательными зрительными образами без такого чередования? Нам кажется, что это довольно сомнительно, учитывая, что образы эти антагонистичны друг другу и не перекрываются.

Чередующаяся воображаемая последовательность кинестетических и зрительных образов требует как пространственно-зрительного, так и пространственно-кинестетического гнозиса. Такая последовательность возникает лишь при условии целостности обоих соответствующих гностических полей. Мы неоднократно убеждались, что при пространственно-зрительной агнозии утрачивается способность строить такие последовательности. Большой с такой формой агнозии не может рассказать, как он находит дорогу к знакомым улицам или как расположены комнаты в его доме. Вероятно, то же самое происходит и в случае пространственно-кинестетической агнозии при поражении префронтальных зон; мне, однако, не известны исследования по этому вопросу.

¹ Я знаю только одну экспериментальную работу такого рода. Выполнена она Деккертом [4], который показал, что, когда человек представляет себе качающийся маятник, его глаза действительно движутся то налево, то направо.

Завершая обсуждение, рассмотрим следующий вопрос: играют ли ассоциации, связывающие кинестетические и вестибулярные восприятия со зрительными, у животных ту же роль в пространственной ориентации, что и у человека? Несомненно, что ответ будет положительным. Эксперименты по пространственной ориентации проводились главным образом на крысах. Классические работы Толмана [6] и его сотрудников убедительно показали, что крыса, освоившись с каким-нибудь лабиринтом, хранит его четкую схему в зрительном гнозисе. Судя по ее поведению, мы можем с большой определенностью предположить, что, поворачивая в тот или иной ход, животное зрительно представляет себе, заканчивается ли он тупиком или открыт, короткий он или длинный, в каком направлении будет следующий поворот. Не менее показательны в этом отношении и исследования Майера [7], в которых он пишет о «размышлениях» у крыс; в знакомой обстановке эти животные в состоянии найти путь к пище из любого места, куда их поместят. О работах Беритова мы уже упоминали.

6. Эмоционально-зрительные ассоциации ($\mathcal{E} \rightarrow \text{Зр-МП}$, $\mathcal{E} \rightarrow \text{Зр-КП}$, $\mathcal{E} \rightarrow \text{Зр-Л}$). До сих пор мы говорили о связях, идущих к зрительным гностическим полям от гностических полей других анализаторов. Однако следует помнить, что, помимо гностических афферентных систем, передающих информацию от рецепторов, расположенных в различных стратегических пунктах организма, существует также эмоциональная афферентная система. Система эта несет информацию о тех состояниях, которые контролируют общий характер личности и определяют поведение. Уже отмечалось, что эмоциональное восприятие также образует ассоциации с гностическим восприятием; ассоциации эти особенно прочны, так как их образование связано с сильным эмоциональным возбуждением.

Совершенно очевидно, что ассоциации, связывающие различные эмоциональные состояния со зрительными восприятиями, играют важную роль в жизни животных и человека. Они вызывают яркие зрительные образы всех тех стимул-объектов, появление которых сопровождается данными эмоциями. Голод, например, вызывает ассоциации, относящиеся к зрительному восприятию всего, что связано с едой. Когда нам хочется есть, мы живо представляем образы мест, где когда-либо обедали, или же образы любимых кушаний. Уже подчеркивалось, что драйв голода у нормального человека отличается избирательностью, что он зависит от потребностей организма, а также от условных факторов. В силу этого и образы, которые мы переживаем, специфичны и определяются характером драйва голода. Например, девочка, у которой бывали гипогликемические кризы, говорила мне, что во время приступов у нее «перед глазами все время мелькают конфеты».

Не менее ярки образы, вызываемые сексуальным драйвом. Они относятся обычно к лицам противоположного пола (вообще или конкретным) и к различным событиям из области сексуального опыта. И в этом случае мы имеем дело с вполне определенными специфическими образами. Зависят они от некоторого общего сексуального влечения или же от влечения к конкретному лицу.

Мы уже говорили, что особенно яркие зрительные образы, носящие порой навязчивый характер, связаны с драйвами в сфере защитной активности, такими, как страх, ужас, отвращение и т. д.; образы каких-либо трагических происшествий, неожиданных нападений, встреч со змеей и т. п. Общеизвестно, что, пережив такой инцидент, люди стремятся снова и снова рассказать о нем любому, кто согласится их выслушать. Объясняется это тем, что они каждый раз заново переживают яркий зрительный образ происшедшего.

Часто приходится слышать, что во время смертельной опасности перед глазами человека проходит вся его жизнь. Прекрасное описание такого эпизода приводит Страттон (цитируется по Янгу [8]). Речь идет о летчике, самолет которого на какое-то время потерял управление. Вот выдержки из его рассказа.

«За время падения я снова пережил больше событий из своей жизни, чем можно было бы перечислить. Они шли правильной чередой во времени, были очень отчетливы. Я не могу сказать, чтобы что-нибудь было неправильно...

Я видел себя малышом (в возрасте трех с половиной лет), когда мать оставила меня одного дома, а сама ушла в школу, где она преподавала...

Затем я (четыре лет) играю под грушевым деревом во дворе у бабушки. Бросая разные предметы в маленьких цыплят, я случайно убил одного. Потом я его закопал, очень расстроенный тем, что сделал...

Затем (девять лет) очень холодная ночь в Канзас-Сити. Мы застряли ночью в трамвае из-за сильного снегопада...

Плыву в ледяной воде озера в полночь на пари (следует подробный рассказ об этом эпизоде)».

Как видно из приведенного отрывка, все события явно связаны с тревогой или горем. По ассоциации с сильным чувством страха перед глазами человека «проплывали» все эмоционально сходные ассоциации, яркость которых зависела от силы реально пережитых эмоций.

Есть основания предположить, что в основе механизма сновидений лежат такого же рода эмоционально-зрительные ассоциации. Согласно нашей точке зрения, природа глубокого сна такова. Субъект почти полностью отключен от сенсорной информации в результате торможения ядер переключения, ведущих к гностическим полям определенных анализаторов (явление, совершенно отличное от «лишения сенсорного притока»); происходит также отключение большинства эфферентных выходов вследствие активизации тормозной ретикулярной системы. Отсюда не следует, однако, что центральные нервные процессы инактивируются (как при наркозе) или затормаживаются полностью. Напротив, в мозгу продолжается интенсивная деятельность, главным образом эмоциональная, в значительной степени освобожденная от фактических сенсорных входов и приводимая в действие благодаря функции ревербирующих нейронных цепей. Таким образом, все скрытые эмоции и соответствующие ассоциации, которые в бодрствующем состоянии подавлялись умственными процессами, связанными с событиями реальной жизни, «пробиваются» на поверхность. Через ассоциации они активируют те множества гностических нейронов, которые связаны с соответствующими группами эмоциональных нейронов. Такая ассоциативная активация гностических нейронов принимает форму не образов, а галлюцинаций. Выше мы объясняли это явление (см. гл. IV) блокадой сенсорного входа данного анализатора при сохранении возможности его активации из соответствующих гностических полей.

Из разнообразных анализаторов, гностические нейроны которых связаны с эмоциональными, самое видное место, по крайней мере у человека, занимает, пожалуй, зрительный анализатор, поскольку через зрение мы получаем максимум информации о внешнем мире. Соответственно у людей сновидения представляют собой самое обычно явление; в них отражаются эпизоды нашей жизни, ассоциирующиеся с эмоциями. Поэтому, когда мы голодны, нам снятся вкусные кушанья; под влиянием сексуального драйва мы видим эротические сны; когда мы в состоянии тревоги, нам снятся экзамены.

Есть все основания предположить, что зрительные образы, вызываемые эмоционально-зрительными ассоциациями, свойственны не только людям, но и высшим животным. Так, во время течки собака, вероятно, видит образы других собак; когда собака голодна, она видит мясо; мысленно представляет зажженную лампу, когда этот раздражитель становится в эксперименте сигналом, оповещающим о том или ином эмоциональном событии. Убедительное доказательство того, что такие образы у собак действительно имеются, приводит Беритов [2]. Если, например, начать кормить собаку, а затем увести ее, не дав доест до конца, то животное, как только его отпускают, обязательно возвращается к кормушке. Оно, несомненно, поступает так потому, что у него сохраняется зрительный образ недоеденной пищи. Если понаблюдать за спящими собаками, то создается определенное впечатление, что они время от времени видят яркие эмоционально окрашенные сны.

Б. Вербальные ассоциации

Из всех ассоциаций, участвующих в речевой деятельности, к зрительному анализатору направлены только те, которые связывают слышимые слова и обозначаемые ими зрительные стимул-объекты. Эти ассоциации идут почти ко всем зрительным гностическим полям. Так, звукам, представляющим слова, обозначающие мелкие предметы, которые можно взять в руки, соответствуют ассоциации Сл-Р→Зр-МП; крупным предметам, воспринимаемым исключительно зрением,— Сл-Р→Зр-КП; лицам людей — Сл-Р→Зр-Л; символам или буквам — Сл-Р→Зр-Сим, а зрительным пространственным отношениям, которые обозначаются словами «под», «над», «рядом», «около», «дальше»,— ассоциации Сл-Р→Зр-Пр. Благодаря этим ассоциациям мы понимаем слышимую речь. Естественным, не все стимул-объекты воспринимаются зрительным анализатором, поэтому часть слов — те, что обозначают вкусовые ощущения, текстуру, части нашего тела, действия, звуки,— мы понимаем благодаря ассоциациям с другими видами восприятий. И все же большинство слов, обозначающих конкретные предметы или действия, образуют ассоциации с соответствующими зрительными восприятиями.

Интересно рассмотреть типы зрительных образов, возникающих перед глазами, когда мы слышим различные слова. Если мы слышим слово, обозначающее какой-нибудь определенный объект, например имя знакомого, то мы зрительно представляем его. Происходит это потому, что звук активизирует через ассоциацию группу зрительных гностических нейронов, в которых представлен внешний вид этого знакомого. Если же мы слышим слово, обозначающее целый класс объектов,— кресло, часы, автомобиль, лошадь,— то здесь возможны два варианта. Если по каким-либо причинам происходит подпороговая активация зрительных гностических нейронов, представляющих некоторый частный объект этого класса, мы видим конкретный объект (например, свои часы, лошадь, которую вчера видели на лугу, и т. д.). В противном случае мысленно видится обобщенный образ, представляющий целую категорию восприятий, о которых шла речь в предыдущей главе.

Следует, однако, помнить, что если даже слышимое слово не вызывает сразу же образа соответствующего объекта, то это еще не означает отсутствия ассоциаций. Существуют определенные методы, которые позволяют выявлять такие ассоциации, в частности метод «подмены».

Ввиду того что аудиовербальное гностическое поле локализовано только в доминантном полушарии и не граничит со зрительными гностическими полями, соответствующими восприятию предметов, может вполне случиться так, что связи между полями разрушаются, а сами

поля при этом не страдают; у такого больного не будет аудиовербальной агнозии, т. е. звуки речи он сможет опознавать нормально; не будет у него и зрительной агнозии, т. е. он сможет зрительно опознавать различные предметы и знать их назначение. Тем не менее у него не будет никаких ассоциаций между словами, которые он слышит, и зрительными стимул-объектами, которые обозначаются этими словами. Такое расстройство обычно называют сенсорной, или слуховой, афазией. Мы назовем его слухо-зрительной афазией, чтобы подчеркнуть, какие именно связи затронуты.

Обычный метод испытания таких больных заключается в следующем. Во-первых, нужно удостовериться, что у больного нет ни аудиовербальной агнозии (просим его повторить слова, которые он слышит), ни зрительной агнозии (просим его назвать предметы или, по крайней мере, указать их назначение). Затем предъявляем ему несколько хорошо известных предметов и произносим вслух название одного из них. После этого просим, чтобы он (жестом) показал на названный предмет. Здоровые люди немедленно укажут соответствующий предмет, больные же, страдающие слухо-зрительной агнозией, этого не сделают. В тяжелых случаях они не смогут идентифицировать ни одного предмета — либо просто не будут отвечать, либо будут давать чисто случайные ответы. В менее тяжелых случаях больные в состоянии верно указывать предметы, но делают это после колебаний и легко сбиваются, если предъявлять предметы в быстром темпе. Примечательно, что больные обычно не могут обучиться отвечать правильно при повторении одних и тех же тестов; наоборот, они дают более правильную реакцию в начале испытаний и все больше путаются в конце.

Если больной в состоянии говорить связно настолько, что может объяснить свой дефект, то он жалуется, что слова потеряли для него всякий смысл, как если бы их произносили на иностранном языке. Все же он может отличать знакомые слова от чистых неологизмов, что невозможно при аудиовербальной агнозии.

Превосходное описание больных с относительно чистой формой слухо-зрительной афазии, без агностических симптомов, приведено в статье Столяровой-Кабелянской [9], откуда мы и приводим следующие данные.

Четверо описанных больных были в состоянии различать звуки речи (фонемы), даже такие схожие, как «ба—па», «да—та», «ва—фа», «па—ба—бапа». Если слово искажали, они сразу же чувствовали это. Когда больной слышал, например, бессмысленное слово «лиздок», он говорил: «Лиздок? Не слыхал этого. Листок — это иначе, это я знаю, в этом есть смысл». Они правильно повторяли как знакомые слова, так и неологизмы. Некоторые из них могли писать (с небольшими ошибками) под диктовку. Их спонтанная речь была сравнительно нормальной, без парафазий; они без труда называли предметы, которые им показывали. Все это говорит о том, что у них не было ни слуховой, ни зрительной агнозии.

Вместе с тем их попытки понять речь или даже отдельные слова оканчивались почти полным провалом. Приведем несколько примеров. Больного просят дотронуться до воротника. «Как? Воротник? Что это такое? Я не знаю, не помню». Другого больного просят показать пол. «Пол? Где пол?» Он указывает на окно. Просят другого показать пол. «Пол, пол, пол. Это стена, нет, все-таки пол. (Показывает на стену.) Нет? Может быть, это? (Указывает на потолок.) Нет? Пол... пол... а, прошу прощения, вот он». Указывает на пол по прошествии почти двух минут.

На аутопсии в одном из этих случаев было обнаружено, что «задние части первой височной извилины и пути, идущие от поля 22 к извилине

Гешля, сохранены, пути же, идущие от второй височной извилины к затылочной области, полностью разрушены».

Приведем выписку из протокола проведенного нами обследования. Больной — мужчина 51 года с тромбозом конечной ветви средней мозговой артерии, страдавший «чистой» слухо-зрительной (и в меньшей степени слухо-соместетической) афазией. Здесь мы обратим внимание лишь на его способность понимать слышимую речь; о прочих же характеристиках его речи мы еще будем говорить ниже.

Когда перед ним положили несколько предметов повседневного обихода и попросили показывать называемые, оказалось, что он почти не способен к этому. Например, ему называют: «Ложка». — «Вот, в некотором смысле, ложка (показывает на карандаш) — ложка для письма». — «Часы». — «Пожалуй, вот это часы» (правильно). — «Расческа». — «Расческа, расческа, вот, в некотором смысле, расческа (берет связку ключей), одна расческа, вторая, третья, много расчесок». — «Спичка». Он показывает на ручное зеркало и говорит: «В некотором смысле, это спичка». Отвечая, он все время колебался и никогда не был уверен, что отвечает правильно; было очевидно, что ответы он давал совершенно случайно. Вместе с тем он справлялся с заданием гораздо лучше, когда мог читать название предмета или когда его просили, прежде чем указать на предмет, написать, как он называется.

Симптоматика у таких больных явно отличается от симптоматики у больных с аудиовербальной агнозией. Последние были не в состоянии различать сходные по звучанию слова и фонемы и не могли повторить их.

В заключение подчеркнем еще раз, что способность понимать основывается не только на аудиовербально-зрительных ассоциациях, но также и на тех, которые связывают слышанные слова с раздражителями других модальностей. Таким образом, если окажется, что больной вполне хорошо понимает слова, обозначающие части его собственного тела, действия или даже мелкие предметы, которые можно брать в руки, а слова, обозначающие предметы, воспринимаемые исключительно зрением, значительно хуже, то это должно означать следующее: все связи аудиовербального гностического поля с другими гностическими полями остались неповрежденными, нарушились лишь его связи со зрительным гностическим полем.

К обсуждаемым здесь нарушениям вполне применим принцип избыточности (об этом уже говорилось в предыдущих главах). Этим можно объяснить, почему обыденные слова, усвоенные в раннем детстве, или слова, несущие эмоциональную нагрузку, понимаются лучше, нежели те, которые редко употребляются или недавно усвоены.

3. АССОЦИИ, НАПРАВЛЕННЫЕ К СЛУХОВОМУ АНАЛИЗАТОРУ

В гл. III мы говорили, что слуховой гнозис может быть разделен на три основные категории: представляющую различные звуки внешнего мира (Сл-Зв); представляющую различные человеческие голоса и интонации (Сл-Гол); представляющую слышимые слова (Сл-Р). На схеме III приведены основные связи, идущие к этим полям от других анализаторов.

А. Невербальные ассоциации

1. Зрительно-слуховые ассоциации (Зр-МП→Сл-Зв; Зр-КП→Сл-Зв; Зр-Л→Сл-Гол). Из собственного опыта мы хорошо знаем, что зрительное восприятие объектов, являющихся источником звуков, и особенно вид объектов в самый момент звучания (говорящий человек, лающая

собака, звенящий колокольчик) вызывает соответствующие слуховые образы. О строгом соответствии между видом человека (особенно его лицом) и его голосом мы уже говорили ранее.

2. Эмоционально-слуховые ассоциации (Э→Сл-Зв; Э→Сл-Гол). Другие связи, ведущие к гностическим полям представительства звуков и голосов, берут начало в группе эмоциональных нейронов. Такого рода ассоциации могут, например, вызывать образы звуков, связанных с приготовлением пищи, в том случае, если мы голодны; навязчивый образ пронзительного крика возникает при состоянии страха или ужаса.

Б. Вербальные ассоциации

1. Словесно-кинестетическо-аудиовербальные ассоциации (К-Р→Сл-Р). В основе этих ассоциаций лежат связи, идущие от кинестетического речевого поля, расположенного во фронтальной части *орегсульт* (центр Брока), к слуховому речевому полю. В предыдущей главе мы отмечали, что нейроны кинестетического речевого поля активируются, когда мы говорим вслух или думаем про себя («внутренняя речь»). Когда ребенок начинает говорить, его речь сопровождается слуховой обратной связью. Вследствие этого образуются связи между кинестетическим речевым полем и слуховым речевым полем. Эти связи формируются по принципу строгого соответствия, т. е. каждому множеству нейронов кинестетического поля соответствует определенное множество в слуховом поле.

Существование таких связей легко обнаруживается интроспекцией. Это, конечно, невозможно сделать, когда мы говорим вслух, так как слуховое восприятие произнесенного слова подавляет его слуховой образ. Однако, когда мы размышляем про себя, слуховые образы нашей речи выступают весьма отчетливо. Эксперимент бывает особенно успешным, если мы повторяем про себя строки любимых стихов или произносим в уме подготовленную речь. Словесно-кинестетическо-аудиовербальные ассоциации ясно проявляются также во время письма. Написанию слова предшествует его внутренняя вербализация, которая передается в аудиовербальное гностическое поле и вызывает слуховой образ.

Слова внутренней речи произносятся обычно нашим собственным голосом, но не всегда. Если мне, например, приходилось слышать любимые стихи в исполнении хорошего актера, то, повторяя их потом про себя наизусть, я отчетливо слышу *его* голос. Точно так же, читая речь, произнесенную человеком, голос которого нам знаком, мы слышим этот голос с соответствующими тексту интонациями.

Можно предположить, что анатомическим субстратом словесно-кинестетическо-аудиовербальных ассоциаций служит дугообразный пучок, соединяющий именно фронтальную часть *орегсульт* с первой и второй височными извилинами (см. разд. 5).

2. Аудиовербально-звуковые ассоциации (Сл-Р→Сл-Зв). Существуют слова, обозначающие различные звуки: звон, гром, лай и т. д. Если мы слышим такое слово и понимаем его, это значит, что мы можем вообразить звук, обозначаемый этим словом. Небольшая категория такого рода ассоциаций связана со специальным случаем понимания речи.

3. Зрительно-аудиовербальные ассоциации (Зр-МП→Сл-Р; Зр-КП→Сл-Р; Зр-Л→Сл-Р). Нетрудно убедиться, что если мы смотрим на какой-нибудь знакомый предмет, то легко можем воспроизвести в уме слуховой образ его названия. Возникает вопрос: каким образом это осуществляется? Происходит ли это благодаря прямым связям зрительного гностического поля с аудиовербальным, или же мы сначала производим название предмета в уме благодаря прямым зрительно-словесно-

кинестетическим связям и лишь тогда мысленно слышим его. Последнее осуществляется посредством кинестетико-слуховых связей, о которых мы только что говорили.

По-видимому, чисто психологический анализ не может дать определенного ответа на этот вопрос. Известно, однако, что больные с «моторной» афазией, у которых полностью утеряна внутренняя речь, поглядев на предмет, вполне могут представить слуховой образ его названия. Доказывается это так: показываем больному знакомый предмет, и, когда он тщетно пытается назвать его, подсказываем название, но неверное. Больной тотчас же энергично возражает, чем обнаруживает, что он имел в виду не это слово. Напротив, когда мы правильно называем предмет, больной сразу же соглашается, испытывая при этом большое облегчение. Наблюдая за поведением больного, приходишь к твердому убеждению, что у него возникает слуховой образ правильного названия (так как зрительно-аудиовербальные ассоциации интактны), но он не в состоянии передать этот образ на словесно-кинестетическое поле.

Огромное значение этих ассоциаций для нормальной речи мы обсудим ниже.

4. Ассоциации внутри аудиовербального поля (Сл-Р→Сл-Р). Когда мы слушаем знакомый текст (стихи, например) и читающий допускает ошибку, мы немедленно ее замечаем. Это говорит о том, что аудиовербальные образы слов, принадлежащие к заученной наизусть последовательности, образуют между собой в слуховом речевом поле ассоциации. Тогда данный слуховой образ вызывает следующий и т. д. Значение таких ассоциаций будет обсуждаться позднее.

4. АССОЦИИ, НАПРАВЛЕННЫЕ К СОМЕСТЕТИЧЕСКОМУ АНАЛИЗАТОРУ

Как было показано при обсуждении ассоциаций, направленных к зрительному анализатору, у приматов его функция связана с функцией соместетического анализатора. Объясняется это тем, что оба анализатора участвуют главным образом в анализе объектов внешнего мира. Зрительный анализатор получает информацию об объектах, находящихся на некотором расстоянии от наблюдателя; соместетический же анализатор (включая и вкусовую чувствительность) получает информацию об объектах, находящихся в непосредственном контакте с организмом. Обыкновенно мы сначала видим предмет, а только потом трогаем или пробуем его на вкус. В силу этого можно предсказать, что основная масса связей направлена от зрительных гностических полей к соместетическим полям. Так оно и есть на самом деле. Соместетическо-зрительные ассоциации рассчитаны на то, чтобы охватить посредством зрительного образа то, что уже схвачено соместетическим восприятием. Для человека они не имеют жизненно важного значения (исключение составляют слепые) и представляют скорее клинический интерес. Ассоциации же, идущие в противоположном направлении, гораздо более важны: они позволяют субъекту *предвидеть*, каковы непосредственные свойства предмета, еще до того, как этот предмет придет в контакт с организмом. Это относится и к осязательным, и к вкусовым свойствам объектов.

В гл. III мы рассмотрели соместетический гнозис. В соответствии с этим можно выделить следующие гностические поля соместетического анализатора (схема IV): 1) гностическое поле, представляющее положение различных частей нашего тела и конечностей (С-К); 2) гностическое поле, представляющее мелкие предметы, которые можно брать в руки и распознавать ощупыванием (С-МП); 3) гностическое поле, представляющее «покровную», тактильную чувствительность кожи (С-Т);

4) вкусовое гностическое поле (С-В); 5) гностическое оральное поле, представляющее положение мышц рта и гортани при произнесении фонем (С-Ор). Для удобства мы включим сюда также: 6) вестибулярную чувствительность (Лаб) и 7) обонятельную (Об). Следует еще раз отметить, что покровный и, вероятно, вестибулярный гнозис частично представлены в самих проекционных полях. Поэтому активация соответствующих нейронов через ассоциации будет вызывать скорее не образы, а галлюцинации.

А. Невербальные ассоциации

1. Зрительно-стереогностические ассоциации (Зр-МП→С-МП). Эти ассоциации связывают внешний вид мелких предметов, которые можно брать в руки, с их соматетическими аспектами (стереогнозис). Разрушение соответствующих связей должно привести к невозможности идентифицировать предметы, воспринимаемые зрительно и ощупыванием.

2. Зрительно-покровные ассоциации (Зр-МП→С-Т). Это очень большая категория ассоциаций, позволяющих по одному виду предметов, не прикасаясь к ним, заранее представить себе свойства их поверхности. В самом деле, если мы видим знакомые предметы, мы по их внешнему виду определяем, шершавые они или гладкие, выпуклые или вогнутые, мягкие или твердые, легкие или тяжелые. Если в таких случаях оказывается, что наши предположения ошибочны, возникает законное чувство удивления. Если прикосновение к предмету вызывает боль или зуд, то соответствующие ощущения, вызванные ассоциациями, особенно ярки, а так как они примитивного характера, то порождают галлюцинации. При виде направленного на вас лезвия остро наточенного ножа, может возникнуть галлюцинация боли, особенно если вы недавно таким ножом порезались. Об ощущении зуда при виде насекомых-паразитов уже упоминалось в одной из предыдущих глав.

3. Зрительно-соматетические постуральные ассоциации (Зр-К→С-К). Эти ассоциации связывают зрительный аспект положения конечности с соматезией ее положения. Конечно, в естественных условиях обнаружить такие ассоциации невозможно, так как чувство положения конечности всегда сопутствует ее зрительному восприятию. Однако, надев очки с искажающими стеклами, можно добиться, чтобы тесная связь между этими ассоциациями нарушилась (метод «подмены»).

4. Зрительно-вкусовые ассоциации (Зр-МП→С-В). Общеизвестно, что когда мы голодны, то при виде пищи, которую мы собираемся есть, возникает яркий вкусовой образ этой пищи. Как будет показано в следующей главе, именно образ пищи, а не сам голод вызывает слюноотделение. Или при виде человека, сосущего ломтик лимона, возникает отчетливый образ кислого вкуса во рту (даже галлюцинация), и этот образ точно так же вызывает слюноотделение.

Поскольку вкусовые образы (или галлюцинации), порожденные ассоциациями, вызывают те же самые внешние реакции, что и реальное восприятие пищи и кислоты, то этим ассоциациям было уделено особое внимание. Под именем условных рефлексов они зажили самостоятельной научной жизнью, и на их основе были проведены сотни исследований, посвященных объективному изучению ассоциативных процессов. Этими ассоциациями мы займемся подробно в следующей главе.

Конечно, со вкусовыми восприятиями могут ассоциироваться не только естественные зрительные раздражители, но, как уже известно из специальных экспериментов, и любые другие раздражители или их следы. Но так как мы рассматриваем здесь лишь типичные ассоциации, формирующиеся в течение нормальной человеческой жизни, все прочие ассоциации мы не будем включать в наш перечень.

5. Зрительно-обонятельные ассоциации (Зр-МП→Об; Зр-КП→Об). Эти ассоциации порождаются теми зрительными стимулами, которые имеют определенный запах (цветы, мыло, экскременты, деревья и т. п.). Вид этих объектов может вызвать образ или даже галлюцинацию соответствующего запаха.

6. Пространственные зрительно-вестибулярные ассоциации (Зр-Пр→Лаб). О существовании таких ассоциаций свидетельствует тесное взаимодействие между двумя афферентными системами, о которых речь шла в предыдущем разделе. Всем знакомо следующее ощущение, возникающее в поезде. Во время поездки мы привыкаем, что движение пейзажа в окне назад означает, что поезд движется вперед. Поэтому, когда поезд стоит на вокзале, а на параллельных путях навстречу нам проходит другой состав, то мы испытываем странное ощущение: кажется, будто начал двигаться наш поезд. Мы в этом совершенно уверены и замечаем ошибку, лишь увидев через противоположное окно, что продолжаем стоять на месте. Ощущение это имеет характер галлюцинации из-за сравнительно примитивной природы вестибулярного гнозиса.

7. Кинестетическо-соместетические ассоциации положения кисти (К-К→С-К; К-К→С-МП; К-К→С-Т). Почти каждый двигательный акт, выполняемый человеком, ведет к изменению положения конечности, участвующей в этом акте. В конце концов устанавливается тесная связь между кинестетическим восприятием движения и соместетическим восприятием его результата, благодаря проприоцепторам суставов (К-К→С-К). Поведенческие моторные акты, помимо этого, приводят и к другим соместетическим ощущениям: воспринимается фактура, когда движение приводит к соприкосновению с каким-либо предметом; воспринимается форма мелких предметов, когда к ним прикасаешься (К-К→С-МП). Соместетическое восприятие играет роль обратной связи при выполнении двигательных актов; оно несет информацию об их результате, вызывая необходимую коррекцию. Поэтому кинестетическо-соместетическое взаимодействие весьма существенно для нашего соместетически управляемого поведения. Об этом взаимодействии мы будем говорить в следующем разделе.

Обычно соместетическая обратная связь любого двигательного акта точно согласуется с ожидаемым результатом, поэтому мы едва ли замечаем, что она существует. Однако, если по каким-либо причинам возникает рассогласование, мы можем немедленно заметить эту перемену (метод «подмены»). Приведем для иллюстрации несколько примеров.

Предположим, отправляясь на экскурсию в горы, я беру тяжелый рюкзак. Естественно, что мышечные усилия при каждом шаге будут точно соответствовать тяжести моей ноши и уклону местности. Если после нескольких часов подъема я передам рюкзак товарищу, то почувствую отчетливое ощущение подпрыгивания при каждом шаге. Вызвано оно тем, что мышечные усилия, которые я прикладывал, теперь стали слишком энергичными, поскольку мой вес уменьшился. Другой пример такого рода несоответствия: попросите кого-нибудь поднять с закрытыми глазами несколько раз подряд тяжелый предмет (например, железную гиру), а затем замените его деревянным. Эти факты свидетельствуют о том, что мышечные усилия в соответствии с опытом «подгоняются» к определенному типу изменения позы, поэтому изменение прикладываемых усилий приводит к принятию другого положения.

Другого рода данные о рассматриваемых нами механизмах получены при обследовании больных с повреждениями постцентральной зоны коры. Как известно, у таких больных наблюдается резкое ослабление или даже полная потеря постуральной чувствительности. Если у такого больного (предварительно попросив его закрыть глаза) разогнуть или

согнуть палец или кисть, то он не сможет сказать, какое положение занимают теперь эти члены. Когда же больной сгибает и разгибает их самостоятельно, то он ощущает положение этих членов правильно, правда, если мы в этот момент не изменим его. Такой результат объясняется тем, что кинестезия выполняемых движений, полностью сохраняющаяся у таких больных, вызывает соматетический (а возможно, и зрительный) образ окончательного положения.

8. Эмоционально-фактуральные ассоциации (Э→С-Ф). Всем хорошо известно навязчивое сохранение тактильных ощущений, возникших в момент сильного эмоционального возбуждения. Обычно оно выступает в форме галлюцинаций. Коснувшись чего-то, что вызывает особо сильное отвращение, вы снова и снова моете руки. Классический всем известный пример этого — знаменитая сцена, в которой леди Макбет все время трет руки, как бы стремясь смыть с них кровь короля Дункана, убитого ее мужем.

Другое явление из сферы эмоционально-соматетических ассоциаций — это неустрашимые невралгические или каузалгические боли. Такие боли, продолжаясь длительное время, становятся совершенно независимыми от вызвавшего их периферического раздражения. Их нельзя снять никакой операцией, рассекающей соответствующие афферентные пути (ризотомия, спланхнотомия, хордотомия и т. д.). Облегчение может наступить только при фронтальной лоботомии.

Объяснить происхождение таких неустрашимых болей на основании нашей концепции можно следующим образом. Очень сильные и продолжительные каузалгические боли легко ассоциируются с эмоциональным состоянием страха. Впоследствии боль начинает возбуждаться центрально, поскольку образуется порочный круг: страх перед грозящей болью вызывает саму боль, а вызванные боли усиливают чувство страха. Такое объяснение хорошо согласуется с положительным эффектом фронтальной лоботомии. При этой операции рассекаются связи между сенсорным полем (в коре или таламусе), где сосредоточены нейроны, воспринимающие боль, и эмотивным полем, в котором находится группа нейронов, представляющих чувство страха. Таким образом порочный круг разрывается, и, если даже больной продолжает испытывать боли (в случае, когда на периферии все еще имеется их источник), они не усиливаются центральными эмоциональными факторами.

9. Эмоционально-соматетические ассоциации ощущения конечностей (Э→С-К). В норме эти ассоциации редко обнаруживаются по той простой причине, что постуральный гнозис постоянно находится под контролем соответствующего восприятия, информирующего о фактическом положении каждой конечности. Хорошим доказательством существования такого рода ассоциаций служит феномен «фантомной конечности». В гл. III мы говорили о том, что после ампутации конечности больной продолжает чувствовать ее, так как соматетическое гностическое поле «схемы тела» остается интактным. Более детальное исследование людей, лишившихся конечности при полном сознании во время несчастных случаев, показывает, что положение фантомной конечности остается именно таким, каким оно было в момент ранения. Так, солдат, потерявший руку в тот момент, когда стрелял из винтовки, «чувствует» свою «мнимую» руку поднятой и вытянутой; человек, которому циркулярной пилой отрезало пальцы, когда те были сжаты, так и продолжает их ощущать.

Это любопытное явление можно объяснить, предположив, что ужас во время несчастного случая прочно ассоциируется с фактическим положением пострадавшей конечности; ощущение именно этого положения конечности не может замениться никаким другим постуральным воспри-

ятием ее, поскольку соответствующей рецептивной поверхности более не существует.

10. Эмоционально-вкусовые ассоциации ($\mathcal{E} \rightarrow \mathcal{C}-\mathcal{B}$). Эти ассоциации всем нам знакомы. Они возникают под влиянием пищевого драйва. Так, под влиянием голода у нас возникают вкусовые образы любимых блюд. Наоборот, испытывая сильное отвращение от какого-то проглоченного отталкивающего по вкусу вещества, мы зачастую после этого долго не можем отделаться от образа или галлюцинации вкуса этого вещества.

11. Эмоционально-обонятельные ассоциации ($\mathcal{E} \rightarrow \mathcal{O}\mathcal{B}$). Существование этих ассоциаций также легко обнаруживается при воздействии различных драйвов. Все они общеизвестны; достаточно вспомнить образы или галлюцинации запаха любимого кушанья, когда мы голодны; аромат духов любимой женщины или приторный запах вещества, вызывающего отвращение.

Приведем яркое описание обонятельной галлюцинации, вызванной отвратительным запахом; пример этот описан у Рибо [10].

«Я побывал в больнице, чтобы навестить моего друга Б., у которого была злокачественная опухоль на лице... Когда он говорил, то, чтобы его слышать, приходилось наклоняться почти к самому его лицу, и, несмотря на антисептические повязки, чувствовалось едкое зловоние... Мне нужно было снова навестить Б. — я дал ему обещание, — но эта перспектива была мне до крайности неприятна. Однажды, прогуливаясь в той части Парижа, где не было недостатка ни в открытом пространстве, ни в свежем воздухе, я корил себя за то, что никак не соберусь навестить бедного больного... В это самое мгновение я почувствовал, будто он был рядом со мной — тот же едкий запах — запах разлагающейся раковой опухоли; это было так неожиданно, что я инстинктивно поднес к носу рукав, чтобы проверить, не унес ли я запах в одежде. Однако сразу же вслед за этим пришла мысль, что я не был в больнице уже пять дней и, более того, во время посещения на мне был другой костюм».

Б. Вербальные ассоциации

Вербальные ассоциации, направленные к сомстетическому анализатору, прежде всего выполняют функции, связанные со способностью понимать названия стимул-объектов, которые полностью (или в преобладающей степени) воспринимаются сомстетически. К этим ассоциациям относятся следующие:

1. Аудиовербально-соматофактуральные ассоциации ($\mathcal{C}\mathcal{L}-\mathcal{P} \rightarrow \mathcal{C}-\mathcal{F}$). Поскольку фактура предметов — твердость и мягкость, шершавость и гладкость — воспринимается главным образом сомстетическим гнозисом, то мы а priori можем сделать следующее заключение: понимание названий фактуры основано на связях между аудиовербальными гностическими нейронами и соответствующими сомстетическими гностическими нейронами. Следовательно, повреждение этих связей должно приводить к слухо-сомстетической афазии, т. е. такой афазии, при которой затронута только способность понимать названия фактуры стимул-объектов. Я не нашел в литературе ни одного достоверного сообщения о такого рода афазии; возможно, это объясняется тем, что для анализа этого явления не были использованы надлежащие тесты. У меня была возможность наблюдать больную с разрушениями в теменной области, которая оказалась совершенно не в состоянии понимать названия свойств предметов, к которым прикасалась (см. ниже). При обследовании больных с различными видами афазий этому виду «сенсорной» афазии следовало бы уделять больше внимания.

2. Аудиовербально-вкусовые ассоциации (Сл-Р→С-В). Сказанное выше относится и к пониманию наименований стимул-объектов, воспринимаемых вкусом, таких, как горечь, соленость и т. д. Аудиовербальные гностические нейроны образуют связи с соответствующими вкусовыми нейронами, и связи эти отвечают за понимание названий вкусовых ощущений. Необходимы патофизиологические данные, подтверждающие существование таких связей.

3. Аудиовербально-соместетические ассоциации положения конечностей (Сл-Р→С-К). Как отмечалось в гл. III, соместетический гнозис отдельных частей тела, связанный с чувством их положения и существования, развивается на ранних стадиях онтогенеза независимо (возможно, даже на более раннем этапе) от их зрительного гнозиса. Это особенно справедливо в отношении тех частей нашего тела, которые мы видим редко или не видим вообще. Следовательно, как и в предыдущих случаях, можно заключить, что при формировании группы аудиовербальных гностических нейронов, представляющих отдельные части нашего тела, возникли соответствующие связи между аудиовербальным гностическим полем и соместетическим гностическим полем представительства конечностей. Реальность таких связей подтверждается обширным материалом из области невропатологии. Когда при подробном обследовании больных с афазией мы сравнивали, как они понимают названия зрительно воспринимаемых предметов и названия частей тела, нас поразило различие таких, казалось бы, идентичных способностей. Мы знаем больных с поражениями в теменной области, которые могли указать на любой зрительно воспринимаемый предмет, название которого они слышали, но проявляли полную беспомощность при попытке указать части собственного тела. Чтобы удостовериться, что «схема тела» у них не пострадала, их просили показать ту часть собственного тела, на какую указывал обследующий у другого человека. Больные без труда справлялись с этой задачей.

Приведем случай, в котором особенно определенно проявилось различие в понимании названий зрительных и соместетических объектов (этот случай уже был описан в предыдущей главе).

После удара топором у пострадавшей были повреждены оперкулярные части лобной и теменной доли при сохранении их поверхностных отделов. В результате была почти полностью утрачена внешняя речь, хотя сохранилось понимание речи и живая и адекватная реакция на все, что говорили.

При более детальном обследовании с помощью специальных тестов было обнаружено, что больная прекрасно понимала названия зрительно воспринимаемых объектов. Она без малейших затруднений, не колеблясь, выбирала рисунки с изображениями предметов, которые ей называли; так же легко могла показать детали ландшафта и части автомобиля, изображенные на рисунке. Но она оказалась на редкость беспомощной, когда требовалось показать части ее собственного тела, будь то даже рука или нога. Больная колебалась, задумывалась, сама себя поправляла, и было очевидно, что она не уверена даже тогда, когда ее ответы были правильны, а это случалось довольно редко. Ей было трудно указать части тела не только на себе, но и на другом человеке и на рисунках. Когда ей показали картинку, на которой была изображена коза, она легко показала рога и копыта, но заколебалась, когда ее попросили показать ноги и брюхо. Если же ей предлагали показать на себе те части тела, какие были изображены на картинке, она показывала все правильно. Больная также не раздумывая могла отметить ошибки на рисунках с изображением лица и тела, когда не были дорисованы какие-нибудь детали.

Ей не удавалось определить, какой из двух предметов гладкий, а какой шершавый, какой мягкий, а какой твердый, хотя разницу в их свойствах она замечала и ее стереогнозия оставалась совершенной. Вместе с тем она понимала слова «холодный» и «горячий», а также наименования различных вкусовых ощущений.

4. Словесно-кинестетическо-орально-соместетические ассоциации (К-Р→С-Ор). Еще одним видом вербальных ассоциаций с участием соместетического анализатора являются ассоциации, которые связывают кинестетический вербальный гнозис с соместетическим оральным гнозисом. Произношение фонем осуществляется при определенных положениях мышц рта. Вследствие этого образуются связи между словесно-кинестетическими гностическими нейронами, расположенными в зоне Брока, и орально-соместетическими гностическими нейронами, расположенными в зоне Лурия. Эти пути обеспечивают речевую обратную связь параллельно со словесно-кинестетическо-аудиовербальными связями. О значении этих связей свидетельствует тот факт, что повреждение орально-соместетического гностического поля приводит к серьезному расстройству речи. Можно предположить, что как наиболее искусные движения рук осуществляются благодаря взаимодействию постурального и кинестетического гнозиса, точно так же осуществляются тонкие движения рта, необходимые для нормальной речи.

5. АССОЦИИ, НАПРАВЛЕННЫЕ К КИНЕСТЕТИЧЕСКОМУ АНАЛИЗАТОРУ

Как указывалось в предыдущей главе, кинестетический анализатор в функциональном отношении весьма отличается от остальных анализаторов. Его роль заключается не в анализе стимул-объектов, находящихся вне нервной системы, а в программировании поведенческих актов в соответствии с сигналами, поступающими на кинестетические гностические нейроны по ассоциативным путям. Вследствие этого ассоциативные пути, ведущие к кинестетическим гностическим полям, в отличие от других анализаторов должны быть гораздо многочисленней, чем ведущие к другим полям. Объясняется это тем, что в кинестетическом гностическом поле происходит оформление поведения человека, в том числе и его внешней речи.

Мы подразделяем гностическую зону кинестетического анализатора на три основных поля: гностическое поле тонких движений, в особенности движений кисти (К-К); гностическое поле локомоторного поведения в пространстве (К-Пр); гностическое поле речи (К-Р). Как и раньше, мы рассмотрим сначала ассоциации, не связанные с речью, — большинство из них свойственны и человеку и высшим животным, а затем независимо от них рассмотрим ассоциации, принимающие участие в вербальном поведении (схема V).

А. Невербальные ассоциации

1. Зрительно-кинестетические ассоциации, связанные с движениями кисти (Зр-МП→К-К; Зр-К→К-К). Наиболее тонкие двигательные акты, выполняемые кистью руки, в большей или меньшей степени контролируются зрением. В некотором случае роль зрения берет на себя соместезия, например, когда мы бреемся, открываем ключом дверь, режем хлеб и т. д. В других случаях без зрительного контроля не обойтись, — когда мы протягиваем руку за предметом, который нам подают, или когда копируем лежащий перед нами чертеж. Поскольку зрительная ситуация, возникающая после выполнения двигательного акта, определяет следующий двигательный акт, то наше двигательное поведение, кон-

тролируемое зрением, заключается в последовательном взаимодействии зрительных и кинестетических гностических нейронов по формуле:

$$Зр_1 \rightarrow K_1-K \rightarrow P_1 \rightarrow Зр_2 \rightarrow K_2-K \rightarrow P_2 \text{ и т. д.}$$

Особым случаем зрительно-двигательного взаимодействия является процесс письма. Участие зрения позволяет нам писать отчетливее, сохранять интервалы между словами и строчками и располагать слова вдоль горизонтальной линии. Однако писать можно и без помощи зрения.

Как мы уже говорили (разд. 2), кинестетическое восприятие вызывает зрительные образы благодаря существованию кинестетическо-зрительных связей ($K-K \rightarrow Зр-МП$; $K-K \rightarrow Зр-K$) (см. схему II). Можно спросить, играют ли эти образы какую-нибудь роль в выполнении последовательных движений без зрительного контроля. Иными словами, влияет ли и в какой мере зрительное представление результата двигательного акта на выполнение последующего действия в случае, когда зрительное наблюдение отсутствует.

Хотя ответить на этот вопрос не просто, однако похоже, что роль зрительных образов в выполнении цепочки двигательных актов ограничена. Это можно заключить из следующего факта. Больные алексической агнозией, которые не могут зрительно представлять буквы и слова, в состоянии гладко писать под диктовку или от себя. Однако они ничего не могут прочесть из написанного. Также обстоит дело у них и при других последовательных двигательных актах, выполняемых кистью.

Зрительно-кинестетические ассоциации играют весьма важную роль в воспроизведении кистью всех типов зрительных стимул-объектов. Рисование с модели, воспринимаемой или воображаемой зрительно, — это типичный пример проявления таких ассоциаций. Имеется довольно большой клинический материал, показывающий, что связи, участвующие в этой функции, локализованы в субдоминантном полушарии. Травмы этого полушария резко ухудшают способность рисовать с натуры, а также и другие виды копирования. Данный симптом известен под названием «конструктивной апраксии» [11]. Симптом этот особенно обращает на себя внимание, так как встречается у правшей, которые не подозревают о его существовании до тех пор, пока им на это не укажут. Нам известен случай, когда высококвалифицированный инженер после удаления большой опухоли в височно-теменно-затылочной области правого полушария, к своему величайшему изумлению, не сумел нарисовать автомобиль и велосипед.

2. Совместетическо-кинестетические ассоциации, связанные с движениями кисти ($C-K \rightarrow K-K$; $C-МП \rightarrow K-K$). Выше мы говорили о том, что обратную связь при выполнении двигательных актов обеспечивают тактильные восприятия и восприятия от рецепторов суставов. Они обеспечивают информацию об успехе или неудаче данного акта (особенно при отсутствии зрения) и в соответствии с этим посылают команды исправить их или выполнить следующие. Лучшими примерами таких кинестетическо-соместетических взаимодействий могут служить такие акты, как пережевывание пищи или же движения полотенцем, когда мы вытираемся после ванны. Однако следует отдавать себе отчет, что при наличии зрительной обратной связи для выполнения привычных двигательных актов не требуется никаких соместетических обратных связей — вполне достаточно одного кинестетического программирования движений. Это подтверждают наблюдения над больными с поражениями соместетической зоны правой кисти. Хотя у них сильно ослабевает или полностью утрачивается как глубокая суставная, так и тактильная чувствительность и хотя они не в состоянии ни различать положения действующей

руки, ни распознавать находящийся в ней предмет, у них сохраняется прежняя ловкость при выполнении двигательных актов. Мы встречали больных с тяжелыми поражениями соместезии, которые, опираясь на зрительный контроль, безо всякого труда выполняли все обычные действия (включая и письмо). Одна такая больная с обширным повреждением теменной доли могла вышивать тамбуром так же искусно, как и до операции.

3. Эмоционально-кинестетические ассоциации, связанные с движениями кисти (Э→К-К). Как уже отмечалось, эмоции могут образовывать ассоциации с восприятиями каждого анализатора и вызывать образы или галлюцинации соответствующих стимул-объектов. То же относится и к ассоциациям между эмоциями и кинестетическими восприятиями. Но если эмоционально-зрительные и эмоционально-слуховые ассоциации можно обнаружить лишь интроспекцией, во всяком случае при нынешнем состоянии нейрофизиологических методов, эмоционально-кинестетические ассоциации проявляются в виде двигательных актов, соответствующих данным кинестетическим образам.

Как мы увидим в последующих главах, двигательное поведение животных совершается главным образом в результате эмоционально-кинестетических ассоциаций. Эти ассоциации в отличие от эмоционально-экстероцептивных поддаются точному объективному исследованию в специальных экспериментах. Следовательно, в данном случае возникает такая же благоприятная ситуация, с какой мы столкнулись при изучении ассоциаций, связанных с вкусовыми ощущениями, которые вызывают такое наблюдаемое простым глазом явление, как слюноотделение. Если экспериментальное изучение ассоциаций, связанных с вкусовыми ощущениями, привело к развитию обширной области исследований, названных «классическими условными рефлексам», то изучение эмоционально-кинестетических ассоциаций легло в основу так называемых «инструментальных условных рефлексов». Дальнейший разговор об этих ассоциациях мы отложим до последующих глав, где проанализируем их на основе точных экспериментальных данных.

4. Пространственно-зрительно-пространственно-кинестетические ассоциации (Зр-Пр→К-Пр). Ассоциации эти имеют для человека не меньшее значение, чем те, которые идут в противоположном направлении — от кинестетических полей к зрительному анализатору. Доказательством этому могут служить следующие примеры.

Когда нужно прыгнуть в длину или высоту, мы составляем «программу» этого двигательного акта так, чтобы точно приземлиться в нужном месте; в сущности основной частью тренировки спортсмена является именно выработка таких зрительно-кинестетических ассоциаций. Аналогично, когда требуется пройти по низкому коридору, мы пригибаемся, чтобы не задеть головой о потолок. Несомненно, подобные ассоциации в еще большей степени развиты у животных, живущих в сложных (с топографической точки зрения) условиях джунглей или горной местности. Выполнение движений здесь постоянно требует зрительно-кинестетической коррекции. Сказанное выше справедливо и в отношении хищников, которые настигают свою добычу, прыгая на нее.

Наибольшую важность, однако, пространственно-зрительно-кинестетические ассоциации представляют для осуществления зрительно-пространственной коррекции локомоторного поведения. Обычно, представляя зрительно положение объектов в пространстве, мы можем либо достать некий предмет, либо уклониться от него. Так, когда я зрительно представляю место, где находится предмет (например, книгу на полке в соседней комнате), то в соответствии с этим составляю программу и выполняю определенную последовательность действий, ведущих к дости-

жению цели. Этот механизм зрительно управляемого локомоторного поведения настолько мощно развит, что иногда в его основе лежат еще более сложные ассоциации. Если требуется найти дом в незнакомом районе города, мы можем посмотреть на карту и, представляя план этого района, найти нужное место. Но нам также могут объяснить, как найти дом; по этому описанию мы представим зрительный образ пути, приблизительный в смысле деталей, но точный в пространственном отношении, а это позволит соответствующим образом запрограммировать наше локомоторное поведение.

В статье Страттона [1] об искажении зрительного поля специальными очками приводится пример, как, применяя метод «подмены», можно обнаружить действие зрительно-кинестетических ассоциаций. Участник эксперимента (сам автор) в первые дни опыта испытывал непреодолимые трудности в осуществлении локомоторного поведения, управляемого зрением. В хорошо знакомой обстановке ему было гораздо легче двигаться с закрытыми глазами, так как тогда его не сбивало с толку зрительное восприятие собственных движений. Аналогичные эксперименты с использованием призматических очков приводят к таким же результатам.

Как отмечалось в предыдущем разделе, в локомоторном поведении человека наиболее важную роль играет зрительно-кинестетическое гностическое взаимодействие; не в меньшей (а возможно, даже в большей степени) оно развито и у многих животных, особенно у тех, местообитания которых обширны и сложны по рельефу. Способность животных обходить препятствия может служить типичным примером действия зрительно-кинестетических пространственных ассоциаций.

Б. Вербальные ассоциации

1. Аудиовербально-словесно-кинестетические ассоциации (Сл-Р→К-Р).

Эти ассоциации играют существенную роль при формировании речи у нормальных (не глухих) людей. У детей в возрасте около 9 месяцев проявляется «спонтанная» моторная активность рта и гортани — ребенок «лепечет». Эта активность первоначально не связана со слуховой системой; об этом свидетельствует тот факт, что она проявляется и у глухих от рождения детей. Нормальный же ребенок слышит свой собственный лепет, и в результате, как уже отмечалось, у него устанавливаются связи между кинестетическими голосовыми нейронами и соответствующими слуховыми нейронами. Мы считаем, что в этих связях принимает участие не собственно речевое поле, а скорее промежуточная зона, лежащая между кинестетической проекционной оральной зоной и зоной Брока.

Затем, на следующей стадии развития, возникает особый вид рефлекторной активности, который можно назвать физиологической эхолалией или имитационным рефлексом. Суть этого рефлекса в том, что возникает стремление повторять звуки, произносимые другими людьми. Так как ребенок обычно слышит слова, то он учится их повторять, а это приводит к установлению связей, идущих от аудиовербальных нейронов к вновь сформировавшейся группе словесно-кинестетических нейронов, находящихся в кинестетическом поле речи. Таким образом, «словарь» ребенка постепенно растет, хотя слова в это время могут быть лишены для него всякого смысла, поскольку еще не образовались связи с другими анализаторами.

Имитационный рефлекс, сильно выраженный на ранних этапах жизни, постепенно ослабевает — эхолалическая тенденция убывает и постепенно исчезает совсем. Происходит так, конечно, в результате торможения

ния, поскольку в отдельных случаях этот рефлекс может проявиться снова, когда условия этого требуют. Например, если нам нужно запомнить какое-нибудь сложное приказание, отданное устно, сложные имена или несколько телефонных номеров, то мы автоматически вслух или про себя их повторяем.

Имитационный рефлекс — не единственное проявление аудиовербально-словесно-кинестетических ассоциаций. В более позднем возрасте, когда ребенок учится разговаривать, многие вербальные ответы вызываются прямо аудиовербальными раздражителями без участия других анализаторов. Это имеет место, когда мы «машинально» отвечаем на привычные вопросы (например, относящиеся к таблице умножения) или продолжаем начатую кем-то автоматизированную вербальную последовательность (стихи). О существовании связей между слуховым и кинестетическим вербальными полями свидетельствует еще такой факт. Когда нам задают вопрос на одном из известных языков, то мы, как правило, отвечаем на *том же самом языке*, хотя, быть может, другой язык знаем гораздо лучше.

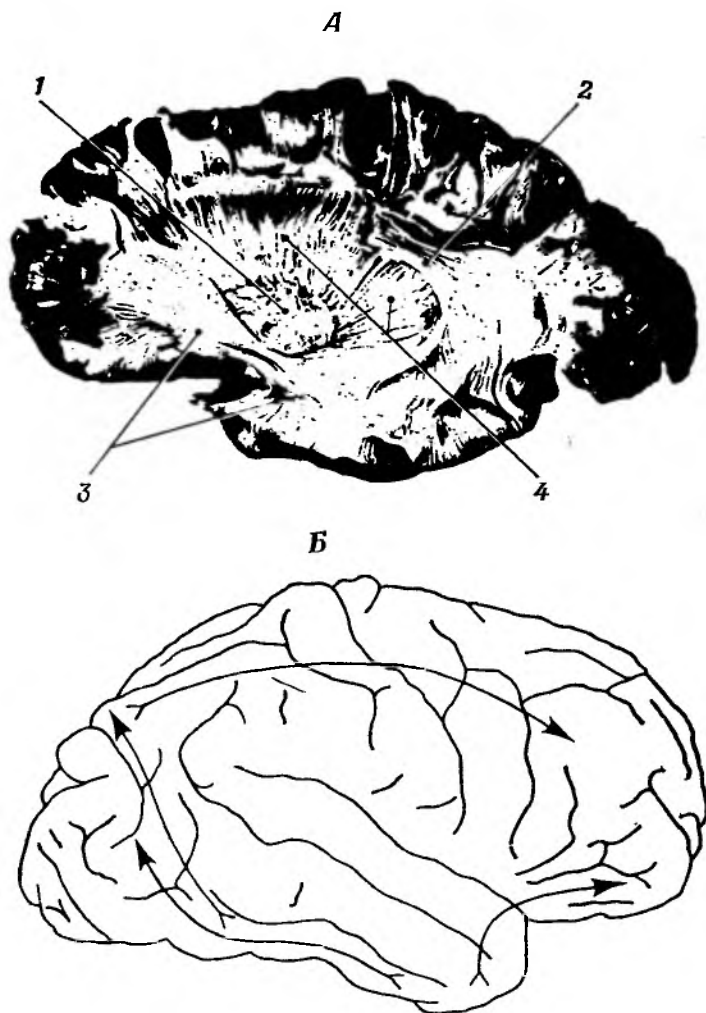
Существуют убедительные данные, что анатомическим субстратом аудиокинестетических ассоциаций, связанных с речью, служит дугообразный пучок доминантного полушария, связывающий задние части височной доли с лобной корой (фиг. 45). Во-первых, можно показать, что повреждения в области этого пучка вызывают формы афазии, которые легко объяснить как результат нарушения аудиокинестетических связей (см. ниже). Во вторых, если внимательно рассмотреть карту длинных ассоциативных пучков в коре шимпанзе, то можно заметить, что у этих животных отсутствует именно дугообразный пучок, хотя вообще расположение ассоциативных пучков у них такое же, как и у человека.

Видимо, поэтому шимпанзе не способны даже к самой примитивной речи, хотя гортань у них имеет такое же строение, как и у человека. В самом деле, Хэйс [12] пыталась научить молодого шимпанзе произносить слова и потерпела почти полную неудачу. И это несмотря на то, что обезьяна жила у нее почти с самого рождения, была умной и понимала много из того, что ей говорили. Отсутствие у приматов имитационного рефлекса еще более удивительно, если учесть, что он сильно развит у многих птиц, которые учатся петь, подражая пению своих родителей [13].

Повреждения задней части первой височной извилины и/или белого вещества под супрамаргинальной извилиной вызывают особый вид афазии, называемой «проводниковой» или «центральной» афазией. Ее главный симптом — резкое нарушение способности повторять услышанные слова, хотя их понимание (основанное на аудиовербально-зрительных ассоциациях) сохраняется. Мы называем этот тип афазии аудиовербальной афазией [14].

У нас есть все основания полагать, что всех людей в зависимости от организации механизма называния можно разделить на две группы. К первой группе принадлежат люди, у которых механизм называния основан на прямых связях, идущих от зрительного и других анализаторов к кинестетической зоне речи. У тех, кто принадлежит ко второй группе, связи проходят через промежуточное аудиовербальное гностическое поле. Аудиовербальная афазия у представителей первой группы проявляется лишь незначительным ухудшением описательной речи и способности называть объекты; у представителей второй группы эти функции резко нарушаются и проявляется тенденция к парафазиям и аграмматизмам. Такому больному, безуспешно пытающемуся назвать определенный предмет, нельзя помочь, подсказывая начало слова, — он не способен его повторить. У больных с чистой формой аудиовербаль-

ной афазии полностью сохраняется способность понимать услышанную речь. Все же, если им в быстром темпе отдать несколько приказаний или попросить назвать несколько предметов, которые показывает экзаменатор, они с такими задачами на понимание не справляются. Легко,



Фиг. 45. Дугообразные волокна в мозгу человека (А) и отсутствие их в мозгу шимпанзе (Б).

1 — чечевицеобразное ядро; 2 — дугообразный пучок; 3 — пучок крючка; 4 — лучистый венец.

однако, видеть, что этот дефект не является следствием плохого понимания, а вызван ослаблением способности повторять услышанные слова. Действительно, чтобы выполнить несколько приказаний, полученных предварительно, нам всегда требуется повторить их несколько раз мысленно для сохранения в кратковременной памяти. Чтобы обойти это затруднение, один из наших больных прибегал к своеобразной хитрости — как только слышал название предмета, которое нужно было запомнить, он бросал на этот предмет быстрый взгляд. Тогда ему удавалось выполнять даже тесты с несколькими объектами.

Ниже мы приводим выдержку из сообщения Штенгеля и Пэтча [15] о типичном случае аудиовербальной афазии.

«Больная — женщина 55 лет, в прошлом служащая. Выглядит хорошо, ее поведение в клинике ни в чем не отклоняется от нормы. Она одевается и ест без посторонней помощи... Способность повторять обращенные к ней слова сильно ослаблена... В то время как способность называть предметы и понимать постепенно улучшались на протяжении года с момента начала болезни, способность повторять слышимую речь не улучшилась.

28.8.50. (Как вы себя чувствуете?) Как только я встала, началась боль, нет не боль. (Боль?) Не в... я не могу сказать. Это не боль... это странное ощущение. (Речь?) Я думаю, что это правильное...

Повторение ею слов, которые слышит: (Табель) тангенс, т, а, б, (шея) ущелье, (палец) р, у... неправильно.

30.8.50. (Табель) скондел... я не могу, (госпиталь) по, по, поскитал...

Данные аутопсии. Большой участок белого вещества, захватывающий левую супрамаргинальную и ангулярную извилины, а также заднюю треть верхней височной извилины, замещен узкими и длинными рубцами, окрашенными гемосидерином.

Другой больной, описанный в той же работе, также не мог повторять слова, но вдобавок к этому «...способность называть предметы была понижена. Больной либо пытался указать назначение предмета, либо обнаруживал парафазии, либо и то и другое. Самостоятельная речь отличалась частыми парафазиями с параграмматизмами. Больной без труда понимал простые вопросы и приказания... Читал, как это ни странно, хорошо, только случайно искажая слова. Он обычно читал газеты, все хорошо понимая».

Анализ симптомов в этих двух случаях показывает, что в первом случае преобладал прямой механизм речи, и поэтому самостоятельная речь и способность называть предмет не пострадала. Во втором же случае доминировал механизм речи, осуществляемой через посредство слуха, поэтому были затронуты способность называть и спонтанная речь. Все это, однако, не касается чтения, которое возможно благодаря прямым зрительно-кинестетическим ассоциациям.

2. Зрительно-словесно-кинестетические ассоциации (Зр-К→К-Р; Зр-МП→К-Р; Зр-КП→К-Р; Зр-Л→К-Р; Зр-Пр→К-Р). Благодаря этим крайне важным ассоциациям осуществляется функция называния. Когда мы видим или воображаем какой-нибудь предмет, лицо знакомого, букву, слово или пространственные отношения предметов, из соответствующих зрительных гностических полей к определенным группам кинестетических речевых нейронов поступают сигналы; благодаря этому мы можем произносить вслух или про себя соответствующие названия. Эти ассоциации настолько прочны, что часто мы автоматически произносим про себя названия воспринимаемых объектов. Происходит это совершенно произвольно и даже иногда вопреки нашей воле.

Возникает весьма важный вопрос: соединяется ли зрительная гностическая зона со словесно-кинестетическим полем прямыми связями (Зр→К-Р) или они проходят через промежуточное аудиовербальное гностическое поле (Зр→Сл-Р→К-Р)? Поскольку определенно известно, что имеются как зрительно-аудиовербальные, так и аудиовербально-словесно-кинестетические связи, то весьма вероятно, что процесс называния происходит с участием аудиовербального поля. Если это так, то возникает вопрос: единственно ли это возможный механизм называния, или же существуют прямые пути между зрительным гностическим полем и речевым?

Разумеется, нельзя ответить на этот вопрос на основании одних лишь психологических фактов. Произнося про себя название какого-нибудь предмета, мы «слышим» его слуховой образ; однако мы не можем ут-

верждать, возникает этот образ до его внутренней вербализации благодаря связям Зр→Сл-Р, или же после вербализации благодаря связям К-Р→Сл-Р. Другими словами, невозможно определить, произносим ли мы слово мысленно, потому что слышим его предварительно в нашем воображении, или же, наоборот, мы слышим слово, потому что мысленно его произносим.

Убедительным аргументом в пользу существования прямых связей между зрительным гностическим полем и словесно-кинестетическим полем служит тот факт, что глухие от рождения могут научиться говорить и их речь не очень отличается от речи здоровых людей. Нам, однако, неизвестно, *используются* ли эти прямые потенциальные связи в норме, у здоровых людей.

Чтобы ответить на этот вопрос, обратимся к данным патологии. Посмотрим, вызывает ли разрушение путей, идущих из зрительного анализатора через слуховую область к словесно-кинестетическому полю, расстройство функций называния.

Проанализировав литературу по данному вопросу и соответствующие клинические случаи, мы пришли к выводу, что называние объектов, воспринимаемых зрением, может осуществляться как при посредстве аудио-вербального гностического поля, так и без какого-либо участия слуховой области. У разных людей по причинам, о которых мы скажем ниже, используются то преимущественно прямые зрительно-кинестетические связи, то зрительно-аудиокинестетические, то и те и другие одновременно в зависимости от категории объектов.

Больных с повреждениями височной доли, не затрагивающими височно-затылочно-теменных связей, можно разделить на две группы. У одних аудиовербальные симптомы (ухудшение способности понимать или повторять или того и другого) сопровождаются ярко выраженной амнестической афазией; больные не могут называть имена предъявляемых им предметов, и если даже подсказать им начало слова, то они все равно не в состоянии повторить того, что слышат. Самое интересное, что у таких больных полностью сохраняется способность называть буквы и числа, они могут даже читать. Этот факт говорит о том, что у многих людей механизм называния букв осуществляется без участия аудио-вербального гнозиса.

У других больных аналогичные повреждения хотя и вызывают сильную слухо-зрительную афазию (неспособность понимать) или слухо-вербальную афазию (неспособность повторять), однако не оказывают серьезного влияния ни на способность называть предметы, ни на спонтанную речь. Эти больные говорят довольно гладко, не допускают большого числа аграмматизмов, способны выражать свои мысли письменно, но не понимают ничего из того, что им говорят, и (или) не могут повторить услышанного слова.

Разница между этими двумя группами действительно поразительная, хотя повреждение одно и то же.

Мы приведем здесь очень показательный случай: недавно нами был обследован больной, у которого после тромбоза небольшой ветви средней мозговой артерии развилась тяжелая форма слухо-зрительной («сенсорной») афазии. О том, насколько серьезно ослабела его способность понимать слышимую речь, мы говорили на стр. 181; теперь рассмотрим и проанализируем характер других наблюдавшихся у него симптомов. Спонтанная речь у него почти не пострадала — она была плавной, связной и довольно многословной, хотя и крайне бедной существительными. Называние мелких предметов почти полностью отсутствовало. Например:

**Предметы,
которые ему
показывают**

Его ответы

Зеркало	Я знаю это, это...
Карандаш	Я знаю, это, чтобы писать.
Расческа	Я знаю это, это называется...
Палец	Это мои руки, одна рука.
Рот	Это моя... не рука... мое тело.
Ухо	Это моя голова, голова, составленная из двух частей.

Вместе с тем буквы он называл абсолютно правильно и мог довольно плавно читать. Кроме того, больной мог правильно и сразу называть действие, за которым наблюдал, например: «Теперь вы встали. Теперь сели. Вы идете. Бежите. Кладете руку (колебание) в карман. Поднимаете руки».

Он без ошибок писал под диктовку; мог, кроме того, без труда повторить слова, которые слышал, а также и короткие последовательности слов.

Результаты нашего обследования показали, что в этом случае мы имеем дело с тяжелыми нарушениями связей между аудиовербальным гностическим полем и зрительной гностической зоной (и, возможно, соматической гностической зоной). В результате у больного нарушилась способность понимать значение существительных, когда ему говорили их; одновременно с этим пострадала способность называть предметы, которые ему показывали. Этот факт свидетельствует, что данная функция осуществляется через аудиовербальное гностическое поле. Называние букв не пострадало, поскольку его осуществляют прямые зрительно-кинестетические связи. Особый интерес представляет способность больного называть действия. Возможно, когда больной видел их, он воображал, как он сам выполняет эти действия, поэтому их называние осуществляется через прямые связи между кинестетическими гностическими полями для туловища (и рук) и для речи. Писать под диктовку он мог, потому что связи между аудиовербальным полем и кинестетическим полем для руки остались неповрежденными.

В отличие от больных, у которых способность называть предметы нарушена из-за поражений зрительно-слухо-кинестетических путей, у больных с повреждениями белого вещества под ангулярной извилиной развивалась «чистая» зрительно-вербальная (амнестическая) афазия. Способность понимать и повторять у таких больных сохранена, хотя им трудно называть предметы, которые им показывают. Тем не менее в большинстве случаев они могут описать употребление этих предметов: «Это, чтобы резать (нож). Это для письма (ручка). Это, чтобы курить (сигарета)». Когда им подсказывают начало слова, они тотчас же произносят его полностью. Их речь отличается почти полным отсутствием существительных и состоит главным образом из глаголов. Весьма интересно, что в отличие от больных предыдущей группы способность называть буквы у них нарушена даже в большей степени, чем способность называть предметы. В результате этого они не могли читать (алексическая афазия).

Итак, мы можем прийти к выводу, что называние зрительно воспринимаемых объектов (а в равной мере и стимул-объектов других анализаторов) может происходить двумя путями. Во-первых, ввиду того что в процессе образования речи возникают аудиовербально-словесно-кине-

стетические связи, делающие возможным повторение слов, способность называть осуществляется добавлением зрительно-аудиовербальной группы ассоциаций. Таким образом, функция называния в этом случае осуществляется при посредстве аудиовербального поля, т. е. прежде чем произнести слово, человек должен вообразить его звучание. Во-вторых, функция называния может не зависеть от аудиовербального поля, осуществляться через потенциальные связи, соединяющие зрительно-гно-стическую зону со словесно-кинестетическим полем; эти связи образовались ранее благодаря имитационному рефлексу. Будем называть первый из этих двух механизмов «слухо-опосредованным механизмом речи», а второй — «прямым механизмом речи». Следует, однако, подчеркнуть, что даже у людей с первым механизмом называние букв (и цифр) осуществляется прямым механизмом. Это можно объяснить тем, что когда ребенок учится читать, буквы еще не представлены в его аудиовербальном поле. Поэтому прямые связи со словесно-кинестетическим полем образуются легче, чем связи, проходящие через промежуточное аудиовербальное поле. В зависимости от того, каков механизм речи у человека, одно и то же корковое повреждение может привести к разным симптомам.

Если наша гипотеза правильна, то можно предположить, что компенсация речи, наступающая через некоторое время после ее нарушения с помощью логопедии, возможна благодаря вводу в действие неповрежденных речевых механизмов. Так, когда у больного развивается амнестическая афазия, вызванная разрушениями в районе ангулярной извилины, то он сможет научиться называть предметы, используя слухо-опосредованный механизм. Труднее заново обучить тех больных с афазией, у которых поражение локализуется в слуховой зоне, но и в этом случае они обучаются называть предметы благодаря сохранению способности читать.

Какие же факторы определяют образование первого или второго механизма называния, когда ребенок учится говорить? Можно предположить, что у тех детей, у которых называнию значительно предшествует период имитации, преобладает слухо-опосредованный механизм, поскольку новая функция здесь просто присоединяется к уже сформировавшейся. В том же случае, когда и имитация и называние развиваются одновременно, превалирует прямой механизм.

Поскольку речь, основанная на прямых зрительно-кинестетических связях, несомненно, более высокого порядка по сравнению со слухо-опосредованной, то отсюда следует, что ребенка необходимо обучать называть предметы сразу же, как только он начинает подражать человеческому голосу.

3. Ассоциации между соместезией конечностей и оральной кинестезией (С-К→К-Ор). Неоднократно отмечалось, что почти во всех случаях амнестической афазии не наблюдалось строгого параллелизма в нарушении способности называть видимые объекты и части человеческого тела. Встречаются случаи, когда способность называть видимые объекты нарушается в значительно меньшей степени. Это различие принимает иногда просто причудливые формы. Когда, например, мы показываем больному изображение животного и просим назвать части его тела, то больной легко называет те, которых нет у человека (хвост, рога), однако затрудняется назвать глаз, ухо или ногу. Известно также, что такого рода амнестическая афазия, которая касается главным образом названий частей тела (мы противопоставляем ее афазии, которая касается названий видимых предметов), возникает при поражениях в дорсальной части теменной доли доминантного полушария.

Этот тип афазии не следует смешивать с аутодиагнозией (рассмотренной в гл. III); ведь больной в состоянии отождествить конечность другого человека (или ее изображение) со своей собственной, но только не умеет ее назвать.

Эту афазию можно объяснить тем, что называние частей нашего тела основано не на зрительном, а на соматическом их восприятии, т. е. связанном с функцией того поля, где представлены отдельные конечности или их части (С-К на наших схемах). Связи между нейронами соматесии конечностей и соответствующими словесно-кинестетическими нейронами настолько прочны, что зрительное восприятие или образы частей тела связываются с этими словесно-кинестетическими нейронами не прямо, а через промежуточное соматическое гностическое поле (Зр-К→С-К→К-Ор). Таким образом, человеку, у которого нарушены связи С-К→К-Ор, не удастся назвать части тела, если он даже видит их.

4. Ассоциации между кинестезией кисти и оральной кинестезией (К-К→К-Ор). Насколько мне известно, об этом типе ассоциаций в литературе нет никаких сообщений. Я думаю, что гностическая область кинестезии кисти отвечает за кинестетический гнозис тонких двигательных актов. В таком случае называние этих движений может базироваться на связях, образовавшихся между группами нейронов, которые их представляют, и соответствующими словесно-кинестетическими нейронами. То же самое относится к гностическим нейронам кинестезии тела, отвечающим изменению положения тела и движениям ног. Исходя из сказанного, можно объяснить тот любопытный факт, что больные с тяжелой амнестетической афазией, касающейся видимых предметов, могут без труда называть глаголы, обозначающие применение этих предметов, а также могут называть движения тела. В результате речь таких больных состоит почти целиком из глаголов; существительные в ней почти отсутствуют. Приведем типичный пример такой речи. Больной просит рассказать о его работе (он был начальником цеха): «Обходил, все ли в порядке. Каждый к своей работе, этот шел к своей, другой к своей, я должен заранее показать каждому, потом иду, потом все работают». [16]. Больной, о котором говорилось выше (стр. 196), весьма многословно объясняет, почему ему трудно называть предметы: «Это, профессор, потому, что никто мне не говорил, что это такое, а пока мне никто не скажет, я не могу сказать».

Наоборот, если повреждена гностическая кинестетическая область так, что нарушены связи между гностическими полями кинестезии кисти и рта, то больной может называть предметы, но не может употреблять глаголы. Такой стиль речи называют обычно «телеграфным». Приведем наглядный пример такой речи [17]. Солдат описывает историю своего ранения: «Вот... фронт, потом атака, взрыв; и вот... ничего, вот... операция, осколок, речь, речь, речь». Другой наш больной с менингомой в лобной области так описывает картину с изображением семьи: «Мать, школьница, собака»; сельский пейзаж: «Комбайн, да, комбайн, трактор, рожь, женщины». Отметим, что существительные употреблены правильно.

Мы считаем, что в случае именования действий дело обстоит точно так же, как в случае называния частей нашего собственного тела, даже воспринимаемых зрением, где важную роль играет существование связей между соматесией конечностей и оральной кинестезией. Когда мы видим человека, выполняющего действия, присущие и нам, процесс называния происходит через косвенные ассоциации, идущие от зрительного восприятия этих действий через их кинестетический образ к образу соответствующего слова.

Следует отметить, что амнестическая афазия, касающаяся видимых объектов, может встречаться почти в чистой форме, так как в этом случае связанные между собой гностические зоны находятся друг от друга на значительном расстоянии. Амнестическая же афазия, касающаяся действий, сопровождается обычно апраксией или кинестетическо-словесной агнозией («моторной» афазией) или же и тем и другим; чистая форма такой амнестической афазии действий вряд ли возможна. Тем не менее телеграфный стиль и прерывистую речь таких больных можно приписать нарушению способности именовать действия глаголами.

5. Эмоционально-словесно-кинестетические ассоциации (Э→К-Ор). Выражение различных эмоций нередко сопровождается определенными вербальными выражениями: страх или ужас — восклицанием «Боже мой!», сильное желание — словами: «О, господи!», гнев — «Черт побери!».

Связи, ведущие от нейронов, представляющих эмоции, к другим полям, всегда особенно прочны, поскольку их функционирование происходит на фоне активации. В силу этого при разнообразных повреждениях они отличаются наибольшей устойчивостью и не ослабевают даже при тяжелых формах кинестетической афазии. Именно поэтому некоторые авторы полагают, что подобные восклицания зависят не от собственно речевой зоны, а от симметричной зоны в субдоминантном полушарии.

6. Ассоциации внутри словесно-кинестетического поля (К-Ор→К-Ор). Чтобы завершить список ассоциаций, сходящихся в словесно-кинестетическом поле, обратимся к весьма важной их категории, которую можно назвать группой внутренних связей этого поля. Нормальная речь состоит не только из описаний восприятий и образов, поступающих от анализаторов, но и из прочно взаимосвязанных слов, образующих более или менее автоматизированные вербальные последовательности. Многочисленные данные из области невропатологии показывают, что такие вербальные комплексы (перечисление цифр от 1 до 10, дней недели, чтение молитв) чаще всего сохраняются при повреждениях коры и, что особенно интересно, вопреки ожиданиям, они могут не зависеть от слуховой обратной связи. Действительно, все наши больные с аудиовербальной афазией, выражавшейся в полной потере способности повторять слова, очень хорошо повторяли такие прочные автоматизированные вербальные последовательности.

Эти данные, по-видимому, показывают, что программирование подобных последовательностей происходит в словесно-кинестетическом поле и что при повреждении этого поля разрушаются не только соответствующие нейроны, но и их взаимосвязь. Можно предположить и другую интерпретацию: последовательности эти зависят не от самого словесно-кинестетического поля, а от некоторой пограничной зоны.

Ниже мы приводим описание одного весьма демонстративного случая, когда способность повторять автоматизированные вербальные последовательности была полностью утрачена [18]. Девочка 10 лет перенесла операцию по поводу ангиомы левой сонной артерии. После операции она неожиданно потеряла сознание, а когда пришла в себя, у нее обнаружили гемиплегию и общую афазию; все это было связано с эмболией одной из крупных мозговых артерий.

Затем в продолжение 2 лет ее усиленно обучали говорить. Учить пришлось фактически заново, так как у нее ничего не сохранилось от дооперационного периода.

К моменту обследования (через 2 года после операции) у нее был тяжелый правосторонний гемипарез; говорила она медленно, не плавно. В тестах на повторение, называние и понимание все обстояло хорошо, однако автоматизированные вербальные последовательности в ее речи

почти полностью отсутствовали. До операции она знала наизусть много детских стихов, считалок и т. д. Эти стихи в памяти у нее не восстановились, и она с большим трудом заучивала вербальные последовательности заново; она не могла прочесть наизусть никаких стихотворений; перечисляя дни недели или месяцы, допускала много ошибок. Главной характеристикой спонтанной или дескриптивной речи этой больной был именно недостаток автоматизма.

Можно предположить, что в данном случае все гностические поля, принимающие участие в осуществлении речи, в частности словесно-кинестетическое поле, должны были формироваться заново в правом полушарии. Это определенно проявилось в том, что, хотя способность называть, как таковая, восстановилась, более сложная функция — образование интеркинестетических ассоциаций — оказалась сильно нарушенной.

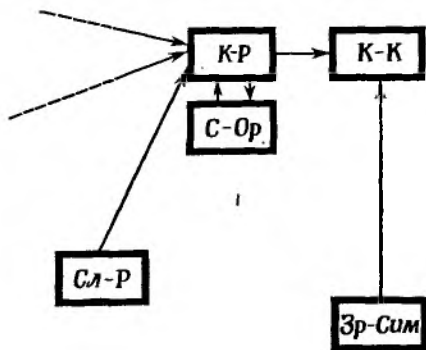
Итак, наша концепция заключается в том, что внутренний механизм автоматизированных вербальных последовательностей зависит от словесно-кинестетического гностического поля. Если мы правы, то проверка способности воспроизводить такие последовательности может стать превосходным тестом, который позволит отличать истинную кинестетическую афазию от анартрий или от тех расстройств, при которых нарушается произношение простейших фонем, связанных первоначально с лепетом. Приведем весьма демонстративный случай, когда больной утратил внешнюю речь в связи с опухолью фронтальной части *орегсium*. После операции он мог бормотать только один слог. Затем словарь его постепенно обогатился, но слова, которые он произносил, были так искажены, что порой их почти невозможно было разобрать. Тем не менее и такой расстроенной речью он мог хорошо выражать свои мысли, и, судя по всем имеющимся данным (мог хорошо писать, повторять длинные последовательности слов), у него сохранилась и внутренняя речь.

Автоматизированные вербальные последовательности проявляются не только при воспроизведении чего-то заученного; они широко используются и в обычной речи; это диктуется, в частности, законами грамматики. Мы говорим, например: «я читаю», но «он читает» или «один карандаш», но «два карандаша» и т. д. (еще большую роль вербальные последовательности играют в таких языках, как латынь, где грамматические формы существительных и глаголов более разнообразны). Хотя тот факт, что аграмматизмы встречаются у больных со слуховыми расстройствами речи, свидетельствует об их зависимости от нарушения слуховой обратной связи, тем не менее это далеко не общее правило. Мы можем привести (как из нашей практики, так и из литературы) случаи аудиовербальной афазии, или слухо-зрительной афазии, или даже аудиовербальной агнозии, когда плавность и правильность речи превосходно сохранялась. Это показывает, что этот аспект речи вовсе не требует слухового контроля. Вероятно, он встречается только у тех людей, у которых слухо-опосредованный механизм речи преобладает над прямым.

Существование прочных связей между определенными группами слов можно еще раз подтвердить таким простым опытом. Попросим человека рассказать короткую историю последовательно на двух языках, которыми он хорошо владеет. Затем попросим его пересказать ту же историю, но так, чтобы слова того и другого языка чередовались. Крайняя трудность, а то и невыполнимость этой задачи связана с тем, что у нас слова одного языка прочно ассоциируются между собой и совсем не ассоциируются со словами другого языка (это, конечно, не относится к профессиональным переводчикам). Именно поэтому так трудно немед-

ленно переводить слова на другой язык, даже при хорошем знании обоих. Если слово обозначает определенный стимул-объект, то мы обычно зрительно представляем его и только потом называем. Если же оно выражает абстрактное понятие или если нам нужно точно передать оттенок его значения, то мы не сможем ответить сразу даже в том случае, когда слово надо перевести на родной язык.

7. Ассоциации между кинестезией речи и кинестезией кисти (К-Р → К-К). Чтобы закончить этот список вербальных ассоциаций с участием кинестетического анализатора, обратимся к ассоциациям, связанным с



Фиг. 46. Ассоциации, контролирующие способность к письму.

К-Р — словесно-кинестетическое речевое поле; С-Ор — соматическое поле положения мышц рта; К-К — поле кинестезии кисти; Сл-Р — слуховое поле речи; Зр-Сим — зрительное поле символов. Отметим, что при письме под диктовку написанию предшествует вербализация. При переписывании же вербализация отсутствует.

контролем способности писать. Обычно мы либо переписываем, либо пишем под диктовку, либо записываем нашу собственную речь (внешнюю или внутреннюю). Переписывание сопровождается прямыми ассоциациями между зрительным видом буквы и кинестезией кисти (Зр-Сим → К-К) без участия каких-либо речевых зон. Это лучше всего подтверждается тем, что у больных с тяжелыми поражениями слухового поля речи или орально-кинестетического поля (или связей между ними) абсолютно на нарушается способность переписывать напечатанные или написанные от руки слова, хотя они с трудом понимают речь и называют предметы. Напротив, в случае алексии способность переписывать ухудшается.

Вместе с тем способность писать под диктовку полностью утрачивается при аудиовербальной агнозии, слухо-зрительной афазии или словесно-кинестетической агнозии (афазии Брока), т. е. в случае поражения одного из звеньев аудиовербально-словесно-кинестетической цепи (Сл-К → К-Р).

При афазии Брока нарушается способность писать от себя, которая осуществима при посредстве внутренней или внешней вербализации. В случаях же аудиовербальной агнозии или слухо-зрительной афазии, которые не сопровождаются утратой способности называть объекты, такая способность сохраняется.

Все эти факты свидетельствуют о том, что способность писать (кроме переписывания) реализуется исключительно с участием словесно-кинестетического поля; иными словами, чтобы писать от себя или под диктовку, сначала необходимо вербализовать слова.

Интересно отметить, что если в языке написание слова близко к произношению, то возникающее у больного нарушение произношения сопровождается появлением ошибок при письме. Такое явление весьма

характерно для больных орально-соместетической агнозией, которая возникает при поражении теменной части *operculum*. При написании слова они делают орфографические ошибки, точно соответствующие ошибкам в произношении. Например, если больной говорит «код» вместо «кот», то он так и напишет «код» и, лишь увидев слово написанным, исправит ошибку благодаря действию зрительных обратных связей. Это свидетельствует о тесном синергизме между словесно-кинетическим и орально-соместетическим полями при формировании паттернов произносимых слов. Все эти отношения представлены в виде схемы на фиг. 46.

6. АССОЦИИ, НАПРАВЛЕННЫЕ К ЭМОТИВНОМУ АНАЛИЗАТОРУ

Этих ассоциаций мы бегло коснулись в гл. I, а подробно будем говорить о них в гл. VI. Пока же остановимся специально лишь на тех связях, ведущих к эмоциональному полю, которые естественным путем образуются у человека в течение жизни (схема VI).

А. Невербальные ассоциации

1. Зрительно-эмоциональные ассоциации (Зр-МП→Э; Зр-КП→Э; Зр-Л; →Э). Восприятие самых разнообразных зрительных стимул-объектов сопровождается эмоциями. Естественно поэтому, что между эмоциями и этими восприятиями возникают ассоциации. Так, вид накрытого стола вызывает у человека аппетит (если, конечно, перед этим он плотно не пообедал); вид обнаженного тела может вызвать половой драйв. Разыгрывающаяся перед вами ужасная сцена, угрожающие жесты по вашему адресу или вид отталкивающего существа вызывают чувство ужаса, страха или отвращения. Знакомые лица вызывают самые разнообразные эмоции: любовь, привязанность, уважение, страх, ненависть, отвращение. Точно так же выражение человеческого лица (угрожающее, злое, доброе, отталкивающее) порождает соответствующие эмоции.

В этом кратком обзоре мы можем видеть, что некоторые из этих ассоциаций чисто приобретенные и основаны на нашем опыте, о других же этого сказать нельзя. Почему, например, вид окровавленного человека или ужасного увечья вызывает чувство страха, а некоторые другие превращения человеческого лица или фигуры вызывают лишь смех? Вызовет ли вид обнаженного человека противоположного пола половой драйв и при отсутствии предшествующего опыта? Эти вопросы были затронуты в гл. I, где мы пришли к заключению, что названные раздражители содержат определенные элементы, действие которых на человека обусловлено генетически.

2. Слухо-эмоциональные ассоциации (Сл-Гол→Э; Сл-Зв→Э). Сюда относятся такие слуховые раздражители, как различные интонации человеческой речи (добрая, угрожающая, сердитая), пронзительные крики, различные вопли, странные шорохи и многие другие звуки, вызывающие у нас разнообразные эмоции. Ассоциации между эмоциями и некоторыми звуками (пронзительным криком, например), по-видимому, опять-таки носят врожденный характер, другие же являются приобретенными. То же можно сказать и об интонациях человеческого голоса.

3. Соместетическо-эмоциональные ассоциации (С-Т→Э). Хорошо известно, что тактильные восприятия ассоциируются с самыми разнообразными как положительными, так и отрицательными эмоциями. Часть этих ассоциаций — врожденные, а часть — приобретенные. Например,

прикосновение к телу человека противоположного пола вызывает сексуальные эмоции, прикосновение к засаленной тряпке — отвращение, болевые раздражители порождают чувство страха.

4. Вкусо-эмоциональные ассоциации (С-В→Э). Вкус острой пищи может вызвать или усилить приятные ощущения аппетита, тогда как вкус какого-нибудь несъедобного вещества вызывает такие отрицательные эмоции, как отвращение или страх.

5. Обонятельно-эмоциональные ассоциации (Об→Э). Влияние различных запахов на возникновение эмоций (врожденное или приобретенное) настолько хорошо всем известно, что нет нужды приводить здесь примеры. Поскольку в гностическом отношении обоняние не играет существенной роли в жизни человека, то в основном оно связано с образованием соответствующих обонятельно-эмоциональных ассоциаций.

6. Вестибулярно-эмоциональные ассоциации (Лаб→Э). Вестибулярное восприятие в зависимости от его характера и силы может вызвать либо сон, когда оно мягкое, либо чувство страха, если оно резкое (потеря равновесия).

Б. Вербальные ассоциации

Если невербальные ассоциации между различными восприятиями и эмоциями многочисленны, то вербальных ассоциаций в данной сфере мало. Может показаться, что это противоречит всеобщему убеждению в том, что слово — мощный эмоциональный фактор; ведь даже одним словом можно вызвать сердечный приступ или же взрыв безудержной радости. Действительно, слова (услышанные или прочитанные) могут породить эмоции любого рода, причем интенсивность их будет не меньшей, чем эмоций, вызванных не словами, а другими факторами. Однако если проанализировать механизм эмоционального воздействия слов, то можно легко убедиться в том, что они действуют не непосредственно. Они вызывают образы (в основном зрительные) соответствующей ситуации или объектов, которые ассоциируются с определенными эмоциями (Сл-Р→Зр-МП→Э; Сл-Р→Зр-КП→Э и т. д.). Существование прямых ассоциаций слов с эмоциями, без промежуточных звеньев, представляется весьма сомнительным.

Сравнивая схему, на которой представлены связи, направленные к эмотивному полю, со схемами, где изображены пути, идущие от этого поля к другим анализаторам, можно заметить, что они обязательно взаимны. Это означает, что если данный стимул-объект вызывает по ассоциации определенную эмоцию, то эмоция эта в свою очередь может вызвать образ того же самого стимул-объекта. Например, если при виде определенного блюда у нас появляется сильный аппетит, то, напротив, общее чувство голода способно вызвать образ именно этого блюда. Подобные примеры можно найти и в сфере других эмоций.

Такой двусторонний характер связей, соединяющих эмотивные нейроны с гностическими, в сочетании с длительностью и инертностью эмоций приводит к своеобразному явлению, основанному на положительной обратной связи, которое можно назвать *эмоциональной лавиной*. Поясним характер этого явления на следующем типичном примере. Предположим, что мы пережили какое-то трагическое событие и пытаемся после этого, наконец, отдохнуть или заснуть. Но так как соответствующее эмоциональное состояние, пусть значительно ослабевшее, все еще сохраняется, оно легко вызывает через связи Э→Зр образ пережитого. Через связи Зр→Э этот образ в свою очередь усиливает эмоции, интенсификация же эмоций ведет к усилению соответствующего зрительного образа. В результате за каких-нибудь несколько минут эмоции дости-

гают того же накала, что и в момент самого события. Нам трудно избавиться от навязчивого образа; порой это удается только с помощью сильного транквилизатора. Такая эмоциональная лавина, несомненно, знакома каждому и может быть при любой эмоции — половом влечении, злобе, отчаянии, страхе и т. д.

Нет никаких сомнений в том, что многие встречающиеся в практике психиатров случаи продолжительной агрессивности, патологического страха или депрессии имеют в своей основе такую эмоциональную лавину. Действием механизма самоусиления можно объяснить и тот факт, что даже после снятия гиперэмоционального состояния успокаивающими препаратами эмоциональная лавина сразу же возобновляется, как только действие транквилизатора прекращается. Так что покончить с этим состоянием порой удается лишь с помощью психотерапии; иногда же остается единственный выход — прибегнуть к перерезке реверберирующих цепей, вызывающих возобновление переживаний. Последнее достигается, вероятно, префронтальной лоботомией; после такой операции больной все еще может переживать различные эмоциональные состояния, но механизм самоусиления устраняется.

Феномен «неустранимой боли» можно считать частным случаем эмоциональной лавины. Как мы уже говорили, это явление возникает после продолжительных болей. Суть же его состоит в том, что боли в конце концов становятся полностью независимыми от первоначально вызвавшего их источника. Это явление можно объяснить тем, что под влиянием частых приступов возникают двусторонние ассоциации между болью и страхом перед нею; в результате страх вызывает по ассоциации боль, а возникшая боль усиливает чувство страха.

Все эмоциональные состояния возникают либо в результате действия специфических раздражителей, либо через ассоциации. Поэтому уместно спросить, различаются ли в интроспективном плане безусловнорефлекторные эмоции от условнорефлекторных; иными словами, вызывают ли они соответственно либо восприятия, либо образы, или же эмоции всегда представлены одним и тем же переживанием. Учитывая, что эмотивный мозг принадлежит к наиболее примитивным афферентным системам, можно ожидать, что правильно второе предположение.

Анализируя наши собственные эмоции, мы приходим именно к такому выводу. Мы вовсе не дифференцируем эмоций, вызванных специфическими факторами (т. е. безусловными раздражителями), от эмоций, вызванных через ассоциации. Страх остается страхом независимо от того, вызван ли он жестокой болью, или ее условным сигналом, или даже сообщением о предстоящей боли. Мы даже точно не знаем, чем именно и в какой степени вызвано то или иное побуждение (например, чувство голода), таким ли внутренним фактором, как состав крови, или каким-нибудь условным раздражителем этого побуждения. Применение слова «галлюцинация» для побуждения, возникшего через ассоциации, может показаться странным, поскольку побуждение всегда действует одинаково, независимо от происхождения.

Стоит напомнить, как много лет назад возникла ожесточенная полемика вокруг проблемы существования «памяти эмоций» [10].

Мне представляется, что в этой дискуссии, как, впрочем, и в большинстве дискуссий по таким кардинальным вопросам, разногласия фактически сводятся к терминологическим. Если понимать под памятью тот факт, что данное восприятие может в дальнейшем быть вызвано через ассоциацию, то ответ будет, конечно, положительным. В самом деле, предъявление раздражителя, который когда-то вызвал чувство страха, может возбудить те же эмоции, причем не менее яркие, чем раньше. Если же называть памятью эмоций возникновение образов, а не

наличных восприятий, то в таком понимании ее не существует, поскольку эмоции всегда реальны независимо от того, чем они вызваны. В этой связи стоит процитировать следующий абзац из воспоминаний Сюлли-Прюдома, приводимый Рибо [10].

«Когда я вспоминаю свои эмоции в момент вступления немцев в Париж после нашего разгрома, я не могу не переживать их заново так же полно и ярко, тогда как сам образ Парижа, каким он был в тот день, весьма далек в моей памяти от реального восприятия... Я почти склонен спросить себя, *не является ли воспоминание чувства галлюцинацией*».

Это единственный известный мне из литературы пример, когда переживание эмоций, вызванное условнорефлекторным путем, называют галлюцинацией, что на самом деле правильно.

7. ВЫВОДЫ

В настоящей главе дан общий обзор и оценка ассоциаций, обычно возникающих у современного человека. Информацию об этих ассоциациях мы получаем при самонаблюдениях и из наблюдений и при обследовании больных с различными поражениями мозга.

Весь арсенал ассоциаций, устанавливающихся обычно в течение человеческой жизни, можно разделить на две основные группы: ассоциации, связанные с речью во всех ее аспектах (вербальные ассоциации), и ассоциации, с речью не связанные (невербальные ассоциации). В то время как первая группа присуща только *Homo sapiens*, ассоциации второй группы имеются также у многих других видов в зависимости от того, какие гностические поля у них развились.

А. Невербальные ассоциации

Наиболее важные невербальные ассоциации следующие:

1. *Взаимные ассоциации между зрительным и соматическим (включая вестибулярный и обонятельный) анализаторами.* Сюда относятся: а) двусторонние ассоциации между тактильным (стереогностическим) аспектом мелких предметов, которые можно брать в руки, и их зрительным аспектом; б) ассоциации между зрительным аспектом таких мелких предметов и их фактурой, а также вкусовым и обонятельным аспектами; в) ассоциации между положением конечностей и их зрительным аспектом и г) двусторонние ассоциации между пространственными отношениями, воспринимаемыми лабиринтом и зрением.

2. *Взаимные ассоциации между зрительным и слуховым анализаторами.* Сюда относятся двусторонние ассоциации между зрительным аспектом объектов, издающих звуки, и их слуховым аспектом. Особенно хорошо развита группа ассоциаций между лицами людей и звуками человеческого голоса.

3. *Взаимные ассоциации между зрительным и кинестетическим анализаторами.* К ним относятся: а) двусторонние ассоциации между зрительным аспектом объектов и их кинестетическими паттернами; эти ассоциации связаны с общим взаимодействием между соответствующими гностическими полями, составляя основу для совершения тонких движений под контролем зрения; б) двусторонние ассоциации между зрительным аспектом пространственных отношений и кинестетическими паттернами локомоции, в том числе движений глаз и головы; как и в предыдущем случае, общее взаимодействие между соответствующими гностическими полями составляет основу зрительного управляемого локомоторного поведения или его образов.

4. *Взаимные ассоциации между соматетическим и кинестетическим анализаторами.* К ним относятся двусторонние ассоциации между соматетическим аспектом объектов и положениями конечностей и кинестетическими паттернами выполняемых двигательных актов. Они лежат в основе соматетически управляемого поведения, которое играет доминирующую роль у слепых, или в такой деятельности, которая не воспринимается зрительно (например, жевание).

5. *Взаимные ассоциации между всеми анализаторами и эмоциональными состояниями.* Все эти ассоциации двусторонни; если данная эмоция не затухает, это может привести к эмоциональной лавине.

Б. Вербальные ассоциации

Наиболее важные вербальные ассоциации следующие:

1. *Взаимные ассоциации между слуховым аспектом речи и ее кинестетическим аспектом.* Эти ассоциации составляют основу развития речи у нормальных (не глухих) людей. Они формируются с одной стороны на основе слуховой обратной связи, функционирующей в процессе неартикулированной, а позже артикулированной речи, а с другой — на основании имитационного рефлекса.

2. *Ассоциации между слуховым аспектом речи и стимул-объектами различных анализаторов (зрительного, соматетического, кинестетического и слухового).* Эти ассоциации лежат в основе понимания человеческой речи.

3. *Ассоциации между стимул-объектами различных анализаторов (зрительного, соматетического, слухового) и кинестезией речи.* На основании этих ассоциаций осуществляется в речи функция называния.

4. *Внутренние ассоциации между словами, воспринимаемыми на слух.* Эти ассоциации лежат в основе слуховых последовательностей. Аналогичные ассоциации образуются для тонов в музыке.

5. *Внутренние ассоциации между произносимыми словами.* Эти ассоциации лежат в основе чтения наизусть автоматизированных вербальных последовательностей, плавности речи и ее грамматического строя.

Повреждение связей, соединяющих аудиовербальное гностическое поле с словесно-кинестетическим полем, вызывает проводниковая афазия, которую мы называем аудиовербальной афазией. Ее наиболее яркий симптом — нарушение способности читать наизусть.

Повреждение связей, соединяющих аудиовербальное гностическое поле с гностическими полями других анализаторов, приводит к «слуховой» (или «сенсорной») афазии, которую мы называли слухо-зрительной, слухо-соматетической или слухо-кинестетической афазией. Ее основной симптом — нарушение способности понимать услышанные слова.

Повреждение связей, соединяющих гностические поля различных анализаторов с словесно-кинестетическим гностическим полем, приводит к «амнестической» афазии, которую мы называем зрительно-вербальной, соматетическо-вербальной или кинестетическо-вербальной. Их основной симптом — нарушение способности называть воспринимаемые или воображаемые стимул-объекты.

Опираясь на данные патологии, можно предполагать, что пути, соединяющие гностические поля различных анализаторов со словесно-кинестетическим гностическим полем, могут направляться к нему либо непосредственно, либо проходить через аудиовербальное гностическое поле в зависимости: 1) от индивидуальных различий между людьми (вследствие разных принципов развития речи) и 2) от категорий стимул-объектов, образующих ассоциации со словами.

Было отмечено, что среди всего многообразия ассоциаций существуют такие, которые отличаются от прочих тем, что проявляются в виде поддающихся наблюдению реакций субъекта. Это происходит в том случае, когда возбуждение воспринимающих гностических нейронов порождает врожденную реакцию или же когда принимающие нейроны принадлежат к кинестетическому анализатору. Такие типы ассоциаций были названы соответственно классическими (первого типа) или инструментальными (второго типа) условными рефлексам; их подвергли подробному и тщательному экспериментальному исследованию. Следующие главы будут посвящены именно этим типам ассоциаций.

ЛИТЕРАТУРА

1. Stratton G. M., Vision without inversion of the retinal image, *Psychol. Rev.*, 4, 341—360 (1897).
2. Беритов И. С., *Neural Mechanisms of Higher Vertebrate Behavior*, Translated and edited by W. T. Liberson, Boston, Little, Brown and Co., 1965.
3. Von Holst E., Relations between the central nervous system and the peripheral organs, *Brit. J. Anim. Behav.*, 2, 89—94 (1954).
4. Deckert G. H., Pursuit eye movements in the absence of a moving visual stimulus, *Science*, 143, 1192—1193 (1964).
5. Tolman E. C., *Purposive Behavior in Animals and Man*, New York, Appleton-Century, 1932.
6. Tolman E. C., Cognitive maps in rats and man, *Psychol. Rev.*, 55, 189—208 (1948).
7. Maier N. R. F., Reasoning in white rats, *Comp. Psychol. Monogr.*, 6 (No. 3, Serial № 29), 1—93 (1929).
8. Young P. T., Emotion in Man and Animal, pp. 32—34, New York, Wiley, 1945.
9. Столярова-Кабелянская Л. Г., Клинические и патофизиологические различия между корковой и транскортикальной сенсорной афазией, в кн. «Вопросы клиники и патофизиологии афазий», ред. Е. В. Шмидт и Р. А. Ткачев, стр. 24—57, Медгиз, М., 1961.
10. Ribot T., *The Psychology of Emotions*, 2d ed., New York, Walter Scott, p. 39, 1911.
11. Critchley M., *The Parietal Lobes*, chap. 6, London, Arnold, 1955.
12. Hayes C., *The Ape in Our House*, London, V. Gollancz, 1952.
13. Thorpe W. H., Bird-song, *The Biology of Vocal Communication and Expression in Birds*, Cambridge, Cambridge University Press, 1961.
14. Konorski J., Analiza patofizjologiczna różnych rodzajów zaburzeń mowy i próba ich klasyfikacji. (Pathophysiological analysis of various forms of speech disorders and an attempt at their classification). *Rozpr. Wydz. Nauk Med. PAN.*, R. 6, T. 2, 9—32 (1961). English summary.
15. Stengel E., Patch J. C. L., «Central» aphasia associated with parietal symptoms, *Brain*, 78, 401—416 (1955).
16. Selecki B., Stepień L., Zaburzenia mowy w ogniskowych uszkodzeniach okolicy pogranicza płatów skroniowego, ciemieniowego i potylicznego dominującej półkuli mózgu. (Speech disorders produced by focal lesions of the junction of temporal, parietal and occipital lobes of the dominant cerebral hemisphere.), *Rozpr. Wydz. Nauk Med. PAN.*, R. 6, T. 2, 55—72 (1961). English summary.
17. Лурия А. Р., Высшие корковые функции человека и их нарушения при локальных поражениях мозга, изд-во МГУ, М., 1962.
18. Osełowska-Więckowska E., Próba interpretacji patofizjologicznej wyników klinicznego badania afazji ruchowej. (An attempt of pathophysiological interpretation of clinical examination of motor aphasia.), *Neurologia, Neurochir. Psychiat. pol.*, 5, 605—621 (1955). English summary.
19. Geschwind N., Disconnection syndromes in animals and man, *Brain*, 88, 237—296 (1966).

КЛАССИЧЕСКИЙ УСЛОВНЫЙ РЕФЛЕКС (первого типа)

1. ВВОДНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

В двух предыдущих главах мы пытались изложить некоторые общие правила образования ассоциаций между восприятиями и проследить, как устанавливаются наиболее важные ассоциации в повседневной жизни человека. Мы выбрали для этого ассоциации именно человека, а не животных по двум причинам. Во-первых, потому, что наши знания об ассоциациях основаны главным образом на интроспекции, а во-вторых, потому, что у человека эти явления значительно более многочисленны и разнообразны, чем у животных, включая даже приматов. Это, однако, не означает, что у животных нельзя изучать ассоциации. Напротив, одним из основных и наиболее плодотворных аспектов изучения поведения животных является именно изучение ассоциаций. Речь идет об исследовании павловских классических условных рефлексов (или условных рефлексов первого типа).

Методика выработки классического условного рефлекса отвечает всем требованиям, необходимым для образования ассоциаций с добавлением еще одного дополнительного условия. Оно состоит в том, что раздражитель, активирующий принимающие нейроны данной ассоциации, должен вызывать определенный, легко регистрируемый ответ. При парном предъявлении двух раздражителей, возбуждающих соответственно передающие и принимающие нейроны, между этими нейронами устанавливаются действующие связи. Существование этих связей проявляется в том, что теперь раздражитель, активирующий передающие нейроны, вызывает ответ, характерный для раздражителя, возбуждающего принимающие нейроны. Павлов назвал это явление условным рефлексом. Раздражитель, активирующий передающие нейроны и обладающий теперь этим новым свойством, называется условным раздражителем или сигналом, а раздражитель, активирующий принимающие нейроны, называется подкрепляющим раздражителем или подкреплением. Поскольку эффективный подкрепляющий раздражитель должен вызывать устойчивый и регулярный ответ, то для этой роли обычно выбирают раздражители, вызывающие четко проявляющиеся врожденные безусловные рефлексы.

Если рассматривать классический условный рефлекс просто как частный случай ассоциации, в которой раздражитель, активирующий принимающие нейроны, вызывает внешний ответ, то можно прийти к выводу, что термин «подкрепление» является лишним. В самом деле, выражение «условный рефлекс подкрепляется безусловным агентом» равноценно выражению «безусловный агент следует сразу же за условным сигналом», а «подкрепляющий раздражитель» есть не что иное, как раздражитель, активирующий принимающие нейроны. Термин «подкрепление» вызывает терминологическую путаницу, так как он употребляется в разном смысле в системе Павлова и в системе Холла, а также потому, что не ясно, следует ли его употреблять в тех случаях, когда раздражитель, активирующий принимающие нейроны, не вызывает внешнего ответа, а реакция на него выявляется только при регистрации ЭЭГ, как, например, при действии ритмического света.

Тем не менее, сознавая все недостатки термина «подкрепление», мы не хотим от него отказываться. Несмотря на его двойственный смысл,

этот термин весьма удобен, так что его исключение не только не поможет читателю в понимании материала, а, напротив, может затруднить такое понимание. Однако, используя этот термин, нужно четко представить себе его смысл и границы применения. Условимся называть подкрепляющим только тот раздражитель, который *ведет к установлению условного ответа при активации передающих нейронов и в дальнейшем поддерживает этот ответ*. Используя этот термин, следует помнить, что он имеет операциональный характер и сам по себе нисколько не помогает выяснению физиологических механизмов описываемых явлений.

Ясно, что специфический характер подкрепляющего раздражителя существенно ограничивает группу ассоциаций, исследование которых возможно методом условных рефлексов. Преимущество этого метода состоит в том, что он позволяет непосредственно следить за формированием ассоциаций и их последующими изменениями, исследовать свойства ассоциаций и воздействие на них различных посторонних факторов. По сравнению с интроспективным наблюдением этот метод позволяет значительно более детально и точно анализировать центральные механизмы ассоциаций. Интроспективный метод — метод главным образом *описательный*, в то время как метод условных рефлексов преимущественно аналитический, причем условный ответ играет в нем роль «метки», позволяющей выявлять ассоциацию.

Однако, прежде чем мы окончательно признаем идентичность классического условного рефлекса и ассоциации, нам следует рассмотреть другую гипотезу, в соответствии с которой образование условного рефлекса происходит при установлении связей между центральным представительством условного сигнала и центром, контролирующим *эфферентную часть* безусловного рефлекса. Для наглядности рассмотрим, например, условный рефлекс, образующийся при сочетании звука зумера с вливанием в рот собаке кислоты. После ряда сочетаний в ответ на условный сигнал у собаки выделяется слюна и она производит челюстями такие же движения, какие она делала в ответ на безусловный агент. Этот факт можно рассматривать двояко. Можно считать, что связь образовалась между слуховыми нейронами, воспринимающими звук, и вкусовыми нейронами, воспринимающими вкус кислоты, а можно считать, что произошло соединение нейронов, воспринимающих условный сигнал непосредственно с центрами слюноотделения и движения челюстей, т. е. с эфферентными центрами безусловного рефлекса.

Хотя имеющихся данных недостаточно для полного исключения последней гипотезы, тем не менее существуют факты, которые ей определенно противоречат. Прежде всего следует отметить, что все изменения условных рефлексов, например *их угашение* или дифференцировка (см. гл. VII), основаны на изменениях сочетания условного и безусловного агентов. Если бы действительно сформировались связи между нейронами представительства условного сигнала и центрами слюноотделения и жевательных движений, то процесс угашения был бы невозможен, поскольку в этом случае отмена подкрепляющего раздражителя не прекращала бы совпадения условного сигнала со слюноотделением и жевательными движениями.

Кроме того, данные интроспективного наблюдения также свидетельствуют в пользу того, что при выработке условных рефлексов образуются ассоциации между двумя раздражителями, а не между раздражителем и реакцией. В самом деле, условный сигнал, подкрепляемый кислотой, вызывает у человека образ или даже ощущение кислого вкуса во рту, а условный сигнал, подкрепляемый укусом, вызывает ощущение боли. Фактически явление внушения есть не что иное, как условный рефлекс, который вызывается условными сигналами (словами или же-

стами), исходящим от экспериментатора. Внушение всегда вызывает яркий образ безусловного агента, например холода, жары, боли или тошнотворного вкуса, но никогда не вызывает соответствующих реакций на них — таких, как озноб, потоотделение, одергивание конечности или рвота. Поскольку у нас нет убедительных доказательств существования условных связей непосредственно между нейронами, воспринимающими условный сигнал, и эфферентным центром безусловного рефлекса, мы должны рассматривать классический условный рефлекс как явление, связанное исключительно с образованием связей между нейронами условного сигнала и безусловных агентов, и трактовать его как типичный случай ассоциации между восприятиями.

2. ИДЕНТИЧНОСТЬ УСЛОВНОГО И БЕЗУСЛОВНОГО ОТВЕТА В КЛАССИЧЕСКОМ УСЛОВНОМ РЕФЛЕКСЕ

В соответствии со взглядом на классический условный рефлекс как на типичную ассоциацию эффект действия условного сигнала должен состоять только из эффектов, характерных для безусловного рефлекса. Известно, что в большинстве случаев это именно так. Фактически выработка условного рефлекса основывается на том, что раздражитель, который должен стать условным, предъявляется в сочетании с безусловным агентом, причем ожидается, что один из (регистрируемых) эффектов последнего (слиноотделение, одергивание конечности, реакции со стороны сердечно-сосудистой системы) обнаружится и в ответ на условный сигнал. Однако при выработке условных рефлексов иногда случается, что условный сигнал вызывает такую реакцию, которая не входила в число эффектов, вызываемых безусловным агентом. Мы приведем здесь несколько примеров подобного расхождения между эффектами условного и безусловного агентов, а затем попытаемся их проанализировать.

Можно заметить, что при выработке пищевых условных рефлексов разные собаки по-разному ведут себя во время изолированного действия условного раздражителя: некоторые из них стоят неподвижно, в то время как у других бывает сильное двигательное возбуждение. Это различие можно объяснить тем, что неподвижное состояние собаки отражает позу, которую она принимает при исполнительном пищевом безусловном рефлексе, тогда как двигательное возбуждение — это проявление драйва голода. Поскольку один и тот же раздражитель может стать (в зависимости от экспериментальных условий; см. ниже разд. 4) как условным сигналом исполнительной активности, так и условным сигналом драйва, он будет вызывать условную реакцию, воспроизводящую либо тот, либо другой безусловнорефлекторный ответ.

При изучении оборонительных условных рефлексов выявляется еще одно интересное расхождение. Оно относится к ритму сердечных сокращений при оборонительных условных рефлексах. Толчок электрического тока как подкрепляющий безусловный раздражитель всегда вызывает учащение пульса, тогда как условный сигнал может вызывать как ускорение, так и замедление ритма сердца в зависимости от условий эксперимента или от вида животного [1]. Можно предполагать, что это явление связано с существованием двух типов реакций страха, о которых говорилось в гл. I (разд. 7). Один тип реакции выражается двигательным беспокойством и повышением симпатического тонуса, тогда как другой характеризуется «иммобилизацией» и понижением симпатического тонуса. Преобладание той или другой реакции происходит в зависимости от того, какой именно тип реакции страха развивается в данном случае.

В некоторых случаях расхождение между эффектами условного сигнала и безусловного агента имеет иной механизм. Речь идет о формировании некоторых «паразитных» инструментальных ответов, которые отличаются от «правильного» условнорефлекторного ответа и даже могут быть противоположны ему. Следующие примеры иллюстрируют сказанное.

Часто случается, что в начале выработки пищевого условного рефлекса собака, проявляя реакцию нацеливания, поворачивается к источнику условного сигнала. Поскольку после этой реакции следует предъявление пищи, то она быстро превращается в инструментальный условный ответ и стабилизируется, несмотря на то, что реакция эта может быть направлена в сторону, противоположную месту получения пищи. Правильность этого объяснения подтверждается тем, что в случаях, когда условный сигнал подкрепляется ноцицептивными раздражителями, реакция нацеливания заменяется противоположной — реакцией устранения от источника условного сигнала.

Аналогичное непреднамеренное образование инструментального ответа происходит и при выработке других классических оборонительных условных рефлексов. Когда индифферентный раздражитель подкрепляется электрическим раздражением лапы, он очень скоро начинает вызывать классический условный рефлекс сгибания. Но уже на следующей стадии это условнорефлекторное сгибание сочетается с ударом тока. В результате этого в соответствии с принципами образования инструментальных условных рефлексов обнаруживается инструментальный рефлекс разгибания, который подавляет классическую условнорефлекторную реакцию сгибания. С этого момента удар тока следует за разгибанием лапы, что снова ведет к сгибанию, которое в конце концов остается доминирующим.

Обратимся теперь к противоположному отклонению в образовании классических условных рефлексов, а именно отсутствию среди эффектов условного рефлекса реакции, которая является одним из компонентов подкрепляющего безусловного рефлекса. Наиболее ярким примером может служить условный рефлекс, выработанный обычным павловским методом при сочетании условного сигнала с появлением кормушки с пищей на обычном месте. Можно заметить, что хотя пищевой безусловный рефлекс состоит из ряда реакций, таких, как захват, пережевывание, глотание пищи и выделение слюны, во время изолированного действия условного раздражения наблюдается только слюноотделение.

Природа этого отклонения получила объяснение в работах нашей лаборатории. У двух групп собак вырабатывали пищевые условные рефлексы с подкреплением молоком, которое либо давали в кормушке, либо вливали в полость рта через фистулу в щеке. Было обнаружено, что в первом случае условный ответ выражался главным образом в позе ожидания, тогда как при втором варианте опытов в ответ на условный сигнал наблюдались интенсивные жевательные и даже глотательные движения. Условный ответ оказался до такой степени похожим на безусловный, что, следя только за поведением животного, невозможно было определить, в какой именно момент в рот вводилась жидкость.

Из этих опытов следует, что отсутствие условной реакции жевания и глотания при обычной методике пищевых условных рефлексов зависит от того, что условный раздражитель сигнализирует лишь вид пищи, а не ее введение в рот. Вид пищи вызывает природный инструментальный условный рефлекс, заключающийся в хватании ее, и только после этого двигательного акта пища вводится в рот. Другими словами, условный пищевой рефлекс, вырабатываемый обычным методом, является по сути

дела сложным цепным рефлексом. Именно поэтому акты жевания и глотания не появляются в ответ на условный раздражитель.

Подводя итог, можно сказать, что истинный классический условный рефлекс включает в себя по определению те же элементы, что и безусловный, на основе которого он вырабатывается. Если помимо или вместе с ответов, свойственных безусловному рефлексу, появляются какие-то иные двигательные или вегетативные реакции, то можно утверждать, что они имеют другое происхождение, которое следует выявить с помощью специальных экспериментов.

3. УСЛОВНЫЙ РЕФЛЕКС НА ПИЩУ

В гл. I указывалось, что врожденная деятельность организма состоит из двух различных, хотя и тесно связанных компонентов, которые были названы подготовительными и исполнительными рефлексами. Подготовительные рефлексы контролируются той частью мозга, которую называют эмотивной, или лимбической, системой. Эти рефлексы зависят от центральных механизмов, получивших название драйвов или эмоций. Исполнительные рефлексы контролируются нижними уровнями познавательной системы. На основе этих двух видов безусловных рефлексов могут формироваться классические условные рефлексы, которые мы будем называть соответственно условными драйв-рефлексами и условными исполнительными рефлексами.

Следует также напомнить, что врожденные виды деятельности организма можно классифицировать и по иному принципу — на две другие категории: на сохранительную и защитную в зависимости от того, направлена ли эта деятельность на поддержание жизни (сохранение) индивидуума или вида, или она направлена на защиту организма от действия вредных агентов.

Что касается условнорефлекторной сохранительной активности, то мы обратим особое внимание на пищевые условные рефлексы, так как именно эти рефлексы используются в большинстве экспериментальных исследований. Действительно, число исследований условных рефлексов, основанных на других видах сохранительной активности, весьма незначительно, тогда как пищевая условнорефлекторная деятельность подвергалась основательному и систематическому изучению в течение многих лет. Мы полагаем, что упомянутые выше условные рефлексы, основанные на других видах сохранительной активности, подчиняются тем же самым общим законам, что и пищевые условные рефлексы.

Мы рассмотрим отдельно исполнительные пищевые условные рефлексы, которые мы назовем условными рефлексами на пищу, и подготовительные условные рефлексы, которые будем именовать условными рефлексами голода. После этого обсудим их взаимосвязь.

Условный рефлекс на пищу — это ассоциации между *раздражением любой модальности и вкусовым раздражением*, возникающим при попадании в рот данного вида пищи. В экспериментальной практике главным индикатором образования этой ассоциации служит выделение слюны из хронической фистулы околоушной или подчелюстной железы. Вследствие этого наиболее подходящей пищей для подкрепления оказывается та, которая вызывает обильное выделение слюны, например слегка смоченный водой сухарный порошок в смеси с мясным порошком. Для условного сигнала выбираются относительно индифферентные раздражители, т. е. раздражители, не вызывающие никаких специфических реакций, которые были бы противоположны пищевой активности.

Наилучший способ выработки условного рефлекса на пищу — это предъявление индифферентного раздражителя и пищи, следующих один

за другим с частичным совпадением с очень коротким (1—2 сек) интервалом между ними. Впоследствии этот интервал постепенно удлиняется до 10—20 сек, т. е. на время, в течение которого можно зарегистрировать условнорефлекторное выделение слюны.

Как мы установили в гл. IV, образование ассоциации между двумя совпадающими во времени восприятиями возможно только на фоне неспецифического (аксо-дендритного) облегчающего влияния, действующего на соответствующие нейроны и вызванного определенным драйвом. Фактор, обеспечивающий образование пищевых условных рефлексов — это драйв голода. Помимо других эффектов этот драйв вызывает активацию вкусового и обонятельного анализаторов, в частности в тех нейронах, в которых представлены вкус и запах определенной пищи, т. е. вызывает аппетит. Следовательно, этот драйв представляет собой эмотивный фактор, облегчающий формирование действующих связей между нейронами, воспринимающими условный сигнал и пищевой безусловный раздражитель. В подтверждение можно привести тот факт, что у недостаточно голодной собаки не удается выработать пищевой условный рефлекс. Экспериментальные данные, относящиеся к наблюдению такого рода, получили недавно Болд, Миллер и Иенсен [6]. Через фистулу в рот животному (крысе) вводили воду. Условный рефлекс регистрировали с помощью специального электрического датчика, который улавливал движение языка к мягкому нёбу. Если животное не испытывало жажды, то условный рефлекс не вырабатывался: его не удалось обнаружить, даже если пробы проводились на фоне жажды.

Драйв голода влияет не только на принимающие нейроны вкусового анализатора, но и на передающие нейроны представительства условного сигнала. Дело в том, что драйв голода вызывает активацию не только в анализаторах, прямо связанных с его проявлением, но также и в других, в частности в зрительном и слуховом анализаторах. На этой основе формируются связи между представительством драйва голода и теми нейронами, в которых представлен данный условный сигнал (речь идет об эмоционально-зрительных и эмоционально-слуховых ассоциациях, описанных в предыдущей главе). В результате у голодного животного пищевой условный сигнал вызывает усиление внимания к нему, что обеспечивает его хорошее восприятие. Это в свою очередь повышает интенсивность разрядов, идущих от этих нейронов к нейронам вкусового анализатора.

Если животное, испытывающее достаточно сильный голод, приучено к окружающей обстановке и к порядку эксперимента (например, к повторному характеру предъявлений пищи через определенные интервалы, к специфическим свойствам условных сигналов, применяемых в опыте, особенностям способа дачи пищи и т. д.), в таких случаях образование условного рефлекса на пищу происходит быстро, после нескольких сочетаний. Следует, однако, помнить, что общая обстановка условнорефлекторных экспериментов настолько необычна для собак, что привыкание к ней требует более или менее длительного времени (в зависимости от индивидуальных особенностей и предыдущего опыта каждого животного). Поэтому предварительные эксперименты, проведенные со знанием дела и учитывающие все эти препятствия, могут в большой степени определить успешность выработки условных рефлексов.

После упрочения условного рефлекса на пищу поведение животного в станке и реакция слюноотделения поражают своей стабильностью. Двигательный ответ на условный сигнал обычно выражается в виде кратковременного рефлекса нацеливания, направленного к источнику условного сигнала (что является частично «паразитным» инструментальным ответом, а частично — следствием ассоциации между эмоцией

и условным сигналом), после чего животное устремляет взгляд на кормушку и наступает состояние полной неподвижности. Выделение слюны бывает более или менее обильным в зависимости от индивидуальных особенностей животного и его состояния в данный момент. Интенсивность слюноотделения либо сохраняется постоянной во время изолированного действия условного раздражителя, либо увеличивается к его концу.

В гл. I мы приводили многочисленные данные, свидетельствующие о том, что исполнительный пищевой безусловный рефлекс вызывает антидрайв голода, который проявляется, помимо всего прочего, торможением двигательной активности, характерной для драйва голода. У нас есть все основания полагать, что сказанное в равной мере относится и к сформировавшемуся исполнительному условному рефлексу на пищу. Иными словами, мы полагаем, что *прочный условный рефлекс на пищу, подобно безусловному рефлексу, вызывает частичное подавление драйва голода* и что спокойное состояние животного во время условного сигнала является проявлением этого подавления.

Наше утверждение об ослаблении драйва голода при упроченном действии условного сигнала убедительно подтверждают эксперименты Гальперина [7], который обнаружил, что у собак с перерезанным пищеводом условный сигнал вызывает такое же подавление «голодных» сокращений желудка, как и попадание пищи в рот (фиг. 47). Следует отметить, что условный сигнал, оповещающий дачу собаке костей, подобного эффекта не вызывает. Действительно, захватывание ртом кости сначала не возбуждает вкусовых рецепторов и поэтому не подавляет драйв голода.

Приведем интересную цитату из работы Гальперина.

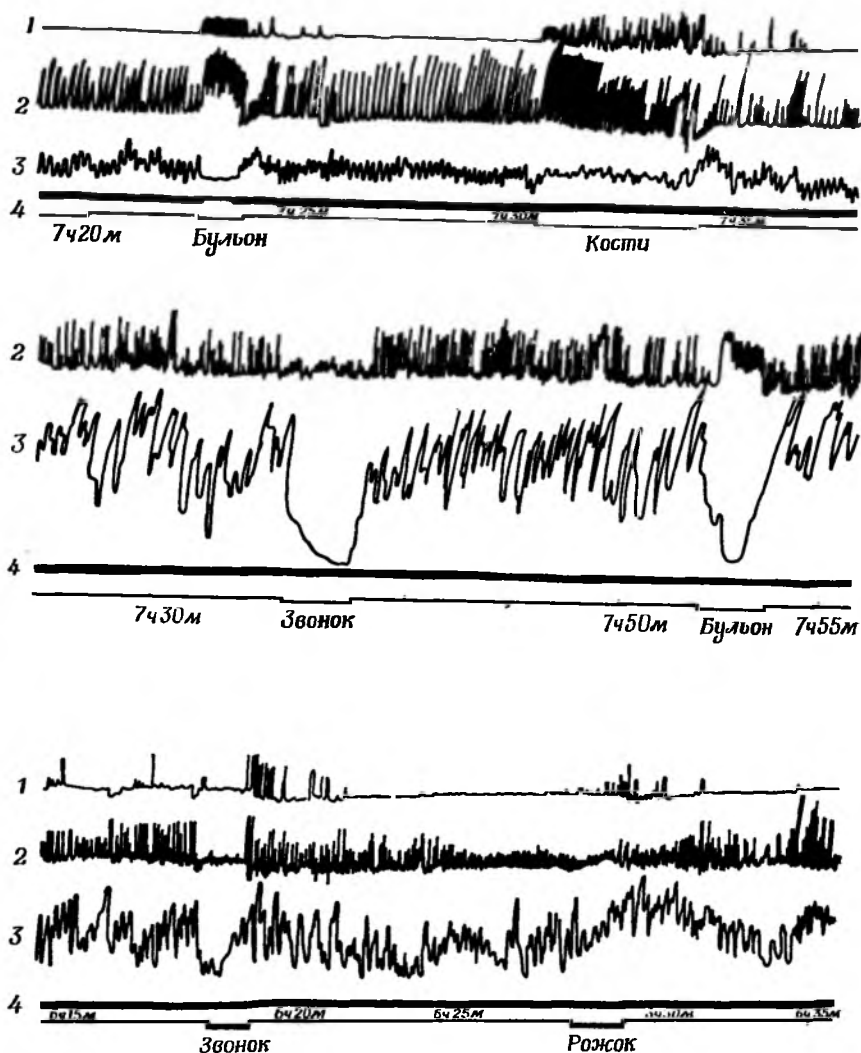
«Во время опытов собака проявляла выраженное беспокойство: лезла на кормушку, грызла резиновую трубку и цепь, которой была привязана к станку, и часто поворачивала голову к источнику условного сигнала. Все поведение животного ясно свидетельствовало о возбуждении, связанном с обстановкой приема пищи, и о стремлении к еде. При этом на записи движений желудка отмечались периодические волны большой амплитуды, соответствующие сокращениям желудка. В момент включения звукового условного сигнала собака сразу успокаивалась; в ожидании подачи пищи она поворачивала голову в ту сторону, откуда исходил звук. При этом периодические сокращения мускулатуры желудка исчезали. Прекращение действия условного сигнала без подкрепления влекло за собой возобновление беспокойства и периодических сокращений желудка с усилением их интенсивности».

Теперь следует обсудить вопрос о локализации «центра» безусловного раздражения, включенного в классический условный рефлекс. Так как в соответствии с нашей концепцией мы считаем, что этот центр идентичен множеству гностических вкусовых нейронов, представляющих пищу, подаваемую как подкрепление, этот центр следует искать прежде всего в коре.

К сожалению, представительство вкуса в коре собаки не подвергалось систематическому изучению. Если судить по аналогии с вкусовой областью других животных, то его можно отнести к *роstralной части* коронарной извилины и к *передней сложной извилине*. В экспериментах Травиной [8], а также Жерницкого и Сантибанеса [9] изучалось влияние удаления этой области на слюноотделительные условные рефлексы.

Было показано, что *корковое представительство вкусовой рецептивной поверхности* ипсилатерально (что позднее подтвердилось в экспериментах на крысах) [10]. Соответственно одностороннее удаление вкусовой зоны приводило к резкому ослаблению или исчезновению слюноот-

делительных условных рефлексов на пищу и к ослаблению безусловно-рефлекторного слюноотделения с ипсилатеральной стороны. На контралатеральной стороне условные рефлексы или не изменялись, или даже усиливались. В опытах Травиной с более обширными повреждениями нарушение сохранялось на протяжении нескольких месяцев; в опытах Жерницкого и Сантибанеса оно было менее длительным, после чего



Фиг. 47. Влияние безусловных раздражителей и условных сигналов на «голодные» сокращения желудка [7].

1 — жевательные движения; 2 — дыхание; 3 — сокращения желудка; 4 — отметка времени (не видна).

обычно следовало усиление слюноотделительных рефлексов. Ни односторонние, ни двусторонние разрушения не ослабляли драйв голода.

Хотя вопрос в целом еще требует основательного изучения, полученные данные, по всей видимости, подтверждают нашу гипотезу с той оговоркой, что корковое вкусовое поле, видимо, не единственная зона, ответственная за условный рефлекс на пищу, и что после его удаления эту функцию выполняют какие-то другие отделы мозга.

4. УСЛОВНЫЙ РЕФЛЕКС ГОЛОДА

Поскольку мы считаем, что драйв голода, как и другие виды драйва, имеет рефлекторную природу, то, следовательно, его можно вызвать и условнорефлекторным путем, т. е. не только специфическими раздражителями, вызывающими голод, но и совпадающими с ними индифферентными раздражителями. В основе условного рефлекса голода лежит формирование действующих связей между группой нейронов, представляющей условный сигнал, и группой нейронов, соответствующих драйву голода. Вспомним, что в соответствии с нашим предположением эти последние располагаются на высшем уровне системы, контролирующей состояние голода, — предположительно в области миндалины.

Возможность вызвать драйв голода условнорефлекторным путем иногда подвергают сомнению, исходя из того, что сытый человек не будет испытывать голода, даже оказавшись в той же обстановке, где он неоднократно получал вкусную пищу. Такое утверждение представляется, однако, не вполне верным. Мы часто наблюдали, что собака, накормленная перед опытом, будучи помещена в станок, в ответ на условный сигнал второго типа все же выполняет заученное движение (признак наличия побуждения голода) и обычно поглощает предложенную ей пищу. Таким образом, мощный условный сигнал голода может вызвать голод даже в состоянии насыщения.

В соответствии с общими принципами рефлекторной деятельности данный рефлекс независимо от того, врожденный он или приобретенный, может проявиться лишь при наличии хотя бы минимальной возбудимости участвующих в нем нервных структур. Поэтому, если центр голода полностью подавлен насыщением, то естественно, что импульсы, идущие к нему от нейронов условного сигнала, могут оказаться недостаточными для преодоления тормозного процесса и для активации центра. Условные рефлексы голода, как и любые условные рефлексы, следует изучать только при достаточно высоком уровне возбудимости структур, принимающих в них участие.

Проанализируем теперь образование условного рефлекса голода в экспериментах на собаках. Ежедневно собаку, которую до этого несколько часов не кормили, помещают в камеру для выработки условных рефлексов, где запах пищи отсутствует и где не происходит ничего значительного. Через некоторое время животное полностью привыкает к этой обстановке: оно остается спокойным и иногда засыпает. Но вот однажды неожиданно, с помощью автоматического устройства, животному подается кормушка с пищей. Вид и запах пищи немедленно вызывают драйв голода (частично безусловно- а частично условнорефлекторный). Собака набрасывается на еду и хватает ее. Если порция пищи невелика, рефлекс голода, подавленный во время еды (т. е. во время исполнительной реакции), появляется после ее окончания с новой силой (по типу феномена отдачи). У собаки возникает двигательное беспокойство, она ищет пищу. После одной подобной пробы животное уводят и приводят лишь на следующий день, опять же после нескольких часов голодания. По сравнению с предыдущими днями поведение собаки оказывается совсем иным. Полностью исчезают сонливость и апатия, животное возбуждено, все обнюхивает и трогает приспособление, с помощью которого была подана кормушка с пищей. Перед нами проявление условного рефлекса голода на окружающую обстановку, который установился после единственного сочетания.

Здесь встает интересный, но до сих пор не разрешенный вопрос: какой период в развитии драйва голода более важен как подкрепляющий фактор — тот ли короткий интервал, когда животное чувствует за-

пах и видит пищу перед началом исполнительной реакции, или более длительный период усилившегося голода *после* акта поедания пищи? Случайные наблюдения показывают, что драйв голода, возникающий после исполнительной реакции, играет важную роль в образовании условного рефлекса голода. Этот рефлекс оказывается сильнее в тех случаях, когда пища дается часто, но маленькими порциями, чем если эти порции большие и разделены большими интервалами времени. Роль чувства голода, непосредственно предшествующего исполнительной реакции, предстоит выяснить в специальных экспериментах.

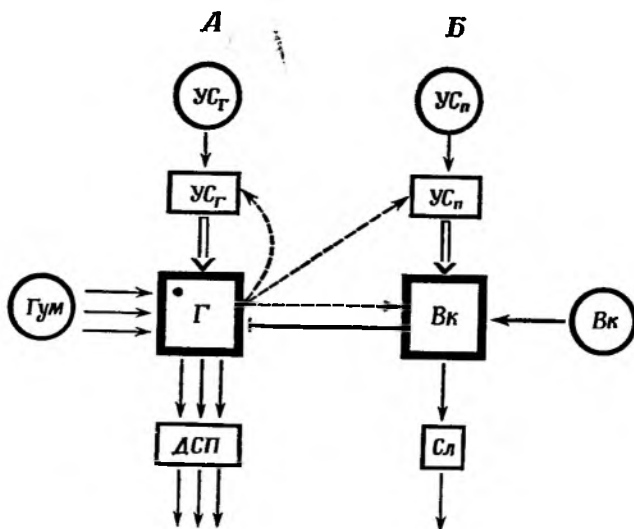
Если предъявлению пищи предшествует короткий спорадический раздражитель, то ход событий оказывается тем же. После нескольких повторений этого сочетания новый раздражитель начнет вызывать условный рефлекс голода раньше, чем в ответ на него появится слюноотделение. В гл. IX будут приведены многие эксперименты по инструментальным условным рефлексам, подтверждающие это положение. Итак, можно сделать вывод, что сочетание внешнего раздражителя с предъявлением пищи в первую очередь вызывает образование условного рефлекса голода, и только позже, после некоторого процесса тренировки, он постепенно переходит в условный рефлекс на пищу. Этот результат можно было легко предвидеть, зная, что драйв голода создает прямую активацию неспецифической системы. Этот источник возбуждения сразу же используется для образования ассоциации условный сигнал → драйв. Образование же условного рефлекса на пищу происходит только на второй стадии выработки, поскольку для его формирования необходимо облегчающее влияние со стороны драйва голода. Взаимоотношения между этими двумя условными рефлексами схематически представлены на фиг. 48.

Влияние условного и безусловного рефлексов голода вполне одинаково, что находится в соответствии с принципами образования классических условных рефлексов. При условном рефлексе голода мы наблюдаем активацию двигательной системы поведения, выражающуюся в общем двигательном беспокойстве и голосовых реакциях, а также активацию сенсорных систем, которая выражается в усилении поискового поведения — обнюхивании, исследовании обстановки и т. п. Как показал Гальперин (см. фиг. 47), условный рефлекс голода включает также характерные сокращения мышц желудка. Как будет показано в гл. IX (разд. 4), слюноотделение не относится к эффектам драйва голода; его появление — это результат одновременного возникновения условного рефлекса на пищу.

Так как обычно выработка пищевого условного рефлекса начинается с формирования условного рефлекса голода, дальнейшая судьба вырабатываемых рефлексов зависит от многих методических факторов. Следует иметь в виду, что в то время как поедание пищи есть процесс «физический», т. е. резко начинающийся и резко обрывающийся, драйв голода относится к «тоническим», длительным процессам. Следовательно, оптимальными условными сигналами для условных рефлексов на пищу должны быть агенты, непосредственно предшествующие предъявлению пищи, а оптимальными условными сигналами для условного рефлекса голода должны быть раздражители, имеющие более длительный характер, например вся обстановка во время приема пищи. В нашей повседневной жизни роль условного сигнала голода принадлежит времени привычного приема пищи. Обсуждение этого вопроса приводится в следующем разделе.

Резюмируя, можно сделать вывод, что выработка пищевых условных рефлексов по обычной методике состоит из двух различных, но тесно взаимосвязанных последовательных событий. Во-первых, образуются

связи между гностическими нейронами представительства экспериментальной обстановки и нейронами представительства драйва голода. Эти связи порождают условный *рефлекс голода* и его признаки — беспокойство, повышение чувствительности к внешним и вкусовым раздражениям, «голодные» сокращения желудка. Во-вторых, формируются связи между гностическими нейронами представительства условного сигнала



Фиг. 48. Блок-схема условного рефлекса голода и условного рефлекса на пищу и их взаимоотношения.

Квадратами и прямоугольниками обозначены центры; кружками—раздражители; сплошными стрелками — врожденные возбуждающие связи, пунктирными — врожденные облегчающие связи; сплошными линиями без стрелки с крестиком поперечной чертой обозначена врожденная тормозная связь. Г — система голода; ДСП — двигательная система поведения; Гум — гуморальный раздражитель; УСГ — условный сигнал голода; Вк — пищевая вкусовая система; Сл — слюноотделение; УСн — условный сигнал пищи. А. Условный рефлекс голода; центр голода активируется совместным воздействием гуморальных факторов и условного сигнала; активация этого центра вызывает активацию двигательной системы поведения, вкусового анализатора и анализаторов условных сигналов голода и пищи. Б. Исполнительный пищевой условный рефлекс; безусловное раздражение—ощущение вкуса пищи (Вк) или условный сигнал пищи вызывает слюноотделение; оба эти раздражителя тормозят систему драйва голода.

и нейронами представительства вкуса пищи, используемой для подкрепления. Эти связи порождают условный *рефлекс на пищу*, включающий в себя слюноотделение и подавление «голодных» сокращений желудка. В противоположность беспокойству, возникающему при действии условного сигнала голода, условный сигнал пищи вызывает почти полную неподвижность животного и сосредоточение его внимания на кормушке.

Хотя, как указывалось, условный рефлекс голода вызывается всей экспериментальной обстановкой, связанной с кормлением, а условный рефлекс на пищу — «спорадическим» раздражителем, непосредственно предшествующим предъявлению пищи, тем не менее оба эти фактора, и особенно последний, могут вызывать смешанный тип ответа, связанный попеременно либо с усилением условного рефлекса голода, либо с проявлением условного рефлекса на пищу. Преобладание того или другого типа ответа зависит как от методики эксперимента, так и от индивидуальных особенностей животного.

При использовании методики, принятой в павловских лабораториях, когда в начале выработки условного рефлекса изолированное действие условного раздражителя кратковременно, а порции пищи весьма зна-

чительны (животное поедает пищу за 30—60 сек), условный рефлекс на пищу преобладает над условным рефлексом голода. Даже если в промежутках животное беспокоит (под влиянием условного рефлекса голода), то при предъявлении условного сигнала оно немедленно успокаивается, устремляет взгляд на кормушку и у него начинается обильное, постоянное по величине слюноотделение. Это происходит потому, что сразу за условным сигналом следует пищевая исполнительная реакция и условный сигнал отделен от вновь возникшего условного рефлекса голода интервалом времени, соответствующим поеданию пищи. Если же порции пищи сделать маленькими (чтобы животное могло их съедать за несколько секунд), а изолированное действие условного раздражителя с самого начала установить большим, то в таком случае создаются более благоприятные условия для выработки условного рефлекса голода; при этом животные, относительно спокойные в интервалах между раздражителями, резко возбуждаются при предъявлении условного сигнала. В этом случае длительное изолированное действие условного раздражителя мешает образованию прочной связи между условным сигналом и пищей, а короткий акт еды сближает условный сигнал с чувством голода, вновь возникающим после исполнительной реакции. Как условные рефлексы на пищу, так и условные рефлексы голода сохраняются более стабильными, если после окончания эксперимента собака еще остается голодной, поскольку это препятствует развитию условного рефлекса насыщения (см. ниже).

Вполне естественно, что условный рефлекс на пищу начинает доминировать после достаточно долгой тренировки даже у тех собак, у которых из-за их прожорливости сначала обнаруживался сильный рефлекс голода. Действительно, поскольку в классических условных рефлексах условный сигнал всегда предшествует даче пищи и поскольку такая последовательность предъявляется животному сотни раз независимо от того, что делает животное при изолированном действии условного раздражителя, то постепенно начинает превалировать прочная ассоциация между условным сигналом и безусловным агентом, и теперь именно она определяет поведение животного в ответ на условный сигнал. Теперь условный рефлекс голода подавляется условным возбуждением вкусовых нейронов, точно так же как его тормозит попадание пищи животному в рот.

Если эксперименты по выработке условных рефлексов проводятся стереотипно, с постоянными, достаточно длинными интервалами между сочетаниями, то далее происходит следующее. Поскольку в интервалах пища не дается, то в эти периоды развивается сильный условный антидрайв-рефлекс (см. гл. VII). Собака делается все более и более спокойной, апатичной, часто засыпает и настораживается только перед самым условным сигналом. Иногда сонливость настолько усиливается, и животному настолько «надоедает» однообразная обстановка опыта, что оно перестает обращать внимание на включение условного сигнала и даже отказывается есть предложенную пищу из-за сильного подавления побуждения голода. Павлов [11] назвал это явление «угашением с подкреплением», и оно привело его к мысли, что каждый раздражитель, повторяющийся в течение длительного периода времени, превращается в тормозный». Он предположил, что единственная роль пищевого подкрепления состоит в том, что оно по каким-то причинам способно задерживать этот неизбежный процесс. От этой трактовки он впоследствии отказался [12], но факт, как таковой, так и остался необъясненным.

Постепенное исчезновение условных рефлексов на пищу при частом повторении условных раздражителей было своего рода бичом павловских лабораторий. Для борьбы с ним предлагалось много способов.

Одним из них была полная смена всего набора применявшихся условных сигналов на новые. По крайней мере на некоторое время это средство помогало. Еще более эффективной в этом отношении была выработка тонкой дифференцировки, т. е. введение сигнала, похожего на один из условных сигналов, без подкрепления его пищей. Изменение в состоянии животного часто следовало буквально сразу: оно настораживалось, его безразличие пропадало, а ответы на условные сигналы и двигательная реакция, а также слюноотделение восстанавливались, а иногда даже и превышали первоначальные [11, 13]. В некоторых экспериментах было замечено, что при применении в начале опыта дифференцировочного (неподкрепляемого) условного сигнала животное в течение всего дальнейшего хода опыта хорошо реагировало на условные раздражители и сохраняло настороженность.

Эффективность этих мер объясняется просто. Как уже говорилось, павловская процедура проведения опытов с условными рефлексами, благоприятствующая образованию условных рефлексов на пищу, постепенно ослабляет, а затем и сводит на нет условный рефлекс голода. Для восстановления его надо либо все старые условные сигналы заменить новыми, либо сделать необязательным пищевое подкрепление. Неожиданное неподкрепление условного сигнала при прочном условном рефлексе немедленно возбуждает рефлекс голода, который и облегчает формирование всех последующих условных рефлексов. Введение дифференцировочного условного сигнала не только не ослабляет классического условного рефлекса на исходный условный сигнал, но даже и облегчает его, поскольку при неподкреплении драйв голода усиливается.

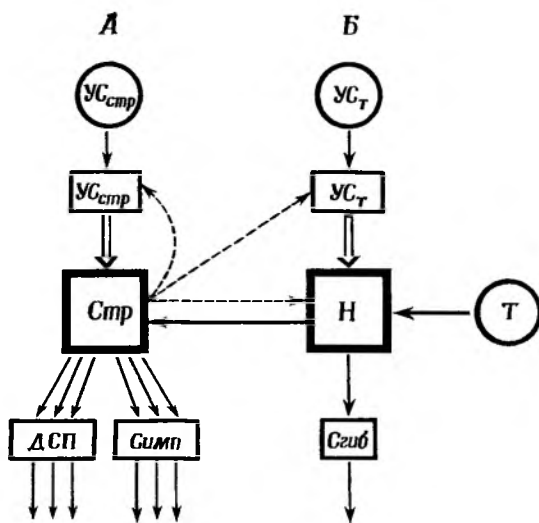
Заканчивая обсуждение вопроса об условном рефлексе голода, нужно отметить, что, судя по некоторым случайным наблюдениям, состояние насыщения также может стать условнорефлекторным. Если досыта накормленную собаку сразу берут на опыт, то вырабатывается своего рода условный рефлекс насыщения. Он проявляется в ослаблении условного рефлекса на пищу в одном или нескольких последующих опытах. Здесь следует упомянуть об экспериментах Фонберг и Дельгадо [14], которым удалось выработать отрицательный условный рефлекс на определенный вид пищи при раздражении миндалевидного комплекса в момент еды. Полагают, что именно в этой области находится центр пищевого насыщения.

5. ОБОРОНИТЕЛЬНЫЕ УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ

Как было показано в гл. I (разд. 10), взаимоотношения между подготовительными и исполнительными рефлексами в сфере защитной деятельности организма носят иной характер, чем в сфере пищевого поведения. Во время исполнительной пищевой реакции появляется, как правило, антидрайв-рефлекс, который подавляет рефлекс голода. При оборонительном поведении болевой раздражитель вызывает одновременно фазическую исполнительную реакцию и тоническую реакцию страха, которая по длительности превосходит время действия раздражителя (фиг. 5). Ввиду этого соответствующие *условные* рефлексы не оказываются в антагонистических отношениях, как это имеет место при пищевых условных рефлексах, а могут проявляться одновременно.

Рассмотрение оборонительных условных рефлексов начнем с наиболее обычного в экспериментальной практике рефлекса, подкрепляемого ударом электрического тока в лапу. При сочетании индифферентного раздражителя с подкреплением ударом тока устанавливаются два рода связей: 1) связи между гностическими нейронами, воспринимающими индифферентный раздражитель, и соматическими гностическими ней-

ронами, воспринимающими колющую боль в данном месте кожи, и 2) связи между теми же гностическими нейронами и нейронами высшего уровня эмотивной системы, воспринимающими драйв страха. Связи первого рода обеспечивают осуществление условного рефлекса на удар тока, который состоит в отдергивании раздражаемой лапы. Благодаря связям второго рода проявляется условный рефлекс страха либо в виде двигательного беспокойства и симпатических реакций (фиг. 49), либо, наоборот, в виде «замирания».



Фиг. 49. Блок-схема условного рефлекса страха и условного рефлекса на удар тока.

Стр — система страха; ДСП — двигательная система поведения; Симп — симпатическая система; УС_стр — условный сигнал страха; Н — ноцицептивная система; Сгиб — сгибание ноги; УС_Т — условный сигнал удара тока. А. Условный рефлекс страха; центр страха активируется либо ударом тока (Т), либо условным сигналом. Его активация вызывает активацию двигательной системы поведения, симпатической системы и соматического анализатора. Б. Исполнительный рефлекс на удар тока; болевое условное и безусловное раздражения вызывают сгибание конечностей; оба они активируют систему страха.

Хотя и условный рефлекс на удар тока, и условный рефлекс страха подкрепляются одним и тем же раздражителем, их совпадение далеко не абсолютно. С одной стороны, болевой раздражитель, вызывая страх, приводит к активации структур, участвующих в образовании условного рефлекса, вследствие чего связи между нейронами, воспринимающими условный сигнал, и нейронами драйва страха устанавливаются почти сразу. Более того, в силу «тонического» характера безусловного рефлекса страха условным сигналом страха может стать не только спорадический раздражитель, применяемый перед самым ударом тока, но и вся экспериментальная обстановка. С другой стороны, связи между нейронами, воспринимающими условный сигнал, и нейронами, соответствующими боли (от удара тока), образуются только на следующем этапе выработки, на фоне активации, вызванной состоянием страха. Поскольку безусловный рефлекс на удар тока носит «фазический» характер, условный рефлекс на удар тока вызывается только спорадическими условными сигналами.

Эти теоретические рассуждения убедительно подтверждаются соответствующими экспериментальными данными. Условный рефлекс страха, выражающийся повышением частоты сердечных сокращений, образуется уже после первого сочетания и вызывается всей эксперименталь-

ной обстановкой, в то время как сгибание ноги появляется позже и происходит только в ответ на спорадический условный сигнал [3, 4, 15].

Ввиду того что боль является главным эмотивным фактором, укрепляющим исполнительный условный рефлекс на удар тока, формирование этого рефлекса в большой степени зависит от интенсивности страха, который будет вызван подкрепляющим агентом. При слабой силе тока (еще вызывающей сгибание конечности) условный рефлекс может не выработаться из-за недостаточной интенсивности страха, а если этот рефлекс и появляется, то бывает очень нерегулярным. При умеренной силе тока условный рефлекс регулярен, а животное ведет себя спокойно. Дальнейшее усиление тока вызывает некоторое беспокойство животного в интервалах между раздражителями, а двигательные условные ответы делаются быстрыми и сильными. При очень сильном токе животное очень возбуждено (или, наоборот, застывает) на протяжении всего опыта и отдельные рефлексы не проявляются из-за очень сильного страха, нарушающего нормальный ход ассоциативных процессов.

Поскольку известно, что гностические нейроны, воспринимающие чувство колющей боли, расположены в соматетической зоне коры, можно было предположить, что удаление этой зоны должно привести к исчезновению специфического условного рефлекса на удар тока при полном сохранении условного рефлекса страха. Опыты Метлера и др. [16, 17], по-видимому, подтверждают этот дедуктивный вывод. Эти авторы обнаружили, что удаление нзвой коры не нарушает формирования и сохранения условного рефлекса страха у собак, что проявляется общим беспокойством, однако условный рефлекс на удар тока исчезает навсегда. Остается только выснить, какая именно область новой коры ответственна за этот дефект.

Независимо от того, на каком уровне соматетического анализатора расположены выходные нейроны, ответственные за рефлекс на колющую боль, гнозис этого ощущения относительно примитивен. Отсюда можно сделать вывод, что условный сигнал, вызывающий условный рефлекс на удар тока, вызывает не образ боли от укола, а скорее галлюцинаторное ощущение укола. Здесь можно заметить, что при подобных опытах с людьми многие из испытуемых утверждают, что они чувствуют укол даже в тех случаях, когда удар током не наносится.

Корсон и др. [18] расширили применение метода оборонительных условных рефлексов на удар тока, использовав его в следующих экспериментах на собаках. Показателем условного рефлекса страха служила антидиуретическая реакция. Повторное сочетание тона с ударом тока в лапу показало, что двигательный оборонительный ответ прямо связан с раздражителем, тогда как антидиуретическая реакция вызывается всей обстановкой опыта и проявляется на всем его протяжении. Далее оказалось, что в случаях особенно сильного рефлекса страха (когда животное сопротивлялось введению в камеру), как условно-, так и безусловнорефлекторная антидиуретические реакции подавлялись катехоламинами, которые тормозят освобождение вазопрессина. Это показывает, что в данном случае перед нами два типа реакции страха, имеющих различную вегетативную и гуморальную организацию.

Другой широко известный экспериментальный метод, касающийся оборонительных условных рефлексов, — это применение подкрепления воздушной струей, направленной на глаз. Этот метод широко используется как в опытах на животных, так и на человеке [19]. Поскольку соответствующий безусловный ответ не вызывает сильной эмоции страха, то выраженной активации во время эксперимента не наблюдается, и условный сигнал вызывает поэтому строго локальную реакцию мигания. Именно вследствие этого выработать прочный условный рефлекс труд-

но, он редко проявляется во всех 100% сочетаний и легко разрушается при незначительном увеличении интервала между условным сигналом и безусловным раздражителем.

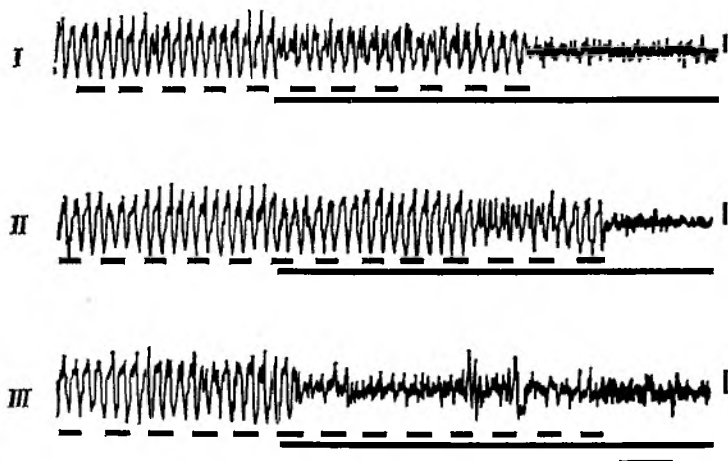
В оборонительном условном рефлексе с использованием кислоты, который широко применялся в лабораториях Павлова, подкреплением служит введение в рот раствора кислоты (обычно соляной). Этот метод оказался очень удобным из-за того, что его эффектом, как и в условном рефлексе на пищу, является слюноотделение, а его безусловный рефлекс по своему характеру относится не к сохранительным, а к защитным и совершенно не зависит от драйва голода.

В этом случае отношения между исполнительным рефлексом и драйв-рефлексом такие же, как в описанных выше оборонительных условных рефлексах. Так, если кислота сильно разведена, то условный рефлекс не вырабатывается, хотя безусловный агент сам по себе может и вызвать заметное слюноотделение. Очевидно, это определяется недостаточной силой драйва страха, вызываемого безусловным агентом. Вместе с тем при слишком высокой концентрации кислоты она вызывает ожог слизистой, животное становится беспокойным, а слюноотделение подавляется. Ясно, что и в этом случае для получения регулярного условного рефлекса необходимо добиться правильного силового соотношения между условным рефлексом страха и условным рефлексом на кислоту.

Гностическим полем для кислотных безусловных сигналов служит та же вкусовая зона коры, где представлен безусловный пищевой рефлекс. Удаление этой зоны приводит к грубым нарушениям слюноотделительных условных рефлексов на кислоту [8, 9]. Хотя кислотные и пищевые безусловные раздражители имеют представительство в одном гностическом поле, каждый из них связан со своим множеством гностических нейронов. У животного можно выработать кислотный и пищевой условные рефлексы на разные условные сигналы, и они остаются практически независимыми один от другого. Незначительный облегчающий эффект более сильного условного рефлекса на более слабый все же отмечается, но он связан с периферическим механизмом постэксплицитаторной потенциации, которая особенно сильно выражена на уровне слюнных желез [20, 21].

Совершенно иную методику выработки оборонительных условных рефлексов предложили Эстес и Скиннер [22]; она получила название «условной эмоциональной реакции». Опыты проводятся главным образом на крысах. В предварительных экспериментах животных обучают постоянно нажимать на рычаг для получения пищи при переменах интервалах между ее предьявлениями (это делается для того, чтобы в течение всего опыта животное оставалось голодным). Затем несколько раз в течение опыта дается какой-то раздражитель, а через несколько минут после него через пол клетки пропускают электрический ток. После нескольких таких сочетаний в ответ на раздражитель вырабатывается сильный условный рефлекс страха: животное «замирает» на месте, у него возникает беспокойство, появляется мочеиспускание, дефекация, одышка и т. д. Поскольку драйв страха подавляет драйв голода, под влиянием которого животное нажимало на рычаг, то во время действия условного сигнала эта реакция подавляется, причем степень подавления оказывается мерой интенсивности оборонительного условного рефлекса. Поскольку при такой методике изолированное действие условного раздражителя гораздо длиннее, чем при других методиках, оборонительный условный рефлекс состоит главным образом из условного рефлекса страха, тогда как условная реакция на удар тока практически отсутствует.

Наконец, надо отметить, что, как и следовало ожидать, страх без проявления боли также может стать условнорефлекторным. Речь идет о многочисленных экспериментах, когда индифферентный раздражитель сочетался с вызывающим чувство страха электрическим раздражением гипоталамуса или миндалины. В результате этого в ответ на индифферентный раздражитель начинает проявляться «чистый» условный рефлекс страха, к которому не примешивается болевой условный рефлекс.



Фиг. 50. Влияние тона на потенциалы, вызванные ритмическим болевым раздражением (РБР) в контрлатеральной коре кошки.

Пунктирной линией обозначен ритмический болевой раздражитель, сплошной линией — тон. I — первое предъявление тона в конце РБР, отмечается уменьшение ритмических колебаний на раздражение, что связано с новизной примененного раздражителя; II — после привыкания тон не вызывает заметного ответа; III — после 200 сочетаний тон вызывает четкое прекращение ритмических колебаний.

Это проявляется как в вегетативных реакциях, так и в образовании инструментальных условных рефлексов избегания, о которых мы будем говорить в следующих главах.

Подводя итог, мы видим, что все оборонительные условные рефлексы, используемые в экспериментах, можно проанализировать, и их свойства можно объяснить, исходя из предпосылки, что оборонительные условные рефлексы состоят из двух относительно независимых рефлексов: условного драйв-рефлекса страха и исполнительного условного рефлекса (т. е. рефлекса на удар тока, на кислоту, на струю воздуха и т. д.). Первый условный рефлекс формируется в результате образования связи между нейронами данного анализатора и нейронами, соответствующими чувству страха в лимбической системе, причем эта связь является общим компонентом всех оборонительных условных рефлексов. Исполнительный же условный рефлекс формируется путем установления связи между нейронами условного сигнала и нейронами безусловного агента, специфичными для данного вида подкрепления. Характер каждого данного оборонительного условного рефлекса зависит от соотношения интенсивности обоих его компонентов. И хотя исполнительный условный рефлекс «питается» условным рефлексом страха, всегда существует какой-то оптимальный уровень силы последнего, при котором исполнительный условный рефлекс сохраняется и проявляется наиболее эффективно.

Заканчивая обсуждение оборонительных условных рефлексов, следует отметить, что, как и в случае пищевых рефлексов, можно выработать не только условный драйв-рефлекс страха, но и условный антидрайв-рефлекс страха (т. е. рефлекс облегчения). Экспериментальным

подтверждением этого могут служить результаты Сегундо и др. [23]. Эти авторы показали, что индифферентный раздражитель (тон), предшествующий *окончанию* под кожного электрического раздражения конечности, вызывает поведенческое успокоение животного и уменьшение вызванных биоэлектрических потенциалов в коре (фиг. 50). Как говорилось в гл. I (разд. 7), этот факт имеет важное теоретическое значение, поскольку из него следует, что чувство облегчения происходит не вследствие простого прекращения драйва страха, а в результате включения в работу системы соответствующего антидрайва.

Если принять существование центра антидрайва страха, то можно объяснить еще одно важное явление. Речь идет об ослаблении безусловного рефлекса на удар тока во время выработки оборонительного условного рефлекса. Как упоминалось, первый удар тока в лапу вызывает сильную реакцию страха, продолжающуюся и после прекращения раздражения. Этот ответ по мере тренировки делается все короче и короче и часто исчезает полностью. Таким образом, наступает стадия, когда условный сигнал вызывает более или менее выраженный условный рефлекс страха (тем более сильный, чем больше длительность условного сигнала), который немедленно прекращается после удара тока. Животное успокаивается, потому что удар тока (или выключение тока, если он действовал некоторое время) становится теперь условным сигналом антидрайва страха и вслед за ним идет период полной безопасности. Это спокойствие постепенно исчезает по мере приближения момента очередного предъявления раздражителя.

6. АССОЦИИИ МЕЖДУ ИНДИФФЕРЕНТНЫМИ РАЗДРАЖИТЕЛЯМИ В ЭКСПЕРИМЕНТАХ ПО УСЛОВНЫМ РЕФЛЕКСАМ

В опытах по условным рефлексам внимание экспериментаторов привлекают почти исключительно ассоциации между условным сигналом и безусловным агентом, и поэтому другие явления, происходящие одновременно, часто остаются незамеченными, хотя они и играют важную роль в выработке условных рефлексов. Речь идет о взаимных ассоциациях между различными раздражителями, которые участвуют в эксперименте, но не принадлежат к классу безусловных раздражителей.

Как говорилось в гл. IV, ассоциации между индифферентными раздражителями можно изучать на животных только косвенно, методом «подмены», или с помощью выработки условных рефлексов на раздражитель, возбуждающий принимающие нейроны этой ассоциации. Поскольку эти методы трудоемки и ненадежны, данный вопрос не подвергался систематическому изучению и наши знания об этих ассоциациях весьма фрагментарны. Ниже будет приведен ряд фактов, которые хотя и не подобраны систематически, однако не вызывают сомнений:

1. Если тот или иной раздражитель повторно предъявляется в данной ситуации как с подкреплением, так и без него, то совершенно очевидно, что в соответствующей ситуации животное ожидает его предъявления. Если же эксперименты проводятся в двух различных ситуациях (назовем их I и II), в каждой из которых дается свой набор условных сигналов, то предъявление в ситуации II условного сигнала, относящегося к ситуации I, или наоборот, немедленно отмечается животным, поскольку вызывает четкую ориентировочную реакцию. Она проявляется во вздрагивании, «удивлении», в задержке или подавлении условных рефлексов на положительные сигналы, а также в растормаживании условных рефлексов в случае дифференцировки [24]. Это означает, что между гностическими нейронами представительства ситуации и представительства раздражителя сформировалась действующая связь. Остается лишь по-

пытаться объяснить природу фактора, обеспечивающего закрепление подобных связей. Либо это драйв любопытства, либо драйв, составляющий фон данного эксперимента.

2. Если в экспериментах по выработке условного рефлекса применяются комплексные раздражители, состоящие из двух последовательных сигналов, то животное всегда замечает изменение порядка их предъявления или замену второго сигнала новым. Например, у нас имеются раздражители P_1 , P_2 и P_3 , являющиеся положительными условными сигналами. Последовательный комплекс P_0P_1 не подкрепляется, а P_1 , предъявляемый в одиночку, подкрепляется. Теперь, если после P_0 дать не P_1 , а P_2 или P_3 , то это вызывает у животного отчетливую ориентировочную реакцию и растормаживание тормозного рефлекса. Следовательно, животное *знает*, что за P_0 должен следовать P_1 , и удивляется замене его другим раздражителем.

3. В некоторых наших экспериментах (о которых пойдет речь в гл. IX) применялись два слуховых раздражителя — звук метронома и звук зуммера; один из них подавался спереди, другой — сзади. Оказалось, что если их поменять местами, то животное реагирует на это более или менее выраженной ориентировочной реакцией. Это свидетельствует о том, что у животных образуются ассоциации между характером раздражителя и его направлением: они знают, что звук метронома должен доноситься спереди, а звук зуммера — сзади.

4. Образование ассоциаций между индифферентными раздражителями доказывается также методом, при котором на раздражитель, вызывающий возбуждение принимающих нейронов, вырабатывается условный ответ, который затем можно вызвать раздражителем, вызывающим возбуждение передающих нейронов (см. гл. IV, разд. 7) [25, 26].

В связи с этим следует обсудить также вопрос о межсенсорных ассоциациях, образующихся при выработке условных рефлексов второго порядка. Из ранних работ Павлова хорошо известно, что если какой-нибудь раздражитель сочетать с вызывающим прочный условный рефлекс условным сигналом (который в таких случаях не подкрепляется), то он может стать «вторичным» условным сигналом, или условным сигналом второго порядка, хотя сам он никогда не подкрепляется. Можно показать, что образование вторичного условного рефлекса происходит двумя путями: 1) путем образования связи между гностическими нейронами представительства условного сигнала второго порядка и нейронами первичного условного сигнала, которые активируют нейроны безусловного агента; 2) путем образования прямой ассоциации между вторичным условным сигналом и безусловным агентом, поскольку вторичный условный раздражитель совпадает с активацией нейронов безусловного агента, вызванной первичным условным сигналом. О том, что такая связь действительно образуется, свидетельствует тот факт, что условный рефлекс второго порядка не изменяется при изменении подкрепления первичного условного сигнала [27].

Вместе с тем, когда комплекс, состоящий из вторичного и первичного условных сигналов, повторно предъявляется без подкрепления, то он становится тормозным по отношению к данному безусловному рефлексу (условное торможение). В этом случае ассоциация между двумя компонентами комплекса остается без изменений, но связь вторичного условного сигнала и безусловного агента превращается в тормозную связь.

5. И наконец, в гл. IV (разд. 3) были приведены примеры межсенсорных ассоциаций в сочетании с драйв-сенсорными ассоциациями. Было показано, что после выработки пищевого или оборонительного условного рефлекса в течение опыта бывают моменты, когда животное вдруг

поворачивает голову в направлении, откуда давался условный сигнал, и воспроизводит условную реакцию, как будто бы раздражитель действительно предъявлялся. Создается впечатление, что животное переживает настоящую галлюцинацию условного сигнала. Можно думать, что яркость такого воспроизведения связана с тем, что в этом случае вступают в действие два типа связей: связь между гностическими нейронами представительства всей обстановки опыта и нейронами представительства условного сигнала и связь между нейронами представительства драйва и нейронами условного сигнала. И конечно, чем сильнее драйв, тем более ярким будет образ, или галлюцинация условного сигнала.

7. ВЕЛИЧИНА КЛАССИЧЕСКИХ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ

В этом разделе мы рассмотрим проблему факторов, определяющих величину классических условных рефлексов. Свой анализ мы проведем на примере главным образом исполнительного условного рефлекса, преимущественно на примере условного рефлекса на пищу, поскольку соответствующие данные наиболее многочисленны. Относительно условных рефлексов на удар тока, на струю воздуха или относительно некоторых условных драйв-рефлексов накоплено значительно меньше данных, но они полностью согласуются с тем, что известно о пищевых условных рефлексах. Ввиду этого мы вполне обоснованно можем принять, что приводимые ниже правила являются общими и применимы ко всем видам классических условных рефлексов. Более того, как будет объяснено позднее, эти правила применимы и к инструментальным условным рефлексам.

Мы будем рассматривать уже сформировавшиеся условные рефлексы, величина которых достигла практически постоянного уровня. В этом случае она определяется тремя факторами, а именно: 1) интенсивностью активации, как общей, так и специфической; 2) интенсивностью безусловного агента; 3) интенсивностью условного сигнала. Обсудим каждый из этих факторов отдельно.

1. Влияние активации на величину сформировавшегося условного рефлекса не менее значительно, чем ее влияние в процессе образования условного рефлекса. Усиление голода до определенного предела вызывает усиление условного рефлекса на пищу, тогда как насыщение имеет противоположный эффект [28]. Если же драйв голода уменьшен из-за воздействия какого-то внешнего фактора, например болезни, страха, полового возбуждения, это сразу же сказывается на условных рефлексах. То же самое относится и к оборонительным условным рефлексам. Если в начале опыта драйв страха усиливается из-за применения сильного удара тока, то в этот день условные рефлексы оказываются увеличенными. Применение хлорпромазина дает обратный эффект.

Таких же результатов можно достичь увеличением или уменьшением общей активации путем увеличения или уменьшения сенсорного притока. Более яркое освещение камеры, где происходит выработка условных рефлексов, или белый шум на протяжении всего опыта улучшают условнорефлекторную деятельность собаки. Напротив, монотонность эксперимента и полная тишина в экспериментальной камере часто вредно влияют на формирование условных рефлексов. Все это имеет одну причину: необходимым условием образования связей и их нормального функционирования является неспецифическая активация нейронов, участвующих в процессе формирования условного рефлекса.

2. Влияние силы безусловного агента на величину условного рефлекса также хорошо известно из экспериментов с условными рефлексами на пищу, кислоту и удар тока. Это объясняется тем, что, чем выше уро-

вень активации нейронов, воспринимающих безусловный раздражитель во время выработки условного рефлекса, тем более прочной оказывается ассоциация условный сигнал — безусловный агент и, следовательно, большей — величина условнорефлекторного ответа. Особым случаем влияния подкрепляющего агента на величину условного рефлекса является значение количества предъявляемой пищи при пищевых условных рефлексах [29].

Если величину обычной порции мясо-сухарного порошка (50 г) постепенно уменьшать до 20, 10 или 5 г, то условнорефлекторное слюноотделение также уменьшается и может упасть до нуля. Иногда эта процедура ведет к развитию у животных невроза, и они совсем отказываются брать малые порции пищи. Напротив, увеличение порции пищи свыше 50 г не вызывает увеличения условных рефлексов. Аналогичным образом, если два условных сигнала подкрепляются различными порциями пищи, например 50 и 20 г, то тот условный сигнал, на который подается больше пищи, вызывает и больший условный рефлекс. Таким образом, величина условного рефлекса в известных пределах точно соответствует количеству пищевого подкрепления.

Объясняется это следующим образом. Если порции пищи, даваемые животному, так малы, что их поедание длится всего несколько секунд, то условный сигнал делается сигналом не только начала действия безусловного агента, но и его окончания. Вследствие этого условный рефлекс оказывается суммой двух противоположных по направлению рефлексов и его величина постепенно убывает. Отсюда и тенденция к развитию экспериментального невроза при резком сокращении величины пищевого подкрепления. Напротив, если порция пищи велика и поедание ее длится около 30 сек и более, то момент прекращения действия безусловного агента оттягивается во времени и двойственный характер условного сигнала не проявляется.

3. Обратимся, наконец, к обсуждению зависимости величины условного рефлекса от интенсивности и характера условного сигнала. Она была сформулирована Павловым как «закон силы условных раздражителей» [28]. Этот важный закон не выявляется при некоторых вариантах методики, в частности, при очень кратком интервале между условным сигналом и безусловным раздражителем или когда эксперименты проводятся на фоне весьма сильного драйва. В этих случаях различия в величине эффектов разных условных раздражителей не видны просто потому, что все они вызывают максимальный эффект. В опытах с классическими условными рефлексами на пищу закон силы наиболее легко демонстрируется на умеренно голодных животных при 10—20-секундном изолированном действии условного раздражителя. У более голодного животного ответы на все условные сигналы максимальны, а у сытого животного они почти отсутствуют.

Обширный экспериментальный материал по слюноотделительным условным рефлексам дал возможность установить следующие правила, определяющие связь между характером условного сигнала и величиной условнорефлекторного ответа:

а) При прочих равных условиях более сильный раздражитель (при измерении в децибелах, свечах и т. п.) вызывает более сильный условнорефлекторный ответ.

б) Условные сигналы, интенсивность которых меняется, вызывают более сильный ответ, чем монотонные условные сигналы, а ритмические условные сигналы действуют сильнее, чем постоянные.

в) Слуховые раздражители (тон, зуммер и т. д.) обычно вызывают более сильные условнорефлекторные ответы, чем зрительные (свет лампы) или тактильные (ритмические прикосновения).

г) Слишком сильные звуковые раздражители вызывают, по крайней мере при пищевых условных рефлексах, более слабый эффект, чем просто сильные.

д) Согласно собственным данным, условные сигналы, пространственно связанные с безусловным агентом, вызывают более сильный ответ, чем более удаленные. Перечисленные закономерности обусловлены следующими факторами.

Во-первых, зависимость величины ответа нервной клетки от интенсивности раздражения на выходе — один из общих принципов функции нервной системы, подтвержденный микроэлектродными методами на самых различных нейронах всех проекционных зон. Другой, не менее универсальный принцип — это адаптация. И рецепторы, и нервные клетки обычно реагируют более интенсивно на включение непрерывного раздражителя, затем величина ответа быстро уменьшается и стабилизируется на некотором постоянном уровне, который опять-таки зависит от силы раздражителя (см. гл. II, разд. 2).

Если зависимость ответа нейрона от силы раздражения прямо объясняет первую закономерность (а), то способностью нервных клеток к адаптации можно объяснить вторую (б).

Далее следует отметить, что, как известно из опытов Павловской школы, существует тесная корреляция между силой эффекта данного условного сигнала и силой ориентировочной реакции, вызванной этим раздражителем, прежде чем он стал условным (сила ориентировочной реакции измеряется тормозным влиянием на уже выработанный условный рефлекс). Поскольку ориентировочная реакция представляет собой непосредственный результат активации, можно сделать вывод, что сила эффекта условного сигнала зависит также и от этого фактора. Можно предположить, что существенные различия в эффектах слуховых и зрительных условных сигналов (в) связаны с различной степенью активации, вызываемой этими сигналами.

Тот факт, что слишком сильный звуковой раздражитель вызывает менее выраженный эффект, чем просто сильный (г), связан с возникновением реакции страха, которая является антагонистом пищевой реакции. Следует напомнить, что И. П. Павлов объяснял этот факт ссылкой на концепцию «запредельного торможения», которая подробно обсуждалась и была подвергнута критике в нашей предыдущей монографии [12].

Наконец, зависимость силы условного рефлекса от пространственной близости условного сигнала к соответствующему безусловному агенту (д) можно объяснить большим или меньшим совпадением рефлексов нацеливания, вызываемых каждым из этих раздражителей.

Такое обилие факторов, влияющих на величину условных рефлексов, позволяет легко объяснить, почему величина даже прочных условных рефлексов варьирует в широких пределах раз от раза и день ото дня. Приведем несколько таких примеров. У большинства собак пищевые условные рефлексы имеют тенденцию уменьшаться к концу опыта, главным образом в результате ослабления драйва голода. Напротив, величина «кислотных» условных рефлексов имеет тенденцию к концу опыта повышаться вследствие повышения чувствительности к действию кислоты. Тормозной условный сигнал может либо усилить, либо подавить условный рефлекс в зависимости от того, усиливает ли он или подавляет драйв голода. Наконец, бывают «хорошие» собаки, у которых условные рефлексы имеют всегда постоянную величину, и «плохие» собаки, у которых слюноотделение нерегулярно и непредсказуемо (и по этой причине их обычно исключают из опытов). Крайняя нерегулярность ответов является обычно симптомом невротического состояния.

8. РОЛЬ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТИ УСЛОВНОГО И БЕЗУСЛОВНОГО РАЗДРАЖИТЕЛЕЙ В КЛАССИЧЕСКИХ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСАХ

Обычно при выработке условного рефлекса будущий условный раздражитель и подкрепляющий агент даются один за другим, частично совпадая во времени, причем первый предшествует второму. Такая последовательность раздражителей была принята скорее всего интуитивно, поскольку во внимание принималась биологическая роль условного сигнала, как агента, предвещающего приход безусловного раздражения¹.

Вопрос об образовании условных рефлексов с обратной последовательностью раздражителей («перекрытие») встал значительно позднее и главным образом по теоретическим соображениям. И хотя было поставлено много экспериментов для его выяснения, он так и остался неразрешенным. Попытаемся рассмотреть эту проблему с точки зрения нашей концепции образования ассоциаций.

Мы предполагаем, что необходимым условием образования любой ассоциации является то, что импульсы от группы передающих нейронов приходят к группе принимающих нейронов именно в тот момент, когда эти последние активируются из другого источника. Наиболее сильное возбуждение данных нейронов происходит в начале их раздражения; поэтому оптимальный момент для установления синаптических контактов наступает тогда, когда импульсы из передающих нейронов приходят в начале действия безусловного агента.

То же самое можно сказать и относительно наиболее удобного момента при действии условного сигнала. В момент его включения интенсивность импульсации максимальна. Поэтому для получения прочного условного рефлекса нужно, чтобы безусловный агент следовал за условным сигналом как можно быстрее. При оборонительных условных рефлексах оптимальное время изолированного действия условного раздражителя оказалось равным нескольким сотням миллисекунд [30].

Ситуация полностью меняется, если начало индифферентного раздражителя точно совпадает с началом безусловного раздражения или если он начинает действовать *после* начала безусловного раздражения. Многочисленные данные показывают, что в таком случае условный рефлекс не вырабатывается совсем или же наблюдаемый положительный эффект бывает незначительным и мимолетным. Это наблюдение относится как к пищевым, так и к оборонительным рефлексам [11, 13].

Убедительного объяснения этого отрицательного результата нет. В отношении пищевых условных рефлексов можно отметить, что в соответствии с нашей концепцией акт еды подавляет драйв голода и поэтому ассоциации между индифферентным и вкусовым раздражителями установиться не могут. Однако это объяснение не распространяется на подобный случай с оборонительными рефлексам, поскольку нельзя предполагать, что действие болевого раздражителя подавляет драйв страха.

¹ Следует отметить, что предвещающий характер условного сигнала, который, по мнению многих психологов, играет важную роль в образовании условных рефлексов, сильно преувеличен. Существует, конечно, много примеров, когда повторяющееся предъявление последовательности двух раздражителей делает первый из них «предвестником» наступления второго. Однако это положение нельзя считать общим. Когда мы смотрим на человека, который ест лимон, у нас начинает заметно выделяться слюна, хотя мы и не предполагаем, что лимон попадет к нам в рот. Точно так же, если при чтении хорошего детективного рассказа мы испытываем заметный ужас, мы не предполагаем, что что-то неприятное будет действовать именно на нас. По нашему мнению, способность «предвещать» (какой бы смысл в это ни вкладывался) может быть лишь побочной для ассоциативного процесса, но ни в коем случае не является характерной для него.

Вопрос осложнится еще более, если принять во внимание, что и у человека и у животных могут возникать ассоциации между индифферентными раздражителями, если они действуют одновременно, но при условии, что две группы активируемых нейронов не являются антагонистами. Удачный пример такой ассоциации приводился выше, когда речь шла об ассоциации между локализацией стимул-объекта и его качеством, хотя оба восприятия возникали вполне синхронно.

Обратимся теперь к другой постановке опыта, при которой индифферентный раздражитель применяется *после окончания* действия безусловного раздражения. Ряд авторов утверждает, что в таких условиях вырабатывается слабый и нестойкий условный рефлекс. Варга и Прессман [32], а также Лелорд [33] в недавно проведенных независимо друг от друга исследованиях получили много данных о природе этого противоречивого явления. Они установили, что если два раздражителя применяются во время опыта в случайном порядке, но никогда не совпадают, то и в этом случае обнаруживается тенденция к образованию между ними двусторонней связи.

Варга и Прессман применили на собаках два совершенно индифферентных раздражителя: P_1 — пассивное сгибание задней конечности, вызывавшее подавление потенциалов ЭМГ мышц-разгибателей, P_2 — легкая струя воздуха, направленная в глаз и вызывавшая мигание. Когда оба эти раздражителя давались последовательно с частичным совпадением, то если первым был P_1 , на него вырабатывался прочный и регулярный условный рефлекс мигания. Если же первым был P_2 , то вырабатывался стабильный условный рефлекс в виде подавления потенциалов ЭМГ. Кроме того, в обоих случаях иногда обнаруживались связи обратного направления: в тестах, в которых раздражители давались раздельно, воздушная струя, следовавшая за пассивным сгибанием ноги, вызывала снижение потенциалов на ЭМГ, а пассивное сгибание после воздушной струи вызывало мигание. Эти ответы были нерегулярными и постепенно исчезали. На других собаках было, однако, показано, что если два раздражителя применялись изолированно и в случайном порядке, то ни на один из них стабильный условный рефлекс не вырабатывался. Но иногда случалось, что каждый из раздражителей вызывал, кроме типичного ответа, еще и ответ на другой раздражитель. Частота появления таких «условных ответов» была такой же, как и при перекрытии.

Чем объяснить эти факты?

Как было сказано выше, повторное предъявление данного раздражителя в данной обстановке ведет к образованию ассоциации между восприятием обстановки и этого раздражителя. В результате у животного при помещении его в экспериментальную обстановку может возникнуть образ или галлюцинация этого раздражителя.

Предположим, что несколько раз вслед за «образом» P_1 следовало предъявление P_2 . Этого достаточно для установления связи между соответствующими нейронами, после чего *реальное* предъявление P_1 вызывает ответ, свойственный P_2 . Поскольку в действительности вслед за P_1 никогда не следует P_2 , факт отсутствия последнего начинает доминировать и этот условный рефлекс оказывается обреченным на постепенное угашение (см. гл. VII).

Такое объяснение, будучи сугубо предварительным, тем не менее позволяет нам понять, почему условный рефлекс, образующийся при простом «сосуществовании» в одной обстановке двух раздражителей, так нерегулярен и непостоянен и так быстро исчезает. Более того, нашу гипотезу можно подвергнуть экспериментальной проверке, если «пометить» один из раздражителей, применив для этого в качестве одного

из стимулов мелькающий свет. Как показал Июшин [34], при применении такого раздражителя всякий раз, как только животное попадает в экспериментальную камеру, на ЭЭГ появляются спонтанные ритмические потенциалы, соответствующие ритму мелькающего света. Если каждый залп таких спонтанных потенциалов, соответствующих образу мелькающего света, подкреплять безусловным раздражением, то в таком случае, по нашей гипотезе, должен установиться условный рефлекс на мелькающий свет, хотя к подлинному сочетанию его с безусловным агентом ни разу не прибегали.

В заключение этого обсуждения нам хотелось бы подчеркнуть, что у нас нет оснований исключать возможность участия других механизмов в формировании перекрытий. В частности, на первых этапах выработки предъявление пищи или удара тока обычно сопровождается усилением соответствующего драйва. Поэтому индифферентный раздражитель, совпадающий с этим драйвом, мог бы легко стать условным сигналом, несмотря на неподкрепление его безусловным раздражением. Нужно также отметить, что потенциальные связи между нервными клетками, воспринимающими данные раздражители, временно могут стать действующими, если эти нейроны окажутся охваченными состоянием сильного возбуждения (см. гл. II, стр. 72). Подобное явление, называемое «доминантой», или псевдоусловным рефлексом, или суммационным рефлексом, действительно наблюдается часто, и следует быть очень осторожным, чтобы не принять его ошибочно за истинный условный рефлекс.

9. ПРОБЛЕМА ЛОКАЛИЗАЦИИ КЛАССИЧЕСКОГО УСЛОВНОГО РЕФЛЕКСА

В предыдущей главе, обсуждая образование ассоциаций в повседневной жизни человека, мы приняли, что эти ассоциации возникают между корковыми гностическими полями определенных анализаторов. Хотя у нас нет убедительных доказательств этого, тем не менее большой опыт клиники показывает, что у человека действительно ведущую роль как в восприятии стимул-объектов, так и в ассоциации их между собой играет кора. Подобный вывод следует также из того, что эти восприятия в большинстве своем имеют сложную природу и требуют тонкого анализа, который возможен лишь на уровне корковых частей соответствующих анализаторов. Возникает, однако, вопрос, формируются ли ассоциации, связанные с более общими свойствами стимул-объектов, также в коре или же для их образования достаточно участия подкорковых структур? Очевидно, что ответить на такой вопрос можно лишь на основе экспериментов над декортицированными животными.

Проблема выработки условных рефлексов у декортицированных животных имеет большую историю; сам Павлов утверждал, что именно мозговая кора является тем органом, в котором формируются условные рефлексы. Однако даже самые первые работы по этому вопросу показали, что у декортицированных животных можно выработать условные рефлексы, хотя и не все эксперименты в этом отношении были удачными. Первым автором, систематически исследовавшим эту проблему, был Г. Зеленый из лаборатории Павлова, который вопреки убеждению своего учителя показал, что у декортицированных животных сохраняется способность к выработке классических условных рефлексов [35—38]. Его результаты были впоследствии подтверждены многими другими авторами.

На основании результатов многочисленных работ, выполненных не так давно целым рядом авторов с помощью различных методик на

разных животных, мы можем сделать следующие выводы относительно условных рефлексов у животных, лишенных мозговой коры [41].

Если у кошки или собаки произвести двустороннее удаление всей новой коры, не повредив при этом базальных ганглиев, то у них сохраняются четкие ориентировочные реакции на раздражители различных модальностей. Если даже эти реакции исчезают сразу же после операции, то по прошествии нескольких недель они восстанавливаются. Оборонительные условные рефлексы, выработанные перед операцией, исчезают, но их можно выработать вновь (или, может быть, они восстанавливаются спонтанно); можно также выработать новые условные рефлексы. Выражаясь терминами нашей концепции, условный исполнительный рефлекс на удар тока исчезает, тогда как условный драйв-рефлекс страха определенно сохраняется, и даже, по-видимому, не нарушается; в ответ на условный сигнал оборонительного рефлекса животное обнаруживает сильное двигательное беспокойство, иногда кричит, частота дыхания и ритм сердца ускоряются. Оказывается возможным образование грубой дифференцировки между несхожими раздражителями.

В отношении пищевых условных рефлексов результаты в общих чертах оказались такими же. В ответ на пищевой условный сигнал животные возбуждаются по типу поиска пищи, иногда облизывают губы; увеличивается частота сердечных сокращений. Если кормушка ставится всегда в одно и то же место клетки, то животные довольно скоро обучаются подходить к этому месту. И в этом случае условный драйв-рефлекс голода проявляется более отчетливо, чем условный исполнительный рефлекс.

Аналогичные результаты были получены при удалении не всей новой коры, а лишь области того или иного анализатора. Со всей отчетливостью удалось показать, что после обширного разрушения неокортекса, захватывающего всю проекционную слуховую зону целиком, животные продолжали реагировать на слуховые раздражители и сохраняли способность к образованию положительных условных рефлексов на эти раздражители. Однако различение звуков, особенно сложных, ухудшалось или даже полностью нарушалось [42]. Обширные разрушения в зрительном анализаторе приводят к исчезновению предметного зрения, но формирование условных рефлексов на изменения общей освещенности не нарушается [43]. Как говорилось выше, разрушения в области корковой вкусовой зоны сильно влияют на пищевые вкусовые рефлексы (условные и безусловные), но опять-таки спустя некоторое время эти рефлексы восстанавливаются.

Таким образом, многочисленные данные показывают, что: 1) после разрушения новой коры восприятие раздражителей различными анализаторами сохраняется, 2) на основе этих восприятий возможно образование ассоциаций между разными анализаторами, о чем свидетельствует формирование классических условных рефлексов. Иными словами, гностическая и ассоциативная функции могут осуществляться вне коры; однако это касается лишь грубых свойств стимул-объектов, а не их детального анализа.

Спрашивается, можем ли мы идентифицировать те структуры, которые выполняют в отсутствие коры этот примитивный гнозис. Хотя эта проблема и далека от разрешения, мы предлагаем предварительную гипотезу о том, что в выполнении этой задачи главную роль играют базальные ганглии (полосатое тело).

Несмотря на многочисленные исследования, посвященные функциям базальных ганглиев, функция этих структур мозга все еще очень плохо изучена. Исследование их осложняется тем, что через базальные ган-

глии проходят многочисленные проводящие пути, в том числе и не связанные с ними функционально, которые при разрушении этих ядер неизбежно повреждаются. Особая трудность анализа результатов по разрушению базальных ганглиев состоит в том, что симптомы их повреждения очень вариабельны и многочисленны.

Наблюдения, сделанные в нашей лаборатории [44], по-видимому, показывают, что один из наиболее характерных симптомов некоторых (если не всех) разрушений полосатого тела — это отсутствие рефлекса нацеливания на внешние раздражители. Животное ведет себя так, словно оно не слышит звука или не видит света. При этом условные рефлексы, выработанные до операции, исчезают, а безусловные — полностью сохраняются. Создается впечатление, что базальные ганглии представляют собой большую мультианализаторную систему, топографически организованную подобно коре. Система базальных ганглиев связана с наиболее общими и наименее тонкими свойствами внешних (и проприоцептивных) раздражителей, а также с наиболее примитивными ответами на них. Тесная связь этой системы с лимбической объясняется тем, что большинство раздражителей, обычно вовлекаемых в условный драйв-рефлекс, не требуют высокосвершенной гностической функции. Другими словами, по предлагаемой нами гипотезе ассоциации между условным сигналом и драйвом осуществляются главным образом (но не исключительно) путем образования связей между базальными ганглиями и лимбической системой, тогда как в основе чисто гностических ассоциаций лежат связи между определенными гностическими полями коры. У декортицированных собак гностические функции оказываются нарушенными потому, что они не могут анализировать предъявляемые им слуховые или зрительные раздражения, тогда как при разрушении полосатого тела нарушение бывает более фундаментальным — они не реагируют на само предъявление раздражителя. Предложенная точка зрения будет развиваться далее в гл. XI, где мы покажем, что аналогичные различия между животными с разрушенной корой и разрушенным полосатым телом наблюдаются и в сфере двигательной активности.

Если предположить, что новая кора в большей степени связана с гностической стороной условных рефлексов (как с условным сигналом, так и с безусловным раздражителем), а базальные ганглии — с их эмоциональной стороной, то станет ясно, что для нормального условного рефлекса необходимы обе структуры и повреждение каждой из них вызывает разные типы нарушений. Доля участия базальных ганглиев, по-видимому, у разных видов животных различна, она значительно меньше у высших животных, у которых часть их функций берет на себя кора.

10. РОЛЬ КЛАССИЧЕСКИХ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ В ЖИЗНИ ЧЕЛОВЕКА

Поскольку условные рефлексы — это просто особые случаи ассоциаций, в которых раздражитель, возбуждающий принимающие нейроны, вызывает внешнюю реакцию, то очевидно, что в жизни человека этот тип явлений встречается также часто, как и ассоциации других типов. В этой главе мы кратко рассмотрим условные рефлексы, обычно наблюдаемые у людей, и покажем, что они по своим свойствам не отличаются от условных рефлексов, встречающихся у животных.

Условные рефлексы у людей можно разделить на две категории: те, которые обнаруживаются у каждого человека, поскольку являются неотъемлемой частью его жизни, и те, которые образуются только в определенных обстоятельствах, на основе особого опыта одного чело-

века или группы людей. Большинство оборонительных условных рефлексов принадлежит именно ко второй категории. Нам кажется, что останавливаться на них не представляет интереса, поскольку у читателя соответствующих рефлексов может и не оказаться. Остановимся поэтому на первой категории условных рефлексов человека и обсудим те из них, которые нам кажутся особенно интересными. Речь пойдет об условных рефлексах, связанных с приемом пищи и сном.

Прием пищи. Человек обычно принимает пищу с регулярными интервалами и в определенное время суток. И часы приема пищи, и остановка, в которой это происходит, хотя и различны у разных наций и социальных групп, но внутри каждой группы характеризуются поразительным постоянством и даже строгостью. Это постоянство, которое нам кажется естественным, прямо связано с условными рефлексами. У человека, который всегда ест в определенное время дня и в определенной обстановке, возникает сильный условный рефлекс голода, что заставляет его в последующие дни принимать пищу в те же часы и в том же месте. Это в свою очередь еще сильнее закрепляет пищевые условные рефлексы и еще более упрочивает привычку к определенному режиму питания. Более того, наличие таких привычек у целой группы приводит к таким пространственно-временным событиям, как подготовка к еде в определенное время, обслуживание в определенных местах, что опять-таки устанавливает четкие границы приема пищи, тем самым вызывая дальнейшую консолидацию соответствующих условных рефлексов.

Интересно проанализировать взаимодействие между двумя основными условными рефлексами, связанными с приемом пищи: условным рефлексом голода и условным рефлексом на пищу в их проявлениях в жизни человека.

Условный рефлекс голода определяется главным образом временным фактором, т. е. промежутком времени, прошедшего после предыдущего приема пищи. Доказательством того, что этот фактор действует в большой степени как условный, а не как безусловный раздражитель, является тот факт, что появление голода полностью зависит от нашего суточного стереотипа и приурочено к нему. Мы ощущаем голод перед обычными для нас моментами приема пищи независимо от того, как они распределены в течение дня и каковы интервалы между ними. Если в обычное время мы не поели, то голод, как правило, исчезает (обнаруживая свою условнорефлекторную природу) и появляется приблизительно ко времени очередного приема пищи.

Эти условные рефлексы голода связаны не только с моментом приема пищи, но и с количеством и качеством пищи. Хотя, как указывалось в гл. I, и количество пищи, потребляемой во время одного приема, и ее состав (в предположении свободного выбора) зависят от интенсивности безусловнорефлекторного драйва голода, а избирательность диктуется потребностью организма, тем не менее и количество и качество съеданной пищи в значительной мере зависят от условных рефлексов. Если мы привыкли в какое-то время получать легкий завтрак, то интенсивность условного рефлекса голода будет этому соответствовать и нам будет неприятно, если легкую закуску заменят другим типом пищи. Напротив, привыкнув к тому, что обед обычно бывает обильным, состоящим из ряда блюд, мы не насытимся, если вместо этого нам дадут легкую закуску. Точно так же, если мы привыкли к завтраку из кофе, тостов, яиц и варенья, а нам предложат вместо этого суп и мясо, у нас возникнет отрицательная реакция на эту перемену, поскольку условнорефлекторный драйв голода в этот момент направлен на другой тип пищи. Нам представляется даже, что нам дали просто несъедобную

пищу, хотя через несколько часов мы съедем эти же блюда с большим аппетитом.

Если условные рефлексы голода устанавливаются главным образом на время и в меньшей степени на внешние раздражители, условный рефлекс на пищу, наоборот, зависит исключительно от внешних раздражителей, непосредственно предшествующих акту еды, в особенности от внешней обстановки трапезы. Когда мы встаем из-за своего рабочего места, надеваем пальто и идем в столовую, слюна не выделяется, хотя мы и испытываем очень сильный драйв голода. Но когда мы приходим, садимся на место, разворачиваем салфетку, читаем меню — вот тогда у нас начинается слюноотделение, признак проявления условного рефлекса на пищу.

Следует отметить, что условный рефлекс на пищу в виде слюноотделения может проявляться и в обстановке, отличной от той, которая связана с приемом пищи. Если, например, в компании гурманов кто-то описывает со знанием дела различные блюда, у слушателей начинает обильно выделяться слюна. Это происходит потому, что яркие образы пищи, вызванные активацией соответствующих гностических нейронов по связям, идущим от аудиовербальных нейронов, могут заменить прямое восприятие пищи; мы как бы получаем пищу в своем воображении.

Отношения между условным рефлексом на пищу и условным рефлексом голода у человека такие же, как и у животных. Люди, строго придерживающиеся стереотипа в питании (например, в пансионатах) и обычно перепадающие, редко испытывают настоящий голод, а раздражители, которые сигнализируют для них момент приема пищи, имеют иной характер (например, социальный). Тем не менее сильный условный рефлекс на пищу, который начинает действовать, когда они садятся за хорошо сервированный стол, и в особенности когда они пробуют первые кусочки вкусной пищи, вызывает сильный драйв голода. К своему удивлению, они оказываются в состоянии съесть всю пищу с большим аппетитом и удовольствием. Ведь недаром говорят: «Аппетит приходит во время еды».

И наоборот, если человек испытывает сильный, даже невыносимый, голод, который заставляет его идти есть, то когда он приходит и садится за хорошо накрытый стол, на него начинают действовать мощные условные раздражители, сигнализирующие о предстоящем получении пищи, и чувство голода ослабляется.

Состояние насыщения так же, как и драйв голода, легко может стать условнорефлекторным. Общеизвестно, что если человек объелся какой-нибудь пищей в каком-то определенном месте, то впоследствии как эта еда, так и связанное с ней место вызывают неприязнь, поскольку при этом начинает действовать условнорефлекторное насыщение, которое подавляет аппетит.

Сон. Безусловнорефлекторный сон, подобно пищевой и оборонительной активности, имеет двойную природу. Нужно четко различать драйв сна — желание заснуть, которое мы называем безусловным рефлексом сонливости, и действительный сон — безусловный рефлекс сна. Безусловный рефлекс сонливости возбуждается более или менее длительным отсутствием сна, тогда как безусловный рефлекс сна развивается при действии таких внешних раздражителей, как принятие лежачего или полулежачего положения, расслабление мышц, монотонность окружающей обстановки и удобная кровать.

Легко заметить, что, как и в случае пищевой активности, сонливость и сон легко могут стать условнорефлекторными, точно так же как драйв голода и прием пищи.

Условный рефлекс сонливости вырабатывается на время, когда по обычному распорядку дня мы ложимся спать. У людей, привыкших спать после обеда, сонливость возникает и к этому времени, и они страдают, если обстоятельства не позволяют лечь спать. Но если этот сон предотвратить, то сонливость постепенно проходит, что свидетельствует о ее условнорефлекторном характере. Если же послеобеденному сну препятствовать изо дня в день, то сонливость, не подкрепляемая сном, перестает появляться в соответствии с принципами угашения условных рефлексов. Большинству людей начинает хотеться спать вечером, поскольку они привыкли в это время ложиться, но те, кто работает по ночам, напротив, в это время свежи и бодры и становятся сонливыми к утру.

Условный рефлекс сна, напротив, вырабатывается на те раздражители, которые обычно сопровождают засыпание: вид спальни, удобная кровать, ночная одежда, определенная поза, в которой человек обычно засыпает, чтение книги, радио, курение сигареты. Это происходит благодаря образованию связей между гностическими нейронами, в которых представлены соответствующие восприятия, и нейронами, в которых представлены перечисленные выше гипногенные раздражители. Хорошо известно, что если в обычной обстановке, где мы привыкли спать, что-то сильно меняется, то заснуть бывает невозможно, если, конечно, спать хочется не очень сильно. Сильная безусловнорефлекторная сонливость, вызванная, как правило, длительным отсутствием сна, заставляет нас заснуть даже в непривычной обстановке; она помогает установлению нового условного рефлекса на новую обстановку и способствует установлению связей между соответствующими гностическими нейронами и гипногенными нейронами.

Возникает законный вопрос: каким образом могут вырабатываться условные рефлексы сонливости и сна, если оба эти состояния в корне противоположны «реакции пробуждения»?

На этот вопрос можно ответить так. Как подчеркивалось ранее, формирование ассоциаций не обязательно должно происходить на фоне общей активации (которая вообще представляется нам физиологическим артефактом, получаемым в искусственных условиях эксперимента); для этого достаточно бывает *частичной* активации, затрагивающей только определенные структуры и не касающейся других. Принимая это во внимание, можно считать, что сонливость — состояние не менее активное, чем любой другой драйв. Напротив, испытывая сонливость, животное активно ищет место для сна, точно так же как голодное животное ищет пищу; оно, разумеется, более чутко ко всем раздражениям, которые имеют отношение к цели. Следовательно, сонливость активирует ассоциации, связанные с условным рефлексом сна, так же хорошо, как это делает голод в отношении условных рефлексов на пищу.

Мы привели выше этологический разбор двух важных условных рефлексов для того, чтобы проиллюстрировать роль сохрнительных классических условных рефлексов в жизни человека. Главный вывод из этого анализа сводится к тому, что и подготовительная и исполнительная активность имеют безусловнорефлекторную природу и регулируются в первую очередь «потребностями организма», о которых он «дает знать» соответствующим нервным центрам, главным образом через хеморецепторы, имеющиеся как на периферии, так и в центральной нервной системе. Однако более тонкая регуляция той и другой активности осуществляется через условные рефлексы, которые, быть может, недостаточно сильны, чтобы вызвать значительные их изменения, но которые так распределяют их во времени и пространстве, чтобы приспособить их к особенностям жизни отдельного индивидуума или коллектива.

Социальное поведение человека оказывается еще одной областью проявления условных рефлексов; назовем их социальными условными рефлексами. Социальная среда окружает человека с момента его рождения до самой смерти, в значительной мере определяя условия его жизни; от этого окружения исходит больше всего внешних раздражений, влияющих на жизнь человека. Не собираясь входить во все детали человеческих взаимоотношений, мы хотели бы, однако, привлечь внимание только к одной их стороне, тесно связанной с рассматриваемыми вопросами.

У каждого человека, будь то взрослый или ребенок, при постоянном общении с другими людьми вырабатываются высокоспецифические эмоциональные взаимоотношения, в основе которых лежат условные рефлексы. Образование этих условных рефлексов происходит следующим образом. Для данного человека, которого мы будем считать объектом (назовем его О), отношение к нему других людей, с которыми он связан, можно рассматривать как своего рода безусловные раздражения (поэтому назовем их $P_1, P_2, P_3...$); в результате возникают различные условные рефлексы, как эмоциональные, так и исполнительные. Например, P_1 , как правило, агрессивен по отношению к нашему О, он оскорбляет его или наносит ему вред; P_2 всегда добр и мягок с О; P_3 — его партнер в половой жизни; P_4 спасает О от опасности (истинной или воображаемой), тем самым ослабляя у последнего чувство беспокойства; P_5 пытался нанести О вред, но ему это не удалось, после чего у О появилось ощущение победы. Соответственно поведение P_1 вызывает у О безусловный рефлекс страха и ярости, поведение P_2 вызывает чувство привязанности, P_3 — половое влечение и соответствующий безусловный исполнительный рефлекс, P_4 — вызывает у О состояние облегчения, а P_5 — ощущение удовлетворения. Обычно различные поведенческие акты данного человека вызывают целый ряд эмоциональных безусловных рефлексов, либо дополняющих друг друга (например, привязанность и половое влечение), а иногда антагонистичных друг другу (например, привязанность и страх) [45].

Вследствие этого, согласно принципам формирования условных рефлексов, данный человек, т. е. его лицо, голос или образ, становятся типичными условными раздражителями и вызывают соответствующие эмоциональные условные рефлексы страха, привязанности, полового влечения, облегчения. Свойства этих социальных условных рефлексов удивительно похожи на свойства классических условных рефлексов, выработанных у экспериментальных животных. Это еще раз будет показано в следующей главе, где мы будем обсуждать переделку условных рефлексов, вызванную изменением подкрепляющего агента, связанного с данным условным сигналом.

Другой тип классических условных рефлексов, играющих важную роль в жизни человека, — это условные рефлексы, связанные со словами, прочитанными или услышанными. Как много раз говорилось ранее, существуют прочные ассоциации между словами и стимул-объектами, которые ими обозначаются, и вызывают их образы или галлюцинации. Если же эти стимул-объекты в свою очередь связаны с безусловными раздражителями из сферы эмоциональных или исполнительных рефлексов, то слова вызывают типичные условные рефлексы второго порядка.

Вот несколько примеров. Если в компании речь заходит о вкусной пище, то очень скоро этот разговор начинает вызывать у его участников условный рефлекс голода и (или) условный рефлекс на пищу. При чтении рассказа, в котором затрагивается сексуальная тема, образы, возникшие под влиянием прочитанного, могут вызвать половой условный рефлекс. Если в рассказе описаны какие-то ужасные события, то соответствующие образы вызывают условный рефлекс страха.

Тот же принцип вербальных условных рефлексов действует и в родственной группе явлений, называемых внушением. Если убежденно говорить человеку, что в комнате, куда он только что вошел, очень холодно, он действительно начнет испытывать галлюцинацию холода и будет дрожать. Точно так же, если настойчиво убеждать кого-то, что в только что съеденной им пище был червяк, у человека может появиться тошнота и даже рвота. Если внушить человеку, что ему хочется спать, веки его тяжелеют и он действительно засыпает.

Подверженность внушению различна у разных людей и находится в зависимости, помимо всего прочего, от степени эмоциональности вообще, от прочности ассоциаций между словами и эмоциями, а также от эмоционального состояния, в котором человек находится в данный момент и которое определяется его собственными побуждениями. Так, человеку гораздо легче внушить, что куст в темном лесу — это притаившийся бандит, если он уже испуган, чем если он находится в веселом, беспечном настроении. Голодному гораздо легче внушить, что ощущаемый им запах есть запах пищи, чем человеку сытому. В приведенных примерах четко обнаруживается суммация возбуждения нейронов, соответствующих безусловному раздражителю при одновременном действии слабого условного сигнала и слабого безусловного агента. Естественно, что здесь действует тот же механизм, что и при суммации возбуждения гностических нейронов через восприятие и через ассоциации.

11. ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ВЫВОДЫ

В соответствии с соображениями, изложенными в этой главе, выработка классических условных рефлексов — это не что иное, как образование ассоциаций между индифферентным и биологически значимым раздражителем, т. е. таким, который вызывает внешний безусловный ответ. В этом случае индифферентный раздражитель приобретает способность вызывать тот же ответ, что и безусловный раздражитель; это позволяет изучать ассоциации объективным и относительно точным методом. По определению классический условный рефлекс включает в себя только те эффекты, которые вызываются подкрепляющим агентом, хотя не ясно, все ли или только часть эффектов безусловного раздражителя могут стать условнорефлекторными.

Поскольку основные виды врожденной активности организма состоят из подготовительных рефлексов (драйвов) и исполнительных, то же самое оказывается справедливым и для условных рефлексов. Так, пищевые условные рефлексы можно разделить на условные рефлексы голода и условные рефлексы на пищу, а оборонительные — на условные рефлексы страха и условные рефлексы боли и т. п.

В основе условного рефлекса голода лежат связи между принимающими нейронами представительства условного сигнала и нейронами представительства драйва голода, локализованного на высшем уровне эмотивной системы. В основе условного рефлекса на пищу лежат связи между нейронами условного сигнала и определенными вкусовыми нейронами. Главный индикатор условного рефлекса голода — двигательное беспокойство, которое может превратиться в инструментальную реакцию, если для этого проводить специальную тренировку (см. гл. IX). Главный индикатор условного рефлекса на пищу — выделение слюны.

Активирующим фактором, обеспечивающим образование условного рефлекса голода, служит безусловный рефлекс голода, а для условного рефлекса на пищу — сформировавшийся условный рефлекс голода, который вызывает одновременную активацию нейронов в гностическом поле условного сигнала и во вкусовом гностическом поле.

Пища, помимо специфического безусловного ответа, вызывает еще и антидрайв-рефлекс голода, который тормозит драйв голода. То же относится и к условному рефлексу на пищу. Вследствие этого условный сигнал пищи и условный сигнал голода обычно представлены разными стимул-объектами. Условным сигналом голода оказывается, как правило, вся обстановка, связанная с кормлением и (или) время кормления, тогда как условным сигналом пищи обычно служит спорадический сигнал, непосредственно предшествующий пищевому безусловному раздражителю. Оба условных рефлекса — рефлекс голода и рефлекс на пищу — часто оказываются переплетенными, заменяя друг друга в присутствии одного и того же условного сигнала. Если индифферентный раздражитель обычно подкрепляется предъявлением пищи при коротком изолированном действии условного сигнала, то в таком случае условный рефлекс на пищу преобладает над условным рефлексом голода до такой степени, что животное из-за отсутствия голода неохотно берет корм. Если же этот раздражитель иногда не подкреплять пищей или же ввести другой сходный условный агент, применяемый без подкрепления, то драйв голода усиливается. В общем можно сказать, что *уверенность* в появлении пищи или любого другого привлекательного безусловного раздражителя в присутствии условного сигнала имеет тенденцию ослаблять соответствующий драйв, делая животное относительно безразличным к достижению цели. В то же время *неуверенность*, напротив, усиливает драйв и делает цель более желанной. Фактически весь ритуал ухаживания, так распространенный и у животных и у людей, цель которого состоит в некоторой отсрочке полового акта, ведет к усилению полового влечения и облегчает последующий исполнительный половой рефлекс. Проблема связи между половым драйвом и доступностью сексуальной цели подробно анализируется в монументальном труде М. Пруста [48].

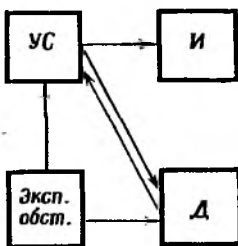
Несколько по-иному обстоит дело в отношении оборонительных условных рефлексов, поскольку подкрепляющий вредящий раздражитель вызывает и безусловный рефлекс страха и исполнительный оборонительный безусловный рефлекс. Поэтому оба соответствующих условных рефлекса перекрывают друг друга в большей степени, чем при пищевых условных рефлексах. Однако и здесь длительно действующий раздражитель, например экспериментальная обстановка, вызывает главным образом (или даже исключительно) условный рефлекс страха, тогда как короткий раздражитель, предшествующий вредящему безусловному раздражителю, вызывает также и исполнительный условный рефлекс. Чем сильнее компонент страха в данном оборонительном условном рефлексе, тем стабильнее и сильнее исполнительная реакция, если, конечно, условный рефлекс страха не настолько силен, чтобы разрушить соответствующую ассоциацию между условным и безусловным раздражениями.

Обычная выработка условных рефлексов ведет не только к образованию ассоциаций, направленных от экспериментальной обстановки и спорадического сигнала к безусловным драйв-агенту и агенту исполнительного рефлекса соответственно, но и к образованию ассоциаций других типов: 1) ассоциаций между экспериментальной обстановкой и условным сигналом; 2) ассоциаций между безусловным драйв-агентом и условным сигналом (фиг. 51). Благодаря этим ассоциациям возбудимость нейронов, воспринимающих условный сигнал, во время эксперимента повышается. Вот почему тот же условный сигнал, данный вне экспериментальной обстановки, вызывает более слабый ответ или не вызывает ответа вовсе.

Величина классических условных рефлексов зависит от интенсивности активации в гностических полях, участвующих в образовании услов-

ного рефлекса, от силы подкрепляющего раздражителя и от характера условного сигнала.

Многочисленные эксперименты показали, что сила условного ответа, вызванного данным условным сигналом, зависит от его интенсивности, отсутствия монотонности и пространственного совпадения с безусловным агентом. У собак слуховые условные сигналы более эффективны, чем зрительные. Все эти факты находят свое объяснение в общих свойствах возбудимости нейронов и влиянии на них активации.



Фиг. 51. Основные отношения между условными сигналами (УС), экспериментальной обстановкой (Эксп. обст.) и безусловными агентами исполнительного (И) и драйв-рефлекса (Д).

Наилучшим временным режимом для образования условного рефлекса является некоторое опережение условного сигнала при частичном его совпадении с подкреплением. Не ясно, однако, почему одновременное предъявление условного сигнала и безусловного раздражения не ведёт к образованию условного рефлекса. Если в одной и той же обстановке два раздражителя даются в случайном порядке, то между ними образуются взаимные слабые ассоциации. Возможно, что перекрытие является частным случаем этого явления.

Опыты с удалением определенных областей коры, а также всей новой коры показали, что хотя такое повреждение и ухудшает способность к восприятию условных сигналов и безусловных раздражителей, способность к образованию условных рефлексов, как таковая, сохраняется. Мы предлагаем гипотезу, согласно которой грубое восприятие стимул-объектов осуществляется базальными ганглиями; эти ганглии представляют собой примитивную мультианализаторную систему, устанавливающую связи главным образом с эмотивным мозгом. Это объясняет, почему разрушение коры может оказаться губительным для определенных исполнительных условных рефлексов, но не нарушает условных драйв-рефлексов.

Экспериментальные данные, касающиеся классических условных рефлексов у животных, проливают свет на аналогичные явления у человека. В повседневной жизни человека важную роль играют следующие классические условные рефлексы: 1) условный рефлекс голода и условный рефлекс на пищу; 2) условные драйв-рефлексы и исполнительные рефлексы, связанные с другими типами сохранительной активности (половое поведение, сон, дефекация и др.); 3) социальные условные рефлексы, когда акты поведения других людей служат для человека безусловными агентами, а люди сами по себе становятся условными сигналами; 4) условные рефлексы на печатные и устные слова, которые вызывают образы описываемых словами стимул-объектов, вызывая соответствующие условные рефлексы. Явления внушения также основаны на этом механизме.

ЛИТЕРАТУРА

1. Zeaman D., Deane G., Wegner N., Amplitude and latency characteristics of the conditioned heart response, *J. Psychol.*, 38, 235—250 (1954).
2. Яворская К., Влияние удаления мозжечка на условнорефлекторную деятельность у птиц и млекопитающих, докт. дисс., Л., 1959.
3. Gantt W. H., Cardiovascular component of the conditional reflex to pain, food and other stimuli, *Physiol. Rev.*, 40 (Suppl. № 4), 266—291 (1960).
4. Jaworska K., Kowalska M., Soltysik S., Studies on the aversive classical conditioning. I. Acquisition and differentiation of motor and cardiac conditioned classical defensive reflexes in dogs, *Acta Biol. Exp. Vars.*, 22 (№ 2), 23—34 (1962).
5. Santibanez H. G., Saavedra M. A., Middleton S., Cardiac and respiratory concomitants in classical defensive conditioning in cats, *Acta Biol. Exp. Vars.*, 23, 165—170 (1963).
6. De Bold R. C., Miller N. E., Jensen D. D., Effect of strength of drive determined by a new technique for appetitive classical conditioning of rats, *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 59, 102—108 (1965).
7. Гальперин С. И., Нейро-гуморальные регуляции у позвоночных животных, изд-во «Высшая школа», М., 1960.
8. Травина А. А., Влияние удаления различных участков коры головного мозга на пищевые и кислотные условные рефлексы, Ежегодник Ин-та эксп. медиц. АМН СССР (1956).
9. Zernicki B., Santibanez H. G., The effects of ablations of «alimentary area» of the cerebral cortex on salivary conditioned and unconditioned reflexes in dogs, *Acta Biol. Exp. Vars.*, 21, 163—176 (1961).
10. Benjamin R. M., Some thalamic and cortical mechanisms of taste. In Y. Zotterman, ed., *Olfaction and Taste: Proceedings of the First International Symposium held at the Wenner-Gren Center, Stockholm, September 1962*, p. 309—329, Oxford, Pergamon Press, 1963.
11. Павлов И. П., Лекции о работе больших полушарий, Полн. собр. соч., Т. 4, Изд-во АН СССР, 1951.
12. Konorski J., *Conditioned Reflexes and Neuron Organization*, Cambridge, Cambridge University Press, 1948.
13. Terrace H. S., *Discrimination learning and the concept of inhibition* (1966) (в рукописи).
14. Fonberg E., Delgado I. M. R., Avoidance and alimentary reactions during amygdala stimulation, *J. Neurophysiol.*, 24, 651—664 (1961).
15. Newton J. E. O., Gantt W. H., One-trial cardiac conditioning in dogs, *Conditional Reflex*, 1, 251—265 (1966).
16. Culler E., Mettler F. A., Conditioned behavior in a decorticate dog, *J. Comp. Psychol.*, 18, 291—303 (1934).
17. Girden E. F., Mettler F. A., Finch G., Culler E., Conditioned responses in a decorticate dog to acoustic, thermal, and tactile stimulation, *J. Comp. Psychol.*, 21, 367—385 (1936).
18. Corson S. A., O'Leary E. Corson, Pasamanick B., Neuroendocrine factors in conditioned and unconditioned renal responses. In *Proceedings of the Second International Congress of Nephrology, Prague, 1963*, pp. 530—534, Amsterdam, Excerpta Medica Found. Internat. Congr. ser. № 78 (1963).
19. Hilgard E. R., Marquis D. G., *Conditioning and Learning*, chap. 2, New York, Appleton-Century-Crofts, 1940.
20. Bruner J., Kozak W., Zjawisko długotrwałych śladów pobudzenia efektora w ślinowych odruchach bezwarunkowych. (The phenomenon of long-lasting traces of excitation of the effector in salivary conditioned reflexes.), *Acta Physiol. Pol.*, 5, 107—108 (1954).
21. Czarnecka M., Soltysik S., Augmented secretion in unconditioned salivary reflexes in dog, *Acta Biol. Exp. Vars.*, 22, 15—21 (1962).
22. Estes W. K., Skinner B. F., Some quantitative properties of anxiety, *J. Exp. Psychol.*, 29, 390—400 (1941).
23. Segundo J. P., Galeano C., Sommer-Smith J. A., Roig J. A., Behavioural and EEG effects of tones «reinforced» by cessation of painful stimuli. In J. F. Delafresnaye, ed., *Brain Mechanisms and Learning*, pp. 265—291, Oxford, Blackwell Sci. Publ., 1961.
24. Wyrwicka W., Studies on the effects of the conditioned stimulus applied against various experimental backgrounds, *Acta Biol. Exp. Vars.*, 18, 175—193 (1958).
25. Нарбутович И. О., Подкопаев Н. А., Условный рефлекс как ассоциация. Труды Физиол. лаборатории И. П. Павлова, 6 (№ 2), 5—25 (1936).
26. Brogden W. J., Sensory pre-conditioning, *J. Exp. Psychol.*, 25, 323—332 (1939).
27. Линдберг А. А., Сообщение о среде 2 ноября 1932 г. В кн. «Павловские среды. Протоколы и стенограммы физиологических бесед», Изд-во АН СССР, Т. 1, стр. 240, М.—Л., 1932.

28. Майоров Ф. П., История учения об условных рефлексах, Изд-во АН СССР, М. — Л., 1954.
29. Клещов С. В., О зависимости величины пищевых условных рефлексов от количества безусловного подкрепления. Труды Физиол. лаборатории И. П. Павлова, 6 (№ 2), стр. 27—53 (1936).
30. Hilgard E. R., Marquis D. G., *Conditioning and Learning*, Revised by G. A. Kimble, 2d ed. Chapter 6, New York, Appleton-Century Crofts, 1961.
31. Пакович Б. И., К вопросу об условиях образования оборотительно-двигательных условных рефлексов. В кн. «Центральные и периферические механизмы двигательной деятельности животных». (Сборник докладов международного симпозиума. Польша, 1958 г.), стр. 86—123, Изд-во АН СССР, М., 1960.
32. Варга М. Е., Прессман Ю. М., Some forms of relationship between two temporarily connected motor reflexes. In E. Gutman, ed., *Central and Peripheral Mechanisms of Motor Function*, Proceedings of the Conference held at Liblice near Prague, May 15—21, 1961, pp. 279—284, Prague, Publ. House of the Czechoslovak Acad. Sci. (1963).
33. Lelord G., Etude EEG chez l'animal et chez l'homme d'un mode d'association spécifique, distinct du conditionnement classique, l'acquisition libre, *Acta Biol. Exp. Vars.*, 27, 379—405 (1966).
34. Yoshii N., Hockaday W. J., Conditioning of frequency characteristic repetitive electro-encephalographic response with intermittent photic stimulation, *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.*, 10, 487—502 (1958).
35. Зеленый Г. П., Результаты удаления мозговых полушарий, *Медико-биол. журн.*, 1—2, 3—18 (1930).
36. Полтырев С. С., Зеленый Г. П., *Grosshirnrinde und Assoziationsfunktion*, *Z. Biol.*, 90, 157—160 (1930).
37. Полтырев С. С., Алексеев А., *Über die Möglichkeit der Bildung bedingter Reflexe bei Hunder mit extirpierten Hirnrinde von der Hemisphäre gegenüberliegenden Körperoberfläche aus*, *Z. Biol.*, 97, 297—365 (1936).
38. Зеленый Г. П., Кадиков Б. И., Условные рефлексы у собаки после экстирпации мозговой коры, *журн. «Эксп. медицина»*, 3, 31—34 (1938).
39. Tep Gate J., Akustische und optische Reaktionen der Katzen nach teilweisen und totalen Extirpationen des Neopalliums, *Arch. Néerl. Physiol.*, 19, 191 (1934).
40. Bromiley R. B., Conditioned responses in a dog after removal of neocortex, *J. Comp. Physiol.*, 41, 102—110 (1948).
41. Беленков Н. Ю., Условный рефлекс и подкорковые образования мозга, изд-во «Медицина», М., 1965.
42. Neff W. D., Neural mechanisms of auditory discrimination. In W. A. Rosenblith, ed., *Sensory Communication*, pp. 259—278, New York, M.I.T. Press and Wiley (1961).
43. Orbach J., Functions of striate cortex and the problem of mass action, *Psychol. Bull.*, 56, 271—292 (1959).
44. Солтысик С., Влияние повреждения головки хвостатого тела на двигательные условные рефлексы (II типа). В кн. «Центральные и периферические механизмы двигательной деятельности животных». (Сборник докладов международного симпозиума. Польша, 1958 г.), стр. 300—309, Изд-во АН СССР, М., 1960.
45. Stepien I., неопубликованные данные.
46. Tarnecki R., неопубликованные данные.
47. McDougall W., *An Introduction to Social Psychology*, 24th ed., London, Methuen, 1924.
48. Proust M., *A la recherche du temps perdu*, 44th ed., Paris, Editions de la Nouvelle Revue Française, 1924.

«ВНУТРЕННЕЕ ТОРМОЖЕНИЕ» И ПЕРЕДЕЛКА КЛАССИЧЕСКИХ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ

1. ВВОДНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Проблема внутреннего торможения — одна из наиболее противоречивых и спорных проблем в науке о поведении в целом.

С одной стороны, психологи, изучающие поведение животных, применяют этот термин неохотно, поскольку «торможение» означает определенный нейрофизиологический процесс, а это, считают они, находится вне их сферы. С другой стороны, в нейрофизиологии давно уже кончилась «эра Шеррингтона», когда о наличии торможения судили по «поведенческим» эффектам спинального или децеребрированного препарата. Современный исследователь, изучающий центральную нервную систему, привыкший непосредственно наблюдать тормозные процессы в отдельных нейронах, воздерживается от суждения о тормозных процессах, если не видит их зарегистрированными на осциллограмме. Вследствие этого и психологи и физиологи стараются по разным причинам воздержаться от этого термина в применении к поведению человека и животных.

В соответствии с нейрофизиологическим смыслом термина «торможение» мы будем применять его тогда, когда *определенная реакция организма (периферическая или центральная), вызванная данным раздражителем и опосредованная процессом в ЦНС, уменьшается или исчезает под влиянием другого процесса в ЦНС, который вызван или другим раздражителем, или даже тем же раздражителем, роль которого изменилась*. Последнее условие — единственное, которое добавляется к обычному значению этого термина в нейрофизиологии и необходимо для того, чтобы учитывать пластические изменения в центральной нервной системе. У нас нет необходимости принимать ту или иную современную концепцию интимной природы торможения. Мы не будем рассуждать о том, связан этот процесс с высвобождением в тормозных вставочных нейронах специального медиатора или же он является следствием активации особого рода синапсов, а также зависит ли он от характера распределения синапсов на поверхности нейрона. Наше единственное допущение заключается в том, что торможение антагонистично процессу возбуждения и что реакция нейрона на выходе определяется своего рода алгебраической суммой возбуждающих и тормозных влияний, действующих на него. В противоположность некоторым нейрофизиологам мы не боимся «перескакивать» от данных, полученных в острых опытах, к трактовке реакций бодрствующего животного в почти обычной для него обстановке. Ведь если факты, полученные аналитическим методом на нейронном уровне, отражают реально существующие явления, в чем мы твердо убеждены, то тогда мы не только можем, но и должны использовать их при исследовании больших совокупностей нейронов, составляющих функциональные единицы нервной деятельности.

2. ПАВЛОВСКОЕ УЧЕНИЕ О ТОРМОЖЕНИИ (КРАТКИЙ ОЧЕРК)

Уже в самом начале исследования условных рефлексов И. П. Павлов столкнулся с двумя явлениями, которые были им истолкованы как проявление процесса торможения в мозгу, хотя они сильно отличались друг от друга. Одно из них было названо внешним торможением, другое — внутренним торможением [3].

Под термином «внешнее торможение» И. П. Павлов понимал явление уменьшения величины данного условного ответа под влиянием другого раздражителя, действующего перед или во время условного сигнала. Например, пищевой условный рефлекс сильно уменьшается, если перед или в момент действия его условного сигнала был дан агент, вызывающий ориентировочную реакцию. Еще более сильный подавляющий эффект оказывают агенты, вызывающие страх. Поскольку это торможение есть явление того же порядка, что и взаимодействие между антагонистическими безусловными рефлексам, И. П. Павлов назвал внешнее торможение также «безусловным торможением».

В противоположность внешнему торможению внутреннее торможение (называемое также «условным») имеет место тогда, когда условный сигнал постепенно утрачивает способность вызывать условнорефлекторный эффект, поскольку он более не подкрепляется безусловным раздражением. И. П. Павлов с самого начала исследования условных рефлексов твердо отстаивал взгляд, что исчезновение условного ответа при неподкреплении зависит от определенного тормозного процесса, который он назвал «внутренним», поскольку он происходит внутри данной условнорефлекторной дуги, а не действует на нее со стороны других центров (как это происходит при внешнем торможении).

И. П. Павлов различал три разновидности внутреннего торможения в зависимости от характера экспериментов, в которых они наблюдались: 1) угашение, которое происходит при неподкреплении условного рефлекса соответствующим безусловным агентом; 2) дифференцировочное торможение, когда без подкрепления применяется раздражитель, похожий на данный условный сигнал, который сначала по механизму генерализации вызывает условный ответ; 3) запаздывательное торможение, которое имеет место при удлинении изолированного действия условного раздражителя и ведет к тому, что животное обучается давать условный ответ только непосредственно перед дачей подкрепления. Для унификации терминологии мы будем называть «угашением» любую процедуру, в которой ослабление условного ответа происходит при неподкреплении, безразлично, идет ли речь о самом условном сигнале или о сигнале, ставшем условным из-за генерализации или из-за длительного запаздывания. Такой раздражитель И. П. Павлов называл «тормозным условным сигналом» и предполагал, что он вызывает «тормозный условный рефлекс».

На основе многочисленных исследований по внутреннему торможению, проводимых в течение многих лет, И. П. Павлов пытался создать последовательную теорию внутреннего торможения, которая объясняла бы все факты, накопленные в этой области. Еще в начале двадцатых годов под влиянием результатов, показавших, что сила тормозного последствия зависит от близости тестируемого условного сигнала к угашаемому, Павлов развил теорию, которая в значительной степени определила его взгляд на механизмы деятельности коры в целом. По этой теории предполагалось, что тормозный процесс локализуется в центре представительства тормозного условного сигнала. Из этого «пункта» торможение постепенно иррадирует на весь анализатор (и даже иногда на всю кору), а затем концентрируется в исходной точке. Иррадиация торможения определяет тормозное последствие и сон, а концентрация его вызывает процесс положительной индукции. По аналогии Павлов предположил, что такие же свойства, т. е. иррадиация по коре и концентрация в месте происхождения, присущи процессу возбуждения. Павлов считал, что процессы иррадиации и концентрации возбуждения и торможения и их взаимодействие — суть те принципы, на основе которых можно объяснить поведение животных и человека.

3. КОНЦЕПЦИЯ ВНУТРЕННЕГО ТОРМОЖЕНИЯ, ИЗЛОЖЕННАЯ В НАШЕЙ ПРЕДЫДУЩЕЙ РАБОТЕ

Внутреннее торможение — одна из наиболее важных проблем, затронутых в нашей предыдущей монографии [1]. Мы изложили там все основные факты по этому вопросу, которые были получены павловской школой, и на их основе построили теорию, согласующуюся с общими принципами деятельности центральной нервной системы. Нам представляется необходимым, не входя в детали, ниже привести краткое резюме наших тогдашних представлений, поскольку они были отправным пунктом для дальнейших исследований.

По первоначальной концепции образования условных рефлексов действующие возбуждающие связи между центрами условного и безусловного раздражителей формируются только в том случае, если импульсы, исходящие из первого центра, приходят во второй центр в момент нарастания его возбуждения вследствие подачи безусловного раздражителя. Точно так же предполагалось, что если импульсы от центра условного сигнала приходят к нейронам центра безусловного раздражителя в момент *уменьшения* его возбуждения, то между этими центрами формируются тормозные связи. Наиболее четкая ситуация, в которой происходит подобного рода совпадение, имеет место, когда условный сигнал включается во время акта еды и сигнализирует о том, что пища будет отобрана. В таком случае возбуждение центра безусловного раздражения резко падает, а условный сигнал при этом должен вызывать чисто тормозный эффект. Ввиду этого мы рассматривали такого рода эксперименты как прямую модель тормозного условного рефлекса, который является зеркальным отражением возбуждающего условного рефлекса.

Какова же последовательность событий, происходящих в случаях, когда прочный условный рефлекс угашается при неподкреплении соответствующего условного сигнала. Первоначально условный сигнал вызывает возбуждение центра условного сигнала, который посылает импульсы, активизирующие центр безусловного раздражителя. Однако, поскольку за условным сигналом не следует безусловного раздражителя, возбуждение его центра быстро ослабевает. По нашим представлениям в этот момент появляются тормозные связи. При этом не предполагалось, что возбуждающие связи превращаются в тормозные, поскольку нейрофизиологические данные и результаты исследования поведения свидетельствуют против этого. Эти данные говорят о том, что, несмотря на угашение условных рефлексов, возбуждающие связи отнюдь не ослабевают; они лишь маскируются тормозными связями. Ввиду этого мы сделали допущение, что в ходе угашения тормозные связи формируются бок о бок с полностью сохраняющимися возбуждающими связями, а чисто возбуждающий условный рефлекс превращается в возбуждающе-тормозный. Чем больше тормозных связей образуется после каждого предъявления условного раздражителя без подкрепления, тем сильнее преобладают они над возбуждающими связями, что ведет к постепенному снижению условного рефлекса вплоть до нулевого уровня.

В соответствии с нашей гипотезой о развитии тормозных условных связей легко представить себе весь ход угашения неподкрепляемого условного рефлекса. При первом неподкреплении центр безусловного раздражителя сильно возбуждается условным сигналом, и поэтому декремент возбуждения его при непредъявлении безусловного раздражения оказывается очень большим. Вследствие этого сразу же образуется много тормозных связей. При втором неподкреплении возбуждение, вы-

зываемое условным сигналом, оказывается уже более слабым из-за действия уже установившихся тормозных связей, поэтому и величина, на которую уменьшается это возбуждение при непредъявлении безусловного агента, оказывается пропорционально меньше. Вследствие этого нарастание количества тормозных связей также замедляется. Процесс угашения прекращается, когда все возбуждающие связи оказываются уравновешенными тормозными, так что при возбуждении центра условного сигнала центр безусловного раздражителя не подвергается возбуждению.

Важным следствием, вытекающим из наших представлений об угашении, является то, что многочисленные возбуждающие синаптические связи между центрами условного и безусловного раздражителей, установившиеся при выработке условных рефлексов, не препятствуют развитию тормозных контактов. Более того, они облегчают их развитие, поскольку чем сильнее возбуждающий условный рефлекс, тем сильнее и тормозный условный рефлекс, возникающий при угашении. Наоборот, «нейтрализация» возбуждающих связей тормозными допускает образование новых возбуждающих связей при повторной выработке условного рефлекса после его угашения.

К тому времени, когда была сформулирована изложенная теория внутреннего торможения, имелось сравнительно мало подтверждающих ее прямых экспериментальных данных. Однако эта теория прекрасно объясняла многочисленные факты, касающиеся внутреннего торможения, накопленные школой Павлова; более того, она давала удовлетворительное объяснение ряду фактов, которые до этого не находили объяснения. В ее пользу, помимо всего прочего, говорил, по-видимому, и экспоненциальный характер кривой угашения, часто выявляемый в опытах. Она легко объясняла также специфический характер процессов торможения, большое разнообразие видов взаимоотношений между возбуждающими и тормозными условными рефлексами, которые Павлов описал как иррадиацию возбуждения и торможения и взаимную индукцию между ними.

Естественно, что, когда после войны в Варшаве нами была создана лаборатория высшей нервной деятельности, моей первой задачей было поставить эксперименты с целью проверить правильность этой теории.

4. НОВЫЕ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ ПО ВНУТРЕННЕМУ ТОРМОЖЕНИЮ

Каковы должны быть экспериментальные результаты при условии правильности вышезложенной теории внутреннего торможения?

Во-первых, можно ожидать, что ход угашения и ход восстановления условных рефлексов должны быть симметричными и иметь экспоненциальный характер.

Во-вторых, повторные угашения и восстановления условного рефлекса должны иметь одинаковое течение, поскольку при этом происходит полная «нейтрализация» возбуждающих связей тормозными, и наоборот.

В-третьих, поскольку образование тормозных связей зависит от ослабления возбуждения центра безусловного раздражителя, то количество их, т. е. сила тормозного условного рефлекса, выработанного при неподкреплении, должна быть пропорциональна силе исходного возбуждающего условного рефлекса. Это должно быть справедливо и для угашения реакции на условные сигналы разной силы (в соответствии с законом силы действия условного сигнала), и для дифференцировки

сходных раздражителей, различающихся по степени сходства с основным условным сигналом.

В-четвертых, следует ожидать, что если индифферентный раздражитель, не сходный с условным сигналом, предъявляется повторно без подкрепления безусловным раздражителем, то он не должен приобрести тормозных свойств в отношении этого безусловного рефлекса. Это означает, что его предъявления, даже многочисленные, не будут иметь отрицательного влияния на последующую выработку условного рефлекса, если этот раздражитель начать сочетать с безусловным раздражителем.

Для изучения этих вопросов мы решили не применять общепринятую в экспериментальной практике методику острого угашения, а заменили ее методикой хронического угашения. Для этого у нас были следующие соображения.

При методике острого угашения в течение одного опыта условный сигнал повторяется без подкрепления до тех пор, пока условный ответ на него не исчезнет. При этом сильно нарушается обычный распорядок эксперимента и начинают действовать многие посторонние факторы, помимо тех, которые мы собираемся изучать. Наиболее важный из этих факторов — резкое изменение уровня драйва при угашении (его усиление при первых опытах по угашению и ослабление при последующих).

При хроническом угашении, напротив, весь ежедневный стереотип экспериментов сохраняется. Раздражитель, рефлекс на который мы собираемся затормозить, предъявляется один или два раза в течение опыта, чередуясь с подкрепляемыми положительными условными сигналами. Это позволяет нам день за днем следить, как животное обучается не реагировать на неподкрепляемый условный сигнал и сравнивать эффект условного сигнала, на который рефлекс угашается, с эффектом контрольного подкрепляемого положительного условного сигнала. То же самое относится и к восстановлению условных рефлексов при возобновлении подкрепления раздражителя, рефлекс на который угашен.

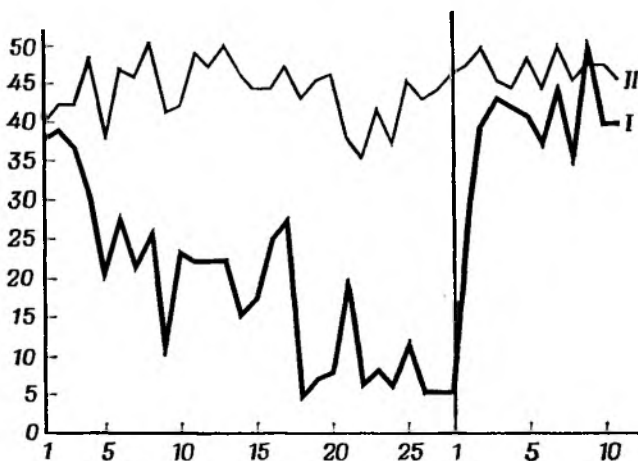
К большому нашему удивлению, все перечисленные выше предсказания относительно механизма торможения не сбылись, и закономерности переделки возбуждающих условных рефлексов в тормозные и наоборот оказались совсем иными, чем это было предсказано.

В наших первых экспериментах этого рода, проведенных на собаках с пищевыми условными рефлексами, оказалось, что угашение и восстановление имеют совершенно различное, очень асимметричное течение. Процесс угашения бывает длительным и постепенным, с многочисленными флуктуациями, тогда как восстановление происходит чрезвычайно быстро: иногда бывает достаточно лишь нескольких подкреплений угашенного условного сигнала, чтобы условный рефлекс на него восстановился полностью (фиг. 52). Другими словами, прочный условный рефлекс сильно противодействует угашению и слабо противодействует восстановлению. Это, по-видимому, означает, что вопреки нашему ожиданию тормозный процесс, развивающийся при угашении, не так уже силен, раз несколько подкреплений условного сигнала при восстановлении условного рефлекса преодолевают его полностью [4].

Можно допустить, что слабость тормозного процесса, развивающегося при угашении, связана с тем, что в качестве подкрепления применяется привлекательный раздражитель (пища), и поэтому за положительным сигналом следует «состояние удовлетворения». Для проверки этого предположения аналогичные эксперименты были проведены и с оборотными условными рефлексами, когда условный сигнал подкреплялся ударом тока в лапу. Как видно из фиг. 53, полученные результаты аналогичны данным по пищевым условным рефлексам — процесс уга-

шения оборонительного условного рефлекса был длительным и постепенным, а восстановление очень быстрым [5].

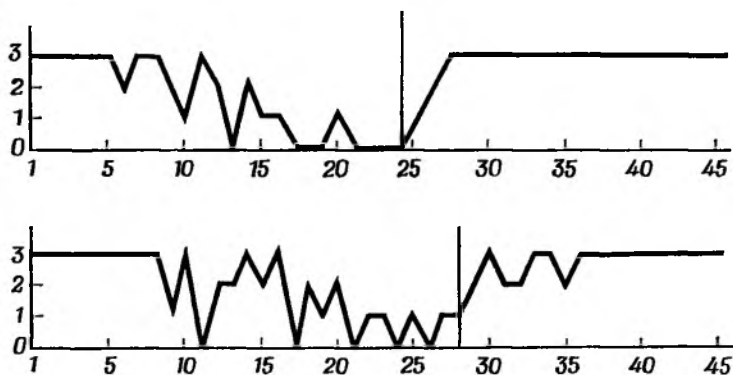
Нашей прежней теории противоречило и другое наблюдение. Во многих опытах среди различных условных сигналов животному много-



Фиг. 52. Хроническое угашение и восстановление классического пищевого условного рефлекса.

На оси абсцисс нанесены номера опытов (в каждом из которых давалось одно предъявление условного сигнала, предназначенного для угашения). По оси ординат отложены величины, характеризующие интенсивность условнорефлекторного слюноотделения (в условных единицах). Вертикальная линия обозначает начало восстановления условного рефлекса на свет лампы. Лампа (I) — угашаемый условный сигнал, звонок (II) — контрольный условный сигнал, непосредственно предшествующий угашаемому.

Следует отметить медленный и нерегулярный ход угашения и быстрый ход восстановления.



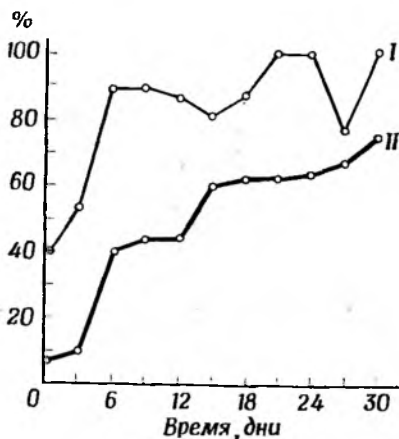
Фиг. 53. Хроническое угашение и восстановление классического оборонительного условного рефлекса [5].

На оси абсцисс нанесены номера опытов, по оси ординат отложено число положительных ответов на угашенный и восстановленный условные сигналы. В каждом опыте данный условный раздражитель предъявлялся трижды в чередовании с положительными условными сигналами. Вертикальная линия обозначает начало восстановления. Каждый график относится к экспериментам на одной собаке. Отмечается медленный и нерегулярный ход угашения и быстрый ход восстановления.

кратно давался «индифферентный» раздражитель без подкрепления. Затем была начата выработка условного рефлекса на этот раздражитель. В этом случае условный рефлекс формировался с большим трудом в опытах с новым раздражителем или в случае восстановления условного рефлекса на угашенный раздражитель (фиг. 54). Условные рефлексы были небольшими по величине и характеризовались отчетливой

нерегулярностью. Нередко собаки отказывались брать пищу в присутствии этого раздражителя или же поедали ее медленно и неохотно. Из этого можно заключить, что раздражитель, предъявлявшийся без подкрепления, получил сильные и постоянные тормозные свойства, которые проявились в трудности выработки на него условного рефлекса [6]. Другие авторы получили сходные результаты [7].

У нас возникла мысль, что тормозную природу раздражителя, предъявлявшегося многократно без подкрепления, можно обнаружить еще и



Фиг. 54. Образование классического пищевого рефлекса на новый раздражитель (метроном) и на раздражитель, неоднократно предъявлявшийся без подкрепления (свисток) [6].

На оси абсцисс нанесены номера опытов, по оси ординат отложены величины, характеризующие интенсивность слюноотделительной реакции в процентах к ее величине при прочном условном рефлексе. Следует отметить, что новый раздражитель — метроном (I) — с самого начала вызывает выраженную слюноотделительную реакцию (псевдоусловный рефлекс), быстро достигающую уровня контрольного условного рефлекса, тогда как неподкреплявшийся раздражитель — свисток (II) — с самого начала вызывает ничтожное слюноотделение, которое при подкреплении раздражителя медленно возрастает. Нерегулярность ответов не заметна, так как каждая точка отражает среднюю величину трех экспериментов.

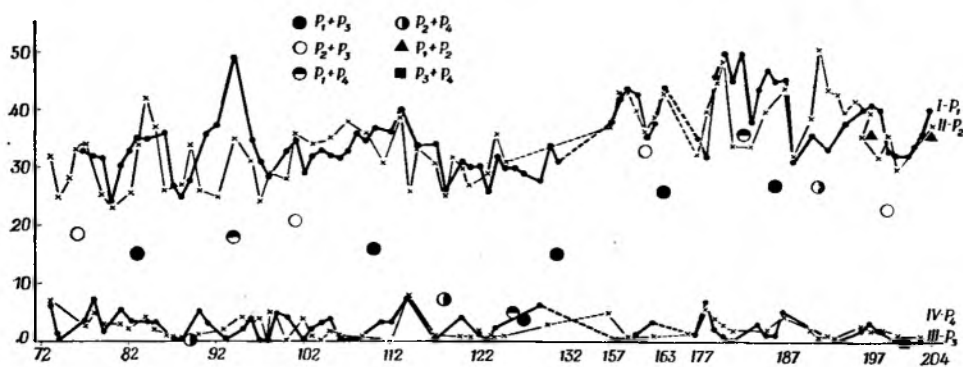
другим способом, сочетая его иногда с положительным условным сигналом и выясняя, уменьшается ли от этого эффект последнего. Эксперименты этого рода выглядели следующим образом [8].

У двух собак были выработаны пищевые условные рефлексы на два раздражителя, на звонок и на бульканье (P_1 и P_2). Затем были введены два новых раздражителя — метроном и свисток (P_3 и P_4), которые никогда пищей не подкреплялись. Положительные и отрицательные раздражители давались в случайном порядке.

После длительной тренировки в отдельных опытах производилось сочетание одного из положительных условных сигналов с одним из отрицательных условных сигналов и наблюдалось влияние последнего на слюноотделительную реакцию от положительного раздражителя. Во всех опытах такие сочетания вызывали уменьшение эффекта положительного условного сигнала, как это показано на фиг. 55. В то же время при сочетании двух положительных условных сигналов ($P_1 + P_2$) эффект был полностью положительным, а сочетание двух отрицательных раздражителей ($P_3 + P_4$) давало чисто отрицательный эффект. Результат был таким же, если отрицательный раздражитель следовал непосредственно после неподкрепленного положительного, в этом случае слюноотделение последствия немедленно обрывалось отрицательным раздражителем.

Сразу же возник вопрос: ограничивается ли тормозное влияние раздражителя, многократно предъявленного без подкрепления, только вли-

янием на условные рефлексы, основанные на данном драйве (например, на голоде), или же оно распространяется на *все* условные рефлексы, выработанные на основе других драйвов? Следует отметить, что в большинстве экспериментов по выработке условных рефлексов используется только один тип подкрепления. В следующем разделе будет показано, что тормозный раздражитель, выработанный в экспериментах с пищевыми условными рефлексами, т. е. когда подкреплением является только пища, оказывается тормозным только в отношении пищевых рефлексов и не тормозит другие типы условных рефлексов. Этот результат можно вывести дедуктивно, исходя из нашей новой концепции внутреннего торможения, которая будет изложена в следующем разделе.



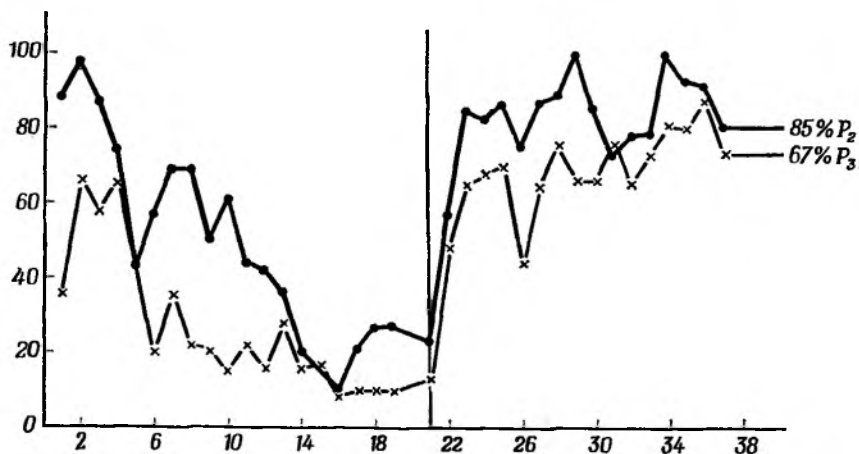
Фиг. 55. Одновременное предъявление положительного и отрицательного условных раздражителей [8].

На оси абсцисс нанесены номера опытов, по оси ординат отложены величины, характеризующие интенсивность слюноотделительной реакции. P_1 , P_2 — положительные условные раздражители, P_3 , P_4 — отрицательные условные раздражители. Следует отметить, что при совпадении положительного и отрицательного условных сигналов эффект в той или иной степени подавляется по сравнению с эффектом одиночного условного сигнала; совпадение двух положительных условных сигналов вызывает полный эффект слюноотделения, тогда как совпадение двух отрицательных условных сигналов не дает никакого эффекта.

Раздражитель, постоянно предъявляемый без подкрепления в обстановке, где выявляется данная безусловнорефлекторная активность организма (пищевая, оборонительная и т. д.), был нами назван «первичным тормозным раздражителем». Раздражитель, который сначала был положительным условным сигналом, а затем подвергся угашению, был назван «вторичным тормозным раздражителем». Мы видим, что свойства первичных и вторичных тормозных раздражителей различны, как об этом можно судить по различной трудности выработки на них положительных условных рефлексов. Этот факт четко показывает, что в определении свойств раздражителя в данный момент важную роль играет его «предыстория».

Далее предстояло выяснить свойства раздражителей, которые также с самого начала никогда не подкреплялись, но которые нельзя назвать «индифферентными», поскольку они находятся в зоне генерализации выработанного положительного условного сигнала. После выработки прочного пищевого условного рефлекса на раздражитель P_1 вводятся раздражители P_2 и P_3 , причем P_2 в большей степени сходен с P_1 , чем P_3 (если об этом судить по степени генерализации эффекта). Рассматривается ход угашения этих раздражителей, которые даются без подкрепления в чередовании с положительными условными сигналами. После этого их начинают подкреплять, и мы можем следить за скоростью выработки на них условных рефлексов [9].

Типичный результат подобных экспериментов представлен на фиг. 56. Можно видеть, что угашение раздражителя P_2 , близкого к P_1 , происходит медленнее и оказывается менее полным, чем угашение менее сходного с P_1 раздражителя P_3 . Скорость образования условных рефлексов на P_2 больше, чем на P_3 , и приближается к скорости восстановления основного условного сигнала после угашения. Таким образом, можно заключить, что неподкрепляемый раздражитель, располагающийся на



Фиг. 56. Угашение двух раздражителей, сходных с положительным условным сигналом, и их переделка в положительные условные сигналы [9].

На оси абсцисс нанесены номера опытов, по оси ординат отложены величины, характеризующие интенсивность реакции слюноотделения в процентах к ее уровню при положительном условном сигнале (P_1); вертикальная линия обозначает начало выработки положительного условного рефлекса. Следует отметить более медленное угашение условного рефлекса на раздражитель, более сходный с положительным условным сигналом (т. е. на P_2), чем на менее сходный (P_3), и более легкое образование условного рефлекса на первый раздражитель по сравнению со вторым.

периферии поля генерализации, подобен первичному тормозному раздражителю, тогда как раздражитель, близкий к основному условному сигналу, напоминает вторичный тормозный раздражитель, т. е. положительный условный сигнал, подвергшийся угашению.

В павловских лабораториях было проделано множество подобных экспериментов [7]. Было доказано, что если выработан прочный тормозный условный рефлекс на дифференцировочный раздражитель, то на него очень трудно выработать положительный условный рефлекс, который остается слабым и нерегулярным. Если, однако, этот трансформированный раздражитель подвергнуть острому угашению, то оно происходит очень быстро (фиг. 57).

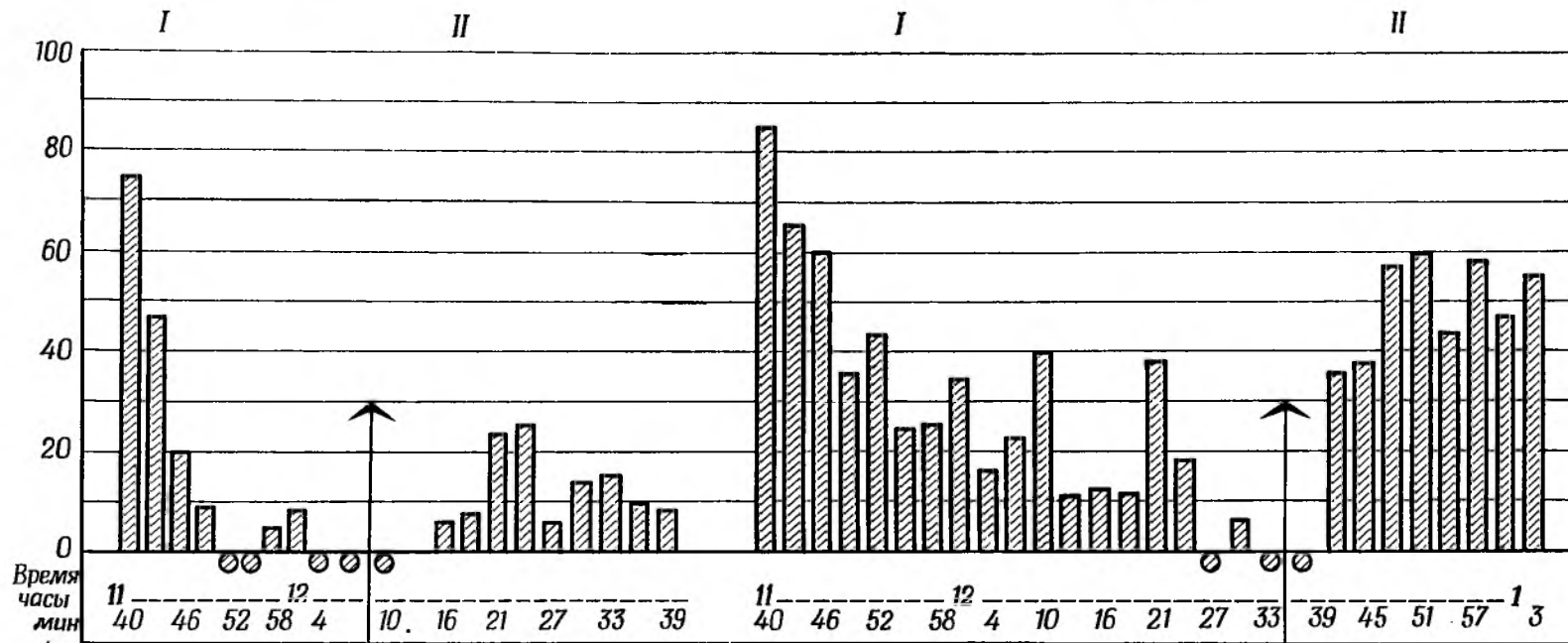
Таким образом, становится ясно, что тормозный условный рефлекс устанавливается не из-за *ослабления* возбуждения центра безусловного раздражения под действием условного сигнала, как мы думали прежде, а из-за *отсутствия* возбуждения этого центра при действии условного сигнала. Более того, было показано, что значение данного раздражителя в начальных опытах (тормозное или возбуждающее) определяет его свойства в дальнейшем. Возбуждающие условные сигналы трудно переделывать в тормозные, а первично тормозные трудно переделывать в возбуждающие.

5. МЕХАНИЗМ «ПЕРВИЧНОГО ТОРМОЗНОГО УСЛОВНОГО РЕФЛЕКСА»

Основные результаты экспериментов, описанные в предыдущем разделе, можно суммировать следующим образом:

А

Б



Фиг. 57. Острое угашение и восстановление первоначально отрицательных условных сигналов и чисто положительных условных сигналов [19].
 А. Ход острого угашения условного рефлекса на метроном с ритмом 60 в 1 мин, который был прочно закреплен как отрицательный условный сигнал, дифференцируемый от метронома с ритмом 120 в 1 мин, затем был с большим трудом переделан на положительный условный сигнал. Острое угашение (I) условного рефлекса на этот раздражитель происходит быстро, а восстановление (II) — медленно. Б. Угашение (I) и восстановление (II) условного рефлекса на чисто положительный условный сигнал — бульканье. В этом случае угашение происходит медленно, а восстановление — быстро.

1. Если в пищевой обстановке (т. е. в обстановке, сопутствующей получению пищи) повторно предъявляется раздражитель, который никогда с пищей не сочетался, то этот раздражитель становится сигналом «отсутствия пищи». Косвенным образом это можно выявить двумя путями. Во-первых, выработка положительного условного рефлекса на этот раздражитель весьма затруднительна, во-вторых, при сочетании его с положительным условным сигналом эффект последнего ослабевает.

2. Переделка положительного условного раздражителя в отрицательный путем неподкрепления всегда происходит медленно, а ее результат обычно бывает непрочный. Первоначальный положительный характер раздражителя обнаруживается по легкости восстановления на него старого условного рефлекса.

Теперь надо выяснить, можно ли объяснить изложенные выше факты на основе наших представлений, изложенных в предыдущих главах, и если да, то как эти факты помогут в решении проблемы внутреннего торможения.

Следует напомнить, что, согласно нашим представлениям, выработка классического условного рефлекса на пищу, измеряемого величиной слюноотделения, происходит путем установления синаптических связей между нейронами условного сигнала и нейронами, воспринимающими вкус данной пищи. Образование этих связей и их функциональное состояние зависят от активации в анализаторах условного и безусловного раздражения, которая возникает вследствие активации нейронов представительства голода в эмотивной системе. Эта активация есть следствие совместного влияния гуморальных раздражителей (например, снижения уровня сахара в крови) и условного рефлекса голода, который вызывается всей обстановкой, сопутствующей получению пищи.

Проанализируем, что происходит, если в опытах с пищевыми условными рефлексамы индифферентный раздражитель систематически не сочетается с пищей. Есть основания предположить образование связей между гностическими нейронами представительства этого раздражителя и нейронами представительства вкуса, *реагирующими на отсутствие пищи во рту*. Эти нейроны, конечно, мало возбудимы в ситуации, не связанной с пищей, хотя бы потому, что их возбуждение в таких условиях претерпевает полную адаптацию. В обстановке же пищевых рефлексов ощущение отсутствия вкуса пищи повторно чередуется с ощущением вкуса пищи при предъявлениях ее, из-за чего адаптация произойти не может. Можно даже предположить, что при драйве голода ощущение отсутствия пищи, так же как и ощущение вкуса пищи, обостряется и усиливается. Таким образом, можно предположить, что отрицательный пищевой условный рефлекс, так же как и положительный, вырабатывается на данный раздражитель при наличии драйва голода. В отсутствие же этого драйва он не может выработаться просто потому, что необходимые для этого нейроны безусловного раздражителя (в данном случае нейроны «отсутствия пищи») не активируются. Этим объясняется высказанное в предыдущем разделе предположение относительно того, что «первичный тормозный условный сигнал» (например, сигнал отсутствия пищи при пищевых условных рефлексах или сигнал отсутствия удара тока при оборонительных) является тормозным только в отношении того типа рефлексов, которые возникают в данной обстановке.

Повторное предъявление условного сигнала, оповещающего об отсутствии пищи, вскоре начинает вызывать иной эффект. Как говорилось в гл. IV (разд. 4), в интервалах между предъявлениями (в особенности если они нерегулярны и не очень велики) животное обнаруживает «то-

нический» условный рефлекс голода на экспериментальную обстановку, которая обычно сопутствует получению пищи. Однако в моменты действия первичного условного сигнала отсутствия пищи на основе предшествовавшего опыта у животного появляется уверенность, что пищи не будет. В результате этого устанавливается новый тип пищевого условного рефлекса, а именно условного антидрайв-рефлекса голода. Об этом убедительно свидетельствует тот факт, что прожорливое животное, обнаруживающее в интервалах между раздражениями сильное двигательное возбуждение, сразу же успокаивается при включении первичного условного сигнала отсутствия пищи.

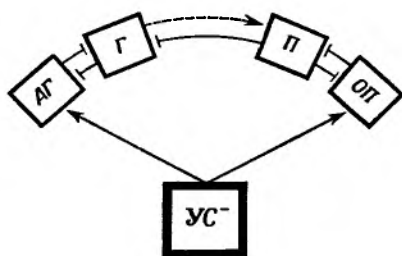
Попутно следует отметить, что в подобной ситуации два противоположных условных сигнала — сигнал пищи и сигнал отсутствия пищи — дают одинаковую двигательную реакцию — полное успокоение животного. Условный сигнал пищи вызывает этот эффект благодаря тому, что он вызывает сильный исполнительный пищевой рефлекс, который тормозит драйв голода, а условный сигнал отсутствия пищи приводит к успокоению животного потому, что драйв голода тормозится при этом систематическим неподкреплением. Можно сказать, что уверенность в получении пищи и уверенность в ее неполучении — и то и другое — вызывают сходный эффект. Что касается слюноотделительной реакции, то она в этих двух случаях противоположна. Условный сигнал пищи вызывает обильное слюноотделение, а условный сигнал отсутствия пищи слюноотделения не вызывает.

Как было показано в гл. I (разд. 10, 11), существуют два различных типа безусловнорефлекторного антидрайва голода. Один возникает при насыщении, другой — при ощущении во рту вкуса пищи в момент возникновения исполнительного рефлекса. Мы предположили, что в основе этих антидрайвов лежат следующие нервные механизмы: состояние насыщения определяется возбуждением центра насыщения в гипоталамусе, а антидрайв голода, вызванный вкусом пищи, обуславливается возбуждением соответствующих антидрайв-нейронов, находящихся в самом центре голода и связанных реципрочно с драйв-нейронами голода (фиг. 6). В гл. VI (разд. 3) было показано, что антидрайв той же самой природы развивается не только при действительном ощущении вкуса пищи, но и при его ожидании, возникающем под влиянием условного сигнала.

Теперь оказывается, что существует третий тип антидрайва голода, вызываемого отрицательным условным сигналом, означающим, что во время его действия животное пищи *не* получит.

Нам представляется, что этот третий тип антидрайва сродни скорее состоянию насыщения, чем состоянию, возникающему при попадании пищи в рот. Сходство с насыщением обнаруживается по поведению собаки, когда во время действия условного сигнала отсутствия пищи ей неожиданно предлагают пищу. Почти у всех животных при этом либо акт еды запаздывает на несколько секунд, либо собака вообще не берет пищи во время действия раздражителя и начинает есть лишь спустя некоторое время после его прекращения. Повторные сочетания пищи с условным сигналом отсутствия пищи приводят к экспериментальному неврозу, т. е. к состоянию, которое развивается при сшибке между противоположными драйвами. Следует также напомнить, что, как говорилось в предыдущем разделе, образование условного рефлекса на условный сигнал отсутствия пищи является весьма затруднительным: несмотря на многочисленные сочетания этого раздражителя с пищей, условный рефлекс продолжает оставаться нерегулярным и слабее обычного. То же самое справедливо в отношении условных рефлексов, вызванных в состоянии частичного насыщения.

Уместно напомнить, что в соответствии с нашим предположением все условные драйв- и антидрайв-рефлексы формируются при посредстве высшего уровня эмотивного мозга, расположенного в так называемой лимбической системе. Мы можем поэтому предположить, что наряду с находящимся в медиальном гипоталамусе центром антидрайва голода, который подавляет голод при поступлении к нему соответствующей информации от гуморальных факторов, в лимбической системе имеется другой центр антидрайва голода, который подавляет голод на основании получаемой условнорефлекторной информации о том, что в данный момент пища не появится. По-видимому, этот тормозный механизм



Фиг. 58. Модель первоначально отрицательного условного рефлекса.

УС⁻ — центр отрицательного условного сигнала; АГ — центр антидрайва голода; Г — центр драйва голода; П — нейроны вкуса пищи; ОП — нейроны отсутствия вкуса пищи. Сплошными стрелками обозначены возбуждающие связи, пунктирной — облегчающая связь, линии с поперечной чертой обозначают тормозные связи.

играет весьма важную роль в адаптации организма к окружающей среде. В противном случае при наличии гуморальных факторов животное проявляло бы драйв голода, а это не давало бы ему возможности производить в это время другие действия. Как нам кажется, условный антидрайв-рефлекс голода, вызванный в экспериментальной обстановке соответствующим условным сигналом, может служить хорошей моделью этого важного механизма. В гл. X (разд. 6) мы приведем экспериментальные доказательства существования центра, контролирующего этот механизм.

На основе нашей концепции можно сделать важный вывод, заключающийся в том, что как термин «внутреннее торможение», так и термин «тормозный условный рефлекс» не являются подходящими названиями для обозначаемых ими явлений. Условный рефлекс, выработанный на отсутствие пищевого подкрепления, основывается на двух возбуждающих условнорефлекторных дугах. Одна из них идет от нейронов условного сигнала к нейронам отсутствия вкуса пищи, которые реципрокно связаны с нервными клетками представительства вкуса пищи. Другая дуга идет от нейронов условного сигнала к нейронам центра антидрайва голода на высшем уровне эмотивного мозга, которые связаны реципрокно с высшим уровнем драйва голода (фиг. 58). Следовательно, «тормозный условный рефлекс» оказывается не более «тормозным», чем возбуждающий условный рефлекс на пищу, при котором нейроны отсутствия вкуса пищи реципрокно подавляются нейронами вкуса пищи. Не называем же мы оборонительный условный рефлекс тормозным только из-за того, что центр страха тормозит центр голода. Точно так же у нас нет оснований называть условный рефлекс на отсутствие пищи тормозным из-за того, что центр антидрайва голода тормозит центр драйва голода.

Для удобства мы будем называть данный условный рефлекс *положительным* условным рефлексом, а соответствующий условный сигнал —

положительным условным сигналом, если он подкрепляется каким-то определенным безусловным сигналом (например, пищей, ударом тока и т. д.). Условный рефлекс, не подкрепляемый определенным безусловным агентом, или, точнее, подкрепляемый отсутствием данного безусловного агента, мы будем называть *отрицательным условным рефлексом*, а его раздражитель — *отрицательным условным сигналом*. Следует еще раз подчеркнуть, что эти термины имеют чисто операциональный смысл и не говорят о каком-либо различии в природе описываемых ими явлений.

Такое резкое изменение наших взглядов на отрицательные условные рефлексы вовсе не означает, что мы отвергаем само существование тормозного процесса. Мы хотим только подчеркнуть, что у нас нет доказательств *образования тормозных связей* при выработке отрицательных условных рефлексов, как это принималось в нашей предыдущей работе. Единственное, что мы можем с полным правом утверждать, — это то, что тормозные взаимосвязи, установившиеся между антагонистическими центрами мозга в онтогенезе, участвуют в любом процессе формирования условных рефлексов, так же как и в любой безусловнорефлекторной деятельности организма. Возможность развития новых тормозных связей в результате пластических изменений еще не доказана и признавать ее в своем анализе полученных фактов мы не можем.

Возникает вопрос, в какой мере все сказанное относится к оборонительным условным рефлексам.

Вспомним, что, согласно нашему предположению, оборонительный условный рефлекс, подкрепляемый, например, ударом тока в лапу, вырабатывается при установлении связей двоякого рода: связей между нейронами условного сигнала и нейронами центра драйва страха, а также связей между нейронами условного сигнала и нейронами представительства чувства колющей боли. Как нам известно, первый тип связей прокладывает дорогу второму типу связей.

Если в обстановке, в которой действует драйв страха, повторно применять без подкрепления током какой-либо раздражитель, то между его гностическим представительством и нейронами соматического анализатора, в которых представлено отсутствие удара тока, образуется связь. Вследствие этого данный раздражитель постепенно становится сигналом безопасности, и в его присутствии животное успокаивается, считая, что угроза опасности временно миновала.

В гл. I (разд. 7) мы гипотетически предположили существование системы антидрайва страха (облегчения), которая реципрокно связана с центром драйва страха и начинает действовать при уменьшении последнего. Вопрос о существовании центра облегчения на уровне гипоталамуса не решен; результаты опытов по выработке условных рефлексов позволяют постулировать существование такого центра в лимбической системе (гл. VI, разд. 5). Хотя у нас, к сожалению, нет экспериментального материала относительно первичных условных сигналов отсутствия удара тока, которые были бы аналогичны первичным условным сигналам отсутствия пищи, данные по вторичным условным сигналам отсутствия удара тока, переделанным из первоначально положительных раздражителей, довольно многочисленны [10, 11]. Они показывают, что после повторных неподкреплений условного сигнала ударом тока условнорефлекторная реакция сгибания у животного исчезает. После еще более длительной тренировки исчезает реакция со стороны сердца и двигательное беспокойство. У нас есть основания допустить, что это связано с выявлением антидрайва страха при образовании связей между нейронами условного сигнала и нейронами центра облегчения.

6. МЕХАНИЗМ ПЕРЕДЕЛКИ ПОЛОЖИТЕЛЬНЫХ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ В ОТРИЦАТЕЛЬНЫЕ И НАОБОРОТ

Ознакомив читателя с предполагаемым механизмом первичных отрицательных условных рефлексов как антиподов первичным положительным, мы обратимся теперь к анализу их взаимоотношений.

При этом предстоит объяснить следующие явления: 1) превращение положительных условных сигналов в отрицательные при неподкреплении, т. е. угашение условного рефлекса; 2) восстановление их положительного значения при возобновлении подкрепления; 3) превращение отрицательных условных сигналов в положительные при их подкреплении; 4) восстановление отрицательного значения условного сигнала при его неподкреплении.

1. Угашение положительного условного сигнала (скажем, пищевого) основано на замене подкрепления пищей подкреплением отсутствием пищи, которая производится при драйве голода. Как указывалось выше, подкрепление непредъявлением пищи означает активацию нейронов представительства отсутствия вкуса пищи, находящихся в реципрокных отношениях с нейронами представительства вкуса пищи.

В начале угашения сильное возбуждение нейронов представительства вкуса пищи, вызванное условным сигналом, полностью тормозит нейроны отсутствия вкуса пищи, что мешает образованию соответствующего условного рефлекса. Этим объясняется так называемое «сопротивление угашению», которое выражено тем сильнее, чем сильнее положительный условный рефлекс на данный условный сигнал.

Следует иметь в виду, что если во время действия условного сигнала возбуждаются нейроны представительства вкуса пищи, то отсутствие пищевого подкрепления в положенный момент меняет ситуацию. Во-первых, возникает сильная ориентировочная реакция (удивление) на новый порядок следования раздражителей. Затем возникает драйв голода, который ранее был в значительной степени подавлен привычной последовательностью условного и безусловного раздражителей. Животное, до этого спокойное и даже несколько сонливое (см. гл. VI), проявляет беспокойство, а иногда и рвется к пище.

Итак, на фоне активации, вызванной усиленным драйвом голода, условный сигнал сопровождается непредъявлением пищи, и между нейронами условного сигнала и нейронами отсутствия вкуса пищи может сформироваться связь. Поскольку старая связь между условным сигналом и пищей ни в малейшей степени не разрушается, то нейроны условного сигнала оказываются связанными с двумя группами нейронов, реципрокных между собой: с нейронами представительства вкуса пищи и с нейронами представительства отсутствия вкуса пищи. Поскольку возбуждение нейронов вкуса пищи тормозит нейроны отсутствия вкуса пищи и наоборот, то процесс угашения оказывается неравномерным и скачкообразным (фиг. 53, 54, 56), а условный ответ изменяется по величине не только от одного предъявления к другому, но даже и при одном предъявлении. Действительно, при угашении часто можно наблюдать ступенчатый характер слюноотделительной реакции. Сначала она отсутствует, но затем в течение нескольких секунд постепенно нарастает, или же, наоборот, слюноотделение начинается с обычной силой, но затем резко обрывается. Создается впечатление, что собака попеременно представляет себе то полную кормушку, то пустую. Это психологическое рассуждение есть не что иное, как перевод физиологических процессов, о которых мы судим на основании экспериментальных наблюдений, на язык психологии.

Можно отметить, что наша новая теория предсказывает совершенно иной ход процесса угашения, нежели предыдущая, предполагавшая образование тормозных связей между условным сигналом и безусловным раздражением параллельно с существующими возбуждающими связями. В соответствии со старой концепцией ход угашения должен быть *плавным* и *регулярным* с постепенным образованием все большего количества тормозных связей между центрами условного и безусловного раздражителей. В соответствии с настоящей теорией ход угашения должен быть *нерегулярным* и *скачкообразным* из-за антагонизма двух участвующих в нем безусловных центров и попеременного преобладания возбуждения то в одном из них, то в другом, нарушающего стабильность системы. Это объясняется тем, что новые связи условный сигнал — отсутствие пищи слабо закреплены и на следующий день оказываются ослабленными, а усилившийся драйв голода активирует нейроны представительства вкуса пищи, возбуждение которых тормозит нейроны представительства отсутствия пищи.

Постепенно ассоциация условный сигнал — отсутствие пищи берет верх над ассоциацией условный сигнал — пища, и слюноотделительная реакция на условный сигнал падает до нуля или почти до нуля. Это означает, что нейроны представительства вкуса пищи полностью заторможены возбужденными нейронами представительства отсутствия вкуса пищи и они не могут активироваться, несмотря на наличие связей между ними и нейронами условного сигнала.

Совершенно по-иному складывается ситуация в отношении ассоциаций между условным раздражителем и драйвом голода. Как подчеркивалось в предыдущей главе, условный рефлекс голода (подобно любому условному драйв-рефлексу) гораздо более инертен, чем условный рефлекс на пищу, и продолжает действовать тогда, когда последний уже полностью отсутствует. Действительно, если судить по поведению животного, то угашаемый условный сигнал продолжает вызывать беспокойство (сопровождающееся инструментальной реакцией, если она была выработана), несмотря на полное отсутствие слюноотделительной реакции. Выражаясь снова языком психологов, мы можем сказать, что собака все еще надеется получить пищу после угашения условного сигнала, поскольку она помнит, что раньше она ее получала. (в противоположность реакциям на первичный отрицательный условный сигнал, в присутствии которого пищу не давали никогда). Вот почему, когда после угашения пищу начинают предъявлять вновь, животное никогда от нее не отказывается и не проявляет никаких невротических симптомов.

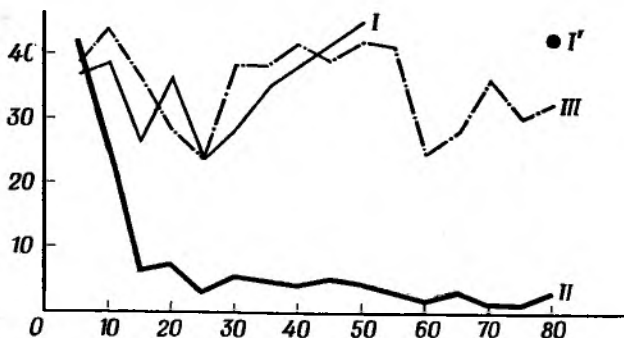
Из всего сказанного можно сделать важный вывод о том, что процесс угашения, так же как и процесс образования условного рефлекса, «питается» драйвом голода. Этот вывод следует из того, что если угашение проводить на фоне антидрайва голода, то оно оказывается неэффективным, вследствие чего в голодном состоянии условный рефлекс на соответствующий условный сигнал может проявиться во всей полноте. Подтверждающие это заключение эксперименты состояли в следующем [12].

У собак вырабатывали условное торможение в процессе дифференцировки положительного пищевого условного сигнала R_1 от R_0 . R_1 в опыте с последовательным предъявлением без совпадения. По достижении полной дифференцировки предъявление R_1 прекращали, а R_0 применяли такое количество раз, что если бы вместо него без подкрепления давали изолированный R_1 , то произошло бы его угашение. После этого пробовали предъявлять R_1 без R_0 .

Оказалось, что, несмотря на многие повторения R_1 без подкрепления, но с предшествующим условным тормозом (R_0), никаких признаков

угашения условного рефлекса на P_1 при его изолированном предъявлении не обнаруживалось (фиг. 59). Вместе с тем, если такое многократное предъявление P_0P_1 производить без подкрепления, не вырабатывая перед этим дифференцировку, то происходит обычное угашение условного рефлекса на P_1 .

Нам представляется, что эти результаты можно легко объяснить на основе нашей концепции. Условный тормоз P_0 , никогда не сочетавшийся



Фиг. 59. Отсутствие угашения условного сигнала, повторно предъявляемого в сочетании с условным тормозом [12].

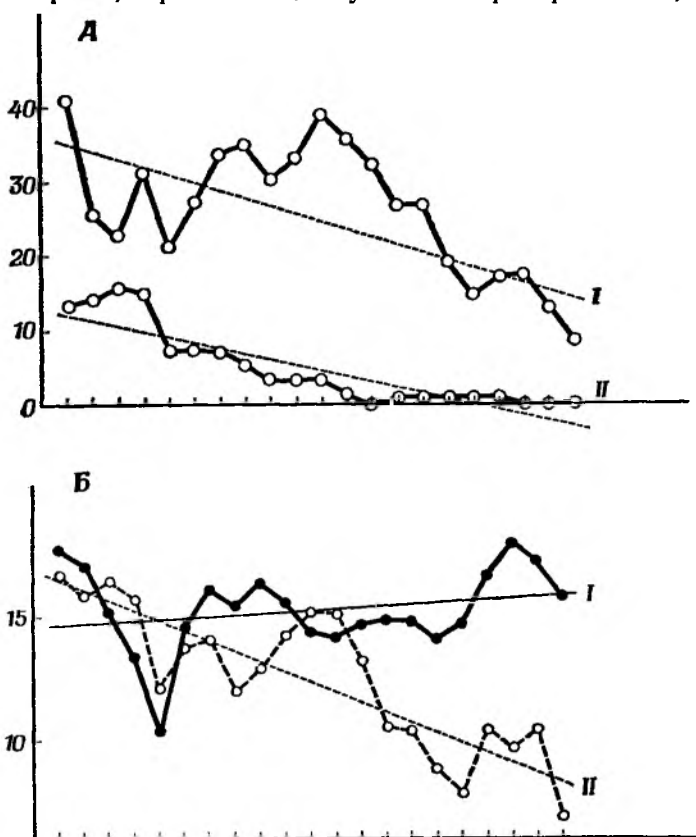
На оси абсцисс нанесены номера опытов, по оси ординат отложены величины, характеризующие интенсивность слюноотделения (в условных единицах). I — слюноотделительная реакция на положительный условный сигнал; II — слюноотделительная реакция на неподкрепляемый комплекс P_0P_1 ; III — слюноотделительная реакция на контрольный положительный условный сигнал (P_2). В первых 50 опытах вырабатывалась дифференцировка между P_1 и P_0P_1 . После этого раздражитель P_1 не давали, а P_0P_1 предъявляли в чередовании с предъявлениями положительного раздражителя P_2 . Через 30 опытов снова начали предъявлять P_1 (точка); при этом обнаруживалось, что угашения не произошло.

с пищей, вызывает сильный отрицательный условный рефлекс, действующий не только во время его предъявления, но и после него, распространяясь на время действия P_1 , следующего за ним. Таким образом последний раздражитель как бы «защищен» сильным антидрайвом голода, вызванным P_0 , и поэтому не поддается угашению, которое происходит в отсутствие подобной «защиты». В других экспериментах [13] подобная «защита» создавалась сильным раздражителем, вызывавшим страх. Этот раздражитель непосредственно предшествовал условному сигналу, причем комплекс этот не подкреплялся. Несмотря на многочисленные сочетания, условный рефлекс на изолированный условный сигнал сохранялся опять же потому, что раздражитель, вызывающий страх, порождал антидрайв голода, на фоне которого угашение не происходило.

Если угашенный условный сигнал повторно предъявлять без подкрепления в течение длительного времени наряду с положительными условными сигналами, то он сам в конце концов может превратиться в условный сигнал антидрайва голода, т. е. в ответ на него животное перестанет ожидать пищу. Однако этот теоретически возможный процесс почти никогда не наблюдался в наших экспериментах. Фактически восстановление положительного условного рефлекса, даже после сотни и более предъявлений угашенного раздражителя, бывает почти немедленным. Это указывает на то, что во время действия этого раздражителя драйв голода сохраняется. Если же речь идет об угашении не исходного условного рефлекса, а условного рефлекса, образовавшегося за счет генерализации, то в этом случае, конечно, условный антидрайв-рефлекс голода получить гораздо легче, в особенности если угашаемый раздражитель не слишком подобен исходному условному сигналу.

Принципы, сформулированные для пищевых условных рефлексов, справедливы и для оборонительных [10]. Хроническое угашение условных

рефлексов на данный раздражитель (как на исходный, так и на подобный ему) происходит в две стадии. На первой стадии условный рефлекс на удар тока превращается в условный рефлекс на отсутствие удара, поскольку нейроны, принимающие условный раздражитель, образуют



Фиг. 60. Острое двухдневное угашение классического оборонительного условного рефлекса [10].

Средние величины из экспериментов на 7 собаках. А. Латентные периоды двигательных ответов (ось ординат), рассчитанные по формуле $100(3 - \mathcal{L})$, где \mathcal{L} — латентный период в секундах (длительность условного сигнала — 3 сек). I — первый день угашения; II — второй день. Б. Реакция сердечно-сосудистой системы, измеряемая по разности между средним ритмом во время действия условного сигнала и средним ритмом перед условным сигналом. I — первый день угашения, II — второй день угашения. Отмечается быстрое угашение двигательного ответа (сгибание конечности) и более медленное угашение (только на 2-й день) реакции сердечно-сосудистой системы.

связь с нейронами представительства отсутствия боли и эта связь получает перевес над ранее образованной связью с нейронами представительства боли. В результате этого условный сигнал больше не вызывает сгибания конечности. На второй стадии, наступающей значительно позднее, у собаки до некоторой степени выявляется условный антидрайв-рефлекс страха, который можно обнаружить по ослаблению реакции со стороны сердечно-сосудистой системы, вызываемой положительным условным сигналом. И в этом случае условный антидрайв-рефлекс получить легче, если угашать не исходный условный сигнал, а сигнал, сходный с ним (фиг. 60).

2. При восстановлении угашенного условного рефлекса происходят процессы, обратные описанному, за исключением того, что ассоциация между условным сигналом и пищей уже существует и ее надо просто заново использовать. Поскольку, как ясно из предыдущего, драйв го-лода при предъявлении угашенного условного сигнала (если угашение

не зашло слишком далеко) не исчез, то для того, чтобы связи между нейронами условного сигнала и нейронами представительства вкуса пищи преобладали над связями между условным сигналом и представительством отсутствия вкуса пищи, надо очень немного дополнительных связей. И опять из-за реципрокных отношений между нейронами вкуса пищи и его отсутствия обнаруживается некоторая нерегулярность величины условного рефлекса, хотя восстановление происходит почти сразу.

Этот анализ показывает, что угашение условного рефлекса не означает его переделки в прямом смысле этого слова; речь идет о формировании нового, противоположного условного рефлекса, существующего рядом со старым. В результате оказывается, что на один условный сигнал образовано два антагонистических условных рефлекса, из которых проявляться может только один.

Двойственный характер условного сигнала, претерпевшего угашение (и восстановление) объясняет еще один интересный факт, часто наблюдавшийся в лабораториях И. П. Павлова. Если время от времени производить опыты по острому угашению, когда условный сигнал многократно дается без подкрепления, то обнаруживается следующее. Слюноотделительные реакции в «нормальных» опытах высоки, и эксперименты проходят вполне регулярно. Достаточно, однако, один или два раза дать условный сигнал без подкрепления, чтобы немедленно вызвать падение уровня слюноотделения до нуля. После единственного неподкрепления собака уже «знает», что в данном опыте после условного сигнала не будет пищи, и немедленно к этому приспосабливается [3]. Другим хорошим примером двойственного характера условного сигнала является случай, когда условный сигнал подкрепляется пищей; если же ему предшествует условный тормоз, он не подкрепляется.

3. В противоположность ситуации, описанной в п. 2, выработка положительного условного рефлекса на первично отрицательный раздражитель значительно более трудна, чем восстановление угашенного условного рефлекса; она никогда не бывает полностью успешной. При этом часто развиваются экспериментальные неврозы. Это объясняется тем, что, как говорилось в предыдущем разделе, в этом случае нейроны условного сигнала прочно связаны и с нейронами представительства отсутствия вкуса пищи, и с нейронами антидрайва голода (фиг. 58). Вследствие этого, когда животное в первый раз получает пищу при действии условного сигнала, драйв голода подавлен у него настолько, что оно даже отказывается брать пищу до конца действия условного сигнала или же берет ее неохотно. При последующих предъявлениях положение постепенно улучшается: антидрайв голода, вызываемый условным сигналом, постепенно заменяется драйвом, а он в свою очередь облегчает образование связей между нейронами условного сигнала и нейронами вкуса пищи. Ввиду того что старые связи между нейронами условного сигнала и нейронами антидрайва голода остаются, мы здесь опять имеем дело с условным раздражителем двойственного характера, что проявляется в нерегулярности положительного условного рефлекса и в его легком угашении.

4. Легкость угашения положительного условного рефлекса на условный раздражитель, бывший первоначально отрицательным, легко объясняется тем фактом, что связи между условным сигналом и нейронами отсутствия пищи уже существуют и требуется лишь некоторое их упрочение, чтобы они смогли преобладать над связями условный сигнал — пища. Этот процесс не отличается от процесса восстановления положительного условного рефлекса на первоначально положительный условный сигнал.

7. ПЕРЕДЕЛКА РАЗНОРОДНЫХ (ГЕТЕРОГЕННЫХ) УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ

На основании изложенного выше материала можно предположить, что превращение положительных условных рефлексов в отрицательные и наоборот основано на тех же общих принципах, что и переделка антагонистических разнородных условных рефлексов. Последний тип переделки имеет, однако, одно большое преимущество перед первым: в то время как отрицательный условный рефлекс не имеет внешнего эффекта и о его наличии можно судить лишь по косвенным признакам (см. разд. 4 этой главы), оба разнородных условных рефлекса имеют внешние эффекты, поддающиеся измерению. Учитывая это, мы поставили новые серии опытов, в которых производилась переделка пищевых условных рефлексов в оборонительные, и наоборот [13].

У собак вырабатывали два вида рефлексов: один из раздражителей (обозначим его $УС_{\text{пищ}}$) использовался для выработки условного рефлекса на пищу, а другой (обозначим его $УС_{\text{об}}$) — для выработки оборонительного условного рефлекса с подкреплением в виде удара тока в лапу. Сила условного рефлекса на пищу определялась по величине слюноотделительной реакции, а сила условного рефлекса на удар — по латентному периоду и высоте подъема лапы при сгибании. В каждой серии экспериментов (которые производились отдельно в одной и той же камере), помимо положительных условных сигналов вводился еще один отрицательный (неподкрепляемый) условный сигнал. Таким образом, всего у нас было четыре типа условных сигналов: положительный условный сигнал на пищу ($УС_{\text{пищ}}^+$), отрицательный условный сигнал на пищу ($УС_{\text{пищ}}^-$), положительный оборонительный ($УС_{\text{об}}^+$) и отрицательный оборонительный сигналы ($УС_{\text{об}}^-$). Затем производилась переделка и положительных и отрицательных условных сигналов в положительные условные сигналы другой категории:

$$УС_{\text{пищ}}^+ \rightarrow УС_{\text{об}}^+$$

$$УС_{\text{пищ}}^- \rightarrow УС_{\text{об}}^+$$

$$УС_{\text{об}}^+ \rightarrow УС_{\text{пищ}}^+$$

$$УС_{\text{об}}^- \rightarrow УС_{\text{пищ}}^+$$

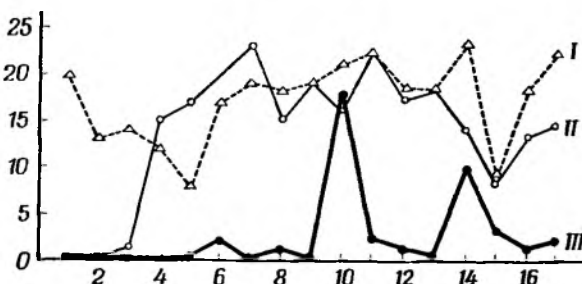
Изменение значений раздражителей производилось таким образом, что каждый из них давался только один раз в день вместе с теми условными сигналами, которые относились к той категории, в какую предстояло переделать данный рефлекс. Так, пищевой условный раздражитель, превращаемый в оборонительный, давался среди других оборонительных условных сигналов, и наоборот.

Результаты экспериментов оказались следующими:

1. Превращение положительного пищевого условного раздражителя в оборонительный было очень трудным и практически не удавалось. Вместе с тем в тех же условиях превращение отрицательного пищевого условного сигнала в положительный оборонительный было очень быстрым и после нескольких сочетаний его эффект становился подобным эффекту первичного условного оборонительного раздражителя (фиг. 61).

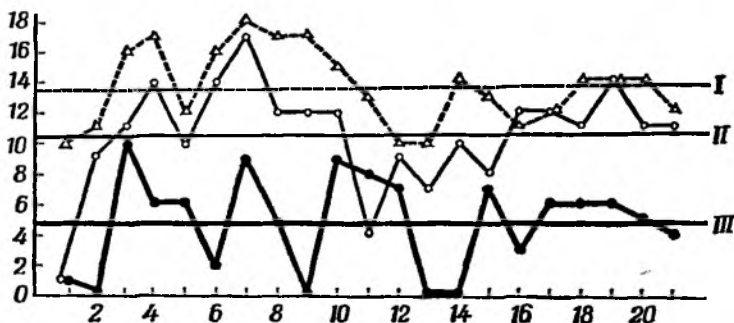
2. Аналогично этому превращение положительного оборонительного условного сигнала в положительный пищевой было очень трудным, а слюноотделительная условная реакция была слабо выраженной и нерегулярной. Превращение отрицательного оборонительного условного раздражителя в положительный пищевой происходило значительно легче, а слюноотделительная реакция, хотя и меньшая, чем на контрольный пищевой условный сигнал, была весьма регулярной (фиг. 62).

Нужно отметить, что, хотя эта серия опытов производилась на фоне пищевых условных рефлексов без ударов тока, тем не менее задача переделки оказалась для животного очень трудной. Спокойные и прожорливые животные, использовавшиеся в этих экспериментах, делались беспокойными, слюноотделительные реакции на контрольный пищевой



Фиг. 61. Переделка пищевых условных рефлексов в оборонительные [15].

На оси абсцисс нанесены номера опытов, по оси ординат отложена амплитуда оборонительного условного ответа (стигание конечности) в миллиметрах кинематографической записи. I — оборонительная реакция на вертушку (первоначально положительный условный сигнал); II — оборонительная реакция на свисток (первоначально отрицательный пищевой условный сигнал); III — оборонительная реакция на метроном (первоначально положительный пищевой условный сигнал). Отмечается резкое различие между оборонительными условными рефлексами на метроном и свисток.



Фиг. 62. Переделка оборонительных условных рефлексов в пищевые [15].

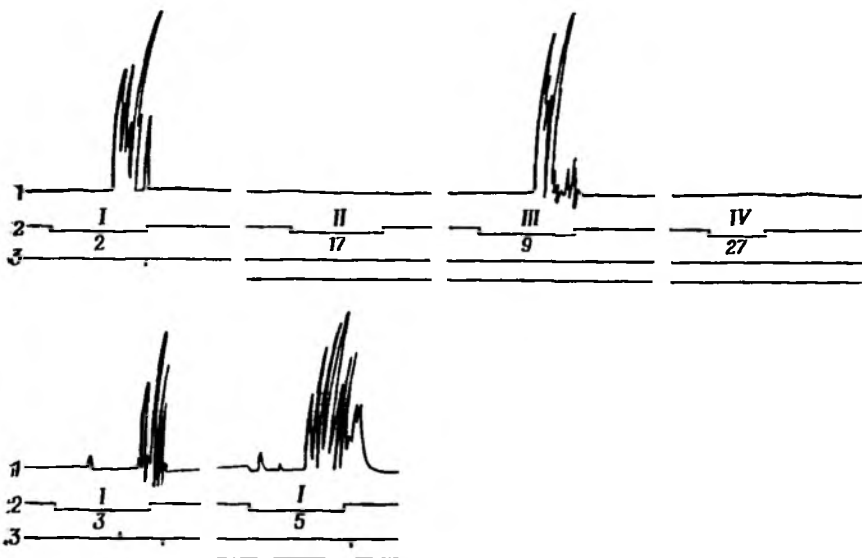
На оси абсцисс нанесены номера опытов, по оси ординат отложены величины, характеризующие интенсивность слюноотделительной реакции (в условных единицах). I — слюноотделительная реакция на звонок (первоначально положительный условный сигнал); II — слюноотделительная реакция на движущийся диск (первоначально отрицательный оборонительный условный сигнал); III — слюноотделительная реакция на трещотку (первоначально положительный оборонительный условный сигнал). Отмечается резкое различие между условными рефлексами на трещотку и на диск.

условный раздражитель иногда становились хаотическими. Чтобы избежать развития более тяжелого невротического состояния, переделанные условные сигналы в течение нескольких дней не давались, пока не наступала полная нормализация условнорефлекторной деятельности животного.

3. Когда раздражители, подвергнутые переделке, предъявлялись в первоначальной обстановке, они вызвали первоначальный эффект. Так, положительный оборонительный условный сигнал, переделанный в положительный пищевой, вызывал оборонительный ответ, если его применяли вместе с другими оборонительными условными раздражителями. Подобного эффекта никогда не происходило, если в тех же условиях предъявлялся первичный положительный пищевой раздражитель или такой же раздражитель, переделанный из отрицательного оборонительного условного раздражителя (фиг. 63).

Таким образом, мы ясно видим, что условные сигналы с переделанным значением получают двойственный характер и что они образуют

ассоциации с обоими безусловными раздражителями — и с пищевым, и с оборонительным. В зависимости от того, какой именно тип драйва преобладает в момент дачи раздражителя, возникает либо оборонительный, либо пищевой ответ.



Фиг. 63. Пищевые условные сигналы на фоне оборонительных [15].

1 — движение конечности; 2 — условные сигналы; 3 — удар электрического тока в лапу. I — всплеск (оборонительный условный сигнал); II — диск с мелькающим светом (пищевой условный сигнал, сформировавшийся из отрицательного оборонительного условного сигнала); III — трещотка — пищевой условный сигнал, сформировавшийся из положительного оборонительного условного сигнала; IV — звонок («чистый» пищевой условный сигнал).

Цифрами обозначена величина слюноотделительной реакции на соответствующие условные сигналы, выраженная в единицах шкалы (1 капля — 5 делений). У данной собаки слюноотделение было исключительно обильным.

Начиная анализ этих данных, мы должны отметить, что они полностью подтверждают наши предыдущие выводы относительно переделки условных рефлексов и даже делают их более понятными. Ввиду этого нам остается добавить лишь несколько кратких замечаний.

Большая трудность переделки условных сигналов пищи в условные сигналы тока, и наоборот, по сравнению с переделкой положительного условного сигнала в отрицательный объясняется тем, что антагонизм между голодом и страхом гораздо сильнее, чем антагонизм между драйвом голода и его антидрайвом (см. гл. I). (Кстати говоря, это не относится к безусловным агентам, применяемым для подкрепления: антагонизм между нейронами вкуса пищи и нейронами отсутствия вкуса пищи несомненно сильнее, чем антагонизм между нейронами вкуса пищи и ощущения колющей боли, поскольку первая пара принадлежит к одному полю восприятия, а вторая — к разным.) Как говорилось выше, условные драйв-рефлексы в значительной степени инертны, чем объясняется трудность переделки соответствующего условного сигнала. Для облегчения задачи условные сигналы удара тока, превращенные в условные сигналы пищи, давались животным только в обстановке, характерной для выработки пищевых условных рефлексов, а условные сигналы пищи, превращенные в условные сигналы удара тока — в условиях оборонительной ситуации. Благодаря этому драйв, доминировавший в данной обстановке, способствовал подавлению своего антагониста. Возможно, что без этой меры подобная переделка была бы еще более трудной, а быть может, и совершенно невозможной.

Следует особо обратить внимание на переделку *отрицательных* условных рефлексов одной категории в положительные условные рефлексы другой. Поскольку первичный отрицательный условный сигнал пищи вызывает не драйв голода, а его антидрайв, который не является антагонистом драйва страха, то легкость превращения такого условного сигнала в оборонительный можно легко понять. Аналогично этому первичный отрицательный условный сигнал удара тока легко превращается в пищевой условный сигнал, поскольку он вызывает антидрайв страха, который не антагонистичен драйву голода. Как отмечалось в одном из предыдущих разделов, эти результаты существенны также и вот в каком отношении — они доказывают, что первичные отрицательные раздражители являются отрицательными (т. е. тормозными) только в отношении того драйв-рефлекса или исполнительного рефлекса, в обстановке которого они возникли.

На основе наших экспериментов мы можем объяснить, почему *формирование* условного рефлекса на раздражитель, ранее не связанный ни с какой деятельностью организма, происходит гораздо легче, чем *переделка* одного условного рефлекса в другой. Переделанный условный раздражитель слабее «чистого», поскольку он имеет двойственный характер и его прежнее условнорефлекторное значение всегда ослабляет его новый эффект. Здесь возникает важный вопрос. Являются ли при прочих равных условиях первые ассоциации данного условного сигнала более стабильными и более прочными, чем ассоциации, образующиеся позднее при сочетаниях условного сигнала с другими безусловными агентами.

Хотя в одной из наших ранних работ [5] мы и утверждали, что принцип «примата первого выработанного рефлекса» существует, и приводили тому много доказательств, эти доказательства сейчас не кажутся нам достаточно убедительными. Во-первых, в наших экспериментах переделка условных рефлексов никогда не проводилась столь последовательно, как выработка первоначального условного рефлекса, и мы не знаем, какой результат получился бы, если бы они были действительно одинаковыми. Кроме того, нужно помнить, что в случае наблюдений из повседневной жизни, якобы подтверждающих этот принцип, первая выработка рефлекса всегда происходит в более молодом возрасте, чем последующая. А как указывалось в гл. IV, ассоциации, установившиеся ранее, всегда оказываются стабильнее, чем установившиеся позднее. Поэтому вопрос этот следует оставить открытым вплоть до получения достоверных экспериментальных данных.

Закljučая обсуждение вопроса о переделке условного рефлекса, следует обратить внимание также на то, что термин «переделка» не подходит для обозначения тех явлений, о которых шла речь. Этот термин можно применять только в чисто феноменологическом смысле; если бы мы считали, что он отражает механизм самих процессов, то это было бы большим заблуждением. Мы показали, что фактически никакой переделки связей *не* происходит; образуются новые связи между нейронами условного сигнала и нейронами представительства нового безусловного раздражителя. В результате этого устанавливаются два условных рефлекса на один и тот же условный сигнал с относительным преобладанием нового рефлекса.

8. ПЕРЕДЕЛКА КЛАССИЧЕСКИХ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ У ЧЕЛОВЕКА

В последнем разделе гл. VI мы рассмотрели несколько типичных и наиболее важных классических условных рефлексов, образующихся у человека. Теперь нам хотелось бы применить к этим рефлексам изложенные в настоящей главе принципы переделки классических условных

рефлексов, которая происходит всегда, когда по каким-то причинам ранее установившиеся ассоциации перестают соответствовать изменившимся условиям жизни.

Как указывалось в предыдущей главе, обширную категорию условных рефлексов у человека составляют «социальные» условные рефлексы, т. е. рефлексы, в которых классическими условными раздражителями служат другие члены общества; в результате возникают эмоциональные и исполнительные условные рефлексы. Однако человеческие взаимоотношения не статичны, а, наоборот, подвержены непрерывным изменениям, зависящим от многих факторов. К этим факторам относятся, например, возрастные изменения людей, находящихся друг с другом в определенных взаимоотношениях, а также многие другие.

Не имея возможности обсуждать в деталях обширную область этих явлений, мы приведем в качестве примера несколько жизненных ситуаций, которые могут проиллюстрировать переделку социальных условных рефлексов у человека.

Предположим, что женщина полюбила мужчину, вышла за него замуж, и брак, по всей видимости, оказался удачным. Это означает, что супруг удовлетворяет ее в половом отношении и ведет себя таким образом, что вызывает у нее и другие привлекающие к себе чувства — привязанность, доверие, ощущение безопасности, благодарность за доброту. Эти моменты поведения супруга являются безусловными агентами, подкрепляющими прочно установившийся положительный условный рефлекс. Вследствие этого вид супруга и мысли о нем в его отсутствие вызывают у жены комплекс положительных эмоций, включающий нежность, любовь, иногда половое влечение и т. д.

Предположим теперь, что эта идиллическая картина нарушается неприятной ссорой. Скажем, муж вернулся домой пьяным и вел себя по отношению к жене отвратительно и грубо, или же, например, она обнаружила факт его супружеской неверности. В таком случае в зависимости от дальнейшего течения событий (что можно сравнить с различными способами постановки опытов) последствия могут оказаться разными. Рассмотрим некоторые из них.

Неприятные эпизоды могут стать столь частыми, а плохое отношение мужа к жене настолько явным, что произойдет полная переделка условных рефлексов. При этом может выработаться новое отношение — с чувством горечи, страха, ненависти, которое будет полностью подавлять более ранние чувства со всеми их (инструментальными) проявлениями, анализировать которые мы теперь не будем. В результате этого условные рефлексы привлечения, которые ранее супруг вызывал у своей жены, будут полностью и необратимо переделаны в условные рефлексы отвращения. Однако, несмотря на то что старые условные связи не будут более проявляться, поскольку они заторможены новыми, они вовсе не исчезают. Это доказывается тем, что если муж умирает, то жена всегда обращается к старым воспоминаниям о нем и его образ вызывает старые, много лет не возникавшие условные рефлексы. Может даже случиться так, что эти старые связи подавят новые, и женщина начнет вспоминать покойного с той же нежностью, что и в первый период замужества. Если же этого не случается, то оба условных рефлекса сосуществуют, появляясь попеременно, но никогда не смешиваясь.

Ход событий может быть и другим. После единственного неприятного эпизода мир восстанавливается и отношения принимают прежнюю форму. Этот эпизод, если он не был слишком резким, может даже иметь положительное влияние на супружескую жизнь, поскольку он может усилить половое влечение, заторможенное регулярностью исполнительных половых рефлексов. С течением времени ссора может «забыться»,

т. е. неприязненное отношение, сформировавшееся при единственном подкреплении, настолько подавится условными рефлексамии привлечения, что соответствующие ассоциации не будут проявляться. Однако они не исчезают совсем, поскольку, если подобный эпизод снова возникает спустя много времени, воспоминания о первом конфликте немедленно полностью оживают.

Наконец, может быть и так, что эпизоды пьянства или неверности не остаются единичными, а повторяются снова и снова, хотя в остальном поведение супруга может остаться и безупречным. В таких случаях условный сигнал чаще всего начинает играть двоякую роль, вызывая с удивительной ритмичностью попеременно то условный рефлекс симпатии, то неприязни. Если случится, что такая женщина будет верить вам свои чувства, то вы поочередно будете выслушивать разное: либо она его ненавидит, выгонит его из дому, или уйдет сама, или же убьет его или себя (в зависимости от обстановки и темперамента), а через несколько дней вы услышите другое: он обещал, что это больше не повторится, он так добр и нежен, она не может жить без него и т. д. Интересно, что эти два различных отношения всегда проявляются раздельно и никогда не смешиваются. Два условных рефлекса не суммируются алгебраически; наблюдается поочередное полное доминирование одного над другим.

Нам кажется, что во взаимоотношениях людей подобные двоякого характера условные рефлексывстречаются очень часто и являются скорее правилом, чем исключением. И действительно, в жизни случается очень редко, чтобы кто-нибудь всегда вел себя одинаково по отношению к другому человеку — либо как ангел, либо как дьявол. Большинство из нас бывает и ангелом, и дьяволом одновременно, и каждая сторона нашего характера, приятная и неприятная, может проявляться при разных условиях. Эти условия зависят или от гуморальных факторов, или от предыдущих событий, или же и от того, и от другого. Поэтому никто из нас не может стать постоянным и надежным «подкреплением» социальных условных рефлексов, которые вырабатываются в отношении нас у других людей, так как мы можем быть для них источником прямо противоположных безусловных раздражений.

В отношении этих переменных условных рефлексов интересно отметить, что если мы в данный момент находимся под влиянием одного из двух условных рефлексов (а другой в это время подавлен), то мы не только испытываем сильное эмоциональное переживание (например, досаду или волнение), но при этом всплывают и все образы, связанные именно с этим состоянием. Мы вспоминаем все предыдущие случаи, когда были в таком же состоянии. Другими словами, мы не только ощущаем действительную ситуацию, вызвавшую данный условный рефлекс, но при этом происходит также и воспроизведение всех образов предыдущих ситуаций, связанных по значению своих условных раздражителей с настоящей, а это укрепляет данный условный рефлекс. В гл. V существование такого механизма было объяснено наличием связей между нейронами данного драйва и теми гностическими нейронами, с активацией которых когда-то совпал данный драйв.

Пожалуй, нет необходимости приводить другие примеры переделки различных условных рефлексов у человека, поскольку все они в общих чертах подчиняются одним и тем же правилам. Правила эти следующие: 1) невозможность разрушения прочно установившихся ассоциаций; 2) их способность подавляться более свежими ассоциациями, установившимися с безусловными раздражителями, которые антагонистичны старым; 3) их способность восстанавливаться или, вернее, вновь проявляться при соответствующих условиях.

9. ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ВЫВОДЫ

Материал этой главы показывает, какой длинный путь прошла не только павловская концепция «внутреннего торможения», но даже и более поздний вариант ее, предложенный в нашей предыдущей монографии. Концепция И. П. Павлова основывалась на допущении, что внутреннее торможение локализовано в центре тормозного условного сигнала. Не только нам, но и многим другим исследователям этого вопроса (П. К. Анохин, Э. А. Асратян, И. С. Беритов и др.) уже давно стало ясно, что эта точка зрения неприемлема.

Гипотезой, которая, казалось, соответствовала экспериментальным фактам, было предположение, что процесс внутреннего торможения локализуется между центром условного сигнала и центром безусловного раздражителя с образованием на нейронах последнего тормозных синапсов. В таком случае процесс внутреннего торможения переставал быть анонимным, ненаправленным или, вернее, многонаправленным, а представлялся таким же специфическим, как и процесс возбуждения при возбуждающих условных рефлексах.

Эта точка зрения подробно развивалась в нашей предыдущей монографии и не противоречила фактам, известным в то время. Однако результаты экспериментов, предпринятых для ее проверки, оказались в полном противоречии с ней. Наиболее важными из этих фактов были следующие:

1. Явная асимметрия между ходом угашения и восстановления условного рефлекса, т. е. медленное и постепенное угашение его и быстрое, иногда мгновенное восстановление.

2. Значительно большая трудность образования условного рефлекса на «первичный тормозный раздражитель» (т. е. на раздражитель, который перед этим многократно предъявлялся без подкрепления), чем на новый или ранее угашенный раздражитель.

3. Большая трудность переделки оборонительного условного рефлекса в пищевой, и наоборот, а также сходство основных свойств такой переделки со свойствами переделки условных рефлексов в отрицательные, и наоборот.

4. Сохранение в латентном состоянии старого характера условного сигнала после приобретения им нового значения.

5. Крайняя степень нерегулярности, свойственная условным реакциям при любом процессе переделки.

Эти данные заставили нас пересмотреть нашу старую концепцию внутреннего торможения и заняться поисками новой, которая лучше соответствовала бы экспериментальным данным.

В настоящей главе и была изложена новая концепция этого явления, которая, с одной стороны, находится в согласии с общими представлениями о функциях мозга, развиваемыми в этой книге, а с другой, соответствует экспериментальным фактам, имеющимся в настоящее время в нашем распоряжении.

Эта концепция основана на следующих двух допущениях:

1. В ситуации, где повторно предъявляется данный безусловный раздражитель (т. е. в которой доминирует данный драйв) и начинает повторно предъявляться «индифферентный раздражитель», который никогда не подкрепляется этим безусловным агентом, происходит формирование связей между гностическими нейронами представительства этого раздражителя с гностическими нейронами представительства отсутствия безусловного агента и с нейронами антидрайва. Таким образом, на этот раздражитель вырабатывается отрицательный условный рефлекс, который антагонистичен положительным условным рефлексам

на раздражители, подкрепляемые данным безусловным раздражителем. Этот отрицательный условный рефлекс образуется при поддержке драйва, проявляющегося в данной ситуации.

2. Когда данный условный сигнал, бывший сигналом данного безусловного агента, начинает сопровождаться не им, а новым безусловным раздражением, то в таком случае образуются связи между гностическими нейронами этого условного сигнала, с одной стороны, и гностическими нейронами нового безусловного раздражителя и нейронами соответствующего драйва — с другой. Поскольку нейроны прежнего и нового безусловных раздражителей, как и нейроны прежнего и нового драйва, находятся в реципрокных отношениях, то верх берет тот условный рефлекс, который на данной стадии выработки или при данных обстоятельствах оказывается сильнее, тормозя при этом другой рефлекс. Из сказанного следует, что достаточно небольшого преобладания того или другого рефлекса, чтобы он получил в данный момент полное доминирование.

Следовательно, так называемое угашение условных рефлексов есть не что иное, как замена старого подкрепления новым (в данном случае замена безусловного раздражителя отсутствием безусловного раздражителя). Из этого можно вывести основные правила «переделки».

1. Любая переделка условного рефлекса в антагонистический, будь то переделка пищевого условного рефлекса в оборонительный или переделка положительного условного рефлекса в отрицательный, происходит с большей или меньшей трудностью, связанной с тем, что образование новых связей между нейронами условного сигнала и нейронами нового безусловного раздражителя и нового драйва задерживается сильным возбуждением нейронов прежнего безусловного раздражителя и прежнего драйва, который возникает в ответ на тот же условный сигнал.

2. В противоположность этому восстановление прежнего условного рефлекса — процесс более простой, поскольку прежние связи, на которых он был основан, существуют и повторная выработка состоит в установлении их относительного доминирования над связями с антагонистическими нейронами.

На основе этих рассуждений мы приходим к выводу, что ни термин «внутреннее торможение» (и производные от него «тормозный условный рефлекс» и «тормозный условный сигнал»), ни термин «переделка условных рефлексов» не подходят для описания *механизмов* соответствующих процессов. Эти термины можно употреблять самое большее лишь в феноменологическом смысле. Что касается «внутреннего торможения», то у нас нет доказательств образования между двумя группами нейронов новых *тормозных* связей, поскольку все встречавшиеся нам примеры торможения можно объяснить образованием *возбуждающих* связей между группой передающих нейронов и группой реципрокных принимающих нейронов (отсутствия безусловного раздражителя и антидрайва). Следовательно, в таких случаях «тормозный условный рефлекс» оказывается не более и не менее тормозным, чем любой другой условный рефлекс. Что же касается «переделки условных рефлексов», то она основана в действительности на образовании новых связей, объединяющих группу нейронов условного раздражителя с группой нейронов нового безусловного раздражителя, при полной сохранности связей между нейронами этого условного раздражителя и нейронами старого безусловного раздражителя.

Отказ от этих двух понятий в тех случаях, когда речь идет об их роли в объяснении явлений, значительно упрощает понимание соответствующих фактов и дает нам единую теорию всех явлений из области классических условных рефлексов. Остается выяснить, применимы ли

эти принципы к инструментальным условным рефлексам. Речь об этом пойдет в следующих главах.

10. ДОПОЛНЕНИЕ. МЕХАНИЗМЫ ГЕНЕРАЛИЗАЦИИ И ДИФФЕРЕНЦИРОВКИ

Еще в самом начале изучения условных рефлексов было обнаружено, что после выработки данного условного рефлекса на определенный раздражитель все раздражители, подобные ему, т. е. обладающие некоторыми общими с ним свойствами, способны вызывать тот же условный ответ. Павлов назвал это явление «генерализацией» условных рефлексов. Многочисленные исследования павловской и других лабораторий показали существование градиента генерализации, в соответствии с которым чем менее похож данный раздражитель на исходный, тем слабее его рефлексогенная способность. Эту способность можно измерять либо прямо, по величине условного ответа, либо косвенно, определяя скорость угашения условного рефлекса на вторичный условный раздражитель.

Если данный раздражитель, вызывающий условный рефлекс по механизму генерализации, повторно давать без подкрепления, а исходный условный сигнал подкреплять, то происходит процесс, называемый «дифференцировкой». В результате условная реакция на вторичный условный сигнал постепенно ослабляется, сохраняясь на исходный условный сигнал. Чем ближе вторичный условный сигнал к первичному, тем более трудной оказывается дифференцировка; чем сильнее они разнятся между собой, тем легче, или «грубее», их дифференцировка. Следует напомнить (см. разд. 4), что чем сильнее дифференцируемый условный сигнал отличается от исходного, тем более он близок первично отрицательному условному сигналу, расположенному вне области генерализации положительного условного сигнала.

Первую попытку рассмотрения физиологического механизма генерализации и дифференцировки мы предприняли в нашей предыдущей монографии [1]. В соответствии с этой концепцией предполагалось, что каждый раздражитель представлен в коре мозга нейронным *пулом*, который активируется при действии этого раздражителя. Чем сильнее раздражитель, тем крупнее соответствующий ему нейронный пул; сходство раздражителей определяется частичным перекрыванием представляющих их пулов, причем при большем сходстве степень перекрытия предполагалась большей. Таким образом, предполагалось, что два дифференцируемых раздражителя состоят из трех частей: 1) субцентра *A*, принадлежащего только подкрепляемому раздражителю; 2) субцентра *B*, общего для обоих; 3) субцентра *C*, принадлежащего только неподкрепляемому раздражителю. Согласно предположению, величина каждого из этих субцентров зависит от силы раздражителей и степени их сходства.

Такое предположение позволило объяснить все известные тогда факты по генерализации и дифференцировке. Было высказано мнение, что так называемое условное торможение, когда одиночный условный сигнал подкрепляется, а его комплекс с условным тормозом не подкрепляется, является хорошей моделью дифференцировки, поскольку в этом случае подцентры *B* и *C* можно разделить.

Нам представляется, что наша нынешняя концепция восприятия и формирования условных рефлексов позволяет нам глубже вникнуть в суть процессов генерализации и дифференцировки и ликвидирует некоторую упрощенность в представлениях об этих процессах, которая была свойственна нашим прежним представлениям.

Как говорилось в гл. II (разд. 8, 9), два стимул-объекта можно считать: 1) идентичными, если они адресованы одной и той же группе ней-

ронов; 2) сходными между собой, если они адресованы одной группе нейронов, представляющих их общие свойства, и одновременно разным группам, представляющим индивидуальные черты; 3) несходными, если они адресованы разным группам нейронов.

Ниже будет обсуждаться только второй случай в той стадии, когда различие двух сходных раздражителей уже установилось и животное



Фиг. 64. Отсутствие генерализации положительных и отрицательных условных сигналов, введенных в опыт одновременно [16].

На оси абсцисс нанесены номера опытов с момента начала выработки; по оси ординат отложена величина слюноотделительной реакции на условный сигнал, выраженная в каплях (нулевой уровень соответствует слюноотделению перед условным сигналом). I — УС⁺ — тон 510 гц; II — УС⁻ — тон 1700 гц (или наоборот).

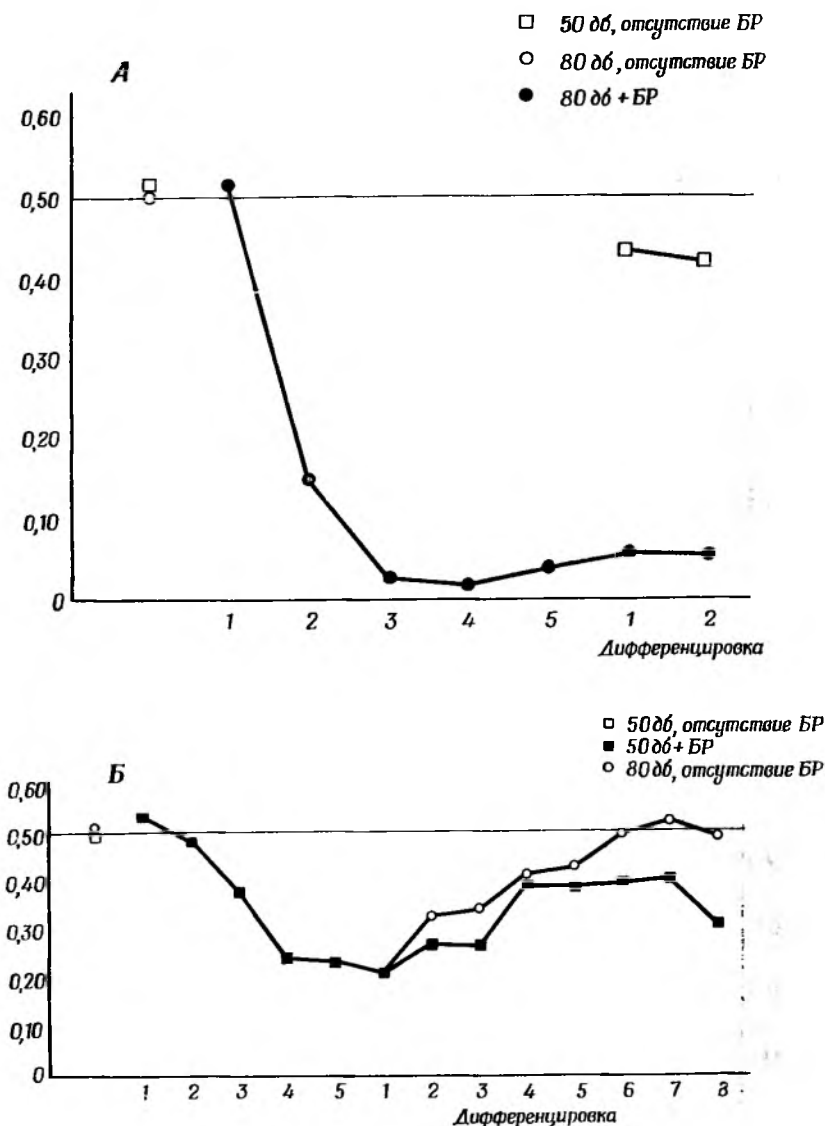
усвоило, что каждый из этих раздражителей связан со своим безусловным сигналом (фиг. 24). Мы можем предположить, что на этой стадии гностическое представительство этих раздражителей состоит из группы нейронов, общих для них обоих ($ГН_p$), и групп нейронов, соответствующих каждому из раздражителей отдельно ($ГН_{p1}$ и $ГН_{p2}$). Здесь можно видеть, что наше нынешнее представление о центральном представительстве двух дифференцируемых раздражителей не очень далеко от старого, за исключением того, что вместо анонимных «нейронных пулов» мы вводим понятие об отдельных нейронах, которым придается четко определенная функция.

Посмотрим теперь, как происходит процесс дифференцировки, когда в соответствии с обычной павловской методикой после получения прочного условного рефлекса на исходный условный сигнал (P_1) вводится другой раздражитель (P_2), сходный с ним.

Как говорилось в гл. II, у нас есть основания предположить, что при первоначальной выработке условных рефлексов участвуют наиболее грубые свойства условных сигналов, поскольку, во-первых, они представлены большей группой гностических нейронов и, во-вторых, для данной цели более тонкое знакомство с условным раздражителем не является необходимым. При первом предъявлении P_2 животное сразу же отличает его от P_1 и обнаруживает более или менее выраженную ориентировочную реакцию, которая тормозит условный ответ, вызываемый данным раздражителем по механизму генерализации. С повторением раздражителя P_2 по мере привыкания к нему это торможение ослабевает, из-за чего условная реакция на него несколько усиливается, несмотря на отсутствие подкрепления (фиг. 56). Только на следующей стадии условная реакция на P_2 постепенно ослабевает. Это происходит ввиду полного изменения процесса восприятия обоих раздражителей. В отношении P_1 внимание переключается с его грубых черт на более тонкие его свойства, представленные нейронами $ГН_{p1}$. В результате этого именно нейроны $ГН_{p1}$ образуют связи с нейронами безусловного сигнала, тогда как нейроны $ГН_{p2}$ связываются с нейронами отсутствия

безусловного раздражителя. Таким путем и устанавливается полная дифференцировка.

Положение оказывается совсем иным, если два дифференцируемых раздражителя — P_1 и P_2 — вводятся в эксперимент одновременно. Хотя



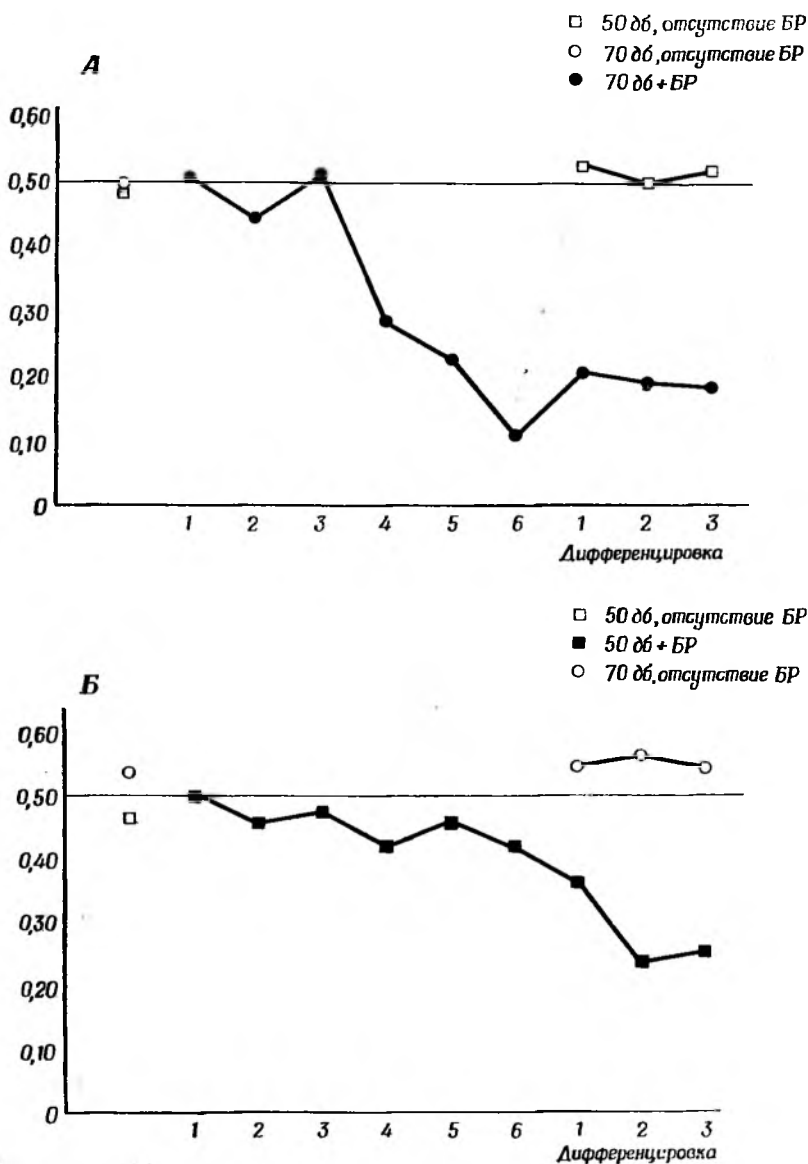
Фиг. 65. Роль интенсивности условных сигналов в генерализации их при методике условной эмоциональной реакции [17].

А. Сильный белый шум — положительный условный сигнал, слабый шум — тест-раздражитель. Б. Слабый белый шум — положительный условный сигнал, сильный шум — тест-раздражитель. Отмечается слабая генерализация эффекта в случае А и сильная — в случае Б.

На оси абсцисс нанесены номера опытов, на оси ординат — средняя доля подавляемых реакций.

пока у нас мало доказательств, но, по-видимому, в этом случае процесс генерализации слаб и два раздражителя действуют так, как если бы они были совершенно различными (фиг. 64) [16]. Объяснение заключается в том, что в этом случае гностические нейроны ГН_р, представляющие оба раздражителя, не участвуют в выработке, поскольку они связаны как с нейронами безусловного раздражителя, так и с нейронами

отсутствия безусловного раздражения. В результате с самого начала выработки животное обращает внимание только на специфические черты данного раздражителя и сразу же образуются отдельные связи $\Gamma H_{P1} \rightarrow \Gamma H_{BP}$ и $\Gamma H_{P2} \rightarrow \Gamma H_{Otc.BP}$



Фиг. 66. Отсутствие генерализации оборонительных условных рефлексов при перемене направления изменения силы звукового раздражителя при методике условной эмоциональной реакции [16].

Фоновый уровень шума — 60 дБ. А. Шум 70 дБ — условный сигнал, а шум 50 дБ — тест-раздражитель. Б. Обратное соотношение.

Следует отметить полное отсутствие генерализации между условным сигналом и тест-раздражителем.

Другой важный вопрос из области дифференцировки касается роли относительной силы различных раздражителей.

Зелинский недавно изучил этот вопрос с помощью метода так называемой условной эмоциональной реакции на крысах [15]. На фоне пище-

вых инструментальных условных реакций, вызываемых экспериментальной обстановкой, вырабатывался оборонительный условный рефлекс на белый шум данной интенсивности, а затем вводился дифференцировочный раздражитель в виде шума другой интенсивности.

Результаты этих экспериментов представлены на фиг. 65. Можно видеть, что при прочих равных условиях дифференцировка оказывается более легкой, если абсолютная сила положительного условного сигнала выше абсолютной силы отрицательного условного сигнала. Другими словами, генерализация условного рефлекса от более слабого условного сигнала к более сильному выражена гораздо сильнее, чем генерализация от более сильного к более слабому условному сигналу.

Эти результаты очень поучительны, так как они показывают асимметрию хода дифференцировки в связи с относительной силой применяемых условных сигналов. Эта асимметрия связана с тем, что из двух дифференцируемых условных сигналов положительный связан с драйвом, вызывающим активацию, а отрицательный условный сигнал — с антидрайвом, который снижает активацию. Вследствие этого сильный раздражитель, сам по себе вызывающий более сильную активацию, лучше подходит для роли положительного условного сигнала, тогда как более слабый раздражитель, вызывающий более слабую активацию, — для роли отрицательного условного сигнала.

В других экспериментах Зелинского [15, 16] пищевые инструментальные реакции происходили на фоне белого шума определенной интенсивности, а условный рефлекс страха вырабатывали либо на ослабление, либо на усиление этого шума. После этого ставили тесты с противоположно направленными изменениями шума.

Полученные результаты весьма поучительны (фиг. 66). Во-первых, было обнаружено, что ослабление интенсивности шума оказалось значительно более слабым условным сигналом, чем усиление шума. Это подтверждает общее положение о том, что абсолютная интенсивность условного сигнала играет важную роль в определении силы условного ответа. Во-вторых, в данном случае для нас более важным оказалось, что генерализации усиления и ослабления интенсивности шума не происходит. Этот результат подтверждает концепцию дискретности on- и off-рецептивных нейронов всех анализаторов, созданную на основе электрофизиологических исследований (см. гл. II, разд. 2), и позволяет распространить эту концепцию на интерпретацию поведения. Более того, показано, что не только начало и окончание внешнего раздражения, но даже и его усиление или ослабление представлены различными принимающими нейронами. Если признать, что эти два типа изменения трактуются нервной системой как совсем различные явления, то становится ясным, что на их основе формируются различные группы гностических нейронов и, следовательно, необходимость в дифференцировке отпадает.

ЛИТЕРАТУРА

1. Konorski J., *Conditioned Reflexes and Neuron Organization*, Chap. 3, Cambridge, Cambridge University Press, 1948.
2. Hull C. L., *Principles of Behavior*, An. Introduction to Behavior Theory, New York, Appleton — Century, 1943.
3. Павлов И. П., *Лекции о работе больших полушарий*, Полн. собр. соч., Т. 4, Изд-во АН СССР, М., 1951.
4. Konorski J., Szejewska G., Chronic extinction and restoration of conditioned reflexes. I. Extinction against the excitatory background, *Acta Biol. Exp. Vars.*, 15, 155—170 (1950).
5. Konorski J., Chronic extinction and restoration of conditioned reflexes. III. Defensive motor reflexes, *Ibid.*, 16, 91—94 (1952).

6. Konorski J., Chronic extinction and restoration of conditioned reflexes. IV. The dependence of the course of extinction and restoration of conditioned reflexes on the «history» of the conditioned stimulus (The principle of the primacy of first training.), *Ibid.*, 16, 95—113 (1952).
7. Костенецкая Н. А., Образование тормозных условных рефлексов на индифферентные раздражители. Труды Физиол. лаборатории И. П. Павлова, 15, 124—137 (1949).
8. Szejewska G., Konorski J., The influence of the primary inhibitory stimulus upon the salivary effect of excitatory conditioned stimulus, *Acta Biol. Exp. Vars.*, 19, 161—174 (1959).
9. Szejewska G., The transformation of differentiated inhibitory stimuli into positive conditioned stimuli, *Acta Biol. Exp. Vars.*, 19, 151—159 (1959).
10. Jaworska K., Kowalska M., Soltysik S., Studies on the aversive classical conditioning. I. Acquisition and differentiation of motor and cardiac conditioned classical defensive reflexes in dog, *Acta Biol. Exp. Vars.*, 22 (№ 2), 23—34 (1962).
11. Jaworska K., Soltysik S., Studies on the aversive classical conditioning. 3. Cardiac responses to conditioned and unconditioned defensive aversive stimuli, *Acta Biol. Exp. Vars.*, 22 (№ 3), 193—214 (1962).
12. Chorazyna H., Some properties of conditioned inhibition, *Acta Biol. Exp. Vars.*, 22 (№ 1), 5—13 (1962).
13. Konorski J., Szejewska G., Reciprocal transformations of heterogeneous conditioned reflexes, *Acta Biol. Exp. Vars.*, 17, 141—165 (1956).
14. Ellison G. D., Differential salivary conditioning to traces, *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 57, 373—380 (1964).
15. Zielinski K., The influence of stimulus intensity on the efficacy of reinforcement in differentiation training, *Acta Biol. Exp. Vars.*, 25, 317—335 (1965).
16. Zielinski K., The direction of change versus absolute level of noise intensity as a cue in the CER situation, *Ibid.*, 25, 337—357 (1965).

ИНСТРУМЕНТАЛЬНЫЕ УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ (второго типа): ПЕРВЫЕ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ И ПЕРВОНАЧАЛЬНАЯ КОНЦЕПЦИЯ (1928—1939 гг.)

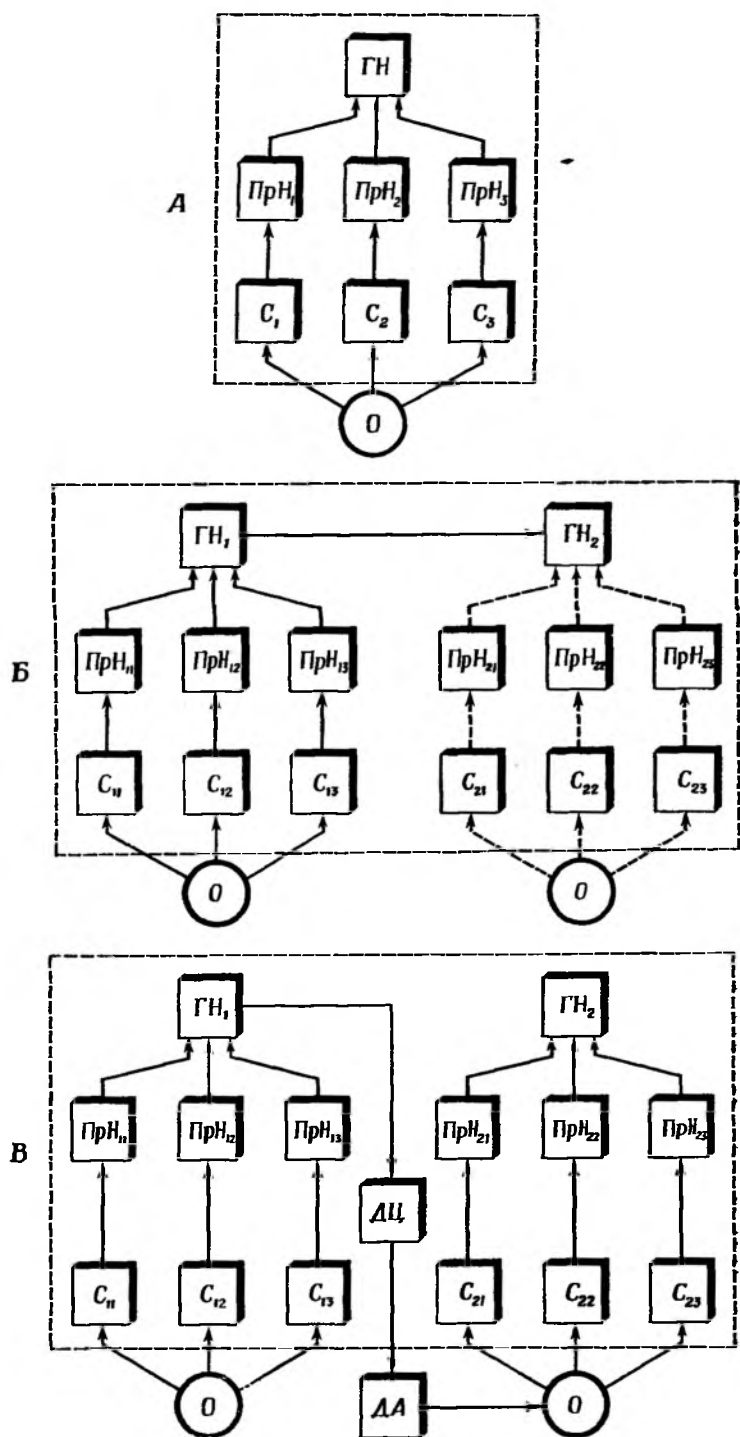
1. ВВОДНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Рассматривая в общем плане приобретенную активность животных и человека, можно прийти к выводу, что она основывается по меньшей мере на трех принципах. Первый принцип был детально обсужден в первых главах этой книги. Его можно назвать принципом интеграции сенсорного притока или принципом формирования перцептивных нейронов. Он проявляется в более примитивной форме — на низших уровнях центральных афферентных систем — и достигает высшего развития в гностических полях мозговой коры. Второй принцип, который рассматривался в гл. IV—VII,— это принцип ассоциаций или образования связей между различными группами перцептивных нейронов. Примером может служить классический условный рефлекс. Наконец, третий принцип, о котором пойдет речь в этой и последующих главах, состоит в том, что организм может обеспечивать себя новыми стимул-объектами, а следовательно, и новыми восприятиями посредством выполнения двигательного акта.

Эти три принципа представлены на фиг. 67. Из приведенных схем ясно видно, что существует большое различие между принципами II и III. При функционировании в соответствии с принципом II происходит установление связи между гностическим нейроном ГН₁, активируемым соответствующим стимул-объектом и гностическим нейроном ГН₂, который активируется именно этой связью в отсутствие стимул-объекта. В результате активация единицы ГН₂ вызывает только образ, а не восприятие этого стимул-объекта. Вместе с тем при функционировании в соответствии с принципом III активация ГН₂ производится стимул-объектом, вызванным двигательным актом (ДА), и поэтому имеет форму действительного восприятия.

Хотя между этими тремя принципами и существуют феноменологические различия, нам представляется, что их нельзя считать совершенно независимыми друг от друга. Как отмечалось ранее (гл. IV, разд. 1), можно сказать, что принцип II, по сути дела, идентичен принципу I, так как его можно представить себе как распространение принципа I на полимодальную интеграцию. Подобно этому (как показано в гл. IV, разд. 8, и далее будет подробно доказано в последующих главах) принцип III можно рассматривать как образование ассоциаций между экстраперцептивными и кинестетическими нейронами. Тем не менее удобнее рассматривать каждый из этих принципов отдельно, поскольку они представляют собой совсем различные классы явлений.

Условные рефлексы, образующиеся в соответствии с принципом III, т. е. те рефлексы, при которых стимул-объект способен вызывать данный двигательный акт, в свою очередь вызывающий или предотвращающий другой стимул-объект, относятся к новому типу условных рефлексов. Первоначально Конорски и Миллер [1] назвали их условными рефлексами второго типа; позднее Хиллгард и Маркис [2] дали им наименование инструментальных условных реакций, а Скиннер [3] назвал их оперантным поведением. Наиболее принятым в литературе считается термин *инструментальный условный рефлекс*, поэтому для отличия от классических условных рефлексов мы будем применять преимущественно его, не отказываясь и от нашего первоначального термина *условный*



Фиг. 67. Схема, иллюстрирующая три принципа пластичности функций центральной нервной системы.

А. Принцип I — интеграция сенсорного притока; Б. Принцип II — межсенсорные ассоциации (включая классические условные рефлексы); В. Принцип III — инструментальные условные рефлексы. O — стимул-объект; C_1, C_2, C_3 и т. д. — его элементы на реперитивной поверхности; $ПрН_1, ПрН_2, ПрН_3$ и т. д. — воспринимающие нейроны проекционных зон коры; $ГН_1, ГН_2$ — нейроны представительств стимул-объектов в соответствующих гностических полях коры; $ДЦ$ — двигательный центр; $ДА$ — двигательный акт.

Сплошными стрелками обозначены межнейронные связи (или причинные связи), которые в данный момент активны; пунктирными — межнейронные связи, неактивные в данный момент.

рефлекс второго типа в отличие от *условного рефлекса первого типа* (классического). Это целесообразно делать потому, что наряду с необходимостью различения условных рефлексов первого и второго типа надо также различать условные сигналы первого и второго типа, т. е. условные сигналы, вызывающие классические условные реакции и инструментальные реакции. Поскольку термин «инструментальный условный сигнал» представляется нам неудачным, так как в нем заключено внутреннее противоречие, то именно здесь может оказаться уместной наша первоначальная терминология.

Мы не будем обсуждать здесь вопрос о том, только ли двигательные акты могут стать инструментальными ответами, или же ими могут быть и вегетативные реакции. Эту проблему мы обсудим позже при рассмотрении механизма двигательных реакций (гл. XI, разд. 6). Здесь нужно только отметить, что главенствующая (или, быть может, даже исключительная) роль двигательных актов в условных рефлексах второго типа представляется понятной с биологической точки зрения. Действительно, сущность инструментальной деятельности заключается в *изменении взаимоотношений организма с внешней средой*, что происходит либо при изменении его положения в пространстве (локомоторная деятельность), либо при воздействии организма на окружающие предметы (манипуляторная деятельность). Ясно, что выполнение этих функций осуществляется двигательными актами, вегетативным же реакциям принадлежит при этом лишь вспомогательная роль.

Со времени, когда мы с Миллером начали исследование условных рефлексов второго типа, нами и нашими последователями был собран большой экспериментальный материал и предложены гипотезы для его объяснения. Одновременно работы по инструментальным условным рефлексам, или оперантному поведению, совершенно независимо и в больших масштабах проводились американскими психологами, которые также собрали большой материал и выдвинули ряд гипотез.

В отличие от американских наша работа целиком базировалась на идеях И. П. Павлова и на экспериментальных методах, принятых в его лабораториях. Когда мы поняли, что механизм условных рефлексов второго типа не может быть сведен к павловскому условному рефлексу, мы попытались, оставаясь на тех же позициях, построить модель интересующих нас явлений. Нашей целью было объяснить механизм условного рефлекса второго типа так же, как Павлов объяснил механизм классических условных рефлексов.

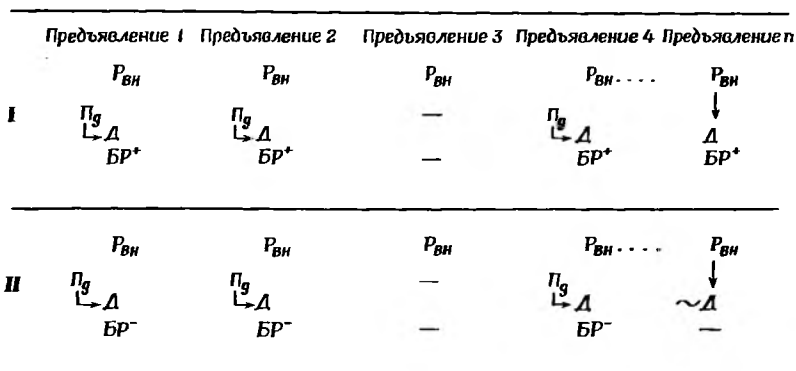
Ввиду того что вся наша дальнейшая работа по условным рефлексам второго типа основывалась на наших первоначальных экспериментальных результатах, ниже мы помещаем краткий обзор этих результатов.

2. ПЕРВЫЕ ЭКСПЕРИМЕНТЫ ПО УСЛОВНЫМ РЕФЛЕКСАМ ВТОРОГО ТИПА

Отправным пунктом нашей работы было осознание того, что механизм павловских условных рефлексов недостаточен для объяснения всех форм приобретенного поведения животных. В частности, было легко показать, что обширный и важный класс явлений, называемых в американской психологии «навыками» (*habits*), не укладывается в рамки павловских условных рефлексов. Во-первых, двигательный акт, участвующий в образовании навыка, укрепляется или подавляется в зависимости от того, является ли подкрепляющий агент привлекающим или отвергаемым; напротив, классический условный рефлекс всегда имеет одну схему независимо от характера подкрепления. Во-вторых, в то время как павловская условная реакция по определению в значительной степени сходна с безусловной реакцией на подкрепляющий раздражи-

тель, двигательные акты «навыков», как правило, сильно от них отличаются. Таким образом, перед нами стояла задача создать экспериментальную условнорефлекторную модель, которая подходила бы для изучения этого нового аспекта поведения в той же степени, как модель классических условных рефлексов подходит для изучения ассоциаций.

Проблема была решена следующим образом. Внешний раздражитель $R_{вн}$ (действующий длительно или спорадически) иногда сопровождается движением (D), вызванным любым способом, вслед за чем следует привлекающий безусловный раздражитель ($БР^+$), например пища. Однако иногда раздражитель не сопровождается движением, и тогда пища не



Фиг. 68. Схема выработки условных рефлексов второго типа на привлекающий (I) и отвергаемый (II) безусловные раздражители.

$R_{вн}$ — внешний раздражитель (длительный или эпизодический); P_g — фактор, проводящий движение D ; $\sim D$ — подавление движения; $БР^+$ и $БР^-$ — привлекающий и отвергаемый безусловные раздражители.

подается. После ряда таких смешанных сочетаний раздражитель начинает вызывать движение и животное обеспечивает себя пищей. Если же раздражитель, за которым следует движение, сопровождать отвергаемым безусловным раздражителем ($БР^-$), а раздражитель без движения не сопровождать, то после ряда сочетаний выполнение движения подавляется, и животное таким образом избегает действия отвергаемого безусловного раздражителя. Эти два эксперимента можно представить в виде следующих схем (фиг. 68).

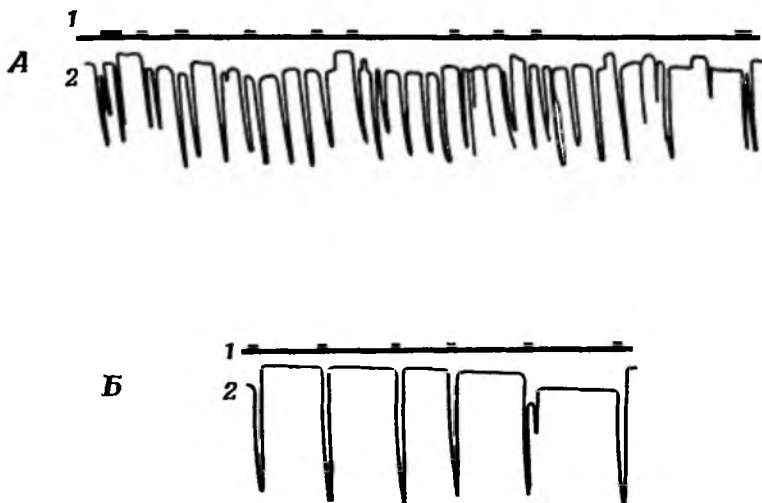
Новый условный рефлекс, который заключается в появлении движения в ответ на раздражитель в первой схеме ($R_{вн} \rightarrow D$) и в подавлении его во второй схеме ($R_{вн} \rightarrow \sim D$), и был назван нами условным рефлексом второго типа, а раздражитель, получивший такие свойства, — условным сигналом второго типа.

Далее нам было важно поставить такие эксперименты по выработке условных рефлексов, которые могли бы иллюстрировать эти схемы.

Эксперимент 1. Собака стоит в обычном павловском станке с электродами, прикрепленными к левой задней ноге. Через каждые несколько минут применяется тон, а через несколько секунд, во время его действия, дается удар электрического тока в лапу; когда животное поднимает конечность, предъявляется пища. Время от времени тон применяется без удара тока, и, поскольку животное не поднимает лапы, пища не предъявляется. После ряда сочетаний животное начинает поднимать заднюю конечность спонтанно, без удара тока. Движения, которые совершаются при наличии тона, пищей подкрепляются, а движения в интервалах — не

подкрепляются. Скоро межсигнальные движения исчезают, а реакция на тон сохраняется.

Эксперимент II. У той же собаки к левой передней лапе привязывается повязка с веревкой, которая с помощью ряда блоков протягивается к экспериментатору. Таким образом, натягивая веревку, экспериментатор может поднять лапу собаки (пассивное сгибание). Каждые



Фиг. 69. Одна из первых записей условных рефлексов второго типа.

1 — условный сигнал (лампа); 2 — запись движения левой передней конечности; А. Движение выполняется и в присутствии условного сигнала и в интервалах. Б. Движение выполняется только в ответ на условный сигнал.

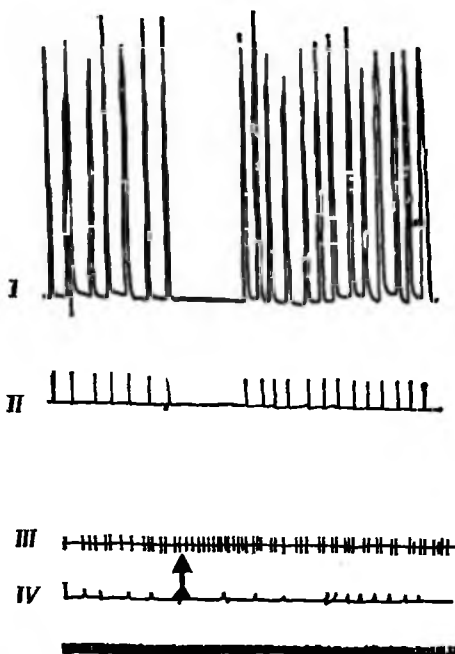
несколько минут перед собакой зажигается лампа, производится пассивное сгибание ноги и предъявляется пища. В некоторых сочетаниях зажигание лампы не сопровождается пассивным сгибанием лапы, и тогда пища не подается. Через несколько опытов животное начинает сгибать лапу активно как при зажигании лампы, так и в интервалах. Поскольку пищевое подкрепление дается только в первом случае, межсигнальные реакции исчезают, а реакция на свет закрепляется (фиг. 69).

Эксперимент III. У другой собаки, помещенной в станок, вызывали пассивное поднимание правой передней лапы таким образом, чтобы она ставила ее на дощечку, находящуюся перед ней. Каждое такое движение сопровождалось дачей пищи. После некоторого числа сочетаний собака начала совершать это движение сама и делала это с максимальной частотой, которая определялась количеством предъявляемой пищи. Во время акта еды движения никогда не производились (фиг. 70).

Эксперимент IV. Собаку, использовавшуюся в первых двух экспериментах, оставляли в пустом помещении, где она время от времени лаяла. Каждые несколько минут раздавался стук метронома, и если собака в этот момент лаяла, то из пищевого контейнера падал кусочек мяса. Вскоре она стала лаять в экспериментальной обстановке постоянно. Но, поскольку лай в интервалах между предъявлениями раздражителя пищи не подкреплялся, голосовые реакции постепенно приурочивались только к моментам стука метронома.

Как мы видим, в этих экспериментах вырабатываемые движения провоцировались различными способами. В эксперименте IV голосовые реакции вызывали каким-то неконтролируемым эмоциональным фактором (животное было оставлено одно в пустом помещении), в эксперименте I движение вызывалось рефлекторно в ответ на слабый болевой

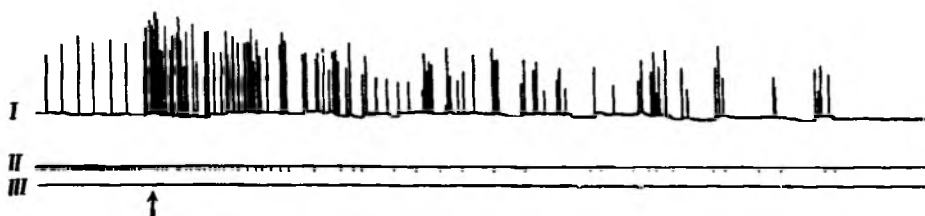
раздражитель, в экспериментах II и III источником движения было пассивное сгибание. Каким бы ни был источник движения, в каждом случае в соответствии со схемой I с помощью пищевого подкрепления оно превращалось в инструментальную реакцию. В тех случаях, когда инструментальный условный рефлекс вырабатывался на спорадический раздражитель, он проходил через стадию, когда его вызывала вся экспериментальная обстановка и только потом его появление ограничивалось моментом действия условного раздражителя.



Фиг. 70. Пищевой условный рефлекс второго типа, выработанный на экспериментальную обстановку [5].

I — движение передней конечности; II — нажатие на рычаг; III — слюноотделение; IV — стрелка обозначает увеличенную порцию пищи.

Эксперимент VI (продолжение эксперимента I) После прочной выработки условного рефлекса второго типа на тон был введен другой тон большей частоты. В самом начале из-за генерализации он вызывал ту

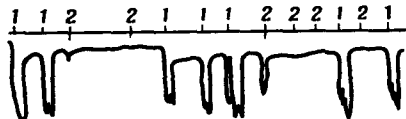


Фиг. 71. Угашение условного рефлекса второго типа на экспериментальную обстановку.

I — движение задней конечности; II — слюноотделение; III стрелка указывает начало угашения. В начале угашения движения конечности очень часты, а их амплитуда высока.

же самую реакцию поднимания левой задней лапы. Однако после повторных предъявлений этого тона без подкрепления он перестал вызывать двигательную реакцию, в то время как первоначальный тон продолжал ее вызывать (фиг. 72).

Позднее в лаборатории И. П. Павлова мы провели другую серию экспериментов, цепь которой заключалась в следующем. По Павлову, условные рефлексы второго типа вырабатываются благодаря формированию простой *ассоциации* между внешним раздражителем и движением как проприоцептивным раздражителем, а пища при этом играет некоторую облегчающую роль. Поэтому Павлов предполагал, что если бы внешний раздражитель ($P_{вн}$) и движение (D) сочетались в *каждом* предъявлении и подкреплялись пищей, то и тогда остался бы двигательный условный рефлекс. Для проверки этого предположения на двух собаках были поставлены следующие эксперименты [5].



Фиг. 72. Одна из первых записей дифференцировки условного рефлекса второго типа.
1 — подкрепляемый тон; 2 — неподкрепляемый тон.

Эксперимент VII. Собаке, у которой уже был выработан ряд классических пищевых условных рефлексов, стали давать новый раздражитель — бульканье. После 10 сек действия этого раздражителя в течение 5 сек производили пассивное сгибание правой передней лапы (с помощью веревки и системы блоков) и давалась пища.

Результаты экспериментов оказались следующими: 1) после нескольких сочетаний бульканье стало условным сигналом первого типа, о чем свидетельствовала обильная слюноотделительная реакция; 2) активные движения в большом количестве появились в межсигнальных интервалах, но, поскольку они не подкреплялись пищей, они вскоре исчезли; 3) в период, когда собака повторно поднимала правую переднюю лапу в межсигнальных промежутках, бульканье немедленно подавляло это движение. Только тогда, когда бульканье стали применять без сгибания лапы и предъявления пищи, животное начало активно выполнять движение сразу же после условного раздражителя, а затем и в его присутствии.

Эксперимент VIII. Поскольку было подозрение, что бульканье как сильный раздражитель «маскирует» пассивное сгибание, у другой собаки в качестве условного раздражителя был использован легкий шум. Результат опытов был таким же, как и с бульканьем. Легкий шум стал вызывать незначительное слюноотделение, которое усиливалось при присоединении пассивного сгибания лапы. Очень скоро в интервалах между предъявлениями появились активные движения. Однако животное не производило их во время действия шума до тех пор, пока этот раздражитель не стали иногда применять без поднятия лапы и без подкрепления.

Мы переходим теперь к описанию наших экспериментов, иллюстрирующих вторую схему условного рефлекса второго типа, где подкреплением служил отвергаемый безусловный раздражитель.

Эксперимент IX. В этом эксперименте была использована та же собака, что и в экспериментах I, II и IV. К ушной раковине прикреплялась маленькая трубочка, дававшая возможность экспериментатору подавать в ухо короткую струю воздуха. Правую заднюю лапу можно было пассивно сгибать с помощью груза, соединенного веревкой с блоком. Каждое пассивное сгибание сопровождалось вдуванием воздуха в ухо. Вначале, чтобы согнуть лапу животного, достаточно было подвесить груз весом 0,5 кг. Постепенно этот груз приходилось увеличивать. Слу-

чалось, что даже груз весом 3 кг не мог вызвать пассивного сгибания лапы. Конечность животного максимально разгибалась и оставалась все время неподвижной, как будто была прикована к полу; в то же время тремя остальными конечностями животное свободно переступало.

Эксперимент X. Этой же собаке через каждые несколько секунд подавали мясо из пищевого контейнера. Время от времени давали зуммер. Когда животное хватало пищу во время действия зуммера, ему опрыскивался рот из пульверизатора. Через несколько опытов животное научилось воздерживаться от пищи во время действия зуммера. Обычно оно отворачивалось от кормушки и оставалось в таком положении в течение некоторого времени после прекращения раздражителя.

Хотя методики последних двух экспериментов различны, их результаты точно иллюстрируют вторую схему условного рефлекса второго типа. В эксперименте IX раздражитель был длительно действующим (экспериментальная обстановка), тогда как в эксперименте X он был спорадическим (зуммер). В первом эксперименте движение первоначально вызывалось пассивным сгибанием лапы, а эффект условного сигнала второго типа состоял в подавлении этого движения посредством активного разгибания. Во втором эксперименте движение провоцировалось предъявлением пищи и заключалось в захватывании ее, а эффектом условного рефлекса второго типа было движение отворачивания от кормушки.

Эти оба эксперимента показывают, что подавление спровоцированного движения отвергаемым безусловным агентом сопровождается антагонистическим движением. Этот важный факт будет подробно рассмотрен ниже.

3. ПЕРВОНАЧАЛЬНАЯ КОНЦЕПЦИЯ МЕХАНИЗМА УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ ВТОРОГО ТИПА

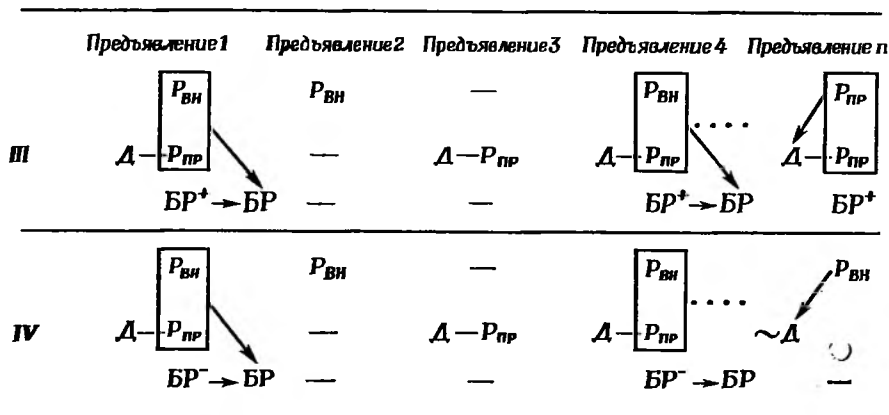
Предложенные нами две схемы условных рефлексов второго типа и первые эксперименты, их иллюстрирующие, позволили нам сформулировать теорию формирования условных рефлексов этого типа и установить их взаимосвязь с условными рефлексами первого типа [4].

Было ясно, что движение (Д), вызванное любым способом, обязательно сопровождается проприоцептивным раздражением ($R_{пр}$), сообщаящим мозгу о движении и о его характере. В результате этого при подкреплении пищей или болевым раздражением комплекса $R_{вн} + R_{пр}$ в ответ на него вырабатывается пищевой или оборонительный условный рефлекс первого типа.

По правилам образования условных рефлексов второго типа внешний раздражитель ($R_{вн}$), за которым следует движение (Д), подкрепляется, тогда как в одиночку ни раздражитель, ни движение не подкрепляются. Другими словами, если смотреть на это с точки зрения классических условных рефлексов, вырабатывается дифференцировка между комплексом $R_{вн} + R_{пр}$, который подкрепляется, и его компонентами $R_{вн}$ и $R_{пр}$, которые не подкрепляются при предъявлении их по отдельности. Вследствие этого $R_{вн}$ и $R_{пр}$, действующие в одиночку, становятся тормозными (отрицательными) условными раздражителями, тогда как составленный из них комплекс становится возбуждающим (положительным) условным раздражителем. Эксперименты некоторых сотрудников Павлова [6] показали, что в отношении экстероцептивных раздражителей такая дифференцировка осуществима.

Таким образом, наши схемы условных рефлексов второго типа можно перестроить следующим образом (фиг. 73).

В соответствии с этими схемами условный рефлекс второго типа образуется тогда, когда появление безусловного агента зависит от комплексного условного сигнала первого типа, состоящего из внешнего раздражителя и проприоцептивного раздражения, вызванного определенным движением. Если этот комплексный условный раздражитель сигнализирует появление привлекающего безусловного раздражения, то внешнее раздражение вызывает появление движения, генерирующего в свою очередь проприоцептивный раздражитель, и тем самым завершает комплексный условный сигнал. Если же этот комплекс сигнализирует об отвергаемом безусловном раздражении, то в таком случае внешний раз-



Фиг. 73. Формирование условного рефлекса второго типа под влиянием комплексного условного раздражения первого типа, сигнализирующего появления привлекающего (III) или отвергаемого (IV) безусловного раздражителя.

$R_{вн}$ — внешний раздражитель; $R_{пр}$ — проприоцептивный раздражитель, вызываемый движением (Д); $БР^+$ и $БР^-$ — привлекающий и отвергаемый безусловные раздражители; $БР$ — безусловная реакция (или условная реакция первого типа); $\sim Д$ — подавление движения. Комплексный условный сигнал первого типа взят в рамку.

дражитель тормозит движение, при котором возникает данный проприоцептивный раздражитель, и таким образом предотвращает завершение комплексного условного сигнала и предъявление $БР^-$.

Можно показать, что эти схемы превосходно объясняют факты, полученные в эксперименте.

Если движение просто вызывается в данной обстановке (как в экспериментах III и IX) и подкрепляется либо $БР^+$ (эксперимент III), либо $БР^-$ (эксперимент IX), то $R_{пр}$ от этого движения в комплексе с $R_{вн}$ от общей обстановки опыта становится условным сигналом первого типа, сигнализирующим безусловное раздражение. Если это раздражение является привлекающим, животное само вызывает $R_{пр}$ и вследствие этого получает подкрепление. Если же безусловный раздражитель является отвергаемым, то оно предотвращает возникновение $R_{пр}$ и таким образом избегает безусловного агента.

Если комплекс $R_{вн} + R_{пр}$ подкрепляется $БР^+$ (как в экспериментах VII и VIII), а $R_{вн}$ в одиночку не дается то в таком случае каждый из этих раздражителей становится сам по себе условным сигналом первого типа (в случае, если они не маскируют друг друга): раздражитель $R_{вн}$ вызывает слюноотделение, а движение, вызывающее $R_{пр}$, проявляется в экспериментальной обстановке. Однако $R_{вн}$ не вызывает движения, поскольку комплекс $R_{вн} + R_{пр}$ не отдифференцирован от его компонентов, как того требует схема III. Если же $R_{вн} + R_{пр}$ подкреплять, а $R_{вн}$ не подкреплять, то $R_{вн}$ будет вызывать движение. Но поскольку $R_{пр}$ в соответствии со схемой изолированно не давали, то животное в межсиг-

нальных интервалах активно осуществляет движение до тех пор, пока условный рефлекс первого типа на одиночное проприоцептивное раздражение не угаснет. Этим объясняется исчезновение межсигнальных движений при формировании условных рефлексов второго типа.

Наша концепция легко объясняет также и другой факт — угашение условных рефлексов второго типа, когда движение перестает подкрепляться пищей (эксперимент V). Когда заученное движение перестает подкрепляться, то животное сначала совершает его очень часто (поскольку оно не тормозится актом еды), что сопровождается обильным слюноотделением. Однако выполнение каждого движения означает предъявление проприоцептивного раздражения без подкрепления. Это обязательно ведет к угашению условного рефлекса второго типа на этот раздражитель, что в свою очередь ведет к исчезновению движений, его генерирующих. Поэтому, чем больше движений сделано без подкрепления, тем скорее они будут угашены.

Из экспериментальной практики павловской школы мы знаем, что если угашенный условный раздражитель какое-то время не предъявлять, то обнаруживается тенденция к спонтанному восстановлению данного условного рефлекса. Подобное явление наблюдалось и при угашении условных рефлексов второго типа. Если угашен условный рефлекс первого типа на проприоцептивный раздражитель, то соответствующее движение перестает появляться. Исчезновение же его на некоторое время означает непредъявление раздражения. Это ведет к спонтанному восстановлению условного рефлекса первого типа на проприоцептивный раздражитель и к обязательному появлению этого движения как видимого знака этого восстановления. Однако дальнейшее неподкрепление движений, появившихся после перерыва, ведет к их исчезновению — еще более быстрому и более длительному, чем в первый раз, поскольку угашение условных рефлексов первого типа углубляется еще больше. Конечно, подкрепление проприоцептивного раздражителя вызывает восстановление условных рефлексов второго типа.

Таким же образом можно рассматривать дифференцировку условных рефлексов второго типа на спорадический раздражитель (эксперимент VI). Неподкрепление заученного движения, вызванного дифференцировочным раздражителем, означает неподкрепление комплекса, состоящего из этого раздражителя и проприоцептивного раздражения, что ведет к угашению условного рефлекса первого типа на этот комплекс. Это, конечно, ведет к исчезновению движения в присутствии дифференцировочного раздражителя.

В заключение следует обратить внимание еще на один вывод, следующий из нашей концепции, который, как будет видно из дальнейшего, является решающим при определении вопроса о ее приемлемости. Речь идет о том, что по этой концепции самым правильным методом выработки условных рефлексов второго типа следует считать пассивное перемещение конечности. Ибо, если источником инструментального ответа служит рефлекторный акт (вызванный, например, ударом тока), то в этом случае проприоцептивное раздражение оказывается как бы побочным продуктом активно произведенного движения. В следующей главе мы увидим, что эта точка зрения абсолютно неправильна, поскольку при выработке условного рефлекса второго типа требуется получить именно активное выполнение движений, а не пассивное перемещение конечности.

Приняв пассивное движение в качестве главного источника инструментального ответа, мы отдавали себе отчет в том, что при этом методе к проприоцептивному раздражению примешивалось и раздражение кожи, вызванное давлением на ногу при ее пассивном перемещении. Следова-

тельно, пассивное сгибание порождает комплексный раздражитель, состоящий из кожного и проприоцептивного раздражителей. Если его подкреплять пищей, то может оказаться, что кожный раздражитель, оказавшись сильнее проприоцептивного, будет маскировать последний, и в результате условный рефлекс первого типа выработается только на кожный, а не на проприоцептивный раздражитель. В этом случае инструментальный условный рефлекс не выработается, поскольку животное вместо того, чтобы активно поднимать ногу, будет ожидать давления на кожу.

Ввиду этого при описании метода пассивных движений для выработки условных рефлексов второго типа мы всегда подчеркивали, что для успешной выработки необходимо предварительно угасить рефлекс на кожный компонент комплексного раздражителя. По нашему опыту, для достижения этой цели лучше всего либо поднимать конечность с умеренной силой, предоставляя собаке возможность завершить или не завершить движение, либо усиливать спонтанное движение при переступании до полного сгибания ноги. Эти движения мы называли полуактивными движениями и считали, что при выработке условных рефлексов второго типа провокация этих движений есть лучший вариант промежуточной стадии выработки.

Заканчивая обсуждение нашей первоначальной концепции условных рефлексов второго типа, можно отметить, что в согласии с ней эти рефлексы тесно связаны с условными рефлексами первого типа. В соответствии с нашими тогдашними взглядами можно сказать, что условный рефлекс второго типа имеет место всегда, когда условным сигналом первого типа является проприоцептивный раздражитель. Как таковой, он либо создается самим животным при привлекающем подкреплении, либо предотвращается им при отвергаемом подкреплении. Считалось, что в этом состоит биологическая роль условного рефлекса второго типа и условия для приспособления организма к окружающей среде. В этом отношении условные рефлексы второго типа рассматривались как модель произвольных двигательных актов, не объяснимых павловскими условными рефлексами. По нашей концепции, сущность произвольного, или целенаправленного движения заключалась именно в их проприоцептивной обратной связи (как это было бы названо теперь). Мы считали, что неспособность организма изменять свои вегетативные реакции по типу инструментальных ответов зависит от того, что у этих реакций, как правило, нет обратных связей и информация об их выполнении в мозг не поступает, вследствие чего они не могут стать условными сигналами первого типа.

4. СООТНОШЕНИЕ МЕЖДУ СЛЮНООТДЕЛИТЕЛЬНОЙ И ДВИГАТЕЛЬНОЙ РЕАКЦИЯМИ ПРИ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСАХ ВТОРОГО ТИПА

То, что наши исследования условных рефлексов второго типа были проведены по павловскому методу исследования пищевых условных рефлексов, дало нам уникальную возможность непосредственного параллельного изучения слюноотделительной реакции как условного рефлекса первого типа и двигательного акта как эффекта условного рефлекса второго типа и их взаимосвязей.

Согласно нашей концепции, изложенной в предыдущем разделе, следовало ожидать тесного параллелизма между двумя ответами. Это предполагалось на основе допущения, что выполнение инструментального акта есть знак того, что в ответ на проприоцептивный раздражитель выработался классический пищевой условный рефлекс. Такой параллелизм можно было бы ожидать при следующих обстоятельствах:

1. При подкреплении пищей пассивного сгибания лапы, как только на него появится слюноотделительная реакция (т. е. когда проприоцептивный раздражитель станет условным сигналом первого типа), животное должно активно выполнять это движение.

2. Напротив, при угашении условного рефлекса второго типа при неподкреплении одновременно с ним должно исчезнуть и слюноотделение.

3. При выработке условного рефлекса второго типа на спорадический раздражитель этот раздражитель сам по себе не должен вызывать слюноотделительной реакции, но она должна появляться сразу же после окончания движения.

4. При дифференцировке двух условных раздражителей второго типа ослабление двигательной и слюноотделительной реакции на неподкрепляемый раздражитель должно происходить одновременно.

Для проверки этих соотношений были выполнены эксперименты, которые дали следующие результаты [5].

1. *Эксперимент XI.* Повязка, наложенная на дистальную часть лапы животного, была соединена с помощью веревки и блоков с пультом экспериментатора, находившегося вне камеры. Каждые несколько минут производились подряд три пассивных сгибания этой конечности (занимавших 10 сек), после чего немедленно подавалась кормушка с мясосухарным порошком. Слюноотделение и движения правой задней лапы регистрировали. Результаты опытов представлены в табл. 2. Можно видеть, что в первые 4 дня, когда было дано 28 сочетаний, слюноотделительная реакция на пассивное сгибание была почти равна нулю и активное движение ноги не появилось. На 5-й день слюноотделительный условный рефлекс на тройное сгибание ноги стал регулярным, и в тот же день животное начало выполнять движение ногой активно. Поскольку каждое активное движение подкреплялось пищей, слюноотделение происходило непрерывным потоком, что сделало невозможным наблюдение соотношения двух реакций.

Таблица 2

Соотношение между слюноотделительной и инструментальной реакциями при образовании условного рефлекса второго типа [5]

Номер опыта	Число сочетаний (тройное пассивное сгибание+пища)	Суммарная величина условной слюноотделительной реакции во всех сочетаниях (в условных единицах)	Максимальная слюноотделительная условнорефлекторная реакция в данном опыте	Примечание
1	5	5	5	После четырех сочетаний появились активные движения
2	8	0	0	
3	8	0	0	
4	7	14	5	
5	4	33	10	

2. *Эксперимент XII.* Еще более убедительными были опыты, в которых инструментальный ответ на экспериментальную обстановку угашался вследствие неподкрепления, поскольку в этом случае условное слюноотделение не маскировалось безусловным и его можно было полностью проследить. Как показано на фиг. 71, уменьшение слюноотделительной реакции происходит почти параллельно с уменьшением двигательной реакции и обе они исчезают примерно в одно время.

3. Во многих экспериментах взаимоотношения между слюноотделительной и двигательной реакциями можно было наблюдать в течение одного сочетания. К сожалению, экспериментальный материал того времени не позволяет сделать определенных выводов относительно последовательности обеих реакций. При одних предъявлениях слюноотделительная реакция следовала сразу за двигательной реакцией, однако в других случаях она четко предшествовала выполнению заученного движения. Иногда, в особенности при угашении условных рефлексов второго типа на спорадический условный раздражитель, он вызывал только движение без слюноотделения (см. ниже).

4. *Эксперимент XIII.* Для непосредственного выяснения соотношений между слюноотделением и двигательным ответом производилась дифференцировка двух сходных раздражителей. Бульканье было условным раздражителем второго типа, вызывавшим сгибание правой передней лапы. В каждом опыте оно давалось 6—8 раз. Затем ввели бульканье с другой высотой звука, которое давалось без подкрепления дважды в день, в чередовании с положительными раздражителями. Тщательно изучалось соотношение между слюноотделительной и двигательной реакциями на положительные и отрицательные условные раздражители. Как показано на фиг. 74, и в этом случае наблюдались в общем параллельные изменения этих реакций, однако параллелизм этот не был абсолютным. При некоторых предъявлениях отрицательного раздражителя двигательный ответ не появлялся, хотя слюноотделительная реакция была налицо. В других случаях животное выполняло заученное движение, но слюноотделение отсутствовало.

Подводя итог, можно сделать вывод, что параллелизм между условным ответом второго типа (двигательным актом) и условным ответом первого типа (слюноотделением) не является таким полным, каким он должен быть в соответствии с теорией. В ряде случаев отсутствие их полного совпадения не имеет удовлетворительного объяснения. К этой проблеме мы вернемся в гл. IX.

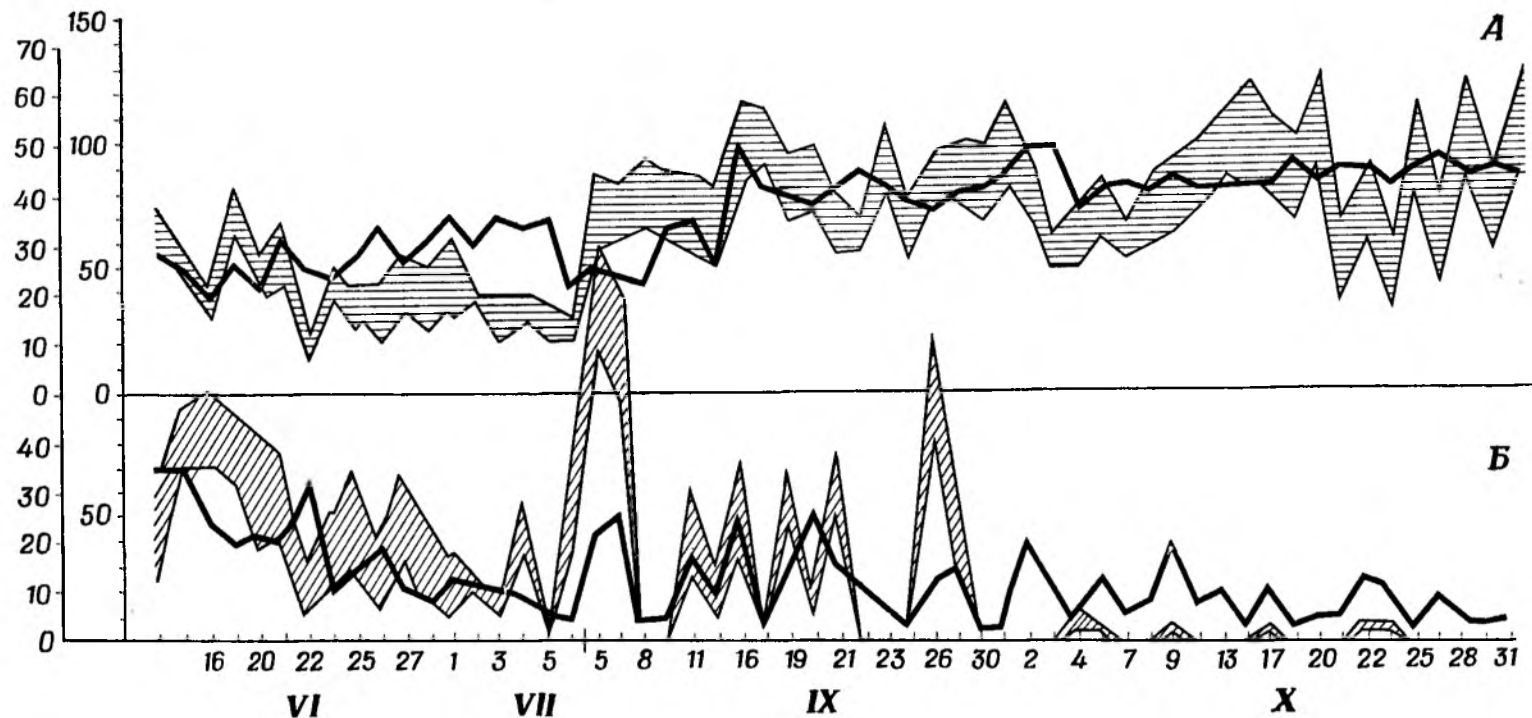
5. СООТНОШЕНИЕ МЕЖДУ УСЛОВНЫМИ РЕФЛЕКСАМИ ПЕРВОГО И ВТОРОГО ТИПОВ

Как утверждалось в предыдущем разделе, условный раздражитель второго типа не может быть полностью активным условным раздражителем первого типа, а частично должен обладать тормозными свойствами. В связи с этим возникает вопрос о влиянии положительного и отрицательного условного сигнала первого типа на условные рефлексы второго типа в том случае, когда они были выработаны уже после установления условного рефлекса первого типа. В одном варианте опыта условный рефлекс второго типа вырабатывали на экспериментальную обстановку (как в эксперименте III), в другом варианте он вырабатывался на спорадический раздражитель (как в эксперименте II).

Приведем описание этих экспериментов.

Эксперимент XIV. У собаки вырабатывался классический пищевой рефлекс на звонок и на метроном с ритмом 120 (М-120). Метроном-60, на который пища не давалась, был дифференцировочным раздражителем. Условный раздражитель всегда действовал изолированно в течение 15 сек. Звонок и М-120 вызывали обильное слюноотделение, тогда как М-60 — очень незначительное.

Затем эксперименты по классическим условным рефлексам прекращались и в той же экспериментальной обстановке животное начинали обучать поднимать заднюю лапу, подкрепляя пищей каждое движение. Когда инструментальный условный рефлекс стал регулярным и живот-

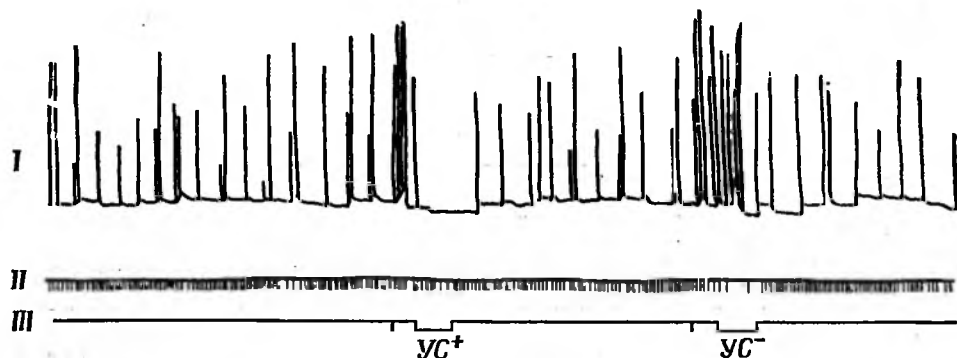


Фиг. 74. Дифференцировка условного рефлекса второго типа [5].

А. Слюноотделительная и двигательная реакции на $УС^+$. Б. Слюноотделительная и двигательная реакции на $УС^-$. На оси абсцисс нанесены даты опытов (с 5-го июля по 5-е сентября опыты не ставились); по оси ординат отложены интенсивность движения (левая шкала) и интенсивность слюноотделения в условных единицах (правая шкала). Жирная линия — слюноотделительная реакция; заштрихованная фигура — двигательная реакция; нижняя граница соответствует длительности двигательной реакции (в секундах); ширина соответствует амплитуде двигательной реакции. Каждая точка соответствует средней величине ответов за один день. Обс. реакции на $УС^-$ постепенно уменьшаются (приблизительно параллельно).

ное выполняло заученное движение сразу же после поедания очередной порции пищи, производились следующие тесты. В течение нескольких секунд пищу переставали подавать; при этом животное начинало выполнять заученное движение с максимальной частотой. Затем предъявлялся положительный (звонок или М-120) или отрицательный (М-60) условный сигнал первого типа. Каждый из них действовал 15 сек.

Было обнаружено, что в ответ на положительный условный сигнал собака сразу же прекращала совершать заученное движение, устремляла взгляд на кормушку и у нее начиналось обильное слюноотделение. Напротив, в ответ на дифференцировочный раздражитель слюноотделительная реакция резко уменьшалась, а движения конечности продолжались с максимальной частотой (фиг. 75).



Фиг. 75. Влияние положительного и отрицательного условных сигналов первого типа на условный рефлекс второго типа, выработанный на экспериментальную обстановку.

I — движение задней конечности; II — слюноотделение; III — условные сигналы. Животное поднимает конечность, и каждое его движение подкрепляется пищей. Затем в течение нескольких секунд пищи не дается, после чего дается UC^+ (звонок), 15 сек. Собака сразу же прекращает выполнять движение и ожидает пищи; обильное слюноотделение. Дается пища, UC^+ прекращается и восстанавливается условный рефлекс второго типа. Затем снова в течение нескольких секунд пищи не дается и предъявляется UC^- (М-60); движения не прекращаются, интенсивность слюноотделения понижается.

Эксперимент XV. У собаки выработали классический условный рефлекс на метроном (М-100), свет лампы и на ритмическое тактильное раздражение плеча (TP^+). Тактильное раздражение бедра подвергали дифференцировке (TP^-). Положительный условный сигнал действовал изолированно 15 сек, отрицательный сигнал — 30 сек. После этого опыты с условными рефлексами первого типа были прекращены, и началась выработка инструментального условного рефлекса, который заключался в поднимании правой передней лапы в ответ на звук бульканья. Вскоре двигательная реакция стала регулярной; ее латентный период составил несколько секунд. Сразу же после выполнения движения предъявлялась пища.

После этого в течение одного опыта предъявляли условные раздражители первого типа, как положительные, так и отрицательные (М-100, лампа, TP^+ , TP^-), в чередовании с условным сигналом второго типа. Для условных сигналов первого типа изолированное действие длилось, как и раньше, 15 сек, для условных сигналов второго типа оно было короче и зависело от латентности двигательного ответа.

Результаты опытов этого рода, в которых указаны только условные сигналы первого типа, представлены в табл. 3. Как видно из этой таблицы, в ответ на положительный условный сигнал первого типа животное никогда не производило заученного движения; оно стояло неподвижно, устремив взгляд на кормушку и обильно выделяя слюну. Напротив, в ответ на отрицательный условный сигнал первого типа оно многократно

совершало заученное движение; слюноотделительная реакция растормаживалась лишь иногда.

Мы провели много экспериментов по выработке условных рефлексов первого и второго типа в одном опыте (причем выработка условных рефлексов второго типа производилась после формирования условных

Таблица 3

Влияние положительных и отрицательных условных сигналов первого типа на условную реакцию второго типа

Номер опыта	УС первого типа	Продолжительность изолированного действия условного сигнала, сек	Интенсивность слюноотделения	Момент наступления инструментальной реакции, сек	Характер подкрепления
1	M-100 ⁺	15	60	. . .	Пища
2	M-100 ⁺	15	55	. . .	»
	M-100 ⁺	15	45	. . .	»
	M-100 ⁺	15	50	. . .	»
3	M-100 ⁺	15	45	. . .	»
	M-100 ⁺	15	50	. . .	»
	TP ⁺	15	55	. . .	»
	TP ⁻	30	5	2, 6, 10, 20, 29	Отсутствие пищи
4	TP ⁺	15	50	2-20 (6 раз)	Пища
	TP ⁻	30	40+5		Отсутствие пищи
5	TP ⁺	15	30	. . .	Пища
6	TP ⁺	15	45	. . .	»
	Лампа	15	20	. . .	»
	TP ⁻	30	15+10	7, 12	Отсутствие пищи

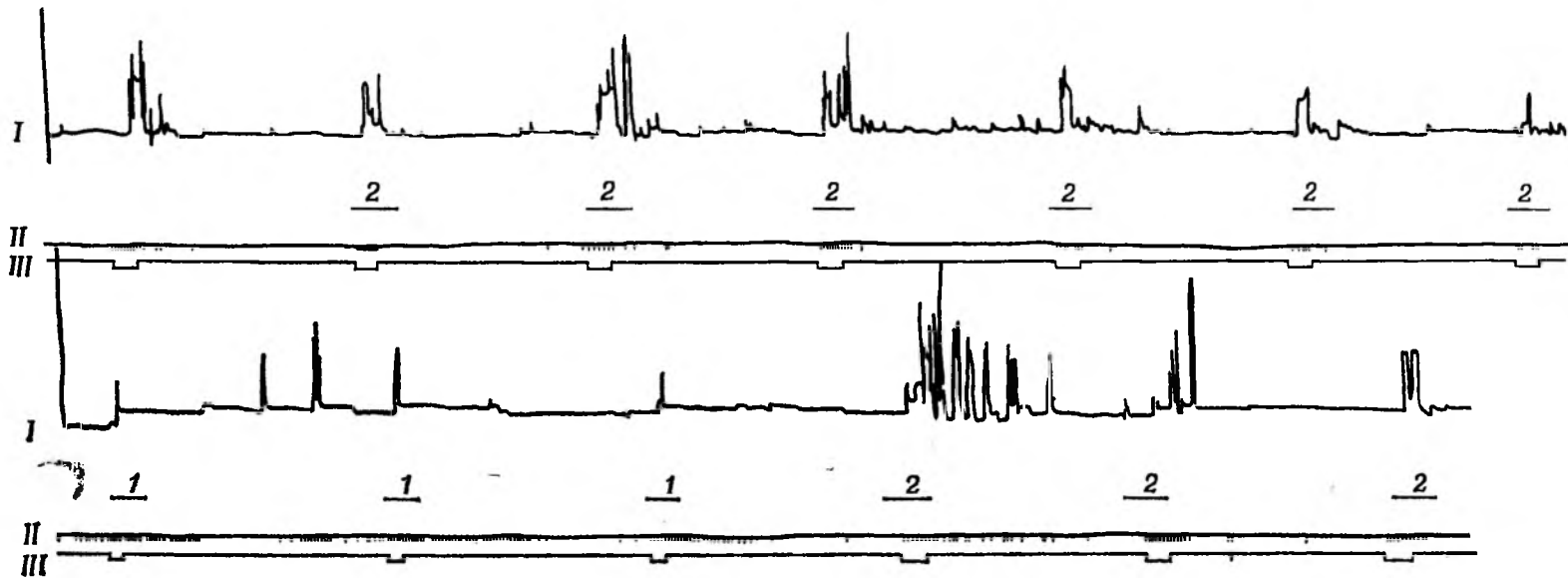
рефлексов первого типа). И во всех этих опытах установили, что в ответ на условные раздражители первого типа животное почти никогда не производило заученного движения. Это тем более примечательно, что, как мы помним, при условном сигнале второго типа пища собаке давалась сразу после движения, тогда как при условном сигнале первого типа она должна была ожидать ее в течение 15—30 сек.

Положение, однако, коренным образом меняется, если условный сигнал первого типа не подкрепить пищей. Это иллюстрируется следующим экспериментом.

Эксперимент XVI. Собаке, описанной в эксперименте XV, повторно подавали условный сигнал первого типа (M-100) без подкрепления (острое угашение). Сразу же в ответ на этот раздражитель животное начинало совершать заученное движение и делало это в течение многих последовательных предъявлений (фиг. 76).

Отмечалось также, что в начальном периоде выработки условного рефлекса второго типа у животных обнаруживалась тенденция производить заученное движение сразу же после окончания акта еды.

Подводя итог, можно заключить, что полностью активный условный сигнал первого типа не только не обнаруживает никакой тенденции вызывать условную реакцию первого типа, но и оказывает на нее тормозный эффект. В то же время неподкрепляемый условный сигнал на ранних стадиях угашения или же окончание акта еды, напротив, способны вызывать этот ответ.



Фиг. 76. Условная реакция второго типа при угашении условного рефлекса первого типа [5].

I — движение правой передней конечности; *II* — слюноотделение; *III* — условные сигналы. Начало опыта на нижней записи. Условный сигнал второго типа (*1*) предъявлялся три раза; животное совершало движение (не сильное) и получало пищу. Затем начали давать без подкрепления условный сигнал первого типа (*2*). При первом предъявлении окончание действия условного сигнала вызывало длительную интенсивную условную реакцию второго типа, сопровождавшуюся обильным слюноотделением. С повторением условного сигнала и двигательная реакция, и слюноотделение постепенно ослабевают.

Эти результаты дают, по-видимому, удовлетворительное объяснение явлению, обнаруженному в экспериментах VII и VIII. Это явление заключается в том, что простое сочетание внешнего раздражителя с движением, подкрепляемое пищей, не влечет за собой выработки инструментального условного рефлекса на этот раздражитель. Поскольку этот раздражитель регулярно подкрепляется пищей, то он становится условным сигналом первого типа и, как таковой, тормозит условный рефлекс второго типа, выработавшийся за это время на экспериментальную обстановку благодаря подкреплению пассивных движений. Вместе с тем после нескольких неподкреплений условного раздражителя он становится частично отрицательным, или, вернее, двойственным по характеру, что дает ему возможность вызвать условный рефлекс второго типа.

Возникает вопрос о механизме этой особой рефлексогенной силы частично тормозных пищевых условных сигналов в отношении условных реакций второго типа. В наших ранних исследованиях мы уделили этому вопросу много внимания. Свои соображения по этому поводу мы приведем ниже [4].

Учениками И. П. Павлова получено много данных о том, что на ранних стадиях выработки тормозные (отрицательные) условные сигналы обладают рядом особых свойств, которые исчезают по мере упрочения их тормозного характера. Во-первых, в присутствии такого условного сигнала животное не бывает спокойным и не «смирняется» с неподкреплением, как на более поздних этапах выработки тормозного рефлекса, а, наоборот, бывает активным и возбужденным. Во-вторых, условная реакция на такой раздражитель легко растормаживается экстра-раздражителями, тогда как стабилизированный тормозный условный рефлекс не растормаживается. В-третьих, как показали многочисленные наблюдения в лаборатории Павлова, положительные условные сигналы, следующие непосредственно после тормозных, вызывают повышенную условную реакцию — хорошо известное явление положительной индукции. В этом отношении особенно поучительны эксперименты Калмыкова (см. [6]).

Принимая во внимание эти факты, мы приходим к выводу, что тормозный условный сигнал на ранних стадиях формирования вызывает особое состояние, отличное от состояния при положительных условных сигналах или стабилизированном тормозном рефлексе. Положительный условный сигнал вызывает чисто пищевую реакцию, напоминающую ответ на безусловный раздражитель, а сигнал стабилизированного тормозного рефлекса вызывает тормозную реакцию, тогда как в начале выработки тормозного условного рефлекса соответствующий отрицательный сигнал вызывает конфликт между двумя реакциями, в результате чего получается совершенно новое состояние.

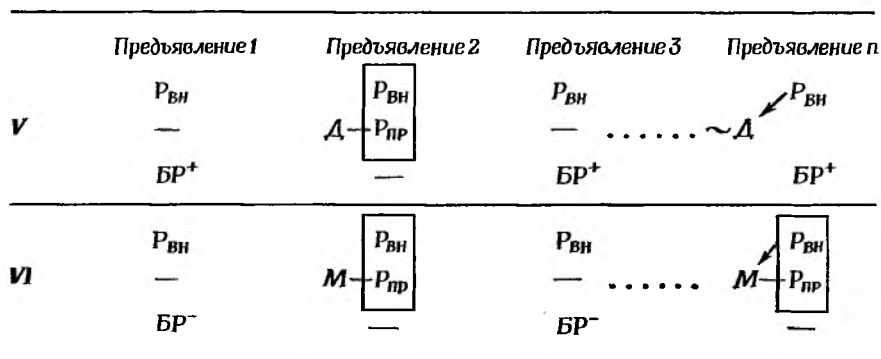
Возникло предположение, что это состояние является результатом «повышения возбудимости пищевого центра», которое теперь можно было бы назвать «усилением драйва голода». Мы предположили, что это состояние в свою очередь вызывает повышение возбудимости двигательных центров, активируя, в частности, те из них, которые особенно легко возбуждаются в данной обстановке. К таким относятся центры именно тех движений, которые участвуют в условных рефлексах второго типа.

6. ДВА ДРУГИХ ВАРИАНТА УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ ВТОРОГО ТИПА

Наше общее представление о механизмах условных рефлексов второго типа, обсуждавшееся в предыдущих разделах, привело к постановке дальнейших важных экспериментов по этим рефлексам.

Во всех наших предыдущих экспериментах (фиг. 73) подкреплялся комплекс $R_{вн} + R_{пр}$, а раздражитель $R_{вн}$, данный отдельно, не подкреплялся. Это вело в зависимости от характера безусловного раздражителя либо к возникновению, либо к подавлению движения, которое генерировало $R_{пр}$ в присутствии $R_{вн}$.

Можно, однако, провести эксперименты такого же типа, в которых, наоборот, раздражитель $R_{вн}$, применяемый отдельно, будет подкрепляться безусловным раздражителем, а этот же раздражитель, сопровождаемый движением (и, следовательно, $R_{пр}$), не будет подкрепляться. Другими словами, проприоцептивное раздражение не будет сигналом



Фиг. 77. Эксперименты по выработке условного рефлекса второго типа, при которых проприоцептивное раздражение служило сигналом привлекающего (V) и отвергаемого (VI) безусловного раздражителя.

Обозначения те же, что и на фиг. 73.

предъявления безусловного раздражителя, а, наоборот, — сигналом его отсутствия.

Легко заметить, что при такой постановке опытов проприоцептивный раздражитель ($R_{пр}$) является условным тормозом условного рефлекса первого типа, так как он сигнализирует, что в его присутствии внешний условный раздражитель ($R_{вн}$) не будет сопровождаться безусловным агентом. Единственная разница между обычным способом применения условного тормоза и способом, который употребляется в нашем случае, заключается в том, что обычно условный тормоз применяется до начала действия условного раздражителя или одновременно с ним, в то время как в описываемых здесь опытах он следует после начала этого раздражителя.

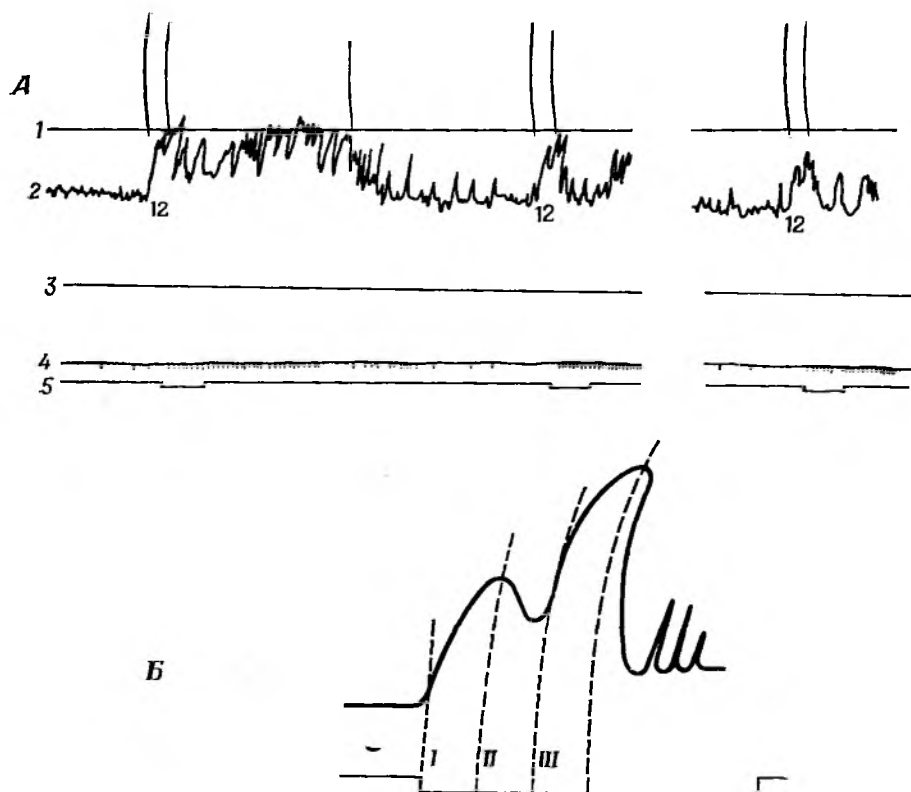
Поскольку проприоцептивное раздражение предотвращает появление безусловного раздражителя, то в соответствии с установленными нами закономерностями образования условных рефлексов второго типа следует ожидать, что в случае привлекающего безусловного раздражения животное будет подавлять движение, генерирующее это раздражение, а в случае отвергаемого безусловного раздражения будет для избегания его совершать это движение.

Схемы, иллюстрирующие эти случаи, выглядят следующим образом (фиг. 77).

Приведем типичные примеры экспериментов, поставленных в соответствии с этими схемами [5].

Эксперимент XVII. В обычной экспериментальной установке вырабатывали пищевой условный рефлекс на метроном (М-100). Изолированное действие условного раздражителя составляло 15 сек. Затем в неко-

торых сочетаниях во время работы метронома производили пассивное сгибание левой передней конечности и при этом пищи не давали. Неподкрепляемые сочетания осуществлялись следующим образом. На 5-й секунде действия метронома поднимали конечность собаки, подтягивая ее веревкой, протянутой через систему блоков; затем через 5 сек сгибание прекращали, а еще через 5 сек останавливали метроном. Веревка была соединена с динамометром, измерявшим силу сопротивления животного пассивному сгибанию конечности.



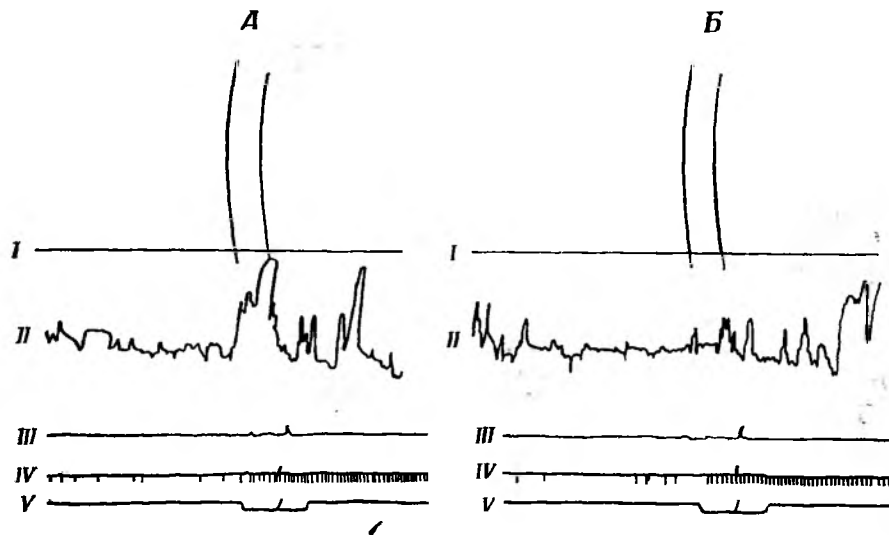
Фиг. 78. Разгибательный условный рефлекс второго типа на звук метронома (М-100) [5].

А. Типичные записи. 1 — отметка изолированного действия условного сигнала и отметка окончания акта еды; 2 — давление левой передней лапы на платформу; 3 — поднимание левой передней лапы; 4 — слюноотделение; 5 — условный сигнал (М-100). Цифры под кривой давления обозначают силу, с которой конечность подтягивалась вверх (12 ед. шкалы — 3 кг). Во время изолированного действия условного сигнала отмечается сильное давление на платформу; во время еды давление на платформу также повышается, так как при этом животное опирается на нее передними лапами. Левая передняя конечность остается неподвижной как при действии раздражителя, так и в интервалах. Б. Схема разгибательного условного рефлекса второго типа. I — активное разгибание передней лапы до натяжения веревки; II — натяжение веревки; III — прекращение натяжения; в заключение предъявляется пища.

В первых отрицательных предъявлениях пассивное сгибание ноги производилось без сопротивления, поскольку животное уже привыкло к подобного рода процедурам. Поэтому сила подтягивания не превышала 0,5 кг. Затем эту силу стали устанавливать перед каждым опытом. Если животное не давало поднять себе ногу приложением этой силы, то предъявлялась пища; если же оно уступало, пища не давалась. Силу подтягивания, вызывавшую сгибание ноги, пришлось постепенно увеличивать. В конце концов даже сила 3 кг оказывалась недостаточной. Когда животное стояло в станке, его левая передняя лапа оставалась напряжен-

ной и неподвижной, как будто ее прикрепили к станку. Если же подтягиванием веревки удавалось согнуть ногу, слюноотделение немедленно уменьшалось, свидетельствуя о том, что сгибание ноги стало сильным условным тормозом.

Для измерения силы давления на пол каждой ноги собаку ставили на пневматическую платформу с прикрепленными под ней капсулами Маррея. Это позволило зарегистрировать силу разгибания левой передней конечности (фиг. 78). Как видно из этой фигуры, при включении метронома животное начинало разгибать ногу, оказывая давление на



Фиг. 79. Отсутствие движения разгибания на условный сигнал первого типа [5].

I — продолжительность действия условного раздражителя; *II* — давление левой передней конечности на платформу; *III* — движения этой конечности; *IV* — слюноотделение; *V* — условный сигнал (отметка в середине соответствует моменту предъявления пищи). *A.* Для контроля представлено действие условного сигнала второго типа (*M-100*). *Б.* Действие условного сигнала первого типа (лампа); этот раздражитель совсем не вызывает движения разгибания.

платформу. Когда ногу старались подтянуть кверху, давление, естественно, ослабевало, затем, при прекращении пассивного сгибания, давление значительно возрастало вплоть до конца изолированного действия условного раздражителя.

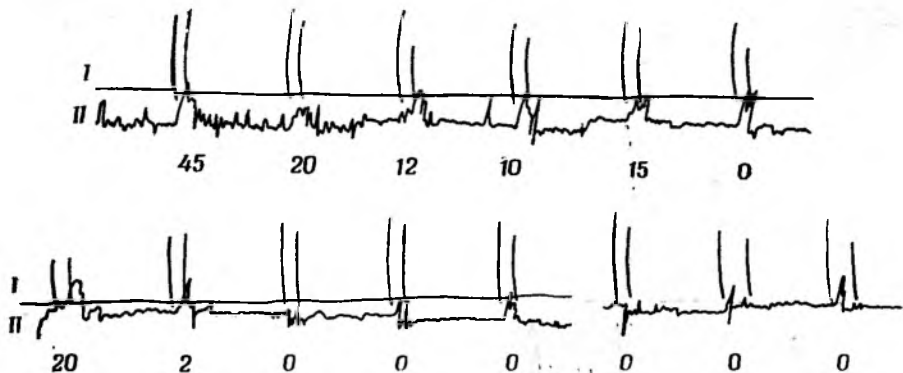
Ясно видно, что образование условных рефлексов второго типа в виде разгибания ноги на метроном хорошо соответствует общим правилам образования пищевых условных рефлексов второго типа. Метроном, за которым следовало пассивное сгибание ноги, не подкреплялся, а потому стал частичным тормозом. Когда же он сопровождался разгибанием ноги, пища предъявлялась и поэтому животное научилось в ответ на этот раздражитель активно разгибать ногу и этим обеспечивать себе предъявление пищи. Таким образом, в описанном эксперименте разгибание ноги вместе с внешним раздражителем составляли комплексный условный раздражитель первого типа, который подкреплялся пищей.

Хотя происхождение заученного движения было несколько необычным, во всех остальных отношениях этот рефлекс не отличался от описанных ранее, в которых заученным движением было сгибание ноги. Это видно из следующих экспериментов.

Эксперимент XVIII. После стабилизации условного рефлекса второго типа (метроном — разгибание конечности) были применены условные сигналы первого типа (тактильное раздражение, свет). Они вызывали

нормальную слюноотделительную реакцию, разгибание при этом отсутствовало (фиг. 79).

Эксперимент XIX. Производилось острое угашение условного рефлекса на метроном. Как видно из фиг. 80, и слюноотделительная реакция и разгибание ноги постепенно ослабевали и даже исчезали. В данном конкретном случае слюноотделительная реакция исчезла раньше, чем движение; это еще раз свидетельствует о том, что параллелизм между



Фиг. 80. Острое угашение условного рефлекса разгибания второго типа [5].

I — действие условного сигнала (М-100); II — давление левой передней конечности на платформу. Цифры обозначают величину слюноотделения в единицах шкалы. Отмечается постепенное исчезновение движения разгибания; при некоторых предъявлениях появляются движения переступания (на записи — отклонения, направленные вниз).

этим реакциями весьма относителен. После угашения реакции разгибания можно было заметить появление слабых сгибательных движений (по типу переступания). Это тем более примечательно, что, как упоминалось выше, перед этим опытом нога всегда оставалась неподвижной, в особенности при действии метронома.

Эксперимент XX. В этом опыте был введен новый раздражитель — метроном с другой частотой ударов (М-50), который пищевой не подкреплялся. И в этом случае слюноотделительная и двигательная реакции на этот раздражитель ослабевали почти параллельно, а в конце выработки дифференцировки отрицательный метроном начал вызывать реакцию сгибания.

Эксперимент XXI. У собаки, бывшей ранее в опытах, был выработан классический оборонительный условный рефлекс в ответ на звонок с подкреплением вдуванием в ухо воздушной струи. В ответ на этот безусловный раздражитель собака мотала головой и старалась укунить расположенные поблизости предметы. После нескольких сочетаний звонок также начал вызывать эту реакцию. Затем условный сигнал в сочетании с пассивным сгибанием правой передней конечности несколько раз не подкрепляли воздушной струей. Скоро животное начало активно сгибать лапу, предохраняя себя от воздушной струи. Классический условный рефлекс исчез. Межсигнальные реакции стали редкими, а вскоре и совсем исчезли.

Несмотря на то что с образованием условного рефлекса второго типа (звонок — сгибание) воздушная струя в ухо не подавалась ни разу, этот рефлекс оказался исключительно стойким и проявлялся практически всегда на протяжении нескольких недель.

Здесь интересно отметить, что у описанной выше собаки за время пребывания ее в лаборатории было выработано четыре различных условных рефлекса второго типа. В эксперименте I методом пищевого под-

крепления животное научилось в ответ на тон поднимать левую заднюю лапу. Движение вызывалось ударом тока в лапу. Затем был выработан другой пищевой условный рефлекс второго типа, состоявший в поднятии левой передней лапы в ответ на свет. Однако в этом случае движение вызывалось пассивным сгибанием конечности. После этого (эксперимент VII) животное обучали противодействовать сгибанию, поскольку оно сопровождалось вдуванием воздушной струи в ухо. И наконец, в настоящем эксперименте животное было обучено (методом пассивного сгибания) поднимать правую переднюю лапу в ответ на звонок, поскольку это движение защищало его от воздушной струи, направленной в ухо.

Эксперимент XXII. Позднее была предпринята попытка проследить за образованием условного рефлекса второго типа и его связью со слюноотделительной реакцией [5]. Для этой цели в качестве подкрепления было использовано введение в рот собаке соляной кислоты. Поскольку этот эксперимент был единственный в своем роде, мы опишем его здесь подробнее.

Во-первых, был выработан классический «кислотный» условный рефлекс на шум. Изолированное действие условного сигнала составляло 30 сек, в течение которых слюноотделение достигало величины 60—80 делений шкалы (12—16 капель). Затем в чередовании с положительными сочетаниями давалось несколько отрицательных, когда после шума, сопровождавшегося пассивным сгибанием конечности, кислоту не вводили. Сгибание осуществляли описанным выше способом, начиная его на 15-й секунде действия шума, и продолжали 5 сек.

Ход первых четырех опытов приведен в табл. 4. Можно видеть, что в первых отрицательных сочетаниях пассивное сгибание вызывало ослабление слюноотделения из-за внешнего торможения, вызванного ориентировочной реакцией на новый раздражитель. Однако, несмотря на повторное сгибание конечности, понижение слюноотделения во вторые 15 сек действия условного раздражителя продолжалось, что свидетельствовало о переходе внешнего торможения во внутреннее, т. е. об образовании тормозного (отрицательного) условного рефлекса первого типа на комплекс, состоящий из экстероцептивного и проприоцептивного раздражителей.

При последнем сочетании в третьем опыте животное в первый раз активно подняло лапу на 6-й секунде действия условного раздражителя. Собака подняла лапу очень высоко и, что интересно, начала ее лизать. Конечно, кислоту в рот не вводили.

На 4-й день собака стала поднимать лапу с самого начала и делала это при всех предъявлениях в течение действия условного сигнала. Стоит отметить, что по сравнению с первым предъявлением слюноотделение заметно уменьшилось, а затем и вовсе исчезло. Нет сомнения в том, что это быстрое исчезновение слюноотделительной реакции нельзя объяснить только угашением кислотного рефлекса. Существенным является здесь образование истинного условного торможения на комплекс, состоящий из внешнего и проприоцептивного раздражителей.

Таким образом, мы можем сделать вывод, что образование оборонительного условного рефлекса второго типа на шум связано, или по крайней мере происходит одновременно, с образованием тормозного (отрицательного) условного рефлекса первого типа на комплекс, состоящий из шума и проприоцептивного раздражения, возникающего при сгибании.

Выработанный таким способом оборонительный условный рефлекс второго типа также оказался очень стабильным и практически не нуждался в подкреплении. Так же как и у предыдущей собаки, межсигнальные движения с самого начала почти полностью отсутствовали. Услов-

Таблица 4

Образование условного рефлекса избегания второго типа

Номер опыта	Номер предъявления	Условный сигнал	Продолжительность изолированного действия условного сигнала, сек	Момент осуществления пассивного движения при действии условного сигнала, сек	Интенсивность слюноотделения за 15 сек	Момент появления активных движений, сек	Подкрепление
1	1	Шум	15	—	37	—	Кислота
	2		30	—	37 33	—	»
	3		30	—	40 43	—	»
	4		30	—	25 45	—	»
	5		30	15—20	40 25	—	—
	6		30	—	36 37	—	Кислота
2	1	Шум	30	—	25 45	—	»
	2		30	—	43 42	—	»
	3		30	15—20	36 25	—	—
	4		30	—	30 33	—	Кислота
	5		30	15—20	40 18	—	—
	6		30	—	25 25	—	Кислота
	7		30	15—22	45 35	—	—
3	1	Шум	30	...	25 42	—	Кислота
	2		30	...	38 50	—	»
	3		30	15—20	40 25	—	—
	4		30	...	30 40	—	Кислота
	5		30	15—20	45 25	—	—
	6		30	15—20	23 15	6	—
	7		15	...	20	—	—
4	1	Шум	20	...	15 20	5, 10, 15	—
	2		25	...	32 25	7, 25	—
	3		20	...	10 20	3, 6, 19	—
	4		15	...	0	2, 4, 6, 15	—
	5		15	...	1	3, 4, 7, 15	—
	6		15	...	0	7 раз	—
	7		15	...	0	2, 5, 12, 14	—
	8		15	...	0	1, 2, 6, 12, 15	—
5	1	Шум	30	...	2 30	10, 15, 22	—
	2	Бульканье	5	...	0/5	—	Кислота
	3	»	15	...	25	—	»
	4	»	15	...	45	4, 5, 10, 15	—
	5	»	15	...	28	6 раз	—
	6	Шум	15	...	16	4 раза	—
	7	»	15	...	0	1, 3, 9, 15	—

ный рефлекс первого типа в виде слюноотделения, выработанный первоначально, исчез полностью, но отдельные подкрепления условного раздражителя, дававшиеся, когда движение не производилось, немедленно восстанавливали слюноотделение на несколько последующих сочетаний.

После выработки описанных выше условных рефлексов второго типа был введен другой раздражитель — бульканье, который с самого начала стали подкреплять кислотой. При первом применении он вызвал ориентировочную реакцию без оборонительного компонента. Однако при третьем предъявлении он вызвал многочисленные движения правой пе-

редней конечности, сопровождавшиеся обильным слюноотделением (табл. 4, опыт 5).

Итак, мы видим, что, как только данный раздражитель стал условным сигналом первого типа, он сразу же без специальной выработки начал вызывать оборонительную реакцию, выработанную на другой раздражитель.

То же происходит, когда классический кислотный условный рефлекс вырабатывается на два различных раздражителя, а затем один из них превращается в условный сигнал второго типа. После этого предъявление другого раздражителя сразу же вызывает движение избегания.

Хотя переключение оборонительного условного рефлекса второго типа на другой условный сигнал, который подкрепляется тем же болевым раздражителем, происходит очень легко, действие самого безусловного раздражителя не является столь четким. В некоторых случаях применение безусловного раздражения вызывает сильный условный рефлекс второго типа, а в других — этот условный рефлекс оказывается значительно слабее, чем рефлекс на условный сигнал. У нас создалось впечатление, что сильная безусловная двигательная реакция, такая, как движение головой под влиянием воздушной струи, направленной в ухо, или чавканье при вливании кислоты, в большей или меньшей степени тормозит инструментальную реакцию. Вместе с тем отдаленное действие безусловного раздражения бывает сильно выраженным. Применение этого раздражения в начале опыта даже без условного сигнала усиливает условные реакции избегания на протяжении всего опыта.

Как видно из приведенных данных, условный раздражитель первого типа, сигнализирующий отвергаемый безусловный раздражитель, играет в отношении оборонительного условного рефлекса второго типа ту же роль, что и частично тормозный условный сигнал первого типа в отношении пищевого условного рефлекса второго типа. Роль эта заключается в повышении возбудимости двигательных центров, в результате чего активируются те центры, которые были в состоянии подпорогового возбуждения благодаря выработке инструментального рефлекса.

Наиболее интересным свойством оборонительных условных рефлексов второго типа является их полная сохранность, несмотря на то что условный сигнал, на который они выработаны, никогда не подкрепляется отвергаемым раздражением или же подкрепляется крайне редко. С биологической точки зрения это легко объяснимо. Поскольку животное научилось выполнять данное движение для защиты от вредящего агента, оно будет производить его в данной обстановке, не делая попыток «удостовериться», по-прежнему ли угрожает этот агент. Однако физиологический механизм этого явления объяснить трудно. Этот вопрос мы будем обсуждать в следующих главах, основываясь на накопленных экспериментальных фактах.

7. ПЕРЕНОС НАВЫКОВ ПРИ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСАХ ВТОРОГО ТИПА

В предыдущем разделе этой главы было показано, что условный рефлекс второго типа, однажды выработанный на какой-то раздражитель, может быть легко вызван и другими, несхожими с ним раздражителями, находящимися вне диапазона возможной генерализации. Эти раздражители должны отвечать ряду условий: при пищевых условных рефлексах второго типа они должны быть частично тормозными условными сигналами первого типа, при оборонительных рефлексах они должны быть действующими условными сигналами первого типа, подкрепляемыми теми же безусловными раздражениями, которые использовались для выработки инструментальной реакции.

Таким образом, показав, что условная реакция второго типа не «связана» с раздражителем, на который она выработана, мы подошли к более общей проблеме, касающейся закономерностей переноса или вернее, обмена инструментальными ответами между различными типами условных рефлексов второго типа как при однородном, так и при разнородном характере подкрепляющего агента. Эту проблему мы изучали очень подробно и здесь приведем главные результаты наших исследований.

А. Обмен инструментальными ответами при однородных условных рефлексах

В начале исследования условных рефлексов второго типа мы неожиданно встретились с тем, что в этой сфере легко происходит обмен инструментальными условными ответами, подкрепляемыми одним и тем же безусловным раздражителем (пищей). Ниже приведены два примера, иллюстрирующие это явление [4, 8].

Эксперимент XXIII. У собаки был выработан пищевой условный рефлекс второго типа — лай при предъявлении звука метронома (эксперимент IV). Этот условный рефлекс вырабатывался у свободно передвигающегося животного. Затем в той же комнате собаку стали помещать в станок и выработали другой пищевой условный рефлекс второго типа, состоявший в поднимании левой задней лапы на определенный тон (эксперимент I). Когда собаке, находившейся в станке, предъявили стук метронома, то вместо того, чтобы залаять, она начала высоко поднимать заднюю лапу и лаяла только после длительного действия этого раздражителя.

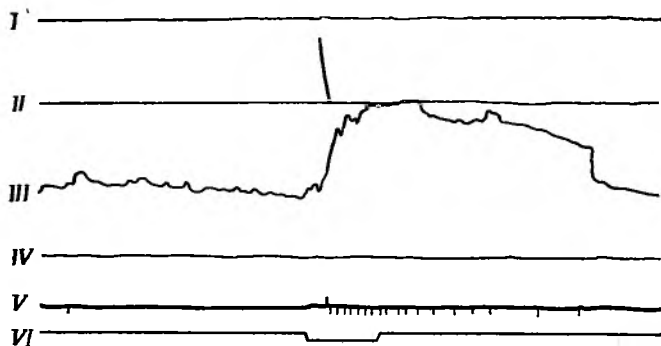
Эксперимент XXIV. У собаки вырабатывали два условных рефлекса второго типа — поднимание левой задней конечности на тон и поднимание левой передней конечности на свет (эксперименты I и II). Во время выработки каждого из этих рефлексов к соответствующей конечности привязывали повязку, соединенную с прибором, регистрирующим движения. После того как оба условных рефлекса были выработаны, обнаружилось, что когда повязку прикрепляли к левой задней конечности, животное поднимало ее в ответ и на тон, и на свет; если же повязка прикреплялась к передней лапе, то в ответ на оба раздражителя поднималась только эта конечность. Когда повязка находилась на одной из правых конечностей, условные раздражители не вызывали никаких движений. Если, однако, ее накладывали на обе левые конечности, то различения ответов не выявлялось — на каждый условный раздражитель животное последовательно производило оба заученных движения.

Эксперимент XXV. У собаки, описанной в эксперименте XV, был выработан пищевой условный рефлекс второго типа, состоявший в поднимании правой передней лапы в ответ на бульканье. Затем животное обучили разгибать левую переднюю лапу в ответ на метроном. Если бульканье применяли, когда повязка находилась на левой передней лапе, животное сразу же разгибало эту конечность, точно так же как и в ответ на метроном. Поскольку из-за того, что движение было «неправильным», пища не предъявлялась, разгибание длилось около 1 мин (фиг. 81). Следует вспомнить, что условные сигналы первого типа (тактильное раздражение и свет) этого движения не вызывали (фиг. 79).

Все эти эксперименты показывают, что обмен инструментальными ответами происходит совершенно независимо от того, похожи ли друг на друга оба движения, противоположны ли они друг другу или полностью отличны одно от другого. Данный условный сигнал второго типа может вызвать любой из гомогенных условных рефлексов второго типа,

и, наоборот, данный инструментальный ответ можно вызвать любым условным сигналом второго типа, подкрепляемым тем же безусловным агентом.

Естественно возникает вопрос, можно ли обучить животное в тех же самых условиях выполнять два различных движения на два различных раздражителя при одном и том же подкреплении. По данным наших



Фиг. 81. Перенос реакции разгибания ноги на другой условный сигнал второго типа, вызывавший ранее поднимание правой передней конечности [5].

I — поднимание правой передней лапы, II — отметка начала условного сигнала; III — разгибание левой передней конечности; IV — поднимание левой передней конечности; V — слюноотделение; VI — действие условного сигнала (без подкрепления). Отмечается сильное и длительное разгибание левой передней конечности вместо поднимания правой.

более поздних исследований, которые будут описаны в одной из следующих глав, нам представляется, что степень трудности этой задачи в значительной мере зависит от характера условных сигналов, используемых для такого дискриминативного обучения.

Б. Обмен инструментальными ответами при разнородных условных рефлексах

Этому вопросу посвящена специальная статья [9]. Здесь же мы кратко приведем основные результаты.

Мы касались главным образом соотношения между пищевыми и оборонительными условными рефлексами. Обычно мы вырабатывали пищевой условный рефлекс второго типа, состоявший в поднимании одной из конечностей («пищевое» движение) в ответ на один из раздражителей («пищевой»), и оборонительный условный рефлекс второго типа, заключавшийся в поднимании другой конечности («оборонительное» движение) в ответ на другой раздражитель («оборонительный»). Отвергаемым безусловным агентом для оборонительного условного рефлекса было либо вдвухание струи воздуха в ухо, либо введение кислоты в рот. На обеих лапах фиксировали повязки, связанные с регистрирующим прибором.

Результаты этих опытов были отличны от тех, в которых употреблялись однородные условные рефлексы. Обе инструментальные реакции оказались независимыми друг от друга, и в этом случае обмен не происходил. Такой обмен можно было спровоцировать лишь специальными методами, которые были тщательно изучены.

1. Если после серии опытов, в которой вызывались только пищевые условные рефлексы, давался оборонительный раздражитель, то в ответ на него животное сначала производило «пищевое» движение и только после этого переключалось (в том же предьявлении) на правильное, оборонительное движение (табл. 5, протокол I). Аналогичным образом,

если пищевой раздражитель давали после серии чисто оборонительных опытов, то он сначала вызывал оборонительное движение и только затем немедленно вслед за ним появлялись пищевые движения. Можно сделать общий вывод о том, что одним из факторов, определяющих характер движения на данный раздражитель, является безусловнорефлекторный фон, на котором этот раздражитель предъявляется.

Если преобладает «пищевой» фон, то первое движение на оборонительный раздражитель будет «пищевым» и, наоборот, на оборонительном фоне первое движение на пищевой раздражитель будет оборонительным. Однако эти «ошибочные» ответы отнюдь не являются правилом, и у нас была собака, у которой такие ответы ни разу не появились, как мы ни старались их спровоцировать (табл. 5, протокол II).

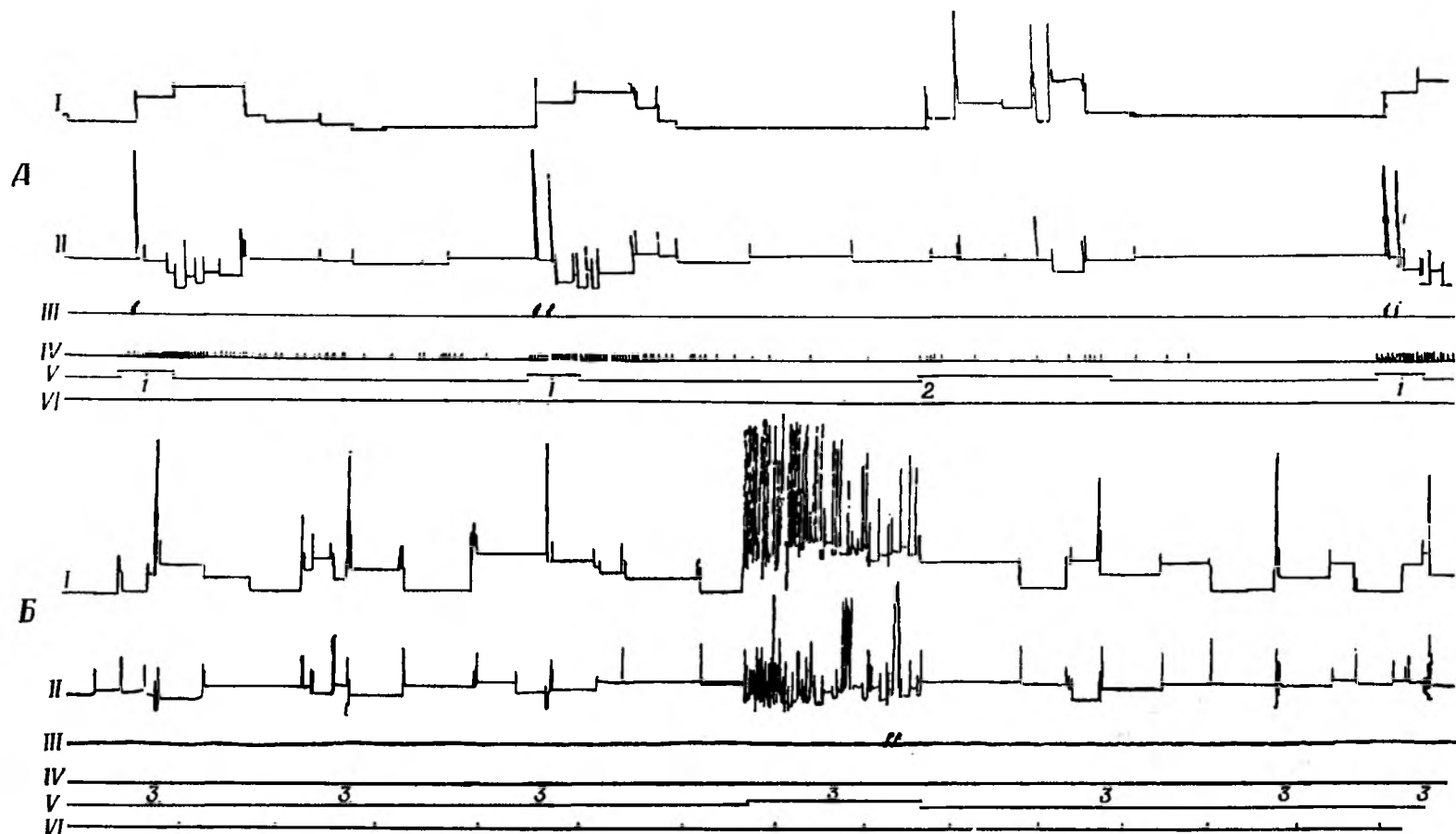
Таблица 5

Обмен при гетерогенных условных рефлексах второго типа

Время с момента начала опыта, мин	Условный сигнал	Характер условного сигнала	Продолжительность изолированного действия условного сигнала, сек	Интенсивность условнорефлекторного сиюномоментного отделения	Пищевое движение	Оборонительное движение	Характер подкрепления
Протокол I							
1	Лампа	Пищевой, тип I	15	16	—	—	Пища
5	Метроном	То же	15	35	—	—	»
10	Бульканье	Тип II	2	0	1 сек	—	»
14	Звонок	Оборонительный, тип II	13	8	3 сек	7, 10, 13 сек	»
18	Прикосновение	Пищевой, тип I	15	33	—	—	»
22	Метроном	То же	15	25	1 сек	—	»
26	Лампа	» »	15	26	—	—	»
Протокол II							
2	Метроном	Пищевой, тип I	15	13	1 раз	—	»
6	Звонок	» » II	15	34	4 раза	—	»
10	Прикосновение	» » I	15	26	—	—	»
14 ¹ / ₂	Звонок	» » II	15	31	6 раз	—	»
18	Тон	Оборонительный, тип II	5	5	—	2 раза	—
20	»	То же	7	0	—	3 раза	—
22 ¹ / ₂	»	» »	3	0	—	1 раз	—
24 ¹ / ₂	Звонок	Пищевой, тип II	15	24	5 раз	—	Пища

2. Обмен пищевыми и оборонительными инструментальными ответами можно наблюдать в особых случаях у сильно возбужденного животного. Если при глубоком остром угашении пищевого условного рефлекса второго типа пищевое движение исчезло, а животное все еще оставалось беспокойным, то у него иногда появлялись оборонительные движения. Аналогичным образом при значительном увеличении продолжительности действия оборонительного раздражителя оборонительное движение постепенно ослабевало и животное начинало совершать пищевые движения (фиг. 82). Эти факты мы обсудим в следующей главе.

На основе всего экспериментального материала по явлениям обмена при условных рефлексах второго типа мы пришли к следующим выводам. Существуют «детерминирующие» раздражители, которые не вызывают никаких заученных движений, но которые *предрасполагают* живот-



Фиг. 82. Обмен инструментальными ответами при гетерогенных условных рефлексах второго типа.

I — движение правой задней конечности (рефлекс избегания второго типа); II — движение правой передней конечности; III — нажатие на рычаг (пищевой рефлекс второго типа); IV — слюноотделение; V — условные сигналы: 1 — звонок (пищевой УС⁺ второго типа); 2 — метроном (стабилизированный пищевой УС⁻); 3 — тон (условный сигнал второго типа рефлекса избегания на воздушную струю, направленную в ухо); отметка в середине действия положительного условного сигнала означает предъявление пищи; VI — время, мин. А. Звонок вызывает слюноотделительную реакцию и пищевую-условную реакцию второго типа. Увеличение продолжительности действия метронома до 120 сек вызывает движение задней конечности (избегание). Б. Тон обычно вызывает движение задней конечности, однако, когда его действие продлевается до 120 сек, собака производит движение передней конечностью с нажатием на рычаг. (Небольшие отклонения записи движений связаны с переступанием животного и изменением позы.)

ное к выполнению определенного движения, и «запускающие» раздражители, которые вызывают любые заученные движения. Детерминирующими раздражителями бывают обычно длительно действующие раздражители, такие, как обстановка самого эксперимента или же повязка, фиксированная к конечности. Пищевой или оборонительный фон, на котором даются условные и безусловные раздражители, также рассматривается нами как детерминирующий раздражитель. Вызывающими раздражителями бывают обычно спорадические раздражители, обладающие рефлексогенной силой в отношении условных рефлексов второго типа. Сюда относятся все собственно условные сигналы второго типа, а также частично тормозные условные сигналы первого типа, как пищевые, так и оборонительные. Граница между детерминирующими и вызывающими раздражителями не является абсолютно четкой, поскольку длительный детерминирующий раздражитель может быть в то же время и запускающим (как в случае условных рефлексов второго типа на экспериментальную обстановку), и, наоборот, спорадический раздражитель может не только вызывать движение, но также и определять, какое именно движение будет вызвано.

8. ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ВЫВОДЫ

В этой главе были представлены экспериментальные данные, касающиеся условных рефлексов второго типа, которые мы с Миллером получили в тридцатых годах. Условными рефлексами второго типа мы называли такие рефлексy, при которых в ответ на данный раздражитель производится движение, выполняя которое животное либо обеспечивает себя привлекающим безусловным раздражением, таким, как пища ($БР^+$), либо избегает отвергаемого раздражения, такого, как введение в рот кислоты или вдувание воздушной струи в ухо ($БР^-$).

Мы выделили следующие четыре различных варианта условных рефлексов второго типа:

1. Если внешний раздражитель ($P_{вн}$), сопровождающийся движением ($Д$), подкрепляется положительным безусловным раздражением ($БР^+$), а раздражитель, применяемый в одиночку, не подкрепляется, то животное обучается в присутствии внешнего раздражителя выполнять это движение ($P_{вн} \rightarrow Д$).

2. Если внешний раздражитель, сопровождаемый движением, подкрепляется отрицательным безусловным раздражением ($БР^-$), а раздражитель, применяемый отдельно, не подкрепляется, то животное обучается сопротивляться попыткам вызвать это движение, выполняя движение, антагонистичное данному ($P_{вн} \rightarrow \sim Д$).

3. Если внешний раздражитель подкрепляется положительным безусловным раздражением ($БР^+$), а он же в сопровождении движения не подкрепляется, то животное обучается сопротивляться провокации этого движения, выполняя движение, антагонистичное ему ($P_{вн} \rightarrow \sim Д$).

4. Если один внешний раздражитель подкрепляется отрицательным безусловным раздражением ($БР^-$), а он же в сопровождении движения не подкрепляется, то животное обучается в присутствии этого раздражения выполнять данное движение ($P_{вн} \rightarrow Д$).

В соответствии с нашими первоначальными представлениями движение, участвующее в условных рефлексax второго типа, можно вызвать рядом способов: его можно вызвать рефлекторно, как результат двигательного безусловного рефлекса, оно может быть «спонтанным», т. е. вызываться каким-то неконтролируемым агентом, или же оно может производиться при пассивном перемещении конечности или тела. Во всех этих случаях процесс формирования условного рефлекса второго типа, по-видимому, одинаков.

Поскольку условные рефлексы второго типа различаются в зависимости от характера подкрепляющего агента — привлекающего или отвергаемого, эти два класса рефлексов были рассмотрены отдельно.

Условные рефлексы второго типа, основанные на подкрепляющем раздражителе привлекающего характера. Для их изучения в соответствии со схемами, представленным в пп. 1 и 3, применялось пищевое подкрепление. Хотя в первом варианте заученное движение оказывается тем же, что и движение, вызванное экспериментатором, а в третьем варианте оно противоположно ему, тем не менее свойства выработанных условных рефлексов второго типа совпадают.

Выработанный пищевой условный рефлекс второго типа полностью зависит от пищевого подкрепления. Если его не подкреплять, он угасает. Если его подкреплять только в присутствии одного раздражителя и не подкреплять при другом, возникает дифференцировка.

Изучая соотношения между слюноотделительной (первый тип) и двигательной (второй тип) реакциями при угашении и при дифференцировке, можно заметить, что эти реакции либо изменяются приблизительно параллельно, т. е. слюноотделительная и двигательная реакции на условный раздражитель исчезают более или менее одновременно, либо в их ходе обнаруживаются значительные расхождения.

После того как условный рефлекс второго типа на данный раздражитель сформировался, его могут вызвать и другие раздражители, ранее не сочетавшиеся с данным движением. Такими раздражителями могут быть: 1) тормозные (отрицательные) не стабилизированные условные сигналы первого типа; 2) другие пищевые условные сигналы второго типа, в ответ на которые вырабатывались другие двигательные акты. Напротив, положительные условные раздражители первого типа и сам безусловный раздражитель (пища во рту) не только не вызывают условной реакции второго типа, но имеют тенденцию ее подавлять.

При пищевых условных рефлексах второго типа, выработанных на разные раздражители, возможен обмен, при условии что каждый из них дается в присутствии какого-то другого длительно действующего облегчающего раздражителя. Таким облегчающим раздражителем оказывается экспериментальная обстановка или повязка, прикрепленная к конечности, участвующей в данном двигательном акте. Это так называемые «детерминирующие» раздражители, поскольку они определяют, какой именно из нескольких условных рефлексов второго типа будет в данный момент вызван. Эпизодический раздражитель можно назвать «запускающим».

Условные рефлексы второго типа, основанные на раздражителе отвергаемого характера. Для выработки этих рефлексов используется воздушная струя, направленная в ухо, или введение кислоты в рот. Их можно выработать по схемам, представленным в пп. 2 и 4. При втором варианте заученное движение антагонистично провоцировавшемуся, а при четвертом варианте — это одно и то же движение. Однако общие свойства рефлексов, выработанных обоими методами, одинаковы.

Оборонительные условные рефлексы второго типа не сопровождаются безусловным отвергаемым агентом. Последний имеется лишь тогда, когда условная реакция второго типа не выполняется. Поскольку при прочно сформированном условном рефлексе второго типа двигательный ответ является стабильным и появляется на каждое предъявление условного сигнала, такой рефлекс оказывается практически неугасимым (или же его невозможно отдифференцировать), если только не принять для этого специальные меры. В этом отношении оборонительные условные рефлексы второго типа отличаются и от пищевых условных рефлек-

сов второго типа и от всех пищевых и оборонительных условных рефлексов первого типа.

Если в ответ на определенный раздражитель выработан оборонительный условный рефлекс второго типа, то условную реакцию можно вызывать и другими раздражителями, которые ранее с ним не сочетались. Условный раздражитель первого типа, который подкреплялся тем же безусловным отвергаемым агентом, что и выработанный затем условный рефлекс второго типа, будет непременно вызывать условную реакцию второго типа. Сам безусловный сигнал в этом отношении не столь надежен. Еще менее надежными (но все же эффективными) являются условные сигналы первого типа на иные отвергаемые безусловные агенты или сами иные безусловные раздражения (см. гл. X).

Относительно механизма условных рефлексов второго типа была предложена следующая концепция.

Предполагается, что в основе образования условного рефлекса второго типа лежит образование условного рефлекса первого типа на проприоцептивный раздражитель, вызванный спровоцированным движением. Всякий раз, когда проприоцептивный раздражитель в комплексе с внешним раздражителем сигнализируют пищу, этот последний начинает вызывать данное движение. То же самое происходит, когда проприоцептивный раздражитель является условным тормозом в отношении условного сигнала первого типа, сигнализирующего отвергаемый агент. И наоборот, когда проприоцептивное раздражение является компонентом комплексного раздражителя первого типа, сигнализирующего отвергаемый агент, или условным тормозом в отношении условного сигнала первого типа, сигнализирующего пищу, в этих случаях внешний раздражитель начинает вызывать движение, антагонистичное тому, которое генерирует проприоцептивный раздражитель.

Следует подчеркнуть, что изложенная концепция может удовлетворительно объяснять только «операциональные» правила образования и появления условных рефлексов второго типа, но она не решает вопроса, почему при описанных условиях образуется рефлекс. В наших ранних работах предпринимались попытки решения этого вопроса, но они оказались безуспешными. Представляется, однако, что в настоящее время на основе современных знаний о функции мозга можно правильно решить вопрос о механизме условных рефлексов второго типа, по крайней мере в некоторых его аспектах. Следующие главы этой книги как раз и будут этому посвящены.

ЛИТЕРАТУРА

1. Miller S., Konorski J., Sur une forme particulière des réflexes conditionnels. C. R. Séanc. Soc. Biol., 99, 1155—1158 (1928).
2. Hilgard E. R., Marquis D. G., Conditioning and Learning, New York, Appleton-Century-Crofts, 1940.
3. Skinner B. F., The Behavior of Organisms, New York, Appleton-Century, 1938.
4. Konorski J., Miller S., Podstawy fizjologicznej teorii ruchów nabytych: Ruchowe odruchy warunkowe. (Les principes fondamentaux de la théorie physiologique des mouvements acquis, Les réflexes conditionnels moteurs.) Warsaw-Lvov, Książnica Atlas TNSW. French summary.
5. Конорский Ю., Миллер С., Условные рефлексы двигательного анализатора, Труды Физиол. лаборатории И. П. Павлова, 6 (№ 1) 119—278 (1936).
6. Павлов И. П., Лекции о работе больших полушарий, Полн. собр. соч., Т. 4, гл. 8, Изд-во АН СССР, М., 1951.
7. Konorski J., Conditioned Reflexes and Neuron Organization, Cambridge, Cambridge University Press, 1948.
8. Miller S., Konorski J., Le phénomène de la généralisation motrice. C. R. Séanc. Soc. Biol., 99, 1158 (1928).
9. Konorski J., O zmienności ruchowych reakcji warunkowych. Zasady, przełączania korowego. (Sur la variabilité des réactions conditionnelles motrices.) Przegl. Fizjol. Ruchu, 9, 1—51 (1939). French summary.

УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ ВТОРОГО ТИПА И ДРАЙВ

1. ВВОДНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Как видно из данных, приведенных в предыдущей главе, наша концепция об условных рефлексах второго типа, основанная на ранних экспериментах, выполненных Миллером и мной в тридцатых годах, состояла из двух независимых, но взаимно дополнявших друг друга предположений. Согласно одному из них, в основе образования и существования условного рефлекса второго типа лежит проприоцептивное раздражение, генерируемое спровоцированным движением, которое играет роль либо положительного, либо отрицательного условного сигнала первого типа по отношению к тому безусловному агенту, который был использован для данного условного рефлекса второго типа. В соответствии со вторым предположением допускалось существование определенных категорий условных сигналов первого типа, рефлексогенных в отношении условных реакций второго типа; таковыми были частично тормозные пищевые условные сигналы и полностью действующие обонятельные условные сигналы.

Как можно видеть, обе эти гипотезы неудовлетворительно объясняли механизм образования условных рефлексов второго типа. Первая из них была до известной степени телеологичной. Она давала точные правила, определяющие, будет ли данный экстероцептивный раздражитель вызывать данную инструментальную реакцию, но она не сумела объяснить, почему эти правила действуют. Вторая же гипотеза была попыткой дать ответ на этот вопрос, но она была слишком неопределенной и неясной для выполнения этой роли.

Оглядываясь назад, мы теперь можем честно признать, что эта проблема была в то время просто неразрешимой ввиду отсутствия некоторых весьма важных сведений о физиологических механизмах безусловных рефлексов. Надо, однако, думать, что с того времени положение вещей коренным образом изменилось и теперь мы в состоянии дать удовлетворительное объяснение рефлексогенной способности некоторых условных сигналов первого типа в отношении инструментальных реакций.

Следует напомнить, что в то время, когда Павлов предложил свою концепцию безусловных рефлексов как формы врожденной высшей нервной деятельности, обеспечивающей поддержание жизни индивидуума и вида, ничего не было известно о функциональной роли гипоталамуса и лимбического мозга. Наблюдения над декортицированными животными позволили Павлову отнести эту форму деятельности к «подкорковым центрам» без уточнения участвующих в ней структур. Его анализ «пищевого центра», в то время весьма гипотетического, на основе аналогии с дыхательным центром был в высшей степени глубоким и остроумным [1].

На основании экспериментальных данных по выработке условных рефлексов Павлов с самого начала различал два аспекта деятельности пищевой системы: один — связанный с чувством голода, а другой — с актом еды. Он представлял себе, что уровень голода зависит главным образом от гуморальных факторов — наличия или отсутствия в крови каких-то веществ, подобно тому как дыхание регулируется содержанием в крови двуокиси углерода. Не зная о существовании особых анатомических систем, выполняющих эту функцию, он приписывал различную

интенсивность голода различным уровням возбудимости единого пищевого центра. Эта концепция могла быть легко распространена и на оборонительные условные рефлексы: состояние страха можно было рассматривать как усиление возбудимости подкорковых центров, контролирующих соответствующие рефлексы.

Революцию в представлениях об организации безусловнорефлекторных центров произвели Гесс, Папез, Ананд и Бробек, а также многие другие авторы, которые в основном выяснили функциональную роль гипоталамуса и лимбической системы [2]. В нескольких словах эта революция состояла в следующем: было установлено, что все состояния, определяемые как драйв — голод, жажда, страх и т. п., — имеют собственные специфические центры в гипоталамусе и лимбической системе, будучи практически независимыми от «исполнительных» безусловных рефлексов с их собственными центрами, локализованными совсем в других отделах мозга.

Эта проблема подробно обсуждалась в гл. I. Из данных, приведенных в гл. VI, можно убедиться, как сильно повлияла эта революция на наше понимание классических, павловских условных рефлексов. Там было показано, что каждый классический условный рефлекс состоит из двух рефлекторных дуг: одной — идущей от гностических нейронов, воспринимающих условный раздражитель, к нейронам, воспринимающим безусловный агент, и другой — идущей от нейронов условного раздражителя к соответствующим нейронам лимбической системы. Соответственно первый условный рефлекс был назван исполнительным рефлексом, а второй — драйв-рефлексом или эмоциональным условным рефлексом. Было показано, что хотя во многих случаях оба эти условных рефлекса вызываются одним и тем же раздражителем, это не всегда бывает так: кратковременные раздражители, непосредственно предшествующие безусловному агенту, обычно становятся сигналами условного исполнительного рефлекса, тогда как длительно действующие раздражители чаще становятся сигналами условных драйв-рефлексов.

Вторая, не менее важная революция, которая произошла примерно в это же время, связана с именем Мэгуна и его сотрудников; речь идет об открытии неспецифической активирующей системы [5]. Особый интерес представляет открытие Моруцци и Мэгуна [6], описавших *восходящую* активирующую систему. Это открытие явилось прямым нейрофизиологическим доказательством активации обширных отделов центральной нервной системы, и в частности коры. Таким образом, общая активация двигательных центров, которой мы придаем столь важное значение при анализе своих экспериментов по условным рефлексам второго типа, получила естественное обоснование.

В этой главе мы рассмотрим, какое влияние имели эти новые идеи на наше понимание механизма и структуры условных рефлексов второго типа.

2. РОЛЬ ДРАЙВА И АКТИВАЦИИ В ОБРАЗОВАНИИ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ ВТОРОГО ТИПА

1. Когда было выяснено, что состояние, которое мы описывали как «повышение возбудимости безусловнорефлекторного центра», на самом деле представляет собой возбуждение определенных структур промежуточного мозга, то сразу стало очевидным решение проблемы, которая озадачивала нас так долго. Как утверждалось в гл. I, одним из главных эффектов возбуждения драйв-центров является активация как афферентных систем, так и центральной двигательной системы поведения.

Именно поэтому, находясь в состоянии драйва, животное проявляет двигательное возбуждение и даже беспокойство. Если возбуждение какого-то драйв-центра совпадает с возбуждением двигательного центра, контролирующего выполнение *данного* движения, создаются условия для формирования между ними ассоциации. Здесь нужно напомнить, что в соответствии с нашими предыдущими рассуждениями (гл. IV) мы предположили, что в такой ассоциации участвует афферентная, а не эфферентная часть двигательного акта, а именно кинестетические нейроны, определяющие паттерн данного движения.

Проанализируем более детально весь процесс образования условного рефлекса второго типа.

Предположим, что голодную собаку помещают в определенную обстановку, в которой ее кормят. Как показано в гл. VI, в этой ситуации немедленно устанавливается условный рефлекс голода, относящийся к рефлексам первого типа. Благодаря этому животное, вновь помещенное в ту же обстановку, проявляет признаки голода, и в частности двигательное беспокойство.

Предположим теперь, что на таком фоне животное выполняет — «спонтанно» или в ответ на раздражитель — серию движений D_1 , D_2 , D_3 и т. д. и что только после движения D_n следует предъявление пищи. Поскольку центральная двигательная система поведения находится в состоянии активации, может возникнуть ассоциация между любым из таких движений и драйвом голода. Однако все те движения, которые не ведут к утолению голода и поэтому не подавляют активацию двигательной системы, подвергаются ретроактивному торможению, вызванному последующими движениями. Картина оказывается, однако, совсем другой в отношении движения, непосредственно предшествующего предъявлению пищи. Как объяснялось в гл. I и VI, попадание пищи в рот немедленно вызывает антидрайв голода, подавляющий драйв голода. Поэтому только вслед за этим последним движением наступает расслабление. Если данное движение повторно сопровождается пищей, а другие движения не сопровождаются, то между центром голода и центральным представительством этого движения формируются связи; в результате голодное животное будет выполнять именно это движение.

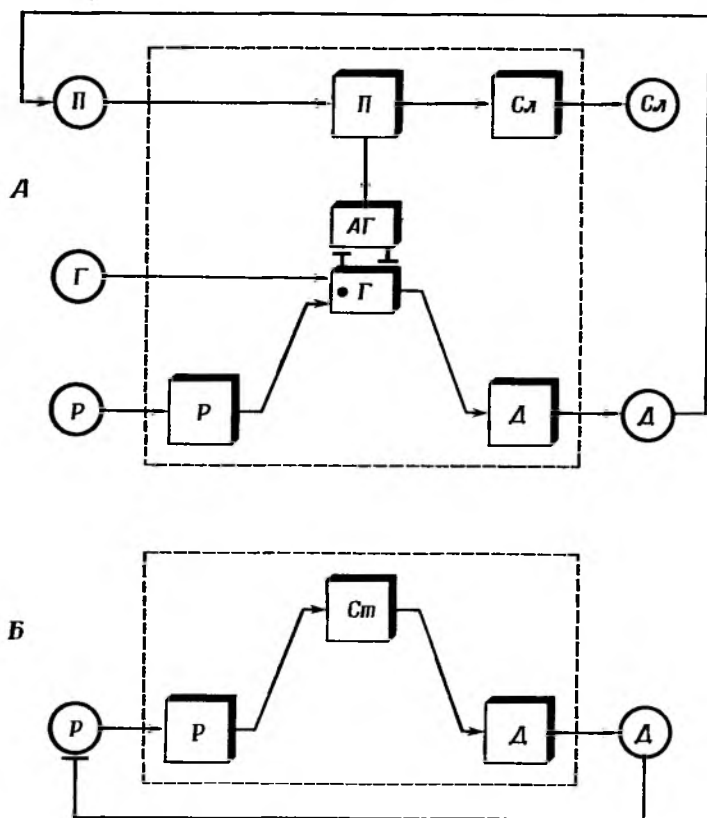
Как вытекает из данных, представленных в предыдущей главе, движение, выработанное в качестве инструментального ответа, может быть первоначально либо «спонтанным» (когда неизвестен вызывавший его раздражитель), либо рефлекторным, т. е. вызванным предъявленным раздражителем. В первом случае мы имеем дело с обучением по методу «проб и ошибок», во втором же случае применяется метод, который можно назвать методом «обучения при помощи вызванных движений»¹.

Подобное рассуждение можно применить и к оборонительным условным рефлексам второго типа. Предположим, что внешний раздражитель ($P_{вн}$) сопровождается отвергаемым безусловным раздражением, например струей воздуха, направленной в ухо. После нескольких сочетаний это раздражение становится условным сигналом, т. е. вызывает условно-

¹ То обстоятельство, что бихевиористские эксперименты по инструментальным условным рефлексам имеют дело исключительно с методикой проб и ошибок, сильно повлияло на теоретический подход к этой области исследований. Поскольку предполагается, что перед обучением инструментальному рефлексу животное иногда совершает движение, которое затем используется как инструментальный ответ (так называемое свободное оперантное поведение), то делается вывод, что это обучение фактически состоит в простом «увеличении вероятности» появления этого движения [34].

Большое количество данных, полученных методом «вызванных движений» при выработке инструментальных условных реакций, свидетельствует о недопустимости такого подхода.

рефлекторный драйв страха. При действии этого раздражения животное делается беспокойным и последовательно производит ряд движений. Если определенное движение независимо от того, является ли оно спонтанным или вызвано определенным раздражителем, сопровождается прекращением действия внешнего раздражения, драйв страха моментально ослабевает или исчезает. При этом снова создаются условия для закрепления ассоциации между драйвом страха и данным движением, тогда как ассоциации его с другими движениями подвергаются ретро-активному торможению.



Фиг. 83. Первая блок-схема дуги условного рефлекса второго типа.

А. Пищевой условный рефлекс второго типа. Б. Оборонительный условный рефлекс второго типа. Кругами обозначены периферические структуры (рецепторы и эффекторы); квадратами — центральные структуры. Стрелки обозначают положительную причинную связь (внутри ЦНС — возбуждающую связь); линии с поперечной черточкой — отрицательную причинную связь (внутри ЦНС — тормозную связь).

Р — рецептор и центр условного раздражителя; Г — рецептор и центр драйва голода; АГ — центр антидрайва голода; Ст — центр драйва страха; П — рецептор и центр поедания пищи; Д — центр и эффектор инструментального двигательного акта; Сл — центр и эффектор слюноотделения. Центр антидрайва страха не обозначен, поскольку для ослабления драйва страха достаточно прекращения действия условного сигнала.

Все сказанное позволило нам создать первую, самую простую модель условных рефлексов второго типа как для пищевых, так и для оборонительных рефлексов (фиг. 83). Как видно из приведенных схем, единственное различие между этими двумя рефлекторными дугами заключается в том, что при пищевом условном рефлексе драйв тормозится раздражителем, вызывающим исполнительную реакцию, тогда как при оборонительном условном рефлексе драйв прекращается при выключении условного сигнала страха. В обоих этих случаях, однако, заученное

движение ведет к замене драйва соответствующим антидрайвом. Из предполагаемой модели вытекает следующее:

1. Образование инструментального условного рефлекса происходит только на фоне драйва.

2. Заученное движение должно сопровождаться снижением драйва.

3. Проявление уже сформированного инструментального ответа происходит только при наличии соответствующего драйва, причем его интенсивность пропорциональна силе драйва.

4. Удовлетворение драйва сопровождается прекращением заученного движения.

Обсудим каждый из этих пунктов отдельно.

Зависимость образования условного рефлекса второго типа от действия драйва подтверждается многочисленными наблюдениями, почерпнутыми из повседневной практики выработки инструментальных условных рефлексов. Хорошо известно, что оборонительный условный рефлекс второго типа не вырабатывается, если животное не испытывает страха, а пищевой рефлекс не образуется в отсутствие голода. Современный вариант гедонистического подхода, согласно которому движущей силой образования инструментального условного рефлекса является не драйв, а удовольствие от «вознаграждающего раздражения», был нами отброшен (гл. I). Мы выяснили, что это удовольствие есть не что иное, как удовлетворение драйва (антидрайв) и поэтому оно не может существовать без драйва. Другими словами, согласно нашей точке зрения, ни удовольствие, ни неприятные ощущения не являются свойствами, присущими соответствующим восприятиям, а зависят от влияния, которое данный раздражитель оказывает на драйв.

Новая методика вживления электродов в различные части эмотивного мозга позволила подойти к этой проблеме экспериментально, так как появилась возможность «включать» данный драйв искусственным способом — прямым раздражением его центра.

Соответствующие эксперименты были выполнены Вярвицкой и др. [7] на козах с электродами, вживленными в гипоталамический центр голода. Перед началом опыта животное получало корм досыта. В первом варианте опытов, после того как козу помещали в экспериментальную обстановку, производили раздражение гипоталамуса, пассивно сгибали переднюю конечность животного и предъявляли пищу. После поглощения пищи раздражение прекращали, чтобы повторить его через несколько минут. Во втором варианте опытов сначала производили пассивное сгибание конечности, после чего раздражали гипоталамус и предъявляли пищевое подкрепление. Оказалось, что в то время как в первом варианте опытов животные быстро обучались сгибать ногу при раздражении латерального гипоталамуса и выполняли это движение, когда испытывали естественный голод, при втором варианте этого не происходило; несмотря на многочисленные сочетания пассивного сгибания с кормлением, инструментальный условный рефлекс не вырабатывался. Итак, мы видим, что если движение вызывалось в отсутствие драйва, оно не превращалось в инструментальный акт, несмотря на то что «вознаграждалось» оно пищей в состоянии драйва.

Здесь уместно объяснить механизм образования инструментальных условных рефлексов при так называемой методике самораздражения, разработанной Олдсом и Милнером [8]. В соответствии с нашей концепцией раздражение точек эмотивного мозга, дающих эффект «вознаграждения», связано с активацией нейронов антидрайва, т. е. оно ведет к удовлетворению определенного драйва. Прекращение этого раздражения должно вызывать по принципу «отдачи» появление драйва, провоцирующего те движения, которые следуют после раздражения. Эта концепция

(подобная той, которую высказал Дейч [9]) объясняет тот факт, что, несмотря на большую интенсивность инструментальных рефлексов, подкрепляемых самораздражением, они очень быстро угасают при неподкреплении, поскольку при этом соответствующий драйв очень быстро ослабевает [10]. Разумеется, что дача животному раздражения «даром» немедленно вызывает восстановление заученных движений¹.

Наоборот, раздражение точек «наказания» вызывает активацию нейронов драйва и потому приводит к условной реакции избегания [11]. Двойственный характер многих точек, раздражение которых вызывает сначала эффект вознаграждения, а затем эффект наказания, связан с тем, что в некоторых эмотивных структурах on- и off-нейроны драйва пространственно не разграничены (фиг. 6).

Второе положение относительно того, что заученное инструментальное движение должно сопровождаться *ослаблением* или торможением драйва (что, по всей видимости, равноценно появлению антидрайва), тоже подтверждается большим количеством наблюдений. Поэтому здесь мы обсудим только те факты, которые представляются противоречащими этому положению.

Один из таких фактов заключается в том, что при многих методиках (например, при обучении в лабиринте) пищевое подкрепление дается не после выполнения одного движения, а после целой *серии* движений, которые должны следовать одно за другим в определенном порядке («цепной» условный рефлекс второго типа). Когда животное выполняет данную последовательность движений, то, конечно, только последнее из них прекращает драйв, в противном случае такие последовательные движения не могли бы произойти.

Проанализируем простой цепной условный рефлекс второго типа, когда при предъявлении условного сигнала животное должно произвести два последовательных движения D_1 и D_2 . Как показали наши неопубликованные данные на обезьянах и собаках, вначале животное обнаруживает явную тенденцию сделать только одно движение D_2 , непосредственно предшествующее подкреплению. Однако поскольку оно пищей не подкрепляется, то происходит его частичное угашение и появление движения D_1 . Это движение опять-таки не сопровождается пищей, но если теперь под влиянием все продолжающегося драйва животное произведет еще и движение D_2 , то оно получит пищу. Это опять вызовет тенденцию совершать только движение D_2 , и весь цикл повторится снова. Такое поведение может или зафиксироваться — животное тогда будет совершать последовательно движения $D_2D_1D_2$ — или же в конце концов между движениями D_1 и D_2 образуется ассоциация и эти движения сольются в единый двигательный акт (см. гл. IV).

Если последовательные движения отделены друг от друга экстероцептивными раздражителями, представляющими собой так называемое вторичное подкрепление (в соответствии со схемой $УС_1 \rightarrow D_1$, $УС_2 \rightarrow D_2 \rightarrow \Pi$), то, конечно, они не смогут слиться. Однако в этом случае выработке цепного условного рефлекса второго типа может помочь образование прямых связей между условными сигналами и соответствующими движениями, о которых будет сказано в гл. X.

Рассмотрим еще один факт, который, по-видимому, противоречит нашему тезису; он касается обучения животных (крыс) инструментальным движениям при введении пищи прямо в желудок [12—14]. Поскольку при

¹ Эта точка зрения недавно получила блестящее подтверждение в работе Галистелла [35], который обнаружил, что инструментальная реакция побежки для получения раздражения мозга зависит от интервалов между сочетаниями. Чем короче были интервалы, тем более быстрой была побежка. Увеличение силы раздражения вызывало более сильную инструментальную реакцию в следующем сочетании.

этой методике антидрайв голода, вызванный вкусом пищи, конечно, не возникает, то можно спросить, какого же рода удовлетворение драйва голода действует в данном случае.

На этот вопрос трудно ответить без привлечения других экспериментальных данных. Намек на решение его мы находим в экспериментах Тейтельбаума. Этот автор обнаружил, что после повреждения центра насыщения в вентромедиальном ядре гипоталамуса животные не способны выполнять инструментальную реакцию, если, кроме введения пищи прямо в желудок, они не получают в рот какое-нибудь вещество, обладающее определенным вкусом (например, сахарин). Это показывает, что при введении пищи прямо в желудок именно центр насыщения играет решающую роль в образовании инструментального рефлекса. Этот центр получает информацию о введении пищи в желудок как прямо от желудка, так и косвенно, гуморальным путем (см. гл. I).

Здесь уместно сказать, что теория, объясняющая механизм инструментальных реакций или, шире, инструментального поведения ослаблением драйва, часто встречает следующее возражение. И у человека, и у животных инструментальные реакции могут выработаться и возникнуть и в отсутствие заключительной исполнительской реакции. Например, крысы-самцы все же обучаются перебегать в то отделение клетки, где сидят самки, даже если их лишают возможности копуляции [15]. Из этих фактов следует, что подкрепляющим агентом является скорее усиление драйва, а не его ослабление.

Эти факты, однако, не противоречат нашей концепции просто потому, что, с нашей точки зрения, смысл термина «исполнительная реакция» не ограничивается только окончательным биологическим компонентом данной безусловнорефлекторной деятельности, например актом глотания при пищевом рефлексе или актом эякуляции при половом. Драйв-рефлексы у высших животных, и особенно у человека, не ограничиваются рефлексами, которые удовлетворяют эти элементарные потребности. Например, мы часто ощущаем побуждение, направленное на то, чтобы просто повидать близкого нам человека, в особенности после долгой разлуки, а общение с ним оказывается мощным раздражителем, удовлетворяющим это побуждение. При общении с любимым человеком поцелуи и ласки могут удовлетворить сильное побуждение, и они не обязательно влекут за собой усиление специфического полового драйва, который завершается половым сношением. И наконец, половой драйв — это лишь один из многих, родственных между собой видов драйва, связанных с любовью и привязанностью, и все они удовлетворяются различными раздражителями. Вопрос о том, связаны ли эти «производные» драйвы с половым драйвом, не относится к обсуждаемому нами вопросу.

Другое серьезное возражение в адрес теории ослабления драйва при образовании инструментальных условных рефлексов было сделано Д. Берлином (личное сообщение). Предположим, что животное испытывает сильный драйв голода, а какое-то его движение сопровождается стабилизированным отрицательным условным сигналом, который вызывает отчетливый антидрайв голода. Спрашивается, почему в такой ситуации инструментальная реакция не образуется, хотя движение и «подкрепляется» ослаблением драйва.

На этот вопрос мы не можем ответить, не располагая соответствующим экспериментальным материалом. Как указывалось в гл. VII, условный сигнал отсутствия пищи не обязательно является сигналом антидрайва. Напротив, он может усиливать, а не ослаблять драйв голода. Поэтому при проведении экспериментов, призванных разрешить этот вопрос, мы должны быть уверенными в том, что раздражитель, который используется для подкрепления, вызывает действительное удовлетво-

ние драйва животного, тормозит голодные сокращения желудка и т. д. Если результат такого эксперимента окажется отрицательным, это будет означать, что «удовлетворение драйва» не обязательно равноценно «ослаблению драйва» и что различные состояния антидрайва могут иметь различные свойства.

Теперь мы обсудим третье положение, согласно которому выполнение сформированного инструментального ответа происходит только при наличии соответствующего драйва. Среди многих фактов, подтверждающих это положение, укажем на следующие: гуморальные факторы или фармакологические вещества, усиливающие данный драйв, одновременно усиливают соответствующие инструментальные реакции; искусственное раздражение центра данного драйва [16] вызывает инструментальную реакцию, связанную с этим драйвом, наконец, инструментальная реакция тормозится под влиянием антагонистического драйва, как это имеет место при так называемой «условной эмоциональной реакции».

Обратимся теперь к фактам, которые, по-видимому, противоречат этому положению. Фонберг [17] обнаружила, что если выработать условный рефлекс избегания методом, описанным в предыдущей главе (т. е. подкрепление раздражителя, применяемого отдельно, отвергаемым агентом и неподкрепление его, когда он сопровождается данным движением), то перенос инструментальной реакции на действие самого безусловного раздражителя оказывается поразительно слабым. Поскольку мы предположили, что отвергаемый безусловный раздражитель вызывает страх, то не ясно, почему же животное не обнаруживает тенденции применять инструментальное движение для того, чтобы избавиться от этого раздражителя, хотя это движение установилось в ответ на условный сигнал страха.

Вероятное объяснение этого кажущегося парадоксальным факта заключается в том, что по нашей экспериментальной методике отвергаемый раздражитель вызывает мощную безусловную двигательную реакцию: воздушная струя, направленная в ухо, вызывает отряхивающие движения головы, а попадание кислоты в рот — движения чавканья. Можно допустить, что эти двигательные акты сами в некотором смысле являются инструментальными ответами, поскольку они помогают избавиться от вредящего агента. Поэтому они и подавляют возможную тенденцию совершать в ответ на этот агент инструментальную реакцию, выработанную на условный сигнал страха. Нет необходимости добавлять, что при помощи соответствующего метода нетрудно научить животное совершать эту реакцию для избавления от действия отвергаемого раздражителя.

Попутно заметим, что положение о необходимости драйва для выполнения условного рефлекса второго типа часто подвергалось сомнению, особенно когда речь шла о рефлексах избегания. Утверждали, что при прочно выработанном рефлексе избегания инструментальные движения могут появляться и в отсутствие драйва, просто в ответ на внешний раздражитель, на который они были выработаны. Обсуждение этого вопроса мы отложим до гл. X, где будет рассматриваться значение этих внешних раздражителей.

Последнее из наших положений говорит о том, что ослабление драйва, вызванное пищевой исполнительской реакцией, или избавление от страха прекращает выполнение заученного движения. Это положение хорошо иллюстрируется многими экспериментальными данными, изложенными в предыдущей главе. Поэтому мы обсудим здесь только то явление, которое, как нам кажется, противоречит этому положению. Речь идет об экспериментальной методике, предложенной Скипинным [18].

У подопытных собак вырабатывалась инструментальная реакция (поднимание передней конечности), которая служила не только для добывания какой-то порции пищи, но и для того, чтобы пища оставалась перед животным в течение всего времени еды. Это достигалось соединением передней лапы животного с рычагом,двигающим кормушку, так что кормушка оставалась доступной только тогда, когда животное держало лапу поднятой. Поскольку в соответствии с нашей концепцией во время акта еды драйв голода тормозится, то движение лапы должно было бы тем самым прекращаться.

Объяснением этого факта является, по-видимому, то, что по методике Скипина животное обучалось не выполнять движение во время акта еды, а сохранять конечность в определенном положении. Действительно, существует много ситуаций, когда животное, для того чтобы получить пищу, должно принимать определенную, часто даже очень неудобную позу. Например, когда пища находится в глубокой яме, животное при акте еды должно стоять низко опустив голову. Наоборот, если пища располагается на небольшой приподнятой платформе, то животное должно становиться на нее передними лапами и поедать пищу, стоя только на задних. Эти позы сохраняются во время всего акта еды, поскольку для их поддержания не требуется действующего драйва. Конечно, если время от времени поза меняется, то акт еды прерывается, и обнаруживается драйв-рефлекс.

Подводя итог, можно сказать, что существуют некоторые факты, способные вызвать сомнения в правильности сформулированных выше положений и требующие для своего объяснения дополнительных допущений, однако многие эти положения подтверждаются. Поэтому мы примем их за основу для наших дальнейших рассуждений.

3. ЗАВИСИМОСТЬ ПИЩЕВЫХ ИНСТРУМЕНТАЛЬНЫХ РЕАКЦИЙ ОТ ДРАЙВА ГОЛОДА

Как показано в разд. 2, у нас есть основания полагать, что инструментальная реакция связана с драйвом, причем вызывается она именно тем драйвом, который был причиной формирования этой реакции. Как отмечалось в гл. I, драйв-рефлексы в отличие от исполнительных рефлексов не имеют легко выявляемых безусловнорефлекторных эффектов. Поэтому в качестве средства изучения условных и безусловных драйв-рефлексов можно использовать метод инструментальных ответов, поскольку такой ответ может служить индикатором определенного драйва. Таким образом, с одной стороны, метод инструментальных условных рефлексов может помочь в изучении большого количества фактов по классическим условным драйв-рефлексам, о которых говорилось в гл. VI и VII, а, с другой стороны, при этом могут получить соответствующее объяснение особые свойства инструментальных рефлексов, описанные в гл. VIII. Мы начнем рассмотрение с анализа пищевых инструментальных рефлексов.

Для начала вспомним, что если в данной обстановке животному повторно предъявляют малые порции пищи независимо от того, предшествует этому спорадический условный сигнал или нет, то после каждого исполнительного акта возникает безусловный рефлекс голода, а на всю обстановку вырабатывается условный рефлекс голода. Если на этом фоне выработать условный рефлекс второго типа, то инструментальный ответ будет появляться немедленно после окончания акта еды. Если этот ответ подкреплять пищей, то он очень быстро сделается стойким и регулярным, поскольку он будет базироваться на безусловном драйве голода, возникающем после каждой исполнительно-реакции.

Если инструментальный рефлекс вырабатывается в ответ на спорадический условный сигнал, то на первых порах появляются многочисленные межсигнальные реакции, которые выступают в особенно большом количестве после каждого приема пищи и бывают более частыми у прожорливых животных.

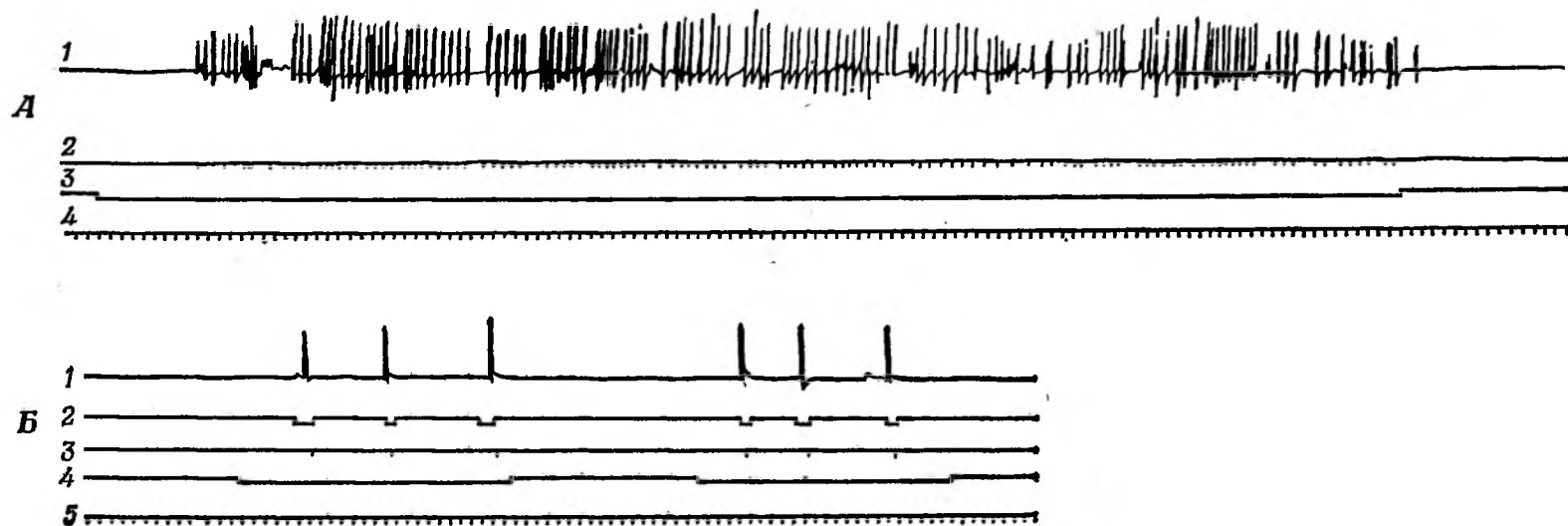
Поскольку в межсигнальные промежутки собака никогда не получает пищи, то условный рефлекс голода в этих интервалах никогда не тормозится исполнительной реакцией, в связи с чем исчезают и инструментальные движения, которые начинают появляться только в ответ на спорадический раздражитель, при котором они подкрепляются пищей. Однако, если собака один-два раза получила пищу «даром», в отсутствие условного сигнала, то условный рефлекс голода на обстановку восстановится, и поэтому восстановятся и межсигнальные реакции.

Силу условного рефлекса голода можно регулировать, давая животному более или менее привлекательную («вкусную») пищу. Если при первом предъявлении собака обнаруживает, что ей дали более вкусную, чем обычно, пищу, то при всех последующих предъявлениях инструментальные реакции будут более сильными; могут также восстановиться межсигнальные движения. Напротив, если предъявляется менее вкусная пища, то животное может совсем отказаться «работать», хотя оно будет есть эту пищу, если ее дают «даром».

Объяснить эти факты можно, исходя из соображений, касающихся вкуса пищи, которые мы излагали в гл. I, и его влияния на условные рефлексы голода, обсуждавшиеся в гл. VI. Там было показано, что чем более вкусная пища предлагается животному, т. е. чем полнее удовлетворяется данный тип драйва голода, тем более сильным оказывается безусловный драйв, возникающий после поглощения пищи, и тем более сильным оказывается условный драйв на обстановку опыта и/или на раздражители, в присутствии которых давалась пища. Соответственно и инструментальная условнорефлекторная деятельность становится более интенсивной.

Эти правила приложимы и в том случае, когда драйв голода вызывается искусственно электрическим раздражением латерального гипоталамуса [16]. Если обучить козу производить инструментальное движение в ответ на экспериментальную обстановку, то в состоянии сытости она будет выполнять это движение при раздражении гипоталамического центра голода (фиг. 84, А). Если коза обучена выполнять движение только в ответ на спорадический раздражитель, тогда раздражение гипоталамуса в состоянии сытости будет вызывать движение только в присутствии этого раздражителя при условии, что раздражение не будет слишком сильным (фиг. 84, Б).

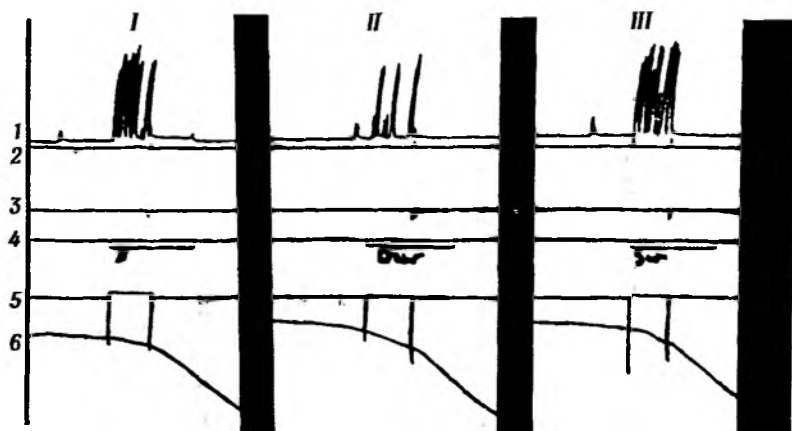
В предыдущей главе было показано (эксперименты VII и VIII), что образования условного рефлекса второго типа на спорадический раздражитель не происходит, если движение просто сочетается с этим раздражителем и подкрепляется пищей. Для выработки этого рефлекса необходимо, чтобы раздражитель иногда применялся отдельно без движения и без предъявления пищи. В соответствии с тем, что говорилось в гл. VI (разд. 4), отдельные случаи неподкрепления этого раздражителя предотвращают образование на него условного пищевого исполнительного рефлекса и сохраняют его способность вызывать драйв голода, что необходимо для образования инструментального рефлекса. Таким образом, наше положение о частично тормозном характере условного раздражителя второго типа (в отношении пищевого исполнительного рефлекса) в некотором смысле подтверждается, поскольку торможение условного рефлекса на пищу позволяет проявиться условному рефлексу голода. Напротив, тормозный эффект на инструментальные реакции со стороны пи-



Фиг. 84. Выполнение пищевых инструментальных движений при раздражении гипоталамуса у козы в состоянии насыщения [16].
 А. Условная инструментальная реакция на экспериментальную обстановку: 1—поднимание передней конечности; 2—предъявление пищи; 3—раздражение гипоталамуса; 4—отметка времени 5 сек. Б. Условная инструментальная реакция на спорадический звуковой раздражитель: 1—поднимание передней конечности; 2—условный свисток; 3—предъявление пищи; 4—раздражение гипоталамуса; 5—отметка времени 5 сек.

щевого исполнительного условного сигнала, показанный в предыдущей главе в эксперименте XIV (фиг. 75), оказывается еще одним подтверждением существования антагонизма между условным рефлексом на пищу и условным рефлексом голода. Этот антагонизм, как отмечалось в гл. I, имеет одностороннюю направленность.

В хорошем соответствии с этой трактовкой отношений между условным рефлексом первого типа (на пищу) и условным рефлексом второго типа (рефлекс голода) оказываются данные о трудности переделки



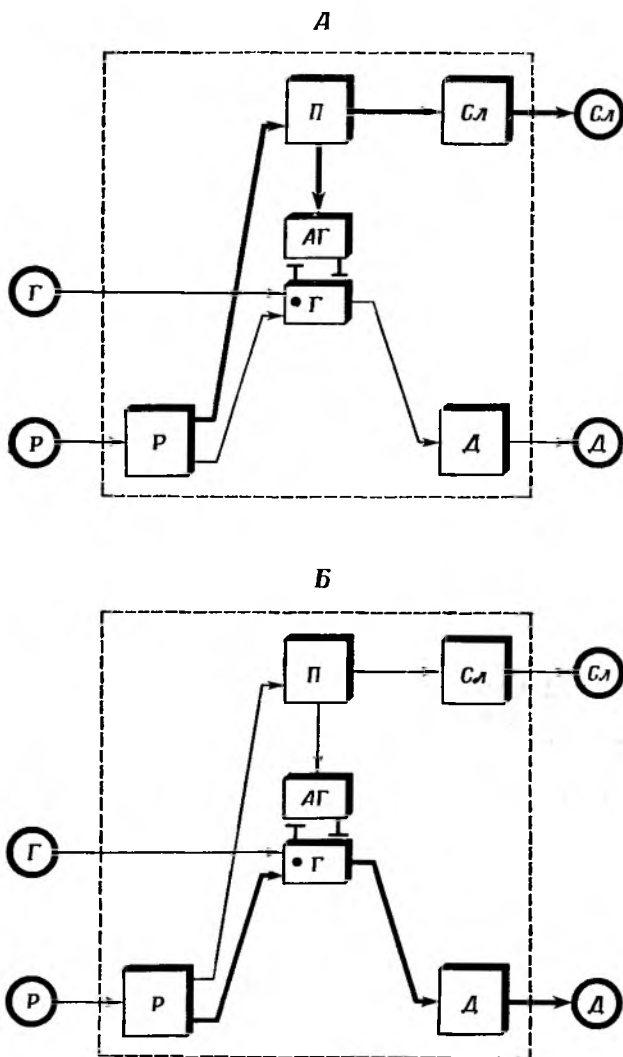
Фиг. 85. Трудность переделки условного сигнала первого типа в условный сигнал второго типа [20].

1 — инструментальная реакция (поднимание правой передней лапы); *2* и *5* — изолированное действие условного раздражителя; *3* — предъявление пищи; *4* — условный сигнал; *5* и *6* — слюноотделение. *I* и *III* — непеределанный условный сигнал второго типа; *II* — условный сигнал второго типа, переделанный из условного сигнала первого типа.

классического пищевого условного рефлекса в инструментальный [19, 20]. Было показано, что такая переделка для животного гораздо труднее, чем образование инструментального рефлекса на новый раздражитель. Условный сигнал второго типа, переделанный из условного сигнала первого типа, в течение долгого времени остается более слабым, чем условный сигнал второго типа, который был таковым с самого начала (фиг. 85). Более того, угашение условного рефлекса на первоначально условный сигнал второго типа происходит значительно труднее, чем угашение рефлекса на переделанный сигнал.

Это объясняется тем, что если на данный раздражитель уже выработан условный исполнительный рефлекс, то этот раздражитель вызывает антидрайв голода, который задерживает образование условного драйв-рефлекса, контролирующего данный инструментальный ответ. Если данный условный рефлекс первого типа частично тормозится неподкреплением (когда заученное движение не выполняется), то условный драйв-рефлекс голода возрастает. Однако позже, при пищевом подкреплении того условного сигнала, который вызвал движение, условный рефлекс на пищу восстанавливается и опять начинает мешать выполнению движения. Вместе с тем первоначальный условный рефлекс второго типа не всегда является чистым драйв-рефлексом голода. В действительности при прочно выработанной инструментальной реакции каждое предъявление условного сигнала регулярно сопровождается пищей, что усиливает тенденцию этого раздражителя стать условным сигналом исполнительного рефлекса.

Таким образом ясно, что при обычной выработке инструментальных рефлексов условный драйв-рефлекс голода и условный исполнительный рефлекс «смешиваются» друг с другом в различных соотношениях; пре-



Фиг. 86. Смешанная дуга условных рефлексов первого и второго типа.

А. Преобладание связей условного рефлекса первого типа. Б. Преобладание связей условного рефлекса второго типа. Жирные стрелки — прочные связи; светлые стрелки — слабые связи. Обозначения те же, что и на фиг. 83.

обладание одного из них зависит от характера первоначальной методики и от некоторых других обстоятельств (см. ниже разд. 4). Эти взаимоотношения схематично представлены на фиг. 86.

Настоящее обсуждение проливает свет еще на одно важное различие между выработкой классических и инструментальных условных рефлексов, которое связано с режимом подкрепления.

Хорошо известно, что классический условный рефлекс на пищу, измеряемый величиной слюноотделения, весьма чувствителен к неподкреплению и требует дачи пищи практически при каждой пробе. Для инструментальных условных рефлексов такой строгой процедуры не требуется.

Хорошо известно, что в тех экспериментах, где требуется, чтобы животные для получения пищи «работали» в течение длительного времени, применяется обычно именно так называемое «частичное» подкрепление.

Хорошо известно также, что успешность выработки пищевых условных исполнительных рефлексов сильно зависит от величины порций пищи, даваемых при каждом подкреплении. Если эти порции слишком малы, то условный рефлекс оказывается слабым или вовсе не возникает. Кроме того, большой экспериментальный материал павловских лабораторий свидетельствует о том, что промежутки между сочетаниями условного и безусловного раздражителей должны быть довольно большими. Оптимальным является промежуток 4—5 мин. Наоборот, при инструментальных условных рефлексах оказывается достаточным подкрепление минимальными порциями пищи, поедаемыми в течение секунды. У нас даже сложилось впечатление (правда, не проверенное систематическими исследованиями), что эти рефлексы делаются более стабильными и надежными, если порции пищи малы, а предъявления часты.

Все эти факты легко объяснить с точки зрения нашей концепции. Большие порции, применяемые для подкрепления, способствуют доминированию исполнительных условных рефлексов над условными рефлексами голода. Малые же и часто подаваемые порции пищи вызывают повторное появление условного драйв-рефлекса, предвосхищающего момент дачи пищи, и условного драйв-рефлекса последствия, сопровождающего проглатывание пищи. Все это повышает «тонус» драйва голода. Что касается нерегулярного подкрепления, то оно может даже улучшить инструментальные реакции, поскольку при этом исполнительный условный рефлекс на пищу уменьшается, а условный драйв-рефлекс не страдает, будучи явлением тоническим, более устойчивым к угашению.

В заключение этого обсуждения следует упомянуть еще об одном интересном факте, который был обнаружен Вырвицкой [21, 22] и который на первый взгляд как бы противоречит изложенным выше принципам.

У ранее не обучавшейся собаки сначала вырабатывали прочный инструментальный условный рефлекс на данный спорадический раздражитель. Затем вводили новый раздражитель, который подкрепляли пищей по методике классических условных рефлексов. Можно было заметить, что уже после нескольких сочетаний этот новый раздражитель начал сам по себе вызывать заученный инструментальный ответ. Если этот ответ сразу же подкрепляли пищей, то происходила консолидация условного рефлекса второго типа путем простого переноса от старого условного рефлекса. Этот результат представляется тем более парадоксальным, если вспомнить, что при выработке условного рефлекса второго типа *после* образования условного рефлекса первого типа переноса инструментального ответа на условный сигнал первого типа никогда не происходило, так как последний *тормозит* инструментальный ответ на условный сигнал второго типа.

Объяснение этого «феномена Вырвицкой», как мы его назвали, заключается в следующем. Как указывалось в гл. VI, при введении в пищевую ситуацию нового раздражителя, после которого следует пища, сначала возникает условный рефлекс голода, потому что за этим раздражителем непосредственно следует усиление голода, связанное с видом пищи. При обычной методике выработки условных рефлексов первого типа условный рефлекс голода вскоре заменяется и частично подавляется условным рефлексом на пищу. Если же при этом имеется выработанный условный рефлекс второго типа, то условный рефлекс голода на новый раздражитель сразу же начнет вызывать инструментальный ответ, который быстро закрепляется при подкреплении пищей.

4. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ СЛЮНООТДЕЛИТЕЛЬНОЙ И ДВИГАТЕЛЬНОЙ РЕАКЦИЯМИ ПРИ ВЫРАБОТКЕ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ ВТОРОГО ТИПА

Как говорилось в предыдущей главе, предложенный нами метод изучения условных рефлексов второго типа дает нам в руки исключительную возможность исследования взаимоотношений между слюноотделительной и двигательной условными реакциями. Материал, изложенный в предыдущей главе, показывает, что при этом возникают два в какой-то мере самостоятельных вопроса. Один из них касается взаимоотношений между слюноотделительной и двигательной реакциями на разных стадиях выработки условного рефлекса второго типа. Другой вопрос — это вопрос о связи между этими двумя реакциями в случае, когда классический и инструментальный рефлексы выработаны отдельно на разные раздражители.

Начнем с анализа второго вопроса. По-видимому, лучшей моделью взаимоотношений между двумя типами условных рефлексов является эксперимент XIV, в котором положительный или отрицательный условный сигнал первого типа применяли на фоне постоянно производимых реакций второго типа. Оказалось, что положительный условный сигнал вызывал обильное слюноотделение и тормозил инструментальный ответ; тогда как отрицательный, наоборот, не тормозил эти ответы ни в малейшей степени (а может быть, даже их усиливал), слюноотделение же почти полностью исчезало. Если мы предположим, что торможение инструментальной реакции при действии положительного условного сигнала первого типа объясняется подавлением условного рефлекса голода дополнительным условным рефлексом, то тогда усиление инструментальных движений при действии непрочного отрицательного условного сигнала первого типа указывает на то, что этот сигнал вызывает условный рефлекс голода. Тот факт, что при этом происходит сильное ослабление слюноотделительной реакции, был первым доказательством того, что слюноотделение не является обязательным компонентом условного рефлекса голода. Аналогичный результат был получен в эксперименте XV. В ответ на различные спорадические раздражители вырабатывали положительный условный рефлекс первого типа, отрицательный условный рефлекс первого типа и положительный условный рефлекс второго типа. Положительный условный сигнал первого типа вызывал обильное слюноотделение и не вызывал никаких инструментальных ответов, тогда как отрицательный условный сигнал первого типа вызывал инструментальную реакцию, сопровождавшуюся незначительным слюноотделением. Подобным же образом острое угашение положительного условного рефлекса первого типа вызывало появление интенсивной инструментальной реакции на каждое предъявление условного сигнала, которая продолжалась, несмотря на значительное ослабление слюноотделения (эксперимент XVI).

Перейдем теперь к другому вопросу — о взаимоотношениях между слюноотделительной и двигательной реакциями в инструментальных рефлексах. Как отмечалось в предыдущей главе, эти взаимоотношения довольно сложны. В некоторых экспериментах слюноотделительная реакция сильно преобладает над двигательной, в других имеют место обратные отношения. Точно так же в экспериментах по угашению и дифференцировке невозможно предсказать, какая именно из этих реакций будет в большей степени подвержена угашению.

Нам представляется, что в свете настоящей концепции ответ на этот вопрос становится реально возможным.

Как указывалось в предыдущем разделе, характер условного сигнала при обычной методике выработки условных рефлексов второго типа ока-

зывается двояким. С одной стороны, этот сигнал вызывает драйв, поскольку иначе он не мог бы вызывать инструментальную реакцию. С другой стороны, после упрочения условного рефлекса, неизменно подкрепляемого пищей после короткого отставления, он обнаруживает тенденцию быть одновременно и условным сигналом первого типа, что проявляется в виде слюноотделительной реакции. Ясно, что взаимоотношения между двумя частично антагонистическими условными рефлексами могут варьировать, поскольку преобладание рефлекса на пищу над драйв-рефлексом приводит к запаздыванию инструментального движения, а следовательно, и пищевого подкрепления, тогда как обратное отношение ведет к более раннему выполнению движения и, следовательно, к упрочению изолированного действия условного сигнала.

Возник вопрос, можно ли придумать такую схему эксперимента, при которой условные рефлексы первого и второго типа были бы полностью разделены. Оказалось, что это возможно. Ниже приводятся результаты таких опытов [23, 24].

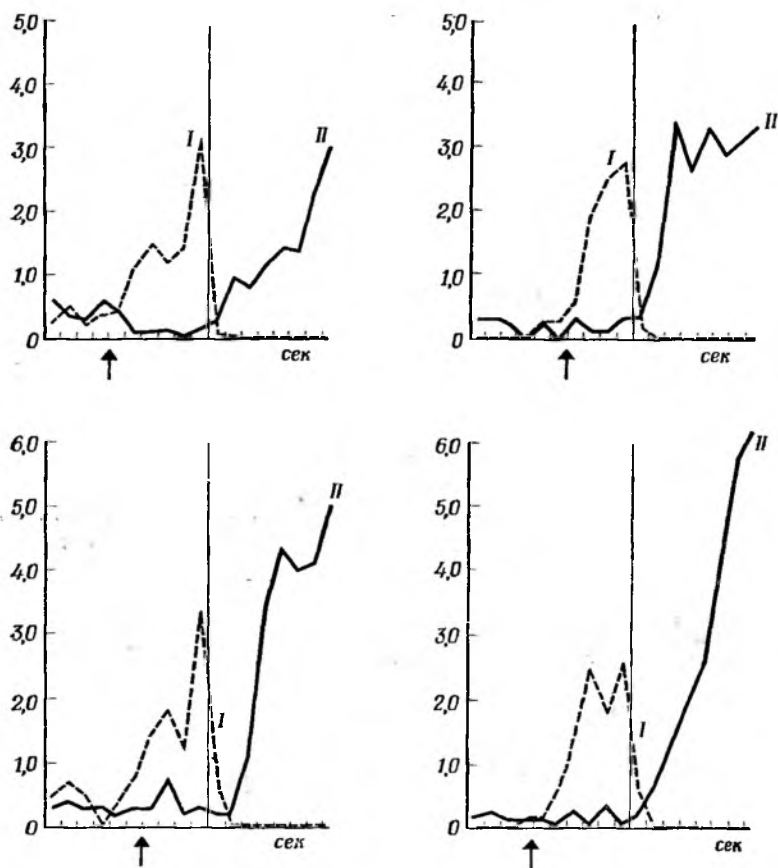
Сначала вырабатывали прочный условный рефлекс первого типа на раздражитель, расположенный близко к кормушке. Затем для получения условного сигнала первого типа собаку обучали нажимать правой передней лапой на рычаг, расположенный справа от кормушки. Когда животное заучивало это движение, вводился условный сигнал второго типа. Теперь условный сигнал первого типа следовал лишь после тех движений, которые совершались в присутствии условного сигнала второго типа. Когда добивались и этого, то действие условного сигнала второго типа продлевали на время, пока собака нажмет на рычаг 9 раз, а изолированное действие условного раздражителя первого типа удлиняли до 8 сек. Таким образом, при даче условного сигнала второго типа животное должно было произвести девять движений, после чего этот сигнал выключался и давался условный сигнал первого типа, подкреплявшийся пищей через 8 сек.

Этот эксперимент дал очень важные результаты. Условный сигнал второго типа вызывал у животного общее двигательное возбуждение, которое сопровождалось интенсивными нажатиями на рычаг. Слюноотделение при этом либо полностью отсутствовало, либо было очень скудным. При выключении условного сигнала второго типа и включении условного сигнала первого типа поведение животного немедленно менялось: оно успокаивалось, устремляло взгляд на кормушку и обильно выделяло слюну. В ответ на этот раздражитель заученные движения не появлялись (фиг. 87).

Таким образом нам удалось разъединить инструментальный условный рефлекс, движимый драйвом голода, и классический условный рефлекс на пищу, проявляющийся без заметного влияния на него со стороны условного драйв-рефлекса. Стоит упомянуть, что когда в следующих сериях опытов условный сигнал второго типа после требуемого числа нажатий стали подкреплять пищей без посредства условного сигнала первого типа, вскоре обнаружились «примеси» условного рефлекса первого типа. Теперь в присутствии условного сигнала второго типа животное выделяло слюну, а двигательные реакции несколько растянулись во времени. Очень часто можно было наблюдать, как животное, совершив несколько движений, поворачивалось к кормушке; у него выделялась слюна, после чего оно продолжало нажимать на рычаг, заканчивая необходимое число нажатий. Во многих случаях (но не всегда) отмечались ясные антагонистические взаимоотношения между слюноотделением и инструментальным ответом.

Эти эксперименты помогли ответить на вопрос, до того времени оставшийся неразрешенным: можно ли считать слюноотделение одним из

проявлений драйва голода? Ответ на него оказался отрицательным. Если слюноотделение появляется как результат голода, это означает, что к голоду «примешивается» условный рефлекс на пищу. Поскольку, как говорилось в гл. V, обычно в жизни между центром голода и нейронами представительства пищевого условного сигнала образуются ассоциации, то при сильном драйве голода можно легко представить себе



Фиг. 87. Разделение инструментальной и слюноотделительной условнорефлекторных реакций [24].

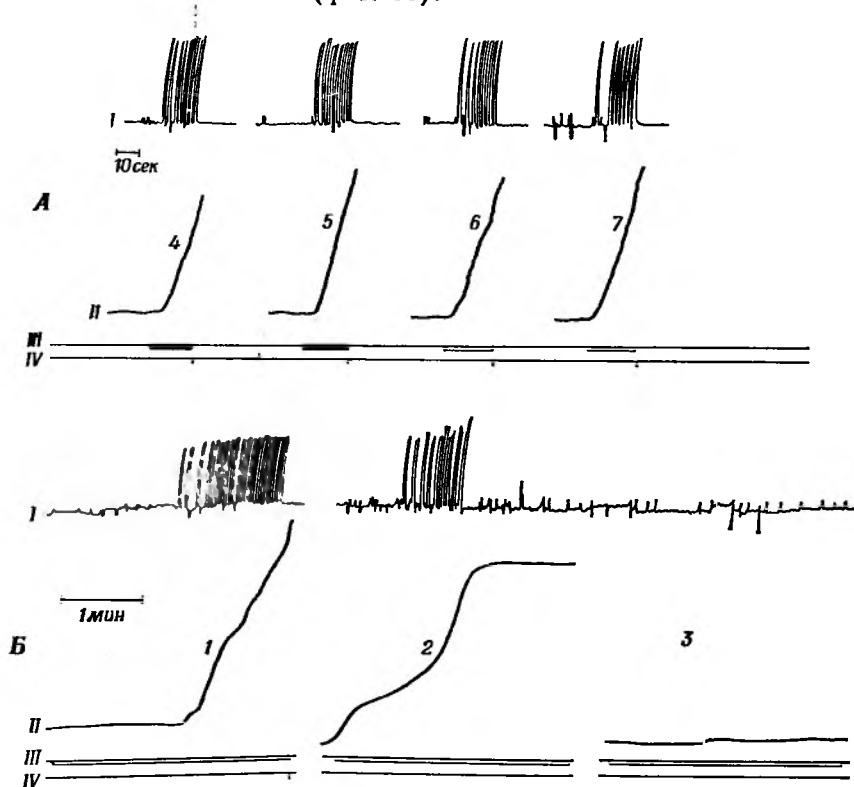
I — средняя частота нажатий на рычаг (число нажатий в 1 сек); *II* — средняя скорость слюноотделения (число капель в 1 сек). Каждый график представляет собой усреднение данных одного типичного опыта (около 15 сочетаний) на поздней стадии выработки. Вертикальная линия отмечает моменты подкрепления, стрелка — момент подачи условного сигнала второго типа.

в воображении различные ситуации, где происходил прием пищи, и таким способом «обеспечить» себя пищевыми условными сигналами.

Другой важный эксперимент, касающийся отношений между слюноотделительной и двигательной реакциями в условных рефлексах второго типа, был поставлен Вольф [25]. Первоначально животных обучали в ответ на условный раздражитель второго типа выполнять одно движение сгибания передней конечности. Оно тотчас же подкреплялось пищей. После этого для получения пищи надо было сделать два таких движения, затем число требующихся движений постепенно увеличивали до тех пор, пока животное не отказывалось работать совсем.

Пока число требуемых движений оставалось небольшим (не более 10), животное выполняло их с максимальной скоростью, обильно выде-

ляя слюну. При дальнейшем увеличении числа движений латентный период первого движения все более и более удлинялся, достигая 1—2 мин, после чего животное начинало работать сначала медленно, а затем с нарастающей скоростью. Слюноотделение строго следовало за двигательной реакцией и соответствовало ей. Во время латентного периода слюна не выделялась, но уже первое движение сопровождалось определенным «квантом» слюны (фиг. 88).



Фиг. 88. Взаимоотношение между слюноотделительной и двигательной реакциями [26].

I — двигательная реакция (поднимание правой передней лапы); *II* — поток слюны; *III* — условный сигнал; *IV* — предъявление пищи. *A.* Для получения пищевого подкрепления собаке требуется произвести 8 движений; следует отметить быстрое начало слюноотделительной и двигательной реакций при всех предъявлениях. *Б.* Для получения пищевого подкрепления требуется 20 движений, двигательная реакция начинается после длительного латентного периода; при третьем предъявлении собака отказалась производить движение; слюна не выделялась. 1—7 — пробы.

Эти результаты, на первый взгляд противоречащие предыдущим, можно объяснить так. Во время предварительного обучения проприоцептивное раздражение ($P_{пр}$) от заученного движения, за которым непосредственно следует пища, становится прочным условным сигналом первого типа. По мере постепенного увеличения числа требуемых движений животное учится давать короткую условную реакцию первого типа не на определенное их количество, а на *каждое* движение. Все возрастающая задержка начала движений является истинным запаздывательным торможением инструментальных ответов, которое вызвано все большим отставлением подкрепления. Поскольку это запаздывание еще более удлиняет отставление (при одном и том же числе требуемых движений), то легко может получиться порочный круг, в результате чего животное может полностью отказаться работать.

Сравнивая две описанные выше серии опытов, мы видим, что в зависимости от методики заученные инструментальные движения либо появ-

ляются без сопутствующего слюноотделения (когда генерируемые ими проприоцептивные раздражения не становятся условным сигналом первого типа), либо сопровождаются слюноотделением и непосредственно связаны с ним (когда животное обучается тому, что выполнение движения служит непосредственным сигналом предъявления пищи). Из этого вытекает, что независимо от того, становится ли проприоцептивное раздражение, связанное с инструментальным движением, исполнительным пищевым условным сигналом или нет, оно не влияет сколько-нибудь заметным образом на сам процесс образования инструментального условного рефлекса. Это оказывается в явном противоречии со всеми теориями (в том числе и с нашей первоначальной), которые утверждают, что проприоцептивная обратная связь от выполненного движения необходима в процессе образования инструментальных условных рефлексов, играя роль своего рода вторичного подкрепления [26].

Следует добавить, что в другой серии опытов, когда обучение животного производилось в течение долгого времени при фиксированном числе движений (тридцать три инструментальных ответа), полученные результаты оказались промежуточными между данными двух вышеописанных серий: слюноотделение только частично совпадало с инструментальными реакциями — оно начиналось после выполнения половины требуемого количества движений [27].

5. МЕХАНИЗМ ОБОРОНИТЕЛЬНЫХ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ ВТОРОГО ТИПА

В предыдущей главе мы описали две разновидности оборонительных инструментальных условных рефлексов. В одной из них животное противодействовало выполнению данного движения, когда после движения следовал раздражитель, вызывающий страх (эксперименты IX и X), во второй — животное обучалось производить данное движение, когда за ним следовало состояние избавления от страха (эксперименты XXI и XXII). Эти две методики обычно называются соответственно методикой пассивного и активного избегания¹. Наша задача — объяснить эти две разновидности оборонительных условных рефлексов второго типа исходя из настоящей концепции.

Начнем с анализа второй разновидности (активное избегание), поскольку ее механизм представляется более ясным.

При нашей обычной методике, которая изложена в описании экспериментов XXI и XXII, обучение состоит из двух стадий. На первой стадии спорадический раздражитель подкрепляется болевым агентом и соответственно на него вырабатывается условный рефлекс страха. Если это предварительное обучение длится достаточно долго, а безусловный агент не очень силен, то в межсигнальных промежутках условный рефлекс страха постепенно тормозится, поскольку животное обнаруживает, что, пока нет условного сигнала, оно находится в безопасности. Затем, на второй стадии обучения, в присутствии условного сигнала вызывается определенное движение, а отвергаемый агент при этом не дается. Так как это движение становится с самого начала сигналом чувства облегчения, животное вскоре обучается выполнять его инструментально.

¹ Следует отметить, что термин «пассивное избегание» неоднозначен. У него есть по меньшей мере три смысла: 1) активное удержание от выполнения движения с одновременным проявлением антагонистического движения (эксперименты IX и X); 2) реакция страха в виде «замирания», подавляющая все движения; 3) торможение инструментальной пищевой реакции под влиянием страха при применении методики условной эмоциональной реакции. В настоящем обсуждении речь будет идти только о первом типе «пассивного избегания», поскольку интерпретация механизмов других типов не представляет никаких трудностей и обсуждалась нами в других разделах.

Поскольку драйв страха в межсигнальных интервалах был заторможен еще на первой стадии обучения, межсигнальные движения бывают редкими. Разумеется, если в начале опыта неожиданно дать отвергаемый агент, то драйв страха усилится, реакции избегания станут более интенсивными и могут появиться межсигнальные движения. Точно так же, если ввести новый раздражитель и сочетать его с тем же отвергаемым подкреплением, то уже после нескольких сочетаний он начнет вызывать тот же инструментальный ответ (эксперимент XXII). Это объясняется тем, что новый раздражитель становится условным сигналом страха.

К сожалению, объяснение механизма первой разновидности оборонительных условных рефлексов (пассивного избегания) не столь ясно. Требуется объяснить механизм, благодаря которому животное обучается выполнять движение, антагонистичное тому, которое сопровождается отвергаемым безусловным агентом. Когда раздражитель действует непосредственно на ту часть тела, которая участвует в провоцированном движении (например, струя воды, направленная в рот в момент схватывания собакой пищи; эксперимент X), то антагонистичное движение оказывается или врожденным, или приобретенным на первых порах индивидуального опыта животного. Этим объясняется быстрота образования соответствующей инструментальной реакции, за которой следует чувство облегчения. Однако если отвергаемый безусловный агент в своем действии не связан с провоцированным движением (как это имело место в эксперименте IX), то ситуация оказывается более сложной и для того, чтобы ее понять, необходимо поставить более точные эксперименты. Во всяком случае, каким бы ни было происхождение инструментальной реакции при «пассивном избегании», свойства ее такие же, как свойства реакции активного избегания.

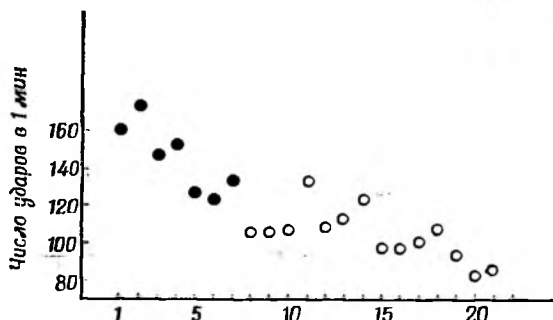
Обратимся теперь к объяснению необычной стойкости оборонительных условных рефлексов второго типа, которые при методически правильно проведенных опытах практически не угасают, несмотря на полное отсутствие подкрепления.

Нужно отметить, что важным моментом, обеспечивающим стойкость условного рефлекса избегания, является прекращение условного раздражителя сразу же после выполнения инструментального ответа. При этом получается, что инструментальный ответ непосредственно предшествует резкому уменьшению драйва страха, а связанное с этим ответом проприоцептивное раздражение превращается в сильный условный сигнал чувства облегчения.

Нам представляется, что именно этот факт является решающим для стойкости инструментальной реакции избегания. В соответствии с нашей теорией ассоциаций формирование действующих связей между двумя группами гностических нейронов возможно только при условии, если активация этих групп нейронов совпадает во времени. При формировании условных рефлексов безусловный агент должен следовать за условным сигналом при частичном их совпадении или, по крайней мере, после короткой задержки; они ни в коем случае не должны быть разделены каким бы то ни было неиндифферентным раздражителем. В то же время при методике избегания условный сигнал, первоначально сформировавшийся как сигнал страха, отделен от момента появления чувства облегчения проприоцептивным раздражением, которое и возвещает об облегчении. Вследствие этого его угашение, т. е. превращение его в условный сигнал антидрайва страха, не может произойти. Таким образом условный сигнал продолжает оставаться сигналом, вызывающим страх, а как таковой он продолжает вызывать реакцию избегания. Другими словами, реакция избегания оказывается «барьером», препятствующим образова-

нию ассоциации между условным сигналом страха и чувством облегчения.

Mutatis mutandis эта ситуация не очень отличается от ситуации, возникающей при пищевых инструментальных условных рефлексах. Если та или иная пищевая инструментальная двигательная реакция, вызываемая спорадическим раздражителем, непосредственно предшествует получению пищи (т. е. антидрайву голода), то роль этого раздражителя как сигнала голода сохраняется. Это происходит потому, что проприоцептивная импульсация, вызванная этим движением, будучи сильным исполнительным пищевым условным сигналом, образует надежный барьер, препятствующий превращению условного сигнала голода в условный сигнал пищи.



Фиг. 89. Угашение оборонительного условного рефлекса второго типа при продлении действия условного сигнала до 10 сек [32].

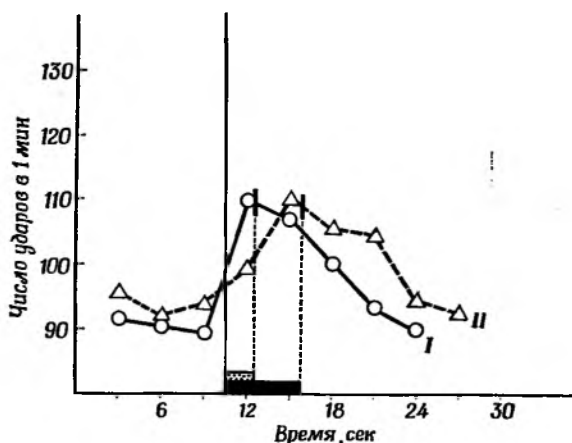
Каждый кружок соответствует максимальному показателю сердечного ритма (интервал 3 сек); черные кружки обозначают показатель ритма в момент инструментального ответа (помещение передней лапы на платформу); белые кружки обозначают те предъявления, при которых ответы не возникали. Для угашения применяли новый раздражитель, сходный с первоначальным условным сигналом, поэтому угашение произошло относительно быстро. Исчезновение движений совпало с уменьшением частоты сердечных сокращений.

Как при пищевых, так и при оборонительных инструментальных условных рефлексах непроницаемость этого барьера в значительной мере зависит от близости во времени между инструментальным движением и состоянием антидрайва. Если предъявление пищи, вызывающее антидрайв голода, не следует сразу за этим движением, то условный сигнал обнаруживает тенденцию превращаться в исполнительный условный сигнал (антидрайв голода), вследствие чего движение постепенно ослабевает. Можно ожидать, что подобно этому ослабление связи между движением избегания и уменьшением страха приведет к тому, что чувство облегчения будет связано с условным сигналом. Вследствие этого окажется возможным «угашение» условного рефлекса избегания из-за того, что произойдет переделка драйв-рефлекса страха в антидрайв-рефлекс.

Имеющиеся данные поразительным образом подтверждают это заключение. Независимо друг от друга Фонберг [29] и Брегадзе [28] обнаружили, что если условный сигнал избегания продлевать на определенное время и прерывать его действие независимо от того, было ли выполнено движение или нет, то инструментальная реакция постепенно угасает. Как показал Солтысик [30], это угашение вызвано либо ослаблением драйва страха, вызываемого условным сигналом, о чем можно судить по отсутствию тахикардии, ранее наблюдавшейся при этом сигнале (фиг. 89), или заменой старого инструментального ответа иным, имеющим более тонический характер (см. гл. X).

В заключение мы обсудим вопрос о взаимосвязи между инструментальной реакцией как индикатором условного рефлекса страха, с одной

стороны, и тахикардией как достоверным эффектом классического условного рефлекса страха — с другой. Этот вопрос изучен Солтысыком и др. [31], которые выявили поразительную корреляцию между этими двумя реакциями: в большинстве случаев инструментальный двигательный акт появляется точно в тот момент, когда частота сокращений сердца достигает определенного уровня, и перестает появляться, если этот уровень не достигается. Пример такой корреляции приведен на фиг. 90.



Фиг. 90. Связь между латентным периодом реакции избегания (вертикальные линии) и ускорением сердечного ритма [32].

Латентные периоды инструментальных ответов в одной группе предъявлений (I) — 2 сек. в другой группе (II) — 5 сек. В обеих группах ответ происходил после ускорения ритма до определенного уровня. Условный сигнал (прямоугольник) прекращается сразу же после движения; ритм сердца резко падает по окончании предъявления.

В противоположность этому между инструментальной реакцией и оборонительным исполнительным условным рефлексом такой корреляции нет. Как показывает эксперимент XXII, после выработки инструментальной реакции, защищающей животное от введения в рот кислоты, она продолжает вызываться соответствующим условным сигналом бесконечное число раз, тогда как слюноотделительный условный рефлекс на кислоту давно исчез. Точно так же, если для избегания удара тока в правую заднюю лапу собаку обучают поднимать при даче спорадического раздражителя левую переднюю лапу, то после выработки инструментального условного рефлекса на этот раздражитель он вызывает только движение левой передней лапы и не вызывает движения правой задней лапы, подвергавшейся воздействию тока [32, 33]. Итак, можно сделать вывод, что после выработки условного рефлекса избегания происходит полное отделение сохраняющегося условного рефлекса страха от оборонительного исполнительного условного рефлекса (условного рефлекса на кислоту, на удар тока и т. д.), который угасает из-за неподкрепления условного сигнала безусловным.

6. ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ВЫВОДЫ

В этой главе обсуждался вопрос о зависимости инструментальных условных рефлексов от драйва. Основываясь на многочисленных экспериментальных данных, мы выдвинули положение о том, что центр данного драйва является *промежуточным звеном* между центральным представлением условного сигнала второго типа и центральным представлением данного двигательного акта. Иными словами, мы предположили, что между высшими центрами драйва, расположенными в лим-

бической системе, и определенными центрами двигательной системы поведения образуются связи, благодаря которым появление данного драйва вызывает определенный инструментальный ответ.

Механизм образования этих связей можно представить себе следующим образом: возбуждение центра драйва вызывает активацию центральной двигательной системы поведения. Если на этом фоне вызвать какое-то движение так, чтобы оно совпало с прекращением драйва, то между двумя соответствующими центрами образуется условная связь, в то время как другие движения, выполненные при действии драйва, подвергаются ретроактивному торможению. При пищевых условных рефлексах второго типа прекращение драйва голода происходит ввиду того, что пищевой безусловный агент (акт еды) тормозит центр драйва. При оборонительных условных рефлексах второго типа инактивация драйва страха достигается прекращением условного сигнала страха сразу же после выполнения инструментального ответа.

Таким образом, наша концепция предполагает, что условные рефлексы второго типа могут формироваться и в дальнейшем вызываться только на основе определенного драйва и что для их образования и сохранения необходимо, чтобы сразу после инструментального ответа происходило уменьшение или торможение драйва (что равноценно появлению антидрайва).

Поскольку инструментальный ответ можно рассматривать как надежный индикатор драйв-рефлекса (условного или безусловного), описанные нами раньше отношения между драйв-рефлексами и исполнительными рефлексами можно легко продемонстрировать опытами с совместным применением условных рефлексов первого и второго типа.

Так как в пищевой деятельности существует однонаправленный антагонизм между исполнительными пищевыми рефлексами и драйв-рефлексами голода, то его существование отражается и на взаимоотношениях между классическими и инструментальными условными рефлексами. Если исполнительные условные рефлексы превалируют над условным рефлексом голода, то инструментальный ответ при этом бывает слабым, а слюноотделение обильным. И наоборот, если условный рефлекс голода доминирует над исполнительным условным рефлексом, то инструментальный ответ оказывается сильным и стойким, а слюноотделение слабым. В общем оказывается, что предъявление пищи частыми и малыми порциями способствует образованию инструментальных реакций, даже если они нерегулярно подкрепляются, тогда как большие порции пищи, подаваемые через большие промежутки времени, регулярно совпадающие с предъявлением условного раздражителя, благоприятствуют образованию классических условных рефлексов. Полное разделение условного рефлекса голода, выражающегося в инструментальной реакции, и исполнительного условного рефлекса, выражающегося в слюноотделении, осуществимо, если оба условных сигнала не перекрываются.

Поскольку при оборонительной деятельности драйв-рефлекс и исполнительный рефлекс не антагонистичны, условный сигнал первого типа может вызывать ранее выработанную инструментальную реакцию. Однако если животное научилось избегать отвергаемого раздражителя, совершая инструментальную реакцию, классический исполнительный условный рефлекс довольно скоро угасает, тогда как инструментальный условный рефлекс может сохраняться неограниченно долго. Отсутствие угашения условного рефлекса страха, вызываемого условным сигналом второго типа, при правильной методике избегания объясняется тем, что инструментальный ответ оказывается сильным условным сигналом чувства облегчения и тем самым образует барьер, разделяющий первоначальный условный сигнал страха и состояние облегчения.

В следующей главе будет показано, что связи, образующиеся между центрами эмотивной системы и представительством двигательных актов, не могут целиком объяснить механизм условных рефлексов второго типа. Не менее важную роль в их формировании и проявлении играют и прямые ассоциации между внешними условными сигналами и двигательной системой поведения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Павлов И. П., Лекции о работе больших полушарий, Поли. собр. соч., Т. 4, гл. 13, Изд-во АН СССР, М., 1951.
2. Hess W. R., The Functional Organization of the Diencephalon, New York and London, Grune and Stratton, 1957.
3. Papez J. W., A proposed mechanism of emotion, Arch. Neurol. Psychiat. (Chicago), 38, 725—743 (1937).
4. Anand B. K., Brobeck J. R., Hypothalamic control of food intake in rats and cats, Yale J. Biol. Med., 24, 123—140 (1951).
5. Magoun H. W., The Waking Brain, Springfield, Ill., Charles C. Thomas, 1958. (Г. Мэгун, Бодрствующий мозг, изд-во «Мир», М., 1965.)
6. Moruzzi G., Magoun H. W., Brain stem reticular formation and activation of the EEG, Electroenceph. Clin. Neurophysiol., 1, 455—473 (1949).
7. Wyrwicka W., Dobrzecka C., Tarnecki R., Elaboration of alimentary conditioned reflex type II with the use of electrical stimulation of the hypothalamus, Bull. Acad. Pol. Sci., Ser. Sci. Biol., 8, 109—111 (1960).
8. Olds J., Milner P., Positive reinforcement produced by electrical stimulation of septal area and other regions of rat brain, J. Comp. Physiol. Psychol., 47, 419—427 (1954).
9. Deutsch J. A., The Structural Basis of Behavior, Chicago, University of Chicago Press, 1960.
10. Howarth C. I., Deutsch J. A., Drive decay; The cause of fast «Extinction» of habits learned for brain stimulation, Science, 137 (№ 3523), 35—36 (1962).
11. Delgado J. M. R., Roberts W. W., Miller N. E., Learning motivated by electrical stimulation of the brain, Am. J. Physiol., 179, 587—593 (1954).
12. Miller N. E., Kessen M. L., Reward effects of food via stomach fistula compared with those of food via mouth, J. Comp. Physiol. Psychol., 45, 555—564 (1952).
13. Epstein A. N., Teitelbaum P., Regulation of food intake in the absence of taste, smell and other oropharyngeal sensation, J. Comp. Physiol. Psychol., 55, 753—759 (1955).
14. Teitelbaum P., Appetite, Proc. Am. Physiol. Soc., 108, 464—472 (1964).
15. Sheffield F. D., Wulff J. J., Backer R., Reward value of copulation without sex drive reduction, J. Comp. Physiol. Psychol., 44, 3—8 (1951).
16. Wyrwicka W., Dobrzecka C., Tarnecki R., The effects of electrical stimulation of the hypothalamic feeding centre in satiated goats on alimentary conditioned reflexes type II, Acta Biol. Exp. Vars., 20, 121—136 (1960).
17. Fonberg E., Transfer of the conditioned avoidance reaction to the unconditioned noxious stimuli, Acta Biol. Exp. Vars., 22 (№ 4), 251—258 (1962).
18. Скипин Г. В., О механизме образования условных пищевых рефлексов, изд-во «Советская наука», М., 1947.
19. Konorski J., Wyrwicka W., Research into conditioned reflexes of the second type I. Transformation of conditioned reflexes of the first type into conditioned reflexes of the second type, Acta Biol. Exp. Vars., 15, 193—204 (1950).
20. Ellison G. D., Konorski J., Salivation and instrumental responding to an instrumental CS pretrained using the classical conditioning paradigm, Acta Biol. Exp. Vars., 26, 159—165 (1966).
21. Wyrwicka W., Studies on motor conditioned reflexes. V. On the mechanism of the motor conditioned reaction, Acta Biol. Exp. Vars., 16, 131—137 (1952).
22. Wyrwicka W., Zagadnienie mechanizmu warunkowej reakcji ruchowej. (The problem of the mechanism of the conditioned motor reaction.), Acta Physiol. Pol., 3, 39—62 (1952). (Английское и русское резюме.)
23. Ellison G. D., Konorski J., Separation of the salivary and motor responses in instrumental conditioning, Science, 146 (№ 3647), 1071—1072 (1964).
24. Ellison G. D., An investigation of the relations between salivary and motor responses during instrumental performance, Acta Biol. Exp. Vars., 25, 297—315 (1965).
25. Wolf K., Properties of multiple conditioned reflex type II activity, Acta Biol. Exp. Vars., 23, 133—150 (1963).
26. Mowrer O. H., Learning Theory and Behavior, New York, Wiley, 1960.

27. Ellison G. D., Williams D. R., Conditioned salivation during FI and FR lever — pressing for food. Paper presented at Eastern Psychological Association meetings, Philadelphia, 1962.
28. Брегадзе А. Н., К вопросу выработки оборонительного условного рефлекса у собак, Труды Ин-та физиологии АН Грузинской ССР, 9, 43—59 (1953).
29. Fonberg E., 1953, неопубликованные данные.
30. Солтысик С., Studies on the avoidance conditioning. I. Differentiation and extinction of avoidance reflexes, Acta Biol. Exp. Vars., 20, 171—182 (1960).
31. Солтысик С., Ковальская М., Studies on the avoidance conditioning. I. Relations between cardiac (type I) and motor (type II) effects in the avoidance reflex, Acta Biol. Exp. Vars., 20, 167—170 (1960).
32. Скипин Г. В., О физиологических механизмах, лежащих в основе образования оборонительных условных рефлексов, журн. «Выш. нервн. деятельность», 7, 877—888 (1957).
33. Скипин Г. В., О взаимодействии различных форм двигательных оборонительных условных рефлексов у животных, журн. «Выш. нервн. деятельность», 9, 429—435 (1959).
34. Skinner B. F., The Behavior of Organisms, New York, Appleton—Century, 1938.
35. Gallistel C. R., Motivation effects in self-stimulation, J. Comp. Physiol. Psychol., 62, 95—101 (1966).

СТРУКТУРА ДУГИ УСЛОВНОГО РЕФЛЕКСА ВТОРОГО ТИПА

1. ВВОДНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

В предыдущей главе было показано, что *движущей силой* инструментальных реакций являются эмоциональные факторы, или драйвы, которые не только обеспечивают формирование определенных условных рефлексов второго типа, но и оказываются необходимыми для их последующего проявления. Более того, данный драйв, вызывая данную инструментальную реакцию, определяет, какой именно инструментальный акт должен быть произведен. Выше (гл. VIII, разд. 7) мы привели данные в пользу того, что инструментальная реакция вызывается действием именно того драйва, который уменьшается после выполнения этой реакции.

Однако возникает вопрос, зависят ли условные рефлексы второго типа только от эмоциональных факторов, под влиянием которых эти рефлексы возникли, или же существуют другие агенты, которые также определяют появление в данный момент того или иного инструментального акта.

Следующие общие соображения привели нас к предположению о существовании таких агентов, определяющих как формирование, так и проявление инструментальных реакций. Мы полагаем, что эти агенты играют важную роль в жизни животных и человека.

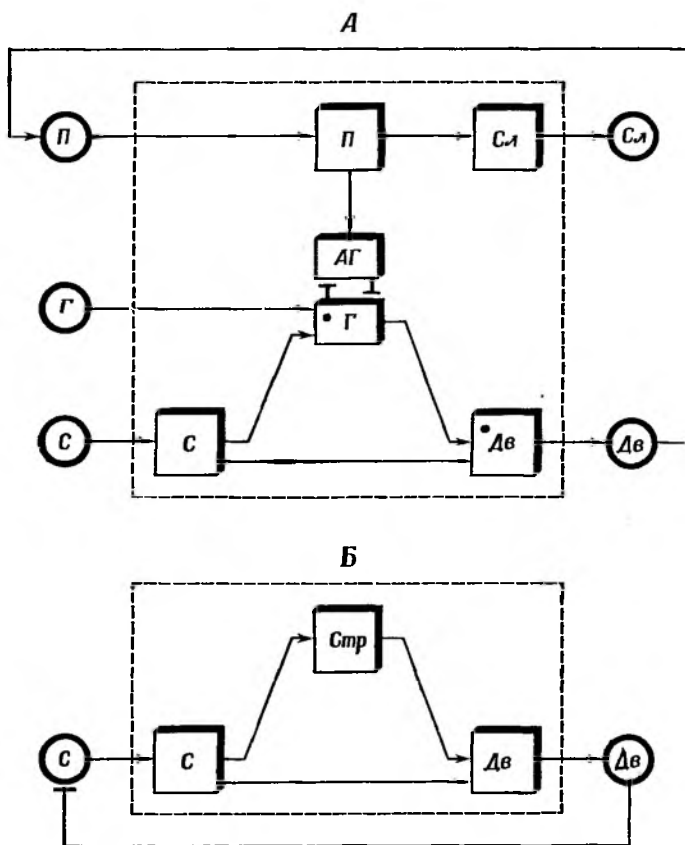
Если анализировать свое собственное двигательное поведение, а также поведение наших домашних животных, можно видеть, что у каждого индивидуума для удовлетворения определенного драйва имеется большее количество инструментальных актов. Различные акты осуществляются при различных внешних условиях; кроме того, различные акты производятся в одной и той же обстановке, если один из них оказывается неэффективным. Вот наиболее типичный пример. Кошка поступает по-разному в случаях, когда пища лежит непосредственно перед ней, когда она видит кусок мяса за пределами клетки, в которой она сидит, когда она видит, что пища находится на столе, или когда она ощущает запах мыши. В первом случае она хватается пищу, во втором — пользуется передней лапой, в третьем — прыгает на стол, в четвертом — крадется и прыгает на добычу. Отметим, что наши собственные способы препровождения пищи в рот не менее разнообразны: мы выполняем совсем несхожие инструментальные акты, когда едим бутерброд, суп, второе или кисть винограда.

Поэтому, хотя данный драйв, несомненно, может вызвать все имеющиеся для его удовлетворения инструментальные акты, выполнение в данный момент именно данного движения в большой степени определяется внешней обстановкой, в которой находится субъект.

Принимая это во внимание, мы видим, что для определения того, какая именно инструментальная реакция будет вызвана данным условным сигналом второго типа, наша схема, представленная на фиг. 83, оказывается недостаточной. Мы должны допустить, что центр условного сигнала связан с центром инструментального движения не только через посредство центра драйва, но также и минуя его. Новые схемы, отражающие это, представлены на фиг. 91 и 92.

Приняв существование «прямых» связей между центром условного сигнала и центром движения, мы сразу же обнаруживаем, что они яв-

ляются именно теми связями, которые были подробно описаны в гл. V (разд. 5), где мы писали о людях. Однако там мы мало касались связей между эмотивным мозгом и кинестетическим гнозисом, откладывая их рассмотрение до момента описания инструментальных условных рефлексов; зато вопрос о связях различных экстероцептивных гностических



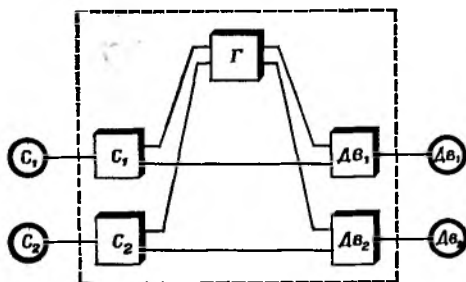
Фиг. 91. Усложненная блок-схема условного рефлекса второго типа.

А. Пищевой условный рефлекс второго типа. Б. Оборонительный условный рефлекс второго типа. Различие между этой схемой и предыдущей заключается в том, что здесь центр условного сигнала (С) связан с центром инструментального движения (Дв) не только через центр драйва (Г и СТГ соответственно), но и прямо.

полей с кинестетическими гностическими полями, участвующими в двигательных актах рук и рта, нами обсуждался весьма подробно. Мы предложили гипотезу, состоящую в том, что эти интергностические ассоциации основаны главным образом на аксо-соматических синаптических контактах, тогда как менее «специфические» ассоциации между гностическими полями и центрами драйва основаны на аксо-дендритных облегчающих связях. Так ли это в действительности или нет — не известно, но в отношении инструментальных актов разумно допустить, что прямые связи между центром условного сигнала и центром движений играют определяющую роль, устанавливая, какое именно движение может появиться в данной обстановке; в то же время связи между центром драйва и центром движения играют активизирующую роль, облегчая выполнение уже определенного движения. Нужно еще раз вспомнить, что в тех случаях, когда эти определяющие связи (которые устанавливаются главным образом условнорефлекторно) еще отсутствуют, как, напри-

мер, у новорожденного, действие драйва вызывает хаотическое поведение, связанное с общей активацией всей двигательной системы поведения.

В настоящей главе будет обсуждаться главным образом функциональное значение каждой из двух ветвей дуги условного рефлекса второго типа (условный сигнал — драйв — движение, условный сигнал — движение) и их взаимоотношения. В частности, мы будем рассматривать: 1) совместное действие сигналов, передающихся по обоим каналам на двигательный центр (или, точнее, на кинестетические нейроны), ответственный за данный инструментальный акт; 2) механизм избирательно-



Фиг. 92. Блок-схема двух условных рефлексов второго типа, выработанных при одном и том же драйве.

C_1 , C_2 — рецепторы и центры двух условных сигналов второго типа; $ДВ_1$, $ДВ_2$ — центры и эффекторы инструментальных ответов.

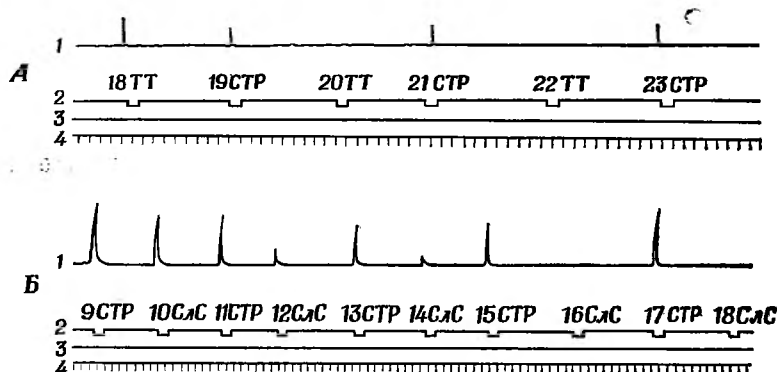
сти связей «условный сигнал — движение», определяющих соответствующий инструментальный акт; 3) тормозные процессы, развивающиеся при угашении или дифференцировке инструментальных условных рефлексов.

2. СОВМЕСТНОЕ ДЕЙСТВИЕ ОПОСРЕДОВАННЫХ И ПРЯМЫХ СВЯЗЕЙ ПРИ ИНСТРУМЕНТАЛЬНЫХ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСАХ

Есть достаточно оснований полагать, что для проявления выработанной инструментальной реакции необходимо совместное действие прямых связей между центрами условного сигнала и движения, а также связей, опосредованных центром драйва. В отсутствие связей условный сигнал — движение животное «не знает», что именно нужно сделать для удовлетворения действующего драйва, тогда как в отсутствие связей условный сигнал — драйв — движение у него отсутствует «мотивация» для выполнения движения, определяемого связями условный сигнал — движение.

В обычных экспериментальных условиях, когда в определенной обстановке вырабатывается данная инструментальная реакция (при наличии или в отсутствие спорадического условного раздражителя), оба эти типа связей образуются параллельно. Если роль условного сигнала выполняет данная обстановка (как в эксперименте III в гл. VIII или как это бывает в опытах с применением ящика Скиннера), животное обучается выполнять в этой обстановке данное движение непрерывно, останавливаясь лишь на время исполнительных актов. Однако при действии того же драйва в обстановке, отличной от данной, оно никогда не будет совершать этого движения. В отсутствие драйва движение не будет производиться и в данной обстановке, что указывает на недостаточность действия одних только связей между условным сигналом и движением.

Положение оказывается более сложным, если движение выполняется в ответ на спорадический условный сигнал. Как показано в предыдущих главах, животное обучается сначала производить движение в ответ на всю обстановку в целом из-за образования связей как между центром условного сигнала (обстановка) и драйвом, так и между центром условного сигнала (обстановка) и движением. Однако позднее, когда ослабление драйва после выполнения движения начинает происходить только после спорадического условного сигнала, характер влияния обстановки меняется. Это происходит из-за того, что драйв (страха или голода) в



Фиг. 93. Скорость угашения условных рефлексов второго типа, выработанных на различные условные сигналы.

Запись иллюстрирует последние стадии угашения; цифры обозначают номера последовательных предъявлений.

А. Угашение условного рефлекса на специфическое тактильное раздражение (СТР) и на тактильное раздражение туловища (ТТ). Б. Угашение условного рефлекса на специфический тактильный раздражитель и слуховой сигнал СлС. 1 — поднимание ноги; 2 — условные сигналы; 3 — пищевое подкрепление; 4 — время (каждое деление 5 сек).

интервалах между сочетаниями становится слабее из-за образования классического условного антидрайв-рефлекса на обстановку (см. гл. VII). Это ослабление драйва предотвращает появление инструментальной реакции, хотя первоначально выработанные связи между условным сигналом (обстановка) и движением сохраняются. Именно это является причиной того известного факта, что безусловный раздражитель, данный в интервале между сочетаниями, «растормаживает» данный драйв и вызывает появление выработанных движений.

В соответствии с законом силы условного сигнала, чем сильнее спорадический условный сигнал, тем более сильным оказывается вызываемый им драйв-рефлекс и тем более интенсивным инструментальный ответ. Однако, поскольку условный сигнал и инструментальное движение связаны двояким образом, можно поставить эксперимент таким образом, чтобы усиленной оказалась только связь условный сигнал — движение, а сила связи условный сигнал — драйв — движение осталась неизменной.

Эксперимент состоял в следующем. Для получения пищевого подкрепления собака должна была ставить на кормушку правую переднюю лапу в ответ на спорадические слуховые раздражители (зуммер, метроном и т. д.), ритмическое тактильное раздражение туловища и ритмическое тактильное раздражение дистальной части правой передней лапы, которое далее мы будем называть «специфическим тактильным раздражением» [1, 2].

Оказалось, что в то время, как в обычных экспериментах различий в инструментальных реакциях на эти раздражители почти не выявлялось, при специальных тестах картина оказалась иной.

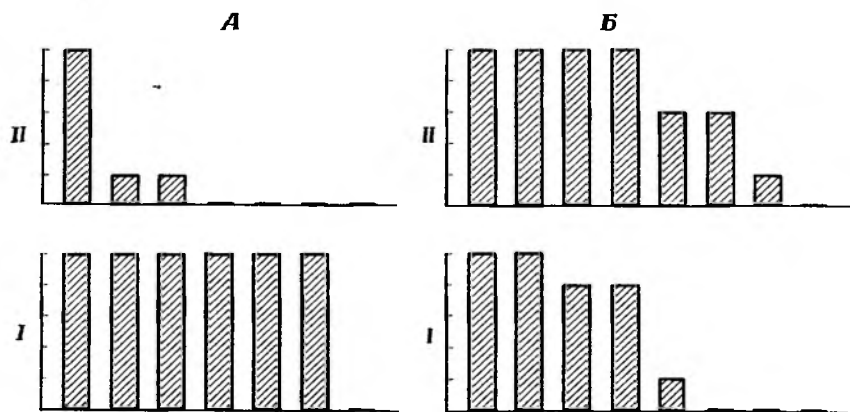
Во-первых, было обнаружено, что если перед опытом собаку накормить, то инструментальный ответ на специфическое тактильное раздражение еще сохраняется, тогда как ответ на слуховые раздражители и на тактильное раздражение туловища исчезает. Подобно этому при параллельном (остром или хроническом) угашении условных рефлексов на слуховой раздражитель, на тактильное раздражение туловища и на



Фиг. 94. Линия разреза между сенсорной и двигательной корой у собаки.

специфическое тактильное раздражение угашение рефлекса на последний раздражитель оказывается более медленным, чем на два первых (фиг. 93).

Мы предположили, что необычайно медленное исчезновение условного рефлекса на специфический тактильный раздражитель при угаше-



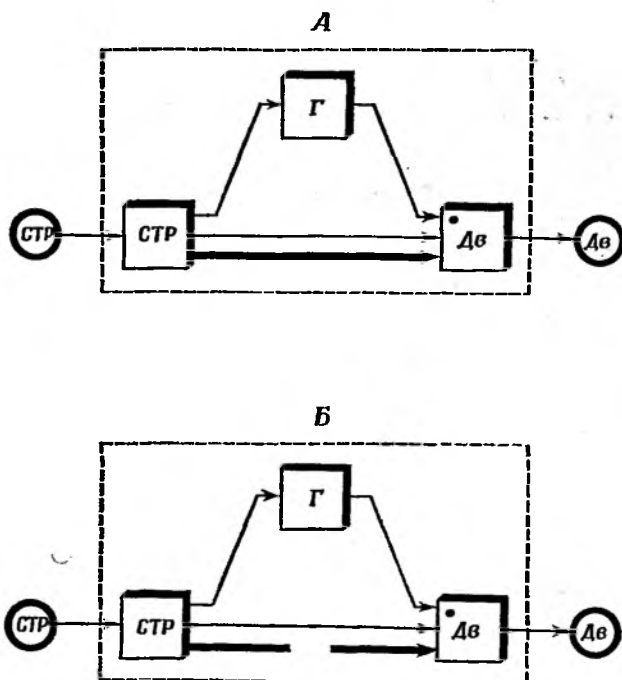
Фиг. 95. Скорость угашения условных рефлексов второго типа на специфический тактильный (I) и на слуховой (II) раздражитель до (А) и после (Б) разделения сенсорной и двигательной коры.

Каждый столбец означает количество правильных ответов в группе из пяти предъявлений. Отмечается быстрое угашение условного рефлекса на слуховой сигнал и очень медленное угашение на специфический тактильный раздражитель до операции и частично обратные соотношения после операции.

нии, а также при насыщении животного связано с существованием особенно сильных связей между нейронами, соответствующими специфическому тактильному раздражению, и нейронами центра движения. Предположительным анатомическим субстратом такого рода связей могут быть U-образные волокна, связывающие сенсорную и двигательную зоны коры. Исходя из этого предположения, мы произвели рассечение этих волокон в зоне представительства передней конечности (фиг. 94).

Результаты этой операции оказались поразительными. Инструментальные реакции на специфический тактильный раздражитель и на контрольные слуховые раздражители не пострадали, и могло показаться, что операция совсем не повлияла на условные рефлексы второго типа. Однако при пробе с насыщением и при хроническом угашении

обнаружилось, что специфический тактильный раздражитель полностью утратил свою необычную рефлексогенную силу и не отличался теперь в этом отношении от контрольных раздражителей (фиг. 95). Вследствие этого можно утверждать, что в данном случае нам удалось выявить небольшую часть дуги условного рефлекса второго типа, ответственную



Фиг. 96. Схема дуги условного рефлекса второго типа на специфический тактильный раздражитель.

СТР — рецептор и центр специфического тактильного раздражителя; Г — центр голода; Дв — двигательный центр и эффектор. Имеется дополнительный путь для прямой связи между СТР и Дв (А), который перерезается при разделении сенсорной и двигательной зон (Б).

за особую силу этого рефлекса, в случае когда его вызывает специфический тактильный раздражитель (фиг. 96).

Из этих экспериментов можно сделать очень важный общий вывод. Оказывается, что, несмотря на совершенно различное значение связей условный сигнал — движение и условный сигнал — драйв — движение, из которых первые относятся к категории гностических, а вторые — к эмотивным, эффект их объединенного действия зависит от общей силы. Если связи условный сигнал — движение относительно слабы, то, чтобы вызвать инструментальную реакцию, связи условный сигнал — драйв — движение должны быть достаточно сильными, и, наоборот, если связи условный сигнал — движение очень сильны, то инструментальная реакция может обнаружиться, несмотря на слабость драйва, который должен ее облегчать. Этот важный принцип можно выразить в психологических терминах таким образом: чем легче выполнение данного движения (из-за наличия ассоциаций между внешними раздражителями и этим движением), тем более слабой может быть мотивация, вызывающая это движение.

Таким образом, мы приходим к выводу, что сила драйва отнюдь не единственный фактор, определяющий интенсивность инструментального ответа. Фактически эта интенсивность определяется произведением (не

только в логическом, но и в алгебраическом смысле) плотности потока импульсов, приходящих в центр движения по каналам условный сигнал — движение и драйв — движение. Если в одном из этих каналов плотность потока импульсов равна нулю, то тогда инструментальная реакция не возникает. Если же она отлична от нуля, хотя и очень мала, то это может быть компенсировано большей плотностью потока импульсов, идущих по другому каналу.

В заключение нам хотелось бы привлечь внимание к одному любопытному факту, с которым мы регулярно сталкивались в наших экспериментах (фиг. 95). Если у собаки выработан инструментальный условный рефлекс на слуховой раздражитель и на специфический тактильный раздражитель, то рефлекс на последний обнаруживает тенденцию подавлять рефлекс на первый раздражитель [1]. Например, мы часто обнаруживали, что выработать условный рефлекс второго типа на слуховой раздражитель очень трудно, и даже практически невозможно, если уже выработан рефлекс на специфический тактильный раздражитель. На фиг. 95 этот тормозный эффект выявляется в виде исключительно легкого угашения рефлекса на слуховой раздражитель перед операцией. Любопытно, что после пересечения волокон между сенсорной и двигательной корой параллельно с «нормализацией» рефлекса на специфический тактильный раздражитель исчезает и его подавляющее влияние на другие рефлексы.

3. ЗАВИСИМОСТЬ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ ВТОРОГО ТИПА ОТ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ ОБСТАНОВКИ

В предыдущем разделе было упомянуто, что если условный рефлекс второго типа выработан в данной обстановке, то при действии того же драйва, но совсем в другой обстановке заученный инструментальный ответ не возникает. Это подтверждается следующим экспериментом, который поставила Вырвицка [4].

Собаку помещали в обычную камеру и вырабатывали у нее инструментальный пищевой условный рефлекс — в ответ на звук флейты она должна была класть правую переднюю лапу на кормушку. После упорочения следующий этап проводили в другом помещении, где стояли только стол и стул экспериментатора (тест-ситуация). Ежедневно собаке разрешали свободно бегать по комнате в течение 10 мин без предъявления ей каких бы то ни было раздражителей. Затем давали звук флейты и звук трещотки; последний никогда раньше не предъявлялся. Как показано в табл. 6, трещотка вызывает только ориентировочную реакцию, тогда как флейта вызывает совершенно четкую реакцию, отражающую драйв голода, но без тенденции произвести заученное движение.

Аналогичные эксперименты были выполнены на других собаках с оборонительными условными рефлексами второго типа. В этих экспериментах животное обучалось поднимать заднюю лапу в ответ на свисток, чтобы избежать удара током. Затем собаку помещали в тест-ситуацию, где условный сигнал вызывал только реакцию страха, но без попыток поднять конечность.

Только тогда, когда в тест-ситуацию был перенесен ряд существенных элементов первоначальной экспериментальной обстановки (например, ящик с кормушкой), собака начинала выполнять выработанное движение.

Другая серия экспериментов Вырвицкой касалась соотношений между условными рефлексами второго типа, выработанными в различной обстановке [5]. Обстановка 1 — обычная камера для выработки

Таблица 6

Влияние нового раздражителя и условного раздражителя второго типа в «индифферентной» обстановке [4]

Время	Раздражитель	Реакция
Протокол № 1		
1 мин 30 сек	Звук трещотки, 15 сек (ранее никогда не предъявлялся)	Слабая ориентировочная реакция в направлении источника звука; затем собака продолжает бегать по комнате
3 мин	Звук флейты, 15 сек (пищевой условный сигнал второго типа)	Собака подходит к флейте, нюхает ее, виляет хвостом, ставит передние лапы экспериментатору на колени
Проткол № 2		
5 мин	Звук трещотки, 15 сек (ранее никогда не предъявлялся)	Слабая ориентировочная реакция в первые секунды; затем собака продолжает ходить по комнате
7 мин	Свисток, 15 сек (оборонительный условный сигнал второго типа)	Собака почти сразу же бросается к стене, поджимает хвост и сидит у стены

условных рефлексов, в которой собака находилась в станке и получала пищу из кормушки. В условиях обстановки 2 собака стояла на полу в комнате, а экспериментатор бросал ей кусочки хлеба. В обстановке 1 собаку обучали производить движение $Dв_1$ в ответ на сигнал C_1 , а в обстановке 2 — движение $Dв_2$ в ответ на сигнал C_2 . После упрочения обеих реакций производилось тестирование C_1 в обстановке 2 и C_2 в обстановке 1.

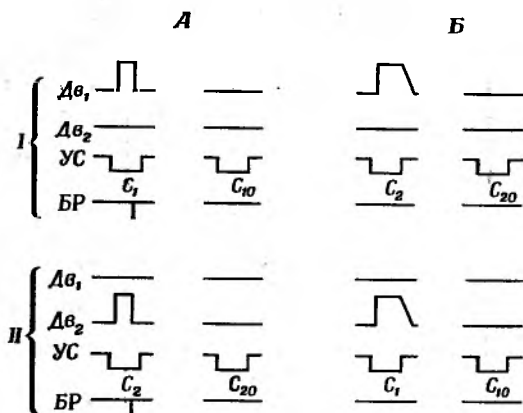
Результаты оказались однозначными. Условный раздражитель, примененный в «чужой» для него обстановке, вызывал короткую ориентировочную реакцию, а затем то движение, которое обычно вызывалось в этой обстановке. Однако, если в обстановке 1 выработать дифференцировку, не подкрепляя раздражитель C_{10} , сходный с раздражителем C_1 , то дифференцировка эта сохранится и в обстановке 2. А именно в обстановке 2 C_1 вызывает $Dв_2$, а раздражитель C_{10} после короткого периода растормаживания продолжает оставаться отрицательным. Сказанное представлено в виде схемы на фиг. 97.

Все эти эксперименты весьма поучительны. Они показывают, что условные сигналы второго типа — как положительные, так и отрицательные, как привлекающие, так и отвергаемые, — будучи предъявлены в совсем другой обстановке, не утрачивают своей значимости в отношении соответствующего *драйва*. Положительные пищевые условные сигналы второго типа продолжают вызывать драйв голода, отрицательные — вызывают антидрайв голода, а отвергаемые условные сигналы второго типа вызывают драйв страха. Однако двигательные проявления этих драйвов различны и определяются спецификой данной обстановки или скорее характером предшествовавшего опыта, который был испытан животным в этой или подобной обстановке.

Как объяснить эти факты?

В соответствии с общими принципами образования ассоциаций, если животное обучается производить определенное движение при данном драйве, то между обстановкой и этим движением образуется ассоциа-

ция. Так, в обстановке 1 животное подготовлено к выполнению движения $Дв_1$, а в обстановке 2 — к движению $Дв_2$. Выполнение этих движений происходит только при действии условного сигнала, вызывающего драйв. Вследствие этого *любой* условный сигнал второго типа, вызывающий данный драйв, в обстановке 1 будет вызывать движение $Дв_1$, а при действии его в обстановке 2 — движение $Дв_2$. Вместе с тем условный сигнал, связанный с другим драйвом или с антидрайвом, не сможет вызвать ни одно из этих движений.



Фиг. 97. Отношения между пищевыми условными рефлексами второго типа, выработанными в разной обстановке.

I — обстановка 1, *II* — обстановка 2. $Дв_1$ — инструментальная реакция, выработанная в обстановке 1, $Дв_2$ — в обстановке 2. $С_1$ и $С_2$ — соответствующие положительные условные сигналы: $С_{10}$, $С_{20}$ — отрицательные условные сигналы. А. Нормальный опыт соответственно в разной обстановке 1 и 2. Б. Условный сигнал из обстановки 2 предъявляется в обстановке 1, и наоборот. Видно, что $С_2$ в обстановке 1 вызывает $Дв_1$, а $С_1$ в обстановке 2 — $Дв_2$. Оба отрицательных условных сигнала, предъявленные в обеих обстановках, сохраняют свое тормозное значение.

Некоторые фармакологические препараты (например, кураре [6] или пентобарбитал [7]) могут выполнить ту же роль, какую играет окружающая обстановка при определении характера предстоящей инструментальной реакции. В экспериментах с этими веществами обнаружались те же правила, которые были выявлены Вывицкой в экспериментах с условными рефлексами второго типа, которые вырабатывались в различной обстановке. Можно предположить, что при действии этих веществ на центральную нервную систему наступает резкое изменение состояния ряда воспринимающих структур, а это сильно меняет тот рецептивный фон, на котором вырабатывается условный рефлекс. Вследствие этого введение (или не введение) данного вещества оказывается сильнейшим фактором, определяющим, какое именно движение животное выполняет в данной ситуации.

4. ДИФФЕРЕНЦИРОВКА МЕЖДУ ДВУМЯ ДВИГАТЕЛЬНЫМИ РЕАКЦИЯМИ, ПОДКРЕПЛЯЕМЫМИ ОДНИМ БЕЗУСЛОВНЫМ РАЗДРАЖИТЕЛЕМ

Переходим к рассмотрению следующей проблемы, касающейся взаимоотношений между двумя (и более) инструментальными реакциями, вырабатываемыми на разные условные сигналы второго типа, в одной обстановке и при одном драйве. В американской литературе эту методику определяют как «различительное обучение». Следует, однако, помнить, что мы называем различием чисто перцептивный процесс, когда различают два сходных раздражителя, в то время как использование уже воспринятого различия между двумя условными сигналами

для образования ассоциаций именуем дифференцировкой. В гл. VII (приложение) мы рассматривали павловскую дифференцировку классических условных рефлексов, когда положительный условный сигнал подкрепляется безусловным агентом, а отрицательный не подкрепляется. Ниже, в разд. 6, будет обсуждаться тот же тип дифференцировки в отношении инструментальных условных рефлексов. Здесь же речь будет идти только о дифференцировке между двумя инструментальными реакциями, которые подкрепляются одним и тем же безусловным агентом.

Дифференцировка инструментальных реакций, подкрепляемых одним и тем же безусловным агентом, принадлежит к наиболее популярным процедурам в поведенческих исследованиях. Она была введена в физиологию высшей нервной деятельности П. К. Анохиным и его сотрудниками под названием «активного выбора» [32]. В нашей лаборатории применяется как методика локомоторных реакций, почти идентичная с методикой, применяемой Анохиным, так и методика манипуляторных реакций, когда собаки обучаются ставить левую или правую переднюю лапу на кормушку в ответ на два различных условных раздражителя.

Ниже мы сделаем беглый обзор нескольких вариантов опытов, касающихся дифференцировки двигательных реакций, базируясь преимущественно на данных, полученных в нашей лаборатории. Затем мы попытаемся выяснить механизм, лежащий в основе этого явления.

1. *Дифференцировка между локомоторными реакциями «побежка направо — побежка налево»*, когда условные раздражители пространственно совмещены с местами получения пищи (метод выбора I). Для иллюстрации приведем здесь описание нашей методики, поскольку мы проводим обычно эксперименты этого рода (на собаках и кошках) как предварительный этап для выработки отсроченной реакции. Схема экспериментальной установки представлена на фиг. 106. У трех стен комнаты помещают три источника пищи. Стартовая площадка находится у четвертой стены. Условным сигналом служит зуммер или свет, действующие как раз на том месте, где стоит кормушка, к которой следует подойти в данном сочетании. Животное обучают оставаться на стартовой площадке до начала действия условного сигнала, а затем бежать к тому источнику пищи, откуда действует условный сигнал. Если животное подходит к нужной кормушке, подается пища.

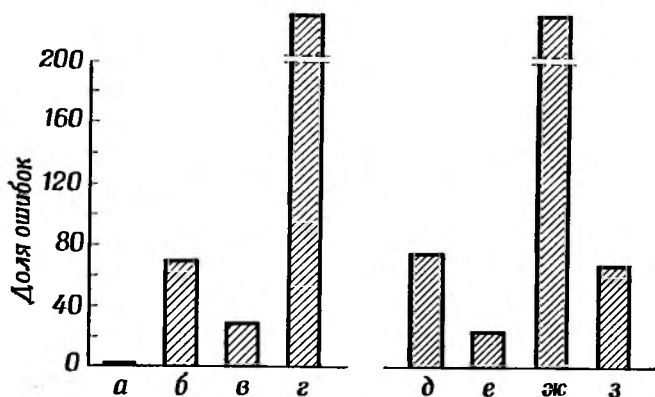
Оказалось, что задача не представляет для животного никакой трудности, даже если приходится выбирать между тремя кормушками (фиг. 98, а).

2. *Дифференцировка между реакциями «побежка направо — побежка налево» при разных источниках звука* (метод выбора II) [8—10]. Собак обучали идти к правой или левой кормушке в ответ на один и тот же звук в зависимости от того, откуда он исходил. Для этого два репродуктора помещали при стартовой площадке — один внизу, на полу, другой на высоте 2 м. Как показано на фиг. 98, б, собаку удавалось быстро научить выполнению этой задачи; после 10 опытов (180 предъявлений) частота правильных ответов достигала 90%. Таким образом, эту задачу, даже не такую простую, как предыдущую, животные решали легко.

3. *Дифференцировка между реакциями «побежка направо — побежка налево» при расположении раздражителей в направлении, противоположном месту нахождения источников пищи* (метод выбора III) [11]. При этой методике слуховой раздражитель, подаваемый справа, сигнализировал предъявление пищи слева, и наоборот. Эта задача оказалась столь же легко разрешимой для собак, как и предыдущая (фиг. 98, в).

4. *Дифференцировка между реакциями «побежка направо — побежка налево» на раздражители, действующие из одного источника* (метод

выбора IV). Бихевиористские эксперименты этого рода проводились обычно на крысах (аппарат Лэшли) и на обезьянах (висконсинский прибор) с применением зрительных раздражителей. Раздражители располагались между двумя кормушками. Один из них означал, что пища будет даваться слева, другой — что пища будет справа. Разрешимость задачи зависела от степени несходства раздражителей.



Фиг. 98. Выполнение животными различных задач по дифференцировке между двигательными реакциями.

а — «побежка направо — побежка налево» при расположении раздражителей на кормушках; б — «побежка направо — побежка налево» при расположении раздражителей в разных местах; в — «побежка направо — побежка налево» при расположении раздражителей в местах, противоположных местам расположения пищи; г — «побежка направо — побежка налево» при действии раздражителей из одного места; д — «поднятие левой конечности — поднятие правой конечности» при расположении раздражителей в разных местах; е — «поднятие левой конечности — поднятие правой конечности» при действии специфических тактильных раздражителей; ж — «поднятие левой конечности — поднятие правой конечности» при действии раздражителей из одного места; з — «поднятие левой конечности — поднятие правой конечности» на зрительный и слуховой раздражители.

Совсем другие результаты получила Лавицка, применявшая слуховые раздражители [12]. В этих экспериментах репродуктор располагался перед стартовой платформой; два тона, сильно различавшиеся по частоте (300 и 900 гц), сигнализировали соответственно о том, дается корм слева или справа. Задача оказалась для животных очень трудной (фиг. 98, г); она решалась правильно только при значительно большей разнице между тонами. Но в таком случае оказывалось, что высокий тон вызывал более сильную ориентировочную реакцию, чем низкий, и что именно это и было основой вырабатываемой дифференцировки. Если по каким-то причинам реакция на высокий тон была слабой, а на низкий — сильной, то собака чаще всего ошибалась. Как мы видим, эти данные резко отличаются от данных по павловской дифференцировке, когда один тон подкрепляется пищей, а другой — не подкрепляется. Как известно, собаки легко справляются с этой задачей и способны распознавать тоны значительно более близкой частоты. Таким образом, нам кажется, что у собак дифференцировка реакций «побежка направо — побежка налево» на тоны разной высоты (или, в более общем виде, на различные качества звука) возможна только при условии существенных различий в ориентировочной реакции, как, например, при раздражителях, действующих из разных источников [12].

5. *Дифференцировка между реакциями «поднятие правой конечности — поднятие левой конечности».* Для того чтобы выяснить, в какой мере эти закономерности, установленные в опытах с локомоторными реакциями, приложимы к манипуляционным реакциям, были поставлены следующие опыты [13, 14].

В павловской камере собак обучали поднимать правую переднюю лапу в ответ на звук метронома, расположенного непосредственно перед нею, а левую переднюю лапу — в ответ на бульканье, доносящееся сзади. Каждый день производили 8 сочетаний (четыре — с метрономом, четыре — с бульканьем) при нестереотипном их чередовании. Промежутки времени между сочетаниями равнялись примерно 1 мин.

После 12 опытов собаки научались правильно решать эту задачу в 100% случаев. Перед выполнением инструментального движения у собак наблюдалась четкая ориентировочная реакция в направлении источника раздражителя. Перед тем как поднять правую лапу, собака устремляла взгляд вперед — на метроном, а перед тем как поднять левую — оглядывалась назад, откуда доносилось бульканье.

После выработки прочной дифференцировки, когда ошибочных ответов уже не было, раздражители меняли местами: метроном ставили позади станка, а источник бульканья — впереди. При этом оказалось, что в ответ на бульканье собака поднимала правую лапу, а на звук метронома — левую.

Эти результаты весьма показательны. По поведению животных было ясно, что они «знали» о том, что звук метронома должен доноситься спереди, а звук бульканья сзади, т. е. между характером раздражителя и местом его расположения установилась прочная ассоциация. Это проявлялось, помимо всего прочего, также и в том, что при первом предъявлении раздражителя с нового места у некоторых животных была четкая ориентировочная реакция («удивление»). Однако при выборе реакции они не могли использовать информацию о качестве раздражителя; в то же время для этой же цели они свободно использовали информацию о его расположении.

В эксперименте другого типа на обе передние лапы собаки подавались ритмические тактильные раздражения («касалки»), каждое из которых вызывало инструментальную реакцию соответствующей конечности. Как показано выше (разд. 2), такие раздражители обладают большой рефлексогенной силой в отношении условных реакций второго типа с той же конечности. В описываемых экспериментах было обнаружено, что при выработке инструментального движения правой лапы на правую касалку и левой лапы на левую не встречалось никаких затруднений, а число ошибочных реакций было весьма незначительным (фиг. 98, е).

Наконец, была сделана попытка научить собак поднимать правую переднюю лапу в ответ на метроном, а левую — в ответ на бульканье, когда оба источника звука помещались перед животным. Оказалось, что эта задача, подобно аналогичной задаче с локомоторными реакциями, оказалась исключительно трудной (фиг. 98, ж). Положение, однако, менялось, если один из раздражителей был слуховым (бульканье), а другой — зрительным (ритмический свет). В этом случае задача решалась легко и дифференцировка между движениями правой и левой конечности отличалась стабильностью (фиг. 98, з) [15].

Все эти эксперименты показывают, что результаты выработки дифференцировки между двумя двигательными реакциями при одном подкреплении можно разделить на следующие три категории:

1. В некоторых случаях выработка двух различных условных рефлексов второго типа не представляет для животного никакой трудности, поскольку инструментальные реакции не обнаруживают тенденции замещать друг друга. В таком случае обе реакции становятся специфическими уже после короткой дифференцировочной тренировки или даже совсем без нее. Происходит это при следующих условиях: а) две локомоторные реакции («побежка направо — побежка налево») вырабатываются на раздражители, указывающие направление движения; б) два

инструментальных условных рефлекса, состоящих в поднимании одной и другой конечности, вырабатываются на тактильные раздражители одноименных конечностей и в) два инструментальных условных рефлекса вырабатываются в различной экспериментальной обстановке.

2. В других случаях выработка двух различных условных рефлексов второго типа при одном и том же подкреплении, хотя и возможна, но происходит не сразу, а требует более или менее длительной дифференцировочной тренировки. Происходит это при следующих условиях: а) в качестве условных сигналов второго типа применяются зрительные раздражители (эксперименты, выполненные на крысах и обезьянах методом выбора); б) условные раздражители имеют разные модальности; в) в качестве условных сигналов второго типа применяются слуховые раздражители, источники которых находятся в разных местах (эксперименты с локомоторными и манипуляторными реакциями на собаках и обезьянах).

3. Наконец, бывают случаи, когда выработка двух различных условных рефлексов второго типа при одном и том же подкреплении крайне трудна или же практически невозможна. Это бывает, когда в экспериментах на собаках в качестве условного раздражителя применяются раздражители, различающиеся между собой лишь качественно, а не по характеру вызываемой ими ориентировочной реакции.

Как объяснить эти различные результаты?

Наиболее приемлемым представляется предположение, что нейроны центра условного сигнала и нейроны центра инструментальной реакции связаны друг с другом потенциальными связями различной силы. Если эти связи сильны (категория 1), то действующие связи между этими центрами при соответствующей тренировке образуются очень быстро, и поэтому выработка соответствующих инструментальных реакций не представляет трудностей (фиг. 92). В двух случаях причина существования особенно сильных связей условный сигнал — движение понятна. Во-первых, когда условный сигнал совпадает по направлению с местом кормления (метод выбора I), естественная ориентировочная реакция на источник этого раздражителя *суммируется* с локомоторной условной реакцией на пищу, поскольку обе они имеют одно и то же направление. Во-вторых, когда условными сигналами служат специфические тактильные раздражители, они сами по себе оказываются подпороговыми в отношении рефлекса сгибания соответствующей конечности¹ и поэтому их действие суммируется с инструментальной реакцией. Третий случай, когда инструментальная реакция оказывается тесно связанной с обстановкой, в которой она вырабатывалась, представляется нам менее ясным. Причина этой связи должна быть выяснена в специальных опытах.

В категории 2 положение несколько иное. «Естественные» связи между центром условного сигнала и центром заученного движения не так сильны, как в предыдущей категории. Поскольку центр драйва, общий для обоих условных рефлексов, связан с обоими движениями и поскольку прямые связи между условным сигналом и соответствующим движением еще не выработаны, животное легко ошибается и совершает «ошибочные» движения. Причину таких ошибок найти легко. Они возникают при временном преобладании одного из движений над другими, вследствие ряда случайных факторов, таких, например, как первое сочетание в данном опыте, наличие нескольких предыдущих успешных

¹ Действительно, тактильное раздражение передней поверхности лапы вызывает у животного, которое подвешено в станке, рефлекс постановки лапы. И хотя у стоящего на полу животного этот рефлекс подавлен, подпороговые раздражения все же активируют двигательную область коры.

реакций и т. д. Действительно, на начальных стадиях выработки животное часто выполняет одну и ту же реакцию в ряде последовательных сочетаний, независимо от того, какой из раздражителей применялся (ошибки типа персеверации). Только спустя некоторое время собака обучается *не выполнять* неправильную реакцию на данный условный сигнал и таким образом решает поставленную перед ней задачу (фиг. 99, А).

Наконец, в категории 3 животное не в состоянии усвоить дифференцировку между двумя двигательными реакциями. Это можно объяснить, допустив, что между нейронами данного условного сигнала и нейронами представительства данного движения отсутствуют потенциальные связи, которые способствовали бы выработке дифференцировки (фиг. 99, Б). Вследствие этого животное хотя и различает четко два условных сигнала, но не в состоянии использовать эту свою способность для решения задачи, т. е. для того, чтобы установить, какой из раздражителей какому движению соответствует. (В этом отношении животное подобно больному со зрительно-слуховой афазией, который различает слова; символизирующие данные объекты, и объекты сами по себе, но который не в состоянии усвоить, какое слово какому объекту соответствует; см. гл. V, разд. 2.)

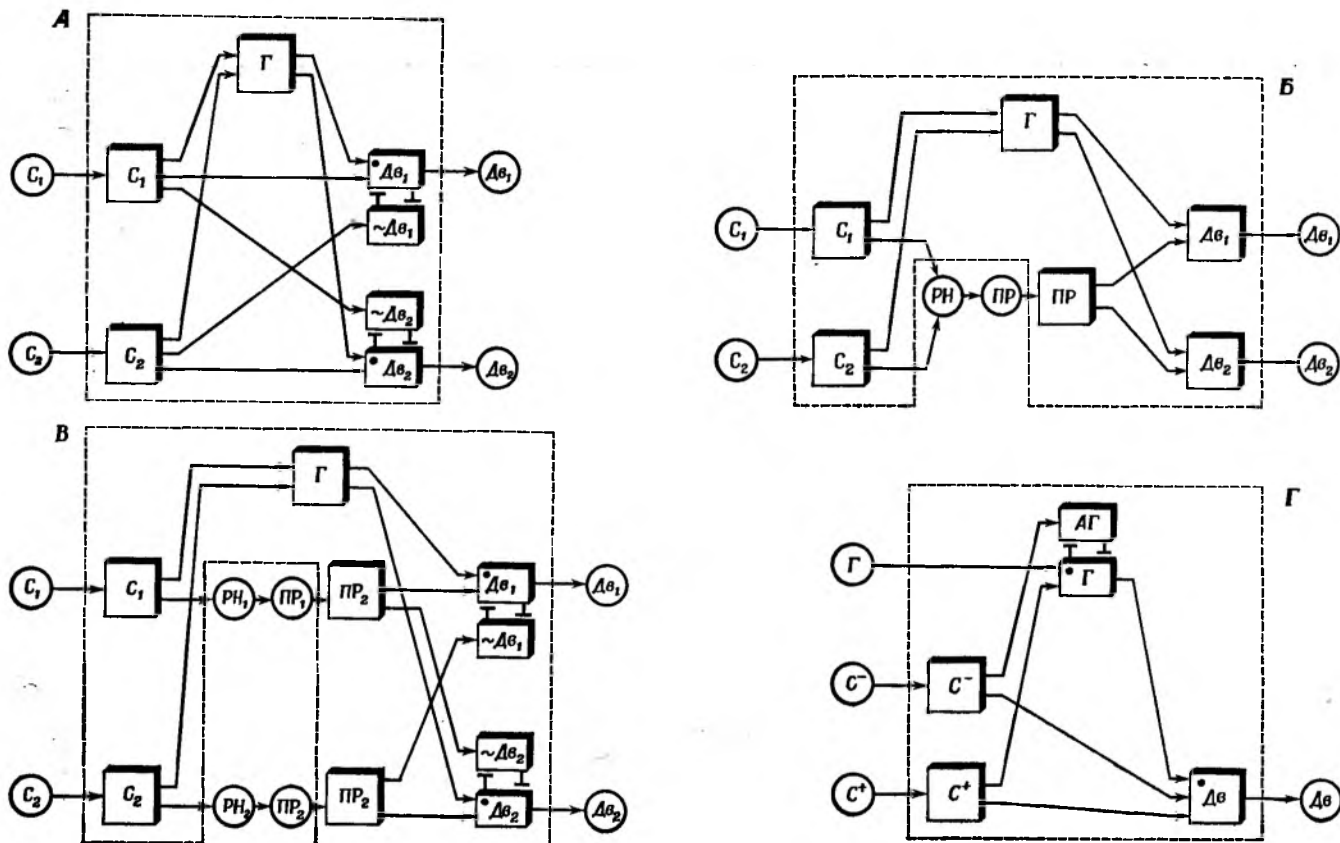
Как показали наши эксперименты, несмотря на наличие у собак прекрасной и тонкой способности к различению звуков, они не могут применять эту способность в задаче дифференцировки двух двигательных реакций, что, по-видимому, связано с отсутствием у них потенциальных связей между слуховым и кинестетическим анализаторами. Вместе с тем у собаки могут формироваться ассоциации между различными раздражителями внутри кинестетического анализатора, в частности между кинестезией данной ориентировочной реакции и кинестезией данной инструментальной реакции. Вследствие этого когда перед животным встает задача дифференцировки двух двигательных актов в ответ на разные слуховые раздражители, собака не будет решать задачу прямо, поскольку это ей недоступно, а будет основывать свое решение на различии ориентировочных реакций, вызываемых двумя раздражителями (фиг. 99, В). Эта задача проста, когда раздражители по-разному расположены в пространстве, но она значительно усложняется и решить ее не всегда удается, если оба раздражителя действуют из одного места.

В случае же дифференцировки между подкрепляемым и неподкрепляемым раздражителями положение оказывается совсем иным. Оба дифференцируемых раздражителя действуют на центр голода: положительный раздражитель активизирует этот центр, а отрицательный — тормозит его вследствие активации центра антидрайва. Поскольку слуховой анализатор имеет обширные связи с лимбической системой, возможна очень тонкая степень дифференцировки без какой бы то ни было помощи со стороны кинестетического анализатора (фиг. 99, Г).

5. ДИФФЕРЕНЦИРОВКА МЕЖДУ ДВУМЯ ДВИГАТЕЛЬНЫМИ РЕАКЦИЯМИ ПРИ РАЗНЫХ ПОДКРЕПЛЕНИЯХ

До сих пор мы рассматривали проблему дифференцировки инструментальных условных рефлексов при их подкреплении одним и тем же безусловным раздражителем. Теперь мы перейдем к рассмотрению взаимоотношений между инструментальными реакциями, выработанными на основе разных подкрепляющих агентов.

К сожалению, вопрос, который мы собираемся обсуждать, не подвигался до сих пор систематическому анализу. Хотя в нашем распоря-



Фиг. 99. Различные механизмы дифференцировки.

Γ — центр голода; AG — центр антидрайва голода; C_1, C_2 — рецепторы и центры условных сигналов; Dv_1, Dv_2 — центры и эффекторы инструментальных реакций; $\sim Dv_1, \sim Dv_2$ — антагонистичные инструментальным реакциям; RH, RH_1, RH_2 — рефлексы нацеливания на условные сигналы; PR, PR_1, PR_2 — рецепторы и центры проприоцептивных раздражений, вызванных этими рефлексами; C^+, C^- — рецепторы и центры положительных и отрицательных условных сигналов. Точки в квадратах обозначают процессы, происходящие внутри центральной нервной системы. А. Простая дифференцировка между Dv_1 и Dv_2 . Б. Невозможность образования дифференцировки между Dv_1 и Dv_2 из-за отсутствия прямых связей между центрами условных сигналов и центрами инструментальных движений. В. Дифференцировка между Dv_1 и Dv_2 основанная на различии рефлексов нацеливания, вызываемых каждым из условных сигналов. Г. Для сравнения дается дифференцировка между драйвом и отсутствием драйва.

жении и имеется много отдельных экспериментальных данных по частным случаям образования дифференцировки гетерогенных условных рефлексов второго типа, их недостаточно для того, чтобы прийти к сколько-нибудь надежному выводу относительно их механизма. Поэтому в настоящее время мы не можем предложить никакого обоснованного решения этой важной проблемы; единственное, что мы можем сделать, — это выдвинуть несколько гипотез, которые могут стать отправными пунктами для будущих исследований.

Общая проблема, которая стоит сейчас перед нами, заключается в следующем. Из всего изложенного относительно инструментальных условных рефлексов ясно, что осуществление инструментальной реакции возможно тогда и только тогда, когда налицо детерминирующие факторы, определяющие, какое движение должно быть произведено, и запускающие факторы, дающие команду к его выполнению. Однако четкое разделение этих двух типов факторов еще не производилось. В частности, у нас нет ясного ответа на важный вопрос, является ли данный драйв запускающим фактором только для тех инструментальных актов, которые были выработаны при его действии, или же однажды выработанная инструментальная реакция может быть вызвана также и действием других драйвов.

Из наших экспериментов следует, что если в данной обстановке вырабатываются два различных условных рефлекса второго типа на два разных условных сигнала при действии соответственно драйва голода и драйва страха, то взаимный обмен инструментальными ответами бывает скорее исключением [16, 17]. Из этого можно сделать вывод, что каждый из этих драйвов играет роль мощного *детерминирующего* фактора в выборе конкретного двигательного акта, причем эта его роль не зависит от его запускающей функции, которая может быть совершенно неспецифической.

Более убедительными оказались эксперименты Жерницкого и Экеля [18], в которых собак обучали выполнять разные инструментальные акты для получения пищи и для получения воды. У голодного животного, которое не испытывало жажды, вырабатывали инструментальный условный рефлекс на пищу. Когда же оно хотело пить, но было сыто, вырабатывали условный рефлекс на воду. И пищу, и воду давали из одной и той же кормушки и подавали из контейнера автоматически. Никаких других сигналов, которые определяли бы характер движения (кроме голода и жажды), не давалось.

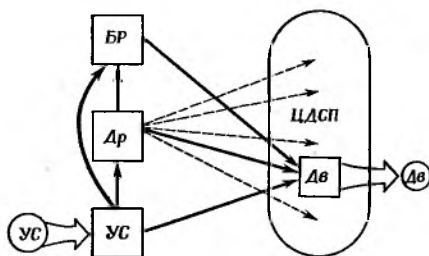
Оказалось, что в таких условиях дифференцировка между двумя инструментальными реакциями представляет большие трудности и требует длительной тренировки. У некоторых животных так и не удалось добиться 100%-ного уровня правильных ответов. А в отдельных случаях, когда после серии опытов с жадью следовал опыт с голодом, то вместо «пищевых» движений часто появлялись движения, связанные с жадью, и наоборот. Кроме того, если данное движение не подкреплялось, то за ним неизменно следовало другое движение.

Поскольку голод и жажду следует рассматривать как различные драйвы, такой взаимный обмен инструментальными актами доказывает, что по крайней мере в сфере положительных драйвов *запускающий* фактор не связан специфически с определенным драйвом.

Отсутствие специфичности запускающих факторов при инструментальных условных рефлексах подтверждается и нашим повседневным опытом. Действительно, многие прочные инструментальные реакции, такие, например, как открывание закрытой двери, вставание со стула ~~или~~ определенные локомоторные акты, могут определяться любым драйвом в зависимости от обстановки, в которой они производятся. То же отно-

сится и к поведению собаки, которая может цапать лапами закрытую дверь под действием самых различных драйвов.

Все эти, пусть фрагментарные, сведения заставляют нас думать, что запускающим фактором, «приказом» для проявления любого инструментального акта, является *неспецифическая активация двигательной системы поведения*, которая осуществляется через аксо-дендритные синаптические контакты. Эта активация может быть вызвана любым драйвом и не обязательно именно тем, под действием которого данная инструментальная реакция сформировалась. Какое именно из множества имеющихся инструментальных движений будет выполнено в данный момент, полностью зависит от детерминирующих факторов, т. е. от тех



Фиг. 100. Окончательный вариант блок-схемы дуги условного рефлекса второго типа. УС — условный сигнал второго типа и его центральное представительство; Др — центральное представительство данного драйва; БР — центральное представительство безусловного раздражителя; ЦДСП — центральная двигательная система поведения; Дв — инструментальная реакция и ее центральное представительство (включая кинестезию). Сплошные стрелки — специфические связи между центрами, пунктирные стрелки — неспецифические связи (облегчающие), двойные стрелки — связи между рецептивной поверхностью и центром и между центром и эффектором. Можно видеть, что центр драйва имеет специфические определяющие связи с центром определенного инструментального ответа и неспецифические связи со всей ЦДСП.

раздражителей, которые прямо или косвенно связаны с данным движением. Эта ассоциация устанавливается между теми агентами, которые действуют во время инструментального обучения, и движением, прекращающим драйв, под влиянием которого обучение происходит. Предполагается, что в основе соответствующих связей лежат аксо-соматические синаптические контакты.

Мы различаем следующие три категории детерминирующих факторов (фиг. 100):

1. Условные сигналы второго типа. Как показано в предыдущем разделе этой главы, между группами гностических нейронов представительства этих сигналов и группами нейронов представительства кинестезии двигательных актов возникают действующие связи.

2. Драйвы, под контролем которых вырабатываются данные условные рефлексы. В гл. IV (разд. 5) мы уже указывали на образование связей между определенными группами эмотивных нейронов, с одной стороны, и определенными кинестетическими гностическими нейронами и гностическими нейронами других модальностей — с другой. Поэтому мы предполагаем, что драйв, который связан с образованием инструментального условного рефлекса, играет при этом двойную роль: во-первых, через аксо-дендритные синаптические контакты он обеспечивает общую активацию всей системы поведения; во-вторых, его нейроны связываются через аксо-соматические контакты с кинестетическими нейронами представительства определенного двигательного акта.

3. Гностическое представительство безусловного раздражителя, участвующего в данном инструментальном условном рефлексе. Как говорилось в гл. V, определенные эмоции прочно связаны с раздражителями, их вызывающими. Так, условнорефлекторный драйв голода, возникший

у собаки в экспериментальной обстановке, несомненно активизирует группу нейронов представительства вида и запаха пищи. Точно так же условнорефлекторный драйв страха активизирует группу нейронов, представляющих гностические аспекты действующего отвергаемого агента, например вкуса кислоты или ощущения укола.

Таким образом, если в данной обстановке вырабатываются два инструментальных ответа на два различных условных сигнала при разных драйвах, то детерминирующая роль каждого из этих условных сигналов не ограничивается лишь их собственными качествами. Этой цели служат также и соответствующие условные драйв-рефлексы, вызываемые этим условным сигналом, и образ безусловного раздражителя, возникающий под влиянием соответствующего драйва.

Второй и третий из перечисленных факторов несомненно имеют даже более важное значение, чем первый. Мы знаем, например, что выработать два инструментальных условных рефлекса на два разных тона при разных драйвах весьма просто, тогда как выработать эти два условных рефлекса при одном и том же драйве почти невозможно. Это происходит потому, что в последнем случае дифференцировка инструментальных реакций основывается *только* на качестве обоих условных сигналов, тогда как при разных драйвах ей способствуют также различия как между ними, так и между подкрепляющими агентами.

В этой связи стоит упомянуть об экспериментах Фонберг, которой легко удалось выработать две различные реакции избегания на два различных условных сигнала, каждый из которых сигнализировал «свой» неприятный безусловный агент [19]. Такая дифференцировка вряд ли была бы возможна, если бы подкрепление осуществлялось одним и тем же безусловным агентом. В экспериментах Фонберг раздражителями, способствующими дифференцировке, были различные образы безусловных раздражителей (т. е. различные группы гностических нейронов, активируемых через ассоциации), тогда как драйв страха был общим для обоих инструментальных рефлексов.

6. ПРОБЛЕМА ТОРМОЖЕНИЯ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ ВТОРОГО ТИПА

Построив модель дуги условного рефлекса второго типа, которая определяет основные свойства этого типа поведения, мы обратимся теперь к рассмотрению модели *тормозных* условных рефлексов второго типа, которые можно выработать, изменив соответствующим образом методику эксперимента. Для начала следует напомнить, что, когда мы в гл. VII анализировали условные рефлексы первого типа, мы указывали на отсутствие данных, которые свидетельствовали бы об образовании *тормозных* связей между соответствующими центрами. Мы выдвинули положение, что так называемые тормозные условные рефлексы — это либо рефлексы на отсутствие безусловного раздражителя, либо условные антидрайв-рефлексы, другими словами, это тоже возбуждающие условные рефлексы, но подкрепляющиеся такими агентами, которые вызывают торможение соответствующих центров безусловных раздражителей и драйвов. Сейчас мы посмотрим, применимы ли все эти закономерности к условным рефлексам второго типа.

Рассматривая нашу модель условного рефлекса второго типа (фиг. 91), легко увидеть, что тормозный процесс может оказывать свое действие в следующих звеньях рефлекторной дуги.

Во-первых, в соответствии со взглядами, развиваемыми в этой книге, связи между центром драйва и центральным представительством данного двигательного акта устанавливаются только тогда, когда двигательный акт ведет к ослаблению драйва, либо потому, что драйв тор-

мозится исполнительной реакцией, либо потому, что устраняется раздражитель, вызывающий страх. Если же после инструментальной реакции ослабление данного драйва не наступает, возникают другие двигательные акты, а первоначальная реакция подвергается ретроактивному торможению. Поэтому мы будем называть выработку такого рода тормозных условных рефлексов второго типа образованием *ретроактивного торможения*.

Во-вторых, мы неоднократно подчеркивали, что если пищевой условный сигнал второго типа систематически не сопровождается пищей, то он в конце концов становится условным сигналом антидрайва голода, а условный драйв-рефлекс голода оказывается при этом реципрокно заторможенным. Вследствие этого условный сигнал не способен вызвать данной инструментальной реакции. Выработку такого рода торможения мы назовем *торможением драйва*.

В-третьих, выработка тормозного условного рефлекса второго типа может произойти при торможении самого двигательного акта по пути от центра условного раздражителя. Ниже мы увидим, что такой вид торможения действительно существует. Это так называемое *торможение двигательного акта*.

Теперь рассмотрим все три способа получения торможения, анализируя ситуации, в которых каждый из них проявляется наиболее отчетливо:

1. *Ретроактивное торможение*. На этом виде торможения основывается такое важное явление, как дифференцировка двух инструментальных реакций или их переделка с коррекцией внутри каждого сочетания. При этом способе обучения основным является то, что неправильные инструментальные реакции, выполненные в присутствии условного сигнала второго типа, не сопровождаются удовлетворением драйва. Вследствие этого животное производит другие движения. Если одно из этих движений начнет сигнализировать ослабление драйва, то после ряда подобных сочетаний животное научится выполнять его сразу же по предъявлении данного условного сигнала.

Большинство экспериментов по переделке инструментальных рефлексов было выполнено на крысах и обезьянах по методике двойного выбора. В такой обстановке животные имели возможность производить два двигательных акта, например идти направо или идти налево. Один из этих актов делали инструментальной реакцией, которая вела либо к получению пищи, либо к избеганию удара электрическим током. Затем ситуация менялась таким образом, что выученная реакция больше не вызывала ослабления драйва, а другая — вызывала. После ряда сочетаний животное переставало производить первую реакцию, а вместо этого начинало осуществлять вторую.

Тот же принцип действует и в случае, когда животное обучают по-разному реагировать на два разных раздражителя с коррекцией внутри сочетаний. Во многих типах подобных экспериментов животное обучается правильно реагировать после некоторого количества проб и ошибок, т. е. выполняя сначала ошибочное, а затем правильное движение. В таком случае первое движение ретроактивно тормозится вторым движением, вследствие чего это второе движение начинает осуществляться сразу же по предъявлении данного условного раздражителя.

Наиболее убедительной иллюстрацией этого типа торможения могут служить эксперименты Брегадзе и Фонберг [19—21] по оборонительным условным рефлексам второго типа. Эти авторы показали, что оборонительные условные рефлексы легко можно угасить или отдифференцировать, если действие условного сигнала не прекращается в момент выполнения движения, а длится еще какое-то время и затем прекращается

независимо от того, что делает животное. Согласно нашим представлениям, этот факт объясняется тем, что заученное движение не сопровождается более ослаблением драйва страха и поэтому ретроактивно подавляется следующими за ним движениями. По наблюдениям Солтысика и Зелинского, обычно первоначальная инструментальная реакция заменяется какой-нибудь тонической активностью, которая длится до конца действия условного раздражителя [22].

2. *Торможение драйва.* Посмотрим теперь, что происходит, когда пищевой условный рефлекс второго типа угасает вследствие неподкрепления или когда вырабатывают дифференцировку, не подкрепляя раздражитель, сходный с данным условным раздражителем (пища — отсутствие пищи) (фиг. 99, Г). Можно ожидать, что на начальных этапах угашения будет обнаруживаться тенденция к ретроактивному торможению инструментальной реакции, поскольку последняя не будет ослаблять драйва голода, вызванного условным сигналом. Однако эта стадия весьма слабо выражена либо вовсе не существует, так как основной процесс, который в данном случае происходит, — это угашение условного рефлекса голода, вызванного условным сигналом. Это происходит потому, что неподкрепление раздражителя пищей ведет к постепенному развитию в ответ на него условного антидрайв-рефлекса, вследствие чего инструментальный условный рефлекс исчезает. Лучшим доказательством правильности этого рассуждения являются результаты экспериментов Вывицкой [23], часто воспроизводимые в нашей лаборатории. Вывицка обнаружила, что после хронического или острого угашения пищевого условного рефлекса второго типа на какой-то условный сигнал восстановление рефлекса легко происходит сразу же при возобновлении подкрепления. Другими словами, для восстановления инструментального рефлекса нет необходимости его заново вырабатывать, поскольку этот рефлекс обнаруживается спонтанно, когда условный сигнал снова начинают подкреплять пищей. Этот факт показывает, что в данном случае торможение двигательного акта происходит не на пути от условного сигнала к движению, ибо тогда восстановление угашенного условного рефлекса второго типа было бы возможно лишь путем его повторной выработки.

Тот факт, что угашение условного рефлекса второго типа осуществляется путем торможения драйва, а не самого движения, можно объяснить следующим образом. Как указывалось в предыдущих разделах, ассоциация между условным сигналом и движением представлена связями, установившимися между нейронами этого сигнала и кинестетическими нейронами представительства данного движения. Из сказанного следует, что поскольку движение производится в ответ на условный сигнал, эта ассоциация сохраняется независимо от наличия или отсутствия пищи. Итак, если в процессе угашения двигательная реакция исчезает, то происходит это потому, что из центра драйва в кинестетический центр больше не поступают импульсы. Поэтому, если на этом раннем этапе угашения подкрепить условный сигнал, то условный драйв-рефлекс восстанавливается и движение немедленно возобновляется.

Можно ожидать, что ситуация окажется совершенно иной в случае перетренировки угашения. Поскольку в таком случае движение систематически не следует за условным сигналом, образуется ассоциация между этим раздражителем и отсутствием движения. Легко предвидеть, что в этом случае условный рефлекс второго типа не восстановится при простом возобновлении подкрепления.

Экспериментальные данные по этому вопросу, хотя и немногочисленные, подтверждают такое предположение. В то время как в опытах Вывицкой восстановление угашенной инструментальной реакции происхо-

дило сразу же после ее исчезновения, в некоторых экспериментах, проведенных Швейковской [24], угашение было сильно «перетренировано». В этом случае инструментальный рефлекс спонтанно не восстанавливался — его приходилось заново вырабатывать.

Таким образом, нам представляется, что в процессе угашения условного рефлекса второго типа участвуют все три механизма торможения. На ранних стадиях угашения может иметь место ретроактивное торможение, вызванное тем, что чувство голода длится и после выполнения движения. Далее условный рефлекс голода, выработанный на условный сигнал, может постепенно исчезнуть, заменяясь условным антидрайв-рефлексом голода, и, наконец, если угашение продлевается и на период времени после исчезновения движения, то происходит торможение двигательного акта. Если первый тормозный механизм является гипотетическим, то два других доказаны соответствующими экспериментами.

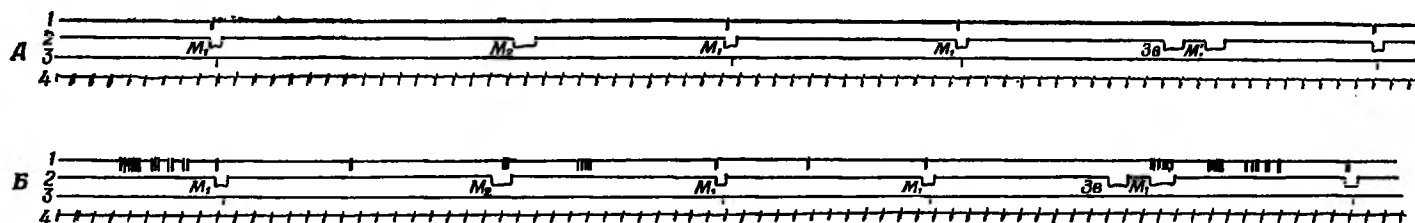
Следует отметить, что тот же механизм торможения драйва может действовать при условных рефлексах избегания, когда условный сигнал продлевается и не совпадает с инструментальным движением. Как показано в предыдущей главе, после такого удлинения условного раздражителя может произойти торможение драйва страха, о чем свидетельствует отсутствие учащения сердечного ритма (фиг. 89). Это происходит чаще всего в тех случаях, когда угашению подвергается не первичный, а вторичный условный сигнал, поскольку при этом драйв страха не очень силен (см. гл. IX, разд. 5). В других случаях доминирует ретроактивное торможение.

В гл. VII подчеркивалось, что условный антидрайв-рефлекс контролируется эмотивными полями высшего порядка, принадлежащими к определенным субсистемам антидрайва, с которыми соответствующие внешние раздражители образуют условные связи (фиг. 3 и 4). Из этого предположения следует, что удаление этих полей должно привести к нарушению или полному исчезновению соответствующих условных антидрайв-рефлексов, оставляя драйв-рефлекс незатронутым. Это нарушение может остаться незамеченным, если данный раздражитель был с самого начала условным сигналом антидрайва (см. гл. VII, разд. 5). Если же он «переделан» в антидрайв-сигнал из драйв-сигнала, то нарушение условного антидрайв-рефлекса будет сильнее выражено.

Эксперименты полностью подтверждают это предположение [22]. При пищевом подкреплении собак обучали положительным и отрицательным условным рефлексам второго типа. Отрицательные условные рефлексы вырабатывались на раздражители, подобные положительным условным сигналам, и на комплексы из условного тормоза и условного сигнала. Интервал между условным раздражителем и условным тормозом удлиняли до нескольких секунд. После упрочения положительных и отрицательных условных рефлексов производилось удаление префронтальной области (ограниченное предсильвиевой бороздой).

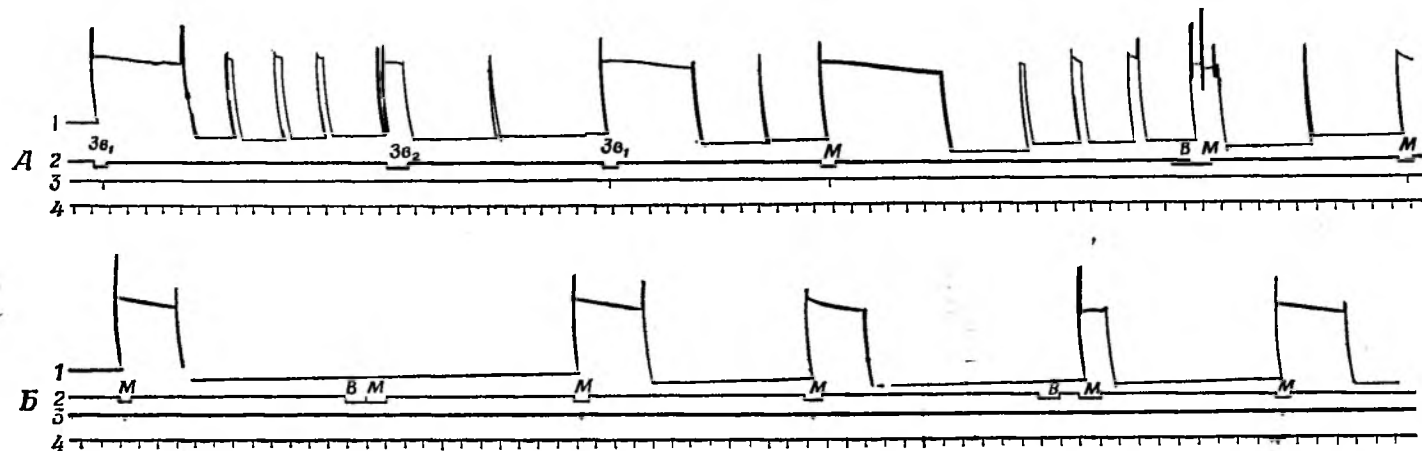
После операции общее поведение животных не изменялось, но их условнорефлекторная деятельность оказывалась нарушенной. Положительные условные рефлексы оставались нормальными, а отрицательные полностью растормаживались (фиг. 101). Животные производили также много межсигнальных инструментальных движений, чего никогда не наблюдалось до операции. Вместе с тем условный тормоз, который был первоначально отрицательным условным сигналом, после операции не вызывал инструментальной реакции.

По мере послеоперационной тренировки условнорефлекторная деятельность постепенно улучшалась. Сначала исчезали межсигнальные реакции, а затем и ответы на отрицательные условные сигналы. Чем более тонкой была дифференцировка, тем труднее было восстановить



Фиг. 101. Нарушение инструментальных условных рефлексов у собаки после удаления префронтальной области.

1 — инструментальная реакция (лай); 2 — условный сигнал (M_1 , M_2 — метроном); Зв — звонок, условный тормоз; З — пищевое подкрепление; 4 — отметка времени (5 сек). А. До операции. Собака выполняет инструментальную реакцию (лает) только на положительный раздражитель и молчит при дифференцировочном условном сигнале и при тормозном комплексе. Б. После удаления префронтальной области. Собака лает в межсигнальных интервалах в ответ на отрицательный раздражитель, а также на положительный раздражитель, когда ему предшествует условный тормоз. Последняя реакция расторможена сильнее, чем первая. Характерно, что сам условный тормоз (первичный отрицательный условный сигнал) не вызывает лая. Положительные условные рефлексы не изменились.



Фиг. 102. Постепенное восстановление условных рефлексов при повторном обучении собаки после удаления префронтальной области.

1 — инструментальная реакция (собака ставит правую переднюю лапу на кормушку); 2 — условные сигналы (Зв₁⁺ — звонок, Зв₂ — другой звонок), М — метроном, В — вертушка (условный тормоз); 3 — пищевое подкрепление; 4 — время (5 сек). А. Вскоре после операции животное сильно расторможено; инструментальные движения появляются в межсигнальных интервалах на дифференцировочный условный сигнал (Зв) и на положительный условный сигнал (метроном), следующий непосредственно после условного тормоза (вертушки). Б. Спустя полтора месяца; межсигнальные движения отсутствуют. Тормозный комплекс не расторможён в тех случаях, когда условный сигнал следует сразу же после условного тормоза, но продолжает оставаться расторможённым при интервале между ними 5 сек. Даже в первый период после операции условный тормоз сам по себе не вызывал инструментальной реакции. Условные рефлексы на положительные условные сигналы остались нормальными. Длительность двигательной реакции на положительные условные сигналы (в сравнении с отрицательными условными сигналами) обусловлена тем, что у животного была привычка в течение всего времени еды держать лапу на кормушке. Опускание лапы означает, таким образом, окончание приема пищи.

отрицательный условный рефлекс (фиг. 102). Это восстановление может быть связано либо с тем, что поле антидрайва голода разрушалось не полностью (действительно, чем обширнее было повреждение, тем сильнее оказывалось растормаживание), либо с компенсацией дефекта каким-то другим полем.

Дальнейшие исследования показали, что главное поле, ответственное за торможение драйва голода у собак, находится в медиальной части префронтальной области [28]. У обезьян аналогичные нарушения тормозных инструментальных рефлексов были обнаружены после удаления орбитальной поверхности лобных долей [29].

Представленные результаты почти не нуждаются в комментариях. При выработке дифференцировки нейроны представительства отрицательного раздражителя образуют связи как с драйв-нейронами, так и с антидрайв-нейронами голода с преобладанием связей последнего типа. Разрушение антидрайв-нейронов ведет к растормаживанию условного драйв-рефлекса. Чем сильнее связи между нейронами условного сигнала и драйв-нейронами, тем сильнее эффект растормаживания. Если же связи между нейронами условного сигнала и драйв-нейронами отсутствуют (как это имеет место в случае с первично отрицательным условным сигналом), растормаживания не происходит.

3. *Торможение двигательного акта.* Можно выделить следующие ситуации, при которых имеет место данный тип торможения:

а) Случай, описанный выше, когда в процессе угашения условный сигнал более не сопровождается инструментальной реакцией из-за отсутствия драйва, который ранее вызывался данным условным сигналом. В этом случае возбуждение нейронов представительства данного условного сигнала не совпадает с возбуждением кинестетических нейронов представительства данного движения, но совпадает с возбуждением нейронов представительства антагонистического движения (или позы). В результате этого устанавливаются связи между нейронами условного сигнала и нейронами антагонистического движения, причем первичная инструментальная реакция реципрокно тормозится.

б) Торможение двигательного акта играет важную роль при выработке дифференцировки между двумя инструментальными реакциями без коррекции (фиг. 99, А, В). Как подчеркивалось в предыдущем разделе, эта дифференцировка вырабатывается в случаях, когда животное обучается не идти к «неправильной» кормушке или не делать неправильного движения в ответ на соответствующий условный сигнал. Происходит это потому, что отрицательная реакция превалирует над положительной инструментальной реакцией. Если на раннем этапе дифференцировки положительная реакция не достаточно упрочена или затормаживается вследствие генерализации, животное перестанет реагировать на условные раздражители вообще. Такой отказ встречается довольно часто в трудных случаях выработки дифференцировки двух двигательных актов.

в) Наконец, торможение двигательного акта играет существенную роль в образовании тех условных рефлексов второго типа, в которых движение, спровоцированное экспериментатором, должно тормозиться для того, чтобы избежать отвергаемого безусловного раздражителя (эксперименты IX и X в гл. VIII), или же для того, чтобы обеспечить привлекающий безусловный раздражитель (эксперимент XVII).

Приведенные данные позволяют нам заняться выяснением основного вопроса механизма торможения двигательного акта — выяснением того, образуются ли тормозные связи между центром условного сигнала и центром движения, или, как во всех других случаях внутреннего торможения, здесь имеет место возбуждение антагонистического центра.

Мы не можем дать определенный ответ на этот вопрос, но склоняемся скорее к теории единой природы внутреннего торможения, предложенной в гл. VII, и полагаем, что торможение центра, контролирующего данный двигательный акт, происходит вследствие возбуждения антагонистического центра. Напомним, что во всех наших экспериментах, связанных с торможением двигательного акта, всегда выявлялось антагонистическое движение. Если собаку обучили не брать пищу из кормушки в течение действия зуммера, так как это сопровождается отвергаемым безусловным раздражением, то действие зуммера всегда вызывает движение, направленное от кормушки (эксперимент X). Точно так же, если собаку обучили не сгибать переднюю лапу при действии метронома, поскольку сгибание препятствовало подаче пищи, то метроном начинал вызывать резкое разгибание (эксперимент XVII, фиг. 78). Напротив, после угашения этой реакции разгибание сменялось сгибанием (эксперимент XIX, фиг. 80). И наоборот, длительное угашение движения сгибания обычно ведет к появлению движения разгибания. Все эти факты несомненно подтверждают ту точку зрения, что торможение двигательного акта происходит в результате образования связей между нейронами условного сигнала и кинестетическими нейронами антагонистических движений. Итак, торможение двигательного акта подчиняется тем же общим принципам, которые управляют образованием всех ассоциаций. Иными словами, мы приходим к единой системе взглядов, приложимых к широкому диапазону процессов, протекающих в нервной системе.

7. ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ВЫВОДЫ

Эта глава была посвящена попытке создать модель дуги условного рефлекса второго типа, которая была бы основана, с одной стороны, на современных данных по нейрофизиологическим механизмам драйвов, а с другой — на новых данных из области изучения условных рефлексов второго типа.

Исходя из общих сведений о поведении животных и человека, было показано, что предположение о существовании связей, соединяющих нейроны условного сигнала с кинестетическими нейронами через посредство центра драйва, недостаточно для объяснения всех свойств условных рефлексов второго типа; приходится постулировать также наличие прямой связи между центрами условного сигнала и движения, не затрагивающей центр драйва. Показано, что только совместное действие обоих типов связей может привести к выполнению инструментальной реакции.

Хотя активация центра движения через центр драйва и прямая его активация через центр условного сигнала играют разную роль в выполнении инструментальной реакции, они могут взаимно компенсировать друг друга в том смысле, что, чем сильнее прямая активация этого центра, тем слабее может быть драйв, необходимый для появления двигательного акта. Это правило четко проявляется в тех экспериментах, где в качестве условного сигнала используется тактильное раздражение конечности, которая выполняет инструментальную реакцию. Такое раздражение оказывается очень сильным благодаря прямым связям, существующим между сенсорной и двигательной областями коры. После хирургического разъединения этих областей специфический тактильный раздражитель утрачивает свои особые свойства.

Благодаря существованию прямых связей между центром условного сигнала и центром движения можно выработать разные инструментальные реакции на разные условные сигналы второго типа при действии одного и того же драйва. В зависимости от характера применяемых раз-

дражителей на них можно выработать различные инструментальные реакции либо без всякой дифференцировки, либо же при помощи специального дифференцировочного обучения. Специальной дифференцировки не требуется в случаях, когда два условных рефлекса второго типа вырабатываются в разной обстановке или когда имеется врожденное сродство между условным сигналом и данным двигательным актом (например, прикосновение к конечности и поднимание ее). Дифференцировочное обучение необходимо в случаях, когда это сродство между раздражителем и движением отсутствует и животное должно выучить, какое именно движение при каком раздражителе следует выполнять. Однако в некоторых случаях дифференцировка между двумя двигательными реакциями при одном драйве практически невозможна, несмотря на то, что животное способно различать эти раздражители (о чем можно судить по легкости получения дифференцировки на положительный и отрицательный раздражитель). Столь различные результаты дифференцировки между двигательными реакциями зависят от того, существуют ли потенциальные связи между гностическими полями представительства данных условных сигналов и кинестетическими гностическими полями представительства инструментальных реакций. Например, было показано, что слуховой анализатор собаки не имеет, по-видимому, прямых связей с кинестетическим анализатором, и поэтому животное не способно к дифференцировке двух двигательных реакций на два чисто слуховых раздражителя, даже несмотря на то что оно легко различает самые раздражители. Между тем у собаки можно выработать такую дифференцировку на основе различий в ориентировочных реакциях, вызываемых этими раздражителями. Вследствие этого, если два даже одинаковых раздражителя действуют из разных мест камеры или если они настолько непохожи друг на друга, что вызывают разные ориентировочные реакции (например, более сильную и более слабую), то в таких случаях дифференцировка возможна.

Анализ экспериментальных фактов по дифференцировке между двумя двигательными реакциями, подкрепляемыми разнородными безусловными раздражителями, позволил нам провести более четкое разделение между детерминирующими и запускающими факторами при выработке условных рефлексов второго типа, чем это было возможно раньше. Была выдвинута гипотеза, согласно которой активация центральной двигательной системы поведения под действием любого драйва является запускающим фактором, облегчающим любую инструментальную реакцию. Вместе с тем факторами, определяющими, какая именно инструментальная реакция может быть вызвана в данный момент, являются: 1) условный сигнал, на который выработана эта реакция; 2) драйв, при котором производилась выработка; 3) гностический аспект безусловного раздражителя, участвующего в выработке инструментальной реакции. Если запускающий фактор действует на основе врожденных аксо-дендритных связей, соединяющих определенные центры драйва с двигательной системой поведения, то определяющие факторы действуют на основе приобретенных аксо-соматических контактов, соединяющих группы нейронов представительства этих факторов с нейронами представительства данного инструментального акта.

Представленная нами модель позволяет объяснить образование не только положительных, но и отрицательных условных рефлексов второго типа. Торможение условных рефлексов второго типа может основываться на трех различных механизмах. Первый — это ретроактивное торможение инструментальной реакции, наступающее в том случае, когда действие драйва не прекращается и после выполнения данной реакции. Типичным примером такого рода торможения является диф-

ференцировка двигательных реакций или их взаимная переделка с коррекцией. Второй механизм — это торможение условного драйв-рефлекса и его замена условным антидрайв-рефлексом. Этот механизм действует во всех случаях, когда инструментальная реакция, вызываемая данным условным сигналом, перестает подкрепляться привлекающим безусловным агентом. В этом случае условный драйв-рефлекс на этот раздражитель угасает, что ведет к исчезновению инструментальной реакции. Механизм торможения драйва нарушается или разрушается при удалении высших центров антидрайва. Такое удаление вызывает полное растормаживание отрицательных условных рефлексов второго типа. Третий механизм — это торможение двигательного акта, происходящее из-за установления связей между условным сигналом и антагонистическим движением. Это торможение происходит в тех случаях, когда выполнение данного движения в ответ на данный раздражитель не ведет к удовлетворению драйва, а невыполнение его — ведет. Оно происходит также при длительном угашении инструментального условного рефлекса, когда условный сигнал многократно предъявляется после исчезновения двигательной реакции.

Предполагается, что выработка торможения при условных рефлексах второго типа основана на тех же общих принципах, которые были изложены в гл. VII при анализе условных рефлексов первого типа. Они заключаются в следующем. При условных рефлексах второго типа, так же как и первого, не образуется тормозных условных связей между двумя центрами, а происходит образование возбуждающих условных связей между передающими нейронами условного сигнала и принимающими нейронами, реципрочно связанными с исходными принимающими нейронами условного рефлекса. При условных рефлексах второго типа таковыми оказываются нейроны представительства движения, антагонистичного тому, которое выполнялось первоначально в ответ на условный сигнал.

Модели, представленные в этой главе, касаются только связей между различными нервными центрами, участвующими в осуществлении условных рефлексов второго типа, а не общей организации этих центров. Организация центра драйва обсуждалась в гл. I, а организация центров восприятия — в гл. II. Организация центров двигательной системы поведения осталась почти незатронутой. Описание этой трудной и до сих пор мало изученной проблемы будет дано в следующей главе.

ЛИТЕРАТУРА

1. Dobrzecka C., Wyrwicka W., On the direct intercentral connections in the alimentary conditioned reflex type II, *Bull. Acad. Pol. Sci., Cl. II, Ser. Sci. Biol.*, 8, 373—375 (1960).
2. Dobrzecka C., Konorski J., On the peculiar properties of the instrumental conditioned reflexes to «specific tactile stimuli», *Acta Biol. Exp. Vars.*, 22 (№ 3), 215—226 (1962).
3. Dobrzecka C., Sychowa B., Konorski J., The effects of lesions within the sensory-motor cortex upon instrumental response to the «specific tactile stimulus», *Acta Biol. Exp. Vars.*, 25, 91—106 (1965).
4. Wyrwicka W., Studies on the effects of the conditioned stimulus applied against various experimental backgrounds, *Acta Biol. Exp. Vars.*, 18, 175—193 (1958).
5. Wyrwicka W., Studies on motor conditioned reflexes. VI. On the effect of experimental situation upon the course of motor conditioned reflexes, *Ibid.*, 17, 189—203 (1956).
6. Girden E., Culler E. A., Conditioned responses in curarized striate muscle in dogs, *J. Comp. Psychol.*, 23, 267—274 (1937).
7. Overton D. A., State-dependent or «dissociated» learning produced with pentobarbital, *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 57, 3—12 (1964).
8. Żawicka W., Physiological mechanism of delayed reactions. II. Delayed reactions in dogs and cats to directional stimuli, *Acta Biol. Exp. Vars.*, 19, 199—219 (1959).

9. Żawicka W., The role of stimuli modality in successive discrimination and differentiation learning, *Bull. Acad. Pol. Sci., Cl. II, Ser. Sci. Biol.*, 12, 35—38 (1964).
10. Konorski J., Some problems concerning the mechanism of instrumental conditioning, *Acta Biol. Exp. Vars.*, 24, 59—72 (1964).
11. Stepień I., неопубликованные данные.
12. Żawicka W., неопубликованные данные.
13. Dobrzecka C., Szwejkowska G., Konorski J., Qualitative versus directional cues in two forms of differentiation, *Science*, 153 (№ 3731), 87—89 (1966).
14. Dobrzecka C., Konorski J., Qualitative versus directional cues in differential conditioning. 1. Left leg-right leg differentiation to cues of a mixed character, *Acta Biol. Exp. Vars.*, 27 (№ 2) (1967) in press.
15. Dobrzecka C., Konorski J., Qualitative versus directional cues in differential conditioning. 3. Right leg-left leg differentiation to non-directional cues, *Acta Biol. Exp. Vars.*, 1967, in preparation.
16. Конорский Ю., Миллер С., Условные рефлексы двигательного анализатора, *Труды Физиол. лаборатории И. П. Павлова*, 6 (№ 1), стр. 119—278; 285—288, 1936.
17. Konorski J., O smienności ruchowych reakcji warunkowych. (Zasady przełączania korowego.) (Sur la variabilité des réactions conditionnelles motrices. [Les principes d'aiguillage cortical].) *Przegl. Fizjol. Ruchu.*, 9, 1—51 (1939).
18. Zernicki B., Ekel J., Elaboration and mutual relations between alimentary and water instrumental conditioned reflexes in dogs, *Acta Biol. Exp. Vars.*, 19, 313—325 (1959).
19. Fonberg E., On the transfer of two different defensive conditioned reflexes type II, *Bull. Acad. Pol. Sci., Cl. II, Ser. Sci. Biol.*, 9, 47—49 (1961).
20. Брегадзе А. Н., К вопросу выработки оборонительного условного рефлекса у собак, *Труды Ин-та физиологии Груз. ССР*, 9, 43—59 (1953).
21. Fonberg E., 1952, неопубликованные данные.
22. Sołtysik S., Zieliński K., Conditioned inhibition of the avoidance reflex, *Acta Biol. Exp. Vars.*, 22 (№ 3), 157—167 (1962).
23. Wyrwicka W., Studies on motor conditioned reflexes. V. On the mechanism of the motor conditioned reaction, *Acta Biol. Exp. Vars.*, 16, 131—137 (1952).
24. Szwejkowska G., Transformation of differentiated inhibitory reflexes of type II into excitatory reflexes, *Acta Biol. Exp. Vars.*, 20, 147—155 (1960).
25. Bruckowski S., Konorski J., Żawicka W., Stepień I., Stepień L., Wpływ usuwania okolic czołowych na ruchowe odruchy warunkowe u psów. (The effect of the removal of prefrontal areas of the cerebral hemispheres on the conditioned motor reflexes in dogs.) *Pr. łódz. Tow. Nauk Wydz. III* (1955), № 37 (1955).
26. Bruckowski S., The effect of the removal of frontal poles of the cerebral cortex on motor conditioned reflexes, *Acta Biol. Exp. Vars.*, 17, 167—188 (1956).
27. Żawicka W., The effect of the prefrontal lobectomy on the vocal conditioned reflexes in dogs, *Acta Biol. Exp. Vars.*, 17, 317—325 (1957).
28. Szwejkowska G., Kreiner J., Sychowa B., The effect of partial lesions of the prefrontal area on alimentary conditioned reflexes in dogs, *Acta Biol. Exp. Vars.*, 23, 181—192 (1963).
29. Bruckowski S., Dąbrowska J., Prefrontal cortex control of differentiation behavior in dogs, *Acta Biol. Exp. Vars.*, 26 (№ 4), 425—439 (1966).
30. Bruckowski S., Mishkin M., Rosvold H. E., Positive and inhibitory motor conditioned reflexes in monkeys after ablation of orbital dorso-lateral surface of the frontal cortex. In E. Gutmann and P. Hnik, eds., *Central and Peripheral Mechanisms of Motor Functions: Proceedings of the Conference held at Liblice near Prague, May 15—21, 1961*, pp. 279—284. Prague: Publ. House of the Czechoslovak Acad. of Sci., (1963).
31. Żawicka W., Mishkin M., Rosvold H. E., In preparation. The effects of prefrontal lesions on differentiation in monkeys.
32. Анохин П. К., сб. «Проблема центра и периферии в физиологии нервной деятельности», Горький, 1935.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ИНСТРУМЕНТАЛЬНОГО ДВИЖЕНИЯ

1. ВВОДНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

В предыдущих главах при рассмотрении интернейрональной организации условных рефлексов второго типа мы касались вопроса о связях между различными центрами мозга и центром двигательной реакции. Мы обнаружили, что для образования и проявления данного инструментального движения должны установиться два типа связей: связи, которые обеспечивают включение («запуск») данного движения, и связи, которые определяют, какое именно движение должно быть включено. Было сделано предположение, что связи первого типа идут от нервных клеток эмотивного мозга ко всей двигательной системе поведения, тогда как связи второго типа идут от гностических нейронов определенных анализаторов (включая и эмотивный анализатор) к гностическим нейронам кинестетического анализатора, который передает приказы исполнительным центрам. Мы не касались, однако, внутренней организации центров, управляющих движениями, участвующими в условных рефлексах второго типа, а также механизмов их действия. Именно этим вопросам и посвящается настоящая глава.

Нам предстоит ответить на следующие вопросы: 1) какие типы двигательной активности можно превратить в условные реакции второго типа, 2) какова роль кинестезии в образовании и выполнении условных реакций второго типа, 3) какова локализация и организация нервных структур, контролирующих эти реакции.

Анализируя все движения, выполняемые животными, их можно подразделить на определенные категории либо по происхождению, либо по характеру.

В зависимости от происхождения выполняемые движения можно грубо подразделить на следующие категории:

1. Движения, представляющие собой эффекты безусловных рефлексов: сгибание ноги в ответ на болевое раздражение ее, чесательные движения в ответ на специфические раздражения кожи туловища, чихание в ответ на раздражение слизистой носа, лай у собак как выражение агрессии и других драйвов.

2. Движения, представляющие собой эффекты уже выработанных инструментальных условных рефлексов. Примеры таких движений, выработанных в естественных условиях жизни: движения передних конечностей при добывании пищи, бег к месту кормления, убегание от опасности, огибание препятствия, прыгивание на приподнятые над полом предметы или спуск с них.

3. Движения под действием силы, приложенной к конечности или телу: пассивное сгибание ноги, пассивное укладывание, вызванное давлением на тело сверху и т. п.

4. Движения, вызванные электрическим раздражением нервной системы, и в особенности мозга, например, раздражением двигательной коры, хвостатого ядра и многих других центральных структур.

Эту классификацию движений нельзя назвать ни исчерпывающей, ни совершенной. Ясно, что нельзя провести четкой границы между условнорефлекторными и безусловнорефлекторными движениями. Пассивные движения могут быть либо чисто пассивными, либо с примесью миотатических рефлексов. Однако такое подразделение может послу-

жить хорошей основой для дальнейшего обсуждения проблемы инструментализации определенных движений.

По характеру двигательные акты можно подразделить на следующие группы: 1) локомоторные акты, ведущие к изменению положения животного в пространстве; 2) изолированные движения конечностей, изменяющие положение их относительно всего тела; 3) постуральные движения, меняющие положение всего тела.

Если судить по характеру движений, то все они, без сомнений, могут стать инструментальными. Действительно, при выработке условных рефлексов второго типа мы можем использовать как локомоторные акты, так и изолированные движения конечностей и изменения позы. Если же подходить с позиций происхождения движений, то проблема их инструментализации решается далеко не так просто. Взяв за основу классификацию движений по их происхождению, попытаемся определить, какие из них могут, а какие не могут быть превращены в условные реакции второго типа.

2. ИНСТРУМЕНТАЛИЗАЦИЯ РЕФЛЕКТОРНЫХ ДВИЖЕНИЙ

Превращение двигательных безусловных рефлексов в инструментальные было, пожалуй, впервые доказано Торндайком [1]. Он помещал кошку в ящик, из которого она старалась убежать. Когда у животного обнаруживался рефлекс чесания, его тотчас же выпускали или давали ему еды. Через некоторое время Торндайк заметил, что при помещении в ящик кошка сразу начинала чесаться и таким путем получала то, что ей было нужно.

Поскольку превращение различных безусловнорефлекторных движений в условные реакции второго типа является у нас в лаборатории широко принятой методикой, мы коротко опишем этот процесс, а также те изменения, которые претерпевают эти движения к моменту окончательной выработки.

В наших первых экспериментах было показано, что если сгибание конечности от удара электрического тока сопровождать пищей, то собака быстро обучается выполнять это движение инструментально (см. гл. VIII, эксперимент 1). Эта процедура неоднократно повторялась с неизменным результатом при раздражении как передней, так и задней ноги. Этот метод можно немного видоизменить, сильно сжав повязкой дистальную часть конечности. Собака сильно дергает лапой, стараясь избавиться от повязки. Если эти движения сопровождать пищей, то она вскоре обучается совершать их инструментально. Сначала она производит их только при наличии повязки, но затем давление повязки можно ослабить, а потом и убрать совсем. Характерно, что тип движений в общем остается таким же, каким он был, когда они вызывались безусловным раздражителем. Задняя лапа дергается кзади толчками точно так, как если бы она была сжата повязкой.

Рефлекс чесания — другой безусловный рефлекс, часто использующийся для выработки инструментальных рефлексов у кошек [2]. После того как животное привыкнет к экспериментальной обстановке, ему в ухо помещают комочек ваты, заставляющий кошку энергично чесать это ухо. Эти движения немедленно подкрепляются дачей кусочков мяса. В начале такого обучения между драйвом голода и рефлексом чесания наблюдаются антагонистические отношения — прекращается чесание. Однако, поскольку в таком случае пища не предъявляется, равновесие между этими реакциями восстанавливается и чесательные движения возобновляются. Через некоторое время уже можно ясно видеть, что они становятся условными сигналами первого типа на пищу, поскольку

после каждого чесания животное поворачивается к месту подачи корма. Если теперь удалить из уха вату, то животное продолжает выполнять чесательные движения, которые всегда подкрепляются пищей. На ранних этапах обучения, когда инструментальный ответ чесания уже выработался, он все-таки нуждается в облегчающем влиянии, которое обеспечивается введением в ухо ваты. Обычно это бывает в начале опыта, когда без такой помощи животное не может начать выполнение движений. Однако через несколько дней этого уже не требуется, и животное, как только попадает в экспериментальную обстановку, начинает «работать» с большой регулярностью и частотой, и первоначальный безусловный раздражитель более не требуется.

Условные псевдочесательные движения не полностью идентичны движениям, вызываемым самим безусловным раздражителем. Во-первых, животное при этом редко касается уха, а чаще всего осуществляет это движение «в пространстве». Часто утрачивается и ритмический характер движения. Таким образом, заученный двигательный ответ состоит из следующих компонентов: принятие позы, удобной для чесания уха; наклон туловища и поворот головы к задней лапе; поднимание задней ноги и вытягивание ее в направлении уха (фиг. 103, А). Поскольку для пищевого подкрепления мы обычно не требуем от животного более полного движения, то в экспериментальной обстановке постоянно выполняется именно оно. Однако, если такое движение не подкрепляется пищей, можно легко добиться более полного движения: его амплитуда увеличивается, и оно становится ритмичным.

Нужно добавить, что на первой стадии инструментального обучения, когда псевдочесательные движения еще не закреплены, кошки иногда делают и другие движения, в каком-то отношении эквивалентные чесанию, — «умывание» уха передней лапой, движение ушами, встряхивание головой, хотя ваты в ухе уже нет. Это важное явление будет обсуждаться в следующем разделе.

Другой инструментальный условный рефлекс, подобный описанному выше, связан с вылизыванием области анального отверстия после смазывания ее водой или раствором мыла. Первоначальный безусловный рефлекс состоит в укладывании на бок, в приближении головы к анусу и вылизывании его при максимально выпрямленной вверх свободной задней конечности. И опять, если этот двигательный акт повторно сочетать с пищей, то после нескольких опытов этот безусловный рефлекс вылизывания становится условным рефлексом псевдовылизывания, когда животное ложится на бок и выпрямляет вверх заднюю лапу без вылизывания (фиг. 103, Б). Через короткое время этот условный рефлекс второго типа становится стойким и регулярным [3].

Стоит еще раз подчеркнуть следующее: несмотря на то что в обоих этих условных рефlekсах имеется один и тот же главный компонент — движение задней лапы, как бы долго ни проводилась тренировка, каждый из них сохраняет свою индивидуальность, так что, посмотрев на животное во время опыта, всегда можно было четко определить происхождение данного условного рефlekса — от безусловного рефlekса чесания или от безусловного рефlekса вылизывания.

У кошек часто используется еще один тип условных рефlekсов второго типа — умывание морды передней лапой. Он происходит от безусловного рефlekса, вызванного смазыванием щеки животного клеем (фиг. 103, В).

У собак мы часто вырабатывали голосовые инструментальные условные рефlekсы, подкрепляя пищей лай, вызванный какими-то эмоциями, или просто в экспериментальной обстановке, или при наличии спорадического раздражителя (гл. VIII, эксперимент 3).



Фиг. 103. Инструментальные условные рефлексы, выработанные у кошек на основе определенных безусловных рефлексов.

А Инструментальный рефлекс псевдочесания, Б. Инструментальный рефлекс псевдовыллизывания, В. Инструментальный рефлекс псевдоумывания.

Точно так же для выработки инструментальных условных рефлексов можно использовать различные естественные инструментальные реакции, которые животные приобрели ранее. Мы можем научить собаку или кошку нажимать на педаль, надавливать на кнопку, с помощью передней лапы втаскивать в клетку какой-нибудь предмет и т. д. При таком обучении сначала лучше всего класть приманку на педаль или около кнопки и лишь потом, когда животное начинает выполнять правильное движение для получения приманки, начинать давать ему пищу уже в другом месте. Таким же образом можно научить животных выполнять различные локомоторные реакции, прыгать на платформу и т. д.

Хотя все эти условные рефлексы второго типа значительно отличаются друг от друга и по характеру (локомоторные, изменения позы или манипуляторные), и по происхождению, у них есть много общих свойств, которые следует перечислить.

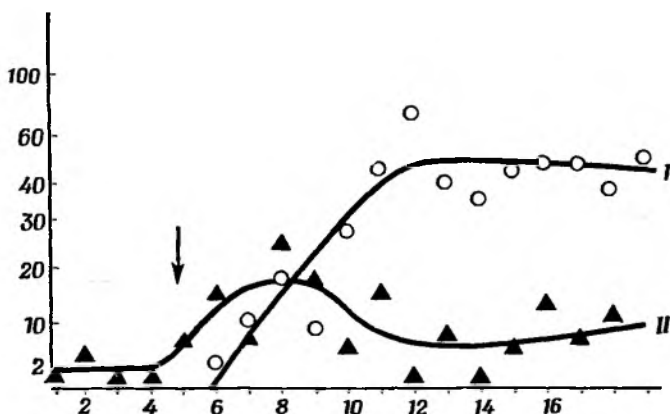
Во-первых, превращение всех этих движений в пищевые условные реакции происходит очень быстро (при сильном драйве голода), а однажды выработавшись, они проявляются с той же скоростью и регулярностью, как и естественные пищедобывательные реакции. Тот факт, что такие двигательные акты, как чесание, вылизывание ануса или сгибание задней лапы, никогда в жизни животного не используются для добывания пищи, а имеют скорее оборонительный характер, свидетельствует о высокой пластичности двигательного поведения, и его способности к адаптации. Конечно, манипуляторные движения передних конечностей становятся условными рефlekсами второго типа быстрее, но это связано с тем, что эти движения имели характер пищевых инструментальных реакций, и выработка рефлекса заключалась в простом «переносе» их в экспериментальную обстановку.

Вторая важная черта, которую следует подчеркнуть, состоит в сохранении характера ответа, который хотя и может редуцироваться по сравнению с исходным, но обычно не искажается. Это, по-видимому, означает, что центр, контролирующий этот ответ, каким-то образом участвует в условном рефлексе второго типа. Упрощение заученного движения по сравнению с его прототипом можно объяснить тем, что различные компоненты безусловного рефлекса явным образом несовместимы с пищевой реакцией. Так, если простое поднимание конечности или даже небольшой поворот головы совместимы с приемом пищи, то такое движение, как вылизывание ануса, несомненно несовместимо. Поэтому животное старается упростить его, если экспериментатор позволяет ему это сделать. Если, однако, такой упрощенный вариант движения не подкрепляется пищей, то животное совершает это движение более четко, обнаруживая тем самым, что другие его компоненты реципрокно заторможены пищевой реакцией, а не подвергались уничтожению при инструментальной тренировке.

Возникает важный вопрос: любые ли двигательные эффекты безусловных рефлексов (при соответствующей методике) можно превратить в инструментальные? Ответа на него до сих пор нет из-за отсутствия соответствующих экспериментальных данных. Однако следующие соображения заставляют предположить, что, видимо, есть такие безусловно-рефлекторные двигательные акты, которые нельзя превратить в инструментальные.

Начнем с того, что есть безусловные рефлексы, инструментализация которых затруднительна. Например, если у собаки подкреплять пищу рефлекс зевания, то тенденция к появлению его в экспериментальной обстановке усиливается, но истинное «инструментальное зевание» осуществляется с трудом. Вместо этого животное производит псевдозевательное движение — просто открывает рот. Если это движение подкре-

пить, оно будет повторяться, а реакция полного зевания станет все слабее и слабее (фиг. 104) [4]. Такая же ситуация возникает при попытках инструментализации чихания [5]. Мы на собственном опыте знаем, как труден акт глотания, когда во рту нет ничего, что можно было бы проглотить. Так же трудно осуществить аккомодацию для рассмотрения



Фиг. 104. Инструментальный рефлекс зевания у собаки.

На оси абсцисс нанесены опыты, на оси ординат — число зеваний в 1 час. Стрелкой обозначено начало подкрепления пищей каждого зевания. Видно, что число зевательных движений возросло и в дополнение к ним появились псевдозевательные движения, которые по числу превосходят истинные. I — псевдозевание; II — истинное зевание.

близких предметов, если в поле зрения нет объекта, на котором можно было бы сфокусировать глаза. Создается впечатление, что чем прочнее данное рефлекторное движение связано с вызывающим его раздражителем, тем труднее осуществить это движение в отсутствие раздражителя.

3. ОБРАЗОВАНИЕ ИНСТРУМЕНТАЛЬНЫХ РЕАКЦИЙ ИЗ ПАССИВНЫХ ДВИЖЕНИЙ

Проблема образования инструментальных реакций из пассивных движений крайне важна для теории условных рефлексов второго типа в целом. Поэтому нам следует тщательно проанализировать все имеющиеся данные «за» и «против» и попытаться сделать самые правдоподобные выводы, основываясь на современном уровне знаний по этому вопросу.

Напомним, что в соответствии с нашей первоначальной концепцией образование инструментальных условных рефлексов при пассивных движениях рассматривалось как метод, теоретически наиболее адекватный для этой цели. Действительно, согласно этой концепции оказывается, что если перемещение конечности становится пищевым условным сигналом первого типа, то это автоматически ведет к тому, что животное начинает производить движение, приводящее к такому перемещению. Тот факт, что этот метод иногда не удается, особенно в отношении движений задних конечностей, объясняли его неправильным применением. А именно, поскольку при пассивном сгибании конечности имеет место не только проприоцептивная обратная связь, но и давление на кожу, этот последний раздражитель легко может маскировать первый и препятствовать образованию на него классического условного рефлекса (см. гл. VIII, п. 3). Однако такое объяснение отдельных неудач при инструмента-

лизации пассивного движения конечности представлялось неубедительным; можно было подозревать, что эти неудачи связаны с какими-то другими, более существенными факторами [6].

Сомнение в том, насколько методика пассивных движений действительно подходит для выработки инструментальных условных рефлексов, усилилось, когда было обнаружено, что у кошек инструментализацию пассивного сгибания задних конечностей получить крайне трудно и даже невозможно [7]. Этот факт может показаться тем более удивительным, что инструментализация рефлекторных движений задней конечности, как это показано в предыдущем разделе, происходит у них очень легко (рефлексы чесания или былизывания ануса). Вместе с тем у коз образование инструментальных условных рефлексов при помощи пассивного сгибания как передних, так и задних конечностей протекает без каких бы то ни было трудностей.

Все эти факты предполагают следующее объяснение образования условных рефлексов второго типа при помощи пассивных движений. Если в эксперимент берется животное с длинными конечностями (коза или большая собака), то у него пассивное поднимание конечности может угрожать сохранению равновесия тела, а поэтому животное активно этому противодействует. Если же подтягивание ноги вверх оказывается достаточно сильным, сопротивление прекращается, конечность сгибается. Это сгибание, однако, имеет не пассивный, а чисто рефлекторный характер: мышцы-разгибатели, растягивавшиеся внешней силой, в конце концов «уступают», и происходит типичное явление, подобное «складыванию перочинного ножа». Это шеррингтоновский рефлекс укорочения, наблюдаемый у децеребрированных животных с преобладанием тонуса экстензоров и у нормальных животных в положении стоя. Если такой миотатический рефлекс начинает регулярно подкрепляться пищей, мы наблюдаем, что животное само начинает немного приподнимать ногу, и теперь уже легкого подтягивания ноги вверх достаточно, чтобы вызвать сильное движение. У нас есть все основания считать, что животное обучается активно поднимать лапу не в ответ на пассивное сгибание, а в результате появления миотатического сгибательного рефлекса. Это позволяет объяснить расхождения в результатах, полученных на разных собаках, тем, что миотатический рефлекс проявляется не всегда при пассивном сгибании конечности. Аналогичным образом можно объяснить неудачу в выработке условных рефлексов второго типа на пассивное сгибание задней конечности кошек, поскольку у них задние конечности исключительно податливы — при их пассивном сгибании никакого сопротивления не ощущается.

Этот вывод подтверждается также данными Хелда и сотр. [9—11], работавших в совершенно ином направлении. Эксперименты проводились на людях, которым надевали призматические очки. При предварительной тренировке испытуемые одной группы наблюдали лишь за пассивными движениями своих рук, помещенных в специальный аппарат. Испытуемые другой группы производили те же движения руками активно. После этого предлагалось попасть пальцем в определенные точки мишени, помещаемые в поле зрения. Оказалось, что новые зрительно-двигательные соотношения, обусловленные призматическими очками, усвоили только те испытуемые, которые выполняли активные движения. Хелд и Хайн [12] поставили серию опытов на новорожденных котят: часть животных получала возможность свободно передвигаться в помещении, других перемещали только на колясочках. Последующие тесты на движения под контролем зрения показали, что вторая группа не справлялась со зрительно-двигательными задачами, которые успешно решали животные из первой группы.

Все эти эксперименты показывают, что пассивное перемещение тела или конечности, сопровождаемое ослаблением драйва, не ведет к образованию инструментального ответа, имитирующего это перемещение. Из этого следует, что для инструментализации того или иного движения необходимо одно важное условие — индивидуум должен выполнять это движение сам.

Вместе с тем есть несколько фактов, которые не позволяют признать этот вывод общей закономерностью. Существуют данные, показывающие, что если животное, хорошо знакомое с данной обстановкой, переносится из одного места в другое и там получает пищу, то оно после этого может само идти к месту кормления, даже если во время предыдущих опытов ему завязывали глаза. Беритов [13] убедительно показал, что это возможно только благодаря наличию вестибулярного аппарата. По-видимому, при локомоторном ответе животное способно использовать те вестибулярные и (или) зрительные раздражения, которые на него действовали при пассивном перемещении. Было также показано, что если в водном лабиринте перемещать крысу в маленькой «лодке», то она обучается и бежать по тому же пути, хотя обучение ее было полностью пассивным.

Можно предложить два возможных объяснения этих явлений. Одно из них заключается в том, что если бодрствующее животное переносить с одного места на другое, то зрительные и вестибулярные раздражения вызывают рефлекторные повороты головы и глаз, которые могут впоследствии направлять животное при активном перемещении. Другими словами, предполагается, что в приобретении навыка передвижения с одного места на другое имеют значение только движения головы и глаз, тогда как способ передвижения значения не имеет. Вследствие этого животное может изменить способ локомоции от плавания к бегу и наоборот, и это не повлияет на правильность решения. Подобно этому при побежке животное, по-видимому, способно руководствоваться движениями, указывающими направление, в котором его переносили.

Другое предположение заставляет думать о существовании совсем другого типа механизма обучения, нежели образование условных рефлексов второго типа. Этот тип обучения (который можно было бы называть «условным рефлексом третьего типа») описывался многими исследователями как «инсайт» (или «решение проблемы»). Анализ этого механизма, проведенный нами в одной из прежних работ [14], позволил сделать вывод, что эти явления основываются на ассоциациях между определенными двигательными актами и их непосредственными последствиями. Другими словами, на основе своего предыдущего опыта животное «знает», что данный индифферентный раздражитель (зрительный или проприоцептивный) появляется, когда оно производит определенное движение. Если этот раздражитель становится сигналом привлекательного безусловного раздражителя, животное способно использовать это «знание». Например, можно допустить, что на основании предыдущего опыта собака или кошка усвоила, что если перед приподнятой платформой она определенным образом поднимет переднюю лапу, лапа окажется на платформе. Затем она обнаруживает, что, как только ее лапа окажется на платформе, ей предъявляется пища. Вследствие этого по-только что описанному механизму она способна «спонтанно» произвести то движение, в результате которого ее конечность окажется на платформе, т. е. в положении, обеспечивающем привлекательный безусловный раздражитель. Подобно этому, если животное знакомо с определенной обстановкой и «знает», что для достижения определенного места необходима определенная локомоторная реакция, оно найдет дорогу к этому месту, если его там кормили.

Нужно отдать себе отчет в том, что даже если животное способно к проявлению подобного поведения в определенных случаях инструментальных условных рефлексов, оно может использовать его только, если у него уже есть какой-то опыт, связанный с данным набором раздражителей. Это позволяет объяснить, почему кошки способны к образованию инструментальных рефлексов при пассивных перемещениях передних, а не задних конечностей и почему крыс можно научить идти к цели при помощи пассивного перемещения тела в пространстве только в обстановке, знакомой им ранее.

Подводя итог, можно сказать, что при обычной выработке условных рефлексов второго типа истинные пассивные движения не могут быть использованы как исходная основа для образования инструментальной реакции, разве что при этом в обучении участвует либо миотатический рефлекс, либо какой-то другой механизм, отличный от механизма образования условных рефлексов второго типа.

4. ИНСТРУМЕНТАЛИЗАЦИЯ ДВИЖЕНИЙ, ВЫЗВАННЫХ ПУТЕМ РАЗДРАЖЕНИЯ МОЗГА

Около 100 лет назад Фритчу и Гитцигу впервые удалось вызвать движение путем электрического раздражения мозга животного. Эти авторы показали, что раздражение коры в области, расположенной латеральнее и позади крестовидной борозды, вызывает движения лицевых мышц или контрлатеральных конечностей в зависимости от локализации электродов. Эти опыты открыли обширную область исследований по раздражению различных частей коры разных животных, результатом которых явилась карта так называемой двигательной области коры.

Первые эксперименты с раздражением двигательной коры через вживленные электроды у *бодрствующего* животного были проведены в начале нынешнего века Эвальдом [15], которому удалось установить электроды в сенсо-моторной области коры и вызвать движения конечностей. Тем не менее известно всего несколько работ, в которых такое раздражение использовалось для образования инструментальных условных рефлексов [16, 17]. По полученным данным, движения, вызванные электрическим раздражением коры, после повторных сочетаний с пищей *могут* стать условными реакциями второго типа. Поскольку это согласовалось с нашим первоначальным предположением о возможности превратить любое движение в инструментальное, эти эксперименты рассматривались как подтверждение уже хорошо установленного общего принципа.

Несколько лет назад Тарнецки [18, 19] заново поставил эти опыты, его цель состояла в уточнении той роли, которую играет раздражаемый двигательный центр в условных рефлексах второго типа. С этой целью вблизи крестовидной борозды вживлялись униполярные или биполярные электроды; раздражением соответствующих точек вызывали движение передней или задней контрлатеральных конечностей; каждое движение подкрепляли пищей. Применялись прямоугольные толчки тока длительностью 1 мсек и частотой 50 в 1 сек.

Эксперименты оказались удачными в том смысле, что раздражение вызывало всегда изолированные движения либо передней, либо задней конечности без побочных эффектов в виде вегетативных симптомов или боли. И действительно, животные были удивительно безразличны к раздражению и немедленно начинали поедать пищу, которую им давали после выполнения движения. Однако результаты инструментальной тренировки оказались совсем неожиданными.

Ввиду однозначности полученных результатов мы опишем здесь только эксперименты с раздражением зоны представительства задней конечности.

Во-первых, было замечено, что движения задней лапы, вызванные раздражением, различались по характеру в зависимости от места расположения электрода (фиг. 105). Если электрод находился в ростральной части области, непосредственно



Фиг. 105. Места расположения раздражающих электродов, вызывающих появление движений контралатеральной передней конечности (кружки) или задней конечности (треугольники).

Черные кружки обозначают точки, раздражение которых вело к инструментализации передней конечности; черные треугольники — точки, раздражение которых вело к инструментализации движений задней конечности. Раздражение точек, расположенных впереди от центрального углубления (светлые треугольники), вызывает движения задней конечности, не поддающиеся инструментализации.

кзади от крестовидной борозды, то двигательный ответ имел короткий латентный период, движение было быстрым и полным и заканчивалось сразу после прекращения раздражения; когда кошку брали в опыт впервые, часто случалось, что из-за «неожиданно» высокого поднимания лапы при раздражении, животное теряло равновесие и падало. Если же электроды располагались более каудально около петлевидной борозды, движение носило иной характер: порог движения был выше, его амплитуда меньше, и оно имело несомненно менее искусственный характер, чем движение при раздражении ростральной части возбудимой области.

Эксперименты по выработке условных рефлексов показали, что в инструментальный ответ превращались только движения второго типа. Это происходило довольно быстро и занимало обычно столько же времени, что и инструментализация таких актов, как чесание или вылизывание. Инструментальное движение, происходившее от ответа, вызванного раздражением коры, было настолько похоже на этот ответ, что при простом наблюдении их часто нельзя было различить. Выработка этого рефлекса протекала так

же, как и выработка других условных рефлексов второго типа. В начале движение производилось с большими интервалами, затем оно становилось быстрым и регулярным.

В случае вживления электродов в ростральную часть области картина была совершенно иной. Несмотря на то что вызванные раздражением движения были высоки по амплитуде и быстры, а после движения наблюдалось типичное пищевое поведение, животные никак не могли научиться выполнять это движение в отсутствие раздражения мозга. Они не обнаруживали к этому ни малейшей тенденции, а в интервалах между раздражениями оставались спокойными, не совершая даже abortивных движений. Различие между этими группами движений было столь велико, что не возникало сомнений в различной природе процессов, лежащих в их основе.

Заметим в скобках, что выработка инструментальной реакции на раздражение зоны представительства передней конечности давала положительные результаты всегда, независимо от того, находились ли электроды в ростральной или каудальной частях возбудимой зоны. Однако, поскольку кормление начиналось после установки кормушки в определен-

ном положении, а у животных наблюдалась тенденция к манипуляторным движениям передних лап, окончательная оценка этих результатов должна быть более осторожной (табл. 7).

Таблица 7

Скорость инструментализации двигательных реакций, вызванных раздражением коры

Число предъявлений, необходимых для выработки инструментального условного рефлекса	Число животных, у которых наблюдалась инструментализация движения			
	передней конечности		задней конечности	
	при раздражении двигательной зоны	при раздражении сенсорной зоны	при раздражении двигательной зоны	при раздражении сенсорной зоны
5—10	7	6	0	4
10—20	5	3	0	10
20—30	0	1	0	3
30—40	0	0	0	6
40—50	0	0	0	1
Не выработался			17	

Аналогичные опыты были поставлены на собаках в обычной камере для выработки условных рефлексов [20]. Раздражалась только зона представительства задней конечности. У двух собак движения ноги были быстрыми и высокими и совсем не беспокоили животное. Однако, несмотря на сотни раздражений, сопровождаемых пищевым подкреплением, не обнаруживалось ни малейшей тенденции к активному выполнению этих движений. Убедившись в безнадежности такой тренировки у одной из этих собак, начали вырабатывать условный рефлекс второго типа при надевании повязки на эту конечность. После нескольких опытов выработался очень хороший инструментальный ответ, состоящий из поднимания ноги и отдергивания ее назад. Поскольку оба движения — вызванное раздражением коры и инструментальное — легко различались, появилась возможность выяснить их взаимоотношения. Их удавалось легко вызывать одно за другим и даже «накладывать» друг на друга, но взаимного облегчения или торможения этих движений никогда не наблюдалось.

У другой собаки, у которой инструментализация движения, вызванного раздражением коры, также не удалась, была наложена слюнная фистула для наблюдения за пищевой условной реакцией первого типа. С этой целью в каждом предъявлении вызывали подряд три движения с интервалами 2—3 сек. Во время этих движений животное обнаруживало четкую пищевую реакцию — пристально смотрело на кормушку и у него выделялась слюна. Итак, хотя поднимание конечности, вызываемое раздражением коры, превратилось в условный сигнал пищи, инструментализация его так и не удалась.

У третьей собаки результаты эксперимента были совсем иными. После нескольких сочетаний, в которых движение задней конечности, вызванное раздражением коры, подкреплялось пищей, собака стала выполнять то же движение спонтанно. Через несколько опытов движение стало стойким и регулярным. Исследование мозга этой собаки показало, что электрод находился на сенсорной коре.

Все эти данные представляются теперь вполне понятными и согласуются с результатами опытов, изложенных в двух предыдущих разделах. Раздражение двигательной коры вызывает движения при прямой активации пирамидных клеток. Следовательно, вызванное движение, осуществляемое эфферентной частью соответствующей рефлекторной дуги, не

относится к категории рефлекторных. Стабильность порога, латентный период и амплитуда свидетельствуют о чисто эфферентном характере этих движений. Вместе с тем раздражение сенсорной коры и таламических ядер имеет совсем другой характер. Хотя это раздражение не действует на рецепторы или афферентные периферические нервы, оно заведомо действует на компоненты афферентного звена соответствующей рефлекторной дуги. Из этого следует, что движение, вызываемое подобным раздражением, попадает в категорию рефлекторных движений, описанных в разд. 2.

Итак, наши данные показывают, что инструментализовать можно только те движения, которые опосредованы центральной нервной системой. Другими словами, эти движения должны иметь рефлекторный характер в широком смысле этого слова. Ни чисто пассивные движения без миотатического рефлекса, ни движения, вызванные раздражением эфферентных отделов нервной системы, не могут стать инструментальными. Конечно, это имеет очень большое значение в объяснении физиологического механизма формирования условных рефлексов второго типа, что мы и предпримем в последнем разделе этой главы.

5. РОЛЬ ПРОПРИОЦЕПТИВНОЙ ОБРАТНОЙ СВЯЗИ В УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСАХ ВТОРОГО ТИПА

Нужно напомнить, что в соответствии с нашим первоначальным представлением предполагалось, что проприоцептивная обратная связь от спровоцированного движения играет существенную роль в образовании условных рефлексов второго типа. В свете наших новых данных эта роль представляется гораздо более ограниченной. Во-первых, в разд. 3 мы пришли к заключению, что соматетическое проприоцептивное раздражение, вызванное пассивным перемещением конечности и посылающее импульсы от суставов, не играет никакой роли в образовании условных рефлексов второго типа, поскольку сочетание его с кормлением не ведет к инструментализации пассивного движения. Во-вторых, невозможность превратить в инструментальный акт движение, вызванное раздражением двигательной зоны коры, позволяет заключить, что для этой цели недостаточно и проприоцептивной обратной связи от мышц.

Таким образом, мы убедились, что наличие обратной связи от движения, подкрепляемого пищей, не является *достаточным* условием образования инструментального рефлекса. Это, конечно, еще не исключает того, что такая связь *необходима* для инструментализации. Иными словами, можно допустить, что подкрепление данного рефлекторно вызванного движения ведет к образованию условного рефлекса второго типа, только если сигналы о его выполнении достигают мозга.

Наилучший способ решить проблему — это провести полную деафферентацию конечности, принимающей участие в данном рефлекторном ответе, и посмотреть: 1) сохранится ли инструментальный условный рефлекс, выработанный до операции, и 2) если сохранится, то можно ли выработать новый условный рефлекс второго типа из движения деафферентированной конечности.

Такие исследования в большом количестве экспериментов на кошках, собаках и крысах были выполнены Янковской и др. [21—22]; они дали однозначные результаты. Вот главные типы опытов, выполненных в этой работе:

1. У кошек и крыс вырабатывали псевдочесательный условный рефлекс второго типа, помещая им в ухо комочек ваты, затем производили полную деафферентацию соответствующей конечности. После операции безусловный рефлекс чесания сохранился, хотя характер его резко из-

менился. Животное не могло дотянуться ногой до уха, производя на-пряженной вытянутой конечностью чесательные движения «в простран-стве». Точно таким же образом изменился и условный рефлекс. Движе-ние было неловким и выполнялось вытянутой ногой, но не было ника-кого сомнения в том, что оно сохранилось. То же самое происходило и при деафферентации обеих задних конечностей.

2. Результат оказался таким же и с условными рефлексами второго типа, полученными из безусловного рефлекса вылизывания ануса. Пос-ле деафферентации обеих задних конечностей движение полностью со-хранялось. Этот результат очень важен, поскольку двусторонняя деаф-ферентация захватывает также и область ануса. Вследствие этого без-условный рефлекс вылизывания ануса полностью пропадает и животное не делает никаких попыток к вылизыванию. Итак, несмотря на то что безусловный рефлекс не может возникнуть вследствие денервации его рецептивного поля, условный инструментальный рефлекс сохраняется: животное ложится на бок, поворачивает голову к анусу и высоко подни-мает свободную заднюю ногу, как будто готовясь вылизывать анус, чего на самом деле не происходит.

3. Пользуясь тем, что безусловный рефлекс чесания, хотя и в иска-женном виде, после деафферентации сохраняется, экспериментаторы попытались выработать псевдочесательный условный рефлекс у деаф-ферентированного необученного животного. Эта попытка увенчалась успехом. Инструментальный условный рефлекс у кошки с деафференти-рованной конечностью выработался за то же время, что и в норме.

4. Инструментальный условный рефлекс, выполняемый деафферен-тированной конечностью, можно было угасить и восстановить так же, как и у нормальных животных.

5. На собаках эксперименты по образованию и сохранению условных рефлексов второго типа после деафферентации конечности проводились с использованием обычной методики выработки условных рефлексов вто-рого типа. Животных разными способами обучали поднимать переднюю или заднюю лапу в оборонительной или пищевой ситуации. Деафферен-тация передней конечности затрагивала корешки от C_5 до Th_3 , задней — от L_2 до S_3 . Условный рефлекс второго типа вырабатывался на споради-ческие звуковые сигналы для того, чтобы движения переступания не считали условными реакциями. Другой предосторожностью было введе-ние контрольного отрицательного условного сигнала, никогда не под-креплявшегося пищей и в ответ на который животные не производили выученного движения. Создавались такие условия, в которых собака не может видеть свою конечность.

Во всех экспериментах, где испытывалось сохранение инструменталь-ного условного рефлекса после деафферентации, заученное движение обнаруживалось уже в первом опыте после операции. Хотя животные и были лишены сенсорной обратной связи от конечности, участвовавшей в условном рефлексе, двигательная реакция была стойкой и не исчезала даже после многих опытов. Если в некоторых случаях амплитуда движе-ния была незначительной, то изолированное действие условного сигнала удлинляли и таким образом добивались более четкой реакции. Повторное неподкрепление вело к угашению условного рефлекса, который восста-навливался, если условный сигнал снова сопровождался пищей. Други-ми словами, свойства инструментальных условных рефлексов в опытах с деафферентацией конечностей, ничем не отличались от обычных, за ис-ключением неловкости в выполнении движения, которая была обуслов-лена ригидностью дистальной части конечности.

У нескольких собак после деафферентации передней конечности про-водилась выработка условного рефлекса второго типа при помощи пас-

сивных движений. Для этого деафферентированную лапу помещали на кормушку, и это подкрепляли пищей [23]. Такая процедура оказалась совершенно безрезультатной, хотя животное и могло видеть, как его конечность помещают на кормушку, и обнаруживало при этом пищевой условный рефлекс первого типа. Если же пищей подкрепляли активное движение этой конечности, вызванное общим двигательным беспокоеством животного или электрическим раздражением уха, условный рефлекс второго типа вырабатывался легко.

Кнапп и сотр. [24] получили такие же результаты в экспериментах на обезьянах.

Все эти данные не оставляют сомнений в том, что ни для образования условного рефлекса второго типа, ни для его сохранения участие сенсорной обратной связи не является обязательным. Широко распространенный среди невропатологов и нейрофизиологов ошибочный взгляд на этот вопрос, видимо, связан со следующим наблюдением. Животное не пользуется деафферентированной конечностью при выполнении тонких манипуляторных движений, таких, например, как хватание или отбрасывание предметов передними конечностями. Поскольку такая активность состоит из последовательных двигательных актов, в которых обратная связь при выполнении одного этапа оказывается раздражителем, запускающим следующий, то она очевидным образом не может выполняться деафферентированной конечностью. В сущности деафферентированная конечность не может принимать участия даже в локомоции, для которой необходима информация о положении конечностей и тактильные ощущения, сообщающие о ее соприкосновении с землей. Вследствие этого неупотребление деафферентированной конечности из-за ее бесполезности было ошибочно принято за ее неспособность выполнять *какие бы то ни было* инструментальные движения. Таким образом, точные экспериментальные доказательства сохранения способности к инструментальным движениям можно было получить только в «искусственных» экспериментальных условиях. В этих условиях от животного требовали совершать движения, очевидным образом не игравшие практической роли в его жизни, лишенные оценки точности выполнения, связанной с сенсорной обратной связью. Другими словами, движение, абсолютно бесполезное в нормальной жизни, в искусственно упрощенных условиях полностью сохраняет инструментальный характер для достижения цели в виде получения пищи или избегания отвергаемого безусловного агента. Назначение его полностью сохраняется, и, как следствие этого, его проявление не тормозится.

Здесь уместно описать весьма наглядный пример того, к каким ошибочным выводам может привести поверхностное наблюдение за животными без применения специальных тестов для выявления истинных двигательных возможностей [25]. Кошку подвергали двусторонней корешковой деафферентации обеих передних конечностей. Это вмешательство делало полностью невозможной ходьбу, поскольку для попеременных движений конечностей требуется поступающая от них проприоцептивная информация. Поэтому животное постоянно лежало на боку, не имея возможности встать и не делая никаких попыток. Обе передние конечности были неподвижны и производили впечатление парализованных.

Если в такой ситуации экспериментатор обдувал морду животного из резиновой груши, то кошка немедленно делала сильное движение в сторону груши свободной передней лапой. Если эти действия продолжались, животное очень скоро обнаруживало сильный оборонительный условный рефлекс, состоящий в яростных ударах по груше, когда она попадала в поле его зрения. Контраст между полной беспомощностью кошки в вы-

полнении такой простой активности, как стояние (для которой нужна тактильная обратная связь от ног), и хорошим выполнением движений удара передней лапой в ответ на зрительный раздражитель был действительно поражен.

Все же, хотя мы, несомненно, должны отвергнуть необходимость периферической обратной связи для выполнения инструментального движения, мы не можем исключить значение *внутрицентральной* обратной связи, сообщающей не о выполнении движения, а о приказе к его выполнению.

Допуская существование такой внутрицентральной обратной связи, мы считали, что она могла бы осуществляться по крайней мере двумя путями. С одной стороны, из анатомических и физиологических исследований известно, что пирамидные волокна отдают коллатерали, идущие в ядра нежного и клиновидного пучков [26, 27]. С другой стороны, можно думать, что основой такой обратной связи могут быть двусторонние связи между корой и мозжечком. Вследствие этого было решено произвести разрушение соответствующих ядер таламуса и определить влияние этого воздействия на условные рефлексы второго типа [28].

Опыты ставились на кошках, у которых вырабатывали инструментальные реакции псевдочесания и псевдовылизывания ануса. Затем методом электрокоагуляции разрушали определенные ядра таламуса (VPL, VL).

Результаты оказались следующими. Разрушение VL-ядра не оказывало существенного влияния ни на одно из заученных движений. Разрушение же VPL-ядра сильно сказывалось на условном рефлексе псевдочесания, оставляя другой рефлекс почти неизменным.

Более внимательное наблюдение за животными позволило обнаружить причины такого расхождения. Инструментальное движение псевдочесания обычно происходит при положении животного сидя. Оказалось, что после двустороннего разрушения VPL-ядра животное при сидении не способно освободить заднюю конечность от поддерживающей функции. Вследствие этого хотя заученные движения, о которых идет речь, в большинстве случаев производились, но они были едва заметными и идентифицировать их было трудно. Рефлекс псевдовылизывания, напротив, всегда выполняется из лежачего положения, поэтому конечность, участвующая в нем, оказывается свободной. Это подтверждается тем фактом, что в некоторых случаях животные первой группы в попытке выполнить движение теряли равновесие и падали в противоположную сторону, тем самым освобождая заднюю лапу, которая должна была выполнять движение. В таком случае движение активно выполнялось, и кошки вскоре обучались проделывать этот трюк «произвольно», падая на бок перед выполнением инструментального ответа. Одновременное разрушение VL- и VPL-ядер дало такие же результаты.

Итак, наша попытка найти какую-то внутрицентральную обратную связь, которая могла бы быть ответственной за выполнение инструментального движения, оказалась безуспешной. Естественно, возникает сомнение в том, что вообще такая связь существует. В следующем разделе мы покажем, что в допущении ее существования нет необходимости.

6. МЕХАНИЗМ ИНСТРУМЕНТАЛЬНОГО ДВИЖЕНИЯ

В гл. I мы ввели понятие «центральная двигательная система поведения», которым обозначили систему, контролирующую всю совокупность врожденных и приобретенных двигательных актов, имеющих в распоряжении организма на данном этапе его существования. Мы приняли, что под влиянием драйва происходит активация этой системы, и по-

казали, что определенные поведенческие акты, принадлежащие к этой системе, при соответствующей тренировке могут стать инструментальными реакциями.

Нам представляется, что данные, приведенные в этой главе, находят-ся в полном соответствии с этими рассуждениями и помогают нам более детально выяснить механизм инструментальных двигательных актов.

Во-первых, в настоящем обсуждении было четко установлено, что инструментальными могут стать только те движения, которые опосредуются центральной двигательной системой поведения, другими словами, которые производятся самим организмом, а не навязаны ему извне, как в случае пассивных движений или движений, вызванных раздражением эфферентных путей.

Во-вторых, было установлено, что если данный двигательный акт по своему характеру является одиночным, то для его инструментализации нет необходимости в периферической обратной связи, поскольку этот процесс происходит благодаря образованию связей между нейронами представительства условного сигнала и нейронами драйва, с одной стороны, и центром двигательного акта — с другой.

Теперь наша задача заключается в выяснении того, какие нервные структуры выполняют роль принимающих нейронов при формировании инструментальных условных рефлексов.

Принимая во внимание весь диапазон двигательных поведенческих актов, перечисленных в начале этой главы, которые могут стать инструментальными, мы можем разделить их на следующие категории:

1. Простые поведенческие акты, такие, как локомоция в направлении данного раздражителя, поворот направо или налево при локомоции, прыгивание на приподнятую платформу под контролем зрения, карабкание, помещение передней лапы на платформу, нажатие педали, захватывание чего-либо ртом. Многие из этих движений сохраняются при разрушениях сенсо-моторной коры, но они полностью исчезают после разрушения базальных ганглиев. Например, в экспериментах Солтысика и Зелинского на кошках реакция нажатия на педаль исчезала после разрушения стриатума, хотя драйв страха при этом оставался [29]. С другой стороны, этот инструментальный акт сохранялся у собак и кошек даже после обширных повреждений коры и после пирамидектомии [30—32]. Контраст между животными с сенсо-моторными и пирамидными нарушениями и животными с разрушенным стриатумом был разительным. Хотя животные первой группы (в частности, собаки) обычно передвигались с трудом, в особенности при массивных разрушениях, вся совокупность заученных движений у них обычно сохранялась. Вместе с тем после удаления стриатума животные, сохранившие ловкость во всех движениях, вели себя так, как будто у них никогда и не вырабатывали инструментального ответа.

Сравнивая поведение кошек, лишенных коры, и кошек, у которых, помимо того, были удалены еще и базальные ганглии, мы легко приходим к выводу, что у первых основные двигательные акты сохранились, и они поэтому мало отличаются от обычных кошек, а у вторых они оказываются сильно измененными, и животные способны лишь к простым автоматически выполняемым рефлексам [33]. Поэтому мы выдвигаем гипотезу, согласно которой большинство примитивных поведенческих проявлений, подобно большинству примитивных паттернов восприятий (см. гл. VI, разд. 9), представлены в базальных ганглиях, другими словами, что в этих структурах расположены кинестетические нейроны, программирующие простейшие формы поведения животных.

2. Более сложные формы двигательных актов, образующиеся при интеграции элементарных движений, представлены в так называемой

премоторной коре (см. гл. III, разд. 8). Эта область, где расположены гностические нейроны кинестетического анализатора, сильнее развита у человека и других приматов, чем у более низко развитых животных. Тем не менее мы можем привести хороший пример роли премоторной области в инструментальных условных рефлексах у собак.

В серии исследований, которые провели Стемпиен и сотр. [34—38], исследовалась роль определенных областей сенсо-моторной коры в организации инструментальных условных рефлексов. В качестве инструментальной реакции использовался простой двигательный акт, состоящий в помещении передней лапы на приподнятую платформу. Было обнаружено, что разрушение сенсорной или моторной коры сказывается на выполнении этого движения, нарушая его либо по типу атаксии, либо по типу пареза (соответственно), но это ухудшение носит чисто технический характер и не связано с нарушением самой программы инструментального ответа.

Совсем другим оказался эффект разрушения премоторной зоны. В отличие от случаев разрушения сенсо-моторной области в данном случае тонко сбалансированный характер двигательных актов сохранялся. У животных не было ни парезов, ни атаксии, и они легко выполняли двигательные акты, которые были трудны первой группе собак — например, впрыгивание на станок и спрыгивание с него. Однако их инструментальная условнорефлекторная деятельность особым образом изменялась: предъявление условного сигнала вместо быстрой реакции передней лапы вызывало или сильный рефлекс нацеливания в направлении источника условного сигнала, или сильную пищевую реакцию, направленную к кормушке. Инструментальная реакция отсутствовала, хотя в межсигнальных интервалах животные иногда ее совершали. Когда инструментальный рефлекс на условный сигнал восстанавливался, он состоял из трех отдельных этапов, а именно: 1) рефлекса нацеливания по направлению к источнику условного сигнала, 2) поворота к кормушке и иногда попытки ее лизать или грызть, 3) помещения передней лапы на платформу. Вначале такое разделение на три последовательных двигательных акта приводило к сильному увеличению латентности инструментальной реакции и делало ее крайне нерегулярной. Постепенно реакция становилась более регулярной и быстрой, но разделение на три этапа оставалось четко заметным на протяжении всего послеоперационного периода.

Только что описанный симптом можно рассматривать как простую модель апрактических нарушений. У хорошо обученных нормальных животных короткий рефлекс нацеливания, поворот к кормушке и поднятие лапы интегрируются в единый поведенческий акт и с трудом различаются как отдельные элементы. После удаления премоторной коры происходит дезинтеграция, и отдельные компоненты могут даже стать антагонистичными друг другу.

3. Наконец, следует обсудить третью категорию инструментальных актов, которые берут начало от определенных безусловных рефлексов, например чесания, вылизывания ануса или зевания. Возьмем для примера условный рефлекс второго типа, выработанный на основе рефлекса чесания [49].

Ясно, что, когда чесательные движения, вызванные раздражением уха, сопровождаются пищей, при этом происходит не только совпадение между драйвом голода и этим движением, но и совпадение между этим драйвом и раздражающим воздействием. В соответствии с общими принципами ассоциаций мы должны ожидать, что между нейронами драйва и соматическими нейронами представительства безусловного сигнала (в нашем случае раздражения, вызывающего зуд) образуются

прочные связи. Вследствие этого в данной обстановке драйв голода влечет за собой не только возбуждение *кинестетических* нейронов представительства движения псевдочесания, ведущего к ослаблению этого драйва, но также и возбуждение *соместетических* нейронов представительства раздражителя, вызывающего зуд, создавая его образ или галлюцинацию. Таким образом, можно заключить, что животное начинает выполнять двигательную реакцию потому, что оно «ощущает» раздражение, вызывающее эту реакцию, хотя на самом деле это раздражение больше не производится.

Убедительные данные, свидетельствующие о функционировании только что описанного механизма, по крайней мере на первых этапах выработки инструментального условного рефлекса, приводились выше. Было упомянуто, что на этой стадии выработки инструментального рефлекса, когда инструментальное псевдочесание еще не вполне установилось, животное совершает много заменяющих его движений, направленных на удаление из уха уже не существующего раздражителя, как-то: потирание ухом о стенку, потирание уха передней лапой, отряхивание, хотя эти движения никогда пищей не подкреплялись. Только на более поздней стадии выработки эти другие реакции исчезают, и кошка с механической точностью совершает только псевдочесательные движения.

Поскольку детальный анализ этого особого типа выработки условных рефлексов еще не проводился, мы не можем ответить на многие возникающие в связи с этим вопросы. Первый вопрос такой: действует ли обсуждаемый механизм при образовании всех инструментальных рефлексов, полученных из четких безусловных рефлексов, или только в некоторых случаях? Далее, не ясно, продолжает ли действовать этот механизм, несмотря на отсутствие первоначального безусловного сигнала, или он уступает место типичному механизму инструментализации данного движения. Может оказаться и так, что оба механизма функционируют одновременно, объединяя свое действие. В этом отношении особенно интересен инструментальный рефлекс псевдозевания (фиг. 104).

Можно отметить, что рассматриваемое явление имеет непосредственное отношение к проблеме инструментализации вегетативных реакций — проблеме, которая обсуждается уже очень давно. Поскольку нет данных, указывающих на наличие у этих реакций специального проприоцептивного анализатора, аналогичного кинестетическому анализатору для соматических движений, то мы не думаем, что их можно сделать инструментальными, подобно двигательным актам. Можно, однако, предположить, что если некоторые безусловные раздражители, вызывающие определенные вегетативные реакции (например, слюноотделение или изменение пульса), совпадают с определенным драйвом, то между ними должна образоваться ассоциация. В результате этого действие драйва в сочетании с обстановкой, в которой это совпадение происходило, вызовет по ассоциации возбуждение нейронов представительства этого раздражителя (и, следовательно, его образ или галлюцинацию), что в свою очередь вызовет эту вегетативную реакцию. Данные, недавно полученные в лаборатории Миллера [40—42], подтверждают, по всей видимости, существование подобного механизма.

Описанный выше механизм инструментализации «непроизвольных» двигательных актов (таких, как рефлекс чесания или зевания), так же как и, по всей вероятности, механизм инструментализации вегетативных реакций, можно было бы рассматривать как своего рода физиологический артефакт, выработанный при совпадении двух гетерогенных безусловнорефлекторных актов (например, голода и ощущения зуда), что в обычной жизни бывает редко. Это, однако, не совсем так. Хотя в действительности индивидуум практически никогда не попадает в ситуа-

цию, когда зевание или чесание тела становятся инструментальными в смысле обеспечения пищи или партнера по полу, тем не менее в некоторых исключительных случаях подобное совпадение случается и может привести к появлению удивительных невротических симптомов. Например, солдат, переживший в сражении сильный страх, может затем в течение длительного времени «произвольно» вызывать у себя целый ряд патологических двигательных и вегетативных реакций (например, поблуднение, дрожь, тик). Аналогично этому ребенок, перенесший коклюш, уже после выздоровления способен произвольно вызывать приступ кашля. Кретчмер [43] представил подробный анализ таких аномальных реакций.

Как можно видеть из сказанного, если оставить в стороне последние, редкие механизмы инструментализации нормальных и патологических безусловных рефлексов, в нормальных условиях нам приходится сталкиваться с двумя источниками инструментальных движений, определяемых двумя главными отделами центральной двигательной системы поведения.

Первый, филогенетически более старый отдел локализован, по-видимому, в определенных частях базальных ганглиев. Он связан с относительно более простыми врожденными поведенческими актами, такими, как повороты тела, прыжки, влезание передними лапами на приподнятую платформу и т. п. Все эти акты могут стать инструментальными и служить для удовлетворения определенных драйвов в определенной обстановке. Экстрапирамидная природа этих актов (во всяком случае, у кошек и собак) хорошо подтверждается тем фактом, что они полностью сохраняются после билатеральной пирамидектомии [44]. Топография кинестетических нейронов, программирующих эти двигательные акты, до сих пор совершенно неизвестна, и потому неясны и противоречивы результаты разрушения стриатума в различных исследованиях.

Второй отдел этой системы, филогенетически более молодой, локализован в кинестетических гностических полях коры. Здесь представлены наиболее сложные паттерны двигательного поведения. Они, как правило, составлены из более элементарных движений, представленных в двигательной проекционной зоне коры. Поскольку эти элементы носят чисто «транзиторный» характер, их нельзя назвать поведенческими актами. Они соотносятся с «ощущениями» экстероцептивных анализаторов. Есть также основания допустить, что эти элементы не являются единственными на входе кинестетических гностических полей, поскольку в этих полях, видимо, могут комбинироваться и интегрироваться и простые экстрапирамидные поведенческие акты.

Совершенно естественно допустить, что по мере филогенетического развития двигательного поведения животных вторая кинестетическая система все более и более доминировала над первой. Действительно, в то время как у субприматов двигательные акты относительно просты, двигательное поведение приматов, и в особенности человека, значительно более сложно и состоит из серии элементарных двигательных актов, связанных с праксисом тонких движений рук или с оральным праксисом при речи. Вот почему разрушение стриатума у собак и кошек вызывает более серьезные поведенческие симптомы, чем у обезьян или у человека.

В заключение нашего анализа механизма инструментального движения следует обсудить еще одну проблему: откуда поступает информация о выполнении движения, необходимая для осуществления условных рефлексов второго типа? Как следует из нашего обсуждения, животное должно знать, что инструментальное движение произошло или, по край-

ней мере, что послан сигнал к его выполнению, поскольку иначе движение это должно было бы исчезнуть. В действительности при пищевых условных рефлексах второго типа произошла бы переделка условного сигнала второго типа в пищевой условный сигнал первого типа, а при оборонительных условных рефлексах второго типа раздражитель должен был стать условным сигналом чувства облегчения (см. гл. IX, разд. 5). Но, как было сказано выше, и пищевые, и оборонительные условные рефлексы второго типа после деафферентации соответствующей конечности сохраняются полностью, и при дальнейшей тренировке не обнаруживается никаких признаков их ослабления. Более того, у нас нет доказательств существования внутрицентральной обратной связи, которая обеспечивала бы сохранение инструментального ответа.

Нам представляется, что с позиций нашей концепции это кажущееся противоречие легко устраняется. При нормальном течении инструментального рефлекса нейроны драйва и нейроны представительства условного сигнала посылают импульсы к принимающим кинестетическим нейронам, которые программируют паттерн движения и посылают приказ для его выполнения. Как уже упоминалось в гл. IV (разд. 8), активация этих нейронов дает информацию о намерении произвести данное движение, что равноценно информации о его выполнении, если, конечно, с периферии не поступает противоположной информации. Можно сказать, что, несмотря на деафферентацию, животное «чувствует», что движение произошло, но не по каналу периферической обратной связи, а благодаря центральной активации кинестетических нейронов.

Можно заметить, что у кошек и собак в пищевых и оборонительных условных рефлексах второго типа инструментальный ответ появляется уже в первом опыте после деафферентации и восстанавливать его нет необходимости. Это показывает, что у животного и в норме информация о движении, необходимая для образования условных рефлексов второго типа, берет начало не столько с периферии, сколько от этого программирующего и «принимающего решение» центрального механизма. Если бы это было не так, то после деафферентации у животных изменился бы тот сигнал, который информировал его о движении, а это потребовало бы какого-то времени для переучивания. Судя по экспериментам Бермана и его сотрудников, это, по-видимому, имеет место у обезьян.

7. ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ВЫВОДЫ

В этой главе речь шла о функциональной организации центров, контролирующих инструментальные двигательные акты. Ранее было постулировано, что все эти акты представлены в двигательной системе поведения, и высказано предположение, что они организуются и программируются в афферентном звене цепи (кинестетический анализатор); эфферентной части принадлежит чисто исполнительная роль.

Прежде всего была предложена классификация различных движений по их характеру и происхождению и было показано, что в инструментальный акт могут превращаться только те движения, которые совершаются с участием центральной нервной системы, т. е. те, которые имеют рефлекторный характер в самом широком смысле слова; следовательно, было показано, что чисто пассивные движения, к которым не примешивается миотатический рефлекс, а также движения, вызванные раздражением двигательной зоны коры, не могут стать инструментальными. Успешность применения обычного способа инструментализации пассивных движений объясняется тем, что у стоящего животного действует миотатический рефлекс (рефлекс «складного ножа»).

Многочисленные экспериментальные данные, полученные на кошках, крысах и собаках, показывают, что для сохранения уже выработанного условного рефлекса второго типа наличие обратной связи с конечности, принимающей участие в данном инструментальном движении, не является необходимым. Деафферентация конечности не разрушает инструментальный ответ (хотя несколько изменяет его характер). При деафферентации разрушаются только такие двигательные акты, в которых проприоцепция является необходимым звеном, связывающим их последовательные элементы. Именно поэтому после деафферентации невозможно осуществление большинства целенаправленных тонких движений.

Если рецептивное поле, с которого вызывается данный рефлекс, располагается вне зоны деафферентации конечности (как при рефлексе чесания), то в таком случае инструментальный условный рефлекс может выработать и после деафферентации, причем на это затрачивается столько же времени, сколько нужно в нормальных условиях.

Условный рефлекс второго типа, как пищевой, так и оборонительный (избегание), после деафферентации также стабилен, как и в нормальных условиях; его можно угашать и восстанавливать при помощи обычных приемов.

Для того чтобы выяснить, не заменяются ли периферические обратные связи более короткими внутрицентральными связями, у кошек производили разрушение таламических ядер (VL и VPL), а также медиальной петли. Такое разрушение не оказывало существенного влияния на инструментальные реакции, хотя реакция, основанная на рефлексе чесания, ухудшалась в связи с тем, что животному становилось трудно сохранить сидячую позу при поднятой задней лапе. Эти опыты доказали отсутствие обратной связи, проходящей через эти ядра и ответственной за сохранение условных рефлексов второго типа.

Мы различаем два отдела кинестетического анализатора, в которых программируются инструментальные акты и из которых дается команда к их выполнению. Предполагается, что один из них, филогенетически более старый, локализуется в некоторых отделах базальных ганглиев. Он связан с программированием наиболее примитивных поведенческих актов, вероятно, главным образом врожденного характера. Кинестетические нейроны представительства этих актов могут связываться с нейронами условного сигнала и нейронами драйва, что ведет к образованию относительно примитивных инструментальных рефлексов. Другой отдел, более молодой филогенетически и особенно хорошо развитый у высших приматов, локализован в кинестетической гностической зоне коры (премоторной зоне). Он связан с более сложными поведенческими актами, интегрированными из простых элементов, представленных или в двигательной коре, или в базальных ганглиях.

Кроме того, инструментальные реакции, полученные из определенных безусловных рефлексов, таких, как рефлекс чесания, по-видимому, имеют другой механизм, по которому условный сигнал и драйв ассоциируются с раздражителем, вызывающим этот рефлекс. Вследствие этого при совместном действии условного сигнала и драйва происходит активация соматетических нейронов представительства данного раздражителя и таким образом появляется соответствующая безусловная реакция или ее эквивалент. На этом механизме основаны некоторые патологические неврологические симптомы.

Можно отметить, что представленные в этой главе экспериментальные данные и сделанные на их основе выводы поразительно совпадают с выводами, к которым мы пришли ранее (гл. IV, разд. 8 и 9) на основе физиологических и клинических данных. Это повышает вероятность то-

го, что предлагаемая в этой книге концепция механизма инструментального (или произвольного) движения может оказаться правильной.

ЛИТЕРАТУРА

1. Thorndike E. L., *Animal Intelligence*, New York, Macmillan, 1911.
2. Jankowska E., Znaczenie informacji zwrotnej z efektora w odruchach instrumentalnych. (The role of the kinesthetic feedback from effectors in the instrumental conditioned reflexes.). Sc. D. Thesis, Warsaw, Inst. Biologii Dośw. im. M. Nenckiego PAN (Nencki Inst. of Experimental Biology), 1963.
3. Górska T., Jankowska E., Kozak W., The effect of deafferentation on instrumental (type II) cleaning reflex in cats, *Acta Biol. Exp. Vars.*, 21, 207—217 (1961).
4. Soltysik S., неопубликованные данные.
5. Федоров В. К., Основные принципы взаимных влияний между различными двигательными реакциями, *Физиол. журн. СССР*, 38, 559—565 (1952).
6. Woodbury C. B., A note on «passive» conditioning, *J. Gen. Psychol.*, 27, 359—361 (1942).
7. Kozak W., Jankowska E., неопубликованные данные.
8. Wyrwicka W., Dobrzecka C., Tarnecki R., Elaboration of alimentary conditioned reflex type II with the use of electrical stimulation of the hypothalamus, *Bull. Pol. Sci. Cl. II, Ser. Sci. Biol.*, 8, 109—111 (1960).
9. Held R., Gottlieb N., Technique for studying adaptation to disarranged hand-eye coordination, *Percept. Mot. Skills*, 8, 83—86 (1958).
10. Held R., Hein A. V., Adaptation of disarranged hand-eye coordination contingent upon re-afferent stimulation, *Percept. Mot. Skills*, 8, 87—90 (1958).
11. Held R., Schlank M., Adaptation to disarranged eye-hand coordination in the distance-dimension, *Amer. J. Psychol.*, 72, 603—605 (1959).
12. Held R., Hein A. V., Movement-produced stimulation in the development of visually guided behavior, *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 56, 872—876 (1963).
13. Беритов И. С., Нервные механизмы поведения высших позвоночных животных, Изд-во АН СССР, М., 1961.
14. Konorski J., Mechanisms of learning. In: *Physiological Mechanisms in Animal Behaviour*, Symp. Soc. Exp. Biol., № 4, 409—431 (1950).
15. Ewald J. R., Über künstliche Reizung der Grosshirnrinde, *Dt. med. Wschr.*, Bd. 24, Vereinbeil., № 25 (1898).
16. Loucks R. B., The experimental delimitation of neural structures essential for learning: The attempt to condition striped muscle responses with faradisation of the sigmoid gyri, *J. Psychol.*, 1, 5—44 (1936).
17. Konorski J., Lubińska L., Sur un procédé nouveau d'élaboration et réflexes conditionnels du II type et sur les changements d'excitabilité du centre cortical moteur au cours de l'apprentissage, *Acta Biol. Exp. Vars.*, 13, 143—152 (1939).
18. Tarnecki R., The formation of instrumental conditioned reflexes by direct stimulation of sensori-motor cortex in cats, *Acta Biol. Exp. Vars.*, 22 (№ 2), 35—45 (1962).
19. Tarnecki R., Konorski J., Instrumental conditioned reflexes elaborated by means of direct stimulation of the motor cortex. In E. Gutmann and P. Hnik, eds., *Central and Peripheral Mechanisms of Motor Functions: Proceedings of the Conference held at Liblice near Prague, May 15—21, 1961*, pp. 177—182, Prague. Publ. House of the Czechoslovak Acad. Sci. (1963).
20. Tarnecki R., Ellison G. D., Konorski J., неопубликованные данные.
21. Jankowska E., Instrumental scratch reflex of the deafferented limb in cats and rats, *Acta Biol. Exp. Vars.*, 19, 233—247 (1959).
22. Górska T., Jankowska E., The effect of deafferentation on instrumental (Type II) conditioned reflexes in dogs, *Acta Biol. Exp. Vars.*, 21, 219—234 (1961).
23. Górska T., Jankowska E., The effect of deafferentation on the instrumental conditioned reflexes established in dogs by reinforcing passive movements, *Bull. Acad. Pol. Sci., Cl. II, Ser. Sci. Biol.*, 8, 527—530 (1960).
24. Knapp H. D., Taub E., Berman A. J., Effect of deafferentation on a conditioned avoidance response, *Science*, 128 (№ 3328), 842—843 (1958).
25. Górska T., Jankowska E., неопубликованные данные.
26. Magni F., Melzack R., Moruzzi G., Smith C. J., Direct pyramidal influences on the dorsal-column nuclei, *Arch. Ital. Biol.*, 97, 357—377 (1959).
27. Kuypers H. G. J. M., Central cortical projections to motor and somato-sensory cell groups, *Brain*, 83, 161—184 (1960).
28. Tarnecki R., Wpływ uszkodzeń jąder brzusznno-bocznego i brzusznotylnobocznego wzgórza na instrumentalne odruchy warun kowe. (The effect of lesions of ventrolateral and ventro-postero-lateral thalamus upon instrumental conditioned reflexes.) Sc. D. thesis, Warsaw, Inst. Biologii Dośw. im. M. Nenckiego PAN (Nencki Inst. of Experimental Biology), 1963.

29. Soltysik S., Zielinski K., неопубликованные данные.
30. Stepień I., Stepień L., Konorski J., The effects of unilateral and bilateral ablations of sensori-motor cortex on instrumental (type II) alimentary conditioned reflexes, *Acta Biol. Exp. Vars.*, **21**, 121—140 (1961).
31. Górška T., Jankowska E., Mossakowski M., Effects of pyramidotomy on instrumental conditioned reflexes in cats. I. Manipulatory reflexes, *Acta Biol. Exp. Vars.*, **26**, (№ 4), 441—450 (1966).
32. Górška T., Instrumental conditioned reflexes after pyramidotomy in dogs, *Acta Biol. Exp. Vars.*, **27**, (№ 1) (1967).
33. Wang G. H., Akert K., Behavior and reflexes of chronic striatal cats, *Arch. Ital. Biol.*, **100**, 48—85 (1962).
34. Stepień I., Stepień L., The effect of sensory cortex ablations on instrumental (type II) conditioned reflexes in dogs, *Acta Biol. Exp. Vars.*, **19**, 257—272 (1959).
35. Stepień I., Stepień L., Konorski J., The effects of bilateral lesions in the motor cortex on type II conditioned reflexes in dogs, *Acta Biol. Exp. Vars.*, **20**, 211—223 (1960).
36. Stepień I., Stepień L., Konorski J., The effects of bilateral lesions in the premotor cortex on type II conditioned reflexes in dogs, *Ibid.*, **20**, 225—242 (1960).
37. Stepień I., Stepień L., Konorski J., The effects of unilateral and bilateral ablations of sensorimotor cortex on the instrumental (type II) alimentary conditioned reflexes in dogs, *Ibid.*, **21**, 121—140 (1961).
38. Stepień I., Stepień L., Kreiner J., The effects of total and partial ablations of the premotor cortex on the instrumental conditioned reflexes in dogs, *Acta Biol. Exp. Vars.*, **23**, 45—60 (1963).
39. Янковска З., Солтысик С., Двигательные условные рефлексы, выработанные из безусловных двигательных рефлексов, подкрепляемых пищей. В кн. «Центральные и периферические механизмы двигательной деятельности животных» (Сб. докладов международного симпозиума, Польша, 1958), стр. 61—69, Изд-во АН СССР, М., 1960.
40. Miller N. E., Carmona A., Modification of a visceral response, salivation in thirsty dogs, by instrumental training with water reward, *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **63**, 1—6 (1967).
41. Trowill J. A., Instrumental conditioning of the heart rate in the curarized rat, *Ibid.*, pp. 7—11 (1967).
42. Miller N. E., DiCara L., Instrumental learning of heart rate changes in curarized rats: shaping, and specificity to discriminative stimulus, *Ibid.*, pp. 12—19 (1967).
43. Kretschmer E., *Hysteria, Reflex and Instinct*, New York, Philosophical Library, 1960.
44. Górška T., Znaczenie czynnościowe dróg piramidowych w ruchowych odruchach warunkowych. (The role of the pyramidal tract in motor conditioned reflexes in dogs.) Sc. D. Thesis, Warsaw, Inst. Biologii Dosw. PAN (Nencki Inst. of Experimental Biology), 1965.

КРАТКОВРЕМЕННАЯ (или динамическая) ПАМЯТЬ

1. ВВОДНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Работая над книгой, посвященной всестороннему обзору проблем по данной области знания, мы обязаны принимать во внимание не только те явления, для которых уже есть общая формулировка, но также и те, включение которых в предложенную нами систему в настоящее время еще не вполне возможно. Явления кратковременной памяти принадлежат именно к последней категории. Действительно, проблемы, с которыми наука о поведении сталкивалась до сих пор, и методы, которыми производилось их изучение, большей частью касались образования и свойств следов долговременной памяти, участвующей в образовании условных рефлексов и обучении, тогда как методы изучения кратковременной памяти были сравнительно малочисленны. Это находится в явной диспропорции с той важной ролью, которую играют процессы кратковременной памяти в умственной деятельности человека и животных.

Толчком для начала исследований кратковременной памяти у животных послужило открытие, сделанное два десятилетия назад. Было обнаружено глубокое влияние на процесс запоминания электрошока и аноксии [1—3]. Оказалось, что если эти воздействия следуют непосредственно после опыта по обучению, то все то, что животное только что выучило, полностью или частично стирается из его памяти. Напротив, если эти воздействия осуществляются лишь через несколько часов, следы памяти сохраняются. На основе анатомических данных, свидетельствующих о существовании замкнутых цепей нейронов, в которых импульсы могут долго свободно циркулировать [4], для кратковременной памяти была предложена теория реверберации, объяснявшая приведенные выше результаты. Согласно этой теории, физиологической основой кратковременной памяти является циркуляция импульсов в замкнутых цепях нейронов; эта циркуляция вызывает превращение динамических следов памяти в постоянные, т. е. вызывает так называемую консолидацию. Электрошок или аноксия по этой теории приостанавливают циркуляцию импульсов и таким образом предотвращают процесс консолидации [5].

Недавно Альберт [6, 7] высказал серьезные сомнения в правильности этой теории. Он убедительно показал, что процесс консолидации не зависит от кратковременной памяти. При этом он подтвердил ранее высказанную Хиденом [8] гипотезу о биохимической природе долговременной памяти.

Не входя в обсуждение этой гипотезы, мы хотели бы только подчеркнуть, что мысль о четком разграничении и полной независимости процессов кратковременной памяти и образования в памяти стойких долговременных следов представляется нам очень разумной. Как мы сейчас увидим, она находит подтверждение в физиологических и поведенческих данных. Таким образом, при дальнейшем обсуждении мы будем придерживаться того взгляда, что кратковременная память имеет динамический характер и зависит от активности замкнутых самовозбуждающихся цепей нейронов, тогда как консолидация памяти есть совершенно другой, независимый процесс, природа которого еще плохо изучена. Кроме того, следует напомнить, что в кратковременной памяти след от одиночного события не всегда, а вернее даже редко, сопровождается последующей консолидацией данного паттерна, в особенности в пожилом возрасте. В противном случае мозг был бы перегружен ог-

ромным количеством информации, и это препятствовало бы его нормальной деятельности. Как будет показано в последующих разделах, в большинстве случаев консолидации следов кратковременной памяти вовсе не требуется и они могут исчезнуть (и действительно исчезают), как только их роль выполнена.

В настоящем обсуждении мы рассмотрим сначала явления кратковременной памяти у человека, основываясь на интроспективном опыте и на данных патологии, а затем обратимся к результатам, полученным в экспериментах на животных. Речь будет идти исключительно о явлениях кратковременной памяти «в чистом виде», оставляя в стороне проблему консолидации, поскольку, с нашей точки зрения, она не относится к данному вопросу.

2. КРАТКОВРЕМЕННАЯ ПАМЯТЬ НА ВОСПРИЯТИЯ

Когда, находясь в состоянии бодрствования, мы обращаем внимание на ряд новых стимул-объектов, например при пребывании в неизвестном нам городе замечаем лица незнакомых людей, слышим незнакомую речь и смотрим на окружающие места, то в течение какого-то периода времени мы сохраняем в памяти многое из увиденного, поскольку можем произвольно вызывать эти образы. Иногда, когда восприятие имеет выраженную эмоциональную окраску, мы даже не всегда можем избавиться от такого образа и он навязчиво возникает, даже помимо нашего желания. Эти наблюдения показывают, что если данный стимул-объект принадлежит к категории паттернов, хорошо представленных в наших гностических полях, то единственное его предъявление может вести к образованию соответствующих групп гностических нейронов. Однако эти группы нейронов в отличие от гностических групп нейронов, о которых речь шла в первых главах, являются лишь временными, поскольку, как мы знаем, во многих случаях они не передаются в хранилище постоянной информации. Легко заметить, что через несколько часов или дней мы уже не помним предъявленного нам стимул-объекта, т. е. мы не можем ни вызвать его в воображении, ни узнать его при повторном предъявлении.

Возникает вопрос: каков же механизм образования и существования таких временных групп гностических нейронов и каково их отношение к постоянным группам гностических нейронов?

Для начала нужно отметить, что образ стимул-объекта, возникающий у нас сразу же после его предъявления, феноменологически не отличается от образов, возникающих спустя долгое время по ассоциации. Действительно, когда я представляю себе лицо или картину, которые я только что видел, я не знаю, связано ли это с действием постоянной памяти, или же этот образ через некоторое время полностью исчезнет. Это показывает, что образование групп гностических нейронов в наших гностических полях есть результат и временных, обратимых процессов и постоянных, необратимых изменений в комплексах нейронов.

В соответствии с реверберационной теорией кратковременной памяти проще всего предположить, что постулируемые замкнутые цепи представлены кортико-таламическими петлями. Действительно, мы знаем, что каждое гностическое поле связано двусторонними связями с соответствующим ассоциативным таламическим ядром, и есть некоторые, к сожалению немногочисленные, данные, указывающие на то, что разрушение этих ядер нарушает соответствующий тип гнозиса в такой же степени, как и разрушение коры. Итак, мы допускаем, что при предъявлении данного стимул-объекта импульсы, идущие от нижних ярусов соответствующей афферентной системы, попадают в соответствующее гно-

стическое поле, «отпечатываются» на свободных нейронах, являющихся точками конвергенции этих импульсов, и вовлекают в процесс соответствующие кортико-таламические петли. Пока эти петли активны, продолжает сохраняться и кратковременная память о данном стимул-объекте. Эта активность или затухает спонтанно, или подавляется конкурирующими восприятиями. Последний механизм обычно называют ретроактивным торможением.

Теперь можно задать вопрос, почему образ недавно воспринятого стимул-объекта не переживается нами постоянно в течение всего времени реверберации, а появляются только временами и может даже не возникнуть совсем, если мы этого не захотим. Ответ на этот вопрос прост. С образами стимул-объектов дело обстоит точно так же, как и с восприятием, которое происходит только под влиянием внимания, т. е. при наличии активации данного гностического поля. Итак, образ недавно воспринятого события, след которого хранится в кратковременной памяти, оказывается более или менее в таком же положении, как и стимул-объект, попадающий на рецептивную поверхность, т. е. мы его «воспринимаем» только тогда, когда обращаем на него внимание.

Из реверберационной теории кратковременной памяти следует, что во время активного состояния кортико-таламических цепей гностические нейроны, «временно занятые» данным стимул-объектом, как бы «сенсibiliзировапы» благодаря постоянной бомбардировке циркулирующими импульсами. Следовательно, если стимул-объект, вызвавший эту сенсibiliзацию, появится еще раз, то вызываемые им импульсы попадут к тем же нейронам и произойдет узнавание образа. Это объясняется тем, что потенциальные синаптические контакты между передающими и принимающими нейронами не абсолютно непроходимы для входящих импульсов; поэтому последние могут вызвать возбуждение воспринимающих нейронов, находящихся в состоянии сенсibiliзации, несмотря на то что постоянно действующие синаптические контакты между нейронами нижележащего уровня и этими нейронами не образовались.

Предположение о сенсibiliзации гностических нейронов реверберирующими импульсами позволяет нам понять еще одно важное явление — легкость, с какой возникают соответствующие образы и их навязчивое появление. Мы допускаем, что во время функционирования кратковременной памяти образы появляются не на основе *ассоциаций*, а на основе сенсibiliзации соответствующих нейронов и их активации неспецифическими облегчающими импульсами. Действительно, когда после целого дня работы мы отдыхаем, то можем вызвать в уме все события прошедшего дня. При этом мы «замечаем» соответствующие образы точно так же, как мы замечаем действующие стимул-объекты, выбирая те из них, которые нас в данный момент больше всего интересуют.

Проанализируем подробнее этот процесс воображения.

Во-первых, здесь мы имеем дело с образами *новых* стимул-объектов, с которыми мы встретились в первый раз, при условии, что они представлены в хорошо развитом гностическом поле и могут быть восприняты после единственного предъявления. Именно так мы вспоминаем лица впервые встреченных людей, новые места, которые впервые посетили, полученный в подарок букет незнакомых цветов. В повседневной жизни такие стимул-объекты относительно редки. Гораздо чаще мы встречаем хорошо знакомых людей, находимся в знакомой обстановке и не так уже часто получаем в подарок незнакомые цветы. Тем не менее многие из этих стимул-объектов, хотя и хорошо знакомых, «оживают» после недавнего восприятия.

Таким образом, мы подошли к важному моменту, который был целиком упущен всеми создателями теорий кратковременной памяти. Он заключается в том, что хорошо известный стимул-объект, имеющий прочно установленное представительство в соответствующем гностическом поле, в случае если он недавно воспринят, может быть вызван по механизму кратковременной памяти точно таким же образом, как и новые стимул-объекты. Стало быть, кратковременная память не является привилегией новых стимул-объектов, а представляет собой нормальный процесс, который следует за *каждым* восприятием.

Процессы кратковременной памяти не ограничиваются только случаями свободных и часто ненужных воспоминаний о недавних событиях. Конструктивная и значительно более важная их роль заключается в участии в любом планировании действий на короткий срок. Вот типичный пример такого рода поведения. Почти каждый из нас по утрам составляет для себя план действий, уникальных в том смысле, что они не относятся к тем нашим обычным действиям, которые мы выполняем с помощью простых инструментальных рефлексов. Я решаю (или мне поручают) сделать покупки в магазине, встретить кого-то для обсуждения какого-то вопроса, написать несколько писем в ответ на письма, информация о которых хранится в моей кратковременной или долговременной памяти. Мысленно я готовлюсь к предстоящей лекции или обдумываю свои ответы на дискуссии. Все эти и множество других образов будущих дел находятся в моей кратковременной памяти, и я направляю все свое поведение на их выполнение. После того как они сделаны, память о них более не сохраняется и они «освобождают место» для следующих образов. Именно такой тип поведения животных изучается в экспериментах, которые ставятся по *методу отсроченных реакций*. Совершенно ясно, что в основе такого поведения лежит механизм кратковременной памяти и, если бы этот механизм нарушился, многое в нашем повседневном поведении оказалось бы невозможным. Оно свелось бы исключительно к хорошо выработанным условным рефлексам. Описанную функцию кратковременной памяти мы назовем *перспективной*.

Существует еще одна область явлений, где кратковременная память играет решающую роль. Ежедневно мы совершаем многие двигательные акты, которые не должны повторяться, хотя внешних сигналов о том, что они выполнены, нет. Уходя из квартиры и запирая дверь, мы должны помнить, что дверь уже заперта, иначе мы все время будем думать о том, чтобы вернуться и запереть ее. Мы должны помнить, что уже приняли прописанную дозу лекарства, иначе примем его лишней раз. Мы должны помнить, с кем из коллег уже поздоровались, придя на работу. Все эти кажущиеся естественными явления неповторения уже совершенных действий несомненно контролируются следами об их выполнении в кратковременной памяти. Если нарушение того механизма кратковременной памяти, который связан с действиями, описанными выше, ведет к невозможности планирования предстоящего поведения, то нарушение памяти на прошедшие события ведет к персеверации. Мы предлагаем назвать этот аспект кратковременной памяти *ретроспективным*.

Следующий вопрос, который нам предстоит рассмотреть, касается локализации следов кратковременной памяти. Как уже говорилось, есть основания предполагать, что кратковременная память на стимул-объекты определенных модальностей зависит просто от гностических полей, участвующих в их восприятиях и в формировании образов [9]. Это значит, например, что повреждение зрительного гностического поля, ответственного за восприятие лиц (Зр-Л), приведет к нарушению кратковременной памяти просто из-за невозможности их зрительного представле-

пия, а повреждение аудиовербального гностического поля (Сл-Р) приведет к потере кратковременной памяти на слова.

В соответствии с этим взглядом повреждения в префронтальной области имеют особое значение, поскольку они связаны с образами *различных видов поведенческих актов* (см. гл. III, разд. 8), и поэтому такие повреждения серьезно ухудшают планируемое (т. е. отсроченное) двигательное поведение. Действительно, если больной не может ясно представить себе при помощи кинестетического гнозиса те задачи, которые он должен выполнить, то их выполнение резко нарушается, хотя он может прекрасно помнить и повторить инструкцию. Исходя из этого легко объяснить удивительное поведение больных, которые определенно понимают инструкцию и знают, что им нужно делать (поскольку это «знание» связано с гностическими полями их слухового и зрительного анализаторов), но, несмотря на это, не могут выполнить задание из-за отсутствия у них кинестетических представлений. Вследствие этого их условнорефлекторные реакции на действующие раздражители очень легко подавляют планируемые действия, вызывая так называемые персеверативные поведенческие акты [10, 11].

С этой точки зрения глубокие нарушения кратковременной памяти, обнаруживаемые у людей при двустороннем повреждении гиппокампа [12, 13], можно объяснить следующим образом.

Анатомически гиппокамп относится к эмотивному мозгу, будучи тесно связан со всеми структурами лимбической системы, непосредственно участвующими в функциях драйва и антидрайва. Это позволяет предположить, что гиппокамп участвует в каких-то высших процессах эмотивных функций, например, что в нем происходит реверберация импульсов, ответственных за следы кратковременной памяти на эмоции, вызванные раздражителями, которые связаны с драйвами и антидрайвами. Отсюда следует, что повреждение гиппокампа, нарушающее эти следы, должно влиять на кратковременную память, касающуюся тех гностических событий, для которых эмоциональный фактор очень важен. Конечно, сказанное относится к сфере догадок, восполняющих пробел в наших знаниях, и не является истинным объяснением.

3. КРАТКОВРЕМЕННАЯ ПАМЯТЬ НА АССОЦИИ

Нам представляется, что принципы функционирования кратковременной памяти, описанные выше для восприятий, остаются такими же и для ассоциаций. Действительно, в предыдущем разделе мы часто приводили примеры, в которых фигурировали оба процесса — восприятия и ассоциации, просто потому, что разделить их трудно.

Если, находясь в новой обстановке, скажем в новом городе, мы устанавливаем определенные соотношения между его частями, то они сохраняются у нас в кратковременной памяти, и мы используем их в своем поведении точно так же, как следы, хранящиеся в долговременной памяти. Или, попав на короткое время за границу, мы запоминаем некоторые слова незнакомого языка (кратковременная память на восприятия); ассоциируя их с определенными значениями (кратковременная память на ассоциации), и используем затем свои знания, хотя они могут потом быстро утрачиваться. Превратятся ли возникшие ассоциации в стойкие — вопрос совсем иной, и это ни в какой мере не влияет на наше поведение в данный момент. И хотя феноменологически запоминания с помощью долговременной и с помощью кратковременной памяти не различаются, разница между ними тем не менее ясна. Люди со слабовыраженным процессом консолидации вскоре полностью забывают полу-

ценную информацию, а люди с хорошей долговременной памятью сохраняют ее до конца жизни.

В нашей повседневной жизни кратковременная память на ассоциации играет не менее важную роль, чем кратковременная память на восприятия. Хорошим примером такой памяти на ассоциации может служить способность временно запоминать многозначные номера, например номера телефонов. Как известно, мы их запоминаем как на основе слуховой памяти (ассоциации внутри поля Сл-Р), так и на основе зрительной памяти (ассоциации внутри поля Зр-Сим). В некоторых случаях эти ассоциации оказываются долговременными, в других — наше запоминание последовательности цифр оказывается лишь временным и сохраняется только до тех пор, пока в этом есть необходимость.

К анализу физиологического механизма кратковременной памяти на ассоциации следует подходить так же, как и в случае кратковременной памяти на восприятия. Допустим, что две группы гностических нейронов А и Б (принадлежавших к хранилищу долговременной памяти) активируются одновременно. Эта активация ведет к сенсibilизации обеих этих групп благодаря реверберирующим импульсам. Если между этими группами существуют потенциальные связи, они временно превращаются в действующие. В таком случае восприятие, активирующее передающую группу нейронов А, временно будет активировать группу принимающих нейронов Б, вызывая тем самым образ соответствующего стимул-объекта. Если между этими двумя группами не образуются прочные связи, то после прекращения сенсibilизации принимающей группы воспоминание об этой ассоциации исчезнет.

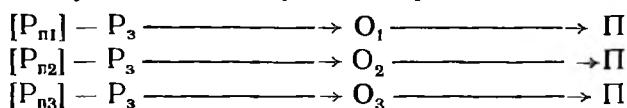
4. КРАТКОВРЕМЕННАЯ ПАМЯТЬ В ЭКСПЕРИМЕНТАХ НА ЖИВОТНЫХ

Если не касаться всей категории явлений, связанных с консолидацией следов памяти, как не имеющих прямого отношения к кратковременной памяти, то можно видеть, что экспериментальные методы изучения последней довольно немногочисленны. Специфическим тестом на кратковременную память является метод, введенный в психологические исследования Хантером [14] и названный им «методом отсроченной реакции». Сущность его заключается в том, что для получения пищевого подкрепления животное должно выполнить одну из нескольких возможных реакций. Сигнал, определяющий соответствующую реакцию, заканчивается *значительно раньше*, чем животное может на него ответить. Поэтому в момент, когда животное выполняет ответ, оно должно помнить сигнал, данный заранее.

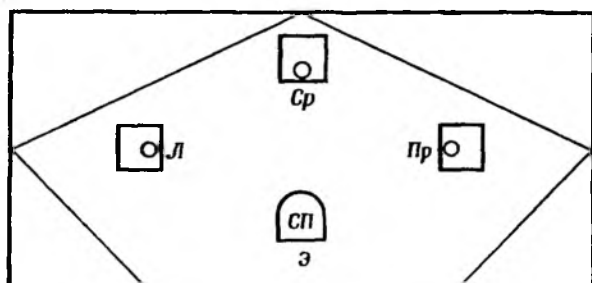
В большинстве случаев применения этого метода животное заставляют оставаться на стартовой площадке перед двумя или несколькими кормушками. Затем подают сигнал, определяющий, в какой из кормушек будет пища; по истечении некоторого времени (отсрочка) животное освобождают, и оно может сделать выбор. Если животное выбирает правильную кормушку, оно получает пищу, если выбор неправильный, пища не подается. В качестве сигналов, определяющих отсроченную реакцию, используют зрительные, слуховые или кинестетические раздражители. Зрительные и слуховые раздражители могут либо совпадать по месту предъявления с соответствующей кормушкой (например, когда пищу помещают на виду у животного или из кормушки доносится звук зуммера), либо могут быть независимы. Кинестетический раздражитель используется в том варианте отсроченных реакций, в котором предыдущая реакция является сигналом следующей (например, в методике отсроченной альтернации).

Из этого краткого описания метода отсроченных реакций видно, что мы здесь имеем дело с рядом инструментальных рефлексов, раздражителями для которых служат комплексные сигналы, состоящие из двух элементов [15]: 1) следа от «подготовительного раздражителя», определяющего, какую именно из нескольких инструментальных реакций животное должно выполнить, и 2) «запускающего раздражителя», общего для всех инструментальных ответов.

В соответствии с этим схему метода отсроченных реакций с тройным выбором можно представить следующим образом:



P_n обозначает след кратковременной памяти от данного подготовительного раздражителя; P_z — запускающий раздражитель; O — отсроченная реакция; Π — пищевое подкрепление.



Фиг. 106. План экспериментальной комнаты для опытов с отсроченными реакциями. Э — место экспериментатора; СП — стартовая платформа; Л, Ср, Пр — соответственно левая, средняя и правая кормушки.

Ясно, что в отсутствие P_n , т. е. когда к моменту освобождения животное не помнит сигнала, указывающего правильный ответ, оно не в состоянии решить задачу.

За основу для дальнейших рассуждений мы возьмем эксперименты Лавицкой [16], выполненные на собаках и кошках при использовании методики с тройным выбором (фиг. 106). Перед каждым сочетанием животное задерживали на стартовой платформе (собак держали на поводке, а кошек — в клетке). Затем раздавался сигнал зуммера (помещенного на одной из кормушек) продолжительностью 3 сек. Через определенное время после действия сигнала животное отпускали и, если оно подходило к той кормушке, откуда давался этот сигнал, ему давали пищу. Если животное подходило к другой кормушке, пищу не давали, даже если оно само поправляло ошибку и бежало к правильному месту.

Наиболее важные факты, установленные в этих экспериментах, следующие:

1. У нормальных животных (кошек и собак) правильная отсроченная реакция не зависела от ориентации головы и тела во время периода отсрочки. Другими словами, для правильного решения не было необходимости в специальной ориентации животного в направлении кормушки, от которой был подан сигнал.

2. У нормальных животных отсроченные реакции оставались правильными при трехминутной отсрочке у кошек и примерно десятиминутной отсрочке у собак.

3. Отвлечение внимания животного в период отсрочки, поглаживание животного, кормление его на стартовой площадке и даже увод его на некоторое время из помещения не мешали правильному решению.

4. Отсроченная реакция не нарушалась (у собак) и тогда, когда стартовую площадку отгораживали ширмой так, чтобы животное не видело кормушек.

5. Если в одном сочетании давали последовательно сигналы от двух кормушек, то после периода отсрочки животное направлялось обычно к той кормушке, сигнал которой был подан позже, а затем, съев находящуюся там порцию пищи, подходило к другой кормушке (тест с двойным сигналом).

В экспериментах на собаках было замечено, что в период отсрочки некоторые из них как бы стремятся сохранить определенную ориентацию по отношению к той кормушке, от которой был подан сигнал. Как только их отпускали, они бежали прямо к этой кормушке. Такое поведение мы назвали «псевдоотсроченной реакцией», поскольку она не обязательно должна основываться на следах памяти от раздражителя, а может быть связана с действующим постуральным раздражением. Для того чтобы выяснить, определяется ли в этих случаях отсроченная реакция следами памяти от раздражителя, надо было заставить животное изменить положение тела отвлечением его внимания в другом направлении. Нормальные собаки обычно после отвлечения не делали ошибок, показывая этим, что отсроченная реакция действительно связана у них со следами от раздражителя.

Возникает важный вопрос: какой же раздражитель направляет животное при выполнении им отсроченной реакции? Хотя у нас нет убедительных данных для прямого ответа на этот вопрос, мы полагаем, что у кошек и собак соответствующим раздражителем является пространственно-кинестетический образ пути к данной кормушке. Другими словами, мы предполагаем, что на основе знакомства животного с экспериментальной комнатой в его пространственно-кинестетическом гностическом поле (К-Пр) образуются три группы нейронов, представляющих соответственно побуждение к каждой из кормушек. Если данный подготовительный раздражитель сигнализирует о пище в одной из кормушек, то по ассоциации он вызывает активацию соответствующей группы пространственно-кинестетических нейронов, а эта активация поддерживается в течение всего периода отсрочки благодаря ревербирующим импульсам кратковременной памяти. Таким образом, в мозгу программируется соответствующий ответ, который животное и выполняет после того, как его отпускают. В пользу этого предположения свидетельствуют следующие данные:

1. Если кормушки располагались не под прямыми углами, как это обычно делалось в наших экспериментах, а под острыми, то отсроченные реакции животных сильно ухудшались, хотя они отлично различали, от какой именно кормушки подавался сигнал, и реагировали правильно, если их отпускали сразу после сигнала. Подобное ухудшение объясняется тем, что различие сходных пространственно-кинестетических раздражителей представляет большие трудности и поэтому следы кратковременной памяти различаются нечетко [17].

2. Отсроченные реакции у собак были наилучшими, если подготовительный раздражитель совпадал по месту с кормушкой. Напротив, при использовании раздражителей, источники которых находились в других местах (например, зуммер сверху — сигнал левой кормушки, зуммер снизу — сигнал правой), отсроченные реакции значительно ухудшались [18]. Это связано с тем, что ассоциация между раздражителем, совпадающим с местом кормления, и соответствующей локомоторной реакцией

значительно прочнее, чем ассоциация между раздражителем, пространственно не связанным с кормушкой, и этой реакцией (см. гл. X, разд. 4). Вследствие этого в первом случае активация соответствующей группы гностических нейронов подготовительным раздражителем оказывается значительно сильнее, чем во втором, и лучше «выдерживает» более длительный период отсрочки и (или) отвлечение внимания, иными словами, образ пути, по которому следует идти к кормушке, оказывается у животного яснее и прочнее, когда он вызывается звуком зуммера, расположенного около цели, чем если зуммер расположен в другом месте.

3. Наконец, нам представляется, что сильное ухудшение отсроченной реакции после удаления префронтальной области коры также свидетельствует в пользу нашей гипотезы. В гл. III, разд. 8, мы приводили данные о том, что пространственно-кинестетический гнозис локализован в префронтальной области. Нам кажется, что ухудшение отсроченных реакций после удаления этой зоны согласуется с нашей концепцией.

Ухудшение отсроченных реакций после такого удаления впервые наблюдал в своей классической работе на обезьянах Якобсен [19]. Эти эксперименты были повторены многими авторами, которые ставили своей целью выяснить механизм этого ухудшения и определить ту зону у префронтальной области, которая ответственна за этот дефект.

В экспериментах Лавицкой и Конорского [20—22] на собаках и кошках был проведен подробный анализ нарушений отсроченных реакций после удаления префронтальной области; применялась методика тройного выбора. Было установлено, что сразу после операции собаки делали правильный выбор только при условии, если их отпускали во время действия подготовительного раздражителя или сразу же по его окончании. Достаточно было нескольких секунд отсрочки, и реакции становились совершенно случайными. Через некоторое время животные обучались решать задачу таким образом, что в течение всего периода отсрочки удерживали голову или все тело в направлении кормушки, от которой давался сигнал. Но если в это время их внимание чем-нибудь отвлекалось (например, дачей пищи на стартовой площадке), то они совершенно терялись. Когда предлагался тест с двойным сигналом, собаки шли только ко второй кормушке. Если площадку окружали ширмой, собаки не могли решить и этой задачи.

В экспериментах на кошках после удаления префронтальной области обнаружилась выраженная тенденция к персеверации: кошка либо подходила всегда к одной кормушке и полностью игнорировала остальные (в тяжелых случаях), либо подходила к той кормушке, от которой сигнал давался в предыдущем сочетании.

Все эти факты показывают, что простые локомоторные реакции как на действующие экстероцептивные условные раздражители, так и на ориентацию тела животного контролируются нижележащим уровнем кинестетического анализатора (базальными ганглиями?) и для их программирования не требуется участия префронтального гностического поля. Такое программирование оказывается необходимым, когда условный раздражитель уже не действует и животное должно сохранить в своей кратковременной памяти кинестетический образ ответа, который оно совершит после освобождения.

Остается неясным только один момент: префронтальные кошки в отличие от собак обнаруживают после повторной тренировки хорошую компенсацию; удается достичь предоперационного уровня правильных ответов. Это может быть связано либо с меньшей радикальностью повреждения, либо с участием в этом процессе другого анализатора (например, пространственно-зрительного), который может заменить нарушение пространственно-кинестетического гнозиса (см. гл. III, разд. 8).

Если наше предположение относительно механизма отсроченной реакции верно, то это значит, что данный тест не имеет отношения к кратковременной памяти в целом, а касается лишь пространственно-кинестетической кратковременной памяти. В связи с этим возникает вопрос, какие тесты следует выбирать для исследования у животных кратковременной памяти на раздражители других модальностей.

По нашему мнению, животному следует предъявлять для сравнения два сходных раздражителя, следующих один за другим с каким-то интервалом. Например, если два одинаковых тона, следующие один за другим (независимо от частоты), представляют собой положительный комплексный условный сигнал, а два разных тона — отрицательный комплексный условный сигнал, или наоборот, то животное должно основывать свое решение задачи на запоминании первого тона и последующем сравнении его с другим [24]. Подобные эксперименты еще немногочисленны, но они показывают, что разрушения в областях, которые считаются гностическими полями раздражителей определенной модальности, значительно ухудшают решение подобных задач [25, 26].

Заканчивая рассмотрение явлений кратковременной памяти в экспериментах на животных, следует подчеркнуть, что, судя по случайным наблюдениям, явления эти значительно более многочисленны, чем это принято считать на основании относящихся к этому вопросу работ. В сущности каждый экспериментатор, применяющий павловские методы выработки условных рефлексов, знает, как изменчивы условные реакции животного в зависимости от следов кратковременной памяти.

Приведем несколько примеров.

У собаки выработаны классические условные рефлексы (пищевые и оборонительные) с длительным изолированным действием условного раздражителя, вследствие чего ее реакции отличаются большим латентным периодом.

Допустим, что в одном из предъявлений мы подкрепили условный раздражитель гораздо раньше, чем обычно. Почти наверняка при следующем предъявлении, которое последует через несколько минут, латентность ответа станет заметно короче, указывая на то, что животное отлично помнит о появившемся изменении и приспосабливает к нему свои реакции. Точно так же, если в одном положительном предъявлении не дать подкрепления, то очень вероятно, что при следующем предъявлении условный рефлекс на этот раздражитель уменьшится.

Если у крыс, у которых выработаны две противоположные двигательные условные реакции (например, побежка направо — побежка налево), часто производилась их переделка, то, оказывается, достаточно одного «инструктирующего» предъявления для переключения ее с одного ответа на противоположный. В общем мы думаем, что преобладание одной из двух условных реакций в ответ на условный раздражитель, имеющий двойной смысл, находится в большей степени в компетенции кратковременной, нежели долговременной памяти.

Резюмируя, можно сказать, что во всех наших экспериментах по выработке условных рефлексов важную роль играют процессы кратковременной памяти, которые не проявляются при обычной постановке опыта, но сразу же обнаруживаются при умышленном или неумышленном ее изменении.

5. ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ВЫВОДЫ

Когда группа гностических нейронов, представляющая определенный паттерн стимулов, активируется соответствующим восприятием, то эта активация длится гораздо дольше, чем действие раздражителя, образуя

след кратковременной памяти. Предполагается, что это явление связано с вовлечением в процесс замкнутых самовозбуждающихся цепей нейронов (возможно, кортико-таламических цепей), которые функционируют более или менее длительное время (несколько часов или дней), функция их прекращается либо спонтанно, либо под действием конкурирующих цепей по принципу латерального торможения. Если такая длительная активация гностических нейронов сопровождается и неспецифической активацией, то она может вызвать образы соответствующих стимул-объектов. Таким образом, в каждый момент жизни имеет место активация большого числа гностических нейронов различных анализаторов, что и составляет «склад кратковременной памяти», который в противоположность «складу долговременной памяти» имеет динамический характер и постоянно обновляет свое содержимое.

Кратковременная память обычно касается тех паттернов, которые имеют уже свое представительство в соответствующем гностическом поле, вызывая временную активацию воспринимающих их нейронов. Однако, если предъявляется новый стимул-объект, который принадлежит к хорошо развитому гностическому полю (и поэтому легко воспринимается после одиночного предъявления), этот объект временно «завладевает» соответствующими потенциальными гностическими нейронами и активирует соответствующие нейронные цепи. Вследствие этого в данном гностическом поле, помимо стабильных гностических нейронов, имеющих стойкие синаптические связи с конвергирующими на них аксонами из более низких уровней данного анализатора, имеются также временные гностические нейроны, зависящие от активации самовозбуждающихся нейронных цепей.

У нас нет данных, которые свидетельствовали бы о *трансформации* следов кратковременной памяти в следы долговременной памяти путем консолидации. Напротив, нам кажется, что эти два процесса (кратковременная память и консолидация) не зависят друг от друга и основаны на различных механизмах.

Кратковременная память на ассоциации подчиняется точно тем же правилам, что и кратковременная память на восприятии.

У человека кратковременная память наиболее четко выявляется при планировании поведения, когда нужно выполнить ряд действий, запрограммированных заранее (проспективная роль кратковременной памяти), а также в сопротивлении персеверации уже выполненных поведенческих актов (ретроспективная роль кратковременной памяти).

В экспериментах на животных единственным хорошо известным тестом на кратковременную память считается отсроченная реакция, которая представляет собой простую модель планируемого поведения человека. Мы предполагаем, что в основе отсроченной реакции лежит кратковременная память на пространственно-кинестетические сигналы, представленные в соответствующем поле кинестетического анализатора. Тесты для изучения кратковременной памяти стимул-объектов других модальностей пока мало разработаны.

Поскольку в соответствии с нашей концепцией кортико-таламические цепи, ответственные за кратковременную память, связаны с гностическими нейронами представительства определенных стимул-объектов, кратковременная память на эти объекты зависит от целостности соответствующих гностических полей. Предполагается, что серьезное ухудшение отсроченных реакций после удаления префронтальных областей коры головного мозга связано именно с разрушением нейронов, представляющих пространственно-кинестетические гностические функции.

ЛИТЕРАТУРА

1. Duncan C. P., The retroactive effect of electroshock on learning, *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **42**, 32—44 (1949).
2. Thompson R., Dean W., A further study on the retroactive effect of ECS, *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **48**, 488—491 (1955).
3. Thompson R., Pryer R. S., The effect of anoxia on the retention of a discrimination habit, *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **49**, 297—300 (1956).
4. Lorente de No R., Analysis of the activity of the chains of internuncial neurons, *J. Neurophysiol.*, **1**, 187—194 (1938).
5. Glickman S. E., Perseverative neural processes and consolidation of the memory trace, *Psychol. Bull.*, **58**, 218—233 (1961).
6. Albert D. J., The effect of spreading depression on the consolidation of learning, *Neuropsychologia*, **4**, 49—64 (1966).
7. Albert D. J., Memory in mammals: Evidence for a system involving nuclear ribonucleic acid, *Ibid.*, **4**, 79—92 (1966).
8. Hydén H., Biochemical changes in glial cells and nerve cells at varying activity. In: *Proceedings of the Fourth International Congress of Biochemistry*, Vienna 1958. Vol. III, *Biochemistry of the Central Nervous System*, pp. 64—89, London and New York, Pergamon Press, 1959.
9. Konorski J., The physiological approach to the problem of recent memory. In J. F. Delafresnaye, ed., *Brain Mechanisms and Learning*, pp. 115—132, Oxford, Blackwell Sci. Publ., 1961.
10. Teuber H. L., In J. M. Warren and K. Akert, eds., *The Frontal Granular Cortex and Behavior*, pp. 287—288, New York, McGraw-Hill, Discussion following chap. 13, 1964.
11. Лурия А. Р., Хомская Е. Д., Disturbances in the regulative role of speech with frontal lobe lesions, *Ibid.*, pp. 353—371 (1964).
12. Milner B., Penfield W., The effect of hippocampal lesions on recent memory, *Trans. Amer. Neurol. Ass.*, **80**, 42—48 (1955).
13. Scoville W. B., Milner B., Loss of recent memory after bilateral hippocampal lesions, *J. Neurol. Neurosurg. Psychiatr.*, **20**, 11—21 (1957).
14. Hunter W. S., The delayed reaction in animals and children, *Behav. Monogr.*, **2** (№ 1), 1—86 (1913).
15. Konorski J., Żawicka W., Physiological mechanism of delayed reactions, *Acta Biol. Exp. Vars.*, **19**, 175—197 (1959).
16. Żawicka W., Physiological mechanism of delayed reactions. II. Delayed reactions in dogs and cats to directional stimuli, *Acta Biol. Exp. Vars.*, **19**, 199—219 (1959).
17. Żawicka W., неопубликованные данные.
18. Żawicka W., неопубликованные данные.
19. Jacobsen C. F., Studies of cerebral function in primates. *Comp. Psychol. Monogr.*, **13** (№ 3, Ser. № 63), 1—60 (1936).
20. Żawicka W., Konorski J., Physiological mechanism of delayed reactions. III. The effects of prefrontal ablations on delayed reactions in dogs, *Acta Biol. Exp. Vars.*, **19**, 221—231 (1959).
21. Żawicka W., Konorski J., The effect of prefrontal lobectomies on the delayed responses in cats, *Ibid.*, **21**, 141—156 (1961).
22. Żawicka W., Konorski J., The properties of delayed responses to double preparatory signals in normal and prefrontal dogs, *Ibid.*, **22** (№ 2), 47—55 (1962).
23. Konorski J., Żawicka W., Analysis of errors by prefrontal animals on the delayed-response test. In J. M. Warren and K. Akert, eds., *The Frontal Granular Cortex and Behavior*, pp. 271—294, New York, McGraw-Hill, 1964.
24. Konorski J., A new method of physiological investigation of recent memory in animals, *Bull. Acad. Pol. Sci., Cl. II, Ser. Sci. Biol.*, **7**, 115—117 (1959).
25. Stepień L., Cordeau J. P., Rasmussen T., The effect of temporal lobe and hippocampal lesions on auditory and visual recent memory in monkeys, *Brain*, **83**, 470—489 (1960).
26. Chorazyna H., Stepień L., Impairment of auditory recent memory produced by cortical lesions in dogs, *Acta Biol. Exp. Vars.*, **21**, 177—187 (1961).

ОБЩАЯ АРХИТЕКТУРА ИНТЕГРАТИВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ МОЗГА

1. ВВОДНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Как было сказано во введении, исследование функций мозга идет по двум независимым направлениям, которые хотя и дополняют друг друга, но преследуют разные цели и используют различные экспериментальные методы. Одно из этих направлений, которое можно назвать аналитическим, связано с исследованием тонких деталей структуры и функции различных частей мозга и их взаимосвязей; оно пользуется гистологическими и электрофизиологическими методами исследования. Другое направление, которое можно назвать синтетическим, связано с исследованием мозга как механизма контроля и интеграции всей деятельности животного, и осуществляется оно в основном исследованием поведения в целом.

Каждый из этих подходов наталкивается на свои особые трудности. Исследователь, занимающийся анализом, рискует утонуть в море частных фактов, демонстрирующих необычайную сложность функциональной организации мозга, но бессильных объяснить эту организацию. Тому, кто занимается синтезом, наоборот, угрожает опасность не заметить этой сложности и чрезмерно упростить запутанные и разнообразные связи, существующие в работающем мозге. В сущности на нынешнем уровне знаний представляется просто невозможным заниматься синтетическим изучением функций мозга с учетом всей его анатомической и функциональной сложности.

Ввиду этого нам представляется теперь необходимым четко повторить основные представления, изложенные в этой книге, опуская те, которые нам кажутся дискуссионными. Если эти представления окажутся правильными, они, быть может, послужат дальнейшему развитию физиологии мозга и помогут систематизации будущих исследований.

2. АФФЕРЕНТНЫЕ СИСТЕМЫ И ПЕРЦЕПТИВНОЕ ОБУЧЕНИЕ

Анатомия мозга учит, что этот орган состоит из трех видов функциональных систем, а именно: 1) *афферентных систем* (анализаторов), построенных по принципу иерархической конвергенции-дивергенции, 2) *ассоциативных систем*, связывающих между собой определенные афферентные системы и их части, 3) *эфферентных систем*, контролирующей деятельность исполнительных органов. В каждой из этих систем можно различать два типа внутрицентральных связей: для связей первого типа характерна установившаяся в онтогенезе полная проводимость синаптических контактов; в другом типе проводимость контактов носит лишь потенциальный характер и превращение их в действующие зависит от индивидуального опыта животного, приобретаемого в процессе обучения.

Функция афферентных систем заключается в снабжении мозга информацией об окружающей среде, в которой находится организм, и сигналами обратной связи о его собственной деятельности. Интересы сохранения жизни организма требуют, чтобы эта информация была в высшей степени избирательной, т. е. чтобы она касалась только определенных комбинаций элементов внешней среды и не касалась других. Согласно нашей концепции, которая представляет собой экстраполяцию и

обобщение результатов недавних работ по механизмам зрительных функций, эта избирательность обеспечивается конвергенцией от определенных элементов рецептивной поверхности на определенных нейронах высших уровней данной системы и торможением тех сигналов, которые не соответствуют паттерну, представляемому этими нейронами.

Поскольку паттерны, отпечатывающиеся в каждой афферентной системе, принадлежат к различным категориям или к различным аспектам событий внешнего мира, а эти категории имеют различное значение для организма, афферентные системы должны обладать мощными механизмами сортировки, которые распределяли бы поступающие от рецепторов сигналы к соответствующим скоплениям нейронов (центрам или полям) для их использования ассоциативными системами. Вот почему каждая из афферентных систем имеет не только иерархическую, но и сильно разветвленную структуру, образующую различные иерархические уровни для различных категорий раздражителей.

Некоторые из этих скоплений связаны с относительно простыми и филогенетически закрепленными паттернами, имеющими стабильное функциональное значение. Поэтому связи между рецепторами и афферентными нейронами и между последними и эфферентными нейронами развиваются в онтогенезе в виде более или менее сложных безусловнорефлекторных дуг. Однако подавляющее большинство паттернов, с которыми приходится сталкиваться организму, не имеют заранее установленного характера, и их существование и функциональная значимость зависят в большой степени от особенностей жизни индивидуума. Вследствие этого совершенствование проводимости связей между этими нейронами и нервными клетками других систем происходит в процессе обучения. Для сложных паттернов эти процессы происходят в коре мозга, а для более примитивных — в подкорковых структурах. Таким образом, кора мозга представляет собой главный орган восприятия сложных и филогенетически не предопределенных паттернов и ассоциации их с другими паттернами.

Поскольку паттерны, воспринимаемые корой головного мозга, очень сложны, их интеграция должна осуществляться в несколько этапов, причем каждый из этих этапов дает все более и более сложные элементы, из которых составляется окончательный продукт восприятия. Так, в каждой афферентной системе можно различить промежуточные (транзитные) уровни, на которых создаются такие частные продукты, и выходные уровни, на которых интегрируются функционально значимые паттерны, готовые к использованию в ассоциативных функциях. Нейроны представительства функционально значимых паттернов мы называли *перцептивными*, или *гностическими*, нейронами, а передачу сигналов от рецептивной поверхности к этим клеткам называли *унитарным восприятием*. Области коры, в которых расположены гностические нейроны (потенциальные или действующие), были названы гностическими (ассоциативными) областями. Они располагаются вблизи проекционных областей коры для соответствующих анализаторов, которые, видимо, являются промежуточными зонами, обеспечивающими поступление элементов для формирования гностических групп нейронов.

Мы предполагаем, что гностические нейроны образуются путем превращения потенциальных синаптических контактов между нейронами более низкого уровня афферентной системы и нейронами соответствующей гностической зоны в действующие синаптические контакты. Новые гностические нейроны, представляющие новые паттерны, образуются из потенциальных гностических клеток, т. е. из таких клеток, которые до этого не были «заняты» другими паттернами. Поскольку паттерны, воспринимаемые данной афферентной системой, принадлежат к различным

категориям, определяемым главным образом характером входящих в их состав элементов, то гностическая область этой системы подразделяется на гностические поля, представляющие каждую из этих категорий. Далее мы допускаем, что каждый значимый паттерн (представленный в гностическом поле коры или в другой части афферентной системы) всегда складывается из ряда эквивалентных нейронов (так называемого множества, или группы нейронов), что обеспечивает сохранение функциональной целостности афферентной системы в случае ее частичного повреждения.

Для каждой афферентной системы характерны рефлексы особого типа, которые можно назвать возвратными рефлексами восприятия, поскольку они связаны с модулированием сенсорных сигналов, падающих на рецептивную поверхность. Существует два типа таких рефлексов. Один — это рефлекс нацеливания, состоящий в адаптации сенсорных органов к оптимальной рецепции данного стимул-объекта; другой — тормозный рефлекс, вызывающий привыкание, тенденцию к игнорированию стимул-объекта, не имеющего значения для организма.

3. ВРОЖДЕННЫЕ АССОЦИАТИВНЫЕ СИСТЕМЫ (БЕЗУСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ)

Безусловные рефлексы представляют собой те формы деятельности организма, которые осуществляются по довольно жесткой программе и устанавливаются в онтогенезе; они и предназначены для реакций на такие воздействия и ситуации, для которых необходим более или менее стереотипный ответ. Их можно разделить на две не очень легко различимые друг от друга категории, которые мы назвали *сохранительными рефлексами* и *защитными рефлексами*. Вместе с тем и сохранительные и защитные рефлексы можно разделить на исполнительные рефлексы, которые служат для немедленной адаптации организма к действующим биологически значимым воздействиям, и на подготовительные рефлексы, которые либо способствуют тем воздействиям или ситуациям, в которых могут возникнуть сохранительные рефлексы, либо предупреждают воздействия или ситуации, вызывающие защитные рефлексы. Центральные механизмы контроля подготовительных рефлексов были названы *драйвами*, или *эмоциями*. В соответствии с этим подготовительные рефлексы были названы *драйв-рефлексами*.

Главное различие между исполнительными рефлексами и драйв-рефлексами состоит в том, что каждый исполнительный рефлекс осуществляется всегда по более или менее регулярной, филогенетически закрепленной программе со слабо выраженной изменчивостью, тогда как врожденные эффекты драйв-рефлекса значительно менее специфичны. В сущности у высших животных они выполняют главным образом облегчающую функцию в отношении как афферентной, так и эфферентной системы: с одной стороны, они повышают чувствительность организма к внешним раздражениям, действующим на определенные анализаторы, и вызывают рефлекс нацеливания, с другой стороны, они вызывают общую активацию двигательной системы поведения, что проявляется в увеличении подвижности и повышении эффективности двигательных актов.

Предполагается, что после завершения исполнительного рефлекса, т. е. когда либо использован агент, вызывающий сохранительный рефлекс, либо удален агент, вызывающий защитный рефлекс, соответствующий драйв сменяется антагонистическим ему процессом, который мы назвали антидрайвом.

В сфере защитной деятельности раздражители, вызывающие оборонительные исполнительные рефлексы, вызывают одновременно и драйв-

рефлексы. Из этого следует, что оба процесса происходят параллельно. И, следовательно, антидрайв-рефлекс, который можно назвать в данном случае рефлексом облегчения, обнаруживается после окончания действия отвергаемого рефлексогенного раздражителя.

В сфере же сохранительной деятельности можно выделить два различных механизма антидрайва. Во-первых, антидрайв-рефлекс, обозначаемый как рефлекс насыщения, возникает тогда, когда исполнительный рефлекс завершается естественным путем, т. е. когда более нет факторов (главным образом гуморальных), вызывающих драйв. Во-вторых, удовлетворение драйва (т. е. состояние антидрайва) может наступать и во время действия раздражителя, вызвавшего исполнительный рефлекс. Если же этот раздражитель исчезает раньше, чем наступит насыщение, то состояние антидрайва тотчас же по индукции сменяется драйвом.

Для объяснения этой двойственности механизма антидрайва при сохранительных рефлексах было сделано допущение, что центр, контролирующий драйв в этих рефлексах, состоит из оп- и off-нейронов драйва, которые находятся в реципрокных отношениях. В отсутствие раздражителя исполнительного рефлекса факторы, вызывающие драйв, активируют оп-нейроны, если же этот раздражитель действует, то активируются off-нейроны, а оп-нейроны реципрокно тормозятся. И оп- и off-нейроны находятся под общим контролем центра насыщения, который регулирует их возбудимость в одном и том же направлении.

Удовлетворение драйва, т. е. резкая смена драйва его антиподом — антидрайвом (независимо от того, воспринимается ли это субъективно как ощущение комфорта, насыщение вкусным блюдом или избавление от страха), — это то, что субъективно ощущается как удовольствие. Итак, в то время как само качество раздражителя, т. е. его «эпикритический» аспект, воспринимается гностической системой, его эмоциональная сторона, или протопатический аспект, воспринимается эмотивной системой. Многие раздражители имеют такой двойственный характер, т. е. их гностическая специфичность имеет эмоциональную окраску. Окраска эта, конечно, зависит от эмоциональной значимости данного раздражителя и может сильно меняться под воздействием как условнорефлекторных, так и безусловнорефлекторных факторов.

Драйв- и антидрайв-рефлексы контролируются той частью мозга, которую можно назвать эмотивным мозгом. Его низший уровень располагается в гипоталамусе и, вероятно, связан с безусловными драйв- и антидрайв-рефлексами, а его высший уровень, расположенный в лимбической системе, связан главным образом с соответствующими условными рефлексами и, возможно, с высокоразвитыми безусловными рефлексами.

4. ПРИОБРЕТЕННЫЕ АССОЦИАТИВНЫЕ СИСТЕМЫ (АССОЦИАТИВНОЕ ОБУЧЕНИЕ)

Как указывалось ранее, процессы обучения, т. е. превращение потенциальных связей в действующие, могут происходить как в самих афферентных системах (перцептивное обучение), так и в ассоциативных системах (ассоциативное обучение). Ассоциативное обучение происходит при синхронной активации двух клеток, соединенных между собой потенциальной связью (одна из этих клеток передающая, другая принимающая); процесс этот заключается в постепенном повышении проводимости синаптических контактов между этими клетками.

В настоящей работе мы не затрагивали проблемы внутренней природы этого процесса. Чисто интуитивно мы полагали, что в основе этого процесса лежит либо увеличение численности синаптических бляшек, либо биохимическое согласование нейронов, либо, наконец, оба эти про-

песса одновременно. Какой бы ни была природа процесса обучения, он не происходит немедленно в момент совпадения двух раздражителей, а развивается позднее, как результат такого совпадения. Вследствие этого, если какие-то факторы препятствуют консолидации следов памяти, то этим предотвращается превращение потенциальных связей в действующие.

Мы сделали предположение, что необходимым условием образования действующих связей между двумя синхронно активированными нейронами является активация принимающих нейронов импульсами, происходящими из эмотивной системы. Для объяснения четкого различия между ролью, которую играют специфические связи между нейронами, и ролью облегчающих связей, делающих возможной данную ассоциацию, мы допустили, что первые являются аксо-соматическими, а вторые — аксо-дендритными.

Ассоциации в коре головного мозга могут формироваться между определенными группами нейронов в пределах одного гностического поля, между нейронами различных гностических полей, относящихся к одному анализатору, или между разными анализаторами. Естественно, что ассоциации формируются только в том случае, если участвующие в них нейроны уже сформировались как гностические. Иными словами, перцептивное обучение должно предшествовать ассоциативному обучению. Можно предположить, что анатомическим субстратом образования ассоциаций между разными анализаторами являются длинные проводящие пути в белом веществе головного мозга, связывающие определенные гностические поля. В коре головного мозга большинство ассоциаций двусторонние, т. е. каждая из участвующих групп может быть либо передающей, либо принимающей.

Если образуется ассоциация между определенными нейронами гностических полей — скажем, полей А и Б (в поле А — передающие нейроны, в поле Б — принимающие) — то эта ассоциация будет «использоваться» только тогда, когда оба эти поля будут находиться в состоянии активации, вызванной эмотивной системой. Активация поля А необходима для активации передающих нейронов соответствующим стимул-объектом (т. е. привлечения внимания к этому объекту), тогда как активация поля Б необходима для активации принимающих нейронов ассоциативным путем, установившимся между двумя группами нейронов. Если у данной группы передающих нейронов имеются ассоциации с *несколькими* группами принимающих нейронов, то восприятие, активирующее первую группу, будет активировать через ассоциации лишь те принимающие группы, которые находятся в состоянии активации.

Предъявление того или иного стимул-объекта вызывает активацию соответствующей группы гностических нейронов, что в психологическом аспекте обозначается как восприятие. Активация же этой группы нейронов через ассоциацию психологически обозначается как образ. Возникает вопрос о физиологическом различии между этими двумя процессами. Предполагается, что различие это заключается в следующем: в основе восприятия лежит активация гностических нейронов с более низких уровней данной афферентной системы в сочетании с рефлексом нацеливания, направленным на действующий стимул-объект. Образ же возникает при активации гностических нейронов в отсутствие рефлекса нацеливания. Если по каким-то причинам, несмотря на отсутствие действующего стимул-объекта, рефлекс нацеливания все же обнаруживается, то происходит явление, именуемое галлюцинацией.

Ассоциации могут формироваться не только между корковыми гностическими полями, но и между конечными полями других афферентных систем, в которых представлены более грубые свойства стимул-объек-

гов, действующих на рецепторы. Мы думаем, что местом подобного разветвления являются базальные ганглии, образующие еще один анатомический субстрат ассоциативных функций.

5. КЛАССИЧЕСКИЕ УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ КАК ЧАСТНЫЙ ПРИМЕР ПРИОБРЕТЕННЫХ АССОЦИАЦИЙ

Классическим условным рефлексом (или условным рефлексом первого типа) мы называли такую ассоциацию (вернее, способ ее использования) между двумя группами нейронов, при которой принимающая группа вызывает безусловный рефлекс. При этом образование и функционирование такой ассоциации можно наблюдать непосредственно, регистрируя эффект принимающей группы в ответ на раздражитель, вызывающий активацию передающих нейронов.

Поскольку безусловные рефлексы делятся на исполнительные рефлексы и драйв-рефлексы, то и к условным рефлексам применима эта классификация.

Условный драйв-рефлекс формируется в том случае, когда тот или иной раздражитель, имеющий представительство в коре или подкорковых структурах, совпадает с раздражителем, вызывающим драйв. Поскольку последний раздражитель вызывает активацию всех участвующих в этом процессе структур, то между передающими нейронами представительства условного сигнала и принимающими нейронами представительства данного драйва легко формируются действующие связи.

Исполнительный условный рефлекс вырабатывается при условии, если данный раздражитель совпадает с раздражителем, вызывающим безусловный исполнительный рефлекс. В этом случае между соответствующими группами нейронов образуются связи, но лишь при условии неспецифической активации обеих этих групп. Такая неспецифическая активация обычно имеет место при драйв-рефлексе, связанном с данным исполнительным рефлексом. Поэтому образованию исполнительного условного рефлекса обычно предшествует образование условного драйв-рефлекса.

Отношения между условными драйв-рефлексами и условными исполнительными рефлексами отражают отношения между соответствующими безусловными рефлексами. Поскольку безусловные драйв-рефлексы имеют более «тонический» характер, нежели безусловные исполнительные рефлексы, это переносится и на соответствующие условные рефлексы. Далее, если в сфере защитной активности условные драйв-рефлексы синергичны с условными исполнительными рефлексами, в сфере сохранительной активности условные драйв-рефлексы частично антагонистичны соответствующим исполнительным условным рефлексам. Вследствие этого при защитных условных рефлексах условными сигналами драйва становятся и спорадические раздражители, непосредственно предшествующие болевому безусловному агенту, и постоянно действующие раздражители, составляющие общий фон, на котором дается этот агент. Вместе с тем при сохранительных условных рефлексах спорадический условный раздражитель, близко предшествующий безусловному, «подменяет» его эффект и вследствие этого имеет тенденцию подавлять условный драйв-рефлекс, который действовал «тонически» перед предъявлением этого условного сигнала.

6. ИНСТРУМЕНТАЛЬНЫЕ УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ (ВТОРОГО ТИПА)

Инструментальные условные рефлексы заключаются в том, что животное, находясь под действием определенного драйва, обучается выполнению какого-то двигательного акта, который ведет к появлению соот-

ветствующего антидрайва. Механизм образования инструментальных условных рефлексов мы представляем себе в следующем виде.

Как говорилось выше, одним из главных эффектов драйва является повышение двигательной активности, вызванное активацией двигательной системы поведения. Если в таком состоянии определенное движение сопровождается немедленным удовлетворением драйва, то между нейронами представительства драйва и кинестетическим представительством данного движения устанавливаются действующие связи. И наоборот, если после движения не наступает удовлетворения драйва, то повышенная двигательная активность сохраняется и ассоциации не могут образоваться из-за того, что процессу консолидации препятствует ретроактивное торможение.

Предлагаемая концепция является вариантом теории «ослабления драйва» и в то же время удовлетворяет требованиям гедонистических взглядов, в соответствии с которыми обучение определенному движению возможно потому, что субъект ожидает получить удовольствие от «вознаграждения» или от избавления от состояния тревоги после его выполнения. Поскольку, согласно нашей точке зрения, раздражитель приятен, только если он ведет к удовлетворению драйва, то обе формулировки в значительной мере совпадают.

Описанный выше механизм образования инструментальных условных рефлексов представляет собой лишь упрощенный вариант, который вряд ли наблюдается в повседневной жизни. На самом деле инструментальные условные рефлексы образуются и выполняются всегда в определенных внешних условиях, в которых возникает и удовлетворяется данный драйв. При этом данная обстановка ассоциируется, с одной стороны, с драйвом, который возникает на ее фоне, а с другой стороны, с движением, которое ведет к удовлетворению этого драйва. Таким образом, обычно инструментальный ответ определяется двумя факторами: обстановкой (или спорадическими раздражителями), в присутствии которой он вызывается, и драйвом, который он прекращает.

Мы предположили, что в инструментальных условных рефлексах драйв играет двойную роль. С одной стороны, он является детерминирующим фактором, определяющим, какое именно инструментальное движение должно быть сделано в данной обстановке, с другой — он является запускающим фактором, вызывающим при активации двигательной системы поведения именно то движение, которое намечено детерминирующими факторами. Свою первую роль драйв выполняет благодаря ассоциациям между эмотивными и кинестетическими нервными клетками, вторая роль выполняется благодаря врожденным связям между системой драйва и центральной двигательной системой поведения.

7. ТРАНСФОРМАЦИЯ АССОЦИИИ

В обычной жизни животных и человека совпадения между разными стимул-объектами весьма разнообразны, что ведет к образованию бесчисленных ассоциаций, устанавливающихся как между определенными группами гностических нейронов, так и между гностическими и эмотивными нейронами. Во многих случаях эти ассоциации не мешают друг другу, и поэтому передающая группа нейронов способна активировать несколько групп принимающих нейронов. Выбор при этом зависит от того, какая именно из этих групп активирована в данный момент. Однако в других случаях определенные группы принимающих нейронов находятся в антагонистических соотношениях и активация одной из ассоциаций несовместима с активацией другой.

Наиболее обычный случай образования таких несовместимых ассоциаций, встречающийся и в экспериментальной практике, — это переделка условных рефлексов. Общий план такой процедуры заключается в том, что на определенный раздражитель вырабатывается данный условный рефлекс (классический или инструментальный), а затем безусловный подкрепляющий раздражитель, или движение, необходимое для удовлетворения драйва, заменяется другим раздражителем или движением.

Ниже приводятся типичные примеры подобных переделок:

1. Данный условный сигнал сначала регулярно сопровождается данным безусловным агентом, а затем подкрепление прекращается (угашение).

2. Условный сигнал сначала регулярно сопровождается предъявлением одного безусловного агента (например, пищи), а затем начинает сопровождаться другим безусловным агентом (например, ударом тока в лапу).

3. Сначала животное обучают выполнять для удовлетворения драйва в ответ на определенный условный сигнал один двигательный акт, а затем — другой, антагонистичный первому.

Согласно нашей концепции, во всех этих случаях старые внутрицентральные связи, установившиеся при первоначальной выработке, сохраняются полностью; в то же время образуются новые связи, соединяющие те же передающие нейроны с новыми принимающими. При угашении пищевых условных рефлексов образуются связи между нейронами условного сигнала и нейронами отсутствия вкуса пищи, которые находятся в антагонизме со старыми связями между условными сигналами и нейронами представительства вкуса пищи. При переделке гетерогенных условных рефлексов образуются связи между нейронами условного сигнала и нового драйва, которые оказываются в антагонизме со старыми связями между нейронами условного сигнала и прежнего драйва. И наконец, в третьем случае образуются связи между нейронами условного сигнала и кинестетическими нейронами представительства нового движения, антагонистические связям между нейронами условного сигнала и представительства первоначального двигательного акта.

Во всех этих случаях переделка условных рефлексов происходит медленнее, чем выработка новых условных рефлексов, поскольку новая группа принимающих нейронов находится под тормозным влиянием старой группы принимающих нейронов, возбуждаемой через ассоциации. Таким образом, наблюдается противодействие переделке, которое характерно для любой переделки условных рефлексов в антагонистические. Однако, если уже после выработки нового условного рефлекса мы восстановим старый условный рефлекс, то восстановление произойдет быстро, поскольку оно заключается просто в облегчении ранее уже выработанных связей, которые теперь опять делаются доминирующими.

Изложенная концепция предполагает что: 1) любая переделка условных рефлексов связана с образованием новых внутрицентральных связей без уничтожения или ослабления старых, 2) между передающими и принимающими нейронами не образуется никаких тормозных связей; вместо этого используются врожденные тормозные связи между антагонистическими группами нейронов. Мы считаем поэтому, что термины «тормозный условный рефлекс», «внутреннее торможение» и «переделка условных рефлексов» могут применяться только в феноменологическом смысле, поскольку они не отражают лежащих в их основе процессов.

8. МЕХАНИЗМ ЭФФЕРЕНТНЫХ СИСТЕМ

Поскольку вопрос организации эфферентных систем, служащих для осуществления безусловных и классических условных рефлексов, не включает в себя никаких проблем, интересных для нашего рассмотрения, мы сконцентрировали свое внимание лишь на анализе механизма двигательных поведенческих актов человека и животных, экспериментальной моделью которых являются инструментальные условные реакции.

Мы придерживаемся того мнения, что главным источником информации о выполнении движения является кинестетическая проприорецепция мышечных и сухожильных рецепторов, а не проприорецепция суставных рецепторов. Веретена и сухожильные рецепторы посылают в мозжечок информацию о напряжении мышц и сухожилий, характер которого непосредственно зависит от характера производимого мышцей движения. Перевод информации с языка напряжений на язык движений происходит в мозжечке, который в этом отношении можно рассматривать как истинную кинестетическую рецептивную поверхность, информирующую мозг о совершении движений и об их характере. Из мозжечка сигналы поступают через ствол мозга и таламические ядра в прецентральную кору, которую можно рассматривать как проекционную область кинестетического анализатора, подобно тому как постцентральная область коры служит проекционной зоной соматетического анализатора. Впереди от проекционной прецентральной области, которая является промежуточной зоной кинестетического анализатора, расположены кинестетические гностические поля (для рта, руки и туловища) симметрично с соматетическими гностическими полями, расположенными позади проекционной соматетической области.

Хотя предполагается, что кинестетическая обратная связь от мозжечка играет важную роль в выполнении тонких движений, дополнительно в этом процессе может участвовать и суставно-соматетическая обратная связь, дающая информацию об изменениях положения конечностей. Можно думать, что в отсутствие кинестетической обратной связи роль ее усиливается¹.

Действие кинестетического анализатора несколько отличается от действия других анализаторов, поскольку он обеспечивает информацию не о внешних событиях, а о двигательной активности, которая генерируется самой центральной нервной системой. Мы предполагаем, что хаотические движения, вызываемые низшими уровнями двигательной системы поведения после рождения, постепенно интегрируются в гностических полях кинестетического анализатора в определенные паттерны. Этот процесс аналогичен образованию унитарных восприятий в экстероцептивных анализаторах. Когда эти группы нейронов, представляющие определенные двигательные паттерны, оказываются сформированными, они начинают получать связи от гностических нейронов других анализаторов и активироваться ими.

Кинестетический анализатор отличается от экстероцептивных также и тем, что он прямо связан с двигательной эфферентной системой, представленной в коре пирамидными и экстрапирамидными нейронами. Поэтому, когда происходит активация гностических кинестетических нейронов данного двигательного паттерна, осуществляемая по ассоциатив-

¹ Яворска и Словик из нашей лаборатории недавно подтвердили это положение в экспериментах на кошках. Было обнаружено, что одновременные разрушения в коре мозжечка и в соматетической области коры мозга вызывают глубокие и длительные нарушения тонких движений, тогда как такие же разрушения, произведенные в этих областях изолированно, вызывают слабо выраженный, легко компенсируемый дефект

ным волокнам из других гностических полей, этот паттерн сразу же пересылается в двигательную проекционную зону, где он дезинтегрируется на элементы и посылается для исполнения спинальным мотонейронам. Таким образом, кинестетические гностические нейроны можно рассматривать как программирующее устройство для тонких движений, которые субъект должен научиться выполнять.

Из этого следует важный вывод о том, что выполнение одиночного тонкого движения, если его паттерн уже установился на основе периферической кинестетической рецепции, более в этой рецепции не нуждается и может происходить без нее. Здесь сразу можно видеть полную аналогию с функционированием экстероцептивных афферентных систем, поскольку и здесь гностический паттерн, выработанный при восприятии, можно в дальнейшем вызывать ассоциативным путем в форме образа или галлюцинации, даже если рецептивная поверхность полностью разрушена. Поэтому, как только в кинестетической гностической области сформируются паттерны тонких движений, роль периферической обратной связи сводится к корригирующему механизму, который приспособливает движение к данным условиям и регулирует последовательность выполнения цепных двигательных актов.

Уже говорилось о том, что активация принимающих нейронов через ассоциативные пути происходит только в том случае, если данное гностическое поле активировано системой драйва. В соответствии с этим программирование тонких движений и их выполнение возможно только тогда, когда какой-то драйв стимулирует их выполнение, т. е. при наличии соответствующей мотивации.

Можно видеть, что экспериментальные данные по инструментальным условным рефлексам полностью подтверждают эти рассуждения и делают их более ясными. При инструментализации условных рефлексов связи образуются между гностическими нейронами представительства данной обстановки (или спорадического раздражителя) и кинестетическими нейронами представительства двигательного акта. Однако для выполнения двигательного акта этих связей оказывается недостаточно, если у животного отсутствует соответствующая мотивация, т. е. если оно не находится под действием драйва, удовлетворение которого происходит после данного движения.

Нужно добавить, что кинестетическая гностическая область не единственное место, где могут программироваться двигательные поведенческие акты. Известно, что удаление этой области у животных не лишает их возможности осуществлять примитивные поведенческие акты. При соответствующей тренировке эти акты можно сделать инструментальными, что свидетельствует о возможности образования ассоциаций помимо коры. Предполагается, что такой способностью наделены базальные ганглии и что они представляют собой выходные поля как для примитивных аспектов экстероцептивных сигналов, так и для наиболее примитивных паттернов двигательных актов.

И наконец, следует коснуться вопроса об активации кинестетических гностических нейронов представительства данного движения без его действительного выполнения. Такая активация постоянно происходит у человека при «внутренней речи», но бывает также и тогда, когда мы программируем какой-то двигательный акт, откладывая пока его выполнение. Есть основания предположить, что это явление происходит при блокаде эфферентного выхода с кинестетических нейронов. Это имеет место, например, когда данное движение невозможно из-за неподходящей позы. Внутреннюю речь можно объяснить также, допустив, что она происходит в случаях, когда положение рта и гортани препятствуют озвучиванию.

9. КРАТКОВРЕМЕННАЯ ПАМЯТЬ

Обсудив проблему кратковременной памяти, мы пришли к необходимости некоторого пересмотра общепринятой точки зрения на ее функциональную роль и на ее связь с долговременной памятью. Ниже мы кратко повторим свои основные положения:

1. Следы кратковременной памяти возникают как последствия каждого процесса восприятия, экстероцептивного и проприоцептивного, и дают субъекту возможность восстановить образ соответствующего паттерна стимулов через некоторое время после его исчезновения. В соответствии с общепринятыми представлениями мы предполагаем, что наличие этих следов объясняется существованием реверберирующих цепей, связанных с соответствующими гностическими нейронами; эти цепи начинают функционировать при активации этих нейронов и поддерживают их активацию после окончания восприятия. Таким образом, кратковременная память не является привилегией только новых восприятий; она в такой же степени касается и старых, уже образовавшихся восприятий.

2. Кратковременная память не имеет отношения к консолидации процесса обучения, ни перцептивного, ни ассоциативного, так как в ее основе лежит совершенно другой механизм.

3. Функциональная роль кратковременной памяти заключается во временном поддержании следов восприятий или образов для их немедленного использования. Это происходит в особенности при планировании поведения, когда субъект сначала определяет программу своих действий, выполнение которых он начинает позднее (в соответствии с принципом отсроченной реакции). Кратковременная память необходима также для сравнения восприятий, следующих друг за другом с каким-то интервалом, или для запоминания того, что определенный двигательный акт уже был выполнен и его не следует повторять.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие редактора	5
Предисловие автора к русскому изданию	9
Глава I. Врожденная деятельность организма	15
1. Вводные замечания	15
2. Формы врожденной деятельности нервной системы	16
3. Исполнительный пищевой безусловный рефлекс	17
4. Исполнительные защитные безусловные рефлексы	20
5. Исполнительные безусловные рефлексы на биологически индиф- ферентные раздражители (рефлексы нацеливания)	22
6. Подготовительный пищевой безусловный рефлекс (голод)	24
7. Подготовительные защитные безусловные рефлексы	32
8. Подготовительная исследовательская деятельность (поисковые рефлексы)	38
9. Общие свойства различных видов подготовительной деятельности. Концепция драйва и эмоции	39
10. Взаимоотношения между драйв-рефлексами и исполнительны- ми рефлексами	43
11. Проблема антидрайва	47
12. Взаимоотношения между различными эмотивными состояниями	51
Выводы	52
Литература	54
Глава II. Общая физиология восприятия	57
1. Вводные замечания	57
2. Общие закономерности функционирования афферентных систем	57
3. Концепция гностических нейронов	65
4. Данные психологии о существовании гностических нейронов	66
5. Неврологические данные о существовании гностических нейронов	72
6. Проблема формирования гностических нейронов	73
7. Избыточность нейронов в гностическом поле	76
8. Восприятия сходных паттернов и проблема различения	78
9. Проблема формирования новых гностических полей	81
10. Проблема привыкания	83
11. Выводы	86
Литература	90
Глава III. Категории восприятий в отдельных анализаторах	91
1. Вводные замечания	91
2. Категории унитарных восприятий в зрительном анализаторе (Зр)	92
3. Общая характеристика зрительного гнозиса	100

4. Категории унитарных восприятий в слуховом анализаторе (Сл)	103
5. Унитарные восприятия в обонятельном (Об) и вестибулярном (Лаб) анализаторах	106
6. Категории унитарных восприятий в соматестическом и в вкусовом анализаторах	107
7. Центральная организация кинестетического анализатора (К) . .	112
8. Категории кинестетических унитарных восприятий	118
9. Восприятия эмоциональных состояний	127
10. Выводы	128
Литература	132
 Глава IV. Общая физиология ассоциаций	134
1. Вводные замечания	134
2. Физиологические основы образа	137
3. Физиологическая природа галлюцинаций	140
4. Свойства унитарных образов	145
5. Яркость унитарных образов	147
6. Взаимосвязь между восприятиями и ассоциациями	149
7. Методы исследования ассоциаций	150
8. Кинестетические образы и их связь с движением тела	152
9. Программирование моторных актов в случае их выполнения и невыполнения	158
10. Общая патология ассоциаций	162
11. Выводы	166
Литература	169
 Глава V. Основные ассоциации у человека и животных	170
1. Вводные замечания	170
2. Ассоциации, направленные к зрительному анализатору	173
3. Ассоциации, направленные к слуховому анализатору	182
4. Ассоциации, направленные к соматестическому анализатору . .	184
5. Ассоциации, направленные к кинестетическому анализатору . .	190
6. Ассоциации, направленные к эмотивному анализатору	204
7. Выводы	207
Литература	209
 Глава VI. Классический условный рефлекс (первого типа)	210
1. Вводные замечания	210
2. Идентичность условного и безусловного ответа в классическом условном рефлексе	212
3. Условный рефлекс на пищу	214
4. Условный рефлекс голода	218
5. Оборонительные условные рефлексы	222
6. Ассоциации между индифферентными раздражителями в экспериментах по условным рефлексам	227
7. Величина классических условных рефлексов	229
8. Роль последовательности условного и безусловного раздражителей в классических условных рефлексах	232
9. Проблема локализации классического условного рефлекса . . .	234
10. Роль классических условных рефлексов в жизни человека . . .	236
11. Заключение и выводы	241
Литература	244

Глава VII. «Внутреннее торможение» и переделка классических условных рефлексов	246
1. Вводные замечания	246
2. Павловское учение о торможении (краткий очерк)	246
3. Концепция внутреннего торможения, изложенная в нашей предыдущей работе	248
4. Новые экспериментальные данные по внутреннему торможению	249
5. Механизм «первичного тормозного условного рефлекса»	254
6. Механизм переделки положительных условных рефлексов в отрицательные и наоборот	260
7. Переделка разнородных (гетерогенных) условных рефлексов	265
8. Переделка классических условных рефлексов у человека	268
9. Заключение и выводы	271
10. Дополнение. Механизмы генерализации и дифференцировки	273
Литература	277
Глава VIII. Инструментальные условные рефлексы (второго типа): первые экспериментальные данные и первоначальная концепция (1928—1939 гг.)	279
1. Вводные замечания	279
2. Первые эксперименты по условным рефлексам второго типа	281
3. Первоначальная концепция механизма условных рефлексов второго типа	286
4. Соотношение между слюноотделительной и двигательной реакциями при условных рефлексах второго типа	289
5. Соотношение между условными рефлексами первого и второго типов	291
6. Два других варианта условных рефлексов второго типа	295
7. Перенос навыков при условных рефлексах второго типа	303
8. Заключение и выводы	308
Литература	310
Глава IX. Условные рефлексы второго типа и драйв	311
1. Вводные замечания	311
2. Роль драйва и активация в образовании условных рефлексов второго типа	312
3. Зависимость пищевых инструментальных реакций от драйва голода	319
4. Взаимоотношения между слюноотделительной и двигательной реакциями при выработке условных рефлексов второго типа	325
5. Механизм оборонительных условных рефлексов второго типа	329
6. Заключение и выводы	332
Литература	334
Глава X. Структура дуги условного рефлекса второго типа	336
1. Вводные замечания	336
2. Совместное действие опосредованных и прямых связей при инструментальных условных рефлексах	338
3. Зависимость условных рефлексов второго типа от экспериментальной обстановки	342
4. Дифференцировка между двумя двигательными реакциями, подкрепляемыми одним безусловным раздражителем	344
5. Дифференцировка между двумя двигательными реакциями при разных подкреплениях	349
6. Проблема торможения условных рефлексов второго типа	353
7. Заключение и выводы	359
Литература	361

Глава XI. Происхождение и физиологические основы инструментального движения	363
1. Вводные замечания	363
2. Инструментализация рефлекторных движений	364
3. Образование инструментальных реакций из пассивных движений	368
4. Инструментализация движений, вызванных путем раздражения мозга	371
5. Роль проприоцептивной обратной связи в условных рефлексах второго типа	374
6. Механизм инструментального движения	377
7. Заключение и выводы	382
Литература	384
Глава XII. Кратковременная (или динамическая) память	386
1. Вводные замечания	386
2. Кратковременная память на восприятия	387
3. Кратковременная память на ассоциации	390
4. Кратковременная память в экспериментах на животных	391
5. Заключение и выводы	395
Литература	397
Глава XIII. Общая архитектура интегративной деятельности мозга	398
1. Вводные замечания	398
2. Афферентные системы и перцептивное обучение	398
3. Врожденные ассоциативные системы (безусловные рефлексы)	400
4. Приобретенные ассоциативные системы (ассоциативное обучение)	401
5. Классические условные рефлексы как частный пример приобретенных ассоциаций	403
6. Инструментальные условные рефлексы (второго типа)	403
7. Трансформация ассоциаций	404
8. Механизм эфферентных систем	406
9. Кратковременная память	408

Ю. Конорски
ИНТЕГРАТИВНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ
МОЗГА

Редактор *Е. А. Яновская*
Художник *И. А. Литвишко*
Художественный редактор *Ю. Л. Максимов*
Технический редактор *А. Д. Хомяков*
Корректор *Л. А. Брычкова*

Сдано в производство 1/XI 1969 г.
Подписано к печати 12/II 1970 г.
Бумага тип. № 1 $70 \times 108 \frac{1}{16} = 13,25$ бум. л.
Усл. печ. л. 37,10 + 4 вкл. Уч.-изд. л. 36,44.
Изд. № 4/5179

Цена 3 р. 60 к. Зак. 784

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР»
Москва, 1-й Рижский пер., 2

11-я типография Главполиграфпрома
Комитета по печати при Совете
Министров СССР. Москва,
Нагатинская ул., 1.