

стями гипоталамической и ретикулярной активности. Но каков механизм включения этой активности?

С этим вопросом мы подходим к проблеме кортикофугальных воздействий на подкорковые аппараты. В самом деле, мы испытываем чувства радости при виде какого-либо знакомого и приятного нам человека потому, что сначала узнаем этого человека, выделяя его из сотни подобных ему, и только затем включаются эмоциональные аппараты определенного качества. Следовательно, любая реакция мозга в своей начальной части включает в себя по крайней мере три решающих стадии.

1. Стадия синтеза всех афферентных воздействий на кору мозга, в том числе и всех тех восходящих воздействий, которые создались в результате субкортикального анализа исходного возбуждения внешнего мира.

2. Стадия включения субкортикальных комплексов определенного биологического знака, адекватного всей данной окружающей обстановке.

3. Стадия избирательного восходящего субкортикального воздействия на обширные области коры головного мозга, где происходит уже окончательная интеграция нервных процессов, предшествующая формированию поведенческого акта в целом.

Интерес состоит в том, что все эти три стадии, как показывает эксперимент и практика жизни, развиваются в долях секунды. Это и есть тот реальный динамизм в работе мозга, понимание которого составляет нашу общую цель.

Несколько лет назад мной была предложена концепция для понимания общей физиологической архитектуры условного рефлекса (П. К. Анохин). Эта архитектура включает в себя несколько решающих звеньев, первым и важнейшим из которых является афферентный синтез, благодаря которому определяется как формирование именно этого поведенческого акта, так и контроль его эффективности с помощью обратной афферентации.

Изложенные данные и их анализ были посвящены разбору нейрофизиологических механизмов, именно стадии афферентного синтеза. Последние годы дают нам все более и более уточняющие результаты о необъятных горизонтах этого важнейшего механизма. Когда-то И. П. Павлов в образной форме назвал афферентную функцию коры «творческая функция».

Приведенный нами материал еще раз подтверждает правильность оценки афферентной функции коры больших полушарий и вместе с тем показывает те огромные горизонты, которые открываются перед учениками и последователями И. П. Павлова в характеристике многообразных нейрофизиологических процессов, синтезированных эволюцией в условном рефлексе.

ОСОБЕННОСТИ АФФЕРЕНТНОГО АППАРАТА УСЛОВНОГО РЕФЛЕКСА И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ПСИХОЛОГИИ*

Как известно, школа И. П. Павлова проявляет неизменный интерес к проблемам психологии, особенно к тем вопросам, которые имеют пограничное значение для физиологии высшей нервной деятельности.

На протяжении всего периода развития учения об условных рефлексах И. П. Павлов много раз выступал с докладами на конгрессах психологов и показал, насколько велика роль разработанного им нового раздела физиологии в материалистической расшифровке сложных явлений психической жизни человека. В особенности, конечно, он подчеркивал значение открытого им условного рефлекса для физиологического понимания теории ассоциаций в психологии. Именно этому вопросу должен был быть посвящен его несостоявшийся доклад на Международном психологическом конгрессе в Мадриде в 1936 г.

Учение о высшей нервной деятельности, дополненное учением о взаимодействии первой и второй сигнальных систем, позволило еще глубже войти в сложные процессы той высшей нервной деятельности, которая является специфической для человека, т. е. высшей нервной деятельности, выявляемой через речь и мышление. Однако, чем больше и тоньше входит физиолог высшей нервной деятельности в явления психической деятельности человека, тем больше он убеждается в том, что понятие условного рефлекса, как универсальное физиологическое понятие, должно и дальше обогащаться новыми фактами, сближающими его с чисто психологическими понятиями. Со своей стороны психология, вооруженная всеми достижениями современной физиологии мозга и особенно достижениями в области высшей нервной деятельности, должна пересмотреть свои основные понятия под углом зрения этих достижений. Иначе говоря, действительный успех в построении материалистической психологии может прийти только в том случае, если физиолог и психолог будут направлять свои изыскания в соответствии с общей совместно формулируемой задачей.

* Вопросы психологии, 1955, т. 6, с. 16—38. (Доклад на Совещании по психологии 1—6 июля 1955 г.).

Мы пока еще далеки от такой организованной и комплексной разработки основных понятий психологии. Однако есть одна форма совместных усилий, которая может быть с пользой привлечена к разрешению этой важной в методологическом отношении задачи, это — совместные совещания и конгрессы психологов и физиологов.

Пусть это является пока что первым этапом в разрешении волнующих физиолога и психолога проблем, однако, как показал опыт выступлений на подобных конгрессах самого И. П. Павлова, он, несомненно, приводит к положительным результатам. Именно благодаря этим выступлениям к настоящему времени четко наметились узловые вопросы физиологии и психологии, а учение о высшей нервной деятельности стало основой для разработки материалистической психологии.

Приняв на себя честь сделать научный доклад на Совещании психологов, я, естественно, поставил перед собой вопрос: какой же из многих узловых вопросов физиологии и психологии должен стать предметом моего сообщения для того, чтобы была оправдана сама задача комплексной связи физиологии и психологии?

О решающей роли афферентных систем в нервной деятельности

Многолетний опыт мой и моих сотрудников по изучению поведенческих актов животных убедил меня, что таким узловым вопросом может быть универсальная и решающая роль афферентной функции организма в формировании его высших приспособлений до психических актов включительно.

В самом деле, едва ли можно найти какой-либо приспособительный акт животного или человека, в котором бы не выступала на первый план роль афферентных импульсаций, вызываемых раздражающими агентами внешнего мира. Комбинируясь в самых разнообразных сочетаниях, афферентные импульсации осуществляют постоянный контроль над тем, что именно должна делать в данный момент центральная нервная система и какой узор рабочих возбуждений должен сложиться при данной внешней ситуации, чтобы животное могло приспособиться к ней наилучшим образом.

Эта общая роль афферентной функции много раз и в отчетливой форме была формулирована И. П. Павловым начиная с 1911 г., когда он излагал свои представления о пищевом центре.

Уже тогда наметилось его мнение о решающей роли афферентного отдела центральной нервной системы, а впоследствии на протяжении всей своей творческой деятельности он не раз возвращался к этой мысли. В 1911 г. он писал: «Я думаю, что глав-

ный центр тяжести нервной деятельности заключается именно в воспринимающей части центральной станции; тут лежит основание прогресса центральной нервной системы, который осуществляется головным мозгом, большими полушариями; здесь основной орган того совершеннейшего уравновешивания внешнего мира, которое воплощает собой высшие животные организмы. Часть же центробежная — просто исполнительная» (Павлов. Поли. собр. соч. М.—Л. Изд-во АН СССР, 1949. Т. 3, кн. I).

В дальнейшем он неизменно придерживался этой точки зрения, а весь фактический материал высшей нервной деятельности рассматривал в соответствии с нею. Можно поэтому опустить его многочисленные высказывания по этому поводу. Однако его последняя формулировка должна быть обязательно здесь приведена, поскольку в ней дается дальнейшее углубление этой идеи и поскольку она послужит нам отправным пунктом для дальнейших изысканий в этой области.

Разбирая отдельные проблемы высшей нервной деятельности, И. П. Павлов говорит: «Если всю центральную нервную систему делить только на две половины — афферентную и эффеरентную, то мне кажется, что кора полушарий представляет собой изолированный афферентный отдел. В этом отделе исключительно происходят высший анализ и синтез приносимых раздражений, и отсюда уже готовые комбинации раздражений и торможений (подчеркнуто мною.— П. А.) направляются в эффеरентный отдел. Иначе говоря, только афферентный есть активный, так сказать, творческий отдел, а эффеरентный — лишь пассивный, исполнительный» (Павлов, Поли. собр. соч. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1949, т. 3, кн. 2, с. 104—105).

Несколько позднее И. П. Павлов еще более определению указал на то, что наличие афферентных импульсаций является «необходимым условием» регулирующего влияния центральной нервной системы на периферические органы.

Таким образом, мы видим, что в концепции И. П. Павлова о целостной деятельности организма афферентная часть нервной системы, т. е., в конце концов, наличие постоянных афферентных импульсаций с периферией, занимала центральное место. Интересно, что сравнительные количественные морфологические исследования нервных волокон задних и передних корешков показали, что чувствительных волокон в сумме всегда в 3—5 раз больше, чем двигательных. Это обстоятельство лишний раз подчеркивает универсальное значение функции афферентных волокон.

Однако с признанием универсального значения афферентного отдела центральной нервной системы возникает несколько вопросов.

Прежде всего бросается в глаза явное несоответствие между этой концепцией и рефлекторной теорией Декарта. В самом деле,

какую роль Декарт отводит афферентному отделу центральной первой системы? Как следует из общепринятой схемы дуги рефлекса, афферентная импульсация всегда играет в ней роль только пускового стимула, «толчка». Этот стимул может быть менее сложным или более сложным, но по самому смыслу «дуги рефлекса» он непременно является только начальным толчком к развитию того или другого рефлекторного действия. Таким образом, для развития рефлекторного действия, всегда целесообразно приспособляющего организма к окружающим условиям, по концепции Декарта, необходим только афферентный стимул, и этим, в сущности, и ограничивается, по Декарту, роль афферентной системы в формировании приспособительных актов животных и человека.

Явное несоответствие с теми формулировками И. П. Павлова, которые нами были приведены выше и по которым афферентной системе приписывается решающая роль в формировании «комбинаций возбуждений и торможений».

В чем глубокая суть этого противоречия? Она заключается, прежде всего, в том, что первоначальная рефлекторная схема, предложенная Декартом («дуга рефлекса»), оказалась явно недостаточной, чтобы объяснить весь разнообразный фактический материал, полученный, особенно в школе И. П. Павлова, при изучении физиологии приспособительного поведения целого животного.

Введя впервые в науку понятие внешнего стимула, как фактора, обуславливающего приспособление животного к внешнему миру, Декарт сослужил большую службу прогрессу материалистических знаний о человеке. Вместо всякого рода «спонтанных» и «изначальных» cause он поставил на первый план материальное воздействие внешних агентов на нервную систему животных и человека. Этим самым он установил детерминистическую зависимость поведения животных от изменений внешнего мира.

Именно эту сторону в рефлекторной теории Декарта принимал И. П. Павлов, считая ее «научной», поскольку она совершенно отвечает требованиям закона причинности в жизни организмов.

Однако, установив значение начального внешнего стимула для рефлекторных ответов животного, Декарт совершенно обошел молчанием вопрос: почему ответ целесообразен? Почему стимул приводит к возбуждению таких комбинаций центральных первичных элементов, которые непременно проявляются на периферии именно в данной форме рабочих усилий, а не в другой? Этих вопросов Декарт перед собой неставил, как не поставил он и вопроса о том, как организм исправляет ошибку в том случае, если рефлекторный ответ не дал приспособительного эффекта.

Являясь по своему мировоззрению дуалистом, Декарт оставил вопрос о целесообразности рефлекторного ответа на долю «выс-

шего разума» и этим самым на много лет определил всю судьбу изучения сложных приспособительных актов.

Можно сказать без преувеличения, что на протяжении всего допавловского периода развития физиологии нервной системы углубляла и уточняла анализ процессов, составляющих «дугу рефлекса», и ни разу не попыталась дать физиологическую трактовку самого факта целесообразности рефлекторного ответа. Введя в процесс приобретения новых рефлекторных актов — условных рефлексов — фактор подкрепления, И. П. Павлов тем самым коренным образом изменил всю судьбу изучения сложных приспособительных актов животного.

В этом факте и лежит разрешение того противоречия, которое возникает в связи с высокой оценкой И. П. Павловым решающей роли афферентных импульсаций в формировании сложных поведенческих актов.

Значительное количество исследований, проведенных моими сотрудниками на протяжении 25 лет, убедило нас, что разрешение этого противоречия надо искать не в начальной части «дуги рефлекса» — у его побудительного стимула, а на другом конце рефлекса, т. е. у самого рефлекторного действия. Именно к нему в основном относится все то, что И. П. Павлов сказал о решающей роли афферентного отдела центральной первой системы, именно здесь происходит сложная пригонка рефлекторного действия к интересам целого организма, т. е. то, что в сущности и заслуживает эпитета «творческий».

Рефлекторная теория Декарта предполагает, что рефлекторный ответ организма является целесообразным с самого начала, его приспособленность к данным внешним условиям предполагается как нечто само собой разумеющееся. Благодаря этому все внимание физиологии было много лет направлено в сторону уже готовых, сложившихся ранее рефлекторных актов. Однако несоответствие старых представлений о всей сложности приспособительного поведения животного стало особенно выпуклым и ясным в тот момент, когда на сцену выступило изучение самого процесса формирования или выработки новых рефлекторных ответов, потребовавших переменной подгонки рефлекса с помощью метода подкрепления, что, как известно, и составляет самую суть условного рефлекса. Точно так же недостаточность «классической» рефлекторной теории стала особенно очевидной и в тех экспериментах, где животное в порядке компенсации нарушенных функций должно было на глазах экспериментатора создавать совершенно новые рефлекторные акты, адекватно приспособляющие его к новым условиям жизни. Именно это последнее и будет предметом обсуждения в последующем разделе этого доклада.

Теория обратной афферентации

Начиная с 1930 г. наша лаборатория непрерывно занимается изучением механизмов компенсации нарушенных функций организма. Эта увлекательная проблема наряду с огромной теоретической ее важностью позволяет нам также понять и все те приспособления большого организма, которые составляют «физиологическую меру» против болезни и приводят его функциональные особенности в соответствие с новыми условиями. В этом смысле нами широко изучались компенсаторные приспособления, возникающие при нарушении моторных функций животного в результате различного рода специальных операций, особенно в результате перекрестных анастомозов нервных стволов (Сб.: Проблема центра и периферии. Ред. П. К. Анохин. Горький, 1935).

Как известно, нарушения моторной деятельности компенсируются после целого ряда стадий, в которых животное прибегает к различным приемам, заменяющим нарушенную функцию и дающим ему возможность получить соответствующий приспособительный эффект. Если нарушение недостаточно обширно, то функция восстанавливается в более или менее совершенном виде. Весь процесс восстановления идет обычно с огромным разнообразием попыток исправления дефекта, охватывающих все группы мышц животного.

Как показали наши прямые эксперименты, этот процесс компенсации идет медленнее, если конечность, получившую нарушение функции в результате перекрестных анастомозов нервов, заранее деафферентирована или после установившейся компенсации — удалить соответствующую корковую зону (Анохин, Иванов, В. кн.: Проблема центра и периферии. Горький, 1935, с. 72). Особенно отчетливо эта решающая роль афферентных импульсаций с периферии в компенсации процесса выступила в эксперименте Э. А. Асратяна, удалившего полностью кору головного мозга. В этих условиях компенсаторный процесс был полностью невозможен или мог быть весьма ограниченным (Асратян. Физиология центральной первой системы, М., Изд-во АМН СССР, 1954).

Я не имею в виду в этом докладе излагать всю проблему компенсации функций; это бы завело нас далеко в сторону. Мне важно сейчас показать, что именно разработка этой проблемы поставила перед нами впервые вопрос о недостаточности объяснения процесса компенсации только на основе декартовской схемы «рефлекторной дуги». Эта работа потребовала от нас формулировки дополнительного звена рефлекса в виде постоянно действующей обратной афферентации.

В порядке углубления постановки исследования о конкретных механизмах, постепенно приводящих к компенсации нарушенных

функций, мы выдвинули три вопроса, без решения которых не было никакой возможности вскрыть интимные механизмы компенсаторных приспособлений. Эти вопросы следующие:

1) Может ли центральная нервная система начать компенсаторный процесс без сигнализации с периферии о наличии дефекта функции и с помощью каких конкретных афферентных импульсаций эта сигнализация осуществляется?

2) Поскольку все попытки животного компенсировать дефект ориентированы в сторону именно компенсации дефекта, возникает вопрос: какие конкретные физиологические механизмы определяют направление целой цепи компенсаторных приспособлений именно в сторону компенсации дефекта?

3) На основе какой информации центральная нервная система определяет конец приспособительных реакций, т. е. восстановление нарушенных функций; на основе каких механизмов она прекращает дальнейшие попытки восстановления и закрепляет сложившуюся заново систему центральных взаимоотношений?

Достаточно внимательно проанализировать эти три вопроса, чтобы видеть, что без более или менее удовлетворительного ответа на них не может быть никакой законченной теории компенсации функций. Только ответив на них, мы сможем построить детерминистически связанную цепь физиологических процессов, направляющих компенсацию от момента нанесения дефекта до момента восстановления функции.

Для более подробного ознакомления с разработкой этих трех вопросов на моделях нарушенных функций, я отсылаю читателей к своим последним публикациям на эту тему (П. К. Анохин. «Хирургия», 1954, № 10, № 12).

В настоящее же время я остановлюсь на тех общих закономерностях, которые неизбежно вытекают из наших многолетних исследований, посвященных этому вопросу.

Прежде всего следует указать, что ни одно рефлекторное действие, которое возникает в ответ на сигнализацию о дефекте функции, не может привести к какому-либо положительному эффекту без немедленной обратной афферентации, являющейся показателем достаточной или недостаточной эффективности совершенного рефлекторного действия.

Без этой обратной сигнализации о степени успешности первых рефлекторных ответов центральной нервной системы не может быть никакого восстановления нарушенных функций.

Прежде всего мне хотелось бы оговорить самый термин «обратная афферентация», предложенный нами для объяснения непрерывного корректирования процесса компенсации с периферией. Смысл этого термина состоит в том, что афферентная сигнализация, возникающая в результате рефлекторного действия, направлена в сторону именно того комплекса процессов централь-

ной нервной системы, который обусловил на периферии данное действие. Это в подлинном смысле слова «обратная» афферентация, поскольку она направлена обратно по отношению к отзвукшему эффекторному возбуждению, а приходит к начальным станциям отправления этого возбуждения. Схематически эти взаимодействия можно изобразить в следующем виде (рис. 1).

Возникает естественный вопрос: как широко могут быть рас-

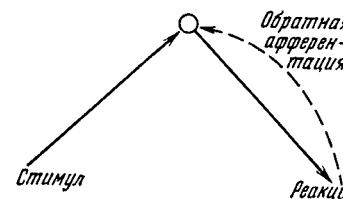


Рис. 1.
Объяснение в тексте

пространены эти взаимодействия в сторону нормальной рефлекторной деятельности животных и человека?

В качестве примера прежде всего следует указать на значение факта подкрепления в выработке условных рефлексов различного биологического значения. Вводя само понятие подкрепления, И. П. Павлов совершенно очевидно мыслили себе обратное направление тех афферентных импульсаций, которые возникают от воздействия безусловным раздражителем на различные комбинации рецепторных образований.

В самом деле, как говорит самый смысл этого выражения, «подкреплять» можно только что-то такое, что уже имеет место, существует и является адресатом самого подкрепления. Как увидим ниже, таким предшествующим образованием является условное возбуждение в коре головного мозга, точнее, возбуждение коркового представительства безусловного центра, вызванное условным раздражителем.

Таким образом, как выработка, так и последующее существование условного рефлекса мыслмы только при постоянном подкреплении его безусловным или при постоянной обратной афферентации. Подкрепление условного рефлекса есть, как известно, биологический фактор, определяющий целесообразность приспособления организма к данным внешним условиям. Подкрепление является фактором, корректирующим это приспособление, и, следовательно, оно является такою же неотъемлемой частью условного рефлекса, как и любая обратная афферентация в случае последовательных компенсаторных приспособлений является неотъемлемой частью произведенного рефлекторного действия.

С этой точки зрения было бы правильным указать, что, введя фактор подкрепления в процесс выработки новых рефлекторных ответов организма, И. П. Павлов тем самым отразил универсаль-

ную закономерность в жизни всех организмов, направляющую любую рефлекторную деятельность при любых условиях естественного существования животных. Эту закономерность мы и называли обратной афферентацией, придавая ей корректирующее и подкрепляющее действие. В настоящее время нам трудно представить себе какой-либо рефлекторный акт целого животного, который бы заканчивался только эффекторным звеном «дуги рефлекса», как этого требует традиционная декартовская схема.

По допустим, что такой рефлекторный акт есть или, пам его укажут. По смыслу рефлекторной деятельности этот акт должен или дать успешный приспособительный эффект, или не дать его. В первом случае данное рефлекторное действие заканчивается и животное должно переходить к следующему звену своего поведения, во втором случае животное предпринимает ряд новых попыток к получению не достигнутого при первом действии положительного эффекта.

Спрашивается: каким образом нервная система животного может обнаружить разницу между этими двумя возможными эффектами рефлекторного действия?

Можно было бы ответить, что животному не нужно обнаруживать эту разницу. Но такие животные были бы немедленно обречены на вымирание. Следовательно, едва ли может быть сомнение в том, что при каждом рефлекторном акте животное немедленно (!) получает обратную сигнализацию о том, достигло ли это действие приспособительного эффекта или нет. Только при этом условии, т. е. при наличии постоянной обратной афферентации, сопровождающей, как эхо, каждый рефлекторный акт, все натуральные поведенческие акты целого животного могут возникать, прекращаться и переходить в другие акты, составляя в целом организованную цепь целесообразных приспособлений к окружающим условиям¹.

В связи с изложенными выше представлениями о необходимости обратной афферентации возникает несколько вопросов, требующих уточнения.

Прежде всего следует определить состав обратной афферентной сигнализации. Первоначально мы не определяли детального состава обратной афферентации и ограничивались общим указанием на то, что она возникает от органов действия. Так как такое общее выражение может не совсем правильно ориентировать исследователей в обсуждении этой важной проблемы, то я позволю себе в настоящий момент формулировать этот вопрос более точно.

¹ Как в этом случае, так и во всех других понятие «целесообразность» употребляется нами в широком биологическом смысле, как это было принято И. П. Павловым.

Обратная афферентация по самому своему смыслу должна наиболее всесторонне отразить степень успешности данного рефлекторного действия, и, следовательно, ее состав должен находиться в прямой зависимости от того, насколько сложно данное действие, и от того, какими рецепторными поверхностями может быть определен результат этого действия. Обычно все наши акты, как правило, имеют весьма многостороннюю афферентацию. Образно говоря, каждый рефлекторный акт дает в центральную первичную систему целый залп афферентаций, различных по силе, по локализации, по времени возникновения и по скорости распространения по центральной нервной системе. Иначе говоря, мы имеем в каждом отдельном случае своеобразный афферентный интеграл, который до тончайших деталей отражает приспособительный эффект данного рефлекторного действия.

Так, например, взятие вилки или ножа сразу же заканчивается комплексом тактильных, температурных, зрительных и кинестетических афферентных раздражителей, сигнализирующих о конце и об успешности данного рефлекторного действия.

Однако следует иметь в виду, что при большом количестве разнообразных обратных афферентаций при каком-либо рефлекторном действии некоторые из них элиминируются и на первый план выступает ведущая афферентация, т. е. те афферентные импульсации, которые приобретают решающее опознавательное значение. В случае же устранения ведущей афферентации на сцену выступают другие рецепторные поверхности, афферентные импульсы от которых раньше не играли решающей роли.

В более сложных актах (например, приход в какую-либо комнату) обратная афферентация, сигнализирующая о правильности данного акта, может включать многие афферентные импульсы, как, например, вид комнаты и ее деталей, температурные, запаховые и, наконец, кинестетические афферентации.

В связи с оценкой состава обратных афферентаций возникает также вопрос и о том, как широко можно применять термин «подкрепление» к различного рода рефлекторным актам. Все наши действия по самой своей природе имеют непрерывный и цепной характер. Каждое звено этой цепи, заканчиваясь свойственной ему обратной афферентацией, переходит потом в другое.

Однако правильная последовательность этих звеньев может быть гарантирована только в том случае, если каждое звено получит в виде «подкрепления» адекватную для него обратную афферентацию.

Следовательно, понятие «подкрепление» может быть с полным основанием применено к любому дробному этапу приспособления, который получил соответствующую обратную афферентацию.

Конечным этапом всех компенсаторных приспособлений или любого длинного ряда рефлекторных актов является достижение

основного приспособительного эффекта. Как и все прочие этапы приспособления, этот конечный этап также имеет свою обратную афферентацию, которая, однако, отличается некоторыми особенностями. Она не стимулирует нервную систему на формирование новых и новых рефлекторных действий, а как раз наоборот: она приостанавливает дальнейшие попытки организации новых рефлекторных актов и закрепляет ту последнюю комбинацию возбуждений в центрах мозга, которая дала на периферии успешный приспособительный эффект.

Эту последнюю обратную афферентацию мы в свое время и назвали санкционирующей афферентацией, поскольку она в самом деле «санкционирует» последнюю сложившуюся систему взаимоотношений в первых центрах (Анохин, 1935).

Таким образом, возвращаясь ко всему тому, что было сказано ранее в данном разделе статьи, мы можем заключить, что афферентные явления, разыгрывающиеся в конце рефлекторного действия, столь разнообразны, столь значительны для развития целесообразных приспособлений животного и особенно для компенсации функций, что они по праву заслуживают быть выделенными в специальную категорию обратных афферентаций.

Обратные афферентации как универсальное явление в поведении животных есть свойство целостного животного, есть явление его натурального поведения. Они, естественно, не могут иметь места и привести к какому-либо приспособительному эффекту в условиях вивисекции. Именно этим обстоятельством надо объяснить парадоксальный факт, что постоянное корректирующее действие обратных афферентаций не было ни разу замечено, несмотря на трехсотлетнюю историю развития рефлекторной теории Декарта. Вивисекция, которая дала богатые аналитические результаты, нацело устранила саму возможность открытия обратных афферентаций, а следовательно, и описания полной архитектуры нервных процессов в приспособительном акте.

Между тем в настоящее время после изучения нами различных форм обратных афферентаций стало совершенно ясным, что сложившееся к настоящему времени общепринятое представление о цепном рефлексе является недостаточным и требует серьезного изменения.

В самом деле, по существующим представлениям цепной рефлекс состоит в том, что «конец одного действия служит началом для другого». Мы видели, однако, что конец действия никогда не может служить началом для другого действия. Конец действия в одном звене является источником обратной афферентации, которая направляется к центрам только что развившегося рефлекса, и только после этого и в зависимости от того, какие последствия будет иметь в первых центрах эта обратная афферентация, начинает формироваться следующий этап цепного рефлекса (рис. 2).

На рис. 2 представлено сравнительное изображение цепного рефлекса, как он мыслится по обычным представлениям (A), и цепь обратных афферентаций, как она представляется нам на основе расширения рефлекторной схемы Декарта (Б). Стоит только подумать, что при развитии цепного рефлекса в соответствии со старыми представлениями (A) в каком-нибудь звене

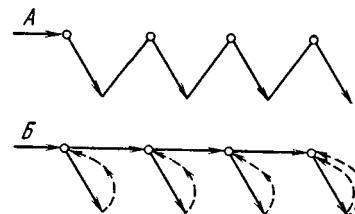


Рис. 2.
Объяснение в тексте

этого рефлекса произошла неточность рефлекторного акта, как сейчас же станет понятной невозможность применения этой схемы к реальным условиям жизни животного. Никакое исправление этой неточности не было бы возможным.

Развитие теории обратной афферентации должно было неизбежно поставить перед нами вопрос: в каком отношении обратная афферентация находится к «классической» рефлекторной дуге, в какой степени она ее дополняет и может ли обратная афферентация представить собой четвертое звено рефлекса? По сути дела обратная афферентация столь же обоснованно может стать одним из звеньев рефлекса, как и известные уже его звенья. Она, как мы видим, абсолютно необходима для осуществления целесообразного приспособления и фактически управляет несовершенство в деятельности трех первых звеньев, она столь же постоянна в каждом рефлекторном действии, как и другие его звенья, и, наконец, она имеет вполне определенное физиологическое и структурное содержание. В силу всего сказанного я не вижу каких-либо серьезных возражений против того, чтобы обратная афферентация составила дополнительное или четвертое звено рефлекса. Такое преобразование декартовской рефлекторной схемы снимает длинный ряд противоречий, уже накопившихся к настоящему времени, а вместе с тем открывает широкие возможности изучения и объяснения сложных форм поведения животных и человека в натуральных условиях существования.

Здесь не лишне будет заметить, что зарубежная мысль в последние годы весьма близко подходит к изложенным выше представлениям, часто даже в весьма сходных выражениях.

Достаточно указать на высказывание Эдриана, который в одной из своих последних публичных лекций (в память Джексона) делает попытку понять пластические приспособления животного

к окружающим условиям. Подводя итог современным достижениям в области физиологии мозга, он останавливается в нерешительности перед сложными формами приспособления животных. Осторожно подходя к предмету, он пишет: «Возможно, целесообразным движением руководят его результаты...» (Adrian, Brain, 1947, v. 70, p. 1).

В этом же направлении делали догадки отдельные исследователи на Международном конгрессе, посвященном «принципам комплексной организации нервной системы» (Adrian.— EEG a. Glin. Neurophysiol., 1955, v. 17, N 2, p. 318). Близко к этим вопросам подходит также и Вагнер в своей монографии «Проблемы и примеры биологической регуляции», где он развивает *segervotheorie* и на основе ее пытается понять природу приспособительного поведения (Wagner. Problem and samples of the biological regulation, 1955). Особенно же близко подошла к этому вопросу кибернетика, используя представления об «обратных связях» для регуляции правильности и целесообразности работы как машин, так и человеческого организма. Все эти высказывания появились на много лет позднее наших первых публикаций по данному вопросу и, давая общие догадки, весьма далеки от вскрытия физиологических механизмов. Тем не менее это обстоятельство лишний раз подчеркивает необходимость дальнейшей разработки изложенной выше концепции, сложившейся и выросшей в советских лабораториях.

Я оставил в стороне второй из поставленных выше вопросов: чем направляются все поиски приспособительных актов в условиях компенсации нарушенных функций? Этот вопрос теснейшим образом связан с дальнейшим развитием наших представлений о физиологических основах целесообразного характера рефлекторных актов, и потому он будет рассмотрен особо в следующем разделе этой статьи.

Теория акцептора действия

Уже на первых шагах разработки санкционирующей афферентации как заключительной формы обратной афферентации у нас возникли вопросы, которые постепенно привели нас к вскрытию особого центрального афферентного аппарата, о котором мы ранее не имели никакого представления.

Если целая серия обратных афферентаций обязательно сопровождает весь ряд компенсаторных приспособлений до восстановления функции включительно, то неизбежно возникает вопрос: почему центральная нервная система прекращает весь этот ряд компенсаторных приспособлений и организм останавливается именно на последней попытке компенсации? Образно выражаясь, как и по каким признакам организм определяет, что именно эта

последняя, т. е. санкционирующая афферентация, является действительно такой, которая соответствует необходимым требованиям его приспособления к внешнему миру?

Поскольку этот вопрос является одним из самых важных вопросов для понимания вскрытых нами особенностей афферентного аппарата рефлекторной деятельности, я позволю его еще больше уточнить. Обозначим комплексы обратных афферентаций, сопровождающих серию последовательных приспособлений, соответствующими символами. Пусть первая недостаточная афферентация будет $(a+b+k)$, вторая — $(a+k+l)$, третья — $(a+k+p)$ и, наконец, санкционирующая афферентация — $(a+k+m+t)$. Стоя на детерминистических физиологических позициях, мы должны задать себе вопрос: какими способами, имеющимися в распоряжении центральной нервной системы, она определяет различие между отдельными звенями этой цепи обратных афферентаций, другими словами, почему животное «узнает», что именно последний афферентный комплекс $(a+k+m+t)$ является информацией об окончательно восстановленном эффекте или вообще о достижении приспособительного эффекта? Если стоять на строгих детерминистических позициях, то по существу весь имеющийся в арсенале нашей нейрофизиологии материал не может дать нам ответа на этот вопрос. В самом деле, для центральной нервной системы животного все обратные афферентации, в том числе и санкционирующая, есть только комплексы афферентных импульсаций, и нет никаких видимых с обычной точки зрения причин, почему одна из них стимулирует центральную нервную систему на дальнейшую мобилизацию рефлекторных приспособительных актов, а другая, наоборот, останавливает приспособительные действия.

Допустим, что мы были намерены взять стакан, стоящий на столе с большим количеством посуды. Но при протягивании руки мы по рассеянности взялись за ручку кувшина. Как известно каждому из нас по своему жизненному опыту, допущенная ошибка сейчас же исправляется. Кувшин становится на место, а рука отыскивает нужный нам стакан.

На каком физиологическом основании мы заметили ошибку и исправили ее?

Вид кувшина и прикосновение к его ручке, как вид стакана и прикосновение к нему, есть только совокупность обратных афферентных импульсаций, различающихся всего несколькими своими компонентами. Так почему же мы предпочли именно последнюю обратную афферентацию, как конечную, т. е. санкционирующую афферентацию?

Такие факты заполняют всю нашу жизнь, они проявляются в каждом нашем шаге, в каждом акте нашего многообразного поведения.

Из последнего примера становится ясным, что только та обратная афферентация прекращает дальнейшие рефлекторные действия, которая соответствует намерению, породившему самый рефлекторный акт, или, выражаясь физиологически, обратная афферентация должна соответствовать какому-то заготовленному комплексу возбуждений, возникшему до того, как оформился самый рефлекторный акт.

В результате подобных рассуждений мы с неизбежностью пришли к выводу, что этот заготовленный комплекс возбуждений, предшествующий рефлекторному действию, должен представлять собой что-то вроде афферентного «контрольного» аппарата, который определяет, в какой степени соответствует ему пришедшая в центральную первичную систему данная обратная афферентация.

Особенное внимание мы уделили разработке этого вопроса на примере пищевого условного рефлекса и его обратной афферентации — подкрепления пищей.

Давно было подмечено, что условное возбуждение, возникающее в коре больших полушарий в ответ на применение данного условного раздражителя, не является таким возбуждением, которое было бы по своему качеству общим для любых условных сигналов. Совокупность внешних признаков поведения указала на то, что характер этого условного возбуждения находится в прямой зависимости от качества подкрепляющего фактора. Самым демонстративным примером этой зависимости является биологическое качество условной реакции в ответ на условные раздражители, подкрепляемые пищей и электрическим током.

В более демонстративной форме эта зависимость видна даже в пределах одного и того же безусловного подкрепления. Так, например, в лаборатории И. П. Павлова было давно показано, что химический состав условнорефлекторной слюны находится в точном соответствии с качеством пищевого подкрепления и, следовательно, с характером его слюногенного действия (Егоров. СПб., 1911).

Именно на этом точном совпадении качества безусловного и условного возбуждения выросли теории «субSTITУЦИИ», «предвОСХИЩЕНИЯ» и др., которые являются лишь словесными обозначениями общеизвестного явления, но ни на шаг не приближают нас к раскрытию его физиологической природы (Hilgard, Marquis, Conditioning and Learning, 1940).

По-прежнему остается нерешенным вопрос: на основе каких же конкретных физиологических механизмов условное эффеKторное возбуждение в виде секреции и общего пищевого возбуждения, возникающее в ответ на данный условный раздражитель, оказывается более или менее соответствующим тем эффеKторным возбуждениям, которые должны возникнуть впоследствии и от самого подкрепляющего фактора? Если этот вопрос уточнить еще

далее, то он может быть предложен в следующем виде: проходит ли условное возбуждение, вызванное условным раздражителем в соответствующем анализаторе, прямо на эффекторные пути безусловного раздражителя или оно воспроизводит сначала его афферентную часть, сосредоточенную, как известно, в корковом представительстве безусловного рефлекса? (Павлов. Полн. собр. соч. М.—Л., 1949. Т. 3, кн. 2, с. 92).

Для пояснения этого второго вопроса можно предложить следующую простую схему (рис. 3).

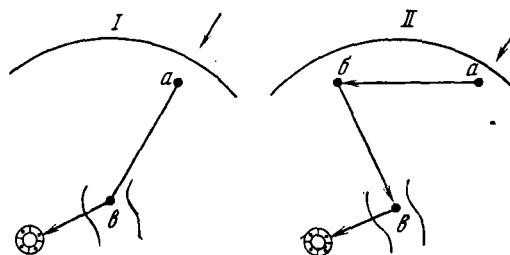


Рис. 3.
Объяснение в тексте

Как видно из приведенной схемы, приняв, что условное раздражение из области соответствующего анализатора распространяется прямо к центру безусловного рефлекса, мы тем самым возвратимся к самому первому предположению И. П. Павлова о механизме замыкания дуги условного рефлекса (рис. 3, I). Как известно, многочисленные последующие экспериментальные данные склонили И. П. Павлова к признанию кортикальной локализации обоих звеньев, замыкающих условную связь. Было принято, что она устанавливается между клетками соответствующего анализатора и клетками коркового представительства безусловного раздражителя. Это положение полностью удовлетворяло всем фактическим материалам лабораторий как самого И. П. Павлова, так и его учеников, а потому стало в настоящее время общепризнанным. Но из этого положения следует, что условное возбуждение соответствующего анализатора может распространяться к безусловному пищевому центру только через его корковое представительство (рис. 3, II).

Несмотря на то, что это предположение полностью удовлетворяет нашим представлениям о физиологической архитектуре условного рефлекса и стало уже ходячим, до сих пор не было обращено специального внимания на те физиологические последствия, которые с неизбежностью вытекают из принятия этого предположения.

В самом деле, что такое «корковое представительство безусловного центра» по своей физиологической сути? Из самого смысла безусловного подкрепления как афферентного раздражения сле-

дует, что это «представительство» должно иметь афферентный характер, и это целиком соответствует точке зрения И. П. Павлова о коре, как об «изолированном афферентном отделе» центральной нервной системы (см. выше).

Как показали опыты нашего сотрудника И. И. Лаптева с применением осциллографического метода, сам безусловный раздражитель вызывает довольно сложный афферентный разряд.

В определенной последовательности раздражаются тактильные, температурные и химические рецепторы языка. Причем специфические потоки импульсов с различной скоростью приходят в различные участки коры головного мозга.

Из этого стало ясным, что корковое представительство безусловного раздражителя — это не какой-то определенный «очаг», или «пункт» коры головного мозга, а система афферентных клеток, интегрированная в единое целое (Лаптев.— В кн.: Проблемы высшей нервной деятельности. М., Изд-во АМН СССР, 1949).

Но тогда, сопоставляя все эти данные, мы должны принять следующее важное для нас положение: всякое условное возбуждение направляется через соответствующий анализатор к той системе афферентных связей коркового представительства безусловного центра, которая в прошлом много раз возбуждалась безусловным раздражителем, а через несколько секунд после прихода в нее данного условного возбуждения будет вновь раздражаться тем же безусловным раздражителем. Иначе говоря, при всякой пробе условного раздражителя группа или система корковых клеток, воспроизводящая под действием условного раздражителя вкусовые качества безусловного раздражителя, оказывается возбужденной на несколько секунд ранее, чем туда же придет новое безусловное возбуждение («подкрепление»).

Надо представить себе на один момент то своеобразное соотношение первых возбуждений, которое устанавливается в корковом аппарате условной реакции в тот момент, когда в результате безусловного подкрепления сюда же приходят потоки разнообразных, но всегда специфических афферентных возбуждений («обратная афферентация»). Причем надо помнить, что качество этих возбуждений находится в прямой зависимости от своеобразия раздражающего действия данного подкрепляющего агента на зрительные, обонятельные и вкусовые рецепторы.

Эту последовательность в развитии корковых процессов на протяжении 15 с изолированного действия условного раздражителя можно изобразить по фазам, как представлено на рис. 4.

Допустим, что все условные раздражители у данного экспериментального животного на протяжении года подкрепляются 20 г сухарного порошка. Пройдя через все сенсорные пути, это раздражение возбуждает в коре головного мозга определенные афферентные клетки В (тактильные, температурные, химические).

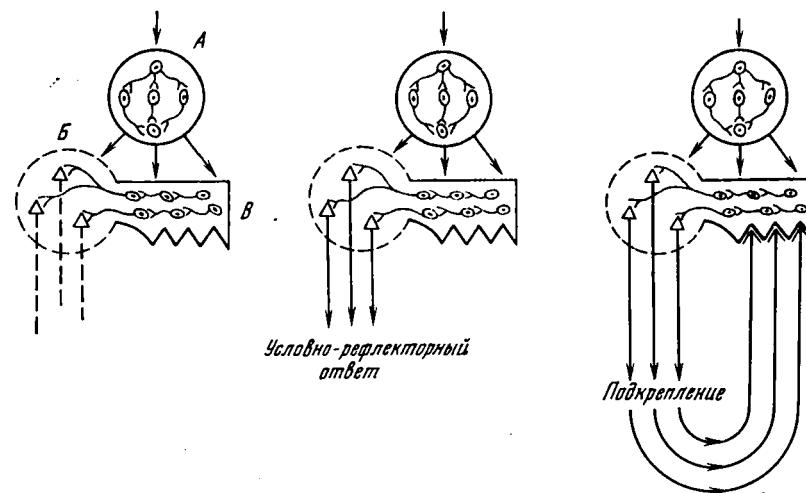


Рис. 4. Три последовательных стадии проявления условной реакции
Объяснение в тексте

Система взаимосвязей между этими клетками и составит в дальнейшем афферентное корковое представительство безусловного центра.

В результате длительной тренировки условного рефлекса в коре больших полушарий, точнее, в корковом представительстве безусловного центра, создаются такие соотношения, при которых с каждым новым применением условного раздражителя вместе с эффекторами аппаратами условной реакции (секреция, движение, дыхание и др.) одновременно приводится в возбуждение и этот добавочный афферентный аппарат, который точно воспроизводит качественные особенности всегда применявшегося пищевого подкрепления. Как и в случае компенсации, этот корковый афферентный аппарат условного возбуждения оказывается чем-то вроде «контрольного аппарата», который проявляет свое действие через несколько секунд после начала условного раздражителя, т. е. когда уже начинается действие пищевого безусловного раздражителя.

В момент прихода обратных афферентных импульсаций от безусловного раздражителя в кору поведение животного будет обычным и стабильным только в том случае, если безусловное возбуждение будет и по зрительным, и по обонятельным, и по вкусовым качествам в точности соответствовать тому подготовленному афферентному возбуждению, которое за несколько секунд до подкрепления было вызвано к жизни условным раздражите-

лем. Окончательные соотношения в афферентном аппарате оказываются в том виде, как они изображены на рис. 4.

Мы полагаем, что эта схема является принципиальной и пригодна для объяснения любого вида выработанного приспособительного поведения.

Как видно из схемы, обратная афферентация, возникающая от действия безусловного раздражителя, должна в точности соответствовать тому добавочному комплексу афферентных возбуждений, который входит в состав условного возбуждения. В случае полного соответствия этих двух возбуждений поведение животного остается нормальным, т. е. пищевое возбуждение животного «удовлетворено», что целиком соответствует ранее выработанным сигнальным соотношениям между условным раздражителем и подкреплением. С этой точки зрения добавочный афферентный аппарат условного рефлекса надо рассматривать как аппарат, производящий окончательную оценку достаточности или недостаточности того подкрепления или приспособительного эффекта, который последовал за сигнальным раздражителем.

Мысль о наличии такого физиологического аппарата в коре больших полушарий (о «санкционирующей афферентации») возникла у нас впервые еще лет двадцать пять тому назад (П. К. Анохин. В книж.: Проблема центра и периферии. Горький, 1935; Ученые записки МГУ, вып. 111. Психология, т. 2, с. 32, 1947), однако нужны были специальные эксперименты, чтобы можно было убедиться в конкретных физиологических свойствах этого аппарата. С этой целью мы и предприняли ряд специальных экспериментов.

При постановке этих опытов мы рассуждали следующим образом: если заготовленное условное возбуждение афферентных клеток коркового представительства безусловного центра в точности отражает собой свойства будущего обратного безусловного возбуждения и на этой адекватности основано нормальное выработанное поведение животных, то это последнее должно непременно измениться, если произвести экстренную подмену безусловного раздражителя. Благодаря такой подмене опережающее условное возбуждение в добавочном афферентном аппарате было бы одного качества (на основе прежних подкреплений), а безусловный раздражитель был бы внезапно (!) другого качества, и, следовательно, обратная афферентация от него, приходящая в кору больших полушарий, по составу своих нервных импульсаций не соответствовала бы заготовленному здесь условному возбуждению. Каким будет конкретное поведение животного в этом случае?

Методически этот замысел был выполнен в нашей лаборатории (Анохин, Стреж. Физиол. журнал СССР, 1933, № 5) на основе двустороннего пищевого подкрепления, которое позволяет вскрыть эти особенности высшей нервной деятельности.

Опыт был поставлен в следующей форме. У животного было выработано всего два условных секреторно-двигательных рефлекса: тон «ля» с подкреплением на правой стороне и тон «фа» с подкреплением на левой стороне станка. Оба рефлекса подкреплялись 20 г хлебных сухарей и были достаточно хорошо закреплены. Животное после малого скрытого периода бросалось на соответствующую сторону станка и здесь стояло до подачи безусловного раздражителя. В описываемой стадии опытов ошибочных двигательных реакций у животного уже не было.

В начале опытного дня в одну из тарелок левой стороны было положено сухое мясо и, таким образом, на фоне обычных подкреплений хлебными сухарями на одно из очередных применений тона «фа» животное должно было получить мясное подкрепление. Исходя из разобранных особенностей афферентного аппарата условного возбуждения, мы должны принять, что на какой-то момент новые безусловные раздражения, не совпадающие по своим зрительным, обонятельным и вкусовым качествам с уже возникшим условным возбуждением, должны повести сначала к несовпадению двух возбуждений, а затем и к развитию ориентировочно-исследовательской реакции. Эта последняя должна быть тем более выражена, чем значительнее несовпадение заготовленных условных афферентных возбуждений и наличных афферентных возбуждений от подлинного безусловного раздражителя.

В самом деле, при такой подмене безусловного раздражителя, как правило, возникает ориентировочно-исследовательская реакция, которая в зависимости от силы раздражающего действия экстременно примененного безусловного раздражителя переходит или в активную пищевую реакцию (при подмене хлеба мясом), или в задержку пищевой реакции и даже в отказ от еды (при переходе от мяса к хлебу).

Описываемый нами опыт дал возможность наблюдать обе формы реакции и особенно отчетливо вторую из них, которую мы и опишем здесь ввиду ее важности более подробно.

После того как животное экстременно получает мясо и после кратковременной ориентировочно-исследовательской реакции с жаждностью его съедает, его обычное стереотипное поведение в тех же условиях эксперимента резко изменяется.

Прежде всего оно не уходит, как обычно, от кормушки на середину станка, а продолжает сидеть около кормушки, из которой только что получило экстремное мясное подкрепление. В дальнейшем на протяжении нескольких дней поведение животного имеет вполне определенное физиологическое содержание. Придя в экспериментальную комнату и вспрыгнув на станок, оно сейчас же направляется к левой кормушке, т. е. к той, где однажды получило мясо. Здесь проявляет подчеркнутую исследовательскую реакцию, упорно обнюхивая кормушку.

Дальнейшее поведение животного дает возможность с достаточной полнотой понять физиологическое содержание этого поведения.

Как только дается условный раздражитель, независимо от того, с какой стороной станка этот раздражитель условно связан, животное немедленно бросается к левой кормушке и там стоит до подачи корма. Такая реакция возникает как на применение тона «фа» (левая сторона), так на применение тона «ля» (правая сторона). Налицо подчеркнутая доминантность всей той системы возбуждений, которая определяет реакцию животного на левую сторону станка и которая была усиlena подкреплением мясом. Поедание мяса создало явное доминирование всей «левой реакции». Самый факт создания такой упорной доминанты от одного экстренного кормления мясом представляет собой большой интерес для характеристики соотношения условного и безусловного рефлексов, однако нас сейчас интересует не это обстоятельство, а другое.

Как мы уже сказали, в этом периоде работы на применение тона «ля» (для правой стороны) животное бежит в левую сторону и стоит там до подачи корма. Однако, как только подается чашка с обычными хлебными сухарями, животное отворачивается и отказывается от еды.

В дальнейшем повышенное вначале пищевое возбуждение собаки снижается, условная секреция уменьшается, а временами даже совсем исчезает. Собака при этом впадает в явное невротическое состояние.

Постараемся представить себе всю совокупность физиологических соотношений, по которым могла развернуться такая реакция.

Сам факт двигательной реакции на левую, «мясную» сторону через 20 дней после однократного подкрепления мясом показывает, что одно экстренное подкрепление мясом создало доминантное состояние в определенной системе отношений на целых 20 дней. Одного этого обстоятельства было бы достаточно для того, чтобы заключить о том, какого качества акцептор действия подготовлен при данном условном возбуждении: по своим афферентным качествам он должен в точности соответствовать раздражению анализаторов животного мясными сухарями. Прямым подтверждением этого предположения является отказ животного от еды хлебных сухарей. Таким образом, наличие двигательной реакции с явной доминантностью в «мясную сторону» и последующий отказ от еды хлебных сухарей — все это говорит о том, что несоответствие между дополнительным афферентным комплексом условного возбуждения и обратной афферентацией от реального безусловного подкрепления является важнейшим фактором, определяющим поведение и состояние животного.

В сущности, все виды выработанных условнорефлекторных актов совершаются с обязательным взаимодействием афферентного аппарата условного рефлекса и обратных возбуждений от подкрепляющих агентов. Если эта встреча обнаруживает адекватность обоих возбуждений друг к другу, то поведенческий акт животного санкционируется, закрепляется. Если же обратное возбуждение не адекватно возбуждениям этого афферентного аппарата, то немедленно возникает ориентировочно-исследовательская реакция, которая, максимально мобилизуя афферентную функцию коры больших полушарий (включением и усилением возбуждений всех анализаторов), приводит к организации новых комплексов афферентных возбуждений. В результате этого происходит непрерывное использование все более и более совершенных периферических усилий. Эти «пробы» происходят до тех пор, пока обратная афферентация от какого-то очередного действия не окажется полностью адекватной тому комплексу афферентных возбуждений, который возник в самом начале данного поведенческого акта.

Возвращаясь к опытам с подменой безусловного подкрепления, мы должны добавить, что необходимость соответствия этих двух возбуждений делается особенно очевидной там, где животное проявляет подчеркнутую ориентировочно-исследовательскую реакцию и даже отказывается есть мясо, если только оно экстренно подставлено на место обычного подкрепления хлебом (наблюдения И. А. Зачиняевой).

Законно спросить, чего же нехватало животному, чтобы так же просто и сразу съесть мясо, как оно до этого съедало хлебные сухари? Ясно, что такая реакция животного могла развиться только потому, что мясо не соответствовало чему-то. Но вот вопрос: чему? Теперь мы уже знаем механизм этого несоответствия: совокупность признаков мяса — вид, запах, как признаков безусловного раздражителя, прияя в кору головного мозга в виде специфических нервных импульсаций, оказалась неадекватной для того заготовленного афферентного возбуждения, которое возникало уже в самом начале действия условного раздражителя и полностью соответствовало всем афферентным признакам ранее применявшегося хлеба. Следовательно, в описанной форме эксперимента мы нарушили те адекватные соотношения, которые после многих подкреплений установились между добавочным афферентным комплексом условного возбуждения и обратной афферентацией, всегда возникающей от еды хлеба..

В этих экспериментах пами было точно установлено, что уже в период изолированного действия хорошо затверженного условного раздражителя в коре головного мозга собаки наряду с процессами, определяющими эффекторные процессы условной реакции (секреция, дыхание, движение и т. д.) возникает и добавочный комплекс афферентных следов от прежних подкреплений. Все

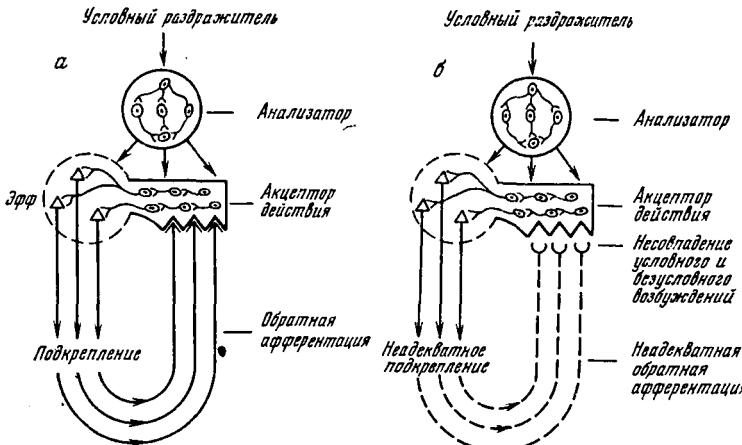


Рис. 5. Общая архитектура условной реакции (а) и схематическое изображение действия неадекватного подкрепления (б)
Объяснение в тексте

далееющее поведение животного строится в прямой зависимости от того, в какой степени достигнуто совпадение между этим добавочным афферентным комплексом условного рефлекса и потоком афферентных импульсаций с периферии, вызванных подкрепляющим агентом.

Однако при любых подменах или устраниниях безусловных подкреплений, т. е. при любых диссоциациях между добавочным афферентным комплексом условного возбуждения и обратной афферентной импульсацией от безусловного раздражителя прежде всего возникает ориентировочно-исследовательская реакция (рис. 5). Есть основания думать, что в определении этого совпадения или несовпадения двух возбуждений значительную роль играют лобные отделы коры головного мозга (Шумилина, 1949).

Поскольку приведенными выше экспериментами вскрывалась неизвестная до того особенность высшей нервной деятельности, мы вынуждены были дать ей какое-либо обозначение.

Самой характерной физиологической чертой добавочного афферентного комплекса условного возбуждения является принятие им обратных афферентных импульсаций, возникающих от результатов рефлекторного действия, и определение соответствия этих обратных афферентаций заготовленному возбуждению, т. е. прошлому опыту животного. Поэтому наиболее подходящим термином для обозначения этого коркового аппарата мы признали выражение «акцептор действия». Более правильно и более точно этот аппарат можно было бы назвать «акцептор афферент-

ных результатов совершенного рефлекторного действия», однако для простоты обращения мы остановились на сокращенном выражении «акцептор действия». Понятие «акцептор» наиболее точно отражает собой смысл всех экспериментальных данных, полученных нами и нашими сотрудниками начиная с 1930 г., поскольку латинское «acceptare» соединяет в себе два смысла: принимать и одобрять.

Мы оставляем сейчас в стороне вопрос о том, в какой степени предложенный нами термин удачен. В настоящий момент нам важно отметить, что этим термином мы обозначили вполне реальный физиологический аппарат, выполняющий функцию оценки корой головного мозга результатов любого рефлекторного акта, любого приспособительного действия целого животного. Образуясь под влиянием прошлых внешних воздействий и составляя часть всякого условного возбуждения и поведенческого акта, акцептор действия выполняет решающую функцию приспособительного поведения: на основе получения разнообразных импульсаций с периферии благодаря ему определяется степень точности и достаточности выполненных актов по отношению к исходным побудительным раздражителям.

Если, например, на нервную систему животного подействовал условный раздражитель, всегда подкреплявшийся мясом, то акцептор действия, складывающийся уже в начале действия условного раздражителя (см. рис. 4), т. е. задолго до самого подкрепления, определяет затем, в какой степени полученное подкрепление соответствует прежнему афферентному опыту животного.

Можно привести также пример из нашей повседневной жизни: если человек, сидящий в кабинете, задумал почему-либо перейти в столовую, то в тот же самый момент в его коре больших полушарий воспроизводится полный афферентный комплекс всех признаков и раздражений, полученных в прошлом от столовой (акцептор действия). И поэтому, прия в столовую и получив от нее определенную сумму раздражений в виде обратных афферентаций, полностью совпадающих с уже ранее образованным акцептором действия, человек переходит к следующему звену своего поведения.

Но допустим, что по рассеянности человек прошел не в столовую, а на кухню или в ванную комнату. Совокупность всех внешних раздражений от обстановки кухни или ванной комнаты такова, что эти раздражения, прия в кору головного мозга, немедленно выявляют несовпадение с акцептором действия, характерным для столовой и возникшим в коре головного мозга в тот момент, когда человек был еще в кабинете. В результате этой диссоциации между заготовленным добавочным афферентным комплексом и обратными афферентациями от конца неправильного действия у человека немедленно возникает ориентировочно-

исследовательская реакция и он исправляет ошибку, т. е. приводит в соответствие заготовленное афферентное возбуждение с подкрепляющим действием обстановки столовой в целом.

Как видно из этого последнего примера, наличие добавочного афферентного комплекса при любом нашем действии является единственной и универсальной причиной, предупреждающей нас от ошибок или позволяющей нам исправить уже допущенные нами ошибки. И мы не видим пока никаких других возможностей объяснить на физиологическом основании, почему человек, пожелавший пройти в столовую, но ошибочно пришедший в ванну, обнаруживает ошибку своего поведения.

Эта закономерность столь универсальна и имеет столь решающее значение для понимания поведения животных и человека, что, естественно, она не могла ускользнуть от внимания исследователей, которые в разное время и в различной форме неизменно встречались с необходимостью ее расшифровки.

Прежде всего еще раз следует указать, что самый факт «подкрепления», имеющий универсальное значение для учения о высшей нервной деятельности, является выражением этой закономерности. Именно благодаря дополнению рефлекса подкреплением в учении об условных рефлексах было дано коренное преобразование рефлекторной теории Декарта.

Точно так же «закон эффекта», предложенный в свое время Торндайком для феноменологической оценки поведения животных, по сути дела есть только внешнее выражение разобранной нами выше физиологической закономерности (Thorndike, 1935). Сюда же надо отнести и высказывание Юкскюля о «представлениях» у животных, послужившее ему основой для идеалистических построений (Yekhül, 1929). Несомненно, к этой же проблеме относится и догадка Эдриана о том, что действием, возможно, «руководят его результаты» (Adrian — Brain, 1947, 70, № 1). Кибернетика широко использовала идею об обратных регуляциях, как в счетных машинах, так и в других автоматических устройствах. Нечего и говорить о том, что так называемая иллюзия Шарпантье является прямым результатом этой закономерности.

У нас в Советском Союзе к этой проблеме в последние годы наиболее близко подошли, с одной стороны, психологи в изучении так называемых установок (Д. Н. Узнадзе и его сотрудники), а с другой стороны, физиологическая лаборатория И. С. Беритова в изучении «представления» как фактора, направляющего поведение животных (Беритов. Об основных формах нервной и психонервной деятельности. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1947). Однако ни в одном из указанных выше направлений не было сделано попытки дать физиологическую расшифровку этому феномену.

С самого начала работ нашей лаборатории в этом направлении (1932 г.) мы отказались от психологических обозначений этих особенностей высшей нервной деятельности, назвав этот регулирующий фактор «санкционирующая афферентация», и, как можно было видеть из изложенного, оказалось, что эта закономерность целиком поддается физиологической трактовке без потери ее синтетической роли в приспособительном поведении животных.

Очень близко к нашему пониманию условного возбуждения подошел в последние годы также и П. С. Купалов, не вскрывая, однако, физиологических механизмов того дополнительного аппарата, который регулирует целесообразное приспособление животных к внешним условиям (Купалов. Журн. высш. нерв. деят., 1955, т. 5, № 2).

Значение изложенной теории для объяснения некоторых физиологических и психических феноменов

Наиболее действенной стороной изложенных нами теоретических представлений об архитектуре добавочного афферентного аппарата всех рефлекторных реакций является то, что они позволяют нам внести ясность и физиологическое содержание в те процессы, которые оставались до сих пор без объяснения.

Так, например, мы уже обращали внимание на вопрос: почему весь ряд компенсаторных приспособлений при нарушении функций идет всегда в одном определенном направлении, именно к восстановлению функции? Какие механизмы направляют подбор все более и более близких к восстановлению функции рефлекторных актов? Принятие представления об акцепторе действия делает ясным весь этот процесс. Схематически по отдельным стадиям приспособления он дан на рис. 6.

На приведенном рисунке под обозначением I дана архитектура нормального рефлекторного акта, как она была представлена во всем предыдущем изложении. Внешний раздражитель вызывает в коре головного мозга одновременное возбуждение всех частей коркового аппарата данного акта. Акцептор действия изображен, как и на предыдущих рисунках, в виде добавочного аппарата с адекватными связями по отношению к вполне определенной обратной афферентации («комилиментная связь»).

Ряд стадий, изображенных под цифрой II, представляет собой постепенную эволюцию приспособительного поведения после нанесения дефекта на функцию A. Как видно на первой стадии (a), при действии прежнего внешнего раздражителя в центральной нервной системе формируется прежний комплекс центральных возбуждений как эффекторных, так и акцептора действия. Одна-

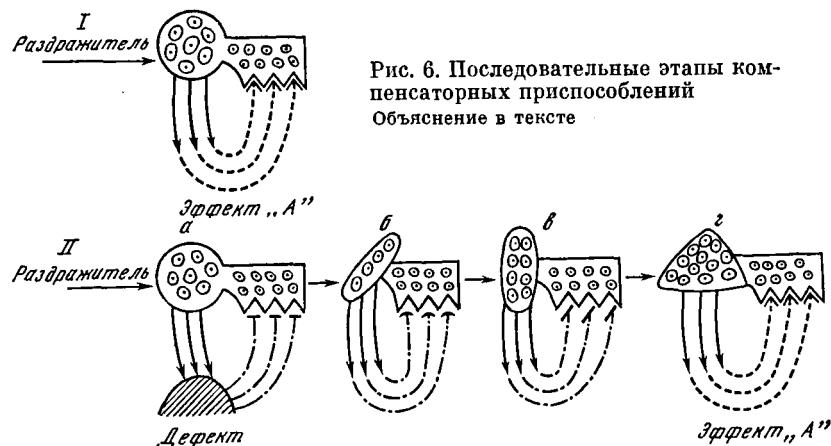


Рис. 6. Последовательные этапы компенсаторных приспособлений
Объяснение в тексте

ко в силу дефекта в периферическом действии, возникшее рефлекторное действие не является приспособительным, и потому возникает какая-то новая обратная афферентация, которая не совпадает с заготовленным акцептором действия. Несовпадение символически изображено горизонтальными линиями, не проходящими в акцептор действия. Самым значительным результатом этого несовпадения является то, что центральная нервная система, мобилизував все свои ресурсы, строит новую систему центральных возбуждений эффеरентного характера (б), полностью оставляя в прежнем виде акцептор действия, поскольку данный раздражитель может быть раздражителем для вполне определенного приспособительного акта. Однако и это второе действие не дает приспособительного эффекта A, и, следовательно, вновь переконструируется картина центральных возбуждений, создается новое приспособительное действие, с новой формой обратной афферентации (в). На схеме II изображен целый ряд таких последовательных приспособлений, связанных с образованием каждого разновидности картины центральных эффеरентных возбуждений. Как показано на схеме, только последняя система центральных возбуждений (г) дала приспособительный эффект A, что и привело к совпадению обратных афферентаций с возбуждениями акцептора действия.

В этой схеме следует обратить особенное внимание на два обстоятельства: 1) конечный приспособительный эффект при компенсации дефекта функции, как правило, осуществляется другой системой центральных эффеरентных возбуждений, отличной от нормальной; 2) акцептор действия, связанный с особенностями приспособительного эффекта A, остается одинаковым на всем протяжении компенсаторных приспособлений. Это последнее

обстоятельство и является направляющим весь ряд компенсаторных приспособлений. Действие становится «санкционированным» только в том случае, если обратная афферентация от него оказывается адекватной возбуждениям акцептора действия.

Этим самым весь и любой компенсаторный процесс оказывается полностью расшифрованным на физиологическом основании.

На таком же основании полностью расшифровывается и явление динамической стереотипии.

Особый интерес имеют изложенные нами представления для физиологического анализа специально психологических понятий.

Так, например, понятие «значимости» в обучении и в восприятии внешнего мира совершенно очевидно представляет собой один из вариантов совпадения заготовленного условного возбуждения с обратными афферентациями, «значимыми» для этого заготовленного возбуждения.

Я не имею возможности в этом докладе остановиться на работах ряда психологов, доложивших свои интересные исследования на данном совещании (А. Р. Лурия, Б. Г. Ананьев, Н. Ф. Добрынин и многие другие), но почти в каждом докладе можно найти факты, подлежащие расшифровке с изложенных выше теоретических позиций.

Все вопросы обучения идут с обязательной корrigирующей ролью обратных афферентаций, и только на этом основании и возможно само обучение. Всякое исправление ошибок есть неизменный результат несовпадения возбуждений акцептора действия и обратных афферентаций от неправильного действия. Вне этого механизма невозможно как обнаружение ошибки, так и исправление ее. Трудно было бы спорить с тем, что практически любое приобретение навыков (речевых, трудовых, спортивных и др.) идет в том порядке, как это было представлено на схеме непрерывного компенсаторного приспособления (см. рис. 6). На особенностях аппарата акцептора действия основаны все виды искания предметов. Невозможно было бы «найти» что-то, если бы искомый предмет всеми своими афферентными качествами не совпадал с качествами возбуждений заготовленного акцептора действия.

Интересно также отметить, что значительно затверженные и автоматизированные условнорефлекторные акты хотя и протекают с участием всех приведенных выше компонентов обратных афферентаций, однако они часто не доходят до осознания и развиваются «бессознательно». Стоит лишь, однако, не совпасть обратной афферентации с заготовленными возбуждениями акцептора действия, как сейчас же весь процесс становится сознательным.

На этом же основании любое автоматизированное действие, встречающее препятствие при своем осуществлении, немедленно

делается объектом всесторонней сознательной обработки его, в результате чего и находится выход из сложившейся ситуации.

Наши представления о дополнительных афферентных аппаратах условного рефлекса в настоящем и в полном виде сообщаются мною на совещании по психологии впервые. И потому, естественно, сейчас трудно даже предусмотреть, сколь широкое применение они найдут при физиологическом анализе специально психологических проблем.

Однако уже и имеющийся материал дает мне основание надеяться, что рабочий контакт между физиологом и психологом будет еще более полным и еще более успешным, чем это имело место ранее.