

И. С. БЕРИТАШВИЛИ

К ИСТОРИИ РАЗВИТИЯ УЧЕНИЯ О ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Прошло 70 лет с тех пор, как была поставлена новая проблема в изучении центральной нервной деятельности—проблема индивидуально-приобретенного рефлекса, вырабатываемого путем многократного повторения целесообразных жизненно важных реакций. И. П. Павлов, автор этой проблемы, начал проводить такого рода исследования на слюнной железе собаки. Он вырабатывал пищевую реакцию на индифферентное раздражение (звук, свет), многократно сочетая его с последующим актом еды, вызывающим слюноотделение природным путем. И. П. Павлов назвал эту индивидуально приобретенную секрецию условной. Результаты исследования этого вида слюнной секреции были впервые опубликованы в 1902 г. в диссертации ученика его Толочнинова [18]. В следующем году он сам доложил об этих результатах на Международном физиологическом конгрессе в Мадриде в 1903 г. [12].

Такого же рода исследование начал В. М. Бехтерев в отношении движения конечностей. Он сочетал у собаки индифферентное раздражение с болевым электрическим раздражением ноги, вызывающим защитное сгибание этой ноги природным путем. После многократного сочетания индифферентное раздражение стало само вызывать сгибание ноги. Он назвал это выработанное сгибание ноги сочетательным рефлексом. Результаты впервые были опубликованы в 1907 г. [8].

Сотни ученых разрабатывали и разрабатывают сейчас эту проблему всесторонне, прежде всего в лабораториях И. П. Павлова и В. М. Бехтерева и их учеников, а затем во многих других лабораториях Советского Союза и за границей.

Леон Абгарович Орбели немало поработал над этой проблемой. Еще в 1908 г. он опубликовал работу на важнейшую тему о локализации условных рефлексов в центральной нервной системе [11]. Леон Абгарович первый установил путем экстирпации симметричных областей большого мозга, что в больших полушариях не существует специальных центров для условных рефлексов.

Так как И. П. Павлов, можно сказать, переключил сотрудников своей лаборатории всецело на исследование условных рефлексов, вскоре накопилось множество фактов по условнорефлекторной деятельности большого мозга. В результате Павлов быстро оформил новое учение о деятельности коры мозга как учение о высшей нервной деятельности, полагая с самого начала, что вырабатываемая на индифферентное раз-

дражение рефлекторная реакция является проявлением высшей формы мозговой деятельности, включающей и психическую.

Я начал работать над условнорефлекторной деятельностью в 1916 г. по методу Бехтерева, изучал на собаках условное оборонительное сгибание передней ноги. Результаты опытов были опубликованы в 1920 г. в грузинском учебнике физиологии, а затем в 1922 г. на русском языке в руководстве по нервно-мышечной физиологии [2].

В то время и несколько позднее я называл эти приобретенные реакции индивидуально-приобретенными или просто индивидуальными, противопоставляя их прирожденным наследственным рефлекторным реакциям. На определенных основаниях я считал не совсем верным термин «условный и сочетательный» для обозначения выработанных индивидуально-приобретенных реакций [3]. Но когда термин «условный» стал общеупотребительным как у нас, так и за границей, я также стал пользоваться им.

Так как слюнная реакция или движение одной ноги является лишь частью поведенческой реакции, которая наступала в одном случае при поедании пищи, а в другом — от воздействия повреждающего агента, то изучение этих реакций не могло дать познание нервного механизма всего происходящего при этом поведенческого акта.

Это обстоятельство побудило меня применить такую методику, которая была бы более адекватна для изучения поведения. Животное помещалось не в закрытой звуконепроницаемой камере, а в большой комнате, и ему разрешалось свободно передвигаться в ней и даже переходить из одной комнаты в другую в целях овладения пищей или избегания повреждающего агента.

Результаты опытов регистрировались как путем подробного описания каждого наблюдаемого акта поведения, так и киносъемкой каждого характерного поведенческого акта.

О нервном механизме условных рефлексов. Как известно, по И. П. Павлову, условный пищевой рефлекс возникает благодаря образованию односторонней временной связи от коркового очага применяемого индифферентного условного раздражения (звука, света) к корковому очагу прирожденного (безусловного) рефлекса — поедания пищи. Предполагается, что очаг сильного раздражения притягивает импульсы возбуждения со всех слабо возбужденных очагов. И эти нервные пути, развиваясь от упражнения, становились более или менее устойчивыми связями с односторонним проведением возбуждения от очага условного раздражения к очагу безусловного. На этом основании считалось невозможным образование обратных временных связей от очага безусловного раздражения к очагу условного. Этого И. П. Павлов и не мог предположить, ибо его теоретическая установка допускала возможность развития новой нервной связи только от коркового очага предшествующего слабого раздражения к корковому очагу последующего сильного. В его последней статье «Условный рефлекс» ничего не сказано о двусто-

ронных временных связях, т. е. о существовании обратных временных связей наряду с прямыми [13].

Эта работа была доложена И. П. Павловым на Павловских Средах 26 сентября 1934 г. для обсуждения. Но ни он и никто другой не сказал ни одного слова об отсутствии в ней понятия о двусторонних или обратных временных связях условного рефлекса (см. «Среды», т. 2, стр. 450).

Первый раз И. П. Павлов заговорил об обратных связях на «Средах» 10 октября 1934 г. при обсуждении результатов исследования, первоначально полученных Ю. М. Конорским и С. Миллером, изучавших условные рефлексы в Физиологической лаборатории Варшавского университета и Психологической лаборатории Вольного-Польского университета в Варшаве [9]. Суть заключалась в следующем: у собаки поднимали пассивно или активно переднюю лапу и затем давали пищу из кормушки; после нескольких повторений этой поведенческой реакции одно поднятие передней ноги без подачи пищи вызывало сильную секрецию и передвижение к кормушке, а при подаче пищи из кормушки без предварительного сгибания ноги собака поднимала эту ногу во время еды. «Этим доказывается,— сказал И. П. Павлов,— что имеется связь в направлении от афферентной двигательной клетки к пищевому центру и, кроме того, что возбуждение по этой проторенной дороге может направляться в обратном порядке от пищевого центра в двигательную клетку» («Среды», т. 2, 483). Но это мнение о распространении возбуждения в том и другом направлении по одной проторенной дороге не удовлетворило самого И. П. Павлова, и при дальнейшем обсуждении он находит более вероятным, что в больших полушариях проведение возбуждения происходит по двум разным путям, т. е. двигательные клетки (афферентные и эфферентные) связаны двумя перекрестными нейронами. «Задача гистологов — разрешить вопрос нет ли в этом случае двойных связей!» («Среды», т. 2, 484). Значит у И. П. Павлова не было уверенности в возникновении самостоятельных прямых и обратных связей при образовании условных рефлексов.

В лаборатории И. П. Павлова и раньше наблюдались такие факты, которые должны были послужить основанием для утверждения двусторонних связей при образовании условных рефлексов. Так, например, А. Савич наблюдал, что если собаке всыпать в рот сахарный песок и во время еды раздражать ногу электрическим током, то в первые дни она перестает есть при этом раздражении. Но впоследствии она ест песок только при электрическом раздражении: сахарный песок всыпан в рот, но она его не ест, ожидает электрического раздражения [16]. Так как это раздражение являлось вторым, а всыпание песка первым, то очевидно, что этот индивидуально-приобретенный ротовой рефлекс в ответ на электрическое раздражение представляет результат сильного развития обратной связи.

Но твердая теоретическая установка Павлова, что при возбуждении нескольких центров в коре больших полушарий сильно возбужденный очаг притягивает к себе возбуждения из слабо возбужденных, исхо-

дила из того, что при сочетании двух раздражений образование временных связей в коре допускалось только в одном направлении. Так как условные рефлексы образовывались путем сочетания слабого предыдущего раздражения с последующим прирожденным безусловным рефлексом, то всегда предполагалось образование только прямых временных связей.

Эта теоретическая установка на корковую деятельность была воспринята при жизни И. П. Павлова всеми учениками как незыблемая. Но и сейчас можно наблюдать среди последователей этого учения такого рода утверждение. Так, в одном из последних номеров Журнала высшей нервной деятельности можно было прочитать статью о невозможности возникновения обратных временных связей. Один из сотрудников Э. А. Асратяна, Л. П. Руденко, предполагает, что так называемые обратные связи также являются прямыми, которые возникают при выработке условного рефлекса между безусловным раздражением предыдущего сочетания и условным раздражением последующего [15]. При этом автор забывает, что по учению Павлова последующим раздражением должно быть не условное, а безусловное.

Между тем, изучая оборонительные рефлексы на собаках в 1916—1918 гг., мы пришли к твердому убеждению, что при образовании их возникают как поступательные, или прямые временные связи, от очага условного раздражения к безусловному очагу, так и наоборот. При изучении оборонительных условных рефлексов мы обнаружили возможность образования условного рефлекса и при обратном сочетании условного раздражения с безусловным, т. е. когда безусловное раздражение предшествовало условному. А такое явление, безусловно, можно было понять только при допущении, что временные связи могут образоваться и в обратном направлении.

В 1920 г. была подробно изложена эта концепция двусторонних временных связей в руководстве физиологии на грузинском языке, а в 1922 г. она была повторена в русском руководстве физиологии «Общая физиология нервной и мышечной системы» [2]. Там же была приведена схема нервномышечной организации условного оборонительного рефлекса с двусторонними временными связями. Я здесь привожу эту схему для показа современному читателю (рис. 1).

Схема макроскопической нервномышечной организации условного оборонительного рефлекса собаки при образовании его на звук путем сочетания с болевым электрическим раздражением ноги. На схеме каждый нейрон изображает более или менее сложный комплекс нейронов.

Е—участок кожи на ноге, где производится болевое электрическое раздражение. Отсюда начинается первично возбужденный путь, доходящий до коры большого мозга. Попутно он активизирует в спинном мозгу промежуточные нейроны (v, v_1), через которые вызывает возбуждение одних нейронов, обозначенных плюсом, и торможение других—минусом. Этот афферентный путь заканчивается в кожной сенсорной области новой коры. Из слухового органа при его условном раздражении возбужденный афферентный путь через средний мозг вступает в слуховую область коры.

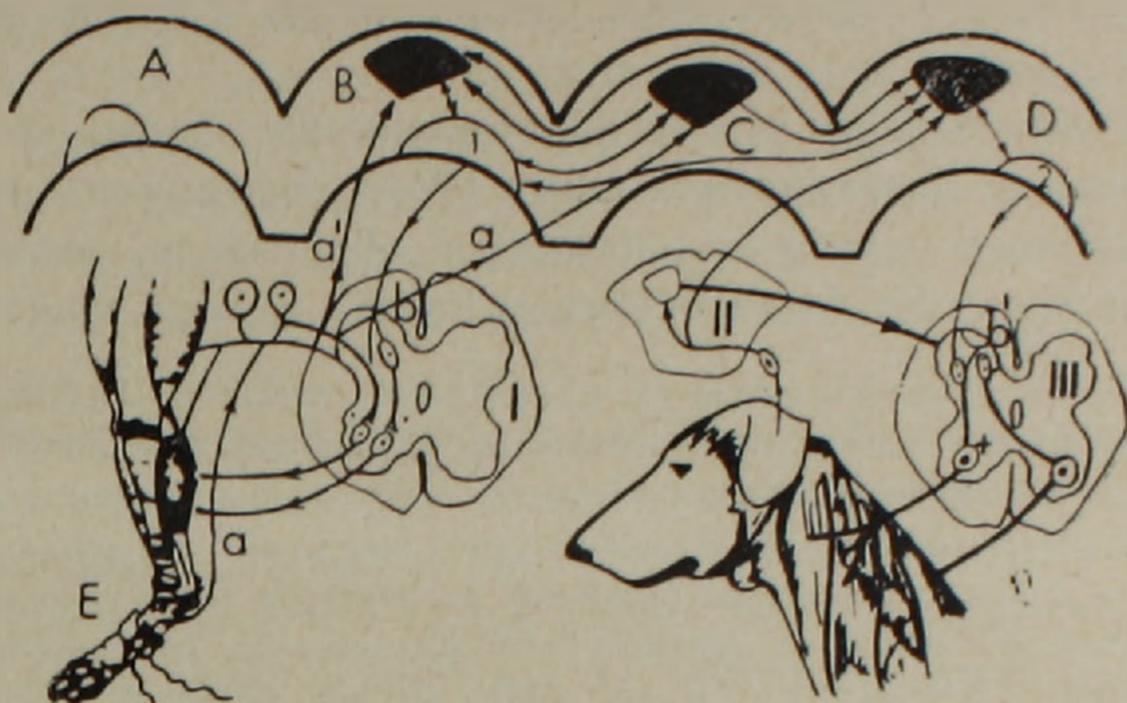


Рис 1.

Зачерненные участки в коре указывают на воспринимающие сенсорные зоны: В—мышечная, С—кожная, D—слуховая. Обведенные линией полукруги обозначают двигательные зоны: I—для движения конечностей, 2—для ориентировочного движения шеи. Двойные линии обозначают двусторонние временные нервные связи (прямые и обратные) между воспринимающими зонами и еще между слуховой воспринимающей зоной и двигательной зоной конечности. (Обе линии на концах сливаются. Лучше было бы, чтобы они не сходились и одна заканчивалась бы стрелкой в одном направлении, а другая—стрелкой в другом направлении.). Причем эта двигательная зона одной линией связана с кожной и мышечной воспринимающими зонами, а двигательные зоны шейных движений—со слуховой зоной. Эти линии изображают прирожденные пути.

Условный оборонительный рефлекс производится как коротким путем через временные связи от слуховой зоны прямо к двигательной, так и сложным путем через кожную и мышечную воспринимающие зоны.

На схеме дается также вторичный афферентный путь от мышц раздражаемой конечности—толстой линией в сопровождении со штриховой. Этот путь возбуждается как при безусловном, так и условном движении конечности и играет важную роль в усилении и в удлинении двигательных эффектов, вызываемых безусловным и условным раздражениями.

Эта схема макроскопической нервно-мышечной организации условного рефлекса составлена на основании нейрофизиологических данных 1920 года, но она и сейчас вполне отвечает современному состоянию нейрофизиологии.

Упомянутая книга по общей физиологии была послана И. П. Павлову в том же 1922 г. И впоследствии в 1924—1927 гг. он получил мои журнальные статьи об условнорефлекторной деятельности на немецком и английском языках [17], а в 1932 г.—монографию на русском языке [3], где еще более подробно и более обоснованно были изложены концепции о нервном механизме условных рефлексов.

Однако Э. А. Асратян несколько лет назад, а также в одном из последних номеров Журнала высшей нервной деятельности пишет: «Развивая идею Павлова о двусторонней условной связи до ранга общего принципа, за последние годы мы стали обращать внимание на развитие этой идеи еще в одном аспекте, имеющем отношение к проблеме подкрепления» [1]». Асратян приходит к мысли, что при образовании условного

рефлекса условный и безусловный раздражители взаимно подкрепляют друг друга.

Между тем такой взгляд на образование временных связей высказывался нами еще в цитируемой книге 1922 г. Более того, мы тогда же дали определенное нейрофизиологическое объяснение этому явлению. Для большей убедительности приведем цитату из этой книги:

Происхождение индивидуального (т. е. условного) рефлекса. Положим вырабатывается индивидуальный сгибательный рефлекс на правой передней ноге на звуковое раздражение. Для этого звук сочетают с электрическим раздражением этой ноги. В результате такой комбинации в коре большого мозга возникают три очага возбуждения: один в звуковом анализаторе, второй в кожном анализаторе, в его «болевом» отделе, и третий в двигательных аппаратах, которые, возбуждаясь через кожный анализатор, вызывают движения на периферии (см. рис. 140). В это же время, конечно, возбудимость всех этих очагов станет наиболее повышенной. Из каждого очага возбуждение иррадирует по всему полушарию, но, конечно, сильнее всего оно действует на два остальных очага возбуждения, где возбудимость была более всего повышена. Это воздействие может быть настолько сильным, что уже при первом сочетании оно даст определенный внешний эффект. Для примера приведу один такой случай. Если ногу раздражать слабым электрическим током и в то же время производить сильное звучание, вроде электрического звонка, тогда звук значительно усиливает движение ноги, вызванное электрическим током. Так как наиболее короткие пути, соединяющие эти очаги, возбуждаются сильнее других путей, то потому и возбудимость означенных путей должна была повыситься больше, чем в других путях. Разумеется, возбудимость очагов и связывающих коротких путей после каждого сочетания повышается все более и более, так как каждое новое сочетание происходит в то время, когда еще не прошла повышенная возбудимость от предыдущего сочетания. Благодаря этому с каждым новым сочетанием возбуждение очагов все более интенсивно распространяется по коротким путям. Уже после нескольких сочетаний влияние одного очага на другой становится настолько сильным, что возбуждение, произведенное в одном очаге внешним раздражением, приводит к возбуждению других очагов.

«Поступательная и обратная временная связь». В результате описанного выше взаимодействия образованные короткие пути с повышенной возбудимостью и представляют временные связи. По этим временным связям возбуждение проводится как в одном направлении от очага индивидуального раздражения к ответным двигательным и секреторным аппаратам, так и наоборот, от последних аппаратов к очагу индивидуального раздражения. Следовательно, при образовании индивидуального рефлекса всегда развиваются временные связи обоих направлений: поступательная и обратная временная связь».

В школе Павлова изучалось также образование условного рефлекса при обратном порядке сочетаний. Один из учеников его А. Н. Крестовников в 1913 г. показал, что если сначала давать безусловное раздражение, а потом индифферентное, то условный рефлекс не образуется. Это мнение так утвердилось, что до 1925 г. не работали над этой темой. Но в 1925—1930 гг. ряд учеников Павлова (Крепс, Павлова, Подкопаев, Петрова) разрабатывали эту проблему по поручению И. П. Павлова, как говорит Е. Крепс. Они наблюдали образование условного рефлекса, даже после нескольких сочетаний. Но этот рефлекс не укреплялся, не становился постоянным после дополнительных сочетаний. Павлов находил, что это обуславливается развитием торможения во всех частях мозга и в особенности вокруг очага безусловного раздражения.

Весьма возможно, что усиленная работа по этой теме была вызвана работой А. Шнирмана из лаборатории Бехтерева на людях. В 1925 г. он сообщил, что если безусловное электрическое раздражение пальца руки сочетается с последующим каким-либо индифферентным раздражением (электрический звонок, зажигание электрической лампы), то это раздражение становится условным сигналом к оборонительному движению руки.

Мы провели такого рода работу в 1916—1918 гг. на собаках с оборонительными рефлексам. Мы точно определили, при каких условиях образуется условный положительный рефлекс на индифферентное раздражение и при каких нет, т. е. при каких оно превращается в отрицательный условный сигнал, начинает тормозить оборонительное движение ноги. Было установлено, что если комбинируемое безусловное раздражение слабое и предшествует индифферентному раздражению на несколько секунд, то возникают довольно прочные обратные связи. Эти связи образуются, по всей вероятности, также и в том случае, когда безусловное раздражение сильное или сопровождается до конца индифферентным раздражением. Но тогда развитие прямых связей берет верх над развитием обратных и вследствие этого индифферентное раздражение становится отрицательным условным сигналом.

Эти результаты были подробно изложены с большим запозданием в 1927 г. в монографической журнальной статье на немецком языке [17] и в монографии 1932 г. на русском языке. В 1933 г. Е. Крепс [10] и В. Павлова [14] опубликовали статьи, в общем подтверждающие наши результаты. При этом моя статья 1927 г. не цитируется.

О психонервном механизме поведения. Работая методом свободных движений, начиная с 1926 г., мы вскоре убедились, что млекопитающие регулируют свое поведение, целесообразно приспособиваясь к данной внешней среде для удовлетворения своих физиологических потребностей (пищевой, оборонительной) не только условнорефлекторным путем, т. е. не только после обучения данного целесообразного поведения путем образования цепного условного рефлекса. Оно производит также приспособительный акт и без предварительного обучения. Достаточно один раз отвести животное к новому месту пищи и дать поесть ее, или показать в новом месте на расстоянии нескольких метров, оно уже в следующий раз само побежит туда при повторном восприятии ситуации местонахождения пищи, даже если воспринимается не вся ситуация, а только часть ее. В эту ситуацию входит, между прочим, вид предмета, за которым прячется кормушка, из которой животное поело пищу, вид экспериментатора или лаборанта, коридор и двери, через которые животное пришло в экспериментальную комнату при первоначальном поедании пищи.

Если поедание пищи сопровождалось каким-либо индифферентным раздражением, то это раздражение тоже входит в эту ситуацию. После нескольких сочетаний это индифферентное раздражение также на-

чинает вызывать целенаправленную поведенческую реакцию по образу местонахождения пищи.

Животное — собака производит такое целенаправленное пищевое поведение не только сейчас же после первоначального восприятия пищи в совершенно новом месте, но и спустя много времени: на другой день, через недели и позднее. Ясно было видно, что этот поведенческий акт не является выработанным условным цепным рефлексом, а происходит психонервным путем благодаря репродукции образа воспринятой пищи и ее обстановки. Этот образ возникает у животных при первом же поедании пищи, сохраняется на более или менее длительное время и репродуцируется каждый раз при повторном воздействии той же ситуации местонахождения пищи или какой-либо части этой ситуации.

При этом надо отметить, что пищевое поведение, регулируемое образом местонахождения пищи, складывается из безусловных и условных рефлексов. Животное направляется к пище по образу ее местонахождения, как если бы оно видело эту пищу, при этом пользуется всеми имеющимися в его распоряжении безусловными и условными рефлексами.

В своих монографиях за последние 40 лет я несколько раз подробно излагал нейрофизиологические и нейроструктурные основы образной формы психонервного поведения [4—7].

В этих же статьях даны качественные особенности образной психонервной деятельности коры большого мозга и ее специфические закономерности. Впоследствии на основании новейших нейрофизиологических и нейроструктурных данных о коре большого мозга не только выяснялись все более подробно характерные особенности образной психики, но и определялась все лучше и лучше роль того или другого отдела коры большого мозга и его нервных элементов [5—7].

Эта теоретическая концепция еще не означает, что поведение высших позвоночных животных не может протекать всецело прирожденным или условнорефлекторным путем. В первые дни и недели постэмбриональной жизни у собак поведение животных осуществляется прирожденным рефлекторным путем. Спустя несколько недель постэмбриональной жизни у них вырабатываются разные условные рефлексы, и тогда их поведение может происходить условнорефлекторным путем. Лишь в течение одного-двух месяцев постэмбриональной жизни нервный субстрат психики развивается до такой степени, что создаются образы жизненно важных объектов внешнего мира, и тогда поведение начинает регулироваться согласно этим образам, с использованием при этом как условных, так и безусловных рефлексов. Однако и у взрослых животных поведенческие акты могут осуществляться без участия образной психики. Так бывает, когда животное много раз проходит один и тот же более или менее сложный путь к кормушке по образу местонахождения ее. Впоследствии оно может пройти этот путь автоматически

по принципу цепного условного рефлекса без участия образа местонахождения кормушки.

При жизни И. П. Павлова эта концепция о высшей нервной деятельности, ставящая образную психонервную деятельность выше условнорефлекторной и притом главным регулятором поведения высших позвоночных, не подвергалась критике со стороны И. П. Павлова и его учеников. Наоборот, она, можно сказать, даже поощрялась, ибо через два года после смерти И. П. Павлова мне была присуждена премия им. Павлова за труды по высшей нервной деятельности.

Сам И. П. Павлов, наблюдая обезьян-антропидов в условных свободных движениях, обнаружил у них такие поведенческие акты, которые он считал, невозможным называть условным рефлексом: «А когда обезьяна строит свою вышку,— говорил Павлов на научном собрании одной из «Сред» 13 ноября 1955 г.,— чтобы достать плод, то это «условным рефлексом» называть нельзя. Это есть случай образования знания, уловления нормальной связи вещей. Это — другой случай. Тут нужно сказать, что это есть начало образования знания, улавливания постоянной связи между вещами, то, что лежит в основе всей научной деятельности, законов причинности и т. д. Я на это хотел обратить внимание — я об этом говорил, но из разговоров было видно, что не особенно было принято к сведению». Из этой цитаты видно, что Павлов признавал высшую человеческую форму психической деятельности у обезьян, но его некоторые ученики не совсем разделяли это мнение.

К сожалению, И. П. Павлов скончался спустя несколько месяцев и не имел возможности дальше развить эту идею и высказаться в отношении низших позвоночных животных, например, собаки. Если бы Павлов сосредоточил свое внимание на поведении собаки в условиях свободных движений, он, вероятно, пришел бы к заключению, что и у низших млекопитающих имеется высшая, психическая форма поведения, отличная от условного рефлекса.

После И. П. Павлова роль психики в поведении животных стала предметом исследования видных учеников его, как Л. А. Орбели, П. С. Купалов, П. К. Анохин. Они также находили, что условными рефлексами нельзя объяснить все поведение животных. Они также признавали у них наличие психической деятельности, которая регулирует высшие формы поведения. Подобно мне, они также подвергались со стороны беспринципных догматиков Павловского учения о высшей нервной деятельности несправедливой жестокой критике в период господства культа личности.

Институт физиологии
АН Груз. ССР

ЛИТЕРАТУРА

1. Аератян Э. А. Журнал высшей нервной деятельности, 20, 1970.
2. Беритов И. С. Общая физиология мышечной и нервной системы. 2, Тбилиси, 1922.

3. Беритов И. С. Индивидуально-приобретенная деятельность центральной нервной системы. 15—18, Тбилиси, 1932.
4. Беритов И. С. Физиологический журнал СССР, Сообщ. 1—X, 17—19, 1934—1935.
5. Беритов И. С. Об основных формах нервной и психонервной деятельности. Наука, М., 1947.
6. Беритов И. С. Нервные механизмы поведения высших позвоночных животных. Наука, М., 1961.
7. Беритов И. С. Структура и функции коры большого мозга. Наука, М., 1969.
8. Бехтерев В. М. Обзорение психологии, неврологии и экспериментальной психологии, 12, 512, 1907.
9. Конорски Ю. и Миллер С. Тр. физиологической лаборатории им. И. П. Павлова, 6, 115, 1936.
10. Крепс Е. М. Тр. физиологической лаборатории им. И. П. Павлова, 5, 5, 1933.
11. Орбели Л. А. Тр. Общ-ва русских врачей, 1908.
12. Павлов И. П. Полное собрание трудов, 3, 25, 1949.
13. Павлов И. П. Физиологический журнал СССР, 19, 261, 1935.
14. Павлова В. И. Тр. Физиологической лаборатории им. И. П. Павлова, 5, 21, 1933.
15. Руденко Л. Б. Журнал высшей нервной деятельности, 21, 35, 1971.
16. Савич А. Дальнейшие материалы к вопросу о влиянии пищевых рефлексов друг на друга. Дисс., СПб., 1913.
17. Beritoff J. S. J. Psychol. u. Neurol., 30, 217—256, J. Psychol. u. Neurol., 33, 113, 335, 1927. On the fundamental nervous processes in the cortex etc. Brain, 47, 109, 358, 1924.
18. Tolotschinov I. F. Forhandlingar vid Nord. Naturoforskare och Lakemötet, Helsingfors, 1902.