

Э. АЙРАПЕТЬЯНЦ и И. ФЕЛЬБЕРБАУМ

### ЯВЛЕНИЕ КОРКОВОГО СТЕРЕОТИПА ПРИ УЧАСТИИ ИНТЕРОЦЕПТИВНОЙ СИГНАЛИЗАЦИИ

(Представлено академиком К. М. Быковым 10 II 1948)

Несомненно, что одну из сторон функциональной интеграции коры головного мозга следует видеть в закономерностях, названных И. П. Павловым «динамической стереотипией» (1). При исследовании условных рефлексов явления эти, по разному поводу, давали о себе знать, превращаясь из случайных и эпизодических фактов в категорию строго обусловленных реакций. П. С. Купалов, изучая состояние коры мозга в интервалах между действием условных сигналов, обратил внимание, что «синтетическая деятельность коры полушарий связывает опыт в одно целое, благодаря чему фиксируется долго применявшаяся последовательность условных раздражителей» (2). В другой работе им же было показано «влияние системы ритмических условных рефлексов на образование и существование нового условия рефлекса» (3). Э. А. Асратян, впервые применив специальную форму опыта, с наглядностью описал и сформулировал принцип «системности» в работе коры больших полушарий (4, 5). Эти же явления системности были обнаружены в исследованиях Г. В. Скипина (6). Узвязка в коре мозга сигнализаций по однажды выработанному шаблону представляет существенный интерес, в особенности при общебиологической расшифровке механизмов формирования сложных физиологических реакций. Ведь нельзя не признать двойственной роли подобного выражения высшей нервной деятельности в характеристике уровня, экономичности, совершенства контактирования организма со средой. Освоение корой сигналов среды, действующих от момента к моменту в строго определенном чередовании, представляет несомненное удобство в приспособлении организма к среде. Однако эта же «затвердевшая», ограниченная векторами действия структура рефлекторных процессов становится помехой для более совершенного распознавания изменившейся среды, иначе говоря, для адекватной реакции на новые или иным образом расположенные сигналы.

Еще больший интерес должно представить явление стереотипии, если принять во внимание, что высшая нервная деятельность содержит в себе отражение воздействия не только факторов внешней среды, но и тех бесчисленных сигналов, которые поступают с разнообразных органов внутренней для организма среды. На это обстоятельство и именно в этой связи указывал сам И. П. Павлов (1). Напомним, что многие авторы, специально изучавшие эту форму корковой синтетической деятельности и применявшие разнообразные и оригинальные методы, имели дело исключительно с раздражителями, поступающими в кору мозга из внешней среды.

Исследованиями К. М. Быкова (7) и одного из нас с сотрудниками (8-10) получены многочисленные доказательства реальности формирования условных рефлексов через рецепторы внутренних органов. Установлено, в частности, что образовавшиеся временные связи на интеро- и экстероцептивные раздражения вступают между собой и в конфликтные, и в соподчиненные, и в индукционные взаимоотношения. При этом взаимодействие двух качественно различных сигнализаций в коре головного мозга строится по принципу некоей подвижной системы, где в конечном итоге разрешается и оформляется только одна рефлекторная установка. Следовательно, и тогда, когда наше сознание не отдает себе отчета о прямых влияниях на него импульсов, идущих из внутренней среды, раздражения эти продолжают вклиниваться с навязчивым устремлением в сферу восприятий, а в доминантных случаях инициативно участвовать в новых установках нервных центров — в актах высшей нервной деятельности. В цитируемых работах мы подчеркивали не только наличие аналитической информации коры головного мозга о «внутренних событиях» через посредство отдельных интероцепторов, но и такие отношения, когда рецепция внутренних органов находит синтетическое отражение в кортикальной координации. В развитие этого представления здесь приводятся наши новые факты, обнаружившие явления системности — стереотипии в деятельности коры головного мозга, где элементами такого усвоенного и зафиксированного порядка сигнализаций служит цепь внешних и внутренних факторов высшей нервной деятельности.

Опыты поставлены на собаке Каро, самце, 7—8-летнего возраста. жадного к еде, по всем признакам подходящего к сильному уравновешенному типу нервной системы. Собака имела слюнную и желудочную фистулы и условные пищевые экстероцептивные рефлексы на метроном (120 ударов в 1 мин.), вспыхивание лампочки, касалку.

14 VI 1947 г. приступили к формированию интероцептивного условного двигательного рефлекса на изолированное от внешних явлений механическое раздражение слизистой желудка. В желудок (через фистулу) вставлялся тонкостенный резиновый баллончик, раздувание которого подкреплялось раздражением задней левой лапы электрическим током через индукционный санный аппарат. Расстояние между катушками равнялось 5,5—7,5 см при напряжении питающих аккумуляторов в 4 V. К лапе собаки прикреплялись манжетки с электродами и со специальным рычагом для передачи движений лапы на кимограф. Опыты производились в звуконепропускаемой камере. Все раздражители соответственно приводились в действие вне камеры. Баллончик наполнялся воздухом в течение 5 сек. Механическое раздражение интероцепторов в общей сложности длилось до 10 сек. и вслед за этим воздух из баллончика выпускался в течение 10—15 сек. Подкрепление производилось в течение 0,5—1 сек. и не вызывало общей болевой реакции, а ограничивалось локальным актом — отдергиванием лапы. Интероцептивный условный рефлекс впервые обозначился на 17-м сочетании, на 74-м укрепился, а стал постоянным и стойким лишь к 100—105-му сочетанию.

До августа условные экстеро- и интероцептивные рефлексы служили иным целям и применялись без определенной порядковой системы: из опыта в опыт менялись места метронома, света, касалки, баллончика (так мы будем для краткости обозначать механическое раздражение интероцепторов желудка). Собака вела себя в опыте деловито, спокойно, спонтанные подъемы лапы, за редким исключением, отсутствовали.

С 7 VIII на 2 месяца был сделан перерыв в работе с Каро. 6 X возобновились опыты, а 9 X была дана проба на интероцептивный

условный раздражитель. Прежде всего была обнаружена следующая важная закономерность, часто выявлявшаяся и в предыдущих наших работах: интероцептивная сигнализация, несмотря на 60-дневную паузу в работе, в первый же опытный день оказалась положительно действующей — собака сразу же подняла лапу в ответ на раздражение рецепторов желудка. Условный рефлекс при этой ситуации намеренно не был подкреплен. В следующие дни повторилась та же картина: рефлекс не был угашен. За этот же срок экстероцептивные условные рефлексы оказались в той или иной степени ослабленными.

Начиная с 9 X (опыт № 121), условные раздражители применялись в следующей системе: 1) метроном, 2) метроном, 3) лампочка, 4) лампочка, 5) касалка, 6) касалка, 7) баллончик, 8) баллончик, 9) метроном, 10) лампочка, 11) касалка. В первых трех опытах интервал между пуском раздражителей не был постоянен, а начиная с опыта № 124 вводится 5-минутный интервал. Все экстероцептивные сигналы оставлены на 20 сек.

На изолированное действие баллончика лапа отдергивалась со скрытым периодом до 3 сек. Как уже говорилось, собака при этом не проявляла общего беспокойства, продолжая стоять почти неподвижно на месте. Такой стереотипный порядок был повторен подряд в трех опытных сеансах. В двух последующих на месте баллончика впервые были испробованы метроном (опыт № 124) и лампочка (опыт № 125). В обоих случаях собака реагировала не двигательной-пищевой реакцией — обычным поворотом головы к кормушке, а резким поворотом головы в сторону левой лапы. Пищевой рефлекс на метроном снизился на 50%, а рефлекс на лампочку, напротив, увеличился на 60%. На следующий день на месте баллончика опять был дан метроном. Собака в ответ на звуковой пищевой сигнал повернула голову к лапе, при подаче кормушки «вернула» морду к еде и, съев всю порцию, тотчас же отдернула лапу. То же повторилось и с касалкой в опыте № 130: раздражение касалкой, повторенное на 7-м месте, завершилось после еды поднятием лапы, а метроном, примененный на своем обычном месте (№ 9), дал увеличение условного слюноотделения на 180%.

В следующие 5 опытных дней реакция на систему становится еще более навязчивой: между действием №№ 6 и 7 собака переступает ногами, с поднятыми ушами, держит морду у левой лапы и, независимо от того, какой раздражитель попадает на № 7, или сразу же отдергивает лапу, или делает это, как только заканчивает еду. Напомним, что интероцептивное раздражение в этих пробных опытах не употреблялось, а электрический ток был дан за 2½ месяца до этого перед перерывом в работе.

30 X (опыт № 136) система сигнализаций была подкреплена интероцептивным раздражением на своем 7-м месте: лапа соответственно отдернулась. И на этот раз условная связь не была покрыта электрическим током. Тем не менее, в последующие 5 опытных дней стереотип не только сохранился, но безотказно давал о себе знать. Собака в период действия первых пяти и шести номеров раздражителей точно и закономерно реагирует чистой пищевой реакцией. В интервалах стоит спокойно, и за это время спонтанные поднятия лапы ни разу не проявляются. Но как только отходит раздражитель № 6 (вторая касалка), спустя 1—2 мин. после еды повторяется как неизбежное событие роковая готовность к двигательному акту: лапа отдергивается — или в ответ на раздражитель, вставленный на 7-м месте, или мгновенно, после еды. Характерно, что если двигательный акт полностью выявляется на своем месте (перед № 7 или на № 7), то вызвавший его «чужой» раздражитель чаще всего создает торможение данного рефлекса, а последующие номера рефлексов (9, 10, 11) сохраняют

ся без изменения. Но в тех редких случаях, когда «оборонительная готовность» не завершается отдергиванием лапы, все последующие номера условных пищевых рефлексов сопровождаются индукционными сдвигами: или резким повышением или резким понижением слюноотделения.

До сих пор экстероцептивные раздражители, поставленные на месте баллончика, теряли свое назначение и служили только поводом для разрешения интероцептивной стимуляции. Не является ли в этой системе раздражение с желудка, связанное с оборонительной — двигательной реакцией настолько сильным и специфичным, что могло создать кортикальный доминантный очаг, действующий каждый раз независимо от сложившегося стереотипа с сцепленными между собой звеньями? Мы имели в других наших работах факты и этого порядка, но в данном случае оформителем доминантной установки оказывается целое, а не его компоненты, и в том числе интероцептивное звено. Стереотипная фиксация разнохарактерных сигналов обнаружилась в более усложненном испытании и в трудной для собаки ситуации.

В опыте № 143 раздражитель № 3 (лампочка) показывает слюноотделение в 23 деления шкалы. Теперь на месте № 4 (также лампочка) пускается баллончик — интероцептивный сигнал, так стойко и неугасаемо в течение длительного периода вызывавший поднятие лапы. Баллончик, помещенный не на своем месте, оказался недейственным: хотя глаза собаки обращены в сторону левой ноги, лапа так и не отдернулась, но зато слюноотделение резко увеличилось. Идущий вслед за лампочкой раздражитель № 5 (касалка) вызывает также повышенный эффект в 56 делений (увеличение на 125%). Следующий по порядку пищевой раздражитель № 6 (касалка) тормозит рефлекс: 10 делений. Но вот в момент стереотипного ожидания сигнала № 7 — ровно через 5 мин. — отдергивается лапа и без пуска специального раздражителя — баллончика. Спустя еще 5 мин. фактически действующий и на этот раз стимул — баллончик, попавший на место № 9 (метронома), уже не вызывает отдергивания лапы. Весьма демонстративная картина! Конвейер корковых реакций развивается по шаблону, соответственно последовательности однажды сцепленных между собой экстеро- и интероцептивных звеньев и вопреки вклинивавшемуся в цепь наличному раздражителю, переставшему теперь играть роль адекватного сигнала. Равный интервал времени между раздражителями, нарочито вставленный нами в систему, служит фоном, облегчающим образование и воспроизведение стереотипа.

Таким образом, представленные факты дают основание рассматривать, во-первых, интероцептивную сигнализацию как фактор, могущий участвовать в формировании системности, динамической стереотипности в работе коры головного мозга; во-вторых, высшую кортикальную координацию — акт высшей нервной деятельности — как результат также и разнообразных взаимоотношений между сигналами внешней и внутренней для организма сред.

Лаборатория высшей нервной деятельности  
Ленинградского государственного университета

Поступило  
10 I 1948

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> И. П. Павлов, Двадцатилетний опыт, изд. 6, 623, 1928. <sup>2</sup> П. С. Купалов, *Арх. биол. наук*, 31, 4 (1931). <sup>3</sup> П. С. Купалов, *Тр. физиол. лаб. акад. И. П. Павлова*, 5 (1933). <sup>4</sup> Э. Асратян, *ДАН*, 1, № 8 (1934). <sup>5</sup> Э. А. Асратян, *Тр. физиол. лаб. акад. И. П. Павлова*, 8 (1938). <sup>6</sup> Г. В. Скипин, там же, 8 (1938). <sup>7</sup> К. М. Быков, *Пробл. биол. и мед. Сборн.*, посв. Л. С. Штерн, М.—Л., 1935. <sup>8</sup> Э. Айрапетьянц и В. Балакшина, *Тр. Лен. об-ва естеств.*, 64, 3 (1935). <sup>9</sup> Э. Ш. Айрапетьянц, *Уч. зап. ЛГУ*, № 59 (1940). <sup>10</sup> Э. Ш. Айрапетьянц, *Вестн. Ленингр. ун-та*, № 4 (1946).