

Н. Е. ВАСИЛЕВСКАЯ

ИНТЕРОЦЕПТИВНЫЙ УСЛОВНЫЙ РЕФЛЕКС ВТОРОГО ПОРЯДКА

(Представлено академиком К. М. Быковым 7 V 1948)

Как показали труды школы акад. К. М. Быкова (¹), при раздражении рецепторов внутренних органов различные этажи центральной нервной системы получают многообразной формы сигналы, отражающие события внутренней среды организма.

Исследованиями Э. Ш. Айрапетьянца (^{2, 3}) с сотрудниками представлены доказательства существования специального типа условных рефлексов, сформированных по поводу интероцептивных импульсов и участвующих во всей динамике высшей нервной деятельности. Отметим только три следствия из работ, выполненных в лаборатории Э. Ш. Айрапетьянца, имеющие исходное значение для публикуемого нами материала.

1. Временные связи интероцептивного происхождения по сравнению с экстероцептивными обладают и отличительными и идентичными чертами, причем в период формирования интероцептивного условного рефлекса выступают преимущественно отличительные показатели, после же окончательной и прочной выработки — преимущественно одинаковые, тождественные.

2. Интеро- и экстероцептивные сигналы находятся между собой в разнообразных взаимоотношениях и взаимовлияниях, и процесс высшей нервной деятельности, вызванный внешними факторами, в той или иной степени связывается с вмешательствами интероцептивных импульсов.

3. Интероцептивный аппарат надо рассматривать как достаточно выявленный в функциональном отношении „орган чувств“, наделенный средствами и для превращения специфических раздражений в нервный процесс и для распознавания и дифференциации элементов среды (³).

В развитие этих исследований мы представляем настоящую статью, которая в ряду других работ лаборатории должна выявить способность коры головного мозга улавливать импульсы с внутренних органов через посредство внешней рецепции и, следовательно, раскрыть диапазон взаимоотношений условных сигналов.

Известно, что в лабораториях И. П. Павлова Г. П. Зеленым (⁴) и потом многократно другими авторами были выработаны у собак вторичные условные рефлексы на экстероцептивные раздражители: временные связи, образовавшиеся не в результате прямого контакта индифферентного с безусловным раздражителем, а при сочетании его с уже готовым прочным условным рефлексом. При этом, хотя эта новая связь вырабатывается „несколько не медленнее, если не скорее, чем обыкновенный условный рефлекс на почве безусловного“, однако „образованный таким путем рефлекс слабее условного рефлекса, на

почве которого он возник" (4). Следует напомнить, что ряд авторов ((5) и др.) указывает на чрезвычайную трудность образования условных рефлексов 3-го порядка и на невозможность их осуществления в следующих звеньях. Особый интерес представляют факты В. Л. Балакшиной (6), устанавливающие реальность формирования условных сигналов 2-го порядка на деятельность почки — на мочеподделительную ее функцию при сохраненной иннервации и осуществляющую эту функцию только через гуморальные пути.

Для решения нашей задачи мы произвели попытку на примере вторичного условного рефлекса выяснить возможность образования цепной связи между двумя типами сигнализаций.

Опыты были поставлены в два периода: в 1940—1941 гг. на собаке Ласка, помеси дворняжки с овчаркой, суетливой, взрывчатой, крайне возбудимой; в 1945—1946 гг. на собаке Джек, также помеси дворняжки с овчаркой, но спокойной, уравновешенной, хорошо работающей в станке. У каждой из них при электрокожном раздражении в заднюю лапу был выработан условный рефлекс на метроном 120 ударов в минуту. Эти исходные для наших целей рефлексы после многих сочетаний стали прочными. Следует отметить некоторые детали: у Ласки сигнал на отдергивание лапы обозначился на 8-м сочетании, у Джека на 2—3-м сочетании и сразу же укрепился. В дальнейшем электрокожное подкрепление для Джека применялось лишь в редких случаях. После прочного укрепления оборонительного условного рефлекса на звучание метронома мы приступили к выработке на этой базе нового условного рефлекса 2-го порядка при раздражении слизистой кишечника. Для этой цели у каждой собаки отрезок тощей кишки размером 10—12 см с сохраненной иннервацией и кровообращением был выведен наружу. У Джека — кишечная петля по способу Тири (один конец наглухо зашит, другой приживлен в кожную рану), у Ласки — по Тири-Велла (оба конца с обнаженной слизистой в виде свищей прижаты к коже живота). Раздражителем 2-го порядка служило орошение жидкостью (водой) слизистой оболочки кишечной петли. Способ орошения предусматривал, во-первых, беспрепятственный выход жидкости из отрезка кишки наружу, во-вторых, полное исключение экстероцептивных факторов, могущих сопутствовать процедуре орошения.

Методика выработки условного рефлекса 2-го порядка, как мы ее применяли, ничем принципиально не отличалась от общепринятого способа. Первоначально орошалась кишечная петля в течение 15—30 сек., затем через 10—12 сек. эта реакция «подкреплялась» звучанием метронома, изолированное действие которого вызывало подъем лапы. Ласке один или два раза в опытный день вслед за метрономом давали электрическое раздражение в лапу. При работе с Джеком действие метронома очень редко подкреплялось безусловным раздражителем, так как условный и без этого никогда не проявлял тенденцию к угасанию, ослаблению.

В результате определенного числа сочетаний в описанной постановке опытов раздражение рецепторов кишки было превращено в сигнал подъема лапы, иначе говоря, в условный рефлекс 2-го порядка.

Как видно на рис. 1, в опыте с Лаской спустя 8 сек. после начала вливания жидкости собака дважды довольно резко отдернула лапу и вновь ее подняла к концу орошения. Вслед за интероцептивным сигналом через 10 сек. идет звуковой сигнал, заменяющий безусловное раздражение: реакция более сильная, стойкая и непрерывная.

Весьма показательно, что процесс выработки и характер проявления этого вторичного условного рефлекса отражают, с одной стороны, типические черты интероцептивных временных связей, а с другой —

свойства экстероцептивных условных рефлексов 2-го порядка. Например, на выработку вторичного условного рефлекса потребовалось еще большее число сочетаний, нежели это бывает нужным для выработки обычного интероцептивного условного рефлекса. В то же время вторичный условный рефлекс строго соответствовал «истории» образования того условного рефлекса, на базе которого он возник.

У Ласки первый признак образовавшейся вторичной связи появился только на 46-м сочетании — и это очень характерно: стимуляции с внутренних рецепторов даже при непосредственном безусловном подкреплении требуют большого числа сочетаний, чтобы условный рефлекс стал прочным. Далее оказы-

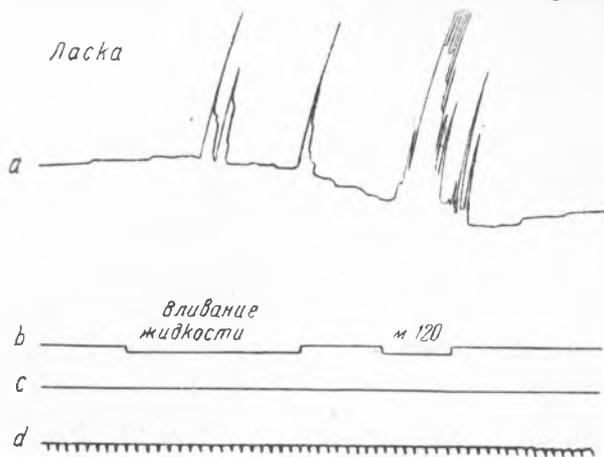


Рис. 1

вается, что рефлекс то появляется, то угасает, что также отражает свойства интероцептивных сигнализаций до того, как они окончательно укрепятся в коре головного мозга.

У другой собаки, Джека, вторичный условный рефлекс проявился уже на 21-м сочетании. И здесь следует вспомнить, что выработка условного оборонительного сигнала на звук метронома у Джека шла

в 2—4 раза быстрее, чем у Ласки; более того, однажды образовавшийся условный рефлекс у Джека больше не нуждался в подкреплении. Можно, таким образом, видеть здесь некую зависимость между двумя звеньями условных связей.

На рис. 2 изолированно действующий условный сигнал 2-го порядка через 2 сек. вызвал непрерывное отдергивание лапы. Прекращение интероцептивного

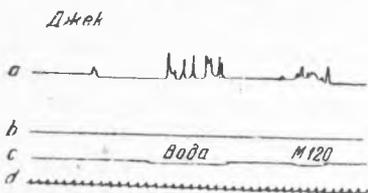


Рис. 2

раздражения сняло беспокойство животного. Движения лапы вновь появились на звуки метронома.

Интероцептивный условный рефлекс 2-го порядка легко тормозился под влиянием разнообразных причин. У Ласки рефлекс угас в одном случае при 3-дневном перерыве в работе, в другом — во время течки, и в обоих случаях легко восстанавливался по минованию причин, их вызвавших. У Джека в результате 10-дневного перерыва опытов рефлекс «исчез», но в первом же опыте, после двукратного «подкрепления» условным оборонительным сигналом, орошение слизистой кишки вновь вызвало двигательный акт. Следует подчеркнуть, что в действии вторичного условного рефлекса проявилась весьма характерная особенность интероцептивных временных связей: нередко сигналы 2-го порядка вместо локальной, специальной реакции вызывали широкую иррадиацию возбуждения — собака реагировала общим беспокойством, лаем, учащением дыхания, но не подъемом лапы.

На рис. 3 отчетливо выступают изменения дыхательных движений. Нет сомнения, что беспокойство животного — «ожидание» болевого удара — явилось следствием раздражения рецепторов кишки, при-

нявших такое назначение только потому, что импульсы эти идут через кору головного мозга, где они теперь сцеплены с экстероцептивным условным сигналом. Но при всем этом интероцептивный стимул, вызвав резкую общую оборонительную реакцию, готовность к локальной реакции одной из задних конечностей (лапа передвину-

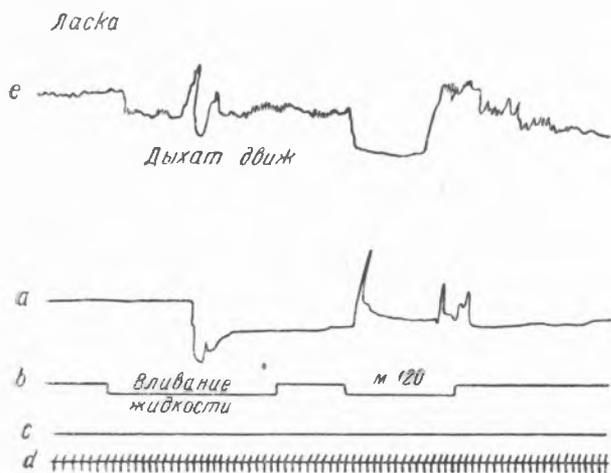


Рис. 3

лась в горизонтальном направлении), так и не закончился рефлексом отдергивания лапы. Звуки же метронома в первую секунду дали подъем конечности.

Выводы. Показана возможность формирования условных рефлексов 2-го порядка при интероцептивной стимуляции на базе ранее выработанного условного оборонительного рефлекса на звук. Процесс выработки и характер проявления указанного вторичного условного

рефлекса отражают типические черты временных связей: с одной стороны, интероцептивных — 1-го порядка, а с другой, экстероцептивных — 2-го порядка. Интероцептивный условный рефлекс 2-го порядка служит новым доказательством, что сигнализация из органов, заложенных внутри организма, осуществляется и через кору головного мозга. Описанная нами цепная связь между внешней и внутренней сигнализациями, а также ряд других исследований по взаимодействию двух рецепций в актах высшей нервной деятельности (в частности, возможность образования кортикального стереотипа на экстеро- и интероцептивные сигналы (7)) подтверждают то положение, что «каждая вновь образующаяся условная связь с внешней средой является, таким образом, всегда комплексной — явно или замаскированно включающей и влияния из внутренней среды» (2).

Лаборатория высшей нервной деятельности
Ленинградского государственного университета

Поступило
25 III 1948

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ К. М. Быков, Кора мозга и внутр. органы, М.—Л., 1944.
- ² Э. Ш. Айрапетьянц, Уч. зап. Ленингр. гос. ун-та, № 59, в. 13 (1940).
- ³ Э. Ш. Айрапетьянц, Вестн. Ленингр. ун-та, № 4—5 (1946).
- ⁴ Г. П. Зеленый, Арх. биол. наук, 14 (1909).
- ⁵ Д. С. Фурсиков, Русск. физиол. журн., 4 (1921).
- ⁶ В. Л. Балакшина, Тр. Физиол. ин-та Ленингр. гос. ун-та, № 17 (1936).
- ⁷ Э. Ш. Айрапетьянц и И. Фельбербаум, ДАН, 60, № 1 (1948).