

Л. С. ГАМБАРЯН

К ВОПРОСУ ОБ УСЛОВНЫХ ДВИГАТЕЛЬНО- ОБОРОНИТЕЛЬНЫХ РЕФЛЕКСАХ¹

Метод условных рефлексов, разработанный И. П. Павловым, позволил ему вскрыть закономерности деятельности коры больших полушарий и построить материалистическое учение о мозге.

Закономерности формирования и закрепления условных рефлексов, установленные И. П. Павловым, послужили основой для расширения диапазона методических вариаций опытов в деле дальнейшего изучения корковых процессов. Наряду с секреторной слюнной реакцией, учениками и последователями И. П. Павлова были использованы другие безусловные рефлексы, как то: двигательные-оборонительные, дыхательные-сердечно-сосудистые и функции почти всех внутренних органов (секреция желудка, панкреатической железы, почек, печени, моторика кишечника, работа сердца и т. д.).

Благодаря такому расширению павловских методических приемов не только увеличилась возможность всестороннего изучения деятельности мозга животных, но само учение И. П. Павлова получило дальнейшее прогрессивное развитие. Так, открылись новые перспективы в расшифровке сложных механизмов: кортико-висцеральной физиологии (К. М. Быков, 1947, 1949, 1950; Э. Ш. Айрапетьянц, 1949; Г. Х. Бунятян, 1950, 1952 и др.), приспособительной функции коры головного мозга при тех или иных повреждениях организма (Э. А. Асратян, 1937, 1948), функций нервной системы животных, стоящих на различных уровнях эволюционного развития (Д. А. Бирюков, 1948 и др.), высшей нервной деятельности человека (А. Г. Иванов-Смоленский, 1933, 1934, Н. И. Красногорский, 1939 и др.).

В нашу задачу не входит разбор или оценка всех методических вариаций экспериментирования, с помощью которых подтверждены основные закономерности, полученные И. П. Павловым. Мы ограничиваем свою задачу разбором тех методических приемов, которыми мы пользовались в нашей работе при выработке двигательных условных рефлексов.

Выработка условных оборонительных рефлексов производилась нами по обычной методике (Протопопов, 1909), широко используемой в современной лабораторной практике, т. е. условный раздражитель всегда в конце его действия подкреплялся электрическим током, наносимым в одну из конечностей животного.

¹ Работа выполнена в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР (директор академик К. М. Быков) в лаборатории интероцептивных условных рефлексов (зав. Э. Ш. Айрапетьянц).

Для выработки условных рефлексов собаки подготавливались следующим образом. В нижней трети задней левой конечности выбривалась шерсть на участке в 3—4 см. К выбритому участку прикреплялась резиновая манжетка с двумя пуговичными латунными электродами диаметром в 10 мм с расстоянием между ними в 14—15 мм. Электроды и кожная поверхность при постановке опыта всегда смачивались водой для лучшего контакта. Так получался от санного индукционного аппарата, питаемого 4—6-вольтовым аккумулятором. Ниже электродов привязывалась манжетка от рычажно-пневматического прибора для записи движения лапы. Этот прибор давал возможность животному двигать конечность по вертикальной и горизонтальной плоскости. При подъеме лапы посредством системы рычагов сдвигался плоский резиновый баллон, изменение объема которого записывалось через мареевскую капсулу на ленте кимографа (схема 1).

При выработке условных рефлексов применяемая для подкрепления сила тока равнялась удвоенному порогу. В целях максимальной точности работы перед каждым опытом определялся порог действия тока, удваивался, и затем только начинался опыт¹. Изолированное действие условного раздражителя продолжалось 15 секунд, в конце которого присоединялось действие тока, продолжавшееся 2—3 секунды (в начале работы до 5 секунд). Интервал между раздражителями равнялся трем минутам.

Работа велась на собаках «Гайл» и «Малышка».

«Гайл» — самец, метис (от овчарки и дворняжки) в возрасте 2—3 лет. Средний вес — 17 кг. «Малышка» — самец. Дворняжка в возрасте 2—3 лет. Средний вес — 18 кг.

Как у «Гайла», так и у «Малышки» условный рефлекс на первый раздражитель — звонок — образовался быстро, на 9-м—10-м сочетании. Рефлекс выражался в локальном сгибании (подъеме) лапы, сопровождаемом лаем.

Вскоре у собак были выработаны рефлексы также при раздражении кожного и зрительного рецепторов и составлены одинаковые стереотипы. Стереотипы у животных состояли из следующего ряда раздражителей: 1) звонок, 2) свет, 3) касалка (прикреплялась к бедру задней левой лапы), 4) метроном, 120 ударов в минуту, 5) треск, 6) метроном, 60 ударов в минуту — дифференцировка, 7) звонок.

В процессе «задабливания» стереотипа было обнаружено очень резкое отличие в поведении животных.

У «Малышки» быстро закрепились условные положительные рефлексы, и вскоре выработалась нулевая дифференцировка на М-60. С упрочением дифференцировки резко уменьшились положительные рефлексы, а в скором времени некоторые из них начали исчезать (рис. 1). Несмотря на постоянное бодрое состояние собаки, она на отдельные положительные

¹ Сила подкрепляющего тока в дальнейшем была несколько уменьшена, но оставалась достаточной, чтобы вызывать четкую локальную оборонительную реакцию.

условные сигналы реагировала только лаем. Лапу не поднимала даже на сильные раздражители—звонок, треск. В перерывах между раздражителями собака обычно стояла спокойно.

У «Гайла» в течение долгого времени нам не удавалось выработать дифференцировку. Собака на все сигналы реагировала с одинаковой силой. С каждым опытом собака становилась все более и более возбужденной. Вскоре у нее появился рефлекс на время. На второй минуте паузы собака начинала дергать лапу с электродами, а на условный сигнал да-

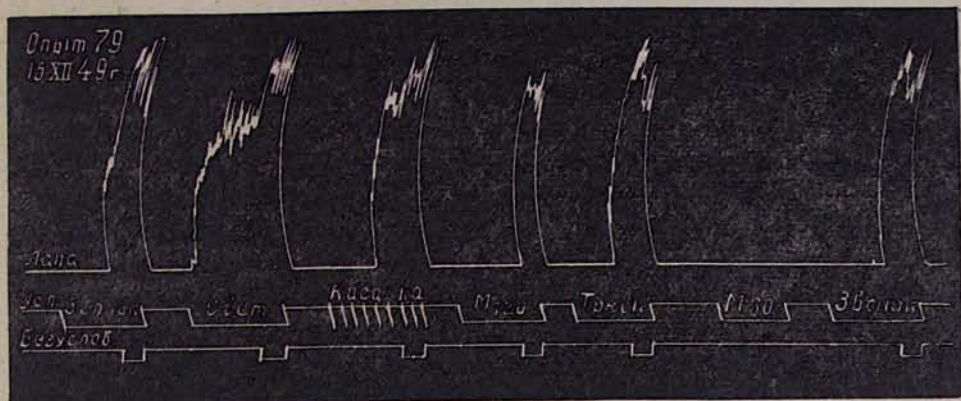


Рис. 1. «Малышка». Стереотип условных оборонительных рефлексов. Обозначения сверху вниз: запись движения лапы; отметка условного раздражения; отметка безусловного раздражения.

В процессе упрочения дифференцировки (М-60) условные положительные рефлексы резко затормозились, вплоть до полного исчезновения некоторых из них (звонок, М-120).

вала общую бурную реакцию—подпрыгивала, визжала, лаяла, перегрызала провода, резиновые трубки от лямок и т. д. Удар тока вызывал локальное сгибание конечности и ликвидировал всю бурную реакцию животного. После безусловного раздражения собака успокаивалась и в течение 1-й минуты паузы стояла спокойно. Описанное влияние безусловной болевой реакции на условный рефлекс впервые наблюдал в лаборатории И. П. Павлова Э. А. Асратян (1935), он же дал физиологическое объяснение этому явлению. Внутренний механизм этого явления по представлениям Асратяна сводится к тому, что общая бурная реакция, вызванная условным раздражителем путем возбуждения всех звеньев дуг условно-рефлекторной целостной оборонительной реакции, индукционно тормозится со стороны возбужденной спинальной дуги безусловного рефлекса.

Столь резкое, прямо противоположное поведение животных, поставленных в одинаковые экспериментальные условия, можно было объяснить различным типом нервной системы, различной степенью выраженности возбуждательного и тормозного процессов и т. д. Учитывая типовые особенности животных, мы, следуя павловскому принципу, к выяснению причин, вызвавших такое поведение их, подошли с общепсихологической

точки зрения, т. е. анализируя реакцию животного на тот или иной раздражитель в конкретных текущих условиях контактирования со средой.

Как известно, И. П. Павлов рассматривал условный рефлекс как реакцию на сигнал, опережающий и предупреждающий действие безусловного раздражителя, дающий возможность организму защититься от разрушающих агентов до того, как они подействуют, в одном случае, и подготавливающих организм к захвату полезных для него агентов, в другом. Условный рефлекс во всех случаях выступает как биологически полезная и необходимая реакция в деле тонкого и точного приспособления организма, как целого к условиям внешней среды.

Перед нами встал вопрос, сохраняет ли условно-рефлекторный подъем лапы в наших опытах свое биологическое значение защитной реакции? При обдумывании вопроса мы пришли к отрицательному ответу. В самом деле, животное в ответ на условное раздражение своевременно поднимало лапу, проявляло защитную реакцию, но по условиям опыта, искусственно созданным экспериментатором, даже в поднятую лапу поступало болевое раздражение—удар тока. Следовательно, условная реакция не ограждала, не избавляла организм от действия разрушающего агента. Собака, привязанная к станку, заключенная в лямки, не могла приспособиться к этим конкретным неблагоприятным (в этот отрезок времени) условиям существования. Известно, что при работе с кислотными оборонительными рефлексам животное защищается выделением обильной жидкой слюны, которая смывает кислоту со слизистой ротовой полости, охраняя ткани от повреждения. В опытах же с электрооборонительными рефлексам, по описанной методике, не сохраняются эти адекватные отношения, т. е. не оправдывается биологическое назначение условного рефлекса, как фактора наисовершеннейшего приспособления к вечным колебаниям среды.

Описанные обстоятельства должны были привести и привели к тому, что собаки в наших опытах на условные раздражители стали реагировать другими формами реакций, ставшими невротическими.

Как мы уже отметили выше, у «Гайла» выработался рефлекс на время и животное со 2-й минуты начинало дергать лапу и лаять, причем эта реакция то усиливалась, то ослабевала.

Подобное обстоятельство мешало во-время (через каждые 3 минуты) давать условные раздражения, и мы вынуждены были ждать до тех пор, пока собака успокоится. Это привело к тому, что собака после безусловного раздражителя, через минуту, а иногда 30—40 секунд, начинала непрерывно дергать лапой. Непрерывное подергивание иногда длилось 6—7 минут. В периоды утомления собака урежала ритм движений. Такое поведение животного побудило нас к тому, что мы стали давать условный раздражитель ровно через 3 минуты, невзирая на движения животного. Это, в свою очередь, создало условия еще большего возрастания возбуждения животного.

От чрезмерного возбуждения собака кусала себе губы, лапу с электродами (иногда до крови).

Хаотические, необычайно бурные реакции снимались только ударами тока. Если по какой-либо причине условное раздражение не подкреплялось током, то животное продолжало сильно рваться со станка, визжать и т. д. Однажды была сделана попытка успокоить собаку присутствием постороннего человека в камере. Во время опыта в камере сидел один из сотрудников лаборатории, пытаюсь успокоить собаку в перерывах между условными раздражениями, но это не спасло положения. Животное возбуждалось так же, как и прежде.

У «Малышки» после упрочения стереотипа подъем лапы вскоре оказался биологически неоправданным, как защитная реакция для организма, и даже превратился как бы в сигнал дачи безусловного раздражителя. Вот почему условные рефлексы начали исчезать, приобретая патологический характер. При действии условного положительного раздражителя собака лаяла, смотрела на лапу с электродами и нередко явно «боролась» с подъемом лапы прижиманием ее к станку.

Все это заставило нас искать такие методические условия постановки опыта, при которых животные могли бы условно-рефлекторным подъемом лапы устранить действие тока, т. е. тем или иным путем защититься от болевого раздражения.

Задача была решена следующим образом. В пневматическую систему для записи движения лапы был включен пневматический размыкатель тока (схема 1, № 7). Подъем лапы сейчас же выключал ток, а предварительный подъем лапы вообще не допускал поступления тока в цепь.

К такой форме постановки опытов пришел В. П. Петропавловский, впервые дав описание этой методики (Петропавловский, 1934). Поэтому в дальнейшем, говоря о таком способе работы, мы будем пользоваться выражением «методика Петропавловского».

С помощью методики Петропавловского нам удалось быстро восстановить условные рефлексы у «Малышки», причем, в этот период в стереотип раздражителей была включена дифференцировочная касалка. Опыт начинался с 5-секундного изолированного действия условного сигнала, а затем включался ток. Если собака поднимала лапу до включения тока, то она в течение всего периода действия условного раздражителя (25 секунд) не получала подкрепления (тока).

С упрочением рефлексов собака поднимала лапу с первой же секунды действия условного раздражителя и держала согнутой вплоть до его окончания. В течение месяца, иногда двух месяцев, собака избавляла себя от получения тока, а рефлексы четко сохранялись (рис. 2). При работе по методике Петропавловского дифференцировка на М-60 стала очень лабильной. Периоды нулевой дифференцировки на М-60 сменялись периодами растормаживания, между тем как дифференцировка на касалку, ставшая прочной с девятого сочетания, всегда оставалась нулевой.

Иначе обстояло дело с собакой «Гайл». Прежде чем перейти к работе по методике Петропавловского, необходимо было затормозить бурную реакцию животного на обстановку камеры. Интересным является то, что собака после подготовки к опыту стояла в станке спокойно до тех пор,

пока мы находились в камере. Но достаточно было нам выйти из камеры и закрыть дверь, как она давала бурную реакцию. Если дверь оставалась открытой, животное стояло спокойно. При закрытых дверях собака оставалась спокойной только в том случае, если снимались с лапы манжетки от электродов и регистрационного прибора.

Перед нами стояла задача, сохранив все прежние условия, затормозить обстановочную реакцию.

Как осуществить эту задачу?

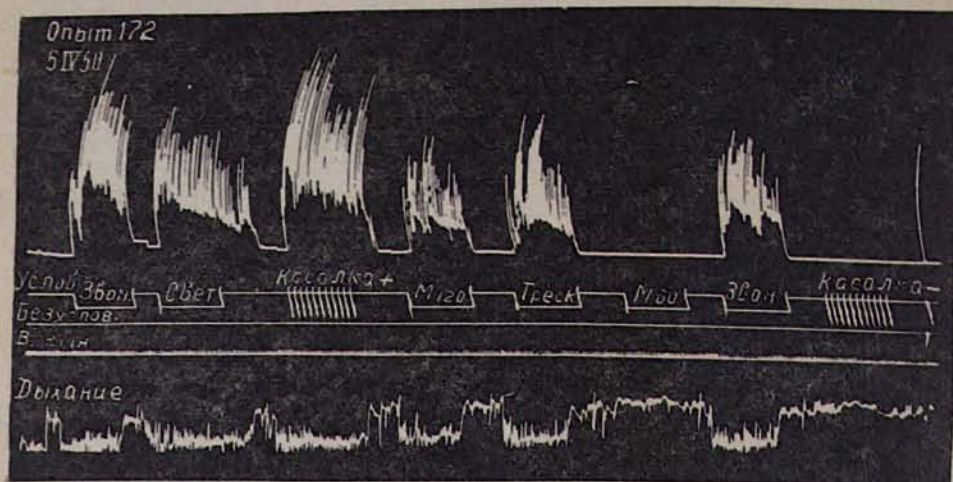


Рис. 2. „Малышка“. Условные рефлексы, восстановленные по методике Петропавловского. В стереотип включена дифференцировочная касалка.

Обозначения сверху вниз: запись движения лапы; отметка условного раздражения; отметка безусловного раздражения; отметка времени; запись дыхательных движений.

И. П. Павлов подчеркивал, что животное «...так должно реагировать на внешний мир, чтобы всей ответной деятельностью его было обеспечено его существование» (том IV, изд. I, 1947, стр. 23). Следовательно, если какая-либо реакция организма окажется опасной для жизни животного, оно станет избегать ее, т. е. выработает благоприятную для своего существования форму деятельности.

Руководствуясь этим положением, мы решили создать такие условия опыта, при которых подергивание лапы животного в иной, новой ситуации стало бы сигналом опасности. С этой целью в пневматическую систему мы включили пневматический замыкатель, т. е. этим самым создали условия, при которых собака подъемом лапы без и помимо условного сигнала—предвестника боли—автоматически включала бы ток (схема 1, № 8). Во избежание излишнего травмирования собаки, ток, автоматически включаемый подъемом лапы (так сказать, самим животным), выключался экспериментатором через 3—5 секунд (схема 1, № 10).

Наш методический прием быстро увенчался успехом. «Гайл» в первый же опытный день сам стал «бороться» с активными подъемами лапы на обстановку. Подъемы лапы стали редкими. Интервалы между ними увеличились до 4—5 минут.

На следующий опытный день, после однодневного отдыха, «Гайл» вновь был поставлен в станок. Как только собака была подготовлена к опыту и были закрыты двери камеры, она дернула лапой и включила ток. С выключением тока собака опустила лапу и больше не поднимала ее.

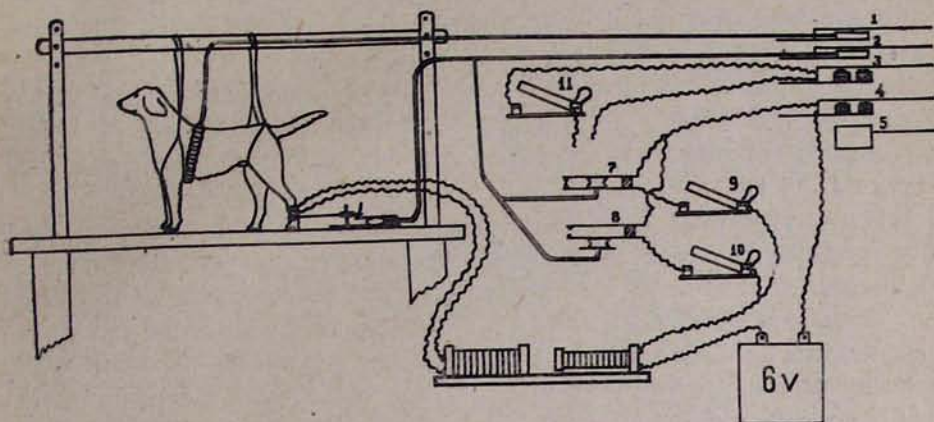


Схема 1.

1. Мареевская капсула для регистрации дыхания. 2. Мареевская капсула для регистрации движения лапы. 3. Отметчик условного раздражителя. 4. Отметчик безусловного раздражителя. 5. Отметчик времени. 6. Аккумулятор. 7. Пневматический размыкатель. 8. Пневматический замыкатель. 9. Ключ для включения пневматического размыкателя. 10. Ключ для включения пневматического замыкателя. 11. Ключ для включения условных раздражителей.

Только через каждые 2—3 минуты можно было заметить, как у животного учащалось дыхание, и оно наваливалось на конечность с электродами, как бы противодействуя ее подъему. Через 15 минут мы включили новый раздражитель—«бульканье». Собака пугливо посмотрела в сторону звука и вновь навалилась на конечность с электродами.

«Бульканье» с перерывами в 5 минут было повторено еще два раза по 15 секунд с тем же результатом.

В дальнейшем в регистрационную систему были включены как пневматический размыкатель, так и замыкатель (схема 1), и после этого была начата выработка условных рефлексов.

Опыты ставились таким образом, что животное в одном случае на условный раздражитель подъемом лапы устраняло действие электрического тока, размыкая цепь, в другом случае, на другой условный раздражитель подъемом лапы, наоборот, замыкало разомкнутую цепь. При замыкании цепи собака получала ток не непрерывно, а с паузами в несколько секунд. Паузы делались для того, чтобы животное имело возможность опустить лапу. Условный же раздражитель, сигнализирующий

задержку подъема лапы, продолжал действовать в течение всего выбранного периода (сначала 40 секунд, затем 25). В последнем случае у животного мы выработали условный рефлекс на задержку подъема лапы или, иначе говоря, на разгибание.

Описанным способом нам удалось у «Гайла» выработать условные противоположно-направленные рефлексы (сгибание и разгибание) в следующей системе: 1) звонок+, 2) свет +, 3) бульканье—, 4) звонок +, 5) касалка+ (на правом бедре задней лапы), 6) касалка— (на левом боку у последних ребер), 7) касалка+. На все раздражители со знаком плюс животное поднимало лапу, на сигналы со знаком минус, наоборот, разгибало ее.

Для уяснения внутренних корковых процессов, наряду с регистрацией движения лапы, мы регистрировали также дыхательные движения с помощью гофрированной трубки, соединенной с мареевской капсулой (схема 1, № 1).

После упрочения заданного стереотипа, мы провели ряд испытаний (перестановку раздражителей, изменение порядка раздражителей и т. д.). Животное на все изменения отвечало адекватными реакциями.

Благодаря методике, которой мы пользовались в опытах с «Гайлом», нам удалось на базе одного безусловного раздражения выработать две различные по характеру условные реакции (сгибательную и разгибательную), т. е. мы получили новый факт, согласующийся с положением, что условный рефлекс не всегда и не во всех случаях копирует безусловный рефлекс, на базе которого он выработан. Такие данные в лабораториях И. П. Павлова были получены Конорским и Миллером (1936), Петрозой (1941), Скипиным (1941), Штодиным (1947).

Как правильно указывает проф. Ф. П. Майоров, понятие условного рефлекса, как рефлекса, повторяющего безусловный, «...справедливо в отношении слюнных (секреторных) рефлексов, где, действительно, условный рефлекс в меньшем масштабе воспроизводит рефлекс безусловный. Но оно не справедливо в случае, скажем, условных пищевых двигательных рефлексов, где условный рефлекс не повторяет безусловного, на основе которого он образован» (1948, стр. 239).

При таком широком понимании условного рефлекса и только при таком понимании можно представить как в процессе филогенетического разветвления организмы могли вырабатывать и закреплять наследственностью новые формы реакций, новые формы сложных координированных актов. Если у животного вырабатывались бы только условные рефлексы, повторяющие безусловные, то поведение животных в природе было бы весьма ограниченным, узким, ибо на сотни, тысячи и более раздражителей организм отвечал бы всегда, ограниченным числом реакций заложенных в дугах безусловных рефлексов. Между тем мы видим, что в процессе непрерывного приспособления к условиям окружающей среды организмы все время обогащают, усложняют и разнообразят формы своих реакций, а не только повторяют закрепленные наследственностью рефлексы.

Следует отметить, что А. Г. Иванов-Смоленский, впервые описавший условные рефлексы, не повторяющие безусловные, назвал их «условно-условными», так как «...не только раздражители, вызывающие данные рефлексы, условны, т. е. приобретены, но и самые рефлекторные движения—заучены, выработаны, сформированы в течение онтогенеза» (1928, стр. 239).

Однако, когда мы говорим об образовании условных рефлексов, на повторяющих в своей моторной части безусловные, то это вовсе не означает, что формирование «условно условных» рефлексов идет без использования безусловных рефлексов. Образование «условно-условных» рефлексов мы, вслед за Ивановым-Смоленским, представляем как «...продукт корковой дифференциации или интеграции тех или других безусловных реакций» (Иванов-Смоленский, 1928, стр. 241).

Расщепляя «формулу» одних безусловных рефлексов, приводя их в соответствие с другими безусловными рефлексами или их элементами, кора головного мозга в конечном итоге синтезирует новую, ранее не имевшуюся «формулу» рефлекса—«условно-условный» рефлекс.

До сих пор мы говорили о значении полученного факта, но не касались его ближайшего физиологического механизма. Теперь мы попытаемся дать объяснение механизму выработки условных рефлексов по описанной методике.

Можно полагать, что условный рефлекс на сгибание по сути дела является копией, повторением безусловной реакции—флексирования. Но здесь выступает другая особенность. При подъеме лапы собака выключает ток и месяцами не получает безусловного раздражения. Условный рефлекс угасает с большим трудом, а при первом же ударе тока рефлекс вновь восстанавливается и держится без изменения в течение месяцев. Несомненно в долгом сохранении условного рефлекса играют роль проприоцептивные раздражения (идущие от мышц флексированной конечности), они как бы подкрепляют условный рефлекс, но здесь же возникает вопрос, почему их значение исчезает при отсутствии болевого раздражения и восстанавливается при даче последнего? Какова роль болевого раздражения? Вопрос этот должен быть решен постановкой соответствующих экспериментов.

Более сложным является механизм условной противоположно-направленной реакции.

Подъем лапы при действии условного сигнала в период формирования условного рефлекса сопровождается ударом тока. Ток средней силы вызывает в мозгу очаг концентрированного возбуждения, проявляющегося в локальной оборонительной реакции. И так как безусловной реакцией является сгибание конечности, то надо полагать, что очаг концентрированного возбуждения проецируется в сензо-моторных клетках сгибателей. Мы говорим «сензо-моторных», так как корковые чувствительные клетки «...афферентного пути условно, но на всю жизнь, связаны с определенными элементами эфферентного пути» (Павлов, 1949, «Среды», т. I, стр. 346), т. е. с пирамидными двигательными клетками.

Концентрированный очаг возбуждения создает вокруг себя поле отрицательной индукции, которое, с одной стороны, усиливает реципрокное торможение в центрах экстензоров, с другой — блокирует приток импульсов от возбужденного очага условного раздражителя. Как только выключается ток, собака рывком разгибает конечность. В нервных клетках экстензоров по законам последовательной индукции образуется очаг концентрированного возбуждения, а в клетках флексоров — торможения. Наряду с этим в мозгу продолжает существовать очаг возбуждения от условного раздражения, который продолжает действовать после выключения тока. С уменьшением возбудительного процесса в нервных клетках экстензоров создаются такие условия, когда между этими клетками и возбужденными клетками центра условного раздражителя образуется временная корковая связь.

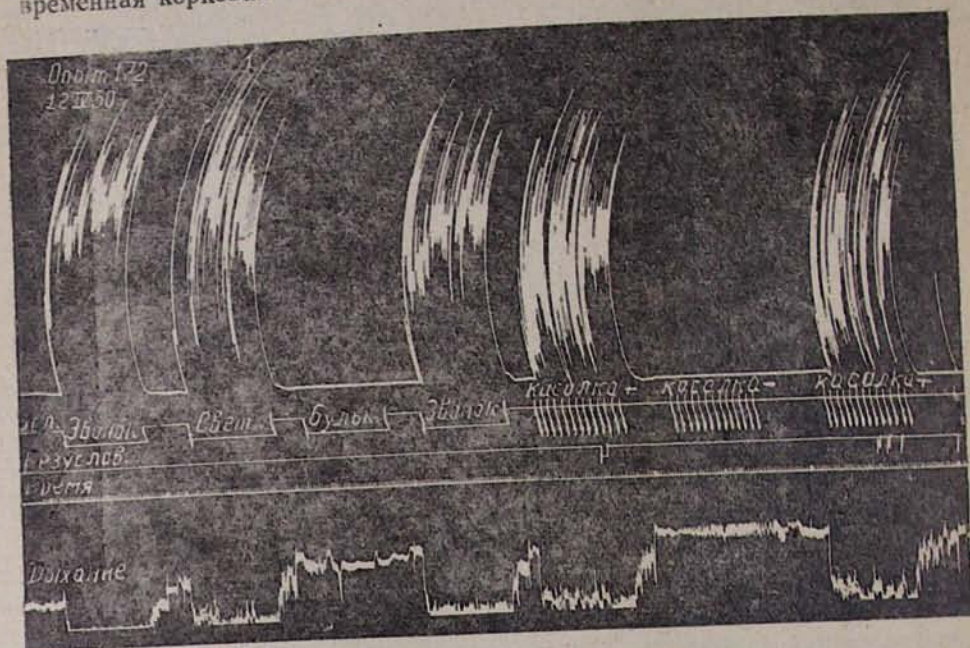


Рис. 3. «Гайл». На кривой записи дыхания (нижняя кривая) видно, что «бульканье» вызывает резкое учащение дыхания, а «касалка» — урежение.

При анализе кривых дыхания мы установили, что условные раздражители, приводящие к разгибанию, всегда вызывают специфическую дыхательную реакцию. Так «бульканье» всегда вызывало у собаки резкое учащение дыхания, в то время как «касалка» — вызывала сильное торможение дыхания. Причем на протяжении многих месяцев дыхательные кривые не изменялись (рис. 3).

Полагая, что характер кривой дыхания от «касалки» обусловлен местом прикрепления последней (на ребрах), мы перемещали ее с боковой поверхности на переднюю лапу. При этом кривая дыхания оставалась без изменения. Отсюда мы сделали вывод, что различия в дыхательных

кривых от «бульканья» и «касалки—» обуславливаются раздражениями, адресованными к анализаторам различной биологической значимости. С другой стороны, стереотипное повторение дыхательных кривых на протяжении многих месяцев (рис. 4) говорит за то, что условные раздражители («бульканье» и «касалка—») при своем действии всегда вызывают определенную для каждого из них динамическую мозаику нервных процессов в коре головного мозга. В динамической корковой мозаике от обеих раздра-

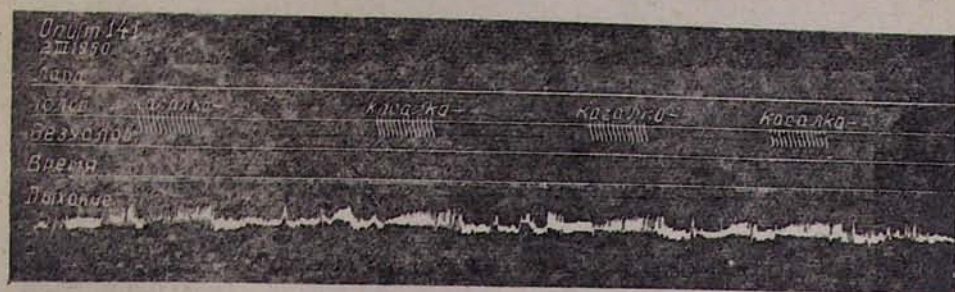


Рис. 4. «Гайл». В течение всего опыта собака раздражается только «касалкой—». При каждом раздражении «касалкой—» наблюдается урежение дыхания (нижняя кривая).

жителей общим является то, что они оба вызывают возбуждение нервных клеток экстензоров.

Таково наше объяснение, которое, разумеется, служит для нас рабочей гипотезой.

В ы в о д ы

1. Методика выработки условно-двигательных электрооборонительных рефлексов с постоянным подкреплением не может быть признана удовлетворяющей тем задачам, которым она служит. Недостатком этой методики является то, что выработанная посредством нее условная реакция не ограждает животное от реального повреждающего действия тока. Постоянное подкрепление током приводит к патологическому нарушению взаимоотношений корковых процессов в сторону резкого и стойкого превалирования или возбудительного процесса, или тормозного процесса.

2. Изменение условий постановки опыта, позволяющие животному избавляться от действия разрушающего агента, выводит его из невротического состояния и восстанавливает четкую условно-рефлекторную деятельность. Методика Петропавловского является одной из лучших (адекватных) для изучения условных двигательных-оборонительных рефлексов.

3. Модифицированный способ выработки условных рефлексов, предложенный нами, дает возможность обнаружить некоторые особенности в деятельности двигательного анализатора. Примененная нами методика позволяет осуществить выработку двух противоположно направленных

реакций при одном и том же подкреплении (ток), т. е. условный рефлекс на сгибание конечности и условный рефлекс на разгибание конечности.

4. Параллельное изучение дыхательно-двигательных и двигательных оборонительных рефлексов позволяет глубже проникнуть в процессы, имеющие место в коре головного мозга.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Э. Ш. Айрапетьянц—Труды Военно-морской медиц. Академии, т. XVII, 1949.
2. Э. Ш. Айрапетьянц—Журнал Высшей нервной деятельности, т. II, в. 4, 1952.
3. Э. А. Асратян—Доклады Акад. наук СССР, т. I, № 5, 1935.
4. Э. А. Асратян—Успехи современной биологии, т. VI, 1937.
5. Э. А. Асратян—О приспособительных явлениях в поврежденном организме, Москва, 1948.
6. Д. А. Бирюков—Условные рефлексы. Труды Воронежского медиц. ин-та, т. XIV, 1948.
7. Г. Х. Бунятыян—Научные труды Института физиологии АН Арм. ССР, том III, 1950.
8. Г. Х. Бунятыян—Известия АН Армянской ССР (биолог. и сельхоз. науки), т. V, № 4, 1952.
9. К. М. Быков—Кора головного мозга и внутренние органы. Москва, 1947.
10. К. М. Быков—Проблемы кортико-висцеральной патологии. Под редакцией акад. К. М. Быкова, 1949.
11. К. М. Быков—Развитие идей И. П. Павлова. Научн. сессия, посвященная проблемам физиологич. учения академика И. П. Павлова. Стенографический отчет, 1950.
12. А. Г. Иванов-Смоленский—Журнал невропатологии и психиат. им. С. С. Корсакова, № 3, 1928.
13. А. Г. Иванов-Смоленский—Экспериментальные исследования высшей нервной деятельности ребенка. Труды лаборатории, под ред. А. Г. Иванова-Смоленского, Москва, 1933.
14. А. Г. Иванов-Смоленский—На пути к изучению высших форм нейродинамики ребенка. Труды лаборатории, под ред. А. Г. Иванова-Смоленского, Москва, 1934.
15. Ю. Конорский и С. Миллер—Труды физиологич. лаборат. акад. И. П. Павлова, т. VI, 1936.
16. Н. И. Красногорский—Развитие учения о физиологической деятельности мозга у детей. Ленинград, 1939.
17. Ф. П. Майоров—История учения об условных рефлексах. Москва, 1938.
18. И. П. Павлов—Полное собрание трудов, т. III, 1949.
19. И. П. Павлов—Полное собрание трудов, т. IV, 1947.
20. И. П. Павлов—Павловские среды, т. I, 1949.
21. В. П. Петропавловский—Физиологич. журнал СССР, т. XVII, в. 2, 1934.
22. М. К. Петрова—Труды Физиологич. лаборат. акад. И. П. Павлова, т. X, 1941.
23. В. П. Протопопов—О сочетательной двигательной реакции на звуковые раздражения. Диссертация, 1909.
24. Г. В. Скипин—Труды Физиологич. лаборат. акад. И. П. Павлова, т. X, 1941.
25. М. П. Штодин—Труды Института эволюц. физиолог. и патологии, высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова, т. I, 1947.

Լ. Ս. Ղամբարյան

ՇԱՐԺԻԶ ՊԱՇՏՊԱՆՈՂԱԿԱՆ ՊԱՅՄԱՆԱԿԱՆ
ՌԵՖԼԵՔՍՆԵՐԻ ՇԱՐՑԻ ՇՈՒՐՋԸ

Հիշյալ աշխատությունում հիմնականում վերլուծվում են Վ. Պ. Պրոտոպոպովի և Վ. Պ. Պետրոպովի ևսկու կողմից առաջարկված շարժիչ-պաշտպանողական պայմանական ռեֆլեքսների ուսումնասիրման մեթոդիկաները:

Պրոտոպոպովի մեթոդիկայի էությունը կայանում է նրանում, որ պայմանական գրգռիչը մշտական ամրապնդվում է անպայմանական գրգռիչով, չնայած այն բանին, որ կենդանին տալիս է պաշտպանողական ռեակցիա: Վերջինս դառնում է պատճառ նրան, որ չնայած կենդանին տալիս է պաշտպանողական ռեակցիա, սակայն չի ազատվում ֆեասակար ազդեցություններից (էլեկտրական հոսանք): Դրանով է պայմանավորված մեթոդիկայի հիմնական թերությունը:

Ինչ վերաբերում է Պետրոպովի ևսկու մեթոդիկային, ապա վերջինս զերծ է վերոհիշյալ թերություններից: Պետրոպովի ևսկու մեթոդիկայի էությունը կայանում է նրանում, որ շարժիչ պաշտպանողական ռեֆլեքսներ մշակելիս ստեղծված են այնպիսի հարմարություններ, որոնք հնարավորություն են տալիս կենդանուն պայմանական ռեֆլեկտոր ճանապարհով ազատվելու ֆեասակար ազդակներից (էլեկտրական հոսանք):

