

Р. О. БАРСЕГЯН

ОСОБЕННОСТИ УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ У ЩЕНКОВ В НОРМЕ И ПОСЛЕ ПОВРЕЖДЕНИЯ СПИННОГО МОЗГА¹

1-ое сообщение

Условные рефлексы у нормальных щенков

Созданный И. П. Павловым могучий метод объективного изучения высшей нервной деятельности животных дал возможность ему с коллективом научных работников вскрыть основные законы деятельности больших полушарий. «Перед нами в этом условном раздражителе,— говорит И. П. Павлов,— раскрывается совершеннейший приспособительный механизм, или, что тоже, тончайший механизм для уравнивания с окружающей природой».

Э. А. Асратян, основываясь на учении И. П. Павлова об условных рефлексах, экспериментально доказал, что компенсаторное восстановление функций при органическом повреждении организма также осуществляется благодаря коре большого мозга, благодаря ее условнорефлекторной деятельности. «Кора в этом деле,— говорит Э. А. Асратян,— участвует механизмом своей условнорефлекторной деятельности, что «научение» в этом деле играет существенную роль» [1, 2]. Работами А. А. Новиковой и Д. И. Ханутиной [3], В. А. Замятиной [4] и др. из лаборатории Э. А. Асратяна было показано, что после гемисекции спинного мозга, после перекрестного сшивания нервов электрооборонительные условные рефлексы восстанавливаются одновременно с компенсаторным восстановлением стояния и ходьбы, чем авторы доказывают участие коры больших полушарий в восстановлении функции локомоции.

В связи с этим, для выявления особенностей компенсаторного восстановления на разных стадиях онтогенеза, Э. А. Асратяном была поставле-

¹ Доложено на научной сессии Института физиологии АН Арм.ССР, 1952 г., Сборник тезисов и рефератов докладов шестнадцатого совещания по проблемам высшей нервной деятельности, декабрь, 1953.

на передо мною задача — изучить приспособительные явления у щенков после перерезки передней и задней половин спинного мозга.

В предыдущей работе нами [6] было выяснено, что у щенков до месячного возраста компенсаторное восстановление локомоции происходит в течение 3—8 дней после операции, и быстрее, чем у щенков старшего (3—6-месячного) возраста, у которых компенсаторное восстановление функции стояния и ходьбы происходит в течение месяца и больше.

Если считать, что как у собак, так и у щенков компенсаторное восстановление локомоторной функции связано со способностью животного к выработке условных рефлексов, то можно было допустить, что у щенков условные рефлексы должны вырабатываться очень быстро. Однако из работ Н. И. Красногорского [7, 8], М. М. Кольцовой [9], Н. И. Касаткина [10] и др. над детьми, М. А. Усевича [11], Худорожовой [12] и др. над щенками следует, что условные рефлексы как у детей, так и у щенков раннего возраста трудно вырабатываются и не имеют постоянного характера.

Но А. Г. Иванов-Смоленский [13, 14], изучая особенности условных рефлексов у детей 5—12-летнего возраста, находит, что у детей сравнительно раннего периода новые условные замыкания происходят быстрее, но одновременно указывает на их хрупкость. Из других особенностей условных рефлексов у детей более раннего возраста, по сравнению с более взрослыми, автор указывает на то, что у последних развивается процесс активного торможения в противоположность более молодым, у которых преобладает пассивное торможение.

В. А. Трошихин [15], ставя опыты на щенках, начиная с 1 до 60 дня жизни пришел к выводу, что у щенков от 14 до 16-летнего возраста, когда происходит полное их прозревание, превалирует корковая реакция, которая по своей форме напоминает типичную форму ориентировочной реакции взрослого животного. Автор считает, что эта стадия характерна своей выраженностью и тенденцией к быстрому угасанию выработанных условных рефлексов.

Нас особенно интересуют данные автора, полученные по методу оборонительно-двигательных условных рефлексов. Здесь он отмечает, что условные реакции более четко выражаются, начиная с того периода, когда щенок начинает ходить. По результатам опытов автор различает три фазы: фазу общего возбуждения, фазу нестойкости условнорефлекторных реакций и фазу стойких условных реакций. Интересно также, что введением в систему условных раздражителей дифференцировочного агента у ряда щенят уже при втором его применении развивается сонное торможение.

И. П. Павлов указывал, что щенки при однообразном повторении какого-нибудь раздражителя поразительно точно и быстро впадают в сон [16].

Для выяснения особенностей условнорефлекторной деятельности после повреждения спинного мозга, мы в норме изучали электрооборонительные условные рефлексы у щенков, начиная со второго дня рождения. Результаты этой работы мы приводим в настоящем сообщении.

Экспериментальная часть и обсуждение результатов

Для выявления возрастных особенностей выработки у щенков условных рефлексов, мы выбрали метод электрооборонительных условных рефлексов с небольшим количеством условных раздражителей: касалки (из пальцев резиновой перчатки), которые привязывались к бедру задней правой или левой конечности (КЗП), а также на передних конечностях (КПП или КПЛ), светового раздражения, от 40-свечевой лампочки, вспыхивающей с правой стороны столика (СВП). В качестве дифференцировочных раздражителей применялись касалка на задней левой конечности (КЗЛ) или свет с левой стороны (СВЛ). Для подкрепления условных раздражителей служило электрическое раздражение конечности. Раздражение производилось при помощи индукционного аппарата Дюбуа-Реймона, питавшегося от 4-вольтового аккумулятора. Опыты ставились над 22 щенками, группирующимися по следующим возрастам:

1. От одного до тридцатидневного возраста — 13 щенков.
2. От полуторамесячного до восьмимесячного возраста — 9 щенков.

Все щенки, кроме двух взрослых (5- и 8-месячных), когда их ставили в станок (висячем лифе), в первое время проявляли сильное беспокойство, визжали, рвались и пытались высвободиться из лифа. Некоторые из них быстро привыкали к условиям опыта, а другие довольно долго агрессивно реагировали на обстановку опыта (отгрызали лямки лифа, резиновые трубки от касалки и т. д.), но в конце концов привыкали стоять спокойно.

В условиях нашего опыта почти у всех щенков первой группы условные рефлексы вырабатывались на вышеуказанные раздражители очень быстро, через 1—4 подкрепления.

Условные рефлексы вырабатывались на касалку со второго дня рождения, а на свет после прорезания у них глазной щели.

Условный и безусловный рефлексы у первой группы щенков не локальны, они реагируют на раздражители всеми четырьмя конечностями. Условные рефлексы очень быстро вырабатываются и также быстро тормозятся. Так например, после первого появления условного рефлекса на какой-нибудь из указанных сигналов, уже на повторное применение того же или другого условного сигнала в том же опыте щенок не отвечает движением конечностей. Так что в первые дни, в каждом опыте, щенок правильно реагирует на 1—3 условных сигнала. В дальнейшем животное в течение нескольких дней не реагирует ни на один условный раздражитель. Затем возникает ответная реакция, то на один, то на другой раздражитель и снова исчезает. Продолжительность отсутствия условных рефлексов различная у щенков разного возраста. Чем моложе щенок, тем продолжительнее у них эти периоды отсутствия условных рефлексов.

У некоторых щенков условные рефлексы появляются в одном опыте на большее число раздражителей и держатся в течение нескольких дней, затем заметно ослабевают, запаздывают и в конце концов полностью тормозятся. В дальнейшем в таком же порядке они снова появляются и

снова тормозятся. Периоды отсутствия реакции с возрастом, а также, вероятно, в связи с увеличением количества подкреплений все больше сокращаются, в результате чего условнорефлекторные реакции становятся постоянными.

Например, у щенков 8-дневного возраста, по кличкам Араг и Бори, условные рефлексы на «КЗП» и «КПП» выявлялись после 1—4 подкрепления; условные рефлексы на свет появились на 2 подкрепление (опыты со световым раздражением ставились после того, как прорезывались глазные щели). У обоих щенков условные рефлексы были полностью заторможены на 6 опыте; при условных сигналах они более не беспокоились и на безусловный электрический раздражитель реагировали лишь движением конечностей. У этих же щенков через 2 дня, на седьмом опыте, условные рефлексы опять появились (рис. 1а, б). Исчезновение условных рефлексов на несколько дней, по нашему мнению, происходит по

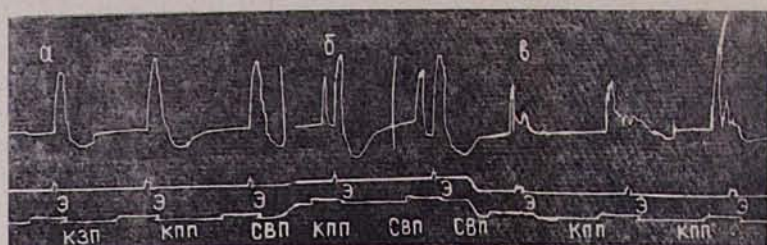


Рис. 1.

причине слабости, хрупкости молодых корковых клеток. Условные раздражители являются, очевидно, чрезвычайными раздражителями, приводящими к перенапряжению корковых клеток, что приводит к развитию торможения, которое имеет защитно-охранительное значение. Красногорский по поводу того, что корковые связи у новорожденных детей происходят медленно и в ограниченном количестве, пишет: «недостаточно зрелая кора под действием обычных раздражений, которые являются для нее сверхсильными, быстро утомляется, понижает свою возбудимость и погружается в физиологический сон»¹. А сон, по указанию И. П. Павлова, имеет защитно охранительное значение. Относительно тормозного типа нервной системы собаки И. П. Павлов писал: «Этот факт всего проще понимать так, что эти клетки как исключительно реактивные образования при раздражении чрезвычайно быстро разрушают свое раздражимое вещество, и в них наступает другой процесс, до известной степени охранительный и экономический (курсив мой) процесс торможения. Этот процесс прекращает дальнейшее функциональное разрушение клетки и вместе способствует восстановлению истраченного вещества»². Временное

¹ Н. И. Красногорский. Труды по изуч. ВНД чelов. и животн., т. 1, стр. 415, Москва, Медгиз, 1954.

² И. П. Павлов. Полное собрание соч., издание 1951 г., т. III, книга 2-ая, стр. 68.

исчезновение условных рефлексов, следовательно, нельзя оценивать как результат «непрочной» связи (Усиевич), или как угасание рефлекса (Трошихин), ибо после 2—4-дневного перерыва в работе они снова возникают от первого же применения условного сигнала, при этом условная реакция более выражена, чем это имело место до отдыха.

Таким образом, исчезновение условных рефлексов происходит не потому, что разрушаются временные связи, а потому, что слабые корковые клетки щенят были подвержены торможению. Привожу таблицы опытов на щенке Араг (№ 1) и на щенке Сар (№ 2). Последний был взят в опыт по условным рефлексам с 12-дневного возраста.

Эта легкая тормозимость свойственна всем щенкам первой группы.

Таблица 1
Опыт 6—18.VIII.1951 г. Араг и опыт 7—21.VIII.1951 г.

Условн. раздр.	Условн. рефлекс	Безусловн. рефлекс	Условн. раздр.	Условн. рефлекс	Безусловн. рефлексе
КЗП	О	+	КЗП	О	+
КПП	О	+	КПП	++	+
СВП	О	+	СВП	++	+
КЗП	О	+	КЗП	+	+
КПП	О	+	КПП	О	+
СВП	О	+	СВП	О	+

Таблица 2
Опыт 14—23.VII.1952 г. Сар опыт 15—28.VII.1952 г.

	Условные рефлексы				Условные рефлексы		
	правая раздра- жаемая	левый перекр.	дыхат. движен.		правая раздра- жаемая	левый перекр.	дыхат. движен.
КЗЛ	О	О	О	КЗЛ	+	+	+
КПП	О	О	+	КПП	+	—	—
СВП	О	О	—	СВП	+	О	—
КЗЛ	О	О	—	КЗЛ	+	О	—
КПП	О	О	+	КПП	+	О	—
СВП	О	О	О				

Примечание: + положительная реакция, — тормозная реакция, О — отсутствие эффекта. Интервал между раздражениями равнялся от 3 до 70 мин.

В наших опытах мы наблюдали большую смертность молодых щенков, взятых в опыт до месячного возраста (из 13 щенков 8 погибли), тогда как более старшие щенки (1½—2-месячные) в тех же условиях содержания и опытов не погибали.

Большая смертность наших подопытных молодых щенков, по-видимому, также обусловлена истощением слабых, хрупких корковых клеток, от чрезвычайного для них нервного перенапряжения в процессе выработки условных рефлексов.

Важно отметить, что за несколько дней до их смерти наступала фаза повышенной корковой возбудимости. В этом периоде щенки бурно реа-

гировали на условные сигналы; визжали, пищали и т. д. Интересно также, что безусловные электрические раздражения при этом вызывали значительно меньший эффект, чем условные (рис. 1в, 2б). Вообще, период повышенной условнорефлекторной реакции, как правило, у большинства щенков наступал через 12—15 опытов.

В этом периоде повышенной условнорефлекторной реакции, у многих щенков наблюдается кровавый понос, конъюнктивит, кожное заболевание (выпадение волос, чесотка, появление бородавок в большом ко-

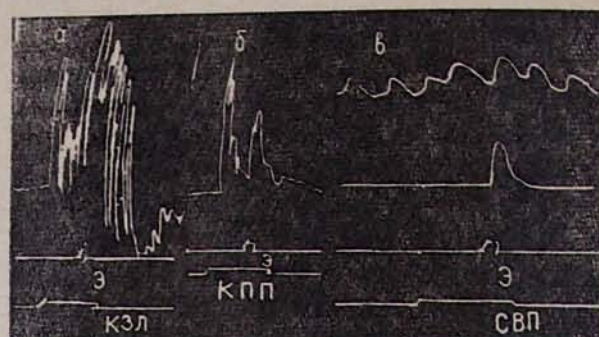


Рис. 2.

личестве во рту и на губах, и на челюстях и т. д.). Одному из щенков давали NaBr с целью улучшить состояние условных рефлексов. Через несколько дней все бородавки исчезли. Большей частью щенки погибали в периоде повышенной возбудимости к 40—45 дням жизни.

Н. И. Красногорский обращает внимание на то обстоятельство, что расстройство пищеварительной функции у детей ведет к повышению раздражимости, к аффективным состояниям, к нарушению нормальной условнорефлекторной деятельности, до корковой гипо- и арефлексии и т. д. По-видимому, как расстройство пищеварения может стать причиной расстройства условнорефлекторной деятельности у детей, так и расстройство условнорефлекторной деятельности у щенков, от перенапряжения корковых клеток, может стать причиной расстройства пищеварительной и др. функций и стать причиной гибели животного.

Однако у щенков, у которых торможение в условных рефлексах значительно преобладало, вышеуказанные расстройства не имели места или были слабо выражены.

Так например, щенки Марал и Вар были взяты в опыт с 17-дневного возраста. У первого щенка преобладал тормозной процесс над возбуждающим. После первого подкрепления условного раздражителя у Марал условный рефлекс появился на КЗЛ и СВП, в дальнейшем до 15-го опыта условные рефлексы были только на КЗЛ и только в 2, 4, 6 и 11-ом опытах, а в 15-ом опыте условные рефлексы имели место и на СВП. Начался период повышенной возбудимости. Условные рефлексы получались на большинство раздражителей и почти во всех последующих

опытах (16, 17, 19, 20, 21, 22). Затем рефлексы опять оказались заторможенными и снова появились в 29, 30, 36-ом опытах. Щенок все время был в хорошем состоянии и прибавлял в весе за каждые 15 дней по 300 грамм.

У другого щенка Вар, наоборот, преобладал возбудительный процесс. Во всех опытах условные рефлексы появлялись то на один, то на другой раздражитель. Начиная с 11-го опыта, условные рефлексы были налицо на все условные раздражители. Щенок мало прибавлял в весе и погиб после 15-го опыта в 1,5-месячном возрасте.

Щенки второй группы, взятые в опыт в 1,5-месячном возрасте, не погибали от опытов по выработке электрооборонительных условных рефлексов. Они тоже по разному переносили условия опытов и по разному реагировали на условные раздражители. Например, в 2-месячном возрасте из четырех щенков по их поведению и по реакциям на условные раздражители двое занимали среднее место, а остальные двое занимали крайне противоположное положение. У одного, по кличке Тузик, в условных рефлексах преобладал тормозной процесс, у другого — Джем, наоборот, преобладал возбудительный процесс.

У щенка Тузик в течение первых 12 опытов условные рефлексы проявлялись то на один, то на другой условный раздражитель. Затем в течение 13 опытов реакция на условные раздражители полностью отсутствовала. Потом снова на несколько дней появлялись условные рефлексы то на один, то на другой раздражитель и т. д. В камере он был в гипнотическом состоянии, стоял неподвижно и на электрические раздражения реагировал локальным движением конечности. Вне камеры Тузик был бодрым, но сравнительно спокойным и постоянно прибавлял в весе.

В противоположность Тузику, у щенка Джем условные рефлексы имелись во всех опытах и на большее число раздражителей. Начиная с 14 опыта, условные рефлексы были на все раздражители значительно увеличены в силе и часто сопровождались голосовыми реакциями. По весу он сильно отставал от Тузика.

На основании приведенных данных следует, что частое и длительное торможение условного рефлекса у подопытных щенков имеет защитно-охранительное значение. Торможение сильно иррадирует и захватывает жизненно важные функции. В результате безусловный электрооборонительный рефлекс значительно тормозится, а дыхательные движения значительно замедляются с уменьшением амплитуды или останавливаются на время раздражения.

Подавление указанных безусловных рефлексов говорит о том, что развивающееся торможение иррадирует на нижележащие отделы центральной нервной системы (рис. 2в, 3б, в и 4а, в).

Интересно отметить, что процесс торможения распространяется, начиная с центра условнофлексорного рефлекса (отсутствует условнофлексорный рефлекс). При этом в ответ на условный раздражитель вместо флексорной реакции возникает экстензорный рефлекс, очевидно в резуль-

тате положительной индукции с флексорного центра (реципрокный рефлекс). Это явление закономерно наблюдается у всех щенков и предшествует полному торможению условного, а иногда и безусловного рефлексов.

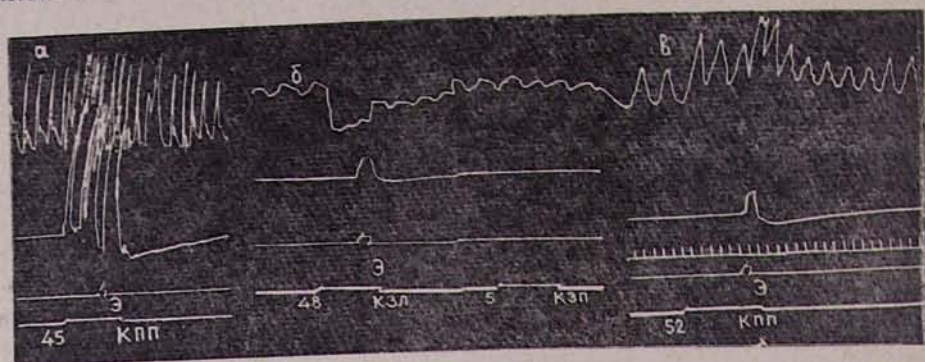


Рис. 3.

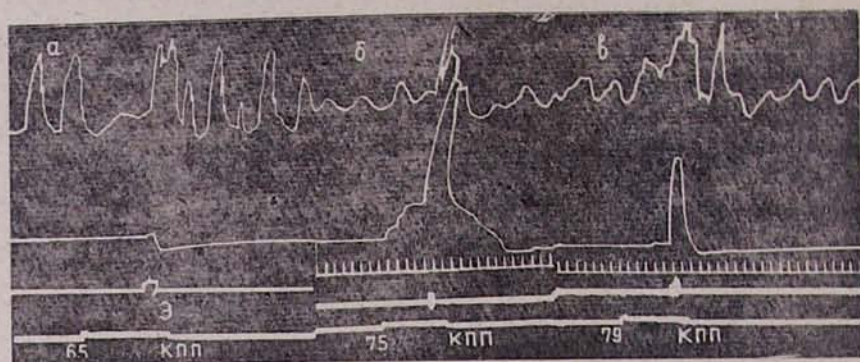


Рис. 4.

Например, у щенка Хина в 36 опыте (рис. 5б), у Гар в 11 опыте (рис. 6 в), у Пунч в 35 опыте (рис. 7), у Джейран (рис. 8 б) и т. д.

Следующим этапом тормозится и условноэкстензорный рефлекс. Затем наступает фаза торможения безусловного флексорного рефлекса и одновременно возбуждения экстензорного рефлекса. В это время еще наблюдается учащение и усиление дыхательных движений. Например, у Гар (рис. 6в) и др.

Последним этапом наступает фаза торможения безусловного экстензорного рефлекса, при этом иногда в порядке индукции слабо растормаживается безусловный флексорный рефлекс. Одновременно сильно подавляются дыхательные движения: останавливается дыхание часто на фазе глубокого выдоха. Например, у Марал в 23 опыте (рис. 3б), в 32 опыте (рис. 4а); у Тобика в 46 опыте (рис. 9) и др.

Растормаживание условных и безусловных рефлексов идет в обратном порядке: растормаживаются вначале безусловные рефлексы, за-

тем условноэкстензорный и последним условнофлексорный рефлекс (рис. 2в, 3в, 4в).

При выработке дифференцировки у щенков внутреннее торможение, развиваясь, распространяется и на положительные условные рефлексы таким же путем, как это было описано выше в отношении выработки условноположительных рефлексов (рис. 5б, 6, 7, 8а, б, 9 и др.).

А. А. Новикова и Д. И. Ханутина в своих опытах после односторонней перерезки спинного мозга у собаки, у которой до операции был выработан флексорный условный рефлекс, тоже регистрировали условный экстензорный рефлекс и приписывали это послеоперационным особенностям (патологии) условных рефлексов.

Таким образом, исходя из наших данных (в опытах над щенками), можно заключить, что корковое торможение, независимо от его разновидности, имеет один и тот же механизм и ход развития. Из наших опытов также следует, что дыхание, как постоянно ритмически функционирующий процесс, является необходимым компонентом в изучении условных рефлексов, по меньшей мере для изучения электрооборонительных условных рефлексов.

Благодаря регистрации дыхания, мы имеем дополнительную возможность наглядно установить начало возникновения и ход развития процессов возбуждения и торможения в нервных центрах.

Данные Л. В. Лобанова и И. М. Фельбербаум [16] и Л. С. Гамбарян [17] по условнорефлекторным изменениям дыхательных движений у собак отличаются от наших данных, полученных у щенков. Лобанова и Фельбербаум отмечают, что после установления основного рефлекса дыхательный компонент более не выявляет колебания. Гамбарян же регистрировал торможение дыхания (глубокий выдох) при положительных условных рефлексах и усиление или отсутствие изменений при дифференцировке.

Данные В. Я. Кряжева [18] и А. Т. Худорожовой [11] до некоторой степени совпадают с нашими данными; Кряжев отмечает учащение дыхательных движений параллельно с выработкой условных рефлексов.

В наших опытах условнорефлекторное изменение дыхательных движений соответствует состоянию электрооборонительного условного рефлекса: при положительных условных рефлексах, вызывающих двигательную реакцию конечностей, имеется учащение и усиление дыхательных движений. При применении отрицательных раздражителей — отсутствие двигательной реакции конечностей и задержка или замедление дыхательных движений или уменьшение их амплитуды. Только в редких случаях, при наличии полной дифференцировки, дыхательные движения остаются почти без изменения. Таким образом, бросается в глаза активный характер внутреннего торможения (рис. 3б, 4а, 9, 10, 11а).

Выявлена реципрокная иннервация условного рефлекса на одноименной и перекрестной конечности (рис. 8в).

Чрезвычайно интересно, что особенности, установленные в условнорефлекторной деятельности у щенков, имеют место и у детей раннего возраста.

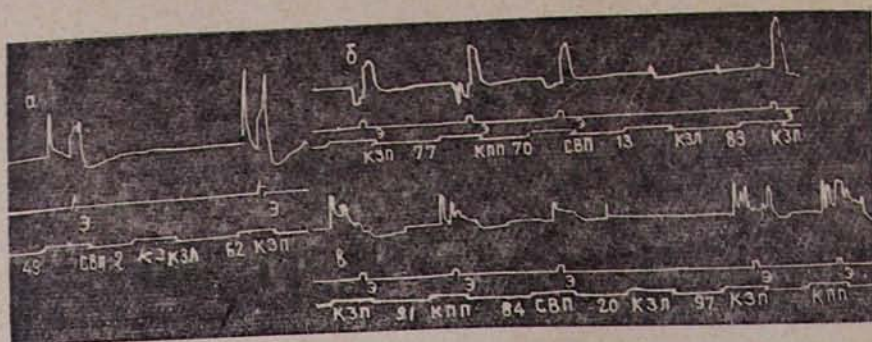


Рис. 5.

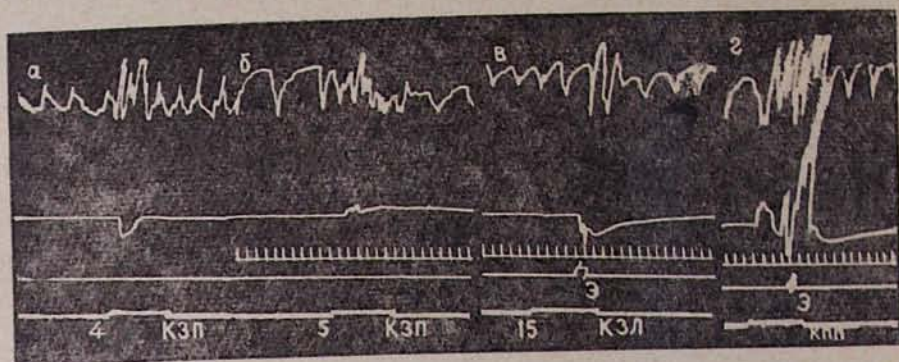


Рис. 6.

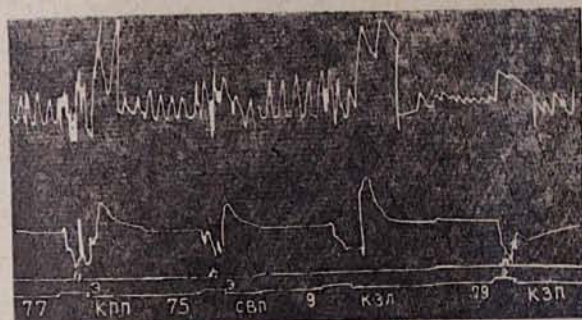


Рис. 7.

На данном рисунке, а также на всех других рисунках нижняя линия — отметка условного раздражителя, вторая снизу — отметка безусловного раздражителя, третья — движения конечности, четвертая — дыхательные движения. На некоторых рисунках время показано в сек.

ста. Например, Н. И. Касаткин [10] отмечает, что в первом месяце жизни ребенка условный раздражитель в одном опыте вызывает условный рефлекс только на один или два раздражения. Он отмечает крайнее непостоянство условных рефлексов у детей до 1—1,5 месячного возраста. Н. И. Касаткин, А. Т. Худорожова и другие это явление объясняют морфологической незрелостью коры большого мозга. Так, Касаткин пишет — «По-видимому, эти особенности, характерные для стадий неустойчивого условного рефлекса, зависят от состояния морфологического субстрата высшей нервной деятельности — коры головного мозга. Если у взрослого новые

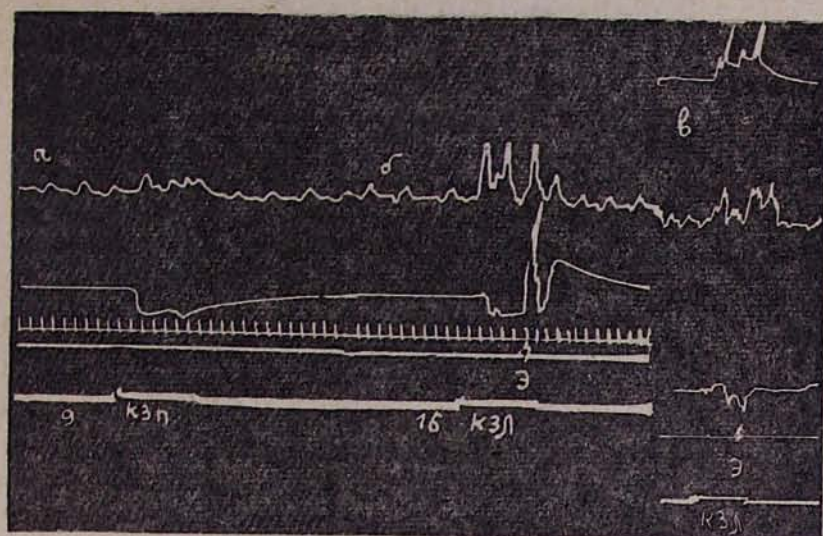


Рис. 8.

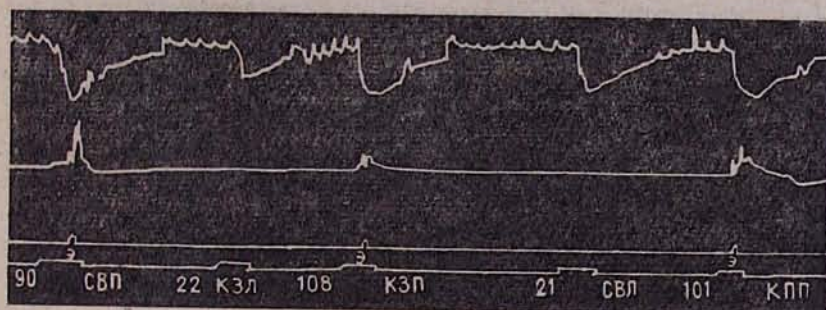


Рис. 9.

условные связи возникают в сформированных и морфологически вполне зрелых слоях коры, то у растущего организма первые и наиболее ранние условные рефлексы образуются в коре мозга, которая сама еще находится в стадии созревания».

Исходя из наших данных, полученных у щенков, мы считаем возможным неустойчивость условных рефлексов объяснить защитно-охран-

тельным торможением, развивающимся под влиянием условного раздражителя, являющегося большой нагрузкой для хрупких корковых клеток щенков. К объяснению сказанного, в тексте я приводила ряд доказательств, свидетельствующих о том, что условные связи не разрушаются, а только впадают в тормозное состояние.

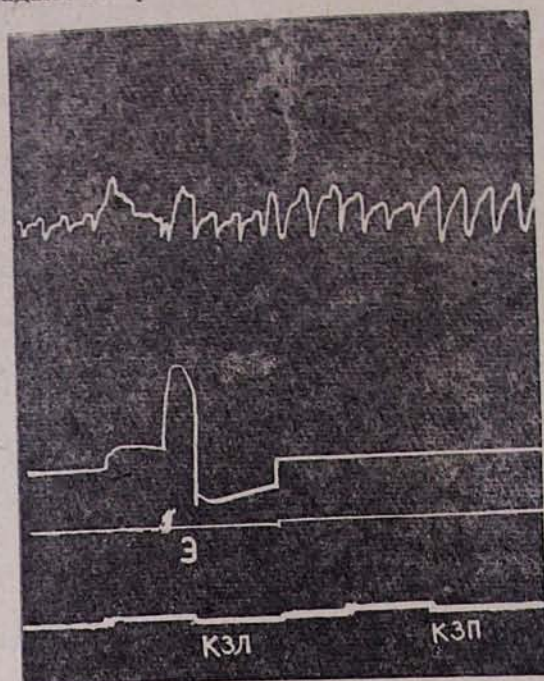


Рис. 10.

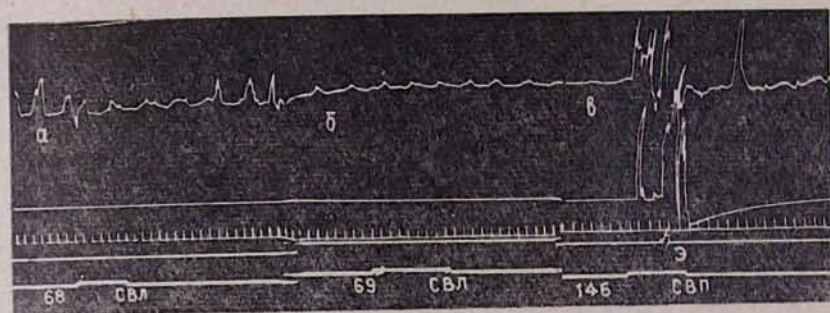


Рис. 11.

Нам представляется, что если корковые клетки уже способны к синтетической деятельности — к выработке условного рефлекса, то они уже достаточно созрели и морфологически определенным образом сформированы. А в тех случаях, когда периферический аппарат еще недоразвит, как, например, зрительный (глаза у щенков прозревают на 12—15 день после рождения), или слуховой аппарат, то надо допускать, что соответ-

ствующий им корковый анализатор также еще недоразвит и морфологически и физиологически формируется соответственно формированию периферических аппаратов.

В ы в о д ы

1. Электрооборонительные условные рефлексы у щенков на кожно-механический раздражитель вырабатываются, начиная со второго дня рождения, после 2—3 подкреплений. Условный рефлекс на световой раздражитель вырабатывается также после прозревания.

2. У щенков от 1-дневного до месячного возраста условные рефлексы в одном опыте появляются на 1—3 условные раздражители, а на последующие условные раздражители условные реакции не проявляются, благодаря быстро наступающему торможению в условнорефлекторной деятельности. У них процесс торможения в условнорефлекторной деятельности преобладает над процессом возбуждения.

3. Это торможение условных рефлексов является закономерным явлением и приобретает защитно-охранительное значение. Под влиянием условных раздражителей у щенков младшего возраста тормозной процесс наступает быстрее, чем у более старших и, распространяясь все глубже, захватывает условно-, а иногда и безусловнорефлекторные дуги — дыхательных и спинальных рефлексов. У более молодых торможение продолжается дольше и повторяется чаще. Иногда торможение приобретает разлитой характер и вызывает сон, тогда безусловный рефлекс не тормозится.

4. У щенков, взятых в опыт до однемесячного возраста, к 15—25 опытным дням начинает преобладать возбудительный процесс над тормозным, и тогда все условные раздражители вызывают условнорефлекторное движение, которое более сильно выражено, чем безусловные рефлексы; последние часто полностью подавляются. Таким образом, корковые условнорефлекторные импульсы непосредственно, прямым путем тормозят спинальные безусловнодвигательные рефлексы.

В период повышенного возбудительного процесса наблюдаются патологические явления: кровавый понос, конъюнктивит глаз, разные кожные заболевания и пр., в результате животные часто погибают.

5. При наличии условного рефлекса дыхательные колебания учащаются и усиливаются, а при торможении условного рефлекса дыхательные движения замедляются, амплитуда колебаний уменьшается или дыхание полностью останавливается на фазе глубокого выдоха.

Таким образом, в ряде опытов при отсутствии условно- и даже безусловнодвигательного рефлекса, благодаря регистрации дыхательных движений, делается возможным установить, в каком состоянии находится корковый анализатор — тормозного или возбудительного?

6. Торможения условного, иногда и безусловного рефлекса развиваются постепенно; раньше возникает экстензорный рефлекс вместо флек-

сорного, затем только полное торможение или отсутствие внешнего эффекта. Описанные явления имеют место особенно при выработке дифференцировочного торможения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Асратян Э. А. Успехи современ. биологии, том VI, вып. 3, 1937.
2. Асратян Э. А. Физиол. центр. нервн. системы, Медгиз, Москва, 1953.
3. Новикова А. А. и Ханутин Д. И. Физиол. журнал СССР, том XXVI, вып. IV, стр. 340.
4. Замятина В. А. (по Э. Асратяну), Бюлл. exper. биол. и мед., том IX, вып. 1, 1940.
5. Барсегян Р. О. Научн. труды Института физиологии АН Арм.ССР, том III, 1950.
6. Красногорский Н. И. XIV совещание по проблемам высшей нервной деятельности, тезисы, 1951.
7. Красногорский Н. И. Труды по изучению высш. нервной деятельности человека и животных, т. 1, стр. 415, Медгиз, Москва, 1954.
8. Кольцова М. М. Физиол. журнал, том XXXVIII, 1, 1952.
9. Касаткин Н. И. Доклады на XIX Международном конгрессе, Монреаль, 1953.
10. Усневич М. А. Физиол. журнал СССР, том XXXVII, 5, 1951.
11. Худорожова А. Т. Журнал высш. нервн. деятельности, том IV, вып. 1, стр. 93, 1954.
12. Иванов-Смоленский А. Г. Опыт систематического экспериментального исследования корковой динамики человека, Москва, 1940.
13. Иванов-Смоленский А. Г. Очерки патофизиол. высшей нервной деятельности, Москва, 1949.
14. Трошихин З. А. XIV совещание по проблемам высш. нервной деятельности, тезисы докладов, 1951.
15. Павлов И. П. Полное собр. соч., том IV, стр. 217, 1947.
16. Лобанова Л. В. и Фельдберbaum И. М. Известия Академии наук СССР, серия биологическая, 2, стр. 53, 1951.
17. Гамбарян Л. С. Условные рефлексы у собак после высокой перерезки задних столбов спинного мозга, Издательство АН Арм.ССР, г. Ереван, 1953.
18. Кряжев В. Я. Сборник трудов Ин-та высшей нервной деятельности, Москва, стр. 248, 1929.

2. 2. ԲԱՐՍԵԳՅԱՆ

**ՊԱՅՄԱՆԱԿԱՆ ՌԵՖԼԵԿՏՈՐ ԳՈՐԾՈՒՆԵՈՒԹՅԱՆ ԱՌԱՋՆԱՀԱՏԿՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԸ
ԹՈՒԼԱՆԵՐԻ ՄՈՏ ՆՈՐՄԱՅՈՒՄ ԵՎ ՈՂՆՈՒՂԵՂԸ ՎՆԱՍՎԵԼՈՒՑ ՀԵՏՈ**

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Պայմանական ռեֆլեքսների ուսումնասիրությունը ծնողենեղում (երկխոսանքի և կենդանիների մոտ) հատուկ ուշադրության է արժանացել մեր երկրում: Իրոք պայմանական ռեֆլեքսների առաջացման հնարավորությունը և նրանց յուրահատկությունը նորածինների մոտ մեզ լուսարանում է որոշ հար-

ցեր: Այդ ասպարեզում սովորական մի շարք հեղինակներ աշխատում են երկար տարիներ: Նրանք հաշվի առնելով օրգանիզմի նորմալ և պատուղոգ վիճակի առանձնահատկությունները, ձգտում են գտնել պայմանական ռեֆլեկտոր գործունեության բուն մեխանիզմը, որը հնարավորություն կստեղծի պատուղոգիայի դեպքում միջամտելու օրգանիզմի գործունեությանը և նորմալի բերելու այն:

Պրոֆ. է. Հ. Հարությունյանի կողմից մեր առաջ խնդիր էր դրված ուսումնասիրել պայմանական ռեֆլեքսների առանձնահատկությունը օնտոգենետիկ թուլանների մոտ նորմալում և նրա ողնուղեղի օպերատիվ վնասվածքներից հետո:

Ուսումնասիրելով էլեկտրապաշտպանողական պայմանական ռեֆլեքսները թուլանների մոտ, սկսած նրանց ծննդյան առաջին օրից մինչև մեկ տարեկան հասակը, մենք հանգում ենք հետևյալ եզրակացությանը՝

1. Էլեկտրապաշտպանողական պայմանական ռեֆլեքս կարելի է մշակել թուլանների մոտ մեկ օրական հասակից և մեծ արագությամբ՝ 1—3 ամրապնդումից հետո:

2. Մեկից մինչև երեսուն օրական թուլանների մոտ, փորձի ընթացքում պայմանական ռեֆլեքսներ կարող են հանդես գալ ի պատասխան զրդիչների միայն 1—3 անգամ. իսկ հետևյալ պայմանական զրդիչները մնում են անպատասխան, շնորհիվ այն բանի, որ պայմանական ռեֆլեկտոր գործունեության մեջ առաջանում է արգելակում:

3. Այն թուլանները, որոնք փորձի են վերցվել մինչև մեկ ամսական հասակը, 15—25 փորձից հետո զրդման պրոցեսը սկսում է գերակշռել արգելակման պրոցեսը: Երբեմն պայմանական ռեֆլեքսների բարձր ֆոնի վրա անպայման ռեֆլեքսը խիստ ճնշված է լինում մինչև նրա լրիվ անհետացումը: Հաճախ այդ շրջանում դիտվում են մի շարք պատուղոգիական երևույթներ-արյունոտ լուծ, աչքի կոնյունկտիվիտ, մաշկային հիվանդություններ և այլն, որոնց հետևանքով նրանք հաճախ մահանում են:

Ընդհակառակը, այն թուլանները, որոնց մոտ արգելակման պրոցեսը գերակշռում է զրդման պրոցեսը, նրանք լավ են տանում փորձի պայմանները և աճում են նորմալ կերպով:

4. Պայմանական ռեֆլեքսի գերզրգման պայմաններում անպայման ռեֆլեքսները հաճախ ճնշված են լինում մինչև նրանց լրիվ անհայտացումը: Էլեկտրական զրդիչը, որը միշտ հաջորդվում է պայմանական զրդիչին այս դեպքում չի առաջացնում վերջավորության որևէ շարժում. իսկ շնչառական շարժումները աղավաղվում են՝ առաջ է գալիս խորը արտաշնչում և այդ ֆազայում էլ կանգ է առնում:

5. Շնչառական շարժումների արձանագրումը մեր փորձերում նպաստեցին հայտնաբերելու արգելակման պրոցեսի ակտիվ բնույթը: Այն դեպքերում, երբ պայմանական զրդիչը առաջ չի բերում վերջավորության որևէ շարժում և արտաքուստ կենդանին անտարբեր է մնում զրդիչի հանդեպ, այդ ժամանակ առաջ է գալիս խորը արտաշնչում և շնչառության կանգառ այդ ֆազայում, կամ շնչառության տիթմի և ամպլիտուդայի թուլացում:

Այսպիսով պայմանական զրդիչը ազդում է ոչ միայն հիմնական ռեֆլեկտոր աղեղի վրա, այլ և մի շարք այլ պայմանական և անպայման ռեֆլեկտոր աղեղների շարժունության վրա, և այն փոխում համապատասխան ձևով:

Ելնելով մեր տվյալներից, գալիս ենք այն եզրակացության, որ պայմանական բեֆլեքսների արդեւակումը թուլաների մոտ ունի պաշտպանողական և պահպանողական նշանակություն: Մահը կամ հիվանդագին երևույթները տվյալ դեպքում առաջանում են կենդանու մեծ ուղեղի կեղեային բջիջների դերդրումից: