

Ե. Հ. ՀԱՍՐԱԹՅԱՆ

ՎԵՐՋՈՒՅԹՆԵՐԻ ԴԵԱՖԵՐԵՆՏԱՑԻԱՆ ՀԵՏԵՎԱՆՔՆԵՐԸ՝ ՆՐԱՆՑ ԿԱՏԱՐԱՄ
ՏԱՐԲԵՐ ԱՍՏԻՃԱՆԻ ԲԱՐԴՈՒԹՅԱՆ ՈՒ ՃՇՏՈՒԹՅԱՆ ՊԱՅՄԱՆԱԿԱՆ
ՌԵՖԼԵՔՍՆԵՐԻ ՀԱՄԱՐ*

Բնածին և ստացական շարժումների կատարման մեջ սոմատոմոտոր օրգանների սեփական աֆերենտների ունեցած դերի հարցը՝ սկսած Զ. Բելի և Ֆ. Մաժանդիի դասական փորձերի ժամանակից դարձել է փորձառական և կլինիկական հետազոտությունների հանրաճանաչ և ակտիվ թեմաներից մեկը: Տվյալ հարցի ուսումնասիրման համար իրենց միտքը և փորձարարական վարպետությունն են դրածի դրել Կլոդ Բերնարի, Սեչենովի, Շերինգտոնի, Պավլովի, Մունկի, Մադնուսի նման համաշխարհային գիտության դասականները: Այս հարցի վերաբերյալ մեկ և կես դարի ընթացքում կուտակված հարուստ, բազմադան ու արժեքավոր փաստական նյութի մեջ՝ ընդունված ու անվիճելի արդյունքների հետ մեկտեղ սակավ չեն նաև հակասական տվյալներ, որոնք հիմք են ծառայել հետազոտողների հայացքների տարամիտման համար՝ հարցի մեկ կամ մյուս մասնակի, բայց հաճախ կարևոր տեսակետների նկատմամբ: Մասնավորապես այդպիսի հակասություններից զուրկ չեն այն փորձառական փաստերն ու հայացքները՝ որոնք վերաբերում են մեզ հետաքրքրող խնդրին, այն է՝ տարբեր տեսակի ստացական շարժական գործողությունների մեջ սոմատոսենսորական սիստեմի աֆերենտների դերին: Ժամանակակից հետազոտողների մեծ մասը [10, 19] լիովին համաձայնվելով նախորդ ժամանակների ուսումնասիրողների հետ [14, 17 և ուրիշ] գտնում է որ վերջույթի դեաֆերենտացումը այն դրկում է չիւեղած (ինտակտ) շարժական օրգանների հետ համատեղ բարդ կոորդինացված ընդհանուր գործողություններին մասնակցելու ունակությունից: Իսկ ստացական տեղական շարժական գործողություններն իրականացնելու համար այդպիսի վերջավորության ունակության մասին գոյություն ունեն որոշ հակասություններ, ինչպես ուսումնասիրողների փաստերի, այնպես էլ հայացքների միջև:

Ոմանք ելնելով իրենց ստացած փաստերից գտնում են, որ դեաֆերենտացված վերջույթները պահպանվում են տեղական շարժական ունակությունները, կամ պայմանական ռեֆլեքսները և ընդունակ են մշակելու նորերը [3, 8, 14, 18], մյուսները համաձայն իրենց ստացած այլ բնույթի տվյալների՝ այն տեսակետն են ընդունում, որ այդ վերջույթները անդառնալի կորցնում են նախկին տեղական շարժողական ունակությունները և նորերը մշակելու ընդունակությունը [9, 10, 17, 19]: Որոշ հիմք կա ենթադրելու, որ այդ հարցի վերաբերյալ տարբեր գիտնականների փաստերի ու հայացքների նշված հակասու-

* Մյուսնիսենում կալացած ֆիզիոլոգների միջազգային 25-րդ կոնգրեսի «Սոմատոսենսորական սիստեմներ» արրանյակային սիմպոզիումում կարդացած զեկուցումը:

նր պայմանավորվում է ոչ միայն փորձերի բնույթի, դեաֆերենտացման եղանակների և նրա լրիվության աստիճանի հետագա դիտումների տեղումնային, փորձի ենթակա կենդանիների ֆիլոգենետիկ և օնտոգենետիկ զարգացման մակարդակի, ստուգվող շարժական գործողությունների յուրահատուկ առանձնահատկությունների որոշակի տարբերությամբ, այլ զգալիորեն նաև նրանով, որ հետազոտողները միշտ չէ որ բավարար չափով հաշվի են առնում փորձարկվող տեղական շարժումների բարդության և կատարելության աստիճանը, և միշտ չէ որ այդ նպատակով կիրառվում են արժեքավոր և բավականաչափ ճշգրիտ փորձարարական եղանակներ ու մեթոդներ: Փորձը ցույց է տալիս, որ այդպիսի ուսումնասիրությունների մեջ բավականաչափ ինֆորմատիվ չեն ոչ միայն պարզ դիտումը, այլև փորձառական եղանակները, որոնք բավարար են դրսևորելու և արձանագրելու ստուգվող օրգանի միայն կուպիտ ու պարզունակ շարժումները:

Մեր լաբորատորիայում տվյալ հարցի վերաբերյալ կատարվող հետազոտությունների ընթացքում հատուկ ուշադրություն ենք դարձնում գործի այս կողմի վրա և ձգտում ենք մշակել ու կիրառել փորձառական այնպիսի եղանակներ ու մեթոդներ, որոնք թույլ կտան հնարավորին չափ լիովին դրսևորել դեաֆերենտացված օրգանի պոտենցիալ հնարավորությունները՝ և առավել ստույգ բնութագրել նրանց կատարած շարժողական գործողությունները: Ստորև հակիրճ կշարադրենք այդ հետազոտությունների արդյունքների մի փոքր մասը, որը վերջին տարիներին ստացել են մեր աշխատակիցներ Մ. Իոֆեն, Ա. Օվսյանիկովը, Մ. Սամոյլովը և Ն. Ստուլը:

Սակայն նախ բերենք որոշ տեղեկություններ մեր փորձերի բնույթի և առանձնահատկությունների մասին:

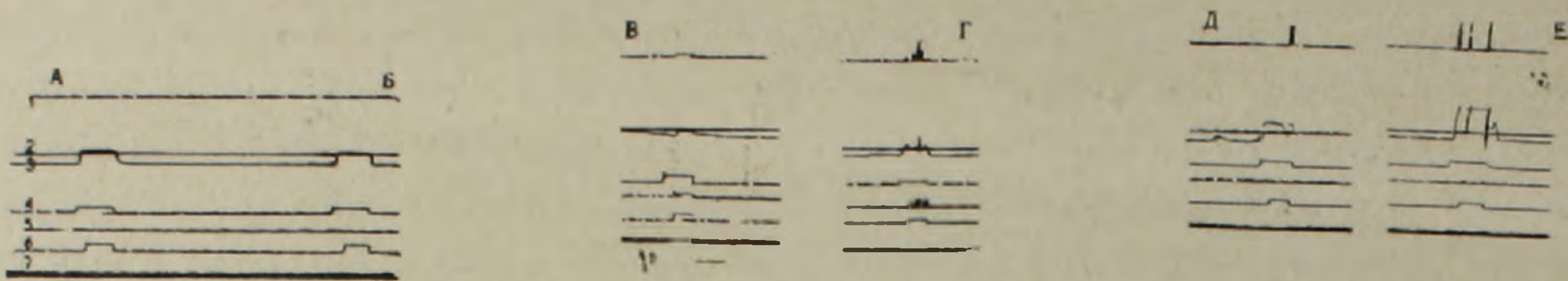
Փորձերը դրվում էին չափահաս շների վրա: Պարկուն թաթերի լրիվ և անդառնալի դեաֆերենտացումը կատարվում էր համապատասխան հետին արմատների վիրահատման միջոցով (առջևի թաթերի դեպքում՝ $C_4 - Th_2$, հետևի թաթերի դեպքում՝ $L_4 - S_2$) թաթերի առանձին հոդերի կամ նրանց բարձիկների անջատ և դառնալի դեաֆերենտացումը կատարվում էր նովոկաինի լուծույթի միջոցով: Փորձերը դրվում էին նաև կենդանիներին հենարանից զրկելու ազդեցությունը (փափուկ կամ կոշտ ձգափոկներից կախելու միջոցով) շարժական պայմանական ռեֆլեքսների վրա բացահայտելու համար: Թաթերի դեաֆերենտացման այս կամ այն ձևերի հետևանքները դրսևորելու և հետազոտելու նպատակով՝ կախված նրանց կատարած շարժական գործողությունների բարդության աստիճանից: Կենդանիների մոտ մշակում ենք գործիքային էլեկտրապաշտպանական շարժական երկու տիպի պայմանական ռեֆլեքսներ. ա) Պայմանական ռեֆլեքս մեկ թաթի վրա Ստարիցին-Պետրուպովի մեթոդով, որի դեպքում կենդանին թաթի էլեկտրամաշկային զրգոումից ազատվում է՝ կծկելով բարձրացնելով փորձաքարի կանխորոշած մակարդակից վեր (մոտավորապես 10—12 սմ) և այդպիսով ընդհատելով հոսանքի շղթան. բ) Պայմանական ռեֆլեքս երկու թաթի մասնակցությամբ (սովորաբար մեկ առջևի և խաչադիր հետևի) ըստ լաբորատորիայում մշակած Զելյոնու մեթոդի՝ օրիգինալ տարբերակով, որի դեպքում կենդանին կարող է թաթերից մեկի էլեկտրամաշկային զրգոումից ազատվել՝ մյուս թաթի կծկումի և տվյալ մակարդակից վեր բարձրացնելու միջոցով: Իսկ դեաֆերենտացման հետևանքները նրա կատարած շարժական պայմանական ռեֆլեքսների վրա դրսևորելու և ուսումնասիր-

րելու նպատակով, կախված նրանց աստիճանից, պայմանական ռեֆլեքսների այս տեսակներից յուրաքանչյուրը հետազոտվում էր թե՛ վերևում նկարագրված սովորական տարբերակով և թե՛ հատուկ ճշգրտային տարբերակով՝ լաբորատորիայում մշակված ավելի կատարյալ մեթոդի օգնությամբ, որի դեպքում կենդանին էլեկտրամաշկային ցավային գրգռումից կարող է ազատվել միայն այն ժամանակ, երբ կծկված վերջույթը գտնվում է ստույգ որոշակի դրության մեջ, որոշակի լայնության «անվտանգության գոտում» (3—8 սմ սահմաններում)։ Այս մեթոդի դեպքում գրգռիչ հոսանքի շղթան չի անջատվում ինչպես այն ժամանակ, երբ թաթը գտնվում է այդ գոտուց ցածր, նույնպես և այն ժամանակ, երբ նա գոտուց վեր է բարձրացած։ Փորձերի բոլոր տարբերակներում մշակվում էին թե՛ առաջնային պայմանական ռեֆլեքսներ՝ 10 վայրկյան տևող գրգռիչ հոսանքի պայմաններում (escapereaction), և թե՛ երկրորդային պայմանական ռեֆլեքսներ՝ ձայնային, լուսային, մաշկա-մեխանիկական և այլ կողմնակի գրգռիչների գործածության պարագայում, որոնք գործի են դրվում էլեկտրամաշկային գրգռումից 5 վայրկյան առաջ և գործում են վերջինիս իրական կամ հնարավոր ներգործման ամբողջ ժամանակ (avoidance reaction)։ Երկու թաթերի մասնակցությամբ առաջնային գործիքային պայմանական ռեֆլեքսի բարդ տարբերակի հիման վրա, երկրորդային պայմանական ռեֆլեքս մշակելու դեպքում, կողմնակի գրգռիչը միաժամանակ դառնում է ազդանշան՝ հոսանքն անջատող թաթի գործիքային ռեֆլեքսի համար և դասական առաջնային պայմանական ռեֆլեքսի ազդանշան՝ էլեկտրական հոսանքով գրգռվող թաթի համար։ Ռեֆլեքսներն արձանագրվում էին կիմոգրաֆով, երբեմն էլ էլեկտրաֆիզիոլոգիական տեխնիկայի օգնությամբ։

Մի կողմ թողնելով ռեֆլեքսների մշակման, մասնագիտացման ու կատարելագործման դժվարին ու բարդ դինամիկան՝ այստեղ կսահմանափակվենք տվյալ հաղորդման մասնավոր թեմայի վերաբերյալ հիմնական փաստերի գումարային շարադրանքով։

1. Երկու թաթերի մասնակցությամբ կատարվող բարդ պայմանական ռեֆլեքսների դեպքում՝ գրգռիչ հոսանքը անջատող թաթի վիրահատական դեաֆերենտացումը էական փոփոխություններ է առաջ բերում նրա կատարած ինչպես սովորական, նույնպես և, մանավանդ, ճշգրտային գործիքային պայմանական ռեֆլեքսների մեջ։ Վիրահատումից 10—15 օր հետո, երբ կենդանիները երեք անվնաս վերջույթներով լավ կանգնում և քայլում էին, դեաֆերենտացրած թաթի պայմանական ռեֆլեքսային շարժումն, ի պատասխան տարածության վրա գործող գրգռիչների, փաստորեն բացակայում է, իսկ նույն թաթի պայմանական ռեֆլեքսային շարժումներն ի պատասխան, մասնակից (պարտնյոր) թաթի էլեկտրամաշկային գրգռման, այնքան թույլ ամպլիտուդ ունենին, որ ի վիճակի չէին գրգռիչ հոսանքը անջատելու, ընդ որում խիստ անկայուն ու կարճատև էին։ Սակայն ժամանակի ընթացքում դեաֆերենտացված թաթի խանգարված պայմանական ռեֆլեքսները հետզհետե վերականգնում և բարելավվում են, ինչպես ի պատասխան երկրորդային ազդանշանների, նույնպես և մասնակից թաթի էլեկտրամաշկային գրգռման դեպքում, աստիճանաբար որոշակի մակարդակի և կայունության են հասնում և այդ ձևով մնում են մինչև կենդանու կյանքի վերջը (երբեմն 1,5—2 տարի), այնուամենայնիվ, մնալով կատարելության ու կայունության երկնատային մակարդակից զգալիորեն ցածր։ Դեաֆերենտացրած թաթը այդ փուլում ընդունակ է դառնում ի պատասխան և՛

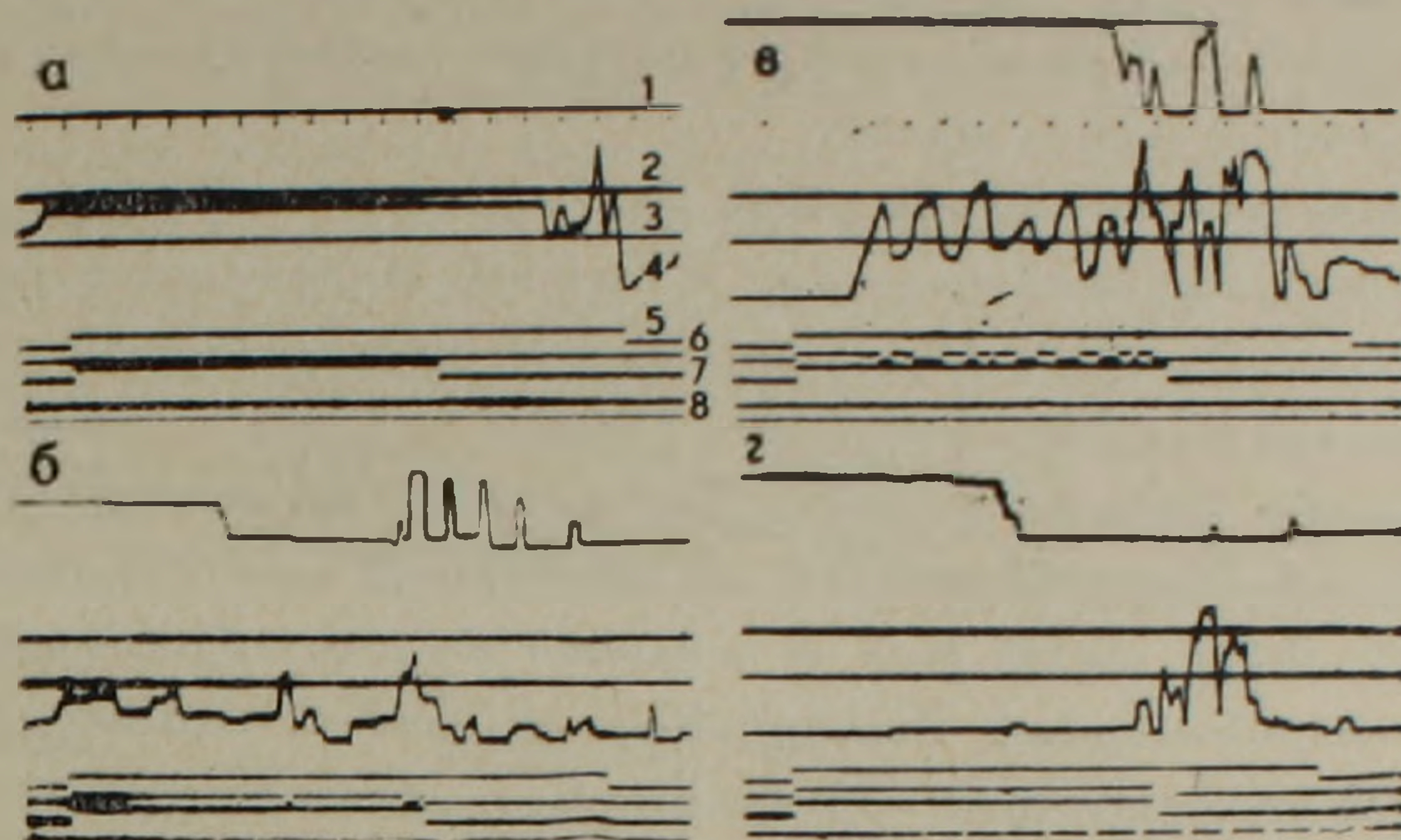
երկրորդային և՛, մանավանդ առաջնային, ազդանշանների հաճախ կատարելից ազդելի ամպլիտուդի կծկային շարժում, թեպետ անհավասար, ընդհատումներով, ոչ տեղական և որը միշտ չէ որ կենդանուն ազատում է ցավային գրգռումից (նկ. 1):



Նկ. 1. «Տրոյ» անունով շան մոտ դրամների վրա մշակած սովորական պայմանական ռեֆլեքսները՝ հոսանքն անջատող առջևի թաթի վիրահատական դեաֆերենտացումից առաջ (Ա և Բ) և հետո (Գ-գրգռելի 4-րդ, Դ—50-րդ, Ե—150-րդ, Ջ—300-րդ կիրառման դեպքում): Նշումներ. 1 — գրգռվող թաթի ռեֆլեքսը, 2 — գրգռիչ հոսանքի անջատման մակարդակը, 3 — հոսանքն անջատող թաթի ռեֆլեքսը, 4 — պայմանական ռեֆլեքսի շրջանի նիշը, 5 — ցավային գրգռի ստացման նիշը, 6 — գրգռիչ հոսանքի հնարավոր ներգործման շրջանի նիշը, 7 — ժամանակի նիշը վայրկյաններով: Ըստ Ա. Վ. Օվսաննիկովի փորձերի:

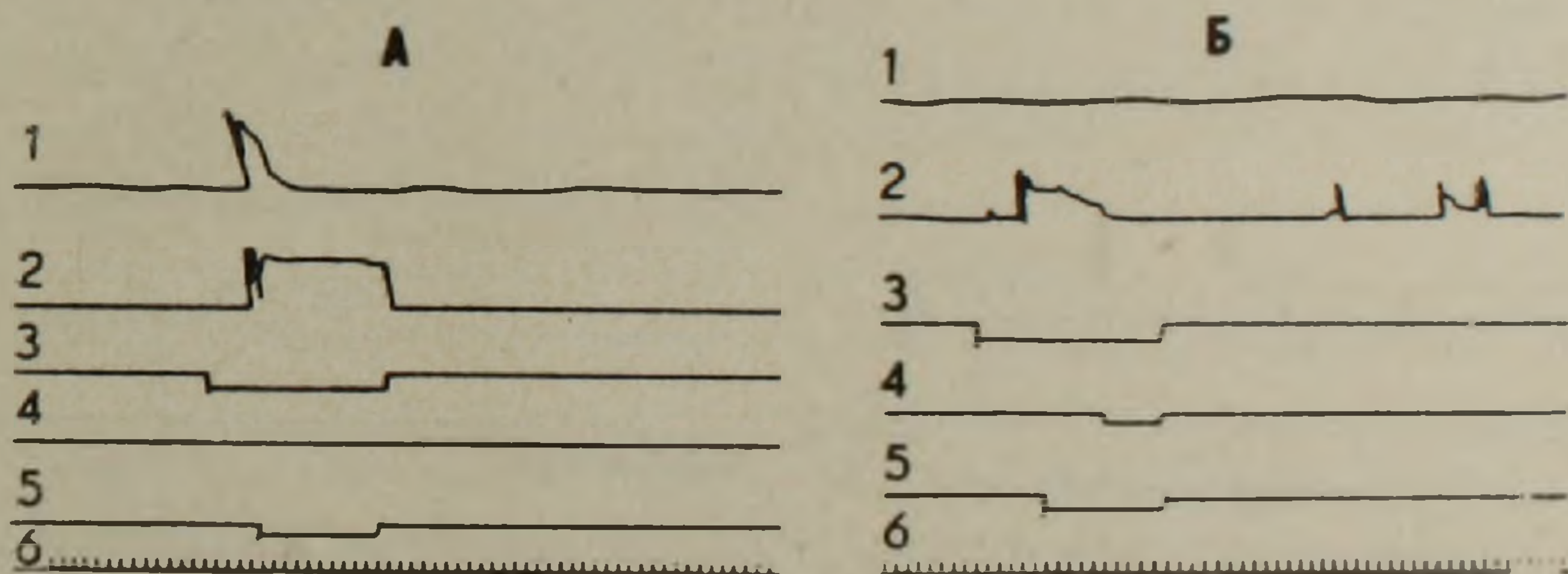
Կարևոր է նշել, որ գործիքային պայմանական ռեֆլեքսների առաջնային կամ սովորական տարբերակը 2—3 անգամ ավելի արագ է վերականգնվում և հասնում է կատարելության ու կայունության շատ ավելի բարձր մակարդակի, քան նրանց երկրորդային կամ ճշգրտային տարբերակը: «Անվտանգության գոտին», նախավիրահատման լայնության սահմաններում պահելու դեպքում՝ թաթի դեաֆերենտացումից հետո խորապես խախտված պայմանական ռեֆլեքսները որոշ ժամանակ դրսևորում են բարելավման միտում և թաթը կարճ ժամանակ պահում են այդ գոտում: Բայց կրկնվող, երկարատև և անխուսափելի ցավային գրգռումները նորից խիստ վատացնում են այդ պայմանական ռեֆլեքսները և համարյա հասցնում են նրանց կազմալուծմանը (նկ. 2): Հետաքրքիր է նշել, որ «անվտանգության գոտին» ելակետային լայնության համեմատությամբ 2—3 անգամ լայնացնելու դեպքում անհետացած ռեֆլեքսները կարող են նորից վերականգնեցվել և հասցվել կատարելության ու կայունության զգալի մակարդակի:

2. Այլ կենդանիների վրա կատարված փորձերի մի ուրիշ շարքում, որոնցում երկու թաթերի մասնակցությամբ նույնպիսի բարդ կոորդինացված առաջնային և երկրորդային պաշտպանական շարժական պայմանական ռեֆլեքսներ էին մշակված, վիրահատությամբ դեաֆերենտացված էին էլեկտրական հոսանքով գրգռվող թաթերը: Բացի այն, որ այդ թաթի էլեկտրագրգռման միջոցով առաջացրած առաջնային գործիքային պաշտպանական պայմանական ռեֆլեքսները անխուսափելիորեն անհետանում էին, նրա դեաֆերենտացումը ուներ և այլ հետևանքներ. ա) այդ վիրահատումից հետո՝ նրա կատարած վաղեմի դասական պաշտպանական պայմանական ռեֆլեքսները իսկույն ևեթ կամ շուտով անհետանում են՝ ի պատասխան ձայնային և շոշափողական պայմանական գրգռիչների ազդեցությանը (որը ըստ ամենայնի համապատասխանում է նախկին տվյալներին [13, 20]: բ) Բավարար վիճակում պահպանվում են գրգռիչ հոսանքը կծկման միջոցով անջատող մասնակից թաթի կատարած երկրորդային գործիքային պաշտպանական պայմանական ռեֆլեքսները՝ ի պատասխան ձայնային ու շոշափուման գրգռիչների: Նրանք ունեն փոքր ինչ ավելի ցածր ամպլիտուդ ազդելի տեղական լատենտ շրջան և պակաս կայուն էին (նկ. 3): Ուշա-



Նկ. 2. «Լիլ» անունով շան մոտ զույգների վրա մշակած ճշգրտային պայմանական ռեֆլեքսները հոսանքն անջատող առջևի թաթի վիրահատական դեաֆերենտացումից առաջ (ա) և հետո (բ-գրգռիչի 3-րդ, գ—115-րդ, դ—315-րդ կիրառման դեպքում)։ Նշումներ. 1—գրգռող թաթի ռեֆլեքսը, 2-ի և 3-ի միջև ժամանակահատվածի գոտին, 4—հոսանքն անջատող թաթի ռեֆլեքսը, մնացածներն ինչպես նկ. 1-ի վրա։

գրավ է, որ մաշկի շոշափական գրգռման հարուցած պայմանական ռեֆլեքսները այդ դեպքում ավելի լավ պահպանվեցին, քան ձայնային գրգռման ազդեցության տակ առաջացածները։ Սակայն, ժամանակի ընթացքում, երկու գրգռողիչներին ի պասուառիան առաջացած պայմանական ռեֆլեքսները սկսեցին

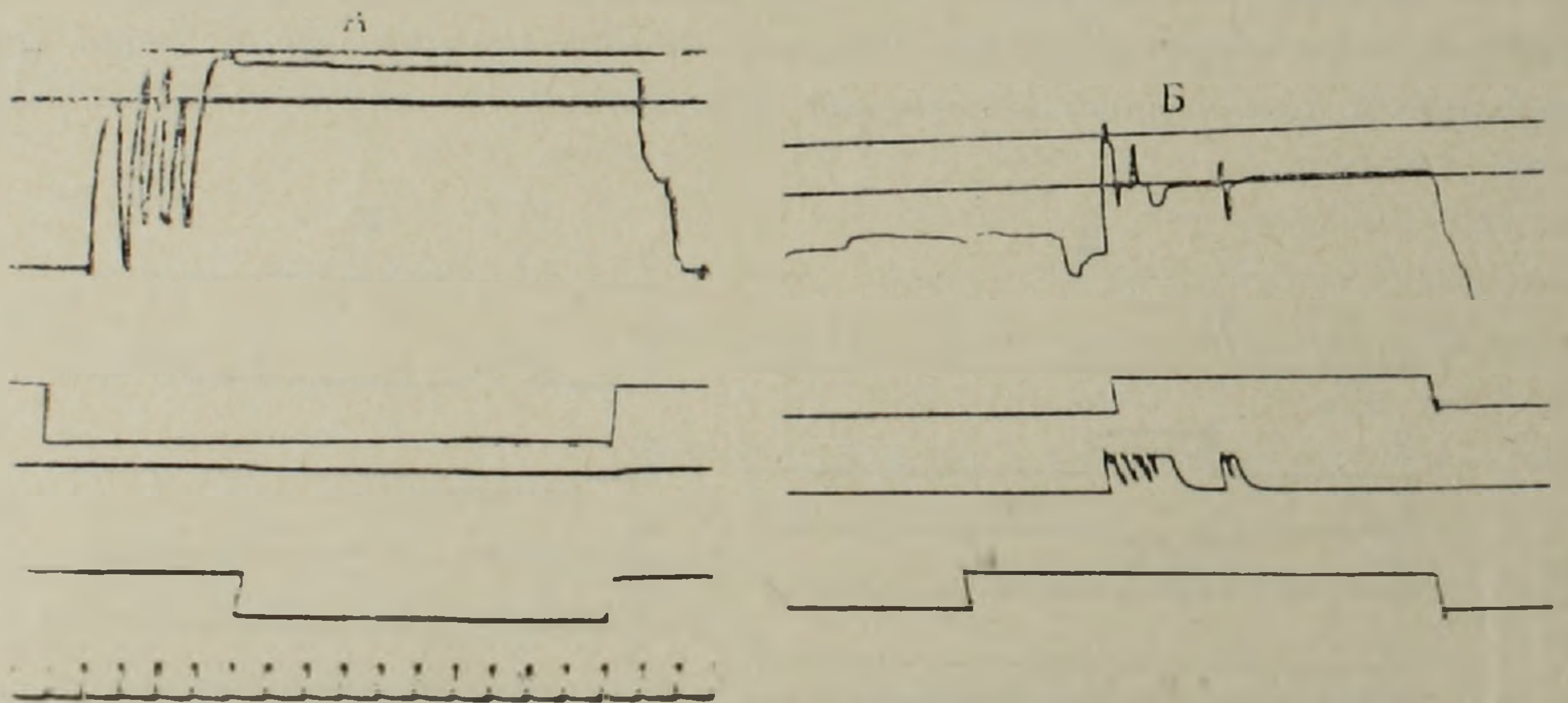


Նկ. 3. «Տրուսիսա» անունով շան պայմանական ռեֆլեքսը՝ գրգռվող հետևի թաթի դեաֆերենտացումից առաջ (Ա) և հետո (Բ)։ Նշումներ. 1—հետևի գրգռվող թաթի ռեֆլեքսը, 2—հոսանքն անջատող առջևի թաթի ռեֆլեքսը, 3—պայմանական գրգռման նիշը, 4—ցավի գրգռի ստացման նիշը, 5—հոսանքի հնարավոր գործողության շրջանի նիշը, 6—ժամանակի նիշը վայրկյաններով։ Ըստ Մ. Ե. Իոֆեի և Մ. Ի. Սամոյլովի փորձերի։

հետզհետե թուլանալ, դառնալ պակաս կայուն ու կանոնավոր և 2—3 ամիս անց զործնականորեն անհետացան։ Մեր ստացած արդյունքները ուշագրավ են այնքանով, որ էապես տարբերվում են Յամամոտոի փորձերի արդյունքներից, որոնցում թաթերից մեկի դեաֆերենտացումից հետո նրա կատարած երկրորդային գործիքային պաշտպանված պայմանական ռեֆլեքսները չէին անհետանում։ Ուշադրության արժանի է այն փաստը, որ ձայնային և շոշափական պայմանական գրգռիչների ազդեցության տակ առաջացած երկրորդային գործիքային պաշտպանական ռեֆլեքսների համարյա լիովին անհետանալուց հետո, դեաֆերենտացված շների չվիրահատված թաթերից մեկի կամ մաշկի մի այլ

մասի էլեկտրագրգռումը առաջ է բերում անհետացած պայմանական ռեֆլեքսների լիովին վերականգնում, որոնք բավական ժամանակ պահպանվում են և ապա հետզհետե կրկին մարում:

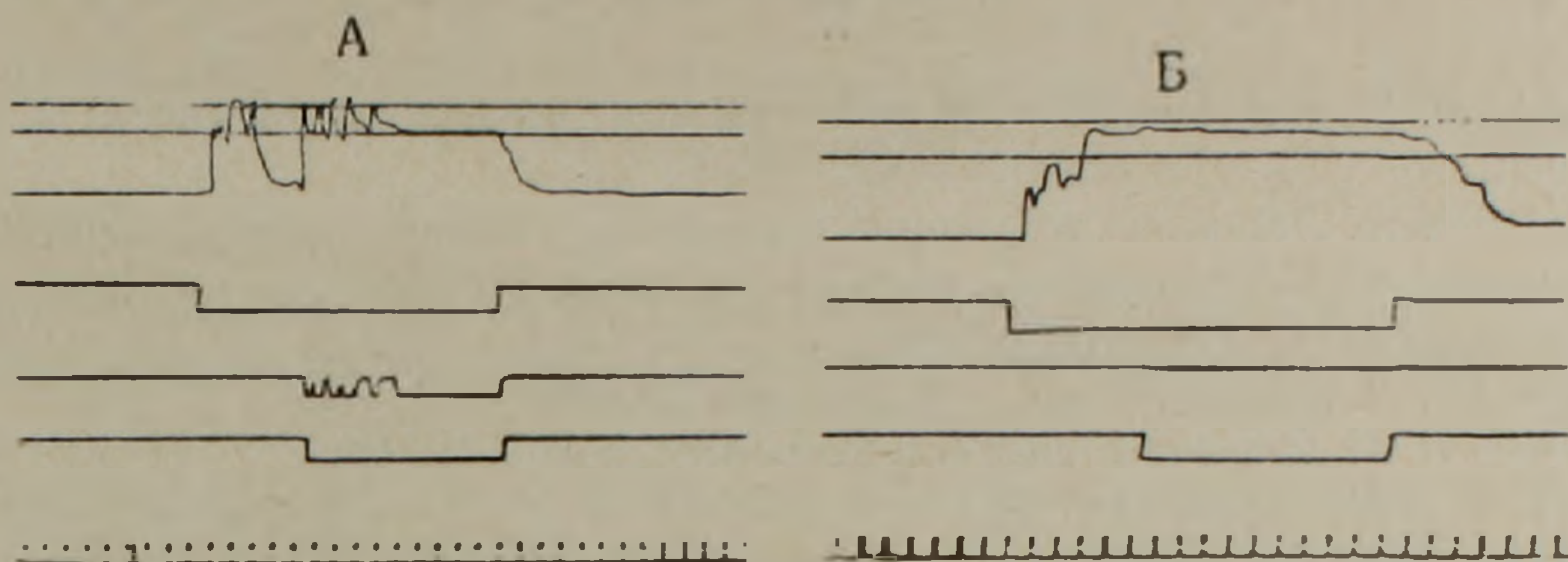
3. Նախորդ փորձաշարքերի շների մի մասի վրա՝ նախքան նրանց թաթերի վիրահատական դեաֆերենտացումը, և հասուկ փորձաշարքի բազմաթիվ այլ շների վրա ուսումնասիրել ենք պայմանական ռեֆլեքսների կատարող թաթերի սուանձին մասերի դեաֆերենտացման, ինչպես նաև այլ տեսակի ռեցեպցիաների առանձնակի և ժամանակավոր ֆունկցիոնալ անջատման հետևանքները: Փորձերի արդյունքներից հետևում է, որ գործիքային պաշտպանական պայմանական ռեֆլեքսների ավելի խոր ու տևական փոփոխությունները կատարվում են հոդերի աֆերենտացման ֆունկցիոնալ անջատման ժամանակ՝ նրանց խոռոչները նովոկաինիզացնելու միջոցով: Այս փոփոխությունները զգալի են նույնիսկ գործիքային պայմանական ռեֆլեքսների պարզունակ տարբերակի դեպքում: Այդ ռեֆլեքսների ճշգրտային տարբերակում՝ հոդերի նովոկաինիզացման հետևանքով տեղի ունեցող նրանց փոփոխությունները նույնիսկ «անվտանգության գոտու» զգալի լայնության ժամանակ (8—10 սմ) հասնում են ավելի մեծ խորության, իսկ այդ գոտու փոքր լայնության դեպքում հոդերի նովոկաինիզացումը առաջացնում է ռեֆլեքսների շատ խոր ու երկարատև փոփոխություններ (նկ. 4):



Նկ. 4. «Մուկ» անունով շան ճշգրտային պայմանական ռեֆլեքսները՝ հոսանքն անջատող առջևի թաթի արմունկի հոդի նովոկայինիզացումից առաջ (Ա) և հետո (Բ): Նշումներ. 1-ի և 2-ի միջև «անվտանգության գոտի», 3—հոսանքն անջատող թաթի ռեֆլեքսը, 4—պայմանական գրգռման նիշ, 5—ցավի գրգռող ստանալու նիշը, 6—հոսանքի հնարավոր գործողության շրջանի նիշը, 7—ժամանակի նիշը վայրկյաններով: Ըստ Ն. Փ. Ստուլի փորձերի:

Ուշագրավ է, որ հոդի կրկնակի նովոկայինիզացումը մի շարք հաջորդական փորձերի ընթացքում հանգեցնում է պայմանական ռեֆլեքսների հետզհետե ուժեղացող հետագա վատթարացման: Ի պատասխան ազդանշանային գրգռոիչների ներգործության՝ շարժումները դառնում են քառսային, զգալիորեն կրճատվում է «անվտանգության գոտում» գտնվելու ժամանակը, որունումային շարժումները կատարվում են այդ գոտուց բարձր կամ ցածր, նրանց արդյունավետությունը խստորեն նվազում է և այլն: Թաթի բարձիկների նովոկայինիզացումը նկատելի ազդեցություն չի գործում նրա կատարած պայմանական ռեֆլեքսների վիճակի վրա (նկ. 5Ե): Պայմանական ռեֆլեքսների վի-

ճակի վրա ղգալի ազդեցություն է գործում փորձի շների սովորական դիրքի փոփոխումը՝ նրանց փափուկ ձգափուկերով կախելու միջոցով, ինչպես նաև հատուկ մետաղյա սարքի մեջ կոշտ ֆիքսելու պայմաններում, որի պատճառով նրանք ղուրկ են ֆրոնտալ (ճակատային) և սագիտալ (երկարական) հարթություններում տատանվելու հնարավորությունից, սակայն յուրաքանչյուր վերջույթով կարող էին օգտվել տեղական շարժումներ կատարել:



Նկ. 5. «Ֆոմկա» անունով շան ճշգրտային պայմանական ռեֆլեքսները: Սարքի մեջ ձգափուկերով կախված վիճակում ամրացնելու դեպքում (Ա) և հոսանքն անջատող թաթի ներքանը նովոկայինիզացնելուց հետո (Բ): Նմուշները նույնն են, ինչ որ նկ. 4-ում: Ըստ Ն. Ի. Ստուլի փորձերի:

Պայմանական ռեֆլեքսներն այս փորձերում խիստ խախտվում էին ոչ միայն երկրորդային ազդանշանների այլև հենց թաթերի անմիջական էլեկտրամանական ռեֆլեքսների անհետացմանը: Ուշագրավ է, որ նույնիսկ այս փորձերը խորացնում էին այդ խախտումները և գործնականորեն հանգեցնում պայմանական ռեֆլեքսների անհետացմանը: Ուշագրավ է, որ նույնիսկ այս փորձերից հետո, փորձասեղանների վրա՝ կենդանիների սովորական կեցվածքի պարապանքում կատարվող առաջին իսկ փորձերում, բոլոր պայմանական ռեֆլեքսները դրսևորվում են իրենց բնական տեսքով և կատարելությամբ: Տեսողական ռեցեպցիայի անջատումը առաջին փորձի ընթացքում նկատելի ազդեցություն է գործում պայմանական ռեֆլեքսների վիճակի վրա, մանավանդ՝ ճշգրտային նրանց տարատեսակի վրա, սակայն հետագա փորձերում՝ տվյալ ռեցեպցիայի կրկնակի անջատումների դեպքում այդ ռեֆլեքսները մեծ փոփոխություններ չէին կրում:

Նշված փաստերը համադրելիս այն տպավորությունն է ստացվում, որ կամուրջի շարժումների առավել հարիւր մոդելը հանդիսացող այդ ռեֆլեքսների կատարման գործում բոլոր ռեցեպտորներից առավել կարևոր դեր են խաղում հոդային ռեցեպտորները, մի հետևություն, որը համահնչյուն է տվյալ հարցի վերաբերյալ ժամանակակից մի շարք այլ հետազոտողների փաստերին ու եզրակացություններին [11, 15, 16]:

Ներկա հակիրճ հաղորդումն ավարտենք այն ընդհանուր եզրակացությամբ, որ թաթերի ընդհանուր կամ մասնակի դեաֆերենտացումը այնքան ավելի ծանր ու երկարատև է նրանց կողմից կատարվող պայմանական ռեֆլեքսների համար, որքան այդ ռեֆլեքսներն ավելի բարդ են ու ճշգրիտ: Դասական պայմանական ռեֆլեքսների արագ, իսկ գործիքային պայմանական ռեֆլեքսների դանդաղ անհետացումը դրանք կատարող թաթի վիրահատական դեաֆերենտացման դեպքում, մենք հակված ենք բացատրելու այդ ռեֆլեքսներից յուրա-

քանչյուրի աղեղի ֆունկցիոնալ կառուցվածքի այն առանձնահատկություններով, որոնք նշվել են մեր նախկին հրապարակումներում:

ՍՍՀՄ ԴԱ բարձրագույն նյարդային գործունեության և
նեյրոֆիզիոլոգիայի ինստիտուտ

Գ Ր Ա Կ Ա Ն Ո Ւ Թ Յ Ո Ւ Ն

1. Иоффе М. Е., Самойлов М. И. Журнал высшей нервной деятельности, 3, стр. 487, 1971.
2. Клод Бернар. Лекции по физиологии и патологии нервной системы, С.-П., 1964.
3. Конорский Ю. Интегративная деятельность мозга, М., 1970.
4. Овсянников А. В. Диссертация, 1967.
5. Павлов И. П. Полное собрание трудов, том. III, 1949.
6. Сеченов И. М. Избранные философские и псих. произ. М., 1947.
7. Стуль Н. И. Диссертация, 1967.
8. Berman A. I. J. comp. physiol. a. psychol., 56, 1012, 1963.
9. Buchwald I. S., Standish M., Eldred K. Exper. Neurol. 9, 372, 1964.
10. Lassek A. M. J. Neuropathol. a. exper. neurol., 12, 83, 1953.
11. Levitt I. a. Levitt M. Exper. Neurol., 22, 259, 1968.
12. Magnuss R. Körperstellung, Berlin, 1924.
13. Martino G. I. J. Neurophysiol., 2, 173, 1939.
14. Munk H. Über die Funktionen von Hirn, u. Rückenmark, Berlin, 1909.
15. Rose I. E. a. Mountcastle V. B. Hand. of physiol. Sect. I, Neurophysiol., I, 367 1959.
16. Scoglund S. Acta physiol. d'Scandinavica, 124, Suppl. 36, 1956.
17. Sherrington Ch. J. Physiol., 17, 211, 1894.
18. Taub E. a. Berman A. J. J. comp. a. physiol. psychol., 56, 1012, 1963.
19. Twitchell T. E. J. Neurophysiol., 17, 239, 1954.
20. Yamamoto Ch. Tohoku J. Exper. med. 72, 83, 1960.