

УДК 612.288

<https://doi.org/10.23888/HMJ202193377-386>

Влияние исходной величины подкрепления на физиологические показатели условного дыхательного рефлекса

Ю. Ю. Бяловский[✉], И. С. Ракитина

Рязанский государственный медицинский университет имени академика И.П. Павлова, Рязань, Российская Федерация

Автор, ответственный за переписку: Юрий Юльевич Бяловский, b_uu@mail.ru

АННОТАЦИЯ

Обоснование. Большинство исследований, посвященных изучению роли подкрепления в формировании адаптивного поведения, было выполнено на животных. Вместе с тем, такая экспериментальная модель как условный дыхательный рефлекс на резистивную нагрузку недостаточно исследован, хотя безусловный рефлекс на дополнительное сопротивление дыханию, на базе которого формируется условный — это стабильная реакция, имеющая четкие количественные критерии оценки, а сам условный рефлекс относительно прочен, легко нормируется, с трудом угашается и не требует соблюдения целого ряда методических условий.

Цель. Изучение влияния исходной величины подкрепления на физиологические показатели условного дыхательного рефлекса на увеличенное сопротивление дыханию.

Материалы и методы. Работа проведена на людях обоего пола в количестве 16 человек, в возрасте от 18 до 44 лет, практически здоровых. Безусловный раздражитель предъявлялся в четырех градациях внешнего сопротивления дыханию — 11; 28; 54; 76 см вод. ст. • л/с. Условный рефлекс формировался по типу классического, время действия условного раздражителя не было фиксировано и его окончание совпадало с окончанием действия безусловного раздражителя, период изолированного действия условного сигнала — 10 с. В качестве физиологических параметров изучались вентиляторные и моторные показатели дыхания, временные параметры условной реакции.

Результаты. Влияние безусловного раздражителя на величину дыхательного объема после сочетания у всех испытуемых, зависело от абсолютных величин подкрепления, применяемых в данном сочетании и было слабо связано с исходным значением фактора подкрепления. В ещё более значительной степени влияние величины внешнего сопротивления дыханию, применявшегося в данном сочетании, отмечено на такие показатели как внутриротовое давление вдоха и выдоха после сочетания; роль исходной величины подкрепления в динамике данных показателей не была подтверждена.

Выводы. Наиболее «чувствительными» к действию исходной величины резистивной нагрузки оказались временные параметры условного дыхательного рефлекса — латентный период и время условной реакции; заметно изменялись показатели «вентиляторного» и «моторного» выходов системы внешнего дыхания, очень небольшую динамику имели спирометрические параметры и практически не изменялись капнографические показатели. Динамика показателей условного дыхательного рефлекса на повышенное внешнее сопротивление дыханию позволяет выделить группы признаков, имеющие наибольшую семантическую значимость для оценки системообразующей и дискриминирующей роли исходной градации подкрепляющего фактора.

Ключевые слова: *исходная величина подкрепления, условный дыхательный рефлекс, резистивная дыхательная нагрузка, функциональная система дыхания*

Для цитирования:

Бяловский Ю. Ю., Ракитина И. С. Влияние исходной величины подкрепления на физиологические показатели условного дыхательного рефлекса // Наука молодых (Eruditio Juvenium). 2021. Т. 9, № 3. С. 377–386. <https://doi.org/10.23888/HMJ202193377-386>.

<https://doi.org/10.23888/HMJ202193377-386>

The influence of the initial reinforcement value on physiological parameters of conditioned respiratory reflex

Yuriy Yu. Byalovskiy✉, Irina S. Rakitina

Ryazan State Medical University, Ryazan, Russian Federation

Corresponding author: Yuriy Yu. Byalovskiy, b_uu@mail.ru

ABSTRACT

BACKGROUND: Most of the studies of the role of reinforcement in the formation of adaptive behavior were performed on animals. At the same time, such an experimental model as a conditioned respiratory reflex to resistive load, has not been sufficiently studied, although an unconditioned reflex to additional resistance to breathing, on the basis of which a conditioned one is formed, is a stable reaction that has clear quantitative evaluation criteria, and the conditioned reflex itself is relatively strong, easily normalized, reluctantly extinguished and does not require observance of a number of methodological conditions.

AIM: To study the influence of the initial value of reinforcement on the physiological parameters of the conditioned respiratory reflex.

MATERIALS AND METHODS: The work was carried out on people of both genders, 16 people, aged 18 to 44, practically healthy. The unconditioned stimulus was applied in four gradations of external respiratory resistance: 11; 28; 54; 76 cm water • l/sec. The conditioned reflex was formed by the classic type, the duration of application of the conditioned stimulus was not fixed and its end coincided with the end of the action of the unconditioned stimulus, the period of the isolated action of the conditioned signal was 10 sec. As physiological parameters, we studied the ventilatory and motor parameters of respiration, the temporal parameters of the conditioned reaction.

RESULTS: The influence of the unconditioned stimulus on the value of the tidal volume after the combination in all subjects depended on the absolute reinforcement values used in this combination, and was weakly connected with the initial reinforcement value. The influence of the external resistance on breathing used in this combination was significantly higher on such parameters as intraoral pressure of inspiration and expiration; the role of the initial reinforcement value in the dynamics of the given parameters was not confirmed.

CONCLUSIONS: Most “sensitive” to the action of the initial value of the resistive load were the temporal parameters of the conditioned respiratory reflex — the latent period and the time of the conditioned reaction; the parameters of the “ventilatory” and “motor” outputs of the external respiration system changed noticeably, the spirometric parameters showed very little dynamics, and the capnographic parameters practically did not change. The dynamics of the parameters of the conditioned respiratory reflex to increased external respiratory resistance permits to single out groups of signs that have the greatest semantic significance for evaluation of the system-forming and discriminating role of the initial gradation of the reinforcement factor.

Keywords: *initial reinforcement value, conditioned respiratory reflex, resistive respiratory load, functional respiratory system*

For citation:

Byalovskiy Yu. Yu., Rakitina I. S. The influence of the initial reinforcement value on physiological parameters of conditioned respiratory reflex. *Science of the young (Eruditio Juvenium)*. 2021;9(3):377–386. <https://doi.org/10.23888/HMJ202193377-386>.

Обоснование

Любой приспособительный поведенческий акт носит целенаправленный характер, то есть обеспечивает достижение организмом результата, формирующего нормальную жизнедеятельность и адекватное приспособление к факторам окружающей среды. Поведение представляет континуум отдельных результативных «квантов», причем результат деятельности каждого «кванта» поведения удовлетворяет определенную биологическую или социальную потребность человека [1]; в связи с этим осуществляется постоянное формирование и устранение функциональных систем, обеспечивающих достижение таких результатов.

В качестве основного методического приема исследования механизмов формирования и устранения функциональных систем организма в зависимости от величины подкрепления, использовалась предложенная А.Ф. Беловым [2], методика хронического ступенчатого изменения величины подкрепления. Методическое изящество данного приема несомненно: он позволил значительно растянуть во времени динамику переходного процесса по сравнению с острым угашением; кроме того, он давал возможность получить физиологический материал, пригодный для использования методов дисперсионного факторного анализа, и, что особенно важно, позволил оценить динамику формирования новой адаптивной деятельности при изменении интенсивности подкрепляющего фактора. Исследования научной школы профессора А.Ф. Белова, и др. [3, 4] показали необходимость изначального выравнивания интенсивности подкрепления каждого животного по биологической значимости. Нельзя не учитывать и данные многочисленных исследований инструментальных реакций, подтвердивших роль исходной величины подкрепления как «фактора научения» в становлении свойств инструментального рефлекса [5]. Вышеизложенное, со всей очевидностью, ставит задачи, во-первых, по изучению свойств функциональных систем, формируемых при различных исходных величинах подкрепления (для

понимания роли подкрепления в становлении и функционировании системы); и, во-вторых, используя эти свойства, приблизиться к адекватной стандартизации подкрепляющего фактора и параметризации достигаемого полезного результата. Одной из попыток в реализации последней задачи можно считать нашу разработку по биологической стандартизации величины резистивной нагрузки, используя динамику функционального состояния испытуемого [6]. Следует отметить, что к числу методических достоинств использования способа варьирования исходной величины (как аналога подачи на вход изучаемой системы дозированных возмущающих воздействий), необходимо отнести и возможность использования для описания системы адекватного математического аппарата.

Большинство исследований, посвященных изучению роли подкрепления в формировании адаптивного поведения, было выполнено на животных, преимущественно в рамках положительного пищевого (реже оборонительного) рефлекса [7]. Вместе с тем, такая экспериментальная модель как условный дыхательный рефлекс на резистивную нагрузку недостаточно исследован, хотя, на наш взгляд, имеет ряд методологических преимуществ. Последние обусловлены тем, что, во-первых, безусловный рефлекс на дополнительное сопротивление дыханию, на базе которого формируется условный — это стабильная, обусловленная преимущественно нервными механизмами реакция, имеющая четкие количественные критерии оценки; во-вторых, сам условный рефлекс на резистивную нагрузку относительно прочен, легко нормируется и с трудом угашается и, в-третьих, для его формирования не требуется ряда методических условий (например, нормирования доминирующей потребности, суточной стандартизации мотивационного уровня), а техническое осуществление методики несложно.

Цель — изучение влияния исходной величины подкрепления на физиологические показатели условного дыхательного рефлекса.

Материалы и методы

Работа проведена на людях обоего пола в количестве 16 человек, в возрасте от 18 до 27 лет, практически здоровых. При проведении исследования соблюдались принципы надлежащей клинической практики. В ходе безусловно-рефлекторной серии исследований проводился отбор контингента испытуемых, «введение» испытуемых в экспериментальный режим, регистрация основных показателей, индивидуально-типологическое тестирование и биологическая стандартизация подкрепляющего фактора, т. е. расчет «рабочих» величин резистивной нагрузки по каждому из испытуемых, использовавшихся далее в условно-рефлекторном эксперименте. Безусловный раздражитель предъявлялся в четырех градациях внешнего сопротивления дыханию: I — 11; II — 28; III — 54; IV — 76 см вод. ст. • л/с, с помощью устройства, позволявшего дистанционно дозировать резистивную нагрузку [6]; в качестве меры интенсивности действия нагрузки использовалось время (в секундах) предъявления подкрепления. Исследования проводились по условно-рефлекторной дыхательной методике [8]; условным сигналом являлся тон частотой 1000 Гц, интенсивностью 20 Дб над порогом слышимости. Условный рефлекс формировался по типу короткоотставленного, время действия условного раздражителя не было фиксировано и его окончание совпадало с окончанием действия безусловного раздражителя, период изолированного действия условного сигнала — 10 сек. Критерием выработки условного дыхательного рефлекса являлось появление условно-рефлекторной реакции, что у большинства испытуемых обнаруживалось к 4–7 сочетанию. В качестве физиологических показателей условного дыхательного рефлекса на повышенное сопротивление дыханию, в исследованиях регистрировали: 1 — пневмотахометрический индекс (ПТИ) — соотнесенные объемные скорости вдоха и выдоха (л/с) в различные фазы условной реакции; 2) парциальное давление углекислого газа выдыхаемого

воздуха в различные фазы условной реакции (в мм рт. ст.); 3) дыхательный объем (по данным спирограммы) — в мл, в различные фазы условного рефлекса; 4) внутриротовое давление вдоха и выдоха — снималось в подмасочном пространстве, измерение и регистрация в см вод. ст. в различные фазы условной реакции; 5) временные параметры условной реакции — латентный период, время условной реакции, время действия резистивной нагрузки, время компенсации выходных параметров после снятия нагрузки, межсигнальный интервал — измерялись в секундах (время компенсации соответствовало периоду восстановления значений параметров системы к исходному уровню по окончании действия нагрузки; прочие временные показатели измерялись известным способом). Выбор вышеуказанного набора регистрируемых параметров обусловлен возможностью адекватной аппроксимации моторного и вентиляторного выходов системы дыхания при реализации резистивной нагрузки [9]. Для регистрации физиологических показателей применялась серийная аппаратура (спироанализатор Spirolab III SpO₂, компьютерный ультразвуковой спирограф Spiro Scout, чувствительные дифференциальные манометры, устройства регистрации и др.). В качестве статистического инструментария использовался пакет прикладных программ Statistica фирмы Stat Soft Inc. (США), версия 19.03 для персонального компьютера.

Результаты и их обсуждение

Выясняя роль исходной величины подкрепления в становлении исходного состояния организма, мы столкнулись с необходимостью, во-первых, изучить влияние собственно данной исходной величины (т.е. определенной градации внешнего сопротивления дыханию) на физиологические показатели формируемого условного рефлекса, и, во-вторых, определить роль исходной величины в последующей динамике показателей уже сформированного и переведенного на другую величину подкрепления условного рефлекса. Для решения этих

задач, мы были вынуждены использовать весьма вариабельную в порядке применения разных по величине безусловных раздражителей программу формирования и упрочения (на последующих шагах) условного дыхательного рефлекса, что подразумевало необходимость применения индивидуальной статистической обработки. Обработка полученных данных факторным анализом позволяла выяснить, какой процент изменения признака обусловлен данной величиной подкрепления. Для суждения о роли исходной величины подкрепления в формировании условного рефлекса, нас интересовало не только влияние фактора подкрепления, но и вклад разных градаций последнего, а также динамика признака при изменениях градации подкрепляющего фактора. С этой целью, в индивидуальной обработке данных, мы применяли особую форму математической обработки в виде дисперсионного факторного анализа с измерением парциальных показателей корреляционного отношения (η) между разными градациями подкрепляющего фактора.

Поскольку объем статистических показателей влияния изучаемого фактора в наших исследованиях был весьма значительным, для представления результатов мы использовали схемы, где интенсивность связей отражала силу влияния организованного фактора (величина подкрепления) на физиологические показатели условного дыхательного рефлекса. При этом организованный фактор включал два вида подкрепления: во-первых, это собственно исходная величина подкрепления (то есть градация фактора подкрепления, являвшаяся начальной при формировании условного рефлекса; у разных испытуемых различная), и, во-вторых, величина подкрепления, действующая на последующих шагах (то есть совокупность градаций резистивной нагрузки, действующих после исходной), выделение статистических связей влияния организованного фактора на изменения признака, осуществлялось нами в случае обнаружения их у испытуемых; при наличии только единичных достоверных связей, последние, с целью повыше-

ния достоверности выводов, в данном фрагменте работы не учитывались.

Анализ статистических показателей влияния повышенного сопротивления дыханию на динамику спирографических данных до дачи условного сигнала (рис. 1), не выявил достоверных изменения признака ни на уровне исходной, ни на уровне действующей на других шагах величине подкрепления, причем это было характерно для всех испытуемых. Достоверных изменений спирографических показателей во время изолированного действия условного сигнала как при формировании условного рефлекса на исходной величине, так и при переходе с исходной на меньшую или большую, не обнаруживалось, что свидетельствует о том, что спирографические показатели весьма слабо определяются параметрами подкрепления; следует отметить, что достоверное влияние текущего значения подкрепляющего фактора обнаружено нами лишь у 4 человек 25%.

Изменения спирографических показателей во время предъявления безусловного раздражителя, в значительной степени обусловлены величиной наличествующего подкрепления ($p_{\eta} < 0,999$) и мало зависят от исходной величины подкрепления; эти соотношения были характерны для всех испытуемых. Результаты, полученные при анализе капнографических данных всех испытуемых, были однородны в отношении полного отсутствия статистически значимых связей, которые отражали бы какое-либо влияние величин подкрепления (как исходной, так и последующих) на признак во все фазы условно-рефлекторного цикла.

Перейдем к анализу влияния подкрепления на спирографические и спирометрические показатели условного дыхательного рефлекса (рис. 2). Из данных, представленных на рисунке 2, видно, что величина дыхательного объема до предъявления условного сигнала испытывает влияние со стороны величины подкрепления только у 31% испытуемых, однако, это влияние обусловлено в основном действием исходной градации подкрепления



Рис. 1. Распределение статистических показателей силы влияния фактора подкрепления на спирометрические и капнографические показатели условного дыхательного рефлекса на повышенное сопротивление дыханию.

Примечание: p_{η} — вероятность ошибочного суждения о достоверном влиянии организованного фактора.

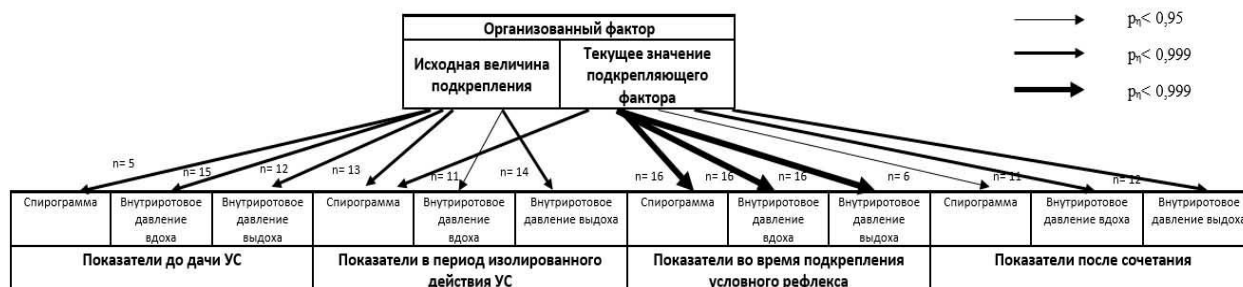


Рис. 2. Распределение статистических показателей силы влияния фактора подкрепления на спирометрические и спироманометрические показатели условного дыхательного рефлекса на повышенное сопротивление дыханию.

Примечание: p_{η} — вероятность ошибочного суждения о достоверном влиянии организованного фактора.

($p_{\eta} < 0,99$). При исследовании аналогичных статистических связей в отношении таких показателей как внутриротовое давление вдоха и выдоха до предъявления условного сигнала, нами было отмечено, что большинство испытуемых (соответственно 13 и 12 человек — 81,2% и 73%) имели такие связи. Существенно, что более тесную зависимость исходные значения давления вдоха и выдоха обнаруживали в отношении исходной величины подкрепления. Влияние подкрепления на величину дыхательного объема в период изолированного действия условного сигнала проявляется неоднозначно: наиболее выражено такое влияние на уровне исходной величины подкрепления; это влияние наиболее заметно в отношении заключительных шаговых градаций, что указывает на значение

фактора обучения (длительности формирования и упрочения условного дыхательного рефлекса). Если влияние исходной величины подкрепления на внутриротовое давление вдоха во время действия условного сигнала хорошо ощущается у большинства испытуемых ($p_{\eta} < 0,95$), то в отношении статистических показателей давления выдоха в период изолированного действия условного сигнала оно ещё более значительно ($p_{\eta} < 0,99$). Показатели условного дыхательного рефлекса на повышенное сопротивление дыханию во время дачи безусловного раздражителя практически не зависят от исходной величины резистивной нагрузки, а определяются ($p_{\eta} < 0,999$) величиной подкрепления, действующей в данном сочетании. По соотношению статистических связей между

действующим фактором подкрепления и показателями условного рефлекса после сочетания, все испытуемые составляли две группы, различающиеся силой и количеством таких связей, а именно — с преобладанием достоверных статистических показателей влияния величины подкрепления на показатели после сочетания (6 человек), и испытуемых, у которых эти связи не выражены (единичны). В целом, влияние безусловного раздражителя на величину дыхательного объема после сочетания у всех испытуемых, зависело от абсолютных величин подкрепления, применяемых в данном сочетании и слабо связано с исходным значением фактора подкрепления. В ещё более значительной степени влияние величины внешнего сопротивления дыханию, применявшегося в данном сочетании, отмечено на такие показатели как внутриротовое давление вдоха и выдоха после сочетания; роль исходной величины подкрепления в динамике данных показателей не была подтверждена.

Обратимся к анализу влияния подкрепления на временные показатели условного дыхательного рефлекса (рис. 3). При анализе статистических показателей влияния фактора подкрепления на основные временные показатели условного рефлекса — латентный период и время условной реакции, нами была выявлена довольно тесная статистическая связь ($p_{\eta} < 0,99$), характеризующая достоверное влияние исходной величины подкрепления на указанные параметры; это влияние в наибольшей степени проявляется между исходной и заключительными градациями величины подкрепления, что указывает на определенное значение продолжительности формирования условного рефлекса. У всех испытуемых отмечена тесная статистическая связь ($p_{\eta} < 0,999$) между величиной подкрепления, действующей в данном сочетании и временем действия безусловного раздражителя; исходная величина подкрепления на этот показатель практически не влияет.



Рис. 3. Распределение статистических показателей силы влияния фактора подкрепления на временные показатели условного дыхательного рефлекса на повышенное респираторное сопротивление.

Примечание: p_{η} — вероятность ошибочного суждения о достоверном влиянии организованного фактора.

Время компенсации дыхания прямо зависело от величины безусловного раздражителя, применявшегося в данном сочетании ($p_{\eta} < 0,99$); зависимость данного показателя от исходной величины подкрепления была мала и несущественна. Продолжительность межсигнального интервала у части испытуемых (6 человек) связана с величиной безусловного раздражителя, применяемого в сочетании ($p_{\eta} < 0,999$); статистической связи данного временного показателя с исходной величиной подкреп-

ления нам показать не удалось.

Исследование компонентов условного дыхательного рефлекса на внешнее повышенное сопротивление показало, что в разные фазы условного рефлекса, различные показатели испытывают неоднородное влияние со стороны исходной величины подкрепления, что позволяет говорить о специфике системообразующей и дискриминирующей роли данного фактора подкрепления. Изучая влияние исходной величины подкрепления на исходные

параметры рефлекса — вентиляторный (дыхательный объем, объемная скорость вдоха и выдоха) и моторный (внутриротовое давление вдоха и выдоха) компоненты, мы обнаружили, что у части испытуемых оно было обусловлено исходной градацией с достаточно большой силой. Эти данные свидетельствуют о том, что влияние исходной градации системообразующего фактора на основные выходные параметры системы внешнего дыхания, осуществляется в период, предшествующий действию пускового стимула, обуславливая состояние «предпусковой интеграции» [10], сложившейся при участии мотивационного возбуждения, обстановочной афферентации и извлеченной из памяти информации о прошлом опыте. Очень показательна реализация данной интеграции при включении пускового стимула: об этом свидетельствуют полученные нами факты высокой (по силе действия фактора) зависимости вентиляторных и моторных показателей системы дыхания у всех испытуемых в период изолированного действия условного сигнала от исходной величины подкрепления; весьма существенно, что это обнаруживалось и на фоне последующего изменения подкрепления (перехода на другие величины резистивной нагрузки через острое прерывистое угашение). Этот факт, по нашему мнению, свидетельствует о специфике стационарного состояния высшей нервной деятельности, формируемого исходной градацией резистивной нагрузки (в частности, высокую устойчивость), что, по видимому, обусловлено спецификой эмоционально-субъективного восприятия дополнительного сопротивления дыханию [11]. Действительно, «... обратная афферентация, возникающая от действия безусловного раздражителя, должна в точности соответствовать тому добавочному комплексу возбуждений афферентного аппарата, который входит в состав условного побуждения...» [10]. В принципе такое положение должно было бы вести к тому, что каждая величина подкрепления последующего шага (т.е. изменение интенсивности подкрепляющего фактора

после интеграции функциональной системы на исходной), должна была бы перераспределить структурно-функциональные связи между узловыми механизмами, в большей или меньшей мере нивелировав влияние со стороны исходной градации резистивной нагрузки. Однако, применительно к нашим данным, дело обстоит как раз наоборот — влияние фактора исходного подкрепления по ряду показателей, даже на 3–4 шаге более существенно, нежели влияние текущего подкрепления. Это заставляет задуматься о специфике оценочной функции акцептора результатов действия: поскольку, оценка реального результата на всех величинах подкрепления проводится акцептором, сформированным на начальной величине резистивной нагрузки, решающим моментом в дальнейшем будет процесс нормирования исходной энграммы акцептора и совокупность факторов, обеспечивающих его. Исходное состояние акцептора по принципу опережения формирует у организма определенный уровень предпусковой интеграции, выражающий готовность к тому или иному типу реагирования [12]. Факт наличия выраженного влияния исходной величины подкрепления на временные показатели условной реакции — латентный период и время условной реакции свидетельствует о специфике реализации ряда узловых механизмов — принятия решения и начала выполнения программы [13] в зависимости от исходного состояния акцептора результатов действия.

Анализ представленного материала показал, что влияние исходной величины подкрепления на физиологические показатели условного дыхательного рефлекса неоднозначно: некоторые признаки оказались очень «чувствительными» к изменениям исходной градации, другие показатели испытывали выраженное влияние текущего значения резистивной нагрузки, третьи — вообще не изменялись под действием организованного фактора. Так, нами показана полная «нечувствительность» капнографических признаков к действию как исходной, так и текущей нагрузки — факт, который можно объяснить целым

рядом причин: изокапническим типом реализации резистивных дыхательных нагрузок [14] и «...отсутствием существенного влияния хеморецептивной стимуляции на ощущения, связанные с затруднением дыхания на добавочное сопротивление» [15]. Влияние текущего (применяемого в данном сочетании) значения резистивной нагрузки на показатели условного рефлекса во время предъявления безусловного раздражителя, по нашему мнению, связано с особенностями паттерна условной реакции, являющегося, по сути, реализацией соответствующего безусловного рефлекса. На основании динамики этих показателей, можно выделить группы признаков, имеющие наибольшую информационную значимость для оценки системообразующей и дискриминирующей роли исходной градации подкрепляющего фактора.

Выводы

1. Показано влияние исходной величины подкрепления на различные компо-

ненты условного дыхательного рефлекса на добавочное сопротивление дыханию; отмечается неоднородность такого влияния между разными показателями и фазами условной реакции.

2. Наиболее «чувствительными» к действию исходной величины резистивной нагрузки оказались временные параметры условного дыхательного рефлекса — латентный период и время условной реакции; заметно изменялись показатели «вентиляторного» и «моторного» выходов системы внешнего дыхания, очень небольшую динамику имели спирометрические параметры и практически не изменялись капнографические показатели.

3. Динамика показателей условного дыхательного рефлекса на повышенное внешнее сопротивление дыханию позволяет выделить группы признаков, имеющие наибольшую семантическую значимость для оценки системообразующей и дискриминирующей роли исходной градации подкрепляющего фактора.

Список источников

1. Судаков К.В. Теория функциональных систем. М.; 1996.
2. Лапкин М.М., Бяловский Ю.Ю., Козеевская Н.А. Рязанский физиолог Российского масштаба (к 90-летию со дня рождения А.Ф. Белова) // Российский медико-биологический вестник имени академика И.П. Павлова. 2019. Т. 27, № 4. С. 546–549.
3. Лапкин М.М. Характеристика физиологических и поведенческих показателей положительного пищевого и дифференцировочного рефлекса у кошек при уменьшении величины подкрепления. Дис... канд. мед. наук. М.; 1985.
4. Шилин А.А. Характеристика поведенческих и физиологических показателей при рассогласовании, вызванном ступенчатым изменением пищевого подкрепления. В кн.: Системный подход в изучении интегративной деятельности мозга: сборник научных трудов. Рязань; 1980. С. 33–39.
5. Смирнитская И.А. Павловско-инструментальный перенос и система, управляющая поведенческим выбором. В кн.: XIX международная научно-техническая конференция «Нейроинформатика–2017»: сборник научных трудов. М.; 2017. С. 123–131.
6. Бяловский Ю.Ю., Булатецкий С.В. Физиологические механизмы резистивного дыхания человека. Воронеж: РИТМ; 2018.
7. Латанов А.В. Высшая нервная деятельность: классика современной нейробиологии // Журнал высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова. 2018. Т. 68, № 4. С. 397–403. doi: 10.1134/S004446771804007X
8. Зайченко О.Е. Физиологические закономерности формирования условных рефлексов, их разновидности. В кн.: Шаг в науку: сборник статей по материалам III научно-практической конференции института естество-
- знания и спортивных технологий. М.; 2019. С. 311–313.
9. Lin S.-L., Chang H.-C., Wu C.-L. Simulation of mechanical resistive loading on an optimal respiratory control model with added dead space and CO₂ breathing // Applied Mathematical Modelling. 2017. Vol. 47. P. 796–810. doi: 10.1016/j.apm. 2016.10.029
10. Анохин П.К. Философские аспекты теории функциональной системы. Избранные труды. М.: Наука; 1978.
11. Урюмцев Д.Ю. Функциональная организация системы внешнего дыхания при слабом дополнительном респираторном сопротивлении. Дис. ... канд. мед. наук. Новосибирск; 2016.
12. Рапша П.С. Обзор учения о высшей нервной деятельности И.П. Павлова. В кн.: Научное сообщество XXI века: сборник научных трудов по материалам VI Международной научно-практической конференции. М.; 2020. С. 89–93.
13. Хадарцев А.А., Еськов В.М., Фудин Н.А., и др. Теория функциональных систем П.К. Анохина, К.В. Судакова с позиций теории хаоса и самоорганизации систем. В кн.: Перспективы вузовской науки. К 25-летию вузовского медицинского образования и науки Тульской области. Тула; 2017. С. 108–122.
14. Кичатов К.Г., Белякова Е.А. Особенности воспроизведения торакальных дыхательных движений, заданных при неосознаваемом инспираторно-экспираторном сопротивлении // Вестник Тверского государственного университета. Сер.: Биология и экология. 2017. № 1. С. 7–17.
15. Litwin P.D., Reis Dib A.L., Chen J., et al. Theoretical and experimental evaluation of the effects of an argon gas mixture on the pressure drop through adult tracheobronchial airway replicas // Journal of Biomechanics. 2017. Vol. 58. P. 217–221. doi: 10.1016/j.jbiomech.2017.04.002

References

1. Sudakov KV. *Teoriya funktsional'nykh sistem*. Moscow; 1996. (In Russ).
2. Lapkin MM, Byalovskiy YuYu, Kozeyevskaya NA. Ryazanskiy fiziolog Rossiyskogo masshtaba (k 90-letiyu so dnya rozhdeniya A.F. Belova). *I.P. Pavlov Russian Medical Biological Herald*. 2019;27(4):546–9. (In Russ).
3. Lapkin MM. Kharakteristika fiziologicheskikh i povedencheskikh pokazateley polozhitel'nogo pishchevogo i differentsirovochnogo refleksa u koshek pri umen'shenii velichiny podkrepleniya [dissertation]. Moscow; 1985. (In Russ).
4. Shilin AA. Kharakteristika povedencheskikh i fiziologicheskikh pokazateley pri rassoglasovanii, vyzvanom stupenchatym izmeneniyem pishchevogo podkrepleniya. In: *Sistemnyy podkhod v izuchenii integrativnoy deyatel'nosti mozga: sbornik nauchnykh trudov*. Ryazan'; 1980. P. 33–39. (In Russ).
5. Smirnitckaya IA. Pavlovsko-instrumental'nyy perenos i sistema, upravlyayushchaya povedencheskim vyborom. In: *XIX mezhdunarodnaya nauchno-tekhnicheskaya konferentsiya «Neuroinformatika-2017»: sbornik nauchnykh trudov*. Moscow; 2017. P. 123–31. (In Russ).
6. Byalovskiy YuYu, Bulatetskiy SV. *Fiziologicheskiye mekhanizmy rezistivnogo dykhaniya cheloveka*. Voronezh: RITM; 2018. (In Russ).
7. Latanov AV. Higher Nervous Activity: Classics of Modern Neurobiology. *I.P. Pavlov Journal of Higher Nervous Activity*. 2018;68(4):397–403. (In Russ). doi: 10.1134/S004446771804007X
8. Zaychenko OE. Fiziologicheskiye zakonomernosti formirovaniya uslovnykh refleksov, ikh raznovidnosti. In: *Shag v nauku: sbornik statey po materialam III nauchno-prakticheskoy konferentsii instituta estestvoznaniya i sportivnykh tekhnologiy*. Moscow; 2019. P. 311–3. (In Russ).
9. Lin S-L, Chang H-C, Wu C-L. Simulation of mechanical resistive loading on an optimal respiratory control model with added dead space and CO₂ breathing. *Applied Mathematical Modelling*. 2017;47:796–810. doi: 10.1016/j.apm.2016.10.029
10. Anokhin PK. *Filosofskiy aspekt teoriy funktsional'noy sistemy. Izbrannyye trudy*. Moscow: Nauka; 1978. (In Russ).
11. Uryumtsev DYU. Funktsional'naya organizatsiya sistemy vneshego dykhaniya pri slabom dopolnitel'nom respiratornom soprotivlenii [dissertation]. Novosibirsk; 2016. (In Russ).
12. Rapsha PS. Obzor ucheniya o vysshey nervnoy deyatel'nosti I.P. Pavlova. In: *Nauchnoye soobshchestvo XXI veka: sbornik nauchnykh trudov po materialam VI Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii*. Moscow; 2020. P. 89–93. (In Russ).
13. Khadartsev AA, Es'kov VM, Fudin NA, et al. Teoriya funktsional'nykh sistem P.K. Anokhina, K.V. Sudakova s pozitsiy teorii khaosa i samo-organizatsii sistem. In: *Perspektivy vuzovskoy nauki. K 25-letiyu vuzovskogo meditsinskogo obrazovaniya i nauki Tul'skoy oblasti*. Tula; 2017. P. 108–22. (In Russ).
14. Kichatov KG, Belyakova EA. Peculiarities of the thoracic respiratory movements under the unconscious inspirator-expirator resistance. *Vestnik Tverskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Seriya: Biologiya i Ekologiya*. 2017;(1):7–17. (In Russ).
15. Litwin PD, Reis Dib AL, Chen J, et al. Theoretical and experimental evaluation of the effects of an argon gas mixture on the pressure drop through adult tracheobronchial airway replicas. *Journal of Biomechanics*. 2017;58:217–21. doi: 10.1016/j.jbiomech.2017.04.002

Дополнительная информация

Финансирование. Исследование не имело спонсорской поддержки.

Этика. В исследовании использованы данные людей в соответствии с подписанным информированным согласием.

Информация об авторах:

Юрий Юльевич Бяловский — д-р мед. наук, проф., заведующий кафедрой патофизиологии, b_uu@mail.ru, SPIN: 6389-6643, <https://orcid.org/0000-0002-6769-8277>.

Ирина Сергеевна Ракитина — канд. мед. наук, доцент кафедры патофизиологии, SPIN: 8427-9471, <https://orcid.org/0000-0002-9406-1765>.

Вклад авторов:

Бяловский Ю. Ю. — идея исследования, план исследований, редактирование текста.
Бяловский Ю. Ю., Ракитина И. С. — проведение экспериментальных исследований.
Ракитина И. С. — анализ результатов, написание текста статьи, подборка литературы по теме исследования.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Funding. The study was not sponsored.

Ethics. The study used data from people in accordance with signed informed consent.

Information about the authors:

Yuriy Yu. Byalovskiy — MD, Dr. Sci. (Med.), Professor, Head of the Department of Pathophysiology, b_uu@mail.ru, SPIN: 6389-6643, <https://orcid.org/0000-0002-6769-8277>.

Irina S. Rakitina — MD, Cand. Sci. (Med.), Associate Professor of the Department of Pathophysiology, SPIN: 8427-9471, <https://orcid.org/0000-0002-9406-1765>.

Contribution of the authors:

Byalovskiy Yu. Yu. — idea of the study, plan of the study, editing the text.
Byalovskiy Yu. Yu., Rakitina I. S. — conducting experimental studies.
Rakitina I. S. — analysis of the results, writing the text of the article, a selection of literature on the topic of the study.

Conflict of interests. The authors declare no conflict of interests.