

БЛИЖАЙШИЕ И ОТДАЛЕННЫЕ ПОСЛЕДСТВИЯ
АНЕМИЗАЦИИ У ЧЕРЕПАХ С ПЕРЕРЕЗАННЫМ СПИННЫМ
МОЗГОМ И С ИНТАКТНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМОЙ

Л. А. МАТИНЯН

Наиболее чувствительными к кислородному голоданию, возникающему при анемии, являются клетки центральной нервной системы [Петров (1), Ван Лир (2).]

Исследованиями Петрова (1), Неговского (3), Гомец и Пайка (4) и др. показано, что разные отделы центральной нервной системы неодинаково чувствительны к кислородному голоданию. Наиболее чувствительны филогенетически молодые образования (кора головного мозга, мозжечек), значительно менее чувствительны более древние образования, а именно, ствол и большие ганглии основания мозга. Продолговатый и спинной мозг являются наиболее устойчивыми к кислородному голоданию, что доказано еще Броун-Секаром.

Однако до сих пор оставалось не выясненным, какая часть спинного мозга после поперечной перерезки более устойчива к анемизации—та, которая находится выше перерезки и связана с головным мозгом, или находящаяся ниже перерезки?

Исследованиями Асратяна (5) и его сотрудников показано, что роль головного мозга в приспособительных явлениях растет по мере филогенетической эволюции. Ведущую роль в приспособительных явлениях у высших позвоночных имеет кора большого мозга, у птиц—передний и межуточный мозг, а у низших позвоночных—средний и продолговатый мозг.

Передо мной Асратяном была поставлена задача выяснить, влияет ли головной мозг на устойчивость спинного мозга к кислородному голоданию, и каковы ближайшие и отдаленные последствия кислородного голодания, вызванного анемизацией у черепах с поперечной перерезкой спинного мозга и с интактной нервной системой?

М е т о д и к а

Опыты ставились на каспийской водной черепахе (*Clemmys Caspica Caspica* [qmelin]), наиболее распространенной среди других черепах, обитающих в Армении.

Предварительно было изучено поведение—ходьба, плавание и рефлекс у 20 нормальных черепах, после чего приступили к опе-

рации спинного мозга. Для облегчения описания методики операции считаем необходимым вкратце остановиться на строении панцыря черепахи.

Панцырь черепахи, как известно, состоит из двух частей: спинного (sagax) и брюшного (plastron) щитов. Вдоль спинного щита тянется ряд сросшихся с позвонками небольших позвоночных или невральных пластинок, по бокам от позвоночных пластинок располагаются большие, сросшиеся с ребрами, боковые или реберные пластинки и по краям—краевые пластинки. (рис. 1)

У всех черепах, как известно, имеется восемь подвижных шейных позвонков и восемь неподвижных спинных позвонков, сросшихся с позвоночными пластинками. Всем подопытным черепахам проводилась поперечная перерезка спинного мозга всегда на одном и том же уровне, а именно, между I и II невральными пластинками, что соответствует месту, где кончаются шейные позвонки и начинаются спинные. Подход к спинному мозгу осуществлялся с помощью сверления костного шва. Вначале сверлением фрезой малого диаметра получали небольшую впадину, которую увеличивали фрезами больших диаметров. Затем малой фрезой выравнивали воронкообразную впадину до получения гладкой поверхности. После обнажения позвоночника, который в отличие от костных пластинок имеет желтоватую окраску, производили его скобление острой ложкой и постепенно подходили к спинному мозгу, перерезали его оболочки, а затем производили поперечную перерезку. Операция производилась без наркоза, кровотечений при перерезке спинного мозга в указанном месте не было. Описанным способом было прооперировано 42 черепахи, из коих 33 больших и 9 маленьких. По окончании операции костный дефект закрывался зубным цементом (силикат-цемент).

Спустя 9—77 дней после поперечной перерезки спинного мозга мы вызвали глубокую длительную анемизацию всей черепахи путем перевязывания всех сосудов (две аорты и одна легочная артерия) у места их выхода из сердца.

Подход к сердцу и сосудам осуществлялся вскрытием брюшного щита в области сердца (рис. 2), в месте соединения пластинок hypoplastron с пластинками mesoplastron. Операцию эту производили трепаном. После отслойки круглой костной пластинки от расположенной под ней фиброзной фасции, последнюю разрезали и подходили к перикарду, вскрывали его и перевязывали указанные сосуды. По окончании анемизации сосуды развязывались, перикард сшивался, затем накладывались швы на фасцию. В конце операции круглую костную пластинку прикладывали к костному дефекту и пломбировали цементом.

Кровотечение бывало очень редко и весьма незначительное. Описанным способом было анемизировано 28 черепах, из коих 18

спинальных и 10 нормальных, контрольных к ним, соответственно ве-
са и пола.

Во всех случаях после анемизации с целью оживления черепах
применялось искусственное дыхание. Сердце черепахи после прек-
ращения анемизации большей частью работало и нам редко прихо-
дилось применять адреналин для восстановления его деятельности.

Спинной щит черепахи

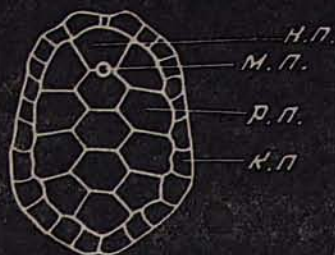


Рис. 1. (по Кашкарову)

*н.п. - нейральные пластинки
м.п. - место поперечной пере-
резки спинного мозга
р.п. - реберные пластинки
к.п. - краевые пластинки*

Рис. 1

В нашу задачу не входит описание и критический анализ су-
ществующих методов анемизации, однако считаем необходимым от-
метить, что лучшим методом анемизации центральной нервной сис-
темы теплокровных животных, позволяющим ее поэтажное выклю-
чение, является метод Асратяна, по которому анемизация централь-
ной нервной системы достигается повышением статического дав-
ления в субдуральном пространстве мозга. Для хладнокровных жи-
вотных удобным является метод перевязки всех сосудов, выходя-
щих из сердца.

Полученные результаты

1. Последствия поперечной перерезки спинного мозга у черепах

У всех черепах во время операции или спустя некоторое время после нее имело место мочеиспускание, дефекация, у самок — кладка яиц, а в одном случае в течение двух дней наблюдался острый гемоколит. Эти явления в последующие дни не наблюдались.

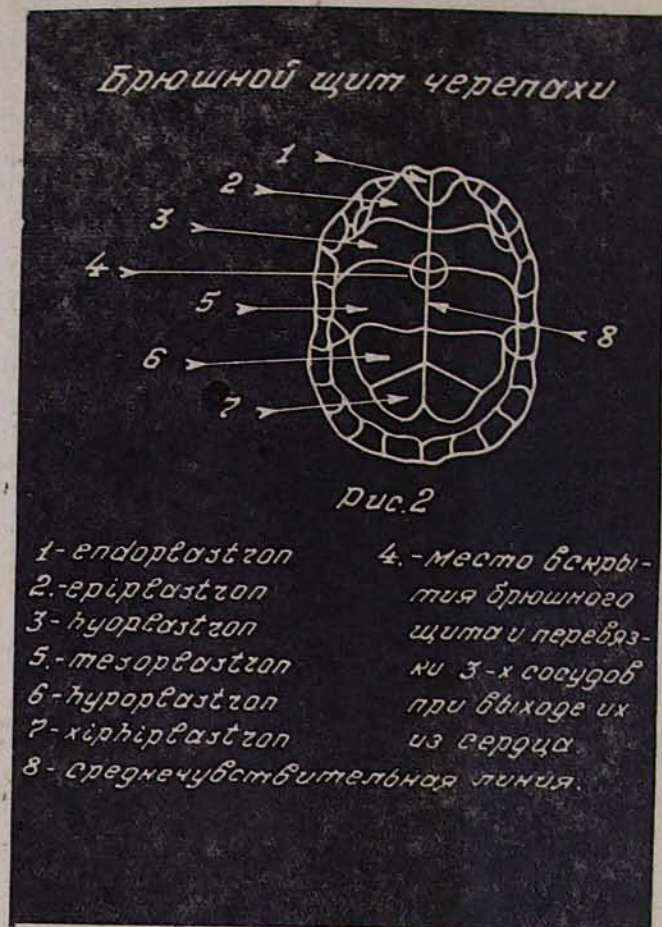


Рис. 2

Непосредственно после перерезки спинного мозга у всех черепах наблюдаются изменения функционального состояния отрезка спинного мозга, лежащего ниже места перерезки, в каудальном направлении. Эти изменения выражаются, прежде всего, в резком повышении рефлекторной деятельности. Все спинальные черепахи в ответ на механическое раздражение среднечувствительной линии дают резко выраженную флексорно-экстензорную реакцию на задних конечностях, чего никогда не имеет места у нормальных черепах.

Передние конечности или совсем не реагируют на раздражение или же реагируют усилением флексии, как это наблюдается у нормальных черепах.

В ответ на щипок одной из задних лапок черепахи отвечают флексорно-экстензорной реакцией, как раздражаемой, так и противоположной задней лапкой, без участия передних лапок. Нормальные черепахи реагируют на щипок усилением флексии раздражаемой лапки и отталкивающими движениями противоположной задней лапкой. При щипке одной из передних лапок наблюдалось усиление флексии раздражаемой лапки и отталкивающие движения противоположной передней лапкой, как и у нормальных черепах.

При щипке хвоста спинальных черепах появлялись флексорно-экстензорные движения на задних конечностях, нормальные черепахи на это раздражение давали лишь усиление флексии хвоста.

Помимо этого у спинальных черепах задние лапки и хвост легко вытягивались из панцыря, передние лапки и голову удавалось извлечь после больших усилий, что говорит за снижение мышечного тонуса задних конечностей при неизменившемся тонусе со стороны передних. При положении спиной вниз оперированные черепахи высовывают голову и одну из передних лапок и, упираясь ими о пол, противоположной передней лапкой производят резкие движения. Задние лапки у них или полуотвисши, или спрятаны, в результате чего не удается перевернуться и принять нормальное положение. Нормальные черепахи при естественном для них положении спиной вниз высовывают голову, одну переднюю и одноименную заднюю лапку и, упираясь ими о пол, лапками противоположной стороны производят несколько резких движений и сейчас же переворачиваются на живот.

Все спинальные черепахи, как правило, после механического раздражения средне-чувствительной линии или при легком ударе по спинному щиту высовывают задние лапки, приподнимаются на них, и в таком положении могут оставаться от 2-х до 5-ти минут. При ослаблении этого состояния надавливание на спинной щит вновь усиливает его.

Нормальные черепахи на такое раздражение дают или очень слабое усиление флексии всех конечностей, или же совсем не реагируют. Эту реакцию спинальных черепах мы условно обозначаем как рефлекс длительного тонического разгибания задних лапок, или оцепенение задних лапок. Ниже приводятся снимки черепах, заснятых в этом положении.

Рисунок 1 и 2 изображают спинальных черепах, заснятых при длительном тоническом разгибании (оцепенении) задних лапок через 1 и 3 месяца после перерезки спинного мозга.

Следует отметить, что рефлекс длительного тонического разгибания задних конечностей у спинальных черепах можно вызвать даже спустя много месяцев после перерезки спинного мозга. Лишь

в 3-х случаях из 42 эта реакция исчезла через 3 месяца после перерезки спинного мозга, хотя рефлекторная активность задних конечностей у этих черепах была высокой.

Необходимо отметить, что спинальные черепахи, подвергавшиеся длительной анемизации,¹ не дают этого рефлекса с первого же дня после анемизации. В

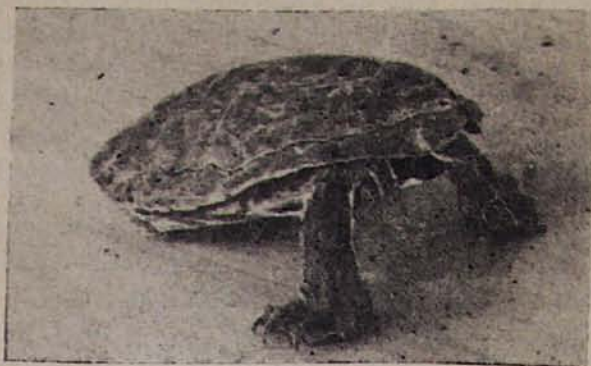


Рис. 3 Черепашка № 3 через 3 месяца после перерезки спинного мозга. Длительное тоническое разгибание задних конечностей, вызванное при надавливании на спинной щит.

одном случае, начиная с 3-го дня, наблюдалось ослабление этого рефлекса, в другом случае рефлекс этот пропал на 17-й день, и в третьем случае, на 44-й день. У одной черепахи рефлекс этот исчез спустя 106 дней после анемизации.

Таким образом, рефлекс тонического разгибания задних конечностей у одних черепах исчезает с первого же дня после анемизации, у других он исчезает спустя довольно длительный срок после нее.

Наблюдения за оперированными черепахами показали, что восстановление движений задних конечностей при ходьбе у больших черепах, как более старших, наступает на второй — третий день после операции, у маленьких (молодых) — спустя 2—3 часа после нее.

У больших черепах наибольшее совершенство в движениях задних конечностей наблюдается спустя 25—30 дней после поперечной перерезки спинного мозга, у маленьких — спустя 5—6 дней.

Движения задних конечностей при ходьбе не координированы с движениями передних конечностей, черепаха не приподнимается на задние лапки, как это имеет место в норме. Задние лапки спинальных черепах совершенно не принимают участия в плавании и,

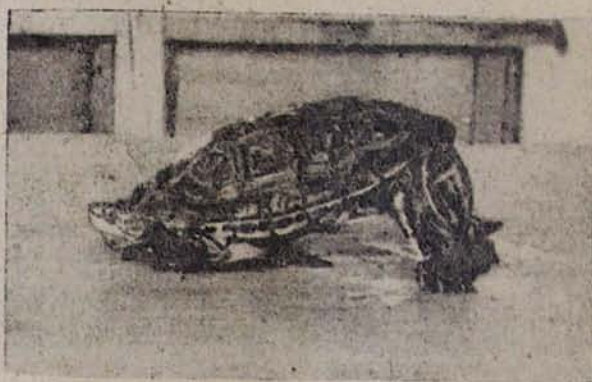


Рис. 4 Черепашка № 11, через 1 месяц после перерезки спинного мозга.

или полностью спрятаны под щитом, или находятся вне панцыря в полувисшем состоянии. Нормальные черепахи, как известно, плавают пользуясь всеми лапками.

2. Ближайшие и отдаленные последствия анемизации спинальных и нормальных черепах

Анемизации подверглись 18 спинальных и 10 нормальных черепах. Анемизация вызывалась общей длительностью от 4-х до 16 ч. 35 мин.

Полученные данные представлены в таблицах 1 и 2.

Таблица 1

Влияние анемизации на рефлекторную деятельность спинного мозга черепах
с перерезанным спинным мозгом

№№ чере- пах	Дата по- становки опытов	Начало анеми- зации	Время наступле- ния арефлексии		Время прекраще- ния ане- мизации	Время восстановления рефлексов	
			на передних лапках	на задних лапках		на перед- них лапках	на задних лапках
		ч. м.	ч. м.	ч. м.	ч. м.	ч. м.	ч. м.
2	19/V—50 г.	12	4	3 20	4 20	4 24	4 55
1	15/VII .	2 40	5 20	5	7 40	не восстановились	
5	15/VII .	2 40	5 58	5 35	7 42	"	"
6	13/VI .	10 5	2 15	3 40	6 50	9	8
7	5/VI .	10 40	3 50	3 30	4 55	5 8	5 28
8	15/VII .	2 40	6 55	5 40	7 40		
9	13/VI .	10 6	1 40	1 30	4	4 29	4 35
10	12/VI .	10 15	2 35	4 5	6	6 40	6 15
15	6/IX .	9 00	12 20	12 10	1	1 25	1 30
16	5/IX .	9 52	12 55	12 10	4 20	не восстановились	
18	6/IX .	9	12 45	12 40	1	1 18	1 23
17	5/IX .	9 50	1 50	1 45	4 56	не восстановились	
19	8/IX .	9 25	1 20	12 55	2 25	"	"
20	8/IX .	9 25	1 32	1 10	2 25	"	"
22	30/IX .	2 13	6 40	5 55	7 13	7 35	7 47
23	30/IX .	2 13	6 22	6 49	7 13	7 20	7 16
24	18/X .	3 55	—	—	19/X—50 г. 8 30	10 25	10 5
27	18/X .	3 55	—	—	19/X—50 г. 8 30	10	11

Анализируя результаты опытов (табл. 1), полученных на черепахах с перерезанным спинным мозгом, мы видим, что из 18 черепах у 13 рефлексы с задних лапок исчезают раньше, чем с передних, в 3-х случаях получалось обратное. В 2-х случаях, где анемизация длилась 16 ч. 35 мин., в день анемизации арефлексии еще не было. Только на следующий день утром наблюдалась полная арефлексия. Поэтому в этих случаях не удалось выяснить времени наступ-

ления арефлексии. У контрольных черепах рефлексы передних и задних лапок при анемизации исчезли одновременно (табл. 2).

Таблица 2

Влияние анемизации на рефлекторную деятельность спинного мозга у контрольных черепах

№ чере- пах	Дата постановки опыта	Начало анеми- зации	Время наступле- ния арефлексии		Время прекраще- ния анеми- зации	Время восстано- вления рефлексов	
			на передних лапах	на задних лапах		на перед- них лапах	на задних лапах
		ч. м.	ч. м.	ч. м.	ч. м.	ч. м.	ч. м.
2	12/VI—50г.	10 30	2 20	2 20	3	3 05	3 05
6	22/VI "	11 44	3 20	3 20	6 55	8	8
9	21/VI "	11 45	3 10	3 10	5 30	5 36	5 36
10	23/VI "	11 30	4	4	6 45	не восстановились	
15	8/IX "	9 25	12 25	12 25	1 25	1 42	1 42
18							
19	8/IX "	9 25	12 50	12 50	2 25	не восстановились	
20							
Конт. к чер. 24	18/X "	4 10	—	—	19/X—50. 8 30	9 20	9 20
Конт. к чер. 27	18/X "	4 10	—	—	19/X—50. 8 30	10	10
Конт. к чер. 23	30/IX "	2 05	5 35	5 35	7 07	7 15	7 15
Конт. к чер. 22	30/IX "	2 07	5 39	5 39	7 07	7 25	7 25

После наступления арефлексии черепахи выдерживались в состоянии анемизации от 10 мин. до 3-х часов.

У спинальных черепах по прекращении анемизации в 7 случаях из 11 рефлексы с передних лапок восстановились раньше, чем с задних, за исключением 4-х случаев, где на задних лапках рефлексы восстановились раньше, чем на передних. У контрольных черепах рефлексы на передних и задних лапках восстановились одновременно.

Из приведенной таблицы 1 также видно, что во всех случаях, где рефлексы позже исчезают с передних конечностей и раньше с задних, они раньше и восстанавливаются на передних конечностях и позже на задних. А у тех спинальных черепах, у которых рефлексы с задних лапок исчезли позже передних они восстанавливались сперва на задних лапках, а потом на передних. Таким образом, у спинальных черепах при анемизации рефлексы с передних лапок исчезают позже, чем с задних и по прекращении анемизации восстанавливаются раньше, в то время как у нормальных черепах рефлексы с передних

и задних лапок исчезают почти одновременно и восстанавливаются также почти одновременно.

Полученные результаты показывают, что большей сопротивляемостью к анемизации обладает тот участок спинного мозга, который связан с головным мозгом. Участок, связь которого с головным мозгом прервана, обладает меньшей сопротивляемостью к анемизации.

Нужно отметить, что несмотря на разную длительность анемизации, определить предел времени, после чего рефлексы у спинальных черепах не восстанавливаются отдельно для верхних и нижних конечностей, не удалось, так как, когда имеет место восстановление рефлексов, последние в большинстве случаев восстанавливаются сперва на передних, а позже на задних лапках. В случае же невозможности восстановления рефлексов последние, вообще, не восстанавливаются как на передних, так и на задних лапках.

Таблица 3

Влияние анемизации на нормальных черепахах

№№ черепах	Дата постановки опыта	Начало анемизации	Время исчезновения двигательного беспокойства лапками и головой	Время исчезновения дыхания	Время исчезновения рефлексов при механическом раздражении			
					с роговицы	с ноздрей	с кожи	с мышц
		ч. м.	ч. м.	ч. м.	ч. м.	ч. м.	ч. м.	ч. м.
4	23/VI—50г.	11 57	1 12	—	1 55	—	2 10	—
6	22/VI—50г.	11 44	12 43	1 25	1 29	2 18	2 34	3 20
10	23/VI—50г.	11 30	1 32	1 32	1 45	2 30	—	5 20
15, 18	8/IX—50г.	9 25	10 44	10 50	10 44	11 18	12	12 25
19, 20	8/IX—50г.	9 25	10 03	11	11 03	11 38	12 50	1 35

На табл. 3 представлены результаты влияния анемизации на нормальных черепахах. Наблюдения за двигательным поведением производились в положении черепахи спиной вниз. Из этой таблицы видно, что вначале анемизации они производят движения лапками и головой, стремясь перевернуться, затем эти движения исчезают и появляется беспорядочная двигательная реакция лапками и головой. Позже исчезает дыхание, потом последовательно рефлексы с роговицы, с ноздрей, с кожи и в последнюю очередь рефлексы, вызываемые сильным механическим раздражением кожи и мышц одновременно. Из этой таблицы также видно, что в одном случае двигательное беспокойство и дыхание исчезли одновременно. По прекращении анемизации восстановление идет в обратном порядке. Интересно отметить, что иногда у некоторых черепах при их анемизации после исчезновения дыхания и рефлекса с роговицы механическое раздражение последней вновь вызвало дыхательные движения.

Влияние анемизации на синильных и нормальных черепаш

Таблица 4

Таблица

анемизации на спинальных и нормальных черепаш

Спинальные черепаш

Нормальные черепаш

№ п.п.	№ № черепаш	спустя сколько дней после операции по извлечению анемизации	время исчезновения рефлексов	продолжительность анемизации после артрэксии	общая длительность анемизации	время наступления полного восстановления рефлексов	когда погибла	время исчезновения рефлексов	продолжительность анемизации после артрэксии	общая длительность анемизации	через сколько врем. наступило полное восстановление рефлексов	когда погибла	№№ норм черепаш
1	2	дни	ч. м.	ч. м.	ч. м.	ч. м.	На 52-й день На 8-й день На 4-й день После анемизации прошло 170 дней. Жива.	4	ч. м.	ч. м.	ч. м.	На 17-й день не вост. на 132-й день	2
2	10	42	4 10	10	4 20	55		3	1	4	20		10
3	6	9	6 15	1 30	7 45	1 15		—	—	—	реф.		6
4	9	14	5 45	3	8 45	4 11		—	—	—	55		9
5	15	39	3 30	30	4	30	После анемизации прошло 68 дней. Жива.	—	—	—	17	на 7-й день	Нормальные черепаш №№ 15, 18
6	18	39	3 47	15	4 02	23	После анемизации прошло 85 дней. Жива.	—	—	—	—	не востан.	Нормальные черепаш №№ 19, 20
7	19	41	4 05	55	5	1 20	На 7-й день После анемизации прошло 83 дня. Жива.	4 20	40	5	—	не востан.	—
8	20	38	4 20	40	5	50	После анемизации прошло 61 дня. Жива.	—	—	—	—	на 45-й день	22
9	22	60	4 27	33	5	42	После анемизации прошло 61 дня. Жива.	3 53	1 07	5	1 38	на 45-й день	23
10	23	59	4 36	24	5	32	После анемизации прошло 61 дня. Жива.	4 45	17	5	1 23	на 45-й день	24
11	24	77	—	—	16 35	1 30	На 2-й день	—	—	16 20	1 10	На 16-й день	24
12	27	77	—	—	16 35	2 30	На 3-й день	—	—	16 20	1 30	На 16-й день	27

На табл. 4 представлены результаты опытов по влиянию анемизации на спинальных и нормальных черепахах. Из этой таблицы видно, что из 12 спинальных и 10 нормальных анемизированных черепах в 7 случаях арефлексия у спинальных черепах наступила в пределах от 9 мин. до 1 ч. 34 м., т. е. позже, чем у контрольных. У двух спинальных черепах получилось обратное, а именно: при анемизации у них арефлексия наступила в одном случае на 15 мин., а в другом на 9 мин. раньше, чем у контрольных нормальных черепах. У одной спинальной черепахи при анемизации арефлексия наступила спустя тот же промежуток времени, что и у контрольной нормальной черепахи. У двух спинальных черепах с соответствующими контрольными не удалось выяснить времени арефлексии по указанной выше причине.

Таким образом, в 70% случаев у спинальных черепах, сравнительно с нормальными, арефлексия наступает позже. У 4-х спинальных черепах и соответственно им четырех нормальных продолжительность анемизации после арефлексии была одинаковая—от 10 мин. до 3-х час. и, как видно из табл. 4, общая длительность анемизации у этих 4-х спинальных черепах всегда была больше, чем у контрольных нормальных черепах. Все спинальные черепахи после прекращения анемизации дали полное восстановление рефлексов. У 2-х нормальных черепах рефлексы вообще не восстановились, у одной нормальной черепахи рефлексы восстановились на 9 мин. позже, чем у спинальной. Лишь у одной спинальной черепахи по прекращении анемизации рефлексы восстановились на 35 мин. позже, чем у контрольной. Однако эта контрольная черепаха погибла на 17-й день, а спинальная—на 52-й день.

Из 6 спинальных черепах, подвергавшихся анемизации длительно от 4-х до 5 часов, 5 черепах остались в живых и только одна погибла на 7-й день. Все контрольные черепахи, перенесшие анемизацию той же длительности, погибли в промежуток времени от 7 дней до 15 дней. Большинство спинальных черепах после анемизации показало более раннее восстановление рефлексов, чем контрольные.

Особо должны отметить о спинальных черепахах № 24 и № 27, у которых анемизация продолжалась 16 ч. 35 мин., спустя 77 дней после поперечной перерезки спинного мозга.

Выяснилось, что у одной спинальной черепахи (№ 24) после анемизации рефлексы восстановились на 25 мин., а у другой на час позже, чем у контрольных. Спинальные черепахи погибли на 2—3-й день после анемизации, в то время как нормальные погибли значительно позже—на 16-й день.

Казалось бы, что и в условиях продолжительной анемизации спинальные черепахи должны быть более устойчивы, чем контрольные, однако получалось обратное: обе контрольные черепахи дали восстановление рефлексов раньше спинальных и прожили дольше

их. Повидимому, спустя такой длительный срок (77 дней) после поперечной перерезки спинного мозга, устойчивость черепов к анемизации значительно снижается, становясь ниже, чем у контрольных черепов.

Резюмируя, мы можем сказать, что из 12 спинальных черепов и 10 контрольных, оперированных от 9 до 77 дней до анемизации, у 7 спинальных черепов при анемизации арефлексия наступила позже, чем у нормальных, в 2-х случаях, наоборот—раньше, в одном случае одновременно с контрольной. Восстановление рефлексов по прекращении анемизации у 3-х спинальных черепов наступило на 9—51 мин. раньше, чем у нормальных; в 3-х случаях у нормальных черепов рефлексы на 6—35 мин. раньше восстановились, чем у спинальных, однако они погибли на 7-й и 17-й день, в то время как из спинальных черепов одна погибла на 52-й день, а 2 продолжают жить, хотя прошло 68—85 дней после анемизации. В 4-х случаях у спинальных черепов рефлексы восстановились, а у контрольных черепов они совсем не восстановились.

Длительные наблюдения показали, что продолжительность жизни у спинальных анемизированных черепов значительно выше, чем у контрольных анемизированных.

Такое явление наблюдается у черепов, когда они анемизируются спустя 9—60 дней после поперечной перерезки спинного мозга. Обратное наблюдается если анемизацию производить спустя 77 дней после перерезки спинного мозга. У них рефлексы восстанавливаются позже чем у контрольных и они погибают значительно раньше контрольных.

Наблюдения за поведением и рефлексами 12-ти спинальных и 8 контрольных черепов, перенесших длительную анемизацию и оставшихся в живых, показали, что у всех спинальных черепов, у которых после перерезки спинного мозга повышались рефлексы задних конечностей, после анемизации у них повышается и рефлекторная активность передних конечностей, которая почти не изменяется при наблюдении за ними до 170 дней после анемизации.

Такие черепы в ответ на механическое раздражение среднечувствительной линии в области передних конечностей отвечают бурной флексорно-экстензорной реакцией. При щипке одной из передних лапок получается та же реакция, чего никогда не бывает у этих черепов после перерезки спинного мозга. Тот же самый ответ, однако, всеми конечностями, наблюдается у нормальных анемизированных черепов при раздражении среднечувствительной линии. Для выяснения влияния на рефлекторную активность передних конечностей полушарий головного мозга у 3-х спинальных черепов полушария удалялись. В результате наблюдалось резкое повышение рефлекторной активности передних лапок. Это позволяет думать, что при анемизации повреждаются полушария, прекращается их тормозящее влияние на спинной мозг и в результате этого повышается рефлекторная

активность передних конечностей. Помимо повышения рефлекторной активности конечностей у черепах, перенесших длительную анемию, в первые дни наблюдается ряд расстройств в виде одышки, слюнотечения, слезотечения, эндофтальмуса, дрожание головы, выгибание ее в сторону спины или поднятие ее вверх.

Анемизированная спинная черепаха в положении спиной вниз производит беспорядочные движения лапками и головой, которые, однако, не приводят к реализации рефлекса положения.

Спинальные черепахи для реализации рефлекса положения производят координированные движения передними лапками и головой, однако, и у них рефлекс положения не осуществляется ввиду паралича задних лапок.

Через 3—5 дней после анемизации эти координированные движения при попытке осуществить рефлекс положения восстанавливаются.

Хождение с резко вытянутой головой у анемизированных черепах остается и при наблюдении за ними до 170 дней. При длительной анемизации помимо вышеописанного у черепах наблюдалась центральная слепота, которая проявлялась в том, что они при запугивании голову не прятали, не обходили препятствия и продолжали двигаться, пытались подняться на стену. Эти расстройства исчезли спустя 2—8 дней после анемизации. У всех анемизированных черепах наблюдалось также и расстройство локомоции. У



Рис. 5 Нормальная черепаха № 24 после анемизации длительно в 16 ч. 20 м. Черепаха заснята в момент, когда, несмотря на встретившееся препятствие—стену, пытается подняться на нее (центральная слепота). Этого никогда не наблюдается до анемизации.

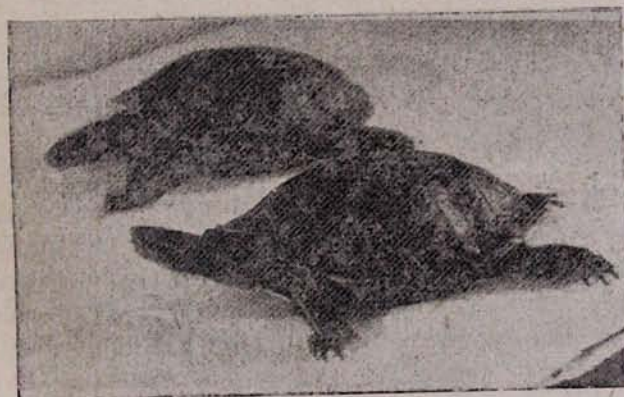


Рис. 6 Изображает хождение черепах с резко вытянутой вперед головой после длительной анемизации (16 ч. 27 мин.) До анемизации при ходьбе голова полувывиснута.

спинальных черепах, как отмечалось выше, наблюдались расстройства движений задних конечностей и их улучшение спустя 25—30 дней. После анемизации у них наблюдались расстройства в локомоции также и на передних конечностях, и резко ухудшались движения задних конечностей.

Улучшение в локации наблюдалось спустя 2—3 месяца после анемизации. Возникновение вышеуказанных расстройств у черепах и их исчезновение связано с общей длительностью анемизации. Наблюдениями было установлено, что вышеуказанные отклонения от нормы бывают как у спинальных, так и у нормальных черепах, подвергнутых анемизации. Однако у нормальных эти отклонения выражены значительно сильнее, чем у спинальных анемизированных черепах. В качестве примера ниже приводятся эффекты анемизации спинальной черепахи № 9 и контрольной к ней нормальной черепахи, которые в состоянии арефлексии выдерживались в течение 2-х часов.

Состояние черепах после анемизации

Спинальная черепаха № 9	Нормальная черепаха № 9
1. Эндоталмуса нет	1. Имеется эндоталмус
2. Походка нарушена, голову прячет при опасностях, не ударяется ею о препятствия (центральной слепоты нет)	2. Походка нарушена, голова при этом резко вытянута, не прячет ее при опасностях, ударяется ею о препятствия (имеется центральная слепота).
3. При механическом раздражении одной из передних лапок черепаха отвечает флексорно - экстензорными движениями лишь раздражаемой лапкой	3. На механическое раздражение одной из передних лапок черепаха бурно реагирует флексорно-экстензорными движениями всеми лапками.
4. Прошло 170 дней после анемизации, черепаха жива.	4. Черепаха погибла на 132-й день после анемизации

Вышеизложенное позволяет нам считать, что длительная анемизация оказывает на нормальных черепахах более сильное действие, чем на спинальных черепахах и их состояние после анемизации также говорит за более тяжелое поражение их центральной нервной системы, чем у спинальных черепах.

Обсуждение полученных результатов

Для понимания обнаруженного нами рефлекса длительного тонического разгибания задних конечностей у спинальных черепах мы исходим из следующих соображений.

Экологические особенности черепах таковы, что в обычных условиях жизни у них хорошо выражен сгибательный тонус мышц конечностей и шеи, который носит защитный характер. Малейшее раздражение усиливает имеющийся сгибательный тонус. Этот универсальный сгибательный рефлекс, согласно нашим данным, имеет место при целостности всей центральной нервной системы. При удалении полушарий головного мозга этот рефлекс заметно ослабевает, но полностью не исчезает. На задних лапках сгибательный рефлекс полностью исчезает при поперечной перерезке спинного мозга, одновременно на тех же лапках возникает противоположный сгибательному

рефлексу—рефлекс разгибания. Это явление можно понять лишь таким образом, что повидимому спинной мозг черепах способен давать разгибательный тонус, как первичная форма проявления его деятельности, но в норме эта способность заторможена влияниями, идущими из вышележащих отделов центральной нервной системы. Когда спинной мозг высвобождается из-под влияния вышележащих отделов центральной нервной системы, что имеет место при его перерезке, он тотчас же проявляет свою первичную форму деятельности в виде длительного тонического разгибания задних конечностей.

Полученные результаты говорят о большей сопротивляемости к анемизации того участка спинного мозга, который связан с головным мозгом, сравнительно с тем участком его, который находится ниже перерезки. Эти данные подтверждают мысль Асратяна о том, что большой мозг улучшает функциональное состояние нижележащих отделов центральной нервной системы, увеличивает их работоспособность. Наши исследования по анемизации спинальных черепах свидетельствуют о том, что головной мозг повышает сопротивляемость организма к анемизации уже на том этапе филогенеза, на котором находятся черепахи.

Несмотря на то, что участок спинного мозга, связанного с головным мозгом, обладает большей резистентностью к анемизации, чем участок, потерявший связь с ним, тем не менее, как показывают наши данные, спинальные черепахи более устойчивы к анемизации, чем контрольные.

Поразительная способность нервной системы компенсировать разрушения отдельных ее участков И. П. Павловым (6) образно было названо механическим иммунитетом. „В нервной системе,—писал И. П. Павлов,—и специально в сложнейшем ее центральном отделе, управляющем всем организмом, объединяющем все частные деятельности организма, этот принцип механической самозащиты, принцип механического иммунитета должен был достигнуть высочайшего совершенства, что действительно в массе случаев и оказывается.“

В наших случаях поражение центральной нервной системы вызывалось сперва поперечной перерезкой спинного мозга, а затем спустя 9—60 дней ее анемизацией. Опыты показали, что у таких черепах при анемизации рефлексы исчезают позже, чем у нормальных анемизированных, состояние их после анемизации значительно лучше нормальных. В ряде случаев у нормальных анемизированных черепах рефлексы вообще не восстановились, а при восстановлении их состояние было значительно тяжелее, чем у анемизированных спинальных черепах; они гибли раньше них (см. табл. 3).

Все это позволяет думать, что ц. н. с. при анемизации у нормальных черепах поражается сильнее, чем у спинальных черепах. Казалось-бы, что должно было быть обратное. Это явление становится понятным, рассматривая его с павловских позиций. Повидимо-

му у спинальных черепах развивающийся „механический иммунитет“ после первичной травмы делает их центральную нервную систему более устойчивой к последующему повторному ее поражению, в виде анемизации, чем у нормальных черепах, центральная нервная система которых до анемизации не испытывала вообще никакой травмы. Однако по прошествии довольно длительного промежутка времени (77 дней) после перерезки спинного мозга этот механический иммунитет ослабляется и притом настолько, что такие черепахи переносят анемизацию значительно хуже, чем контрольные, и погибают раньше них при более тяжелой картине поражения организма.

Интимный механизм большей устойчивости спинальных черепах к анемизации сравнительно с контрольными нам пока неизвестен. Однако имеющиеся данные позволяют думать, что после перерезки спинного мозга организм черепахи приспосабливается к такому режиму снабжения кислородом, когда анемизация не вызывает губительных последствий, как это имеет место у контрольных черепах. Возможно, что у спинальных черепах ткани организма с течением времени приобретают способность удовлетворяться меньшим количеством кислорода, чем у контрольных.

На основании полученных результатов мы приходим к нижеследующим выводам:

1. Перерезка спинного мозга у черепах вызывает повышение рефлекторной возбудимости ниже места перерезки, что находит свое выражение в повышении рефлекторной двигательной активности задних лапок. Шоковая депрессия рефлексов при такой операции не наблюдается.

2. У спинальных черепах на задних конечностях при их механическом раздражении или при надавливании на спинной щит, появляется рефлекс длительного тонического разгибания.

3. Непосредственно после перерезки спинного мозга координация движений в пределах задних лап пропадает, она возникает у маленьких черепах в пределах 2—3-х часов после перерезки, а у больших—в пределах 2—3-х дней. Наибольшее совершенство в координации движений у маленьких черепах наступает спустя 5—6 дней, а у больших—спустя 25—30 дней.

4. При анемизации спинальных черепах рефлексы с задних конечностей исчезают раньше и восстанавливаются позже сравнительно с передними конечностями.

5. В процессе анемизации сперва имеет место исчезновение двигательной реакции лапками и головой, затем останавливается дыхание, позже исчезает рефлекс с роговицы, с ноздрей, с кожи. При прекращении анемизации восстановление идет в обратном порядке.

6. Спинальные черепахи более устойчивы к анемизации, чем нормальные черепахи.

7. Черепахи, оперированные за 9—60 дней до анемизации более

устойчивы к ней, чем нормальные черепахи. Однако спустя 2—3 месяца после перерезки спинного мозга такие черепахи менее устойчивы к анемизации, чем нормальные черепахи.

ЛИТЕРАТУРА

1. Петров И. Р.—Кислородное голодание головного мозга. Медгиз, 1949 г.
2. Ван Лир—Аноксия и влияние ее на организм. Медгиз, 1947 г.
3. Неговский В. А.—Арх. биол. наук, 58, вып. 2, № 5, 145, 1940 г.
4. Гомец и Пайк—цит. по Ван-Лир-у.
5. Асратян Э. А.—Усп. совр. биол. XII, в. 3, 516, 1940 г.
6. Павлов И. П.—Полное собрание трудов, 3, 446, 1949 г.

ԱՆԵՄԻԱՅԻՆ ՄՈՏԱԿԱ ԵՎ ՀԵՌԱՎՈՐ ՀԵՏԵՎԱՆՔՆԵՐԸ
ՆՈՐՄԱԼ ԵՎ ՈՂՆՈՒՂԵՂԸ ՀԱՏԱԾ ԿՐԻԱՆԵՐԻ ՄՈՏ

Լ. Ա. ՄԱՏԻՆՅԱՆ

Ա Մ Փ Ո Փ Ո Ւ Մ

Գրականությունից հայտնի է, որ թթվածնի նկատմամբ չափազանց զգայուն են կենտրոնական ներվային սիստեմի բջիջները, հատկապես ֆլուդենտրիկ տեսակներից ավելի երիտասարդ գոյացությունները, իսկ ավելի հին գոյացությունները—հատկապես ողնուղեղը թթվածնի նկատմամբ համեմատաբար քիչ զգայուն են: Այնուամենայնիվ մինչև այժմ պարզ չէ թե ողնուղեղը հատկից, նրա, որ մասն է ավելի դիմացիկուն թթվածնի պահպանությանը:

Հասարթյանի և յուր աշխատակիցների ուսումնասիրությունները ցույց են տվել, որ գանգուղեղի դերը հարմարեցման պրոցեսում բարձրանում է էվոլյուցիայի ընթացքում: Ողնաշարավոր կենդանիների մոտ հարմարեցման պրոցեսում հիմնական դերը պատկանում է գանգուղեղին, թոչունների մոտ առաջնային և միջնակյալ ուղեղին, իսկ ցածրակարգ ողնաշարավոր կենդանիների մոտ միջին և երկայնաձիգ ուղեղին:

Սույն աշխատանքը նպատակ ունի պարզելու նորմալ և ողնուղեղը հատած կրիաների մոտ անեմիզացիայից հետո առաջացած մատակարար և հետադարձ հետևանքները:

Փորձերը իրականացվել են կապիտական ջրային կրիաների վրա: Նախքան Օպերացիան ուսումնասիրվել է նորմալ կրիաների վարքագիծը (լողալը, քայլվածքը) և ռեֆլեքսները, որից հետո կրիաները ենթարկվել են ողնուղեղի հատման պարանոցային վերջին և կրծքային առաջին ողերի սահմանում: Օպերացիաները կատարվել են առանց նարկոզի: Օպերացիայից 9—77 օր հետո կրիաները ենթարկվել են խորը և երկարատև անեմիզացիայի 4-ից մինչև 11 ժամ 35-րոպե տևողությամբ:

Անեմիզացիան կատարվել է սրտից դուրս եղող անոթները կապելու միջոցով, կրիաների ողնուղեղը լրիվ հատելուց անմիջապես հետո ուսումնասիրվել է հատուկից ներքև գտնվող հատվածների ֆունկցիոնալ վիճակի փոփոխությունները:

Այդ փոփոխությունները արտահայտվում է ամենից առաջ ռեֆլեկտոր գործունեության ուժեղացմամբ: Բոլոր ողնուղեղային կրիաները մեխանիկական գրգիռներին պատասխանում են հետին ծայրանդամների երկարատև տարածմամբ, որը երբեք չի նկատվում նորմալ կրիաների մոտ: Առջևի ծայրանդամները չեն պատասխանում այդ գրգիռներին, կամ էլ պատասխանում են թույլ, միայն ուժեղացնելով ծայրանդամի կծկումը, որը նկատվում է նաև նորմալ կրիաների մոտ:

Բոլոր ողնուղեղային կրիաների պատյանի մեջ գտնվող այսպես կոչված միջին զգացող գիծը գրգռելիս, կամ պատյանին թեթև հարված հասցնելիս հետին ծայրանդամները անմիջապես պատյանից դուրս են գալիս, կրիան բարձրանում է հետևի ծայրանդամների վրա և այդ վիճակում մնում մի քանի րոպե, չիշյալ երևույթը մենք անվանում ենք հետին վերջույթների տարածող ռեֆլեքս: Նորմալ կրիաները նման գրգռի ժամանակ այդպիսի երևույթ չեն ցուցաբերում: Ըստ երևույթին այդ ունակությունը վերջիններիս մոտ արգելակված է կենտրոնական ներվային համակարգության կողմից:

Երբ ողնուղեղը ազատվում է գլխուղեղի ազդեցությունից, նա անմիջապես հանդես է բերում իր գործունեության նախնական հատկութունը, հետին վերջավորությունների տևողական տոնիկ տարածումով:

Անեմիզացիայի ենթարկված ողնուղեղային կրիաների մեծ մասի մոտ նկատվել է, որ հետին ծայրանդամների ռեֆլեքսները անհետանում են ավելի շուտ, քան առջևինը:

Անեմիզացիան զաղարեցնելուց հետո առջևի ծայրանդամների ռեֆլեքսները ավելի շուտ են վերականգնվում, քան հետինը: Նորմալ կրիաների մոտ առջևի և հետին վերջույթների ռեֆլեքսները անեմիզացիայի ընթացքում անհայտանում են միասին. նրանց վերականգնումը անեմիզացիայից հետո, նույնպես միաժամանակ է տեղի ունենում:

Մեր տվյալները հաստատում են Հասարթյանի այն միտքը, որ մեծ ուղեղը բարձրացնում է կենտրոնական ներվային համակարգության ստուրազատ մասերի ֆունկցիոնալ վիճակը:

Մեր ուսումնասիրությունները ողնուղեղային կրիաների անեմիզացիայի վերաբերյալ խոսում են այն մասին, որ անեմիզացիայի պայմաններում դանդուղեղը բարձրացնում է օրգանիզմի գլմադրողականությունը:

Մեր փորձերից պարզվել է, որ եթե կրիաների ողնուղեղը հատվում է անեմիզացիայից 9—60 օր առաջ, հետագայում այդպիսի կրիաների մոտ ռեֆլեքսներն ավելի ուշ են անհայտանում, քան թե նորմալ անեմիզացված կրիաների մոտ: Անեմիզացիայից հետո ողնուղեղային կրիաների մոտ ռեֆլեքսները վերականգնվում են ավելի շուտ, քան թե նորմալ կրիաների մոտ:

Ողնուղեղային կրիաների վիճակը և նրանց կյանքի տևողությունը ավելին է, քան նորմալ անեմիզացված կրիաներինը:

Սակայն ողնուղեղը հատած կրիաները 77 օր անցնելուց հետո անեմիզացիան տանում են ավելի վատ, քան նորմալ կրիաները: Այդ երևույթը կարելի է բացատրել ըստ Պավլովի մեխանիկական իմունիտետով:

Ստացված տվյալները մեզ իրավունք են տալիս հանդես գալ հետևյալ եզրակացություններին:

1. Կրիաների մոտ հատած ողնուղեղի հետին մասի ռեֆլեկտոր գործունեությունը բարձրանում է, Ռեֆլեքսների շոկային դեպրեսիան չի նկատվում:

2. Ողնուղեղային կրիաների պատյանը կամ հետին ծայրանդամները մեկնանքիկոբեն դրդուելիս, վերջիններս ընկնում են ռեֆլեկտոր, երկարատև տոնիկ կծկման մեջ:

3. Ողնուղեղային կրիաների հետին ծայրանդամները լուծմոտոր շարժմանը սկսում են մասնակցել, մեծ կրիաների մոտ օպերացիայից 25—30 օր հետո, փոքր կրիաների մոտ 5—6 օր հետո, սակայն այն ծայրանդամները ավելի շուտ են հոգնում:

4. Ողնուղեղային կրիաների անեմիզացիայի ժամանակ ավելի շատ է տուժում հատումից ներքև գտնվող մասը, քան առաջնայինը—դա արտահայտվում է նրանով, որ անեմիզացիայի ժամանակ հետին ծայրանդամների ռեֆլեքսները ավելի շուտ են անհայտանում և ուշ վերականգնվում, քան առաջնային ծայրանդամներինը:

5. Անեմիզացիայի ժամանակ կրիաների մոտ նախ անհայտանում են ծայրանդամների և պարանոցի շարժումները, սրից հետո դադարում է շնչառությունը, այնուհետև աչքի եղջրաթաղանթի, քթի և մաշկի դրդումներ առաջացող ռեֆլեքսները: Անեմիզացիան դադարեցնելուց հետո վերականգնում կատարվում է հակառակ հաջորդականությամբ:

6. Ողնուղեղը հատած կրիաների կենտրոնական ներվային համակարգությունը անեմիզացիայից ավելի քիչ է տուժում, քան կրիաներինը:

7. Ողնուղեղը հատած կրիաների կենտրոնական ներվային համակարգությունը հատումից 19—60-օր հետո, անեմիզացիայից ավելի քիչ է տուժում, քան նորմալ կրիաներինը, սակայն ողնուղեղը կտրելուց 2—3 ամիս անց կրիաների կենտրոնական ներվային համակարգությունը ավելի ծանր է տանում անեմիզացիան, քան նորմալ կրիաներինը:

