

Т. Г. УРГАНДЖЯН

К ВОПРОСУ ОБ УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ПРИ РАЗЛИЧНЫХ ПОВРЕЖДЕНИЯХ ПРОВОДЯЩИХ ПУТЕЙ СПИННОГО МОЗГА

Факт восстановления функций поврежденных органов и тканей у животных и человека известен с глубокой древности. В течение многих лет был накоплен разнообразный клинический и экспериментальный материал о процессах восстановления функций в организме после различных родов повреждения его органов и систем (ампутация конечностей, перерезка и анастомоз различных нервов, повреждение тех или иных органов чувств, повреждение центральной нервной системы и т. д.). Однако общей теории пластичности до тридцатых годов нашего столетия не было. Значительный шаг в этом направлении был сделан немецким физиологом Бете. Бете на основании своих экспериментальных данных и клинических наблюдений и экспериментальных данных некоторых других исследователей предложил первую общую теорию пластичности. По теории Бете решающая роль при компенсации нарушенных функций принадлежит не центральной нервной системе, а периферическим импульсам, периферическим рецепторам. Из этого совершенно ясно, что теория Бете находится в явном противоречии с воззрениями И. П. Павлова о ведущей роли высших отделов центральной нервной системы в регуляции всей внешней и внутренней деятельности организма.

Понимая принципиальную ошибочность теории Бете и руководствуясь павловским положением о решающей роли высших отделов центральной нервной системы в функциях организма, один из ближайших учеников Павлова Э. А. Асратян, изучая последствия различных родов органических повреждений центральной нервной системы, предложил новую теорию пластичности, согласно которой решающая роль в процессе компенсации нарушенных функций принадлежит органу условных рефлексов, органу точного и тонкого приспособления — коре больших полушарий головного мозга.

Э. А. Асратяну удалось выдвинуть эту теорию благодаря тому, что он в своих исследованиях опирался на основные принципы рефлекторной теории Сеченова—Павлова. В числе различных методик Асратян широко

использовал и методику условных рефлексов для изучения механизмов восстановления функций. И. П. Павлов в «средах», разбирая экспериментальные данные, полученные Э. А. Асратяном (1933), говорил: «Я думаю, воюя с условными рефлексами, он (Бете,— У. Т.) сделал довольно грубую ошибку в своей работе, хотя он (Бете), надо сказать, малый в общем сообразительный, теперь Э. А. (Э. А. Асратян,— У. Т.) его поправляет». Далее И. П. Павлов говорил — «следовательно, первое, что он должен был бы сделать, если бы он не был во власти дуалистического мировоззрения, а немножко обратил бы внимание на наши условные рефлексы... Тогда все дело свелось бы на условные рефлексы коры. Этого он (Бете) не сделал, а сделал это (Э. А. Асратян) и оказался совершенно прав».

Основоположник учения условных рефлексов часто говорил своим сотрудникам, что для натуралиста все дело в методе. Открытие нового метода раскрыло и новые, широкие горизонты научного познания действительности.

Исследования Э. А. Асратяна и его сотрудников о роли коры больших полушарий головного мозга в процессе компенсации нарушенных функций показали исключительное значение метода условных рефлексов для изучения данной проблемы. Продолжая исследования в этом направлении, в духе павловской концепции, Э. А. Асратян со своими многочисленными сотрудниками и учениками в течение более двадцати лет подверг всестороннему исследованию последствия многих вариантов повреждений центральной нервной системы и наблюдал динамику восстановления нарушенных функций организма. Одновременно были изучены последствия целого ряда новых, ранее не изученных форм травм различных отделов центральной нервной системы. Среди этих видов повреждений следует отметить: ампутацию конечностей, одностороннюю и двухстороннюю гемисекцию спинного мозга, разрушение лабиринтов, анастомозы различных нервов, деаферентацию конечностей, расщепление спинного мозга, перерезку ножек мозга, экстирпацию мозжечка, локальное разрушение базальных ганглиев и т. д. Не изученными в этом комплексе исследований оставались последствия перерезки передней половины спинного мозга и механизм компенсаторных приспособлений после такого вида оперативного повреждения. Исследованием этого вопроса в лаборатории Э. А. Асратяна мы и занялись. Нам удалось установить (Урганджян, 1953, 1955), что перерезка передней половины спинного мозга на уровне V—VI грудных позвонков у взрослых собак не препятствует образованию новых и проявлению ранее выработанных двигательных условных рефлексов.

Продолжая исследования в этом направлении, мы, по предложению Э. А. Асратяна, пользуясь методом электрооборонительных двигательных условных рефлексов, занялись изучением особенностей нарушений моторных, чувствительных и вегетативных функций у собак, как после перерезки передней половины спинного мозга, так и после комбинированного повреждения передней и задней половины спинного мозга.

Как было отмечено выше, еще в 1953 г. нами подробно изучались последствия перерезки передней половины спинного мозга и роль коры

больших полушарий головного мозга в восстановлении нарушенных функций организма. Оценка роли коры больших полушарий головного мозга в указанном процессе производилась как при помощи условных рефлексов, так и при помощи экстрипации коры хирургическим методом.

В настоящей работе, наряду с другими вопросами, нас интересовали и особенности восстановления функций в процессе онтогенетического развития. Важность этого вопроса, как отмечает Э. А. Асратян, определяется тем, что наряду с многочисленными исследованиями компенсаторных приспособлений поврежденного организма весьма незначительное место уделено этому важному вопросу в плане возрастной физиологии. В этом направлении в литературе существуют лишь отдельные работы. К ним прежде всего относятся наблюдения Э. А. Асратяна на щенках с ампутацией конечностей и перерезкой задних отделов спинного мозга.

Р. О. Барсегян (1950) были проведены наблюдения над динамикой восстановления нарушенных функций после перерезки передней половины спинного мозга у щенят. Ей удалось показать, что после перерезки передней половины спинного мозга на уровне средних и нижних грудных позвонков у щенят имеет место ряд расстройств в двигательной и вегетативной сферах. По ее данным, в зависимости от возраста и уровня перерезки, двигательные и вегетативные расстройства бывают различными.

Л. С. Гамбаряном (1954) изучалась динамика восстановления двигательных условных рефлексов у щенков и взрослых собак после удаления задних столбов спинного мозга на протяжении нескольких сегментов. Ему удалось установить, что указанное повреждение не препятствует выработке новых и восстановлению ранее образованных электрооборонительных условных рефлексов.

Методика

В наших исследованиях, проведенных на 7 щенках и 8 взрослых собаках, электрооборонительные условные рефлексы вырабатывались по щадящей двигательнo-оборонительной методике Петропавловского. С помощью этой методики нам удалось выработать хорошо выраженные, ясные, четкие защитные двигательные условные рефлексы. В целях максимальной точности работы, перед каждым опытом определялась пороговая величина электрического тока, необходимая для вызова двигательной реакции, потом, на 1—1,5 см сблизив вторичную катушку саинного аппарата к первичной, начинали опыт. Изолированное действие условного раздражителя во всех случаях продолжалось 15 сек. Безусловный раздражитель (электрический ток) включался в систему через 2—3 сек. Порядок условных раздражителей и интервалы между ними были разными. Если подопытное животное в ответ на условный сигнал поднимало лапу до включения тока, то оно в течение всего периода действия условного раздражителя (15 сек) не получало электрического тока. У всех собак и щенков положительные условные рефлексы были образованы на звонок (сильный), на касалку и свет. Дифференцировочным раздражителем служил звонок слабый. Электрооборонительные двигательные условные рефлексы

вырабатывались с задних конечностей. Перерезка передней и задней половины спинного мозга производилась по ранее описанному нами способу (Урганджян, 1955).

а. Электрооборонительные двигательные условные рефлексы у щенков после перерезки передней половины спинного мозга.

Исследованию подверглись 7 щенков в возрасте 3,5 и 4 месяцев. Все подопытные щенки были разделены на две группы. В первой группе подопытных щенков (5 щенков) мы вырабатывали двигательные, условные защитные рефлексы и после их упрочнения производили перерезку передней половины спинного мозга на уровне V грудного позвонка. У щенков второй группы (2 щенка) сначала производили перерезку передней половины спинного мозга и в процессе восстановления акта стояния и ходьбы начали выработку защитных двигательных рефлексов.

Перерезка передней половины спинного мозга у щенков Севук и Черная (из первой группы) привела только к незначительному нарушению их походки. У остальных щенков (Умница, Худая и Красавица) спинальная операция вызвала довольно глубоко выраженные нарушения моторной, сенсорной и вегетативной сферы. Щенки после перерезки передней половины спинного мозга лежали с сильно вытянутыми передними конечностями. В первый день даже сильные раздражения (механические, электрические и термические) не вызывали никаких двигательных реакций со стороны задних, т. е. пораженных конечностей и хвоста. Температура кожи задних конечностей была заметно повышена по сравнению как с нормальной температурой задних, так и с температурой передних конечностей. Наблюдалось расстройство со стороны тазовых органов (мочевого пузыря и прямой кишки), однако эти нарушения восстановились в течение первой недели после операции. Вышеуказанные двигательные, чувствительные и вегетативные нарушения при нормальном течении процесса заживления операционной раны у щенков второй группы (Бобик и Овчарка) проходили в течение 7—10 дней. Подобные же двигательные, чувствительные и вегетативные расстройства были у щенков второй группы, однако нарушения у них были выражены несколько глубже, чем у щенков первой группы. Оперированные щенки (Севук и Черная — из щенков первой группы) спустя 4—5 дней могли спокойно подниматься на все четыре конечности и передвигаться, при этом походка была неуклюжей, несколько атактичной. У остальных щенков первой группы (Красавица и Умница) двигательные функции восстановились на 7-й день.

С компенсированием двигательных нарушений восстанавливались и вышеуказанные вегетативные и сенсорные нарушения, и оперированные щенки начинали передвигаться довольно свободно, при помощи всех четырех конечностей. При этом наблюдалась атактичность походки, слабость задних конечностей. Все щенки после спинальной операции очень быстро уставали и часто садились с сильно вытянутыми вперед задними конечностями. При быстрой ходьбе, при поворотах и особенно при беге часто падали. При ходьбе задние, т. е. «пораженные» конечности, поднима-

ли выше обычных, ставили на тыльную поверхность и шире обычного.

С течением времени, спустя 12—16 дней после спинальной операции, все указанные нарушения восстанавливались и оперированные щенки довольно свободно передвигались при помощи всех четырех конечностей. Все оперированные щенки даже в первые дни после операции на кличку и показ мяса виляли хвостом, а в дальнейшем двигали конечностями феномен Асратяна). После того как щенки начинали стоять и ходить, т. е. в стадии восстановления локомоции, у щенков первой группы был сделан первый опыт для оценки ранее выработанных электрооборонительных двигательных условных рефлексов. У щенков второй группы в этой стадии производилась выработка электрооборонительных условных рефлексов с задних конечностей. У щенков первой группы после спинальной операции защитные двигательные положительные условные рефлексы на звонок сильный и касалку были угнетены. Они появились на 7—10-й день после спинальной операции, но при этом дифференцировка оказалась расторможенной. В процессе восстановления двигательных функций у щенков первой группы восстановились хорошо выраженные двигательные защитные положительные и отрицательные условные рефлексы на звонок и касалку. У двух щенков из первой группы в послеоперационном периоде в процессе выработки условных рефлексов были введены новые положительные и отрицательные условные раздражители. Как показали наши исследования, выработка электрооборонительных условных рефлексов на новые условные раздражители происходит сравнительно быстро. Таким образом, у щенков первой группы ранее выработанные условные двигательные защитные рефлексы после перерезки передней половины спинного мозга временно исчезали (охранительное, запредельное торможение). Однако в процессе восстановления локомоции они постепенно восстановились. Более того, было обнаружено, что у животных этой группы могут быть выработаны новые условные рефлексы. (Рис. 1). Как было отмечено выше, у двух щенков из второй группы выработка положительных и отрицательных (дифференцировка) условных рефлексов производилась лишь после спинальной операции. У Бобики первый условный рефлекс появился на 23-ем сочетании, а у Овчарки — на 15-ом. У Овчарки образованные положительные и отрицательные условные рефлексы с задней левой конечности в дальнейшем оказались довольно прочными и не исчезали. (Рис. 2).

Следует отметить, что у остальных щенков восстановившиеся и вновь образованные защитные двигательные условные рефлексы были не стойкими. Они то появлялись, то вновь исчезали и очень быстро угашались. К концу опыта латентный период условного рефлекса удлинялся, величина сгибания лапы уменьшалась и иногда эффекты на положительные условные раздражители обнаруживались не на каждое раздражение. С течением времени, после многократных подкреплений у всех оперированных щенков были хорошо выражены четкие тонические условные положительные и достаточно хорошо выраженные отрицательные (дифференцировка)

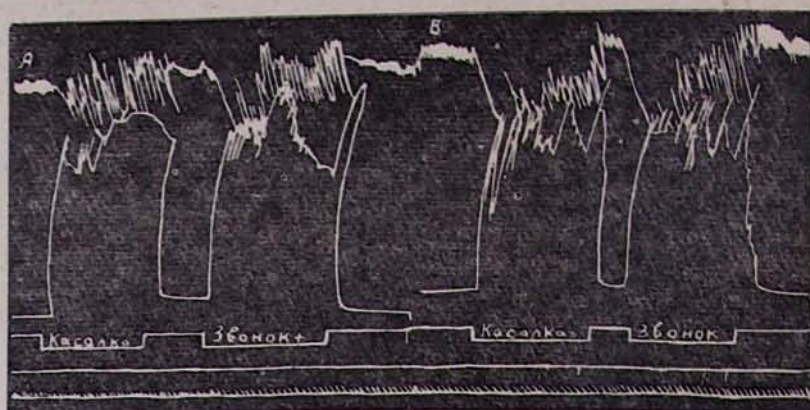


Рис. 1. Щенок Красавица. Электрообзорительные условные рефлексы:

А—до перерезки передней половины спинного мозга.

В—после операции.

Обозначения сверху вниз: запись дыхательных движений, запись двигательной реакции задней конечности, отметка условного раздражителя, отметка безусловного раздражителя, отметка времени в 1 сек. Знак плюс означает положительный раздражитель, знак минус—отрицательный.

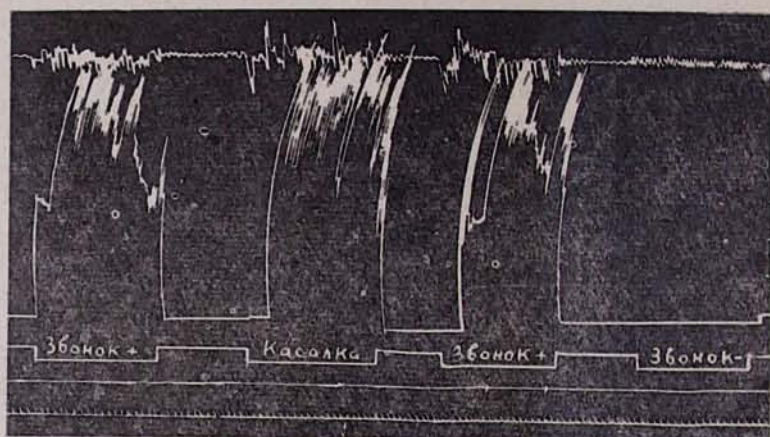


Рис. 2. Щенок Овчарка. Электрообзорительные условные рефлексы после перерезки передней половины спинного мозга.

Обозначения см. на рис. 1.

рефлексы (рис. 3). Однако дифференцировка иногда оказывалась нарушенной. Эти нарушения торможения у щенков должны быть отнесены за счет изменения тормозного процесса, который рассматривался И. П. Павловым как очень лабильный и страдающий, в первую очередь, что и имеет место у наших щенков.

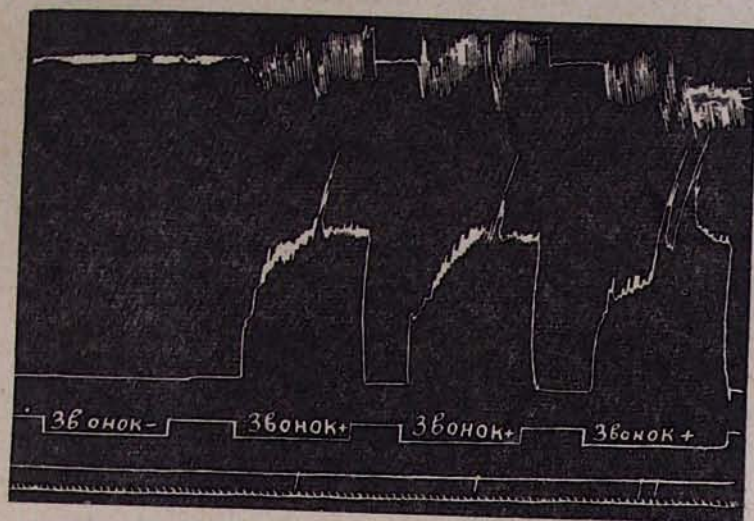


Рис. 3. Щенок Умница. Электрооборонительные условные рефлексы после операции.

Обозначения см. на рис. 1.

У пяти щенков до перерезки передней половины спинного мозга, а у двух после нее мы производили угашение положительного условного рефлекса (звонок сильный). Полное угашение положительного условного рефлекса, при двух минутных промежутках между раздражениями, происходило: до спинальной операции через 9—16 применений, а после нее через 5—7. Угашенные условные рефлексы легко растормаживались и очень быстро восстанавливались (через 2—3 подкрепления). Указанный факт можно рассматривать как результат быстрой истощаемости корковых клеток травмированной нервной системы. Далее, у двух щенков по кличке Овчарка и Умница после операции, когда были получены хорошо выраженные, тонические условные рефлексы с левой задней лапы, манжетка от регистрирующего аппарата и электроды были перенесены на правую заднюю лапу, т. е. лапу, с которой не вырабатывали условные рефлексы. Как показали наши опыты, в первый же день, с первого же раза, в ответ на условные раздражители, щенки поднимали правую заднюю лапу вместо левой, т. е. произошло переключение в условнорефлекторной деятельности (рис. 4).

Эти данные указывают на сохранность «чувства корковой локализации» кожных раздражений после операции.

Таким образом, обобщая полученные данные, можно заключить, что перерезка передней половины спинного мозга у щенков вызывает ряд

расстройств. Однако эти двигательные, чувствительные и вегетативные расстройства обратимые и очень быстро (через 5—10 дней) исчезают. Восстановление нарушенных функций у щенков носит характер тренировки, выучки.

Сопоставление полученных нами данных с ранее описанными (1953) позволяет заключить, что компенсация нарушенных функций у щенков при прочих равных условиях происходит быстрее, чем у взрослых собак. Высшие этажи центральной нервной системы имеют большое значение в процессе восстановления нарушенных функций организма после перерезки передней половины спинного мозга у щенков. Об этом говорят наши данные о возможности как образования новых, так и восстановления ранее выработанных электрооборонительных двигательных условных рефлексов.

Высшие этажи центральной нервной системы влияют на процесс восстановления нарушенных функций как безусловным, так и условнорефлекторным путем.

Защитные двигательные условные положительные и отрицательные рефлексы как в норме, так и после перерезки передней половины спинного мозга у щенков вырабатываются и восстанавливаются быстрее, чем у взрослых собак. Органическое повреждение передней половины спинного мозга щенков не препятствует проявлению ранее выработанных и образованию новых электрооборонительных двигательных условных рефлексов.

б. Защитные двигательные условные рефлексы после одновременной перерезки передней и задней половины спинного мозга на разных уровнях у взрослых собак.

Как известно из литературных данных, последствия и динамика восстановления нарушенных функций при одновременной перерезке передней и задней половины спинного мозга на разных уровнях до сих пор никем из исследователей не изучались. В литературе описаны опыты, в которых одновременно или последовательно производилась гемисекция одной, а затем другой стороны.

Так, Осава у собак через несколько недель после гемисекции производил вторую гемисекцию на противоположной стороне, несколькими сегментами ниже первой. Как отмечает сам автор, через 8 дней имело место почти полное восстановление нарушенных функций и собака через 6 недель спустя после операции легко бегала и могла прыгать в клетке на высоту 85 см. Особенно важен тот факт из полученных данных Осава, что такие собаки не теряли способность локализовать сенсорные стимулы. Полное восстановление функции Осава наблюдал даже после третьей операции.

В 1924 г. Данич на кроликах, а в 1937 г. Э. А. Асратян у собак получили данные, подобные фактам Осава.

Мы поставили задачу: в хронических условиях изучить роль коры больших полушарий головного мозга в процессе восстановления нарушенных функций организма после одновременной двухсторонней перерезки спинного мозга на разных уровнях.

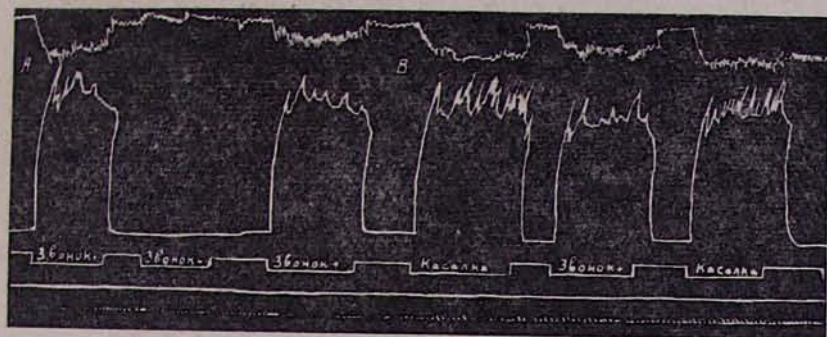


Рис. 4. Щенок Овчарка. Электрооборонительные условные рефлексы после операции.

А—манжетки от электродов и прибор для регистрации движения лапы прикреплены к правой задней лапе, вместо обычно левой.

В—манжетки от электродов и прибор для регистрации движения лап прикреплены к левой задней лапе.

Обозначения см. на рис. 1.

В нашем исследовании операции подвергались 8 взрослых собак. У всех подопытных собак в норме производились выработка условных электрооборонительных рефлексов с одновременной регистрацией дыхания, определение порога кожной чувствительности конечностей к индукционному току, температуры кожи конечностей, холодовой и тепловой чувствительности. У четырех собак защитные двигательные условные рефлексы впервые вырабатывались только после спинальной операции. У остальных четырех собак они были выработаны до спинальной операции. У всех подопытных собак передняя половина спинного мозга перерезалась на уровне V грудного позвонка, а задняя половина — на уровне XII грудного. После подобной спинальной операции динамика нарушений и восстановлений функций исследовалась путем клинических наблюдений, использования фотографирования и протоколирования поведения оперированных животных, проведения специальных проб на наличие спинальных рефлексов, а также все методические исследования, примененные до спинальной операции.

Сразу же после одновременной перерезки передней и задней половины спинного мозга на разных уровнях у собак имели место исключительно глубокие и довольно длительные нарушения двигательных, чувствительных и вегетативных функций. В первые и последующие 10—15 дней после подобного хирургического повреждения спинного мозга собаки лежали с вытянутыми ригидными конечностями. Укол, ущипывание кожи ниже участка операции, сильное сдавливание лап и хвоста, электрические, термические раздражения не вызывали никакой двигательной реакции.

Состояние глубокого спинального шока без существенных изменений сохранялось в течение 7—10 дней, после чего начиналось весьма медленное и постепенное восстановление рефлекторного сгибания сперва передних конечностей (2—3-й день после спинальной операции), а затем через 7—10 дней — задних конечностей. Наблюдалось сравнительно медленное восстановление чувствительности на укол и холод. В этой фазе восстановления нарушенных функций собаки начали стоять на передних лапах, при этом экстензия задних конечностей усиливалась. У 4 собак, начиная с 10—15-го дня после операции, мы наблюдали вытягивание лап в ответ на кличку, показ мяса или раздражение рецепторов кожи головы. На 25—30-й день после операции собаки передвигались при помощи передних лап, подтягивая на тыльной поверхности экстензированные ригидные задние лапы. Эти положительные сдвиги в процессе дальнейшего своего развития приводили к восстановлению нарушенных функций стояния (30—60 дней спустя после операции) и ходьбы и бега (60—90 дней). Однако при этом наблюдалась атактичность походки и слабость задних конечностей. Оперированные собаки с внешней стороны почти не отличались от здоровых собак, но при быстрой ходьбе, беге и особенно при поворотах они часто падали, и очень быстро утомлялись.

Расстройства вегетативного характера прежде всего выражались в повышении температуры кожи задних конечностей сразу же после операции. Разница кожной температуры передних и задних конечностей достигала 4—8°C. У всех оперированных собак в течение 15—25 дней после операции наблюдалось сильно выраженное расстройство акта дефекации и мочеиспускания. Сперва восстановилась нормальная функция прямой кишки, а спустя несколько дней восстановилась функция мочевого пузыря. Порог сгибательного рефлекса конечностей, особенно задних, к индукционному току сильно повышался.

Следует отметить, что чувствительность кожи пораженных конечностей к теплу (вода t° —80°C) восстанавливается гораздо быстрее, чем к холоду (холодная вода t° —2—3°C). Далее наблюдали общее исхудание тела, особенно ниже уровня операции. Все двигательные, сенсорные и вегетативные нарушения, вызванные одновременной перерезкой передней и задней половины спинного мозга на разных уровнях у собак в течение 2—3,5 месяцев почти полностью исчезали и собаки могли стоять и довольно свободно ходить.

У одной собаки Белка, после восстановления нарушенных функций и получения четких и прочно выработанных электрооборонительных двигательных условных рефлексов с «пораженных» конечностей, была произведена третья операция — перерезка задней половины спинного мозга выше первых двух перерезок спинного мозга.

Как показали наши наблюдения, после третьей операции общее состояние собаки было очень тяжелое, имела место полная декомпенсация функций, т. е. те явления, которые мы наблюдали после одновременной двухсторонней перерезки передней и задней половины спинного мозга на разных уровнях. Однако ход восстановления после этого оперативного

вмешательства был довольно длительным (6 месяцев) и то не полным. У собаки Белка полностью восстановились все вегетативные и чувствительные функции и частично локомоторные акты. Наблюдение над Белкой продолжается.

Для выяснения роли коры больших полушарий головного мозга в процессе восстановления нарушенных функций организма и стремясь расширить наши представления о патологии высшей нервной деятельности после двухсторонней одновременной перерезки спинного мозга, а также в целях выявления механизмов компенсаций, мы продолжали изучение условно-рефлекторной деятельности у этих собак. У четырех из них электрооборонительные двигательные условные рефлексы, выработанные еще в здоровом состоянии, после оперативного вмешательства временно исчезли. Безусловный рефлекс был заметно угнетен.

Положительные и отрицательные защитные двигательные условные рефлексы были выработаны с задних конечностей на акустические, оптические и кожно-механические раздражители (звонок, свет и касалка).

После выработки положительных условных рефлексов вырабатывалась дифференцировка. Далее изучался процесс угасания условного положительного рефлекса. Для восстановления ранее выработанных, но исчезнувших после операции условных рефлексов потребовалось гораздо меньшее количество подкреплений, чем для выработки до операции, или для образования вновь после операции.

Необходимо отметить, как характерную черту патологии высшей нервной деятельности, неустойчивость общего фона условно-рефлекторной деятельности оперированных собак. Резкие колебания величин условных положительных рефлексов отмечаются не только в ближайшие опытные дни, но даже в пределах одного опыта, причем эта неустойчивость условных рефлексов сохраняется у некоторых собак в течение длительно-го времени.

В более ранние сроки после спинальной операции, на фоне пониженного тонуса нервных клеток и запредельного торможения, выявляется меньшая растормаживаемость дифференцировки, даже если увеличивается время ее действия. В более отдаленные сроки после спинальной операции отчетливо проявляется ослабление внутреннего торможения и, как следствие этого, растормаживание дифференцировки. Меньшая растормаживаемость дифференцировки в ранние сроки после операции является результатом облегчения внутреннего торможения под влиянием запредельного торможения или отрицательной индукции с места бывшей травмы. После многократных подкреплений у оперированных собак восстанавливались и вырабатывались хорошо выраженные, прочные тонические условные рефлексы. Однако дифференцировка в некоторой степени была нарушена, но через несколько применений имело место ее упрочение (нулевой эффект). (Рис. 5).

Для выяснения возможности выработки новых условных рефлексов после спинальной операции у собак первой группы были введены в систему условных раздражителей новые условные сигналы. Условные реф-

лексы на новые раздражители вырабатывались довольно быстро, и после образования они оказывались прочными. Электрооборонительные условные рефлексы, выработанные вновь или восстановившиеся после операции, были довольно постоянными и прочными, но являлись астеничными, в первое время не имели тонического характера. После многократных подкреплений с процессом восстановления нормального акта локомоции выработанные и восстановившиеся положительные условные рефлексы стали прочными и имели тонический характер, а отрицательные — дифференцировка имела нулевой эффект.

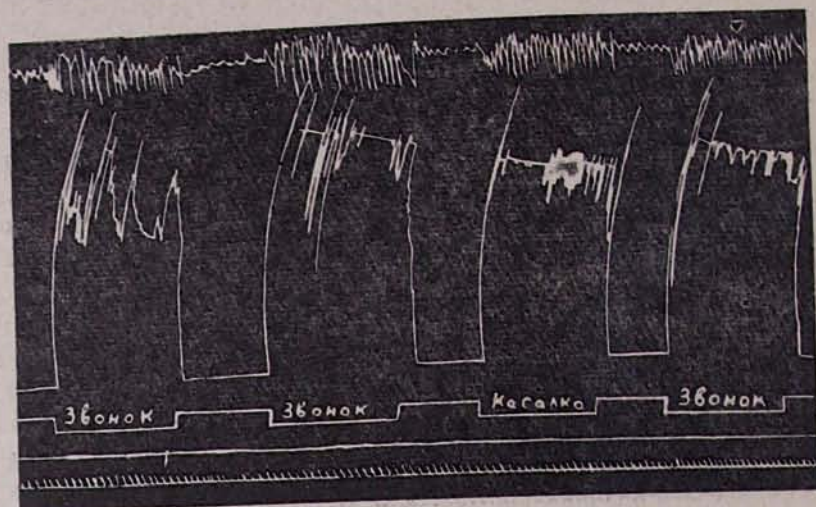


Рис. 5. Собака Севук. Электрооборонительные условные рефлексы после одновременной двухсторонней перерезки передней и задней половины спинного мозга на разных уровнях. Обозначения см. на рис. 1.

Значительный интерес представляют опыты с угашением положительных условных рефлексов, проведенные как до, так и после оперативного вмешательства. Опыты с угашением положительных условных рефлексов показали, что у собак и щенков после спинальной операции, на фоне низкого тонуса деятельности корковых клеток, угашение условных рефлексов наступало быстрее, чем в норме. Когда же эти опыты были проведены на фоне восстановившихся до исходного уровня условных рефлексов, угашение положительных условных рефлексов происходило значительно медленнее. Так, например, если у оперированных собак в ближайшие дни после операции на угашение положительных условных рефлексов требовалось 9—15 применений условного раздражителя без подкрепления, то спустя три-четыре месяца после операции, когда почти полностью восстановились как условнорефлекторная деятельность, так и локомоторные функции, потребовалось 40—50 применений без подкрепления. У собаки Севук спустя 4 месяца после спинальной операции угасить условные рефлексы практически не удалось. Некоторое же ускорение во времени угасания условных рефлексов в более ранние сроки после опера-

ции или отсутствия изменений в скорости угасания является следствием более быстрого истощения нервных клеток и появления запредельного торможения.

Далее изучалась возможность переключения условнорефлекторной деятельности с одной лапы на другую с целью оценки как работы больших полушарий головного мозга, так и оценки состояния кожной чувствительности. Как показали наши опыты, после спинальной операции у собаки Желтая и Каштанка сохранялась способность дифференцировать кожные раздражения. Перемещение электродов и манжетки регистрирующего прибора с левой задней лапы на правую во всех случаях как до, так и после спинальной операции приводило к условнорефлекторному переключению. Собака в ответ на условный сигнал поднимала ту конечность, на которой в данный момент находились электроды и манжетки (рис. 6).

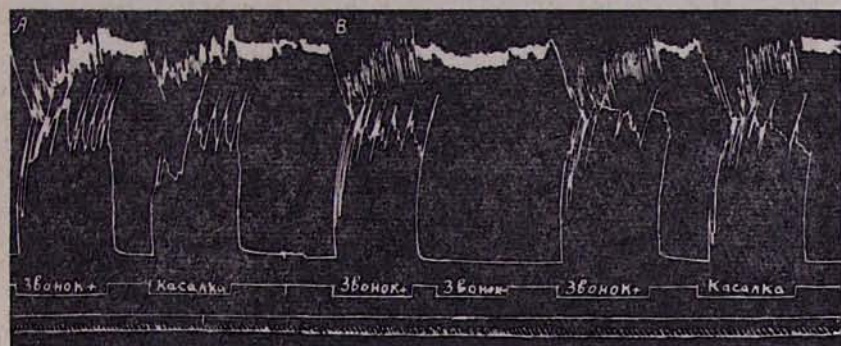


Рис. 6. Собака Желтая. Электрооборонительные двигательные условные рефлексы после одновременной двухсторонней перерезки передней и задней половины спинного мозга.

А—манжетки от электродов и прибор для регистрации движения лап прикреплены к правой задней лапе вместо обычной левой.

В—манжетки от электродов и прибор для регистрации движения лап прикреплены к левой задней лапе.

Обозначения см. на рис. 1.

Таким образом, условнорефлекторное переключение после такого трудного варианта — оперативного повреждения спинного мозга — могло произойти только при точной локализации электродов, на коже «поврежденных» конечностей.

На основании полученных данных можно заключить, что условнорефлекторное переключение имеет место в работе коры больших полушарий головного мозга даже после двухсторонней одновременной перерезки передней и задней половины спинного мозга у взрослых собак. Нет сомнения, что благодаря возможности «переключения» специфические особенности корковой деятельности становятся физиологически более совершенными, значительными и увеличивают способность организма к точному и тонкому приспособлению к вечно изменяющимся условиям существования.

У собак второй группы (4 собаки) выработка электрооборонительных двигательных условных рефлексов производилась после операции. Как только у них восстановился процесс стояния, начиналась выработка как положительных, так и отрицательных условных рефлексов. При этом требовалось в 2—3 раза большее количество сочетаний условного и безусловного раздражителей. Процесс образования условных рефлексов (положительных и отрицательных) у собак второй группы имел такой же характер и течение, как и у собак первой группы. После многократных подкреплений с восстановлением локомоторных и сенсорных функций нам удалось получить четкие, прочные тонические условные рефлексы. Собаки на условные раздражители реагировали сразу подъемом лапы (рис. 7).

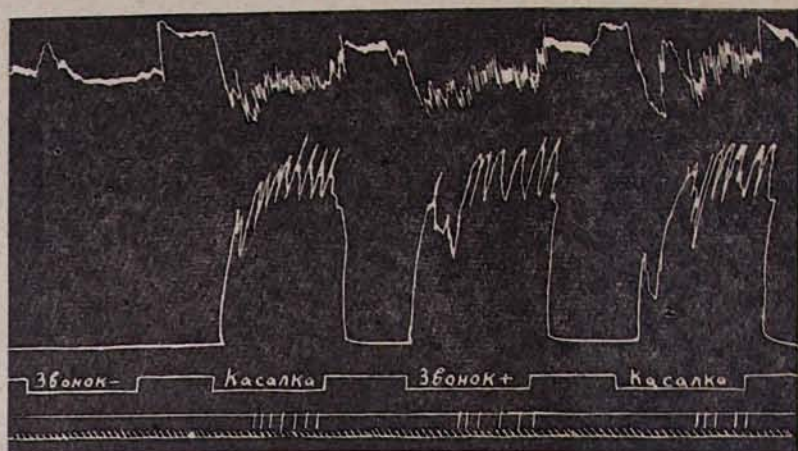


Рис. 7. Собака Желтая. Электрооборонительные условные рефлексы после одновременной двухсторонней перерезки спинного мозга. Обозначения см. на рис. 1.

Собаки этой группы в первые 7—10 опытов выработки условных рефлексов в камере условных рефлексов стояли беспокойно. Они делали попытки снять манжетки регистрирующего прибора и электроды, а также касалку, обнаруживая таким образом способность локализовать место их расположения. Таким образом, во всех случаях после одновременной перерезки спинного мозга на разных уровнях у животных как восстанавливались ранее выработанные электрооборонительные условные рефлексы, так и вырабатывались новые.

В этих же исследованиях было обнаружено, что одновременная двухсторонняя перерезка спинного мозга на разных уровнях не препятствует образованию и восстановлению условных положительных и отрицательных рефлексов с задних, т. е. «пораженных» конечностей.

Следует отметить, что когда вырабатывались электрооборонительные двигательные условные рефлексы с травмированных задних конечностей, тогда их опорные и локомоторные функции еще оставались до некоторой степени расстроенными. На основании экспериментальных данных можно

заключить, что электрооборонительные двигательные условные рефлексы восстанавливаются и вырабатываются раньше, чем двигательные расстройства. Сопоставляя у наших собак степень нарушения электрооборонительных двигательных условных рефлексов со степенью нарушения их локомоции, мы обнаружили существование параллелизма между этими расстройствами. При наличии очень резко выраженных расстройств локомоции почти всегда наблюдается трудное восстановление исчезнувших условных рефлексов, а при отсутствии резких двигательных нарушений как положительные, так и отрицательные условные рефлексы восстанавливаются и вырабатываются легко, без особого затруднения.

Существование полного параллелизма в процессе восстановления локомоций и защитных двигательных условных рефлексов дает основание говорить о единстве нервных путей и механизмов компенсации функций. Этот интересный факт говорит о том, что деятельность коры больших полушарий головного мозга включается в процесс восстановления нарушенных функций в первую очередь.

На основании полученных данных можно заключить, что глубокие двигательные и сенсорные нарушения, вызванные одновременной двухсторонней перерезкой спинного мозга на уровне V и XII грудных позвонков, весьма постепенно и последовательно восстанавливаются, более того, у животных удается не только восстановить ранее выработанные, но и образовать новые, четкие и прочные положительные и отрицательные электрооборонительные двигательные условные рефлексы. С восстановлением исчезнувших условных рефлексов после операции и образованием новых наблюдается заметное улучшение моторики.

Полученные нами данные вместе с тем представляют определенный интерес в аспекте изучения локализации функций в спинном мозгу.

Как известно, вопрос о локализации проводящих путей в спинном мозгу и вообще в центральной нервной системе является одним из координальных вопросов как для клиники, так и для физиологии и морфологии.

Э. А. Асратян, творчески развивая учение И. П. Павлова о динамической локализации функций в коре больших полушарий головного мозга, исходя из большего числа собственных экспериментальных данных, а также на основании имеющихся в литературе данных (клинических, физиологических и морфологических) распространил положение Павлова о динамической локализации функций на спинной мозг. Как нам представляется, наши данные являются новой иллюстрацией правильности выдвинутой Э. А. Асратяном научной концепции.

ЛИТЕРАТУРА

1. Асратян Э. А. Физиология центральной нервной системы. Изд. АМН, 1953.
2. Барсегян Р. О. Близкие и отдаленные последствия перерезки передней половины спинного мозга на разных стадиях постнатального онтогенеза у собак. Труды Ин-та физиологии АН АрмССР, том 3, 1950.

3. Данич. Исследование по многогранной гемисекции спинного мозга у кроликов. 81, 1924.
4. Гамбарян Л. С. Условные двигательные рефлексы у собак после удаления задних столбов спинного мозга на протяжении нескольких сегментов, ДАН СССР, том 98, № 2, 1954.
5. Гамбарян Л. С. Условные рефлексы у собак после высокой перерезки задних столбов спинного мозга. Изд. АН АрмССР, 1953.
6. Осава. Цит. по Кеннону и А. Розенблюту. Повышение чувствительности депервированных структур, Москва, 1951.
7. Павлов И. П. Павловские среды, т. III, 1949.
8. Прессман Я. М. 1939 (цит. по Асратяну, 1953).
9. Урганджян Т. Г. Автореферат диссертации, Москва, 1953.
10. Урганджян Т. Г. Роль коры больших полушарий головного мозга в компенсаторных приспособлениях после перерезки передней половины спинного мозга у собак, Доклады АН АрмССР, том XXI, № 2, 1955.

Տ. Գ. ՈՒՐԱՆԺՅԱՆ

ՊԱՅՄԱՆԱԿԱՆ ՌԵՖԼԵԿՏՈՐ ԳՈՐԾՈՒՆԵՈՒԹՅՈՒՆԸ ՈՂՆՈՒՂԵՂԻ ՏԱՐԲԵՐ ՀԱՂՈՐԴԱԿԻՑ ՈՒՂԻՆԵՐԻ ՎՆԱՍՎԱԾՔՆԵՐԻ ԴԵՊԵՐՎՈՐ

Ա. մ. փ. ո. փ. ո. ի. մ.

Ինչպես հայտնի է գրականությունից ողնուղեղի կողմնային կեսերի երկկողմանի կիսահատումով զբաղվել են Օսավան, Դանիշը, Հասարաթյանը և ուրիշները:

Է. Հ. Հասարաթյանի կողմից մեր առաջ խնդիր դրվեց ուսումնասիրելու ողնուղեղի առաջնային և ետին կեսերի միաժամանակյա վնասվածքից առաջացած խանգարումների կլինիկան և նրանց վերականգնման դինամիկան՝ օգտագործելով ֆիզիոլոգիական մի շարք տեսակեր:

Փորձերը դրվել են 9 հասուն շների և 7 թուլանների վրա:

Ստացված տվյալները ցույց են տալիս, որ ողնուղեղի առաջնային և ետին կեսերի տարբեր բարձրություններում միաժամանակյա կտրվածքից առաջացած՝ շարժողական, զգացողական և տրոֆիկ խանգարումները, որոնք 3—4 ամսվա ընթացքում համարյա թե լրիվ անհետանում են և կենդանիները կարողանում են ազատ կերպով օգտվել վերջավորություններից՝ քայլելու, վազելու և այլ ֆունկցիաներ կատարելու համար:

Ֆունկցիաների վերականգնման դինամիկայում հնարավոր է դառնում մշակելու և վերականգնելու էլեկտրոպաշտպանողական պայմանական ռեֆլեքսներ կտրվածքից ցած գտնվող վերջավորությունների վրա:

Մեզ հաջողվեց ստանալ նաև պայմանական ռեֆլեկտոր զործունեության փոխարկում էլեկտրոդները և մանեթեռի մեկ կտին վերջավորությունից մյուսին փոխադրելու միջոցով:

Մեր ուսումնասիրությունները ցույց են տալիս, որ մշակված պայմանական ռեֆլեքսների մարումը օպերացիայից հետո տեղի է ունենում ավելի արագ քան մինչ օպերացիան: Էլեկտրոպաշտպանողական պայմանական ռեֆլեկտոր

գործունեության էֆեկտն առաջին հերթին հանդես է գալիս շնչառական սխտեմում և մարմնում է ավելի ուշ, քան շարժողական սխտեմում:

Հնարավոր դարձավ ցույց տալու, որ պայմանական ռեֆլեքսները վերականգնվում և մշակվում են ավելի վաղ, քան խանգարված շարժողական ֆունկցիան:

Անհրաժեշտ է նշել, որ ողնուղեղի այս տիպի կոմբինացված վնասվածքների հետևանքները և նրանց վերականգնման դինամիկան մինչև հիմա ոչ ոքի կողմից չի ուսումնասիրված:

Նկատի ունենալով, որ վնասված ֆունկցիաների վերականգնման մեխանիզմի պարզարանման տեսակետից մեծ նշանակություն ունեն օնտոգենետիկ հետազոտությունները միաժամանակ ուսումնասիրվեց պայմանական ռեֆլեկտոր գործունեությունը շան թուփաների մոտ ողնուղեղի առաջնային կեսի հատումից հետո:

Ստացված տվյալները ցույց են տալիս, որ թուփաների մոտ վերականգնման պրոցեսները տեղի են ունենում անհամեմատ ավելի արագ, քան մեծահասակ շների մոտ:

Պայմանական ռեֆլեքսները ողնուղեղի առաջնային կեսի խրոուրդիական վնասվածքից հետո ժամանակավորապես անհետանում են, որոնք սակայն նորից լրիվ վերականգնվում են և մշակվում են նորերը:

Ստացված էքսպերիմենտալ տվյալները որոշակի նշանակություն ունեն ինչպես վնասված ֆունկցիաների վերականգնման մեխանիզմի, այնպես էլ ողնուղեղի դինամիկ լոկալիզացիան պարզարանելու տեսակետից:

