

О. Г. БАКЛАВАДЖЯН

**ДВИГАТЕЛЬНЫЕ УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ
ПОСЛЕ ОДНОСТОРОННЕГО ПОВРЕЖДЕНИЯ
ОБЛАСТИ ВНУТРЕННЕЙ КАПСУЛЫ
ГОЛОВНОГО МОЗГА**

Много работ посвящено изучению двигательных условных рефлексов, однако существует еще ряд невыясненных вопросов, изучение которых представляет большой интерес. Среди этих вопросов особый интерес представляет изучение анатомо-физиологического механизма двигательных условных рефлексов.

В наших исследованиях мы изучали электрооборонительные условные рефлексy при повреждении эфферентной части рефлекторной дуги двигательных условных рефлексов. Для этого при помощи разработанной нами специальной методики мы разрушали пирамидную систему в области внутренней капсулы. Так как эта методика дается подробно в другом месте, остановимся подробно на методике выработки электрооборонительных условных рефлексов.

Они вырабатывались по щадящей методике Петропавловского, обеспечивающей автоматическое выключение тока при подъеме лапы. В то время как по методике Протопопова (Протопопов, 1909) животное не избавляется от действия электрического тока при условнорефлекторном подъеме лапы и условный сигнал не выполняет биологическую роль фактора тонкого и точного приспособления организма к внешней среде, методика Петропавловского обеспечивает биологическое назначение условного рефлекса. Это достигнуто введением в цепь раздражающего тока автоматического выключателя, который размыкает цепь, как только подъем лапы достигает известной величины. По методике Петропавловского, как только двигательная реакция уменьшается, в известный момент ее уменьшения также автоматически замыкается ток, который приводит к новому сокращению, в результате которого снова происходит размыкание цепи и т. д. Эти самоподкрепления продолжают все время, пока действует условный сигнал (Петропавловский, 1934).

Методика Петропавловского не только биологически адекватна — она имеет и другое преимущество по сравнению с методикой Протопопова,

которое заключается в том, что в этом случае можно выработать «тонический» по терминологии Фурсикова условный рефлекс: при условном раздражении собака поднимает конечность и держит ее в согнутом состоянии до прекращения действия условного раздражителя. Как мы увидим дальше, при моторных нарушениях тонический условный рефлекс является тончайшим и великолепным показателем состояния пирамидной системы. По ходу нашей работы мы наблюдали такие переходные состояния, когда условный рефлекс восстановлен, но отсутствует его тонический компонент. Работая по методике Протопопова, нам, конечно, не удалось бы наблюдать эту фазу в процессе компенсации и восстановления нарушенных моторных функций после операции.

Выработка условного рефлекса и регистрация двигательных реакций производились следующим образом: в нижнем отделе голени (на границе со стопой) на побритой коже, смоченной физиологическим раствором, прикреплялась резиновая манжетка с двумя электродами, с расстоянием между ними в 15—18 мм. Раздражающий ток получали от санного индукционного аппарата, питаемого трансформатором. Напряжение тока, поступающего из трансформатора в индукционную катушку — 6 вольт. Ниже места прикрепления электродов прикреплялась вторая манжетка от записывающего прибора для регистрации движения лапы (рис. 1).

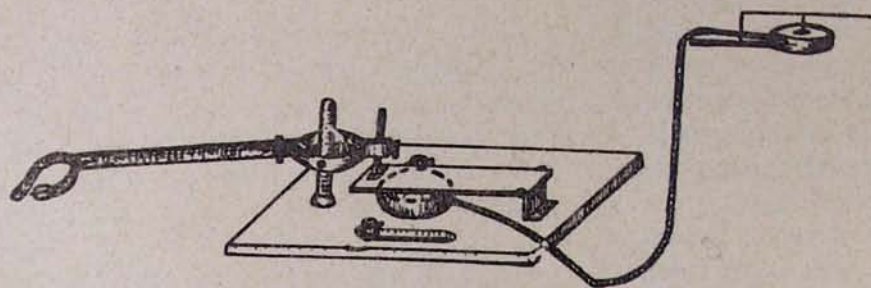


Рис. 1. Прибор для записи движения лапы.

На кривой записи двигательных реакций, кроме того, при помощи электромагнитного отметчика отмечалось автоматически место подачи условного сигнала. Для отметки безусловного раздражителя служил другой электромагнитный отметчик. Время регистрировалось с помощью отметчика времени. Для записи дыхания пользовались гофрированной трубкой противогаса, соединенной с мареевской капсулой. Опыты проводились в полувздукопроницаемой камере. Наряду с объективной регистрацией производились также наблюдения *ad oculus* через смотровое окошко.

В наших исследованиях весь план работы был таков: вначале у всех собак вырабатывался прочный стереотип положительных и отрицательных условных рефлексов, устанавливался своего рода дооперационный «фон» корковой деятельности, затем производилось разрушение области внутренней капсулы и велось наблюдение за характером нарушений и ходом восстановления двигательных условных рефлексов.

Влияние повреждения области внутренней капсулы на условнорефлекторную деятельность было изучено у пяти собак. Из этих пяти собак у трех (Белка, Чалик и Джульбарс) был выработан следующий стереотип: звонок +, свет +, касалка +, касалка — и касалка +. Дифференцировка была выработана по месту прикрепления касалки. Во всех случаях положительная касалка прикреплялась к бедру задней правой конечности, а отрицательная касалка к плечу одноименной передней конечности. У этих трех собак такой стереотип был выработан не только на правой задней конечности, но также и на левой. Для иллюстрации сказанного приводим кривую одного из опытов, проведенных до операции (рис. 2).

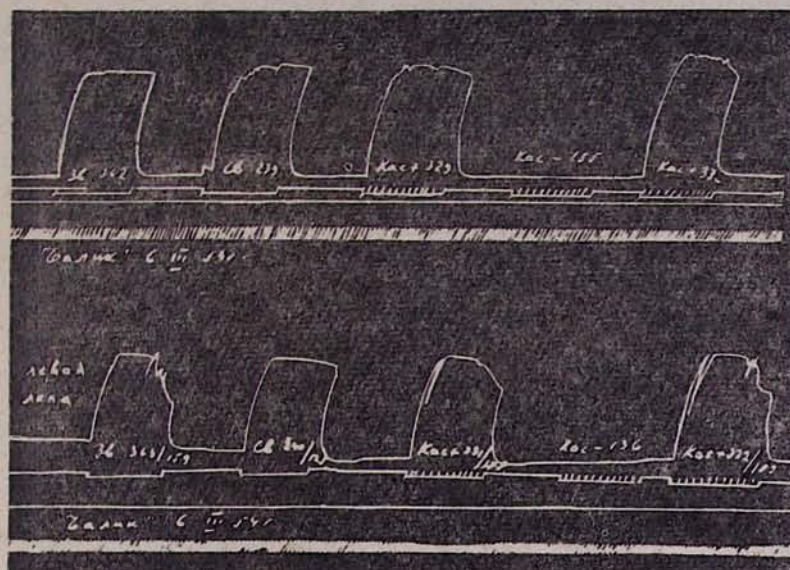


Рис. 2. Электрооборонительные условные рефлексы с правой и с левой лапы в норме.

Выработка одинаковых условных рефлексов с обеих задних конечностей давала возможность сравнивать изменения рефлекторной деятельности правой и левой конечностей после односторонней операции.

Для выяснения возможности образования новых условных рефлексов после оперативного повреждения области внутренней капсулы, у двух собак (Альбино и Бой) до операции были выработаны рефлексы только на звонок и свет. У них положительная и отрицательная касалки были введены в опыт после операции. В этих двух случаях в качестве дифференцировочного раздражителя до операции было использовано бульканье, а после операции бульканье и отрицательная касалка. Для иллюстрации приводим кимограмму одного из дооперационных опытов (рис. 3).

Для выяснения возможности сохранения двигательных навыков после повреждения пирамидного тракта в области внутренней капсулы, параллельно с оборонительными рефлексами у некоторых собак были также вы-

работаны двигательные пищевые рефлексы в форме подачи лапы и подъема на задние лапы методом так называемой механической дрессировки.

Выработка пищевых условных рефлексов производилась нами ежедневно сразу же после опытов с электрооборонительными условными реф-

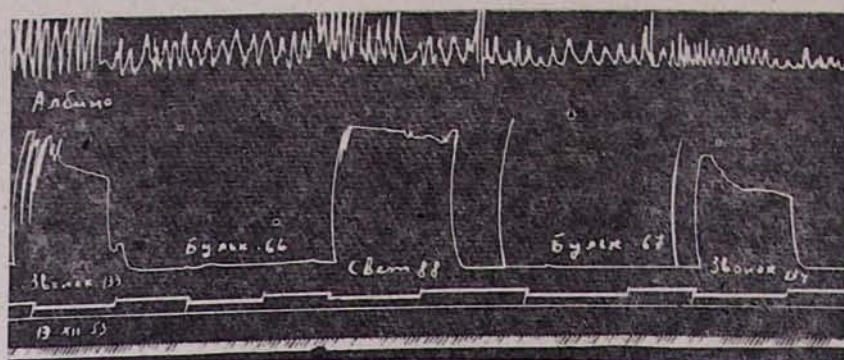


Рис. 3. Нормальные «тонические» условные рефлексы до операции.

лексами. Каждый раз мы обычно производили 8—10 сочетаний. Подачи лапы была выработана следующим образом: произнося слова «дай лапу», мы брали в свою руку лапу собаки и как только лапа была взята, собака получала кусочек хлеба. Таким образом производилось сочетание раздражителя, исходящего от экспериментатора, пассивного (вынужденного) движения конечности животного и еды. После нескольких таких сочетаний пассивные движения становились активными, т. е. на словесное раздражение «дай лапу» животное производило требуемое движение. У некоторых животных выработка шла несколько медленнее, что по-видимому связано с типом нервной системы. Обычно рефлекс вырабатывался на 2—3-й день после 15—25 сочетаний. Собака Белка до поступления в лабораторию по всей вероятности подвергалась домашней дрессировке, так как на слово «дай лапу» с первого же дня она подавала левую лапу.

Перед нами стояла задача угасить этот рефлекс и выработать, как у остальных собак, рефлекс подачи правой лапы. Эту задачу мы разрешили следующим образом: как только при слове «дай лапу» собака поднимала левую лапу, мы били по лапе и, взяв в руку правую лапу, подкрепляли это новое движение едой. Как показывает протокол опыта № 8 (табл. 1), первоначальный результат этих опытов был отрицателен. Собака на слово «дай лапу» подавала всегда левую лапу. Однако постепенно, в результате упорной тренировки нам удалось выработать правильную подачу лапы. При этом в своем развитии этот рефлекс подачи правой лапы проходил несколько стадий. Первоначальная стадия неадекватной реакции сменялась стадией биэффекторной реакции, когда на сигнал «дай лапу» собака поочередно поднимала то правую, то левую лапу (табл. 1). Потом эта фаза сменялась последней фазой, когда на слово «дай лапу» собака

всегда давала адекватную реакцию, т. е. поднимала требуемую правую лапу.

Протокол опыта № 8, Белка, 19.X.1953 г.

Таблица 1

Порядков. № раздраж.	Наименование раздражит.	Двигательн. условная реакция (левая лапа)	Двигательн. условная реакция (правая лапа)	Примечание
75	„Дай лапу“	+	О	+ означает наличие рефлексов
76	„Дай лапу“	+	О	О—отсутствие их
77	„Дай лапу“	О	+	Протянул руку к пра- вой лапе
78	„Дай лапу“	+	О	
79	„Дай лапу“	+	+	Бизффекторная ре- акция
80	„Дай лапу“	+	О	
81	„Дай лапу“	+	О	
82	„Дай лапу“	О	+	Протянул руку к правой лапе

Как объяснить полученный нами факт? Почему задача образования рефлекса подачи правой лапы была трудна для Белки? Мы полагаем, что в этом случае мы столкнулись с работой симметричных корковых пунктов и этот факт по нашему взгляду можно объяснить по принципу реципрокной иннервации: так как в прошлом в правом полушарии была образована доминанта, она вызывала, по закону отрицательной индукции, концентрированный очаг торможения в симметричном пункте левого полушария, что затрудняло выработку рефлекса с правой лапы. Однако проприоцептивные раздражители при пассивном (вынужденном) поднятии правой лапы, усиливая постепенно очаг возбуждения в соответствующем пункте двигательной области левого полушария, в конечном счете привели постепенно к формированию и установлению новых реципрокных отношений, что обеспечило осуществление правильного ответа на наш словесный раздражитель. Эффекторная генерализация по терминологии Воронина (1947) или бизффекторная реакция, которая заключалась в том, что на слово «дай лапу» собака поочередно поднимала правую и левую лапу, по-видимому была обусловлена тем, что симметричные пункты моторной зоны правого и левого полушарий находились тогда в состоянии уравновешенности.

Аналогичным образом у двух собак была выработана реакция подъема на задние лапы. Протягивая руку с пищей мы произносили «возьми, Альбино», на что собака поднималась на задние лапы и брала пищу. После 12—15 сочетаний при словесном сигнале «возьми, Альбино» собака поднималась на задние лапы.

Результаты исследования показали, что после повреждения пирамидного тракта в области внутренней капсулы электрооборонительные условные рефлексы временно исчезают на пораженной конечности. Изменяется

и характер безусловной двигательной реакции, а именно, в ответ на безусловное раздражение собаки не удерживают конечность в состоянии тонического сгибания («астенический» безусловный рефлекс). Указанная особенность иллюстрирована на рис. 4.

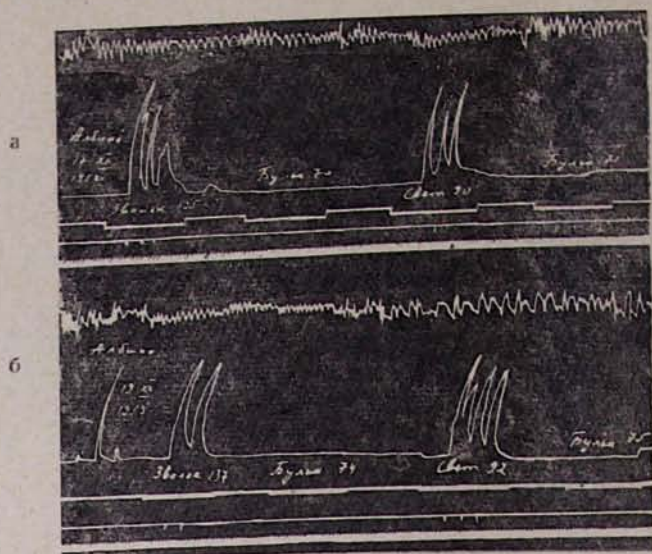


Рис. 4. Электрооборонительные условные рефлексы.
а) опыт от 17.XII.1953 г. 3-й день после операции.
б) опыт от 19.XII.1953 г. 5-й день после операции.

У тех собак, у которых до операции были выработаны одинаковые условные рефлексы с обеих задних конечностей, после одностороннего повреждения области внутренней капсулы выступал другой, не менее интересный факт. Во всех случаях, наряду с временным исчезновением условных рефлексов с «пораженной» конечности, в первые 4—10 дней наблюдалось также сильное угнетение рефлексов и со «здоровой» (рис. 5).

Условные рефлексы появились впервые на 7—10-й день после операции, но вначале они имели астенический характер — собаки не удерживали конечность в согнутом состоянии (рис. 6).

В этот период у некоторых собак наблюдались фазовые состояния в высшей нервной деятельности, обусловленные, по-видимому, запредельным торможением. Силовые отношения были нарушены: на сильный условный раздражитель, звонок, реакция была более слабая, чем на свет (рис. 7).

В период появления астенических условных рефлексов восстанавливался обычно и тонический компонент безусловного рефлекса. Стадия астенических условных рефлексов потом постепенно сменялась стадией нормальных тонических условных рефлексов. У всех собак (за исключением одной) наблюдалась такая постепенная и закономерная смена одной стадии другой. Только у одной собаки Чалик в ходе восстановления

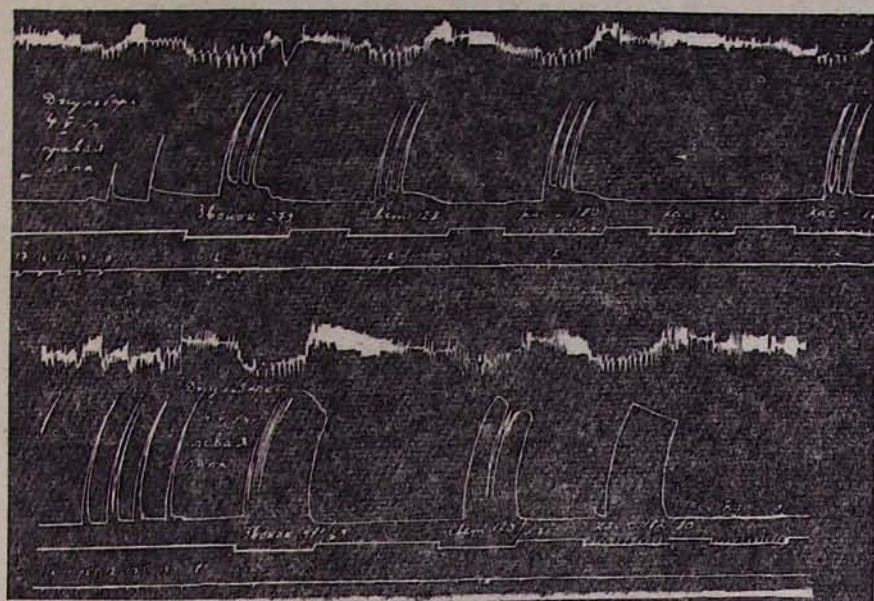


Рис. 5. Опыт от 4.V.1954 г. Двигательные условные рефлексы на 8-й день после операции.

а)—правая („пораженная“) конечность, б) левая („здоровая“) конечность.

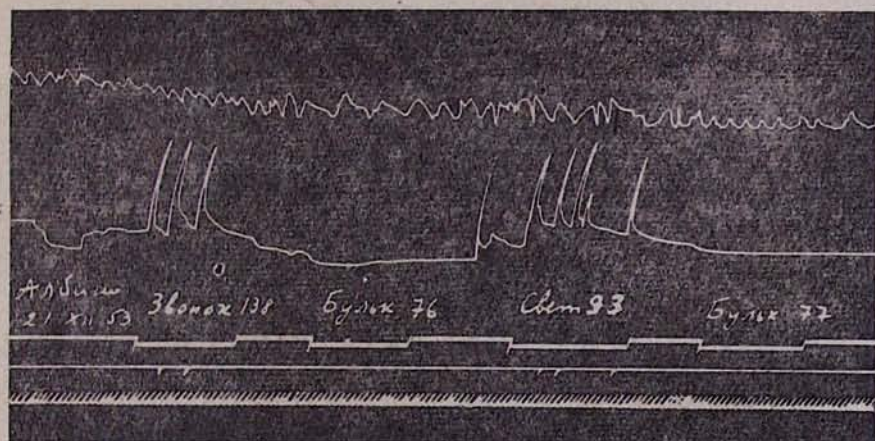


Рис. 6. Опыт от 21.XII.1953 г. 7-й день после операции. На условные раздражители появилась „астеническая“ реакция.

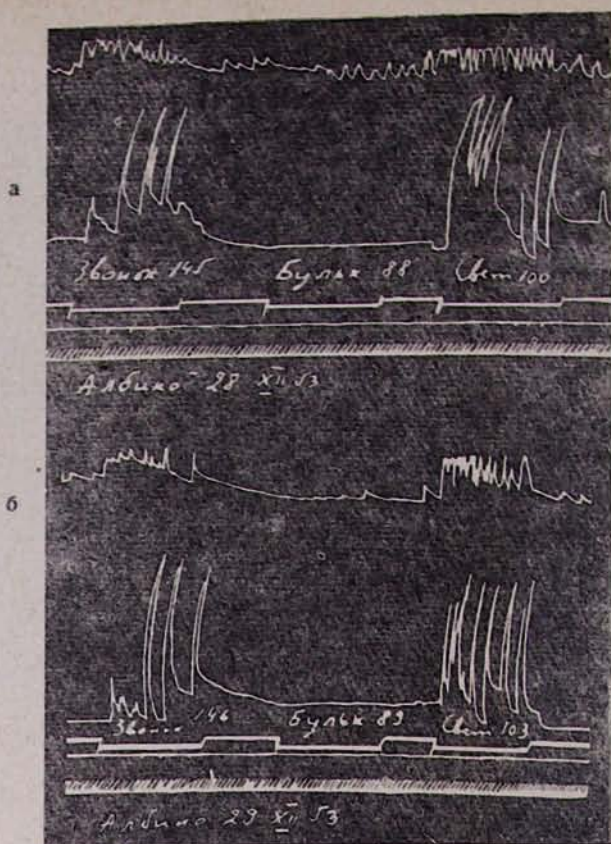


Рис. 7. Двигательные условные рефлексы после операции.
а) опыт от 24.XII.1953 г. б) опыт от 29.XII.1953 г.
Условная реакция на сильный звонок более слабая, чем на свет.

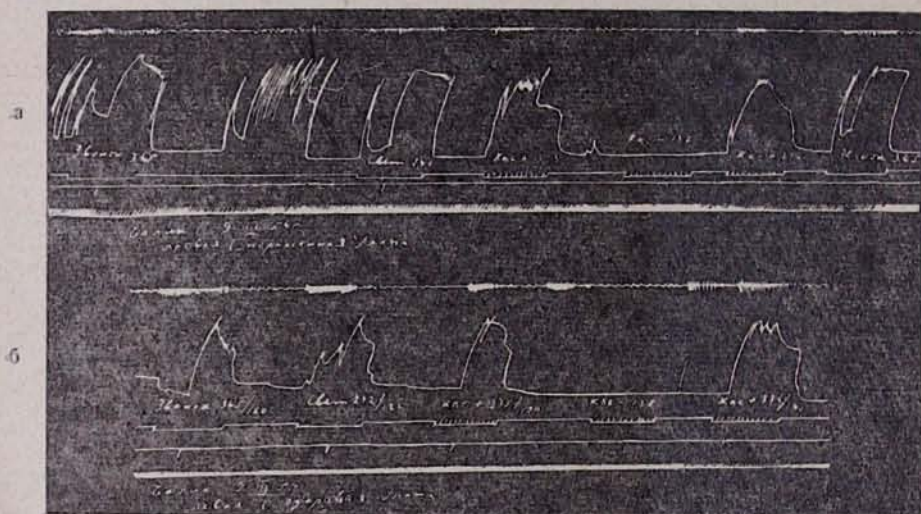


Рис. 8. Собака Чазик. Опыт от 9.III.1954 г. 3-й день после операции.
а) усиленные рефлексы с правой ("парализованной") конечности.
б) условные рефлексы с левой ("здоровой") конечности.

нормальных условных рефлексов не наблюдалась такая фазность. У этой собаки после повреждения области внутренней капсулы условные рефлексы не исчезли. Они были несколько угнетены (рис. 8) и очень быстро (на 7—8-й день) восстановились полностью до дооперационного уровня. Последующий гисто-морфологический контроль показал, что у этой собаки область внутренней капсулы была разрушена гораздо меньше, чем у остальных.

Таким образом, было установлено, что даже при полном разрушении пирамидного тракта в одном полушарии электрооборонительные условные рефлексы восстанавливаются сравнительно быстро и ход восстановления условных рефлексов проходит через ряд стадий. Нормальные «тонические» условные рефлексы получались на 18—28-й день после операции. К этому времени условнорефлекторная деятельность полностью восстанавливалась и достигала дооперационного уровня (рис. 9).

У некоторых собак после полного восстановления условных рефлексов мы приступили к выработке новых условных рефлексов. Для этого в систему условных раздражителей были введены новые раздражители: касалка + и касалка —.

Результаты опытов показали, что после одностороннего разрушения пирамидного тракта в области внутренней капсулы могут формироваться новые условные рефлексы. Для иллюстрации сказанного ниже приводится кимограмма одного из опытов после введения касалки в систему электрооборонительных условных рефлексов (рис. 10).

Ввиду того, что во всех опытах условные раздражители чередовались в стереотипе всегда в определенной последовательности и место дифференцировочного раздражителя не менялось, можно было полагать, что условный рефлекс образовался на место и на порядок раздражений, а не на наличный раздражитель (Асратян, 1938, Скипин, 1938, Петров, 1941 и др.). Чтобы проверить это предположение, в некоторых опытах мы меняли порядок чередования условных раздражителей. Как видно из приведенной кимограммы, несмотря на нарушение стереотипа, на все условные раздражители ответная реакция была адекватной (рис. 11).

Для более тонкой оценки состояния нервных процессов, у двух собак (Чалик и Джульбарс) до и после операции были поставлены пробы с прерывистым угашением условного рефлекса на звонок. В этих специальных опытах было установлено, что даже после полного восстановления условных рефлексов долгое время все же остается еще некоторая слабость корковой деятельности. В то время как до операции прочная условная реакция на звонок не поддавалась угашению, несмотря на 30—40 неподкреплений условного рефлекса (рис. 12-а), после операции она угасала уже на 5—6-ом неподкреплении (рис. 12-б).

Эти опыты показали, что оперативное повреждение области внутренней капсулы приводит к длительному нарушению нормального баланса между раздражительным и тормозным процессами со значительным превалированием последнего.

В опытах по двигательным пищевым условным рефлексам было уста-

новлено, что в первые 6—7 дней после операции рефлекс подачи лапы отсутствует. Однако и после появления этой реакции собаки не всегда реагируют на условный словесный сигнал. Иногда на слово «дай лапу» собаки

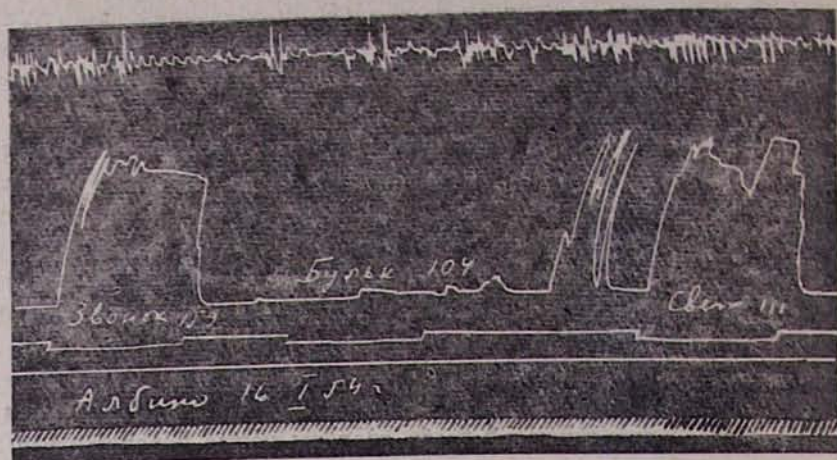


Рис. 9. Нормальные «тонические» условные рефлексы, восстановленные после операции.

стоят неподвижно и вначале очень часто лапу поднимают невысоко и сразу же опускают.

Постепенно при ежедневной тренировке реакция восстанавливается и упрочняется и, спустя 10—12 дней, пищевой двигательный рефлекс подачи правой лапы становится прочным и постоянным.

Следует отметить, что при изучении двигательных пищевых рефлексов у Белки наблюдалось следующее интересное явление.

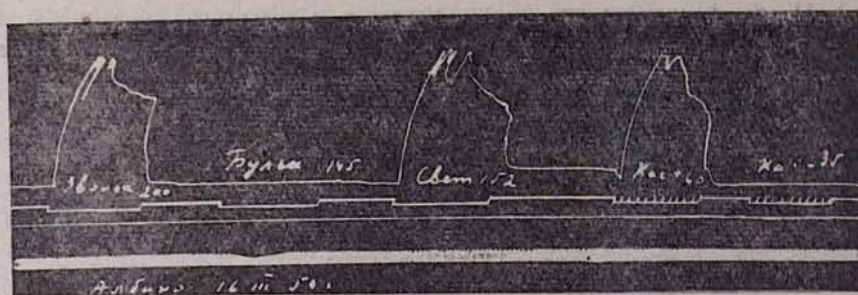


Рис. 10. Двигательные условные рефлексы после операции. Выработаны новые условные рефлексы на касалку + и на касалку —.

В ближайший послеоперационный период рефлекс подачи лапы отсутствовал, однако, спустя 4—5 дней после операции, на слово «дай лапу» собака поднимала левую лапу вместо правой. Следовательно, стадия отсутствия реакции сменилась стадией неадекватной реакции. Лишь после 11—12 дней нам удалось восстановить рефлекс подачи правой лапы.

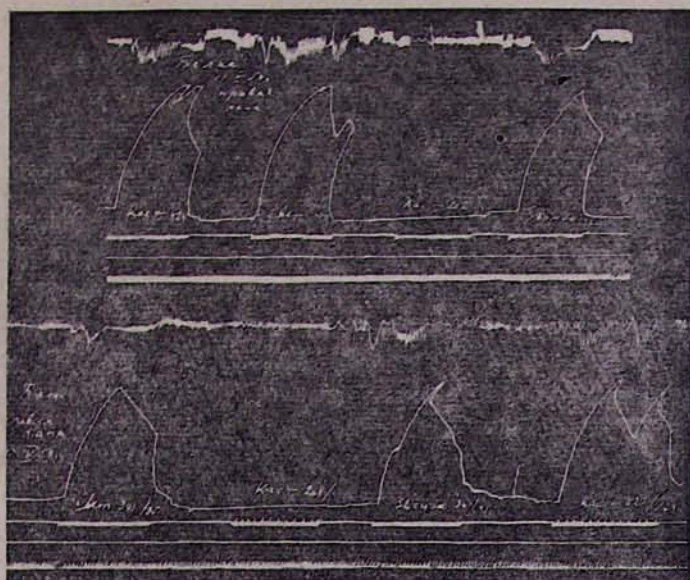


Рис. 11. Опыт от 11.V.1954 г. Изменен порядок чередования условных раздражителей в динамическом стереотипе.

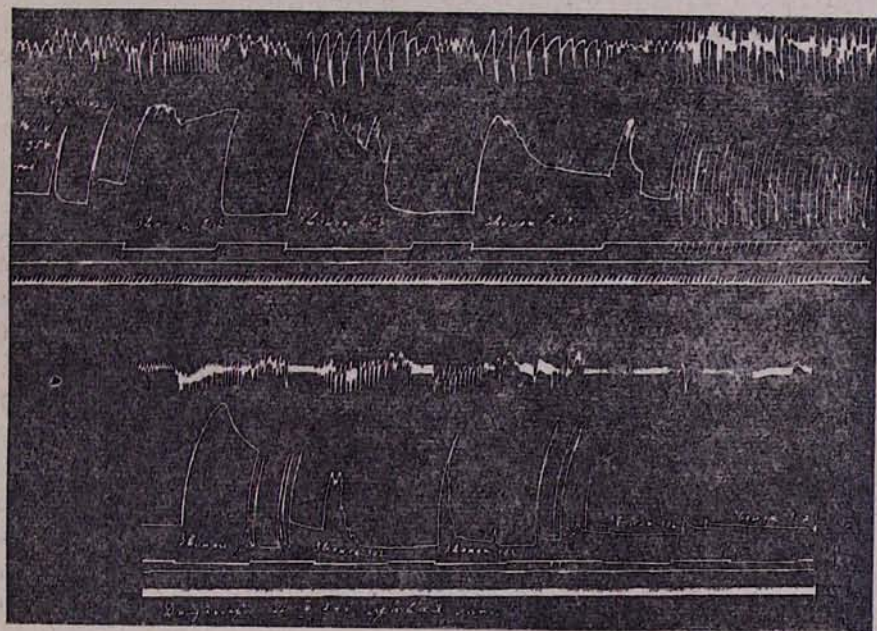


Рис. 12. Опыт от 16.IV.1954 г. Условный рефлекс на звонок до операции не угасает в течение одного опытного сеанса (29 неподкреплений). Опыт от 20.V.1954 г. Условный рефлекс на звонок после операции угасает при 5-м неподкреплении.

Как объяснить это явление? Почему у этой собаки, в отличие от других, восстановлению выработанного до операции рефлекса подачи правой лапы предшествовала стадия неадекватной реакции подачи левой лапы? Объяснение этого факта мы можем найти в одном из высказываний И. П. Павлова (Павловские среды, 11, 1949), который говорил: «Мы много раз говорили, что при всякого рода переделках с последующими длительными периодами отдыха странным образом восстанавливается не последнее положение дела, которое мы имели перед перерывом, а более раннее. Отсюда явилась идея наложения раздражителей, а не искоренение, не уничтожение поздними раздражителями ранних». Базируясь на ряде фактов Павлов пришел к выводу, что при различных условиях опыта возможно восстановление старых, более прочных связей нервной системы. Иванов-Смоленский (1938) указывает, что когда в онтогенезе поздние-приобретенные условные связи затормаживаются, то это приводит к растормаживанию ранее приобретенных условных связей. Мы полагаем, что то же самое произошло и в нашем случае. Раньше мы отметили, что до поступления в лабораторию у Белки был уже выработан прочный рефлекс подачи левой лапы. Мы угасили его с большим трудом и выработали как и у всех собак рефлекс подачи правой лапы. Нужно полагать, что после операции отчасти в результате разрушительных процессов (органическое повреждение), отчасти в результате нейродинамических сдвигов произошло торможение позднее выработанного рефлекса подачи правой лапы, которое, очевидно, по закону положительной индукции вызвало «освобождение», растормаживание ранее приобретенного рефлекса подачи левой лапы.

Рефлекс подъема на задние лапы в первые 5—6 дней после операции также отсутствовал. Но довольно быстро (9—10 дней) и этот рефлекс восстановился до нормы.

Таким образом, при исследовании двигательных пищевых рефлексов мы пришли к выводу, что при разрушении области внутренней капсулы рефлексы подачи лапы и подъема на задние лапы восстанавливаются полностью в сравнительно короткий срок, быстрее чем электрооборонительные условные рефлексы.

Результаты, полученные при изучении условнорефлекторной деятельности собак после одностороннего повреждения пирамидного тракта в области внутренней капсулы, показывают, что в начальном периоде после операции условные рефлексы с пораженной конечности исчезают. Можно было бы думать, что исчезновение условных рефлексов после разрушения области внутренней капсулы является результатом только травмирования центральной нервной системы. Однако против этого допущения говорит то обстоятельство, что в случаях незначительного повреждения области внутренней капсулы, как у Чалика, условные рефлексы не исчезают, а только угнетаются. Одна операционная травма, вызывающая отек и набухание мозга, нарушение мозгового кровообращения, расстройства ликворообращения и тем самым ведущая к возникновению разлитого охранительного торможения, не может, следовательно, объяснить исчез-

новение условных рефлексов с пораженной конечности. Отсутствие условных рефлексов приходится ставить в связь с тем, что был разрушен пирамидный путь в области внутренней капсулы, что подтверждается данными патолого-анатомического исследования мозга. Однако причину исчезновения условных рефлексов нужно искать не только в повреждении пирамидной системы. Оно обусловлено не только поломкой структуры, но и тормозным влиянием этой поломки на функционально сохраненные части этой структуры. Благодаря развитию диффузного охранительного торможения эти структуры, функционально связанные с пораженной областью, временно выключаются. Таким образом, исчезновение условных рефлексов является результатом временного разрыва рефлекторной дуги двигательных условных рефлексов, как в результате поломки анатомической структуры этих рефлексов, так и в результате их временного торможения.

Анализ данных опытов по условным рефлексам обнаруживает и второй, не менее примечательный факт. Как было уже отмечено, при повреждении области внутренней капсулы во всех случаях мы наблюдали угнетение условных рефлексов на «здоровой» конечности. Какова природа функциональных изменений в «здоровом» полушарии мозга? Чем объяснить угнетение условных рефлексов на «здоровой» конечности? Надо полагать, что оно является результатом разлитого охранительного торможения, которое, возникнув в очаге поражения, разливается по всему полушарию, распространяется на противоположное, неповрежденное полушарие и, спускаясь вниз, охватывает и другие отделы центральной нервной системы, далеко расположенные от патологического очага. В статье «Психиатрия как пособница физиологии больших полушарий» И. П. Павлов (т. III, стр. 352, 1951), упоминая о мозговых тромбозах и кровоизлияниях, указывает: «При этих случаях наблюдается отсутствие даже спинномозговых рефлексов. Ясно, что задерживающее действие происшедшего разрушения опустилось даже на спинной мозг. Тем более, конечно, задерживающее влияние должно проявиться в частях мозга, ближайших к большим полушариям». Угнетение условных рефлексов на «здоровой» конечности, т. е. наличие функциональных изменений на «здоровой» стороне тела, показывает, что клиническая картина органических заболеваний мозга является результатом не только непосредственного разрушения анатомического нервного субстрата, но и функциональных нарушений. Наличие отраженных функциональных изменений на периферии, не соответствующих месту поражения головного мозга, показывает фактическую и методическую несостоятельность стремления рассматривать «местное» в отрыве от «общего», т. е. связывать местное с определенным патологическим синдромом, не обращая внимание на состояние и реакции мозга в целом.

В ы в о д ы

1. После разрушения области внутренней капсулы, электрооборонительные условные рефлексы, выработанные до операции, временно исче-

պաշտպանողական ռեֆլեքսները, շարժական պայմանական ռեֆլեքսների էֆե-
րենտ մասի ռեֆլեկտոր աղեղը վնասելու դեպքում: Այդ ուղղությամբ մեր կող-
մից մշակվել է հատուկ վիրահատման մեթոդ, որի միջոցով խախտվում է ուղե-
ղի ներքին պատիճի հաղորդիչ մասը:

Ստացված արդյունքները թույլ են տալիս անելու հետևյալ եզրակացու-
թյունները՝

1. Ուղեղի ներքին պատիճի վնասումից հետո էլեկտրո-պաշտպանողական
պայմանական ռեֆլեքսները «վնասված» վերջավորության կողմում, որոնք
մշակվել են մինչ վիրահատումը, ժամանակավորապես անհետանում են (վիրա-
հատման հակառակ կողմում), իսկ առողջ վերջավորությունը (կոնտրոլը)
ստացին 4—10 օրը ուժեղ հյուծվում է:

2. Կենդանու պայմանական-ռեֆլեկտոր գործունեության վերականգնման
պրոցեսը կարելի է բաժանել հետևյալ ֆազաների՝

ա) Առաջին ֆազան. բնորոշ է պայմանական ռեֆլեքսների բացակայու-
թյամբ և անպայման ռեֆլեքսների «աստենիկությամբ»:

բ) Նրկրորդ ֆազայի համար բնորոշ է «աստենիկ» պայմանական ռեֆլեքս-
ների ի հայտ գալը և անպայման ռեֆլեքսի տոնիկ վերականգնումը: Նրկրորդ
ֆազային բնորոշ է նաև բարձրագույն ներվային գործունեության մեջ ֆազայա-
կան փոփոխություն:

գ) Ներորդ ֆազայում կենդանու սրայմանական-ռեֆլեկտոր գործունեու-
թյունը վերականգնվում է նորմայի (վիրահատումից 15—25 օր հետո), սակայն
տարրեր միջոցներով հնարավոր է դառնում որոշել կեղևի գործունեության
գեո ոչ լրիվ վերականգնումը:

3. Ուղեղի ներքին պատիճի շրջանի միակողմանի վնասման դեպքում նոր՝
պայմանական ռեֆլեքսների մշակումը միանգամային հնարավոր է:

4. Շարժական սննդային ռեֆլեքսները՝ թաթը տալը և հտին վերջավորու-
թյան բարձրացնելը վիրահատումից հետո ժամանակավորապես անհետանում
են, ապա լրիվ վերականգնվում համեմատաբար կարճ ժամկետում (10—12
օրում):

