

Л. А. МАТИНЯН

**ВЛИЯНИЕ УДАЛЕНИЯ ПЕРЕДНЕГО, СРЕДНЕГО МОЗГА
И МОЗЖЕЧКА НА РЕФЛЕКТОРНУЮ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ
НОРМАЛЬНЫХ И СПИНАЛЬНЫХ ЧЕРЕПАХ**

В доступной литературе мы не нашли специальных исследований, посвященных интересующему нас вопросу. В отдельных работах значение переднего мозга у черепах изучалось после гемисекции спинного мозга (Лыхина, 1939; Адамян, 1950). Отсутствие сравнительно-физиологических исследований о степени энцефализации физиологических функций у черепах препятствует более полному пониманию эволюции механизмов приспособляемости (пластичности). Настоящая работа, предпринятая по предложению Э. А. Асратяна, имеет своей целью восполнить этот пробел.

М е т о д и к а

Опыты ставились на каспийских водных черепахах (*Clemmys, Caspica*). Под наблюдением находились 104 черепахи, у которых изучались локомоция и ряд рефлекторных реакций: флексорный рефлекс, тонический разгибательный рефлекс задних конечностей, рефлекс переворачивания и др. Изучались также пороги рефлекторной возбудимости, сила рефлекторного сокращения, время расслабления и кривая утомления.

Влияние удаления переднего мозга на вышеуказанные показатели изучалось у 46 черепах, из коих у 20 передний мозг удалялся после перерезки спинного мозга. Удаление переднего и др. отделов головного мозга производилось без наркоза. Череп вскрывался трепанацией, после чего вскрывалась твердая мозговая оболочка и удалялся передний мозг. Костный дефект закрывался и пломбировался применяющимся в стоматологии силикат-цементом. Изучение влияния мозжечка на рефлекторную деятельность проводилось на 22 черепахах, из коих у 17 был удален лишь мозжечок, а у 5 черепах одновременно был удален мозжечок и произведена поперечная перерезка спинного мозга (между 8 шейным и первым грудным позвонками). У всех подопытных черепах изучались локомоция и отдельные рефлексы (рефлекс переворачивания, рефлексы, получаемые

в ответ на механическое раздражение лапок и брюшной средне-чувствительной линии. У 12 черепах помимо этого были изучены порог возбудимости к электрическому току, сила рефлекторного мышечного сокращения лапок и время их расслабления.

Изучение влияния среднего мозга на рефлекторную деятельность черепах проводилось на 46 черепахах.

Полученные результаты

Влияние удаления переднего мозга на рефлекторную деятельность нормальных и спинальных черепах

Опыты показали, что у большинства черепах (у 15 из 19 исследованных), лишенных переднего мозга, сила рефлекторного сокращения снижается и приходит к норме спустя 6—23 дня. Причем, у черепах меньшей величины и веса (в пределах от 400 до 900 г) сила рефлекторного мышечного сокращения возвращается к норме спустя 6—14 дней, а у больших (весом 1700—1800 г) — спустя 21—23 дня. Лишь у трех черепах (№№ 12, 13, 16) сила рефлекторного мышечного сокращения лапок осталась нормальной и после удаления переднего мозга, а у одной черепахи (№ 14) она повысилась и пришла к норме на 12-й день.

В следующей серии опытов передний мозг был удален у 20 черепах (весом от 400 до 900 г), которым предварительно была произведена поперечная перерезка спинного мозга. Выяснилось, что после удаления переднего мозга у большинства черепах (у 17 из 20) сила рефлекторного мышечного сокращения передних лапок снижается и приходит к норме спустя 5—12 дней, а задних лапок продолжает оставаться резко сниженной.

В трех случаях (черепахи № 9, 17, 37) сила рефлекторного мышечного сокращения передних лапок не изменилась после удаления переднего мозга, хотя на задних лапках она оставалась сниженной.

На таблицах № 1, 2 приведены данные типичных опытов, полученные на черепахах №№ 3, 38 и 24.

Из таблицы № 1 видно, что у черепахи № 3 (самец), весом в 900 г, после удаления переднего мозга сила рефлекторного мышечного сокращения лапок, сравнительно с нормой, снизилась на 100—200 г. Компенсация этого расстройства наступила на 14 день после удаления переднего мозга.

Из таблицы № 2 видно, что у черепахи № 38 (тоже самец), весом в 1800 г, восстановление силы рефлекторного мышечного сокращения лапок после удаления переднего мозга, в отличие от предыдущей черепахи, наступило значительно позднее — на 24 день. У маленькой черепахи № 24 (тоже самец), весом в 400 г, после поперечной перерезки спинного мозга, свыше двух раз, снизилась сила рефлекторного мышечного сокращения задних лапок. Со стороны передних лапок этого не произошло. Уда-

ление переднего мозга снизило силу рефлекторного сокращения передних лапок на 100 г; последняя компенсировалась и стала нормальной на 6 день после удаления переднего мозга. В отношении задних лапок, как видно из таблицы, компенсация этого расстройства не имеет места.

Т а б л и ц а 1

Сила рефлекторного мышечного сокращения лапок в норме и после удаления переднего мозга (в г).

Черепашка № 3, самец, вес 900 г.

Число, месяц, год	Передние лапки		Задние лапки	
	правая	левая	правая	левая
15.III.51 г.	1100	1000	1000	1000
16.III "	1000	950	1000	1000
17.III "	1100	950	1000	1000
19.III "	1050	950	1000	1000
20.III "	1000	950	1000	1000
23.III "	1100	950	1000	1000
27.III "	1100	1000	1000	1000
27.III "	Удалили передний мозг			
29.III "	1000	800	800	900
31.III "	1000	800	900	800
2.IV "	900	800	800	800
3.IV "	900	800	800	800
6.IV "	1000	800	1000	1000
7.IV "	1100	900	1000	1000
9.IV "	1100	900	1000	1000
10.IV "	1000	1000	1000	1000

Э. А. Асратян и А. М. Алексанян [3] в 1929 г., при изучении условных рефлексов у черепах, заметили проходящее повышение рефлекторной возбудимости и двигательной реакции при механических раздражениях бесполушарных черепах. Это было замечено и нами [5].

Изучение порога возбудимости при раздражении кожной поверхности электрическим током показало, что у большинства черепах (у 17 из 19 подопытных) возбудимость всех четырех лапок после удаления переднего мозга повышается и становится нормальной лишь спустя 6—24 дня. У черепах меньшего размера и веса (от 400 до 900 г) возбудимость лапок становится нормальной по прошествии 6—14 дней после указанной операции. У черепах большего размера и веса (1700—1800 г) — спустя 21—24 дня. У двух черепах порог возбудимости не изменился.

У спинальных бесполушарных черепах (весом от 400—900 г) наблюдалось повышение порога возбудимости передних лапок. Почти у всех (у 19 из 20 подопытных) пороги пришли к норме спустя 5—13 дней после удаления переднего мозга. Возбудимость задних лапок оставалась высокой. В одном случае (спинальная бесполушарная черепаха № 9) возбудимость передних лапок не изменилась, хотя задних оставалась повышенной.

Сокращение и особенно расслабление лапок у всех черепах, лишенных переднего мозга, происходило быстрее, чем это наблюдалось в нор-

ме. Оно подходило к нормальным величинам спустя 6—24 дня. Причем у черепах меньшей величины и веса (от 400 до 900 г) это происходило быстрее, чем у черепах большего размера и веса (от 1700—1800 г). В то время как у маленьких черепах время сокращения и расслабления

Таблица 2

Сила рефлекторного мышечного сокращения лапок в норме и после удаления переднего мозга (в г).

Черепашка № 38, самец, весом 1800 г.

Число, месяц, год	Передние лапки		Задние лапки	
	правая	левая	правая	левая
19.VI 51 г.	1400	1400	1400	1400
20.VI "	1400	1400	1400	1400
20.VI "	Удалили передний мозг			
23.VI "	1000	1000	900	1000
11.VII "	1200	1200	1200	1200
14.VII "	1400	1400	1400	1400
Черепашка № 24, самец, весом 400 г.				
7.VI "	500	500	500	500
12.VI "	500	500	500	500
14.VI "	Поперечная перерезка спинного мозга			
15.VI "	500	500	350	400
16.VI "	500	500	200	200
18.VI "	500	450	200	200
25.VI "	500	500	200	200
26.VI "	Удалили передний мозг			
27.VI "	400	400	200	200
2.VII "	500	500	200	200
4.VII "	500	500	200	200
7.VII "	500	500	200	200

лапок становилось нормальным спустя 6—14 дней, у больших нормализация наблюдалась лишь по прошествии 21—24 дней после удаления переднего мозга.

У всех 20 спинальных бесполушарных черепах (весом от 400 до 900 г) укорачивалось время сокращения и особенно время расслабления передних лапок. Эти показатели становились нормальными спустя 7—13 дней после удаления полушарий. Со стороны задних лапок они оставались высокими и не приходили к нормальным величинам.

В приведенных рис. 1, 2 представлена запись силы рефлекторного мышечного сокращения и расслабления передней левой лапки черепахи № 44 в норме (рис. 1) и на 8 день после удаления переднего мозга (рис. 2). Из кимограмм видно, что как в норме, так и на 8-ой день после удаления переднего мозга сила рефлекторного мышечного сокращения исследуемой лапки составляет 800 г. Она возвращается к исходному положению

даже несколько позже (за 69 сек., рис 2), чем в норме (64 сек., рис. 1). Однако вследствие того, что возбудимость этой лапки в день записи еще оставалась повышенной (в норме порог возбудимости был 12 см., а после удаления полушарий — стал 13 см.), то в ответ на раздражение индукционным током получалось не одно сокращение (как в норме), а несколько.

В последующие дни, как показали наши исследования, повышенная возбудимость становится нормальной, что отмечалось выше,

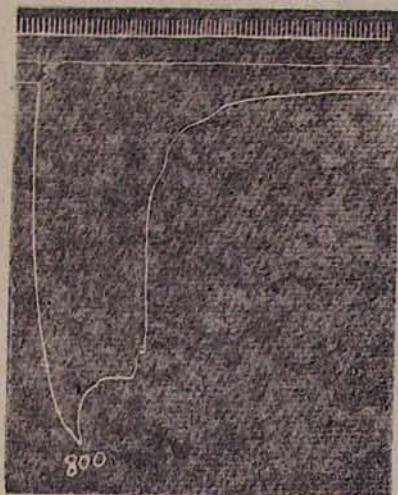


Рис. 1. Черепаша № 44. Кривая силы рефлекторного мышечного сокращения и расслабления передней левой лапки в норме (возвращение к исходному положению наступило за 64 сек.).

Записано 10.IX.51 г.

Обозначения снизу вверх: запись двигательной реакции и величины поднятого груза, отметка раздражения, отметка времени (деление—одна секунда).

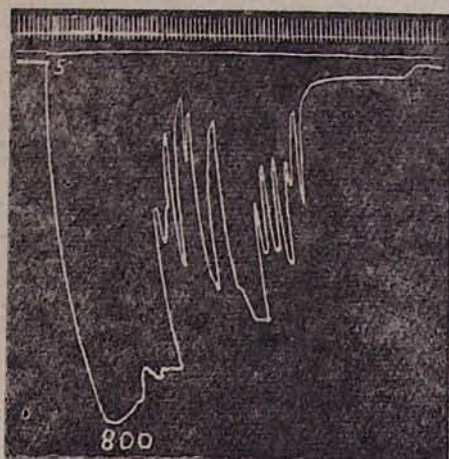


Рис. 2. Черепаша № 44. Передняя левая лапка на 8-й день после удаления переднего мозга (возвращение к исходному положению наступило за 69 сек). Записано 18.IX.51 г. (передний мозг удален 10.IX.51 г.).

Обозначения см. на рис. 1.

Полученные результаты позволяют считать, что у бесполушарных черепах уменьшается сила рефлекторного мышечного сокращения лапок, повышается их возбудимость, ускоряется их расслабление. Все эти расстройства в последующие дни компенсируются и приходят к норме. У молодых черепах (меньшего размера и веса) компенсация наступает быстрее, чем у старых (большого размера и веса).

У спинальных бесполушарных черепах появляются те же расстройства, которые в последующие дни компенсируются лишь в отношении передних лапок. Однако изменения в пороге возбудимости, силе рефлекторного мышечного сокращения и времени расслабления задних лапок не компенсируются. У бесполушарных черепах при механическом раздражении брюшной средне-чувствительной линии появляется двигательная реакция лапками, чего в норме не бывает. Локомоция таких черепах в первые дни несколько расстраивается. Лапки при ходьбе кладут не подошвенной стороной, как в норме, а тыльной, способны осуществлять реф-

лекс переворачивания в тот же день после операции. Бесполушарные черепахи ходят полувысунув голову, как нормальные, прячут ее при опасностях и обходят препятствия.

У черепахах меньшего размера и веса (от 400 до 900 г), как более молодых, эти расстройства компенсируются спустя 6—14 дней, а у черепахах большего размера и веса (1700—1800 г), как более старых — спустя 21—24 дня после удаления переднего мозга. На рис. 3 представлена бесполушарная черепаха № 13, весом в 700 г, на 8 день после операции. В первые дни после удаления полушарий черепаха при ходьбе лапки клала тыльной стороной, часто падала. На 8 день эти расстройства прошли и при ходьбе она лапки кладет, как в норме, подошвенной стороной на землю.

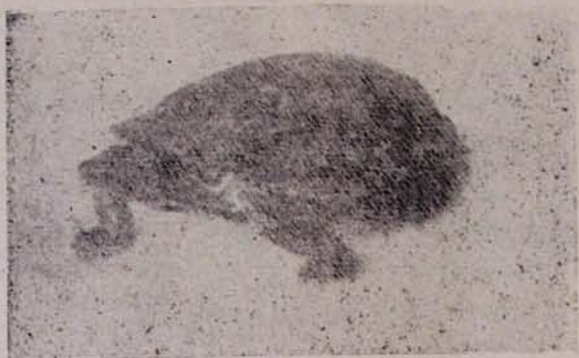


Рис. 3. Бесполушарная черепаха № 13 на 8-ой день после операции. Голова полувысунута, лапки кладет как в норме—подошвенной стороной.

У опинальных черепах задние лапки при локомоции волочились. Они передвигались, приподнявшись на передние лапки, кладя их как нормальные черепахи — подошвенной стороной. После удаления переднего мозга у таких черепах расстраивалась локомоция и передних лапок. При ходьбе они их клали тыльной стороной, часто падали. У спинальных черепах при механическом раздражении брюшной средне-чувствительной линии появлялись флексорно-экстензорные движения задними лапками, при отсутствии таковых со стороны передних. После удаления переднего мозга такие же движения появлялись и со стороны передних лапок, в ответ на механическое раздражение этой линии. Спинальные бесполушарные черепахи при ходьбе голову держат полувысунутой, как нормальные. При положении спиной вниз такие черепахи, как и нормальные спинальные, высовывают голову и одну из передних лапок и, упираясь ими об пол, противоположной передней лапкой производят резкие движения. Однако перевернуться и принять нормальное положение им не удается. Описанные выше расстройства в локомоции и рефлекторной активности передних лапок у бесполушарных черепах спустя 5—13 дней компенсируются. Однако со стороны задних лапок имевшиеся расстройства остаются.

Влияние удаления мозжечка на рефлекторную деятельность нормальных и спинальных черепах

Согласно данным Терентьева у безмозжечковых лягушек положение тела и прыжки почти не отличаются от нормальных. У таких лягушек плавание протекает совершенно нормально, их прыжок оказывается либо слишком большим, либо слишком коротким для достижения цели. Рефлекторная активность безмозжечковых черепах не изучена.

Т а б л и ц а 3
Сила рефлекторного мышечного сокращения лапок у бесполушарной и безмозжечковой черепах (в.).

Число, месяц, год	Передние лапки		Задние лапки	
	правая	левая	правая	левая
Черепаша № 18, самец, весом 400 г.				
7.VI.51 г.	500	500	400	400
12.VI "	500	500	400	400
14.VI "	Удалили полушария			
15.VI "	350	300	300	300
16.VI "	300	300	300	300
18.VI "	500	400	450	400
21.VI "	500	500	400	400
25.VI "	500	500	400	400
Черепаша № 19, самец, весом 400 г.				
7.VI.51 г.	600	600	600	600
12.VI "	600	600	600	600
14.VI "	Удалили мозжечок			
15.VI "	300	300	300	300
16.VI "	300	300	300	300
18.VI "	300	300	300	300
21.VI "	400	400	400	400
25.VI "	400	400	400	400
26.VI "	400	400	400	400
27.VI "	400	400	400	400
2.VII "	500	500	500	500
3.VII "	600	600	600	600
4.VII "	600	600	600	600
7.VII "	600	600	600	600

Проведенные исследования показали, что у всех безмозжечковых черепах снижается сила рефлекторного мышечного сокращения лапок; она приходит к норме у маленьких черепах (весом 400 г) спустя 19 дней, а у больших спустя 39 дней, т. е. значительно позже, чем при удалении переднего мозга. В таблице 3 представлены типичные опыты, полученные у черепах № 18, 19, равного веса и пола, после удаления переднего мозга (черепаша № 18) и после удаления мозжечка (черепаша № 19). Из этой таблицы видно, что как у бесполушарной, так и у безмозжечковой черепах снизилась сила рефлекторного мышечного сокращения лапок. Однако, сравнительно с нормой, у безмозжечковой она больше снизилась, чем у бесполушарной черепахи. Компенсация этого расстройства у беспо-

лушарной черепахи наступила раньше (на 7-ой день), чем у безмозжечковой (на 19-ый день).

У безмозжечковых черепах порог рефлекторной возбудимости повышался, приходя к норме у больших (1000 г) спустя 39 дней, а у маленьких (400 г) спустя 19 дней после операции.

В таблице 4 приведены типичные опыты, полученные у черепахи № 41, весом в 1000 г. Из этой таблицы видно, что после удаления мозжечка возбудимость лапок повысилась и стала нормальной на 39 день после операции.

Таблица 4

Черепашка № 41, самка, весом 1000 г.

Число, месяц, год	Порог возбудимости в норме и после удаления мозжечка			
	передние лапки		задние лапки	
	правая	левая	правая	левая
19.VII.51 г.	11	11	11	11
20.VII "	11,5	11	11	11,5
21.VII "	Удалили мозжечек			
23.VII "	13,5	13	13	13
31.VII "	13	13,5	13,5	13
6.VIII "	13	13	13	13
7.VIII "	12,5	13	13	13
9.VIII "	13	12,5	12,5	13
11.VIII "	13	13	13	13
15.VIII "	12,5	13	12,5	13
23.VIII "	12	12	12	12
24.VIII "	12	12	12	12,5
27.VIII "	11,5	12	12	12
29.VIII "	11,5	11	11	11,5

У спинальных безмозжечковых черепах возбудимость задних лапок была высокой.

У безмозжечковых черепах ускорялось время расслабления лапок; оно компенсировалось, приходя к норме спустя 19—39 дней. У маленьких черепах это происходило быстрее, чем у больших. В таблице 5 приводим типичные опыты, полученные у черепахи № 19, весом в 400 г. У безмозжечковых спинальных черепах задние лапки расслаблялись значительно быстрее, чем в норме и чем передние лапки.

Итак, проведенные исследования показали, что у безмозжечковых черепах падает сила рефлекторного мышечного сокращения лапок, ускоряется их утомление, повышается их возбудимость. Эти расстройства у безмозжечковых черепах сильнее выражены, чем у бесполушарных. У первых они компенсируются и приходят к норме значительно позднее, чем у бесполушарных черепах.

Наблюдения за безмозжечковыми черепахами показали, что у них появляется ряд расстройств. При локомоции они падают, лапки кладут

Т а б л и ц а 5

Утомление лапок у безмозжечковой черепахи № 19 весом 400 г.

Число, месяц, год	Передние лапки		Задние лапки	
	правая	левая	правая	левая
16.IV.51 г.	1 мин. 5 сек.	55 сек.	1 мин. 5 сек.	1 мин. 9 сек.
21.IV "	1 " 15 "	1 мин.	1 " 7 "	1 " 10 "
7.VI "	1 " 21 "	1 мин. 5 сек.	1 " 12 "	1 " 3 "
8.VI "	1 " 5 "	1 " 25 "	1 " 17 "	1 " 2 "
12.VI "	1 " 24 "	1 " 31 "	1 " 20 "	1 " 35 "
14.VI "	Удалили мозжечок			
15.VI "	29 сек.	21 сек.	35 сек.	37 сек.
16.VI "	37 "	23 "	21 "	23 "
18.VI "	32 "	36 "	29 "	21 "
21.VI "	45 "	41 "	49 "	33 "
25.VI "	40 "	51 "	43 "	39 "
26.VI "	47 "	43 "	51 "	50 "
27.VI "	55 "	29 "	50 "	48 "
2.VII "	1 мин. 12 сек.	59 "	55 "	1 мин.
3.VII "	1 " 10 "	1 мин. 20 сек.	1 мин. 1 сек.	1 мин. 17 сек.
4.VII "	1 " 21 "	1 " 30 "	1 " 15 "	1 " 26 "
7.VII "	1 " 31 "	1 " 5 "	1 " 20 "	1 " 10 "

тыльной поверхностью, наблюдалась дрожь конечностей и головы. Указанные расстройства в дальнейшем компенсировались наряду с компенсацией порога возбудимости, силы рефлекторного мышечного сокращения и времени расслабления лапок.

Влияние удаления среднего мозга на рефлекторную деятельность нормальных и спинальных черепах

Для выяснения этого вопроса было поставлено четыре серии опытов.

В I серии опытов у 14 бесполушарных спинальных черепах после компенсации двигательных расстройств передних лапок был удален средний мозг.

Во II серии опытов у 8 бесполушарных черепах после компенсации расстройств был удален средний мозг.

В III серии опытов у 17 нормальных черепах был удален средний мозг.

В IV серии опытов у спинальных черепах были удалены лишь зрительные доли.

Проведенные исследования с бесполушарными спинальными черепахами I-ой серии показали, что компенсация расстройств в силе рефлекторного мышечного сокращения, утомлении и пороге возбудимости передних лапок, имевшая место после удаления полушарий, вновь нарушается после удаления среднего мозга и уже вновь не компенсируется. У таких черепах повышается возбудимость передних лапок, сильно снижается сила их рефлекторного сокращения и ускоряется утомляемость. Указанные расстройства не компенсируются и не возвращаются к нормальным

величинам. В качестве примера в таблицах 6, 7, 8 представлены результаты исследований силы рефлекторного мышечного сокращения, порога возбудимости и времени расслабления лапок у черепаха № 23 и № 9 в норме, после поперечной перерезки спинного мозга, после удаления полушарий и после удаления среднего мозга.

Таблица 6

Влияние удаления среднего мозга на силу рефлекторного мышечного сокращения лапок в г.

Черепаша № 23.

Число, месяц, год	Передние лапки		Задние лапки	
	правая	левая	правая	левая
7.VI.51 г.	500	500	500	500
12.VI .	500	500	550	500
14.VI .	Поперечная перерезка спинного мозга			
15.VI .	500	500	300	400
16.VI .	500	500	350	350
18.VI .	500	500	300	300
25.VI .	500	600	300	300
26.VI .	Удалили полушария			
27.VI .	400	400	300	300
2.VII .	500	500	300	300
4.VII .	500	500	300	300
7.VII .	500	500	300	300
9.VII .	Удалили средний мозг			
10.VII .	400	400	350	300
12.VII .	300	300	200	200
13.VII .	100	100	100	100
17.VII .	100	100	100	100
18.VII .	Черепаша погибла			

Проведенные исследования с бесполушарными черепахами II-ой серии опытов показали, что у таких черепах после компенсации расстройств силы рефлекторного мышечного сокращения, утомления и порога возбудимости лапок она вновь нарушается после удаления среднего мозга и уже не компенсируется. У таких черепах повышается возбудимость передних и задних лапок, снижается сила их рефлекторного мышечного сокращения и ускоряется их утомляемость. Причем перед смертью у черепах сильно падает как возбудимость лапок, так и их утомляемость и сила рефлекторного мышечного сокращения.

У нормальных черепах удаление среднего мозга также вызывает сильное снижение силы рефлекторного мышечного сокращения, ускорение утомления лапок и повышение их возбудимости.

В ходе опытов перед нами встал вопрос: могут ли передний мозг, мозжечок и продолговатый мозг компенсировать расстройства в силе рефлекторного мышечного сокращения, пороге возбудимости и утомляемости лапок, если удалять средний мозг не целиком, а частично — лишь ври-

Т а б л и ц а 7

Влияние удаления среднего мозга на порог возбудимости лапок
Черепаша № 23.

Число, месяц, год	Передние лапки		Задние лапки	
	правая	левая	правая	левая
7.VI.51 г.	13,5	13	12,5	13
12.VI	13,5	13	13	13
14.VI	Поперечная перерезка спинного мозга			
15.VI	13	12,5	14	14
16.VI	13	12,5	14	15
18.VI	13	12,5	14	14
25.VI	13	13	15	14,5
26.VI	Удалили полушария			
27.VI	15	15	14	14
2.VII	13,5	13,5	14	14
4.VII	13,5	12,5	14	14
7.VII	13,5	12,5	14	14
9.VII	Удалили средний мозг			
10.VII	16,5	16,5	13,5	13,5
12.VII	16,5	16,5	10	10
13.VII	11	11	10	10
17.VII	6	6	6	6,5
18.VII	Черепаша погибла			

Т а б л и ц а 8

Влияние удаления среднего мозга на время расслабления лапок
Черепаша № 9

Число, месяц, год	Передние лапки		Задние лапки	
	правая	левая	правая	левая
26.III.51 г.	1 мин. 50 сек.	1 мин. 40 сек.	1 мин. 10 сек.	1 мин. 59 сек.
31.III	1 мин. 38 сек.	1 мин. 55 сек.	1 мин. 55 сек.	1 мин. 6 сек.
2.IV	Поперечная перерезка спинного мозга			
4.IV	1 мин. 3 сек.	1 мин. 43 сек.	49 сек.	33 сек.
7.IV	1 мин. 20 сек.	1 мин. 48 сек.	29 сек.	30 сек.
7.IV	Удалили полушария			
10.IV	20 сек.	25 сек.	35 сек.	27 сек.
17.IV	1 мин. 25 сек.	1 мин. 20 сек.	21 сек.	45 сек.
19.IV	1 мин. 5 сек.	1 мин. 28 сек.	29 сек.	40 сек.
20.IV	1 мин. 12 сек.	1 мин. 59 сек.	20 сек.	21 сек.
21.IV	1 мин. 17 сек.	1 мин. 57 сек.	25 сек.	17 сек.
23.IV	1 мин. 45 сек.	1 мин. 25 сек.	14 сек.	10 сек.
23.IV	Удалили средний мозг			
24.IV	19 сек.	12 сек.	11 сек.	11 сек.
25.IV	11 сек.	18 сек.	5 сек.	6 сек.
26.IV	4 сек.	3 сек.	2 сек.	3 сек.
27.IV	2 сек.	1 сек.	3 сек.	1 сек.
8 IV	Черепаша погибла			

тельные бугры, при наличии ножек мозга, а следовательно и при наличии связи переднего мозга с продолговатым мозгом и мозжечком.

Проведенные исследования показали, что у спинальных черепах после удаления зрительных долей сильно снижается сила рефлекторного мышечного сокращения передних лапок, ускоряется их утомляемость, повышается их возбудимость. Указанные расстройства не компенсируются.

На рис. 4, 5 представлена запись силы рефлекторного мышечного сокращения и время расслабления передней левой лапки в норме (рис. 4) и на 8-ой день после удаления зрительных долей (рис. 5). В норме сила рефлекторного мышечного сокращения этой лапки составляла 800 г и ее расслабление наступало за 47 сек. После удаления зрительных долей на

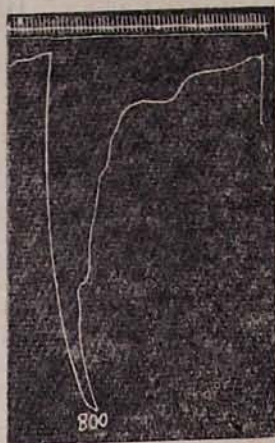


Рис. 4. Черепаха № 45. Сила рефлекторного сгибания передней левой лапки в норме. (Возвращение лапки к исходному положению наступило за 47 сек. Записано 10.IX.51 г.). Обозначения см. на рис. 1.

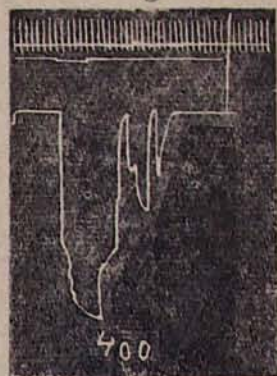


Рис. 5. Черепаха № 45. Сила рефлекторного сгибания передней левой лапки на 8-й день после удаления зрительных долей. (Возвращение этой лапки к исходному положению наступило за 25 сек. Записано 18.IX.51 г.). Обозначения см. на рис. 1.

8-ой день в два раза уменьшалась сила рефлекторного мышечного сокращения этой лапки, значительно укоротилось время ее расслабления, которое составляет 25 сек.

Наряду с изучением силы рефлекторного мышечного сокращения лапок, порога возбудимости и утомления лапок у черепах, лишенных среднего мозга, изучались также отдельные рефлексы и локомоция. У таких черепах наблюдалось расстройство локомоции. При этом они лапки кладут тыльной стороной, падают, не обходят препятствий, натываясь на них, не прячут голову при запугивании (центральная слепота), закидывают ее в сторону спинного щита. Указанные расстройства в прошлом нами наблюдались у нормальных черепах, подвергнутых длительной анемизации. Наличие этих расстройств у черепах, лишенных среднего мозга, позволяет считать, что при длительной анемизации выключалась функция среднего мозга. Помимо этих расстройств у черепах, лишенных среднего мозга, по-

вышалась рефлекторная активность лапок при механическом раздражении средне-чувствительной линии брюшного панцыря. Такие черепахи не могут осуществить рефлекса положения — при положении спиной вниз они не могут перевернуться и производят частые беспорядочные движения лапками, оставаясь в положении спиной вниз.

Вышеизложенные расстройства не восстанавливаются и черепахи в последующем перестают ходить, оставаясь в одном месте, конечности и голова бывают вне панцыря, отвисшие в расслабленном состоянии, спустя 1—2 дня после этого черепахи погибают.

В качестве примера заснята черепаха № 58 в норме при локомоции (рис. 6). Как видно из снимка, голова черепахи полувывиснута, держит ее она горизонтально.

Из рис. 7, 8 видно, что после удаления среднего мозга (снимок сделан на 3-й день после операции) черепаха закидывает голову в сторону

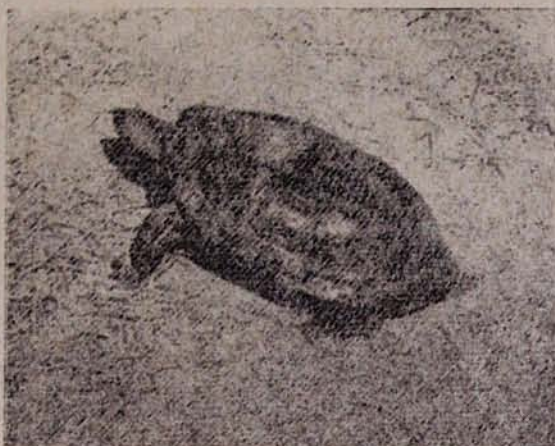


Рис. 6. Черепаха № 58 в норме.



Рис. 7. Черепаха № 58 на третий день после удаления среднего мозга.



Рис. 8. Черепаха № 58. Объяснение в тексте



Рис. 9. Черепаха № 58. Объяснение в тексте.

спинного щита, чего не бывало в норме. Фотоснимок (рис. 9), произведенный на 13-й день после операции и за день до смерти, показывает, что голова и лапки черепахи отвисли.

Обсуждение полученных результатов

Тот факт, что после удаления переднего мозга у черепах происходят значительные нарушения в рефлекторной деятельности центральной нервной системы, чего не наблюдается у лягушек, свидетельствует о том, что у черепах передний мозг играет более значительную роль в рефлекторных реакциях организма, чем у лягушек. Наблюдаемые расстройства в локомоции, снижение силы рефлекторных сокращений скелетных мышц конечностей, повышение порога рефлекторной возбудимости, быстрая утомляемость и др. мы рассматриваем как выражение выпадения функции переднего мозга. По-видимому, у черепах упомянутые формы рефлекторных реакций лучше энцефализированы, чем у лягушек.

Полученные нами экспериментальные данные показывают, что возникающие нарушения у бесполушарных черепах со временем компенсируются, что не имеет места у высших позвоночных животных, лишенных коры. Этот факт позволяет считать, что передний мозг у черепах не является ведущим в приспособительных функциях организма. В свою очередь этот факт подтверждает взгляд Э. А. Асратяна [1, 2], согласно которому, чем ниже стоит животное в эволюционном ряду, тем меньше значение верхних этажей центральной нервной системы в приспособительных функциях организма.

Как вытекает из наших данных, у бесполушарных спинальных черепах компенсация расстройств в локомоции, пороге возбудимости, силе рефлекторного мышечного сокращения лапок и их утомляемости происходит в пределах верхних конечностей, но таковая не происходит в пределах нижних конечностей. Это происходит, очевидно, потому, что связь верхних конечностей с головным мозгом через спинной мозг не нарушена, тогда как связь нижних конечностей с головным мозгом прервана ввиду поперечной перерезки спинного мозга. Таким образом, в условиях наших опытов в отчетливой форме выступает компенсирующая роль головного мозга в отношении ряда функций.

У безмозжечковых черепах, как уже отмечалось, появляется ряд расстройств (снижение силы рефлекторного мышечного сокращения, повышение возбудимости, ускорение утомления лапок, появление дрожи головы и лапок), которые выражены сильнее и компенсируются позднее, чем у черепах, лишенных переднего мозга.

Наряду с этим, нами было найдено, что у маленьких (молодых) безмозжечковых черепах имеющиеся расстройства компенсируются быстрее, чем у больших (взрослых). У маленьких бесполушарных черепах возникшие нарушения также быстрее компенсируются, чем у больших черепах.

Все это позволяет считать, что у маленьких бесполушарных, безмозжечковых черепах компенсаторно-приспособительные явления центральной нервной системы выражены сильнее, чем у взрослых (больших). Наличие более тяжелых расстройств у безмозжечковых черепах и более поздняя их компенсация, сравнительно с бесполушарными черепахами, позволяют думать, что мозжечок у них играет большую роль в компенсаторно-приспособительных явлениях, чем передний мозг. Однако, как выяснилось, мозжечок не играет решающей роли в компенсации нарушенных функций. Решающая роль в компенсации возникших нарушений у черепах принадлежит среднему мозгу.

В ы в о ы

1. У черепах удаление переднего мозга вызывает снижение силы рефлекторного мышечного сокращения, которая становится нормальной у молодых спустя 6—14 дней, а у взрослых спустя 21—23 дня после операции.

2. У спинальных черепах (молодых), лишенных переднего мозга, пониженная сила рефлекторного мышечного сокращения становится нормальной в отношении передних лапок в течение 5—12 дней после операции, а со стороны задних лапок остается резко сниженной.

3. Время сокращения и расслабления лапок у молодых бесполушарных черепах становится нормальным в течение 6—14 дней, а у взрослых в течение 21—24 дней после операции.

4. У спинальных бесполушарных черепах (молодых) время сокращения и расслабления передних лапок становится нормальным в течение 7—13 дней после операции, а задних лапок остается ускоренным.

5. Повышенная возбудимость лапок к электрическому току у молодых бесполушарных черепах становится нормальной в течение 6—14 дней, а у больших — в течение 21—24 дней после операции.

6. У спинальных черепах, лишенных переднего мозга (молодых), повышенная возбудимость передних лапок к электрическому току становится нормальной в течение 5—13 дней после удаления переднего мозга. Со стороны задних лапок этого не происходит и их возбудимость остается измененной.

7. Расстройства в локомоции у молодых, бесполушарных черепах компенсируются в течение 6—14 дней, а у взрослых — в течение 21—24 дней после операции.

8. Компенсация в расстройстве локомоции передних лапок у спинальных черепах, лишенных переднего мозга (молодых), происходит в течение 5—13 дней после операции, однако локомоция задних лапок остается нарушенной.

9. У черепах после удаления мозжечка снижается сила рефлекторного мышечного сокращения лапок, ускоряется их расслабление и повышается возбудимость. Эти расстройства у молодых черепах компенсируются раньше (спустя 19 дней), чем у взрослых (спустя 39 дней).

10. У безмозжечковых черепах сильнее выражены расстройства в силе рефлекторного мышечного сокращения лапок, времени их расслабления и возбудимости, чем черепах, лишенных переднего мозга. Эти расстройства компенсируются значительно позднее, чем у последних.

11. У черепах с поперечной перерезкой спинного мозга компенсация расстройств в силе рефлекторного мышечного сокращения, утомлении и пороге возбудимости передних лапок, имевшая место после удаления у них переднего мозга, вновь нарушается после удаления среднего мозга и не компенсируется.

12. У черепах с удаленным передним мозгом и с компенсацией имевшихся расстройств последующее удаление среднего мозга вызывает более сильные и не компенсирующиеся расстройства (в силе рефлекторного мышечного сокращения, утомляемости и пороге возбудимости передних и задних лапок).

13. Удаление среднего мозга у нормальных черепах вызывает снижение силы рефлекторного мышечного сокращения, ускорение утомляемости

лапок и повышение их возбудимости, что не компенсируется в последующем.

14. У черепах, имеющих поперечную перерезку спинного мозга, частичное удаление среднего мозга (удаление зрительных долей при сохранении ножек мозга) сильно снижает силу рефлекторного мышечного сокращения передних лапок, ускоряет их утомляемость и повышает их возбудимость. Эти расстройства не компенсируются.

15. Удаление среднего мозга у черепах вызывает не компенсирующиеся расстройства в локомоции, рефлексе положения, повышение рефлекторной активности лапок при механическом раздражении средне-чувствительной линии.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Асратян Э. А. Новые данные по физиологии большого мозга, Физиология центральной нервной системы, стр. 378, 1953.
2. Асратян Э. А. О принципе соотносительной пластичности нервной системы, там же, стр. 369.
3. Асратян Э. А. и Алексанян А. М. Условнорефлекторная деятельность черепах без больших полушарий и без промежуточного мозга, «Физиологический журнал СССР», 16, в. 6, стр. 886, 1933.
4. Адамян Ф. А. Научные труды Института физиологии АН АрмССР, т. 3, стр. 71, 1950.
5. Матинян Л. А. и Адамян Ф. А. Тезисы и рефераты докладов 16-го совещания по проблемам высшей нервной деятельности, Изд. АН СССР, М., 1953.
6. Лыхина, Цит. по Караману А. И. Труды Института по изучению мозга, т. 9, стр. 190, 1939.
7. Терентьев П. В. Лягушка, М., стр. 168, 1950.

Լ. Ա. ՄԱՏԻՆՅԱՆ

ԱՌԱՋԱՅԻՆ ՈՒՂԵՂԻ, ՄԻՋԻՆ ՈՒՂԵՂԻ ԵՎ ՈՒՂԵՂԻԿԻ ՀԵՌԱՅՄԱՆ
ԱԶԳԵՑՈՒԹՅՈՒՆԸ ՆՈՐՄԱԼ ԵՎ ՈՂՆՈՒՂԵՂԸ ՀԱՍԱԾ ԿՐԻԱՆԵՐԻ
ՌԵՅԼԵԿՏՈՐ ԳՈՐԾՈՒՆԵՑՈՒԹՅԱՆ ՎՐԱ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Մեզ հայտնի գրականության մեջ քիչ տվյալներ կան այս հարցի կապակցությամբ:

Առաջնային ուղեղի գերը կրիաների մոտ ուսումնասիրվել է ռդնուղեղի կիսահատումից հետո (Լիխինա 1939 թ., Ադամյան 1950 թ.):

Տվյալ աշխատանքը, որ առաջարկվել է Է. Հ. Հասրաթյանի կողմից, նպատակ ունի լրացնելու այդ պահանջը:

Փորձերը իրականացվել են 104 կասպիական ջրային կրիաների վրա (Clemmys Caspica, Caspica), որոնց մոտ ուսումնասիրվել են լոկոմոցիան և զանազան ռեֆլեկտոր ռեակցիաները, ինչպես նաև ռեֆլեկտոր գրգռողականության շեմը,

մկանների ռեֆլեկտոր կծկման ուժի ու թուլացման ժամանակը և հոգնածության կորագծերը:

Ստացված արդյունքները թույլ են տալիս հանդելու հետևյալ եզրակացությունների.

1. Առաջնային ուղեղի հեռացումը կրիաների մոտ առաջացնում է մկանային ռեֆլեկտոր կծկման ուժի իջեցում, որը վերականգնվում է երիտասարդ կրիաների մոտ վիրահատումից 6—14 օր հետո, իսկ մեծահասակների մոտ՝ 21—29 օր հետո:

2. Ողնուղեղը հատելուց հետո առաջնային ուղեղի հեռացումը կրիաների մոտ առաջացնում է մկանային ռեֆլեկտոր կծկման ուժի անկում, որը սակայն առջևի թաթերի մոտ վերականգնվում է վերջին վիրահատումից 5—12 օր հետո, իսկ ետևի թաթերի մոտ մնում է անփոփոխ: Թաթի կծկման արագությունը և թուլացումը երիտասարդ կրիաների մոտ դառնում է նորմալ վիրահատումից 6—14 օր, իսկ մեծահասակների մոտ 21—24 օր հետո:

3. Ողնուղեղը հատած և առաջնային ուղեղից զրկված երիտասարդ կրիաների մոտ առջևի թաթերի կծկման և թուլացման արագությունը վերականգնվում է վիրահատումից 7—13 օր հետո, այն էլ միայն առջևի թաթերում:

4. Ուղեղի կիսագնդերից զրկված երիտասարդ կրիաների մոտ թաթի զրգռողականության բարձրացումը էլեկտրական հոսանքի նկատմամբ վերականգնվում է վիրահատումից 6—14 օր, իսկ հասունների մոտ՝ 21—24 օր հետո:

5. Ողնուղեղը հատած և առաջնային ուղեղը հեռացված երիտասարդ կրիաների մոտ առջևի թաթի զրգռողականության բարձրացումը էլեկտրական հոսանքի նկատմամբ դառնում է նորմալ վերջին վիրահատումից 5—13 օր հետո: Ետին թաթերում այդ չի նկատվում և նրանց զրգռողականությունը մնում է բարձր:

6. Լոկոմոտոր խանգարումները առաջնային ուղեղից զրկված երիտասարդ կրիաների մոտ կոմպենսացվում են վիրահատումից 6—14 օրվա ընթացքում, իսկ հասունների մոտ 21—24 օրվա ընթացքում:

7. Առջևի թաթերի լոկոմոցիոն խախտումների կոմպենսացիան ողնուղեղը հատած երիտասարդ կրիաների մոտ տեղի է ունենում վիրահատումից 5—13 օրվա ընթացքում, սակայն ետին թաթերի լոկոմոցիոն մնում է խախտված:

8. Ուղեղիկի հեռացումից հետո կրիաների թաթի մկանային ռեֆլեկտոր կծկման ուժը իջնում է, արագանում է նրանց թուլացումը և բարձրանում զրգռողականությունը: Այդ խանգարումները երիտասարդ կրիաների մոտ կոմպենսացվում են ավելի արագ (19 օրում), քան հասունների մոտ (39 օրում):

9. Ուղեղիկազուրկ կրիաների մոտ թաթի ռեֆլեկտոր մկանային կծկման ուժի խախտումը և թուլացման ժամանակը ավելի լավ են արտահայտված, քան առանց առաջնային ուղեղի կրիաների մոտ: Այդ խախտումները կոմպենսացվում են բավական ուշ, քան վերջինների մոտ:

10. Ողնուղեղը ընդլայնական հատած կրիաների մոտ առջևի թաթի մկանային ռեֆլեկտոր կծկման ուժի խախտումը, հոգնածությունը և զրգռման շեմքը, որոնք կոմպենսացվում էին կիսագնդերի հեռացումից հետո, միջին ուղեղի հեռացումից հետո կրկին խանգարվում են և այլևս չեն կոմպենսացվում:

11. Առաջնային ուղեղը հեռացված և կոմպենսացիայի ենթարկված կրիաների մոտ միջին ուղեղի հեռացումից առաջացած խախտումներն ավելի խորն են և ենթակա չեն կոմպենսացման:

12. Նորմալ կրիաների մոտ միջին ուղեղի հեռացումը առաջացնում է մկանների ռեֆլեկտոր կծկման ուժի իջեցում, թաթի հոգնեցման արագացում և նրանց զրդոտականության բարձրացում, որոնք հետագայում չեն կոմպենսացվում:

13. Այն կրիաների մոտ, որոնք ունեն ողնուղեղի ընդլայնական հատում, միջին ուղեղի մասնակի հեռացումը (տեսողական բլթի հեռացումը, ուղեղի ոտիկների պահպանման դեպքում) ուժեղ իջնում է առջևի թաթի մկանային ռեֆլեկտոր կծկման ուժը, արագացնում է նրանց հոգնեցումը և բարձրացնում նրանց զրդոտականությունը: Այդ խանգարումները չեն կոմպենսացվում:

