

Т. Г. УРГАНДЖЯН

ЭЛЕКТРООБОРОНИТЕЛЬНЫЕ ДВИГАТЕЛЬНЫЕ УСЛОВНЫЕ
РЕФЛЕКСЫ У ЩЕНКОВ ПОСЛЕ ПЕРЕРЕЗКИ ПЕРЕДНЕЙ
ПОЛОВИНЫ СПИННОГО МОЗГА

Среди важнейших вопросов павловской физиологии одно из центральных мест занимает проблема компенсаторных приспособлений поврежденного организма. Многочисленными исследованиями Э. А. Асратяна (1932—1953) и его сотрудников бесспорно доказана ведущая роль высших отделов центральной нервной системы в приспособительной деятельности поврежденного организма. Однако, если указанная проблема разрабатывается значительное время, всесторонне и глубоко, то весьма незначительное место уделяется этому же вопросу в плане возрастной физиологии. В указанном направлении имеются лишь отдельные работы, посвященные выяснению особенностей восстановления локомоций при ампутации отдельных конечностей щенков и повреждении задних отделов спинного мозга (Э. А. Асратян [1]), при перерезке передних отделов спинного мозга (Р. О. Барсегян [2]), особенностям восстановления моторных и сенсорных функций у щенков после удаления задних столбов спинного мозга на протяжении нескольких сегментов (Л. С. Гамбарян [3]).

Мы поставили перед собой задачу — методом электрооборонительных двигательных условных рефлексов изучить особенности нарушений моторных, сенсорных и вегетативных функций у щенков после перерезки передней половины спинного мозга.

Наши прежние исследования (Т. Г. Урганджян [7, 8, 9]) были посвящены образованию новых и проявлению ранее выработанных условных двигательных защитных рефлексов у собак и щенков. Как после перерезки передней половины, так и после одновременной двухсторонней перерезок передней и задней половины спинного мозга.

В настоящей работе исследованию подверглись 7 щенков в возрасте 3,5—4 месяцев (Бобик, Овчарка, Умница, Худая, Красавица, Черная и Севук), которые все время содержались вместе в виварии в одной и той же обстановке.

Электрооборонительные двигательные условные рефлексывырабатывались по двигательнo-оборонительной методике В. П. Петропавловского [5]. С помощью этой методики нам удалось выработать хорошо выраженные электрооборонительные двигательные условные рефлексывы. При выработке условных двигательных рефлексов применяемая для подкрепления сила тока бралась несколько выше порога. В целях максимальной точности работы перед каждым опытом определялся порог действия тока, затем,

несколько сблизив катушки (на 1—1,5 см), начинался опыт. Изолированное действие условного раздражителя продолжалось 15 сек. Ток включался в систему через 2—3 сек. Если щенок поднимал лапу до включения тока, то в течение всего периода действия условного раздражителя (15 сек.) он не получал безусловного подкрепления (электрического тока). С упрочением положительных двигательных условных рефлексов щенки поднимали лапу с первой же секунды действия условного раздражителя и держали ее согнутой вплоть до его окончания. Положительные условные рефлексы образовывались на сильный звонок и касалку. Дифференцировочным раздражителем служил слабый звонок.

Для выяснения скорости и характера выработки условных положительных и отрицательных рефлексов до и после перерезки передней половины спинного мозга, все подопытные щенки были разделены нами на две группы. В первой группе подопытных щенков мы вырабатывали двигательные защитные условные рефлексы до операции. После получения хорошо выраженных прочных положительных и отрицательных условных рефлексов мы произвели перерезку передней половины спинного мозга. В этой группе было пять щенков. У остальных двух щенков (вторая группа), сначала перерезались передние столбы спинного мозга и после восстановления акта стояния и ходьбы вырабатывались условные защитные двигательные рефлексы.

Операция перерезки передней половины спинного мозга производилась по ранее описанному нами способу (Урганджян [7, 8]).

Перерезка передней половины спинного мозга у всех подопытных щенков производилась на уровне V грудного позвонка.

У первой группы подопытных щенков (Севук, Черная, Худая и Красавица), операция привела к сенсорным и моторным нарушениям. Щенки после спинальной операции лежали с сильно вытянутыми передними и парализованными задними конечностями. В первый день даже сильные раздражения (механические или электрические) не вызывали двигательных реакций со стороны задних конечностей и хвоста. Кожная температура задних конечностей была слегка повышена по сравнению как с нормальной температурой задних, так и с температурой передних конечностей. Чувствительность ниже уровня операции была понижена. Имело место незначительно выраженное расстройство со стороны тазовых органов (мочевого пузыря прямой кишки). Щенки Севук и Черная, спустя 4—5 дней, после спинальной операции, а остальные щенки из первой группы, спустя 8—12 дней, могли подниматься на все четыре конечности и передвигаться. При этом походка была неуклюжей, несколько атактичной.

В стадии восстановления локомоции был поставлен первый опыт для оценки состояния ранее выработанных электрооборонительных двигательных условных рефлексов. При этом было обнаружено, что условный рефлекс на положительный раздражитель (сильный звонок) не был налицо. Он появился на 10—15-й день после спинальной операции, но при этом дифференцировка оказалась расторможенной. Щенки в камере условных рефлексов стояли беспокойно. Эти нарушения торможения у щен-

ков должны быть отнесены за счет изменения тормозного процесса, который рассматривался И. П. Павловым как очень лабильный и страдающий в первую очередь, что и имеется у наших щенков.

В процессе восстановления локомоции у щенков появились хорошо выраженные положительные и отрицательные защитные двигательные условные рефлексы. Как видно из рисунка 1 и 2, в ответ на условные сигналы щенки реагировали так же, как и до перерезки передней половины спинного мозга.

У щенка Севук помимо ранее выработанного условного защитного

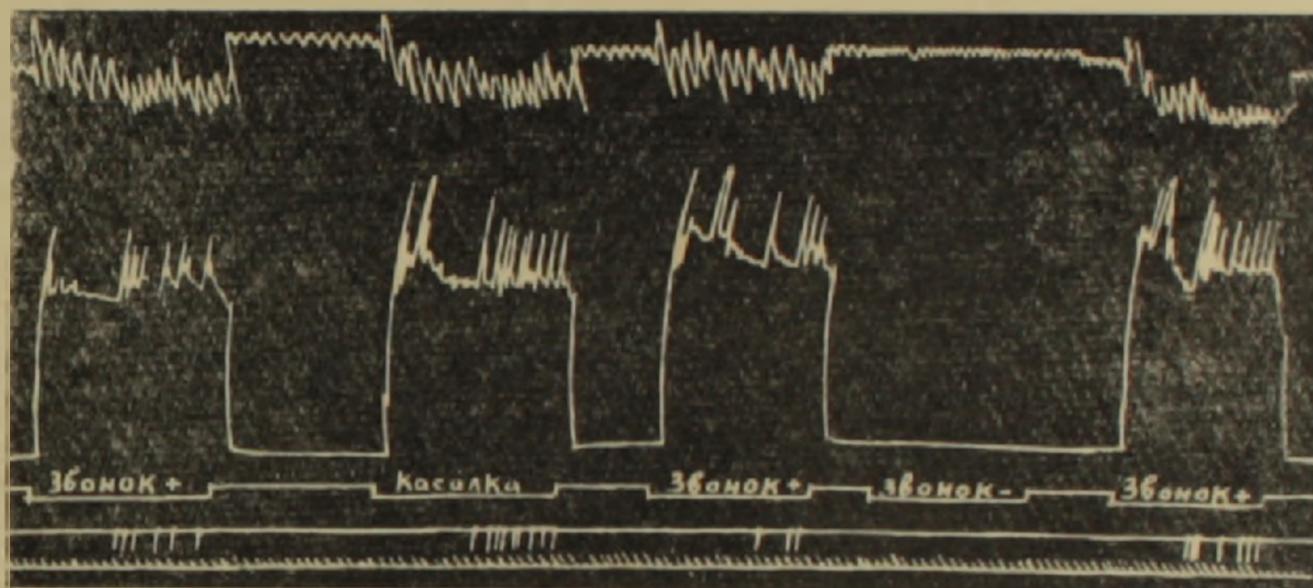


Рис. 1. Щенок Умница. Электрооборонительные условные рефлексы до перерезки передней половины спинного мозга.

Обозначения сверху вниз: запись дыхательных движений, запись двигательной реакции лап, отметка условного раздражения, отметка безусловного раздражения, отметка времени (деление равно 1 сек.). Знак плюс означает положительный раздражитель, знак минус—отрицательный.

двигательного положительного рефлекса удалось образовать новый условный положительный рефлекс (на касалку), полученный через 2—3 подкрепления электрическим током и оказавшийся прочным.

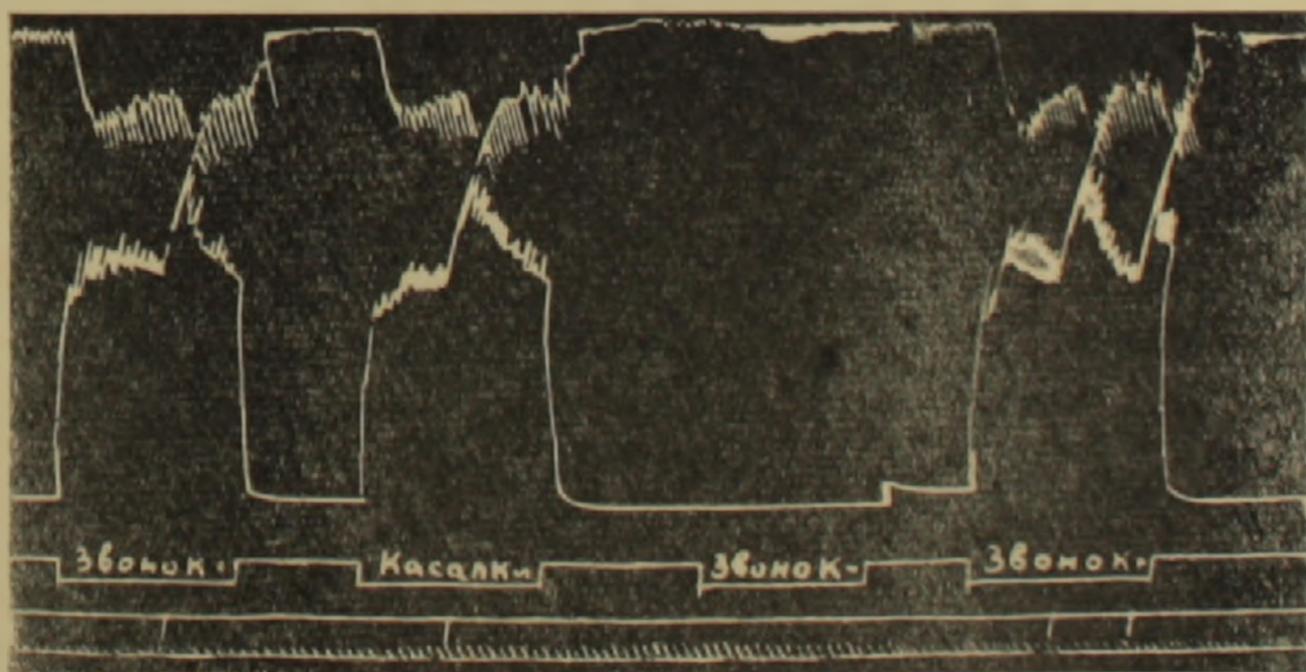


Рис. 2. Щенок Умница. Электрооборонительные условные рефлексы после перерезки передней половины спинного мозга.

Обозначения на рис. 1.

Таким образом, у подопытных щенков первой группы электрооборонительные условные положительные и отрицательные рефлексы после операции были временно заторможены, однако в процессе восстановления локомоций они вновь восстановились и оказались достаточно прочными. Для восстановления исчезнувших условных рефлексов потребовалось несколько меньше подкреплений, чем для их образования. У остальных двух щенков (Бобик и Овчарка) перерезка передней половины спинного мозга вызывала глубокие моторные, сенсорные и вегетативные нарушения. Щенки в первые два три дня после спинальной операции не могли двигать задними конечностями, не реагировали на сдавливание хвоста и задних лап. Задние конечности были вытянутыми вперед, передние находились в состоянии повышенной ригидности. При пассивном сгибании со стороны мышц задних конечностей было выраженное сопротивление. Кожная температура задних лап была повышена на 3—5°C по сравнению с температурой как передних, так и задних лап до операции. Задняя часть тела ниже уровня перерезки передней половины спинного мозга была слегка атрофирована. Несколько дней (5—7) наблюдалась задержка актов дефекации и мочеиспускания. В связи с этим мочу мы выпустили сдавливанием мочевого пузыря. В дальнейшем в первую очередь восстановилась нормальная функция прямой кишки (на 5—6-й день после операции), а спустя еще 2—3 дня восстановилась нормальная функция мочевого пузыря.

Вышеуказанные нарушения функций, при нормальном течении процесса заживления операционной раны, проходили в течение 10—12 дней. При этом наблюдалась атактичность походки, слабость задних конечностей. Щенки часто падали при быстрой ходьбе, беге, особенно при поворотах. Щенки быстро уставали при быстрой ходьбе и беге.

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 начали стоять и ходить у них производилась выработка электрооборонительных двигательных условных рефлексов с задних, т. е. с «пораженных» конечностей.

Следует отметить, что у указанных двух щенков (Овчарка и Бобик) изучение условнорефлекторной деятельности производилось только в послеоперационном периоде. У щенка Бобик из второй группы, опыты по выработке двигательных защитных условных рефлексов были начаты на 20 день после перерезки передней половины спинного мозга. Первый условный рефлекс на сильный звонок образовался на 23-м сочетании. У второго щенка (Овчарка) выработка электрооборонительного двигательного положительного рефлекса на сильный звонок и касалку, а также дифференцировка к ним с задних конечностей была начата месяц спустя после спинальной операции. Первый условный рефлекс появился на 15-м сочетании. Образованные положительные и отрицательные условные рефлексы в дальнейшем не исчезали. Однако, следует отметить, что как восстановившиеся, так и вновь образованные после перерезки передней половины спинного мозга условные защитные двигательные рефлексы

были очень нестойкими, хрупкими. Они то появлялись, то вновь исчезали и очень быстро угасали. Следует подчеркнуть, что особенно была непостоянна дифференцировка. К концу опыта латентный период условных положительных рефлексов удлинялся, величина сгибания лапы уменьшалась и условный рефлекс обнаруживался не на каждое условное раздражение, дифференцировка при этом оказывалась расторможенной. С течением времени, когда более или менее хорошо восстановились моторные, сенсорные и вегетативные нарушения, выработанные двигательные защитные условные рефлексы становились более постоянными и хорошо выраженными, ничем не отличаясь от условных рефлексов дооперационного периода. После выработки и упрочения положительных условных рефлексов щенки поднимали лапу с первой же секунды действия условного раздражителя и держали ее согнутой вплоть до его окончания (рис. 3).

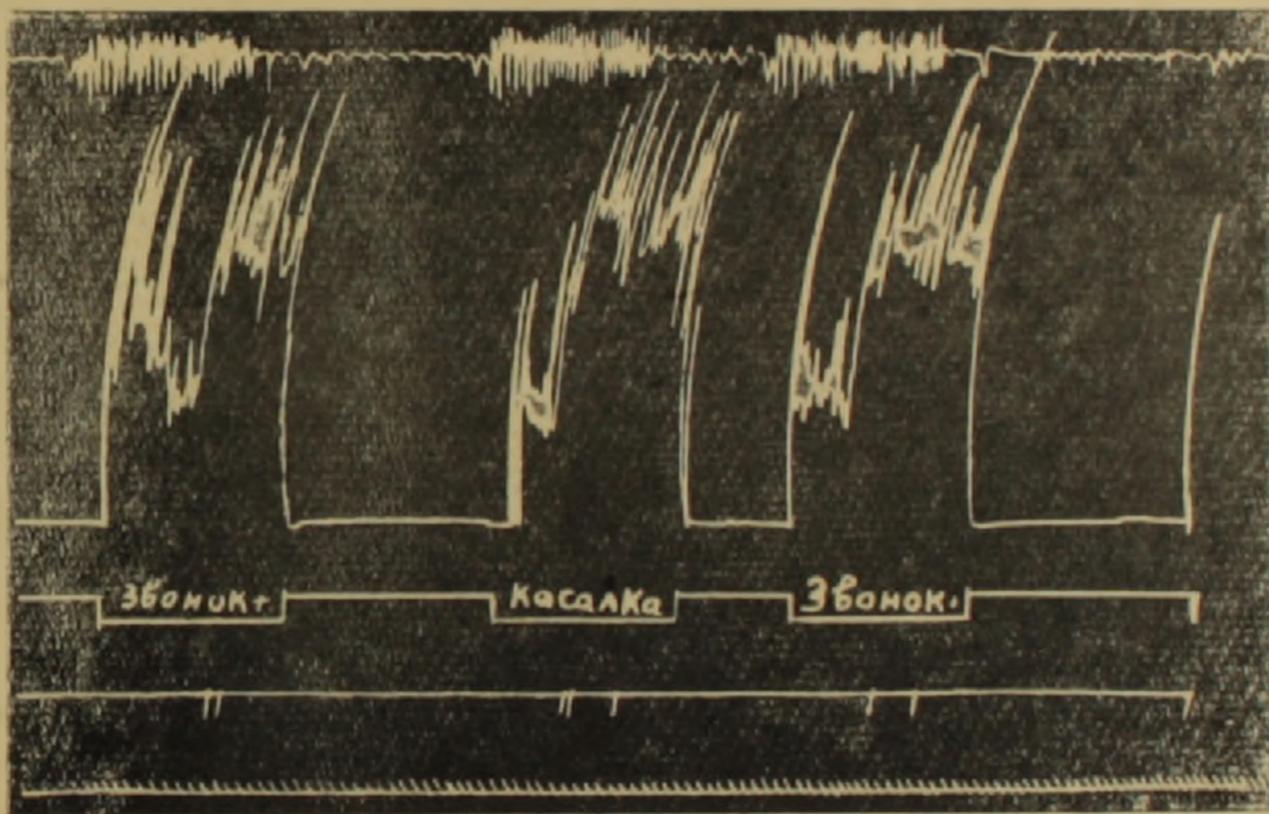


Рис. 3. Щенок Севук. Электрооборонительные условные рефлексы после спинальной операции. Обозначения на рис. 1.

Таким образом нам удалось не только восстановить ранее выработанные положительные и отрицательные условные рефлексы (первая группа), но и выработать новые условные положительные и отрицательные рефлексы с задних, т. е. с «пораженных» конечностей (первая и вторая группа).

Для выработки условных рефлексов после перерезки передней половины спинного мозга потребовалось больше сочетаний условного и безусловного раздражителей.

Следует далее отметить, что для оценки тормозного процесса у щенков как до спинальной операции, так и после нее нами производилось угашение положительных условных рефлексов. Полное угашение положительного условного рефлекса (сильный звонок) при двух минутных промежутках между раздражениями происходило до спинальной операции через 12—14 дней, а после операции — через 5—7 подкреплений. Угашенные положительные условные рефлексы легко растормаживались и быст-

ро восстанавливались при подкреплении. Указанный факт можно рассматривать как результат быстрой истощаемости нервных клеток поврежденной нервной системы (охранительно-целебное торможение). У щенков по кличке Овчарка и Умница после получения хорошо выраженных, постоянных, тонических условных рефлексов на сильный звонок и касалку с левой задней лапы, манжетки от регистрирующего прибора и электродов были перенесены на правую заднюю лапу. Как показали наши исследования в первый же день с первого же раза в ответ на условные сигналы, щенки поднимали правую заднюю лапу вместо левой, т. е. происходило переключение в условнорефлекторной деятельности (Э. А. Асратян [1]).

Таким образом, данные, полученные у этих щенков, дают нам основание заключить, что переключателем в условнорефлекторной деятельности явились манжетки регистрирующего прибора и электродов. Экстероцептивные импульсы с поверхности лапы, связанные с прикреплением манжеток, были достаточны для того, чтобы вызывать переключение путей, чтобы направить условные импульсы по новому маршруту. Как видно из рис. 4, условные положительные и отрицательные рефлексы в ответ

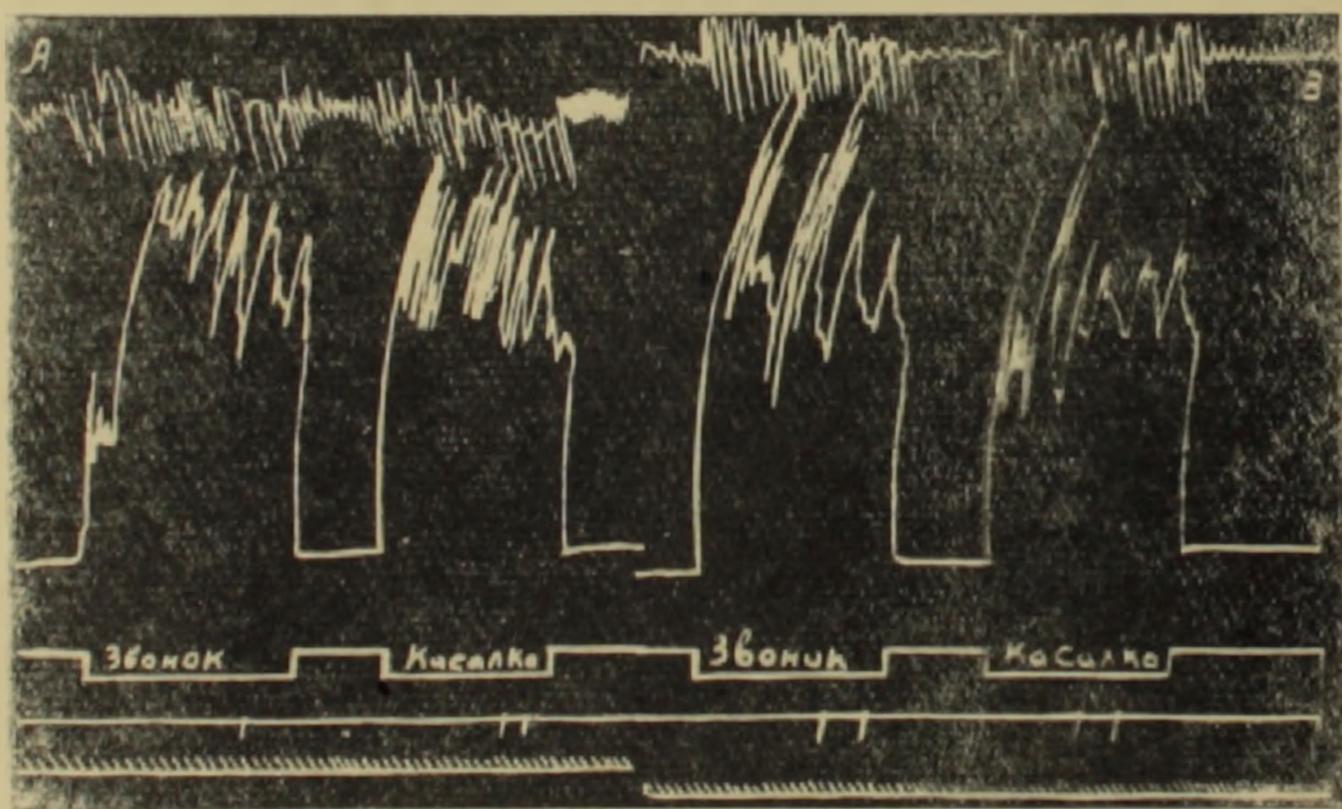


Рис. 4. Щенок Овчарка. Электрооборонительные условные рефлексы после перерезки передней половины спинного мозга (опыт с перемещением манжеток). А—манжетки от электродов и прибора для регистрации движения лапы прикреплены к правой задней лапе вместо обычно левой; Б—манжетки от электродов и прибора для регистрации движения лапы прикреплены к левой задней лапе.

Обозначения на рис. 1.

на условные сигналы с правой задней лапы почти ничем не отличаются от таковых с левой задней лапы. Подобные же данные у взрослых собак были получены Я. М. Прессманом [6] и Л. С. Гамбаряном [4].

Данные с перемещением манжеток позволяют утверждать, что у щенков после произведенной спинальной операции не нарушается корковая локализация кожных раздражений. На основании полученных данных можно заключить, что принцип переключения не только имеет место

в деятельности нервной системы у взрослых, нормальных собак, но и у щенков.

Для углубленного изучения динамики корковых процессов, мы наряду с регистрацией движения лапы, регистрировали также дыхательные движения с помощью гофрированной трубки, соединенной с мареевской капсулой. При анализе кривых дыхания нам удалось установить, что условные раздражители, вызывающие подъем лапы, всегда вызывают изменение кривой нормальной дыхательной реакции.

Как видно из приведенных рисунков, положительные условные раздражители (сильный звонок и касалка) всегда вызывали у щенков резкое учащение дыхания, в то время как дифференцировочный раздражитель вызывал торможение и углубление дыхания.

Далее наши исследования показали, что в процессе выработки условных рефлексов и их восстановления после операции, изменения в дыхательной системе всегда проявляются раньше, а вслед за этим через несколько дней в процесс включается и реакция отдергивания лапы (рис. 5).

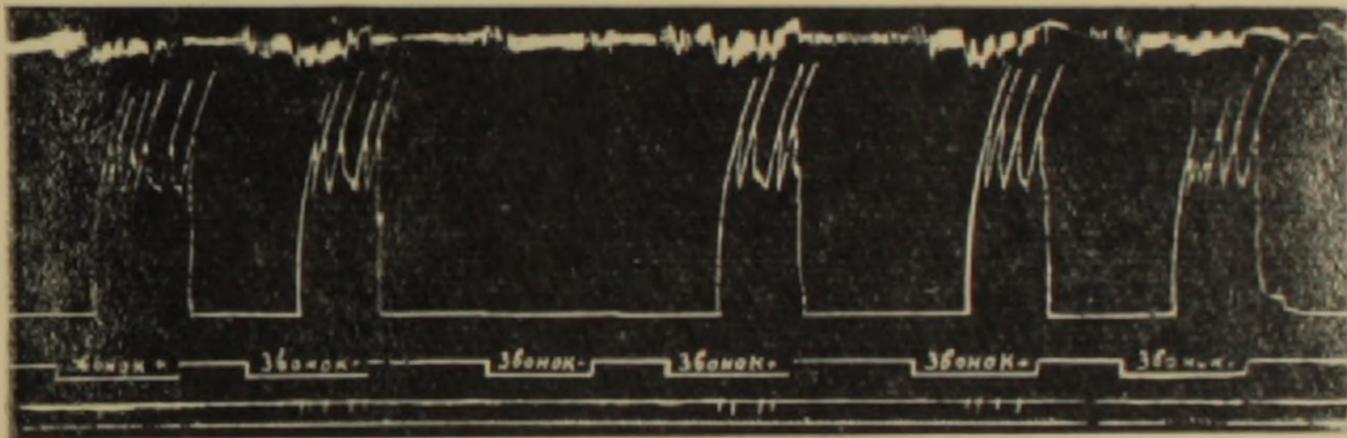


Рис. 5. Щенок Красавица. Электрооборонительные двигательные рефлексы после спинальной операции. При отсутствии условной реакции с конечности, заметны четкие условнорефлекторные изменения дыхания. Обозначения на рис. 1.

Таким образом, перерезка передней половины спинного мозга на уровне V грудного позвонка вызывала почти такие же нарушения, какие нами были обнаружены у взрослых собак (Т. Г. Урганджян [7]).

Обобщая полученные выше данные, можно прийти к общему заключению, что при перерезке передней половины спинного мозга у щенков наблюдаются быстро проходящие явления спинального шока. Послеоперационные нарушения двигательных, чувствительных и вегетативных функций у щенков при прочих равных условиях проходят быстрее, чем у взрослых собак.

Оперативное повреждение передних отделов спинного мозга щенков не препятствует проявлению ранее выработанных и образованию новых двигательных-защитных положительных и отрицательных условных рефлексов.

Электрооборонительные двигательные условные рефлексы у щенков как до операции, так и после нее вырабатываются, восстанавливаются и угашаются гораздо быстрее, чем у взрослых собак.

Տ. Գ. ՈՒՐԳԱՆԶՅԱՆ

ԷԼԵԿՏՐՈՊԱՇՏՊԱՆԱԿԱՆ ՊԱՅՄԱՆԱԿԱՆ ՌԵՅԼԵՔՍՆԵՐԸ ԹՈՒՂԱՆԵՐԻ
ՄՈՏ՝ ՈՂՆՈՒՂԵՂԻ ԱՌԱՋՆԱՅԻՆ ԿԵՍԻ ՀԱՏՈՒՄԻՑ ՀԵՏՈ

Ա մ փ ո փ ու մ

Նկատի ունենալով, որ փլաստիկ ֆունկցիաների վերականգնման մեխանիզմի պարզարանման գործում մեծ նշանակություն ունեն օնտոգենետիկ հետազոտությունները, մեր առջև խնդիր է դրված ուսումնասիրել պայմանական ռեֆլեկտոր գործունեությունը շան թուլաների մոտ՝ ողնուղեղի առաջնային կեսի հատումից հետո: Ստացված տվյալները ցույց են տալիս, որ թուլաների մոտ վերականգնման պրոցեսները տեղի են ունենում անհամեմատ ավելի արագ, քան մեծահասակ շների մոտ:

Պայմանական ռեֆլեքսները վերը նշած խիրուրգիական փլաստիկից հետո ժամանակավորապես անհետանում են, որոնք, սակայն ժամանակի ընթացքում համարյա թե լրիվ վերականգնվում են և մշակվում են նորերը:

Մեզ հաջողվեց ստանալ նաև պայմանական ռեֆլեկտոր գործունեության փոխարկում:

Պայմանական ռեֆլեկտոր գործունեության փոխարկումը մինչև այժմ թուլաների մոտ չի ուսումնասիրված:

Մեր ուսումնասիրությունները ցույց են տալիս, որ թուլաների մոտ պայմանական ռեֆլեքսների մարումը, համեմատած հասուն շների հետ, տեղի է ունենում արագ:

Ողնուղեղի առաջնային կեսի հատումից հետո պայմանական ռեֆլեքսների մարումը թուլաների մոտ 2—3 անգամ ավելի արագ է տեղի ունենում: Մարած պայմանական ռեֆլեքսները վերականգնվում են բավական արագ:

Л И Т Е Р А Т У Р А

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 собаки. Труды Ин-та физиологии АН АрмССР, том III, 1950.
3. Гамбарян Л. С. Условные двигательные рефлексы у собак после удаления задних столбов спинного мозга на протяжении нескольких сегментов, ДАН СССР, том 98, 2, 1954.
4. Гамбарян Л. С. Условные рефлексы у собак после высокой перерезки задних столбов спинного мозга, Изд. АН АрмССР, 1953.
5. Петропавловский В. П. К методике условнодвигательных рефлексов. Физиологический журнал СССР, том XVII, 2, 1934.
6. Прессман Я. М. 1939 (цитир. по Асратяну, 1953).
7. Урганджян Т. Г. Автореферат диссертации, Москва, 1953.
8. 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.
9. Урганджян Т. Г. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 12, 1956.