

Г. Е. ГРИГОРЯН

К ВОПРОСУ О ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ПЕРЕСТРОЙКАХ ПРИ АМПУТАЦИИ КОНЕЧНОСТЕЙ У СОБАК

Для выяснения роли и значения отдельных морфофизиологических структур двигательного анализатора в осуществлении интрацентральных функциональных перестроек в онтогенезе, мы прежде всего предприняли исследования по изучению специфики функциональных перестроек, вызванных повреждением эффекторных органов движения. Наши прежние данные [5, 6, 7, 8] по изучению функциональных перестроек после ампутации органов движения в аспекте возрастной эволюции дали основание полагать, что, начиная с ранних стадий постнатального развития (с 20 дня) и выше, наблюдается нарастающая функциональная и морфологическая специализация и локализация функций как периферических, так и центральных нервных механизмов статокинетического аппарата. Эти механизмы обеспечивают быструю и совершенную функциональную перестройку интрацентральных координаций. В соответствии с изложенным далее, оказалось необходимым проследить ход развития потенциальных возможностей центральной нервной системы к функциональным перестройкам в более поздних этапах развития организма, а именно, у взрослых собак, так как этот вопрос в литературе до сего времени не получил своего окончательного уточнения. По экспериментальным данным Альбрехта Бете [2, 3] собаки, спустя несколько часов, или в первые дни после ампутации могли ходить, подпрыгивая на двух конечностях, без всякой тренировки, „научения“. Экстирпация моторных зон коры у этих „двуногих“ собак не приводила к нарушению перестройки. Собаки, выходя из послеоперационного состояния, могли ходить, прыгать с высоты, не повреждая себя. Таким образом, быстрота перестройки координации ходьбы у ампутированных собак и результаты опытов с частичной экстирпацией коры являлись основными аргументами для автора, утверждающего, что головной мозг не имеет никакого отношения к научению. Иначе говоря, Бете на основании своих данных отрицал значение условнорефлекторного механизма в осуществлении перестройки интрацентральной координации. Вопреки традиционным узколокалистическим представлениям, Бете выдвинул новую концепцию пластичности (приспособляемости) центральной нервной системы — концепцию о функциональной эквивалентности различных морфологических структур нервной системы. Согласно этой теории отрицается какая-либо специализация и локализация функций в центральной нервной системе.

В противоположность указанным представлениям, Э. А. Асратян [1] на основании собственных экспериментальных данных приходит к заключению, что после ампутации в подавляющем большинстве случаев ходьба на двух конечностях наступает не „молниеносно“, а медленно, путем „длительной, постепенной и упорной“ тренировки. Сроки восстановления ходьбы на двух конечностях, по его данным, находятся в пределах от 20 до 50 дней, а в редких случаях, и от 90 до 100 дней. Лишь в трех случаях перестройка функций у взрослых собак наступала через 3—5 дней после ампутации. Указанный факт автором объясняется как результат предварительной тренировки животных. На основании этого Э. А. Асратян предполагает, что собаки Бете были дрессированными у своих хозяев, на что Бете не обращал должного внимания. Тотальное удаление коры больших полушарий головного мозга в опытах Э. А. Асратяна приводило к полному нарушению первичной компенсации функций. Длительность и постепенность перестройки локомоции с одной стороны и результаты опытов по тотальной экстирпации коры одного или двух полушарий, с другой, являлись основными аргументами для утверждения, что ведущая роль в компенсации ходьбы после ампутации принадлежит обучению, т. е. условнорефлекторному механизму. Однако, несмотря на это, Э. А. Асратян не отрицает и возможности быстрых перестроек по типу условнорефлекторного механизма. В зависимости от биологической целесообразности и важности данной функции для существования животного, она может быть приобретена в минимальных интервалах времени. Следовательно, быстрота перестройки (основной аргумент Бете) не может исключить участие большого мозга в осуществлении интрацентральной перестройки. Однако с точки зрения Э. А. Асратяна перестройка координаций в коротких интервалах времени является не правилом, а скорее всего, исключением.

Вопреки существовавшим представлениям о функциональной эквивалентности центральной нервной системы, Э. А. Асратян в 1937 году выдвинул новое представление о пластичности, признавая относительную локализацию функций в центральной нервной системе. Не вдаваясь в подробное обсуждение приведенных теорий, отметим, что, пользуясь одним и тем же методическим приемом исследования, Бете и Асратян получили в основном противоположные фактические данные.

Наши исследования позволили предположить, что возможности функциональных перестроек в интактной нервной системе нарастают с возрастом животного [5, 6, 7]. Основываясь на этом допущении, нами под руководством Л. С. Гамбаряна было начато настоящее исследование.

Опыты проводились на 26 собаках различного возраста: 8—9 месяцев—2 собаки, 1—2 года—8 собак, 4—5 лет—14 собак и старше—2 собаки. Из подопытных животных 24 были дворняжками, 2—полу-

породистыми. В наших исследованиях учитывались: пол, вес, упитанность и длина конечностей животных.

У одной группы животных (19 собак) производилась перекрестная ампутация передней левой и задней правой конечностей выше средних суставов, у другой группы (5 собак) — передней правой и задней левой конечностей в средних суставах. У остальных двух собак производилась одномоментная ампутация обеих передних конечностей.

Результаты опытов показали, что на следующий день после ампутации большинство из животных, находясь в клинике для собак, не реагировало на кличку вставанием, что обычно имело место до операции. При этом если собак не беспокоить, то они долго оставались в лежачем положении и не делали попытки двигаться с места. Мясная пища на расстоянии 1 метра от собаки не возбуждала ее к движению, даже и тогда, когда собака находилась в голодном состоянии. Не трудно было заметить, что внезапное и неадекватное состояние, в котором оказались животные, лишившись двух конечностей (травма), создавало такую мощную „доминанту покоя“, что даже пища не вызывала двигательной реакции. На основании этого можно было бы заключить, что собаки после ампутации не могли встать, а тем более ходить. Однако опыты показали, что подобное заключение далеко не соответствует действительности, т. к. стоило создать естественные условия, т. е. вынести собак во двор, пустить их на свободу среди других собак, как большинство из них самостоятельно вставало на ноги и начинало ходить (рис. 1а, б). В отдельных случаях мы были вынуждены прибегнуть к некоторой механической стимуляции животных в виде однократного или двукратного сдавливания хвоста или лапы. В этих случаях собаки тут же вставали и, подпрыгивая, передвигались на двух конечностях.

Во всех случаях, при первых попытках передвижения, ходьба у собак была не совсем уверенной, четкой и быстрой. Однако в первый же день после ампутации мы наблюдали наступление полной нормализации ходьбы. Собаки перепрыгивали через канаву, спускались и поднимались по ступенькам лестницы (рис. 2а). Но у тех подопытных собак (№ 12, 13, 14), у которых была ампутирована передняя правая конечность и задняя левая и которые держались после операции в люльках, функция ходьбы восстанавливалась лишь на второй день после ампутации (рис. 2б). Кроме того имелся один случай (полупородистая собака), когда перестройка функций имела место только на третий день. Исследование

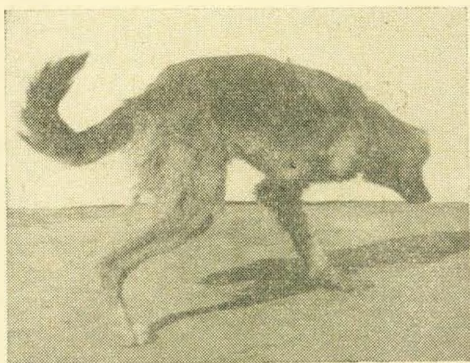


Рис. 1а. Собака № 10 (3-летнего возраста), спустя 18 часов после ампутации.

Известия XI, № 4—2

показало, что у этой собаки с первого же дня после операции была повышенная температура ($42,5^{\circ}\text{C}$) и очень сильно выражались диашизальные явления. После соответствующего лечения собака стала нормально ходить и бегать на двух экстензированных конечностях. Быструю перестройку координаций мы наблюдали и у тех собак, у ко-

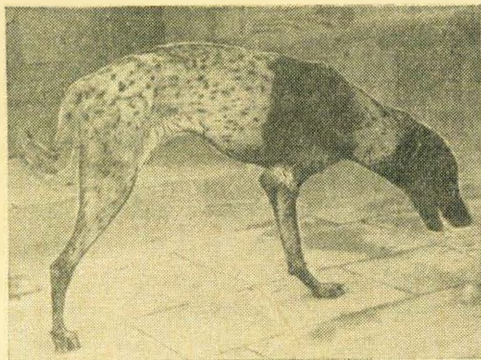


Рис. 16. Собака № 2 (4—5-летнего возраста), спустя 20 часов после ампутации.

торых одновременно были ампутированы обе передние конечности (рис. 4) или передняя и задняя конечность одной-именной стороны [5].

Для выяснения степени компенсации функции и значения веса животного в этом процессе, двум собакам со второго или третьего дня после ампутации на спину накладывался груз весом 3 кг (с каждой стороны по 1,5 кг). Во всех случаях собаки отлично

справлялись с этой нагрузкой — подпрыгивая, передвигались на двух экстензированных конечностях, без нарушения координации. Ампутированные в последнюю неделю беременности животные также легко начинали ходить на следующий день после операции.

Далее нами были проведены несколько проверочных опытов, в которых учитывалось значение скорости выработки защитных электрокожных двигательных условных рефлексов в осуществлении функциональных перестроек. Опыты до операции были проведены на двух собаках. Одна из них (№ 1) по внешнему поведению была инертная, пугливая, не „общительная“. Выработка условных двигательных рефлексов по методике Петропавловского-Гамбаряна [9, 4] не привела к образованию условных рефлексов даже после 90 сочетаний. У другой собаки (№ 6), подвижной и общительной по внешнему поведению, условные положительные рефлексы выработались на третьем сочетании звонка с дачей электрического тока и упрочились на 15—17. В дальнейшем у нее была выработана и прочная дифференцировка (рис. 3). Однако уже на следующий послеоперационный день обе собаки, после перекрестной ампутации конечностей, одинаково быстро могли ходить и перепрыгивать через канавы, подниматься и спускаться по лестнице.



Рис. 2а. Собака № 1 (4—5-летнего возраста) на следующий день после ампутации.

Однако уже на следующий послеоперационный день обе собаки, после перекрестной ампутации конечностей, одинаково быстро могли ходить и перепрыгивать через канавы, подниматься и спускаться по лестнице.

Следовательно, скорость выработки условных оборонительных рефлексов в приведенных случаях не могла служить критерием для оценки степени и темпов функциональных перестроек в центральной нервной системе.

Таким образом, наши данные по ампутациям у взрослых собак совпадают с фактическими данными Бете и расходятся с данными Э. А. Асратяна.

Каковы причины описанных расхождений, мы затрудняемся ответить, т. к. Э. А. Асратян не дает подробного описания условий, в которых содержались и изучались его животные. Ясность в этот вопрос внесут дальнейшие исследования. Однако результаты как прежних наших опытов по ампутациям на более ранних этапах онтогенеза [5, 6, 7], так и приведенные выше данные позволяют заключить, что по мере онтогенетической эволюции все больше и больше прогрессирует специализация и локализация функций механизмов статокINETического аппарата и что у взрослых животных это достигает своего высшего совершенства, чем и обеспечивается быстрая и совершенная функциональная перестройка интра-центральной координации.

Не отрицая значения условнорефлекторного механизма, т. е. фактора „научения“, даже в „молниеносных“ функциональных перестрой-



Рис. 26. Собака № 12 (4—5-летнего возраста) на второй день после ампутации.

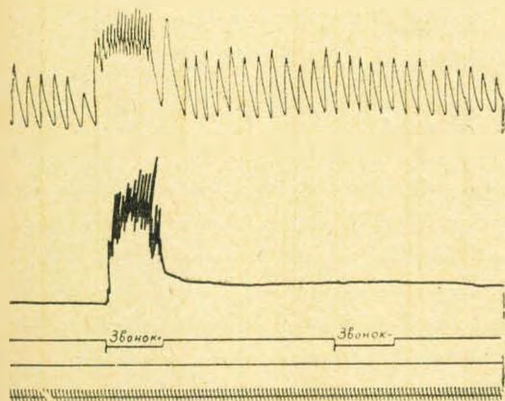


Рис. 3. Собака № 6. Условные двигательнo-защитные рефлексы до ампутации. Сверху вниз: запись дыхания, запись двигательной реакции конечности, отметка условного раздражителя, отметка безусловного раздражителя, отметка времени в секундах. Знак „плюс“ указывает на положительный условный сигнал, знак „минус“ — на отрицательный.



Рис. 4. Собака № 25 (3-летнего возраста) на второй день после ампутации.

ках, в чем мы убедились в своих исследованиях, мы не можем не указать и на необходимость наличия достаточной функциональной зрелости некоторых других органов, в частности лабиринтов и мозжечка, в осуществлении этих функциональных перестроек. Так, например, Э. А. Асратян [1] у двух ампутированных собак после полной компенсации моторики производил двухстороннее повреждение лабиринтов. Как указывает автор, у одной из этих собак в течение четырех месяцев, а у другой в течение 1,5 лет не наступала функциональная перестройка, т. е. собаки не могли ни стоять, ни ходить.

В наших опытах у семи щенят 4—7-месячного возраста, у которых в раннем постнатальном периоде был удален мозжечок, производилась перекрестная ампутация двух лап. В течение 4—12 месяцев ни у одного из ампутированных животных не наблюдалось восстановления локомоторной функции.

Приведенные данные позволяют предполагать, что во многих случаях реализация корковых импульсов в сложной интегральной системе организма осуществляется не непосредственно, а через определенные звенья субэнцефалических образований. Нет этих звеньев, нет и благотворного влияния коры на те или иные функции организма. Следовательно, кроме коры больших полушарий немаловажное, а порой и решающее значение в определенных условиях приобретают и другие морфофизиологические структуры целостного организма.

Физиологическая лаборатория Института
акушерства и гинекологии Минздрава Армянской ССР

Поступило 27 XII 1956 г.

Կ. Ե. ԳՐԻԳՐՅԱՆ,

ՇՆՆԵՐԻ ՎԵՐՋԱՎՈՐՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱՆԴԱՄԱՀԱՏՄԱՆ ԴԵՊՔՈՒՄ ՖՈՒՆԿՑԻՈՆԱԼ ՎԵՐԱԿԱՆԳՆՄԱՆ ՀԱՐՑԻ ՇՈՒՐՋՈՒՄ

Ա մ փ ո փ ու մ

Բարձրակարգ ողնաշարավոր կենդանիների կենտրոնական նյարդային համակարգության ֆունկցիոնալ կարողություններն ուսումնասիրելու նպատակով գիտնականները հաճախ դիմում են ծայրային ապարատների վնասմանը, ուլիալ դեպքում՝ շարժողական օրգանների անդամահատմանը: Այս մեթոդը հնարավորություն է տալիս նյարդային համակարգության անմիջապես վնասներում հետազոտել հենց վերջինիս ֆունկցիաների որոշ կողմերը:

Շների տարբեր հասակի թուլաների վրա (20 օրականից մինչև 7 ամսական) մեր կատարած նախկին փորձերը ցույց են տվել, որ նյարդային համակարգության ֆունկցիոնալ վերականգնման ունակությունները պայմանավորվում են տարիքով՝ որքան մեծ է այն, այնքան արագ և կատարյալ է վերականգնումը:

Ինչ վերաբերում է մեծահասակ շներին, ապա այս հարցը պրակտիկական մեծ երկար ժամանակ վիճելի է եղել: Այսպես, դերմանացի ֆիզիոլոգ

Արրերիս Բեթեն, հիմնվելով իր փորձերի վրա, պնդում է, որ խաչմերուկ անդամահատումն առանձին խանգարում չի առաջացնում շների ստատոկինետիկ ապարատում և, որ կենդանիները դուրս գալով նարկոտիկ վիճակից, կարողանում են ցատկոտել միացած երկու վերջավորությունների օգնությամբ:

Սակայն, է. Հ. Հատրաթյանը, կրկնելով նույն փորձերը, գալիս է միանգամայն հակառոտ եզրակացության, որ իրր խաչմերուկ անդամահատումն առաջ է բերում շարժողական ֆունկցիաների խորը և տևական խանգարում և որի վերականգնման համար պահանջվում է 1—1,5 ամիս ժամանակ:

Մեծահասակ շների վրա (թվով 24) մեր կատարած փորձերը ցույց տվեցին Բեթեի իրավացիությունն իր փաստերի արձանագրման մեջ, որ անդամահատումից 1—2 օր անց, երբևէ և մի քանի ժամ անց, շներն ի վիճակի են ինքնուրույն վեր կենալ և շարժվել երկու ոտքերի վրա:

Այսպիսով, մեր ավյալները հիմք են տալիս ասելու, որ շների հասակային էվոլյուցիայում ստատոկինետիկ ապարատի ինչպես ծայրային, այնպես էլ կենտրոնական մեխանիզմների ֆունկցիոնալ վերականգնման ունակությունները գնալով աճում են և մեծահասակ կենդանիների մոտ հասնում է իր առավել զարգացման աստիճանին:

Բացի դրանից, ուղեղիկաղուրկ անդամահատված շների նկատմամբ մեր կատարած դիտողությունները ցույց են տվել, որ ոչ բոլոր պայմաններում է ֆունկցիաների վերականգնումը անդի ունենում գլխուղեղի կեղևի անմիջական ազդեցությամբ, այլ շատ հաճախ կեղևի բարերար ազդեցությունն իրագործվում է մի շարք կարևոր օրգանների, հատկապես լարիերինթների և ուղեղիկի միջոցով:

Եվ, վերջապես, մեր փորձերից պարզվել է, որ շարժողական պայմանական ռեֆլեքսների մշակման արագությունը դեռևս չի կարող հանդիսանալ (վերջավորությունների անդամահատման պայմաններում) ֆունկցիաների արագ վերականգնման նշանաբան:

ЛИТЕРАТУРА

1. Асратян Э. А., Физиология центральной нервной системы, Москва, 1953.
2. A. Bethe und Fischer E., Handb. d. norm. u. patholog. Physiol., Bd. 15, 2, 1931.
3. Бете Ал., Успехи современной биологии, т. 3, вып. 1, 1934.
4. Гамбарян Л. С., Труды Института физиологии им. И. П. Павлова, т. 1, 1952.
5. Гамбарян Л. С., и Григорян Г. Е., Доклады АН СССР, т. 117, 3, 1957.
6. Григорян Г. Е., Второе совещание, посвященное компенсаторным приспособлениям при органических поражениях центральной нервной системы. Тезисы докладов., Изд. АН АрмССР, Ереван, 1956.
7. Григорян Г. Е., Известия АН АрмССР (сер. биол. и сельхоз. наук), т. X, 3, 1957.
8. Григорян Г. Е., Известия АН АрмССР (сер. биол. и сельхоз. наук), т. X, 8, 1957.
9. Петропавловский В. П., Физиологический журнал СССР, т. XVII, 2, 1934.