

ФИЗИОЛОГИЯ

Л. С. ГАМБАРЯН

К ОЦЕНКЕ ФУНКЦИОНАЛЬНОГО ЗНАЧЕНИЯ
ДОПОЛНИТЕЛЬНЫХ ПУТЕЙ ПРОПРИОЦЕПТИВНОЙ
СИГНАЛИЗАЦИИ

Нейрофизиологические исследования последних лет с очевидностью показывают, что, помимо задних столбов спинного мозга, существуют и другие пути проприоцептивной сигнализации, обеспечивающие передачу импульсов „снизу вверх“—от мышечно-суставного аппарата к головному мозгу [1—8, 10—21].

Методом вызванных потенциалов (evoked potentials) в сочетании с острыми и хроническими повреждениями спинальных трактов установлено, что эти дополнительные пути проприоцептивной сигнализации представлены как в боковых, так и в передних столбах спинного мозга [12—21]. Высказано предположение [1—8], что они играют важную роль в обеспечении компенсации функциональных нарушений, вызванных повреждением основного коллектора проприоцепции — задних столбов спинного мозга.

Настоящее исследование было предпринято с целью дальнейшего изучения удельного значения этих дополнительных путей в осуществлении координированных моторных актов. Опыты проводились на собаках, у которых ампутировалась одна из задних конечностей, а затем производилось поэтапное повреждение боковой половины спинного мозга и задних столбов. Такая постановка экспериментов была вызвана стремлением уменьшить афферентную (проприоцептивную) сигнализацию с задней конечности и проследить за динамикой функциональных перестроек в сфере локомоции и за характером формирования условных электрооборонительных рефлексов с этой конечности.

М е т о д и к а

Исследования проводились на трех щенках в возрасте 3—3,5 месяцев и двух взрослых собаках. Гемисекция осуществлялась путем вырезывания из боковой половины спинного мозга кусочка ткани длиной в 4—5 мм.

Техника операции сводилась к следующему. У животного, находящегося под глубоким морфийно-эфирным наркозом, производилась ламинэктомия (в области 1—3 поясничных позвонков), затем вскрывалась твердая мозговая оболочка. Спинной мозг в области на-

мечаемого повреждения освобождался от мягкой мозговой оболочки с помощью специального крючка, применяемого при спинальных операциях [9]. Появившееся при этом кровотечение останавливалось прикладыванием к поверхности мозга марлевых шариков. Глазным скальпелем по *sulcus medianus posterior* производился продольный разрез всей толщи спинного мозга длиной в 8—10 мм. В область продольного разреза вводилась тонкая металлическая пластинка до упора в вентральную стенку спинномозгового канала. Затем, придерживая ее в вертикальном положении, двумя параллельными поперечными разрезами боковой половины спинного мозга вырезывался кусочек ткани. Металлическая пластинка, разделяющая симметричные половины спинного мозга, предохраняла ткань противоположной стороны от поранения. Вырезанная ткань пинцетом извлекалась наружу. Металлическая пластинка удалялась, и после остановки кровотечения на рану послойно накладывались швы.

Повреждение задних столбов производилось путем их удаления на протяжении нескольких сантиметров по ранее описанному нами способу [9].

У четырех подопытных животных сначала производилась ампутация одной из задних конечностей, затем повреждение боковой половины спинного мозга над поясничным утолщением, а спустя несколько недель после этого — удаление задних столбов в области средних или нижних грудных сегментов. Повреждение боковой половины спинного мозга всегда производилось на стороне ампутированной конечности.

У пятого животного (щенок Пушинка) сначала была произведена гемисекция, затем (спустя 2 месяца)—ампутация задней конечности, через полмесяца — удаление задних столбов (табл.).

После трех операций у животных вырабатывались условные электрооборонительные рефлексы с оставшейся задней конечности. Выработка условных рефлексов производилась по шадящей методике [4]. После окончания экспериментов спинной мозг каждой собаки подвергался гистологическому контролю.

Результаты исследований

Все животные, лишённые задней ноги, оправившись от наркоза, начинали свободно передвигаться на оставшихся трех конечностях. Походка отличалась тем, что при ходьбе задняя нога совершала подпрыгивающие движения. Гемисекция, произведенная через 12—20 дней после первой операции, приводила к функциональным нарушениям, различно выраженным у щенят и взрослых собак. Щенки Пушистая и Коричневая в первый же послеоперационный день могли стоять (рис. 1) и даже ходить, пользуясь тремя конечностями. Однако при ходьбе осторожно наступали задней ногой, держа ее в полусогнутом состоянии и перебрасывая тяжесть тела на передние конечности. На 3—4 день они уже вполне активно пользовались задней конечностью.

Кличка животного	Возраст к началу опыта	Первая операция	Вторая операция	Третья операция
Пушистая	3 месяца	13. XII. 1956 г. ампутация левой задней конечности.	25. XII. 1956 г. левосторонняя гемисекция в области 2—3 поясничных позвонков.	15. I. 1957 г. удаление задних столбов в области 9—10 грудных позвонков.
Коричневая	3—3,5 месяца	13. XII. 1956 г. ампутация левой задней конечности.	25. XII. 1956 г. левосторонняя гемисекция в области 1—2 поясничных позвонков.	15. I. 1957 г. удаление задних столбов в области 8—9 грудных позвонков.
Миличка	1,5 года	29. I. 1957 г. ампутация левой задней конечности.	21. II. 1957 г. левосторонняя гемисекция в области 2—3 поясничных позвонков.	5. V. 1957 г. удаление задних столбов в области 6—8 грудных позвонков.
Волга	1,5 года	8. I. 1957 г. ампутация правой задней конечности.	22. I. 1957 г. правосторонняя гемисекция в области 2—3 поясничных позвонков.	16. II. 1957 г. удаление задних столбов в области 5—6 грудных позвонков.
Пушинка	3—3,5 месяца	25. XII. 1956 г. левосторонняя гемисекция в области 2—3 поясничных позвонков.	2. III. 1957 г. ампутация левой задней конечности.	19. III. 1957 г. удаление задних столбов в области 8—9 грудных позвонков.

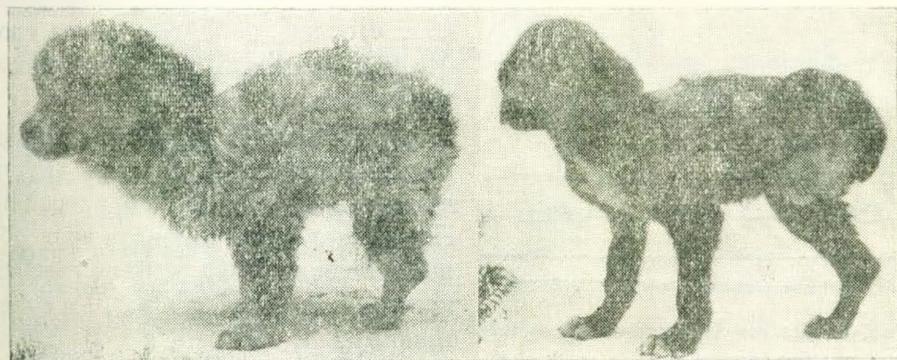


Рис. 1. Щенки Пушистая (слева) и Коричневая (справа) на следующий день после гемисекции.

Собаки Миличка и Волга после гемисекции в течение первых двух недель не могли ходить на трех лапах. Миличка передвигалась на передних конечностях, волоча свалившийся на левый бок (сторона гемисекции) таз. Задняя правая нога при этом совершала слабые отталкивающие движения. Волга же передвигалась на передних лапах, держа на весу заднюю часть туловища. При передвижении она иногда слабо разгибала левую заднюю конечность, касаясь при этом пола. В

случае придерживания собак за хвост они разгибали заднюю конечность и опирались о пол, но стоять в такой позе без помощи экспериментатора не могли. На 17-й день после левосторонней гемисекции Миличка уже могла стоять на задней ноге и осторожно передвигаться. При этом туловище было искривлено, таз опущен в левую сторону. В последующие дни ходьба стала более свободной.

Волга на 11-й день после гемисекции уже могла без посторонней помощи стоять на всех трех лапах, а с 13—14 дня — ходить на них. Однако после нескольких шагов задняя конечность слабела (сгибалась), и собака перебрасывала всю тяжесть тела на передние конечности. В последующие дни слабость задней конечности исчезла, и собака свободно стала передвигаться на трех ногах.

В стадии компенсации моторных нарушений, вызванных гемисекцией, у всех животных были удалены задние столбы спинного мозга. Операция не вызвала каких-либо существенных изменений в походке животных. Оправившись от наркоза, собаки передвигались на трех конечностях. В отличие от щенят, у взрослых животных в первые дни наблюдалась некоторая слабость задней ноги. Это выражалось в частом приседании на заднюю конечность и неполном ее разгибании при ходьбе.

Получив описанные данные, мы приступили к выработке условных электрооборонительных рефлексов на положительный и отрицательный (дифференцировочный) звонки.

Во время опытов с условными рефлексами задняя часть тела собаки фиксировалась таким образом, что она, не падая, могла свободно поднимать и опускать заднюю конечность.

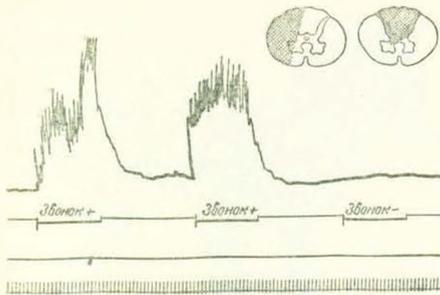


Рис. 2. Щенок Пушистая. Условные электрооборонительные рефлексы. Сверху вниз: Схематические изображения поперечников спинного мозга, на которых штриховкой показаны размеры нанесенного оперативного повреждения; запись двигательной реакции конечности; отметка условного раздражителя; отметка безусловного раздражителя; отметка времени в сек.

У Пушистой выработка условных рефлексов была начата спустя четыре дня после третьей операции. Положительная реакция в виде общего беспокойства и отдергивания конечности появилась на 10-м сочетании (20. I. 1957 г.), а с 21—22-го сочетания (22. I. 1957 г.) она приняла тонический характер. На положительный звонок щенок поднимал ногу и держал ее в согнутом состоянии в течение всего периода действия условного раздражителя (рис. 2). Четкая дифференцировка выработалась на восьмом применении отрицательного условного сигнала и в дальнейшем не исчезала.

У Коричневой, выработку условных рефлексов у которой мы начали на третий день (18. I. 1957 г.) после удаления задних столбов,

положительная двигательная реакция в виде отдергивания лапы также появилась на 9—10-м сочетании, а тоническая реакция на 32-м (рис. 3). В отличие от щенка Пушистой у Коричневой дифференцировка, выработавшаяся после пяти применений отрицательного условного раздражителя, часто растормаживалась.

У Милички выработка условных рефлексов была начата через неделю после удаления задних столбов (13. V. 1957 г.). Первая положительная реакция в виде

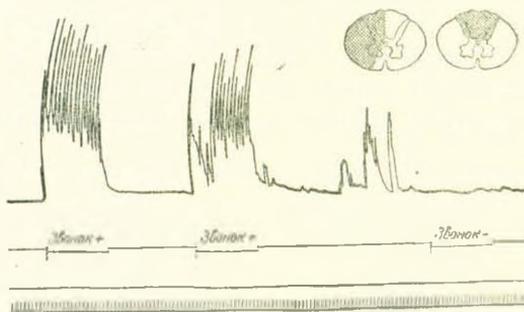


Рис. 3. Щенок Коричневая. Условные электрооборонительные рефлексы. Обознач. те же, что и на рис. 2.

слабого подъема задней лапы появилась на 7-м применении положительного условного сигнала. В дальнейшем (на 30—35-м сочетании) эта реакция приобрела условнотонический характер (рис. 4). Дифференцировка, появившаяся на 4-м применении отрицательного условного раздражителя, оставалась нулевой во всех последующих опытах.

У Волги опыты по условным рефлексам были начаты

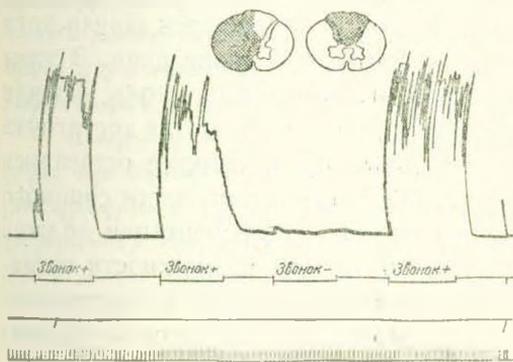


Рис. 4. Собака Миличка. Условные электрооборонительные рефлексы. Обознач. те же, что и на рис. 2.

спустя пол месяца после удаления задних столбов спинного мозга (4. III. 1957 г.). На 13-м сочетании звонка с током у собаки появился условный рефлекс в виде отдергивания конечности, а на 40-м сочетании она приняла условнотонический характер (рис. 5). Дифференцировка, образованная на пятом применении отрицательного звонка, оставалась нулевой во всех последующих опытах. Следует отметить, что в экспериментах с Волгой при многократном (10—15 раз) применении условного раздражителя четкая условнотоническая реакция наблюдалась лишь в начале работы. К концу опыта она сменялась слабым подъемом конечности.

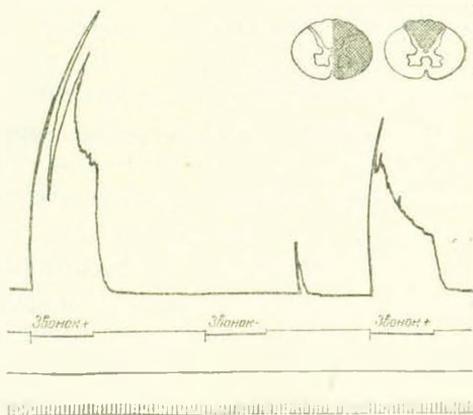


Рис. 5. Собака Волга. Условные рефлексы. Обознач. те же, что и на рис. 2.

В опытах с Пушинкой, у которой операции были произведены в несколько иной последовательности, чем у предыдущих животных (табл.), нам также удалось выработать четкие условные рефлексы.

Таким образом, гемисекция и последующее удаление задних столбов не препятствовали формированию условных локально-двигательных реакций с задней „пораженной“ конечности.

З а к л ю ч е н и е

У собак различного возраста, лишенных одной задней конечности, изучались особенности функциональных перестроек, вызванных поперечной перерезкой боковой половины спинного мозга и удалением задних столбов. Так как гемисекция производилась над поясничным утолщением со стороны ампутированной конечности, а удаление задних столбов — в нижних грудных сегментах, то оставшаяся задняя нога в значительной степени лишалась афферентной сигнализации. В этом случае информация от мышечно-суставного аппарата, столь важная для обеспечения координированного моторного акта, могла достигнуть головного мозга только через те спинальные пути, которые оставались невредимыми в боковом и переднем столбах интактной части спинного мозга. Этот своеобразный прием частичной деафферентации должен был помочь выяснить значение и функциональные возможности оставшихся спинальных афферентных систем в обеспечении тех центрально-периферических взаимоотношений, из которых слагаются координированные двигательные акты.

Проведенные нами опыты показали, что вслед за гемисекцией у животных наблюдаются временные функциональные нарушения, которые в зависимости от возраста животного и степени повреждения мозговой ткани компенсируются в различные отрезки времени. Удаление задних столбов у этих же животных не приводит к сколь-нибудь существенным нарушениям. У всех подопытных собак после обеих спинальных операций формируются локальные условнотонические двигательные рефлексы с „пораженной“ конечности.

Таким образом, результаты нашего исследования позволяют заключить, что оставшиеся после операций спинальные пути проприо- и экстероцептивной сигнализации оказываются еще достаточными, чтобы обеспечить передачу информации „снизу вверх“ к головному мозгу и дать последнему возможность точно управлять функцией опорно-двигательного аппарата.

Физиологическая лаборатория

Научно-исследовательского института акушерства и гинекологии

Минздрава Армянской ССР

Поступило 31. X. 1958 г.

Լ. Ս. ԳԱՄԲԱՐՅԱՆ

ԱՋԴԱՆՇԱՆԱՅԻՆ ՆԱՎԵԼՅԱԼ ՊՐՈՊՐԻՈՑԵՊՏԻՎ ՈՒՂԻՆԵՐԻ
ՖՈՒՆԿՑԻՈՆԱԼ ՆՇԱՆԱԿՈՒԹՅԱՆ ՇՈՒՐՋԸ

Ա մ փ ո փ ու մ

Մեկ հետին վերջույթից զրկված տարրեր հասակի շների մոտ ուսումնասիրվել են ֆունկցիոնալ վերակառուցումների հատկանիշները (յուրահատկությունները), որոնք առաջ են եկել ողնուղեղի կողմնային կեսի միջաձիգ հատման և հետին սյուների հեռացման հետևանքով:

Մեր փորձերը ցույց են տալիս, որ հեմիսեկցիայից հետո կենդանիների մոտ նկատվում են անցողիկ ֆունկցիոնալ խանգարումներ, որոնք կոմպենսացիայի են ենթարկվում տարրեր ժամանակների ընթացքում, նախած կենդանու տարիքին և ուղեղային հյուսվածքի վնասվածքի աստիճանին: Հետին սյուների հեռացումն ալք կենդանիների մոտ առաջ չի բերում քիչ թե շատ կական խանգարումներ: Փորձի տակ գտնվող բոլոր շների մոտ ողնուղեղային երկու վիրահատումից հետո մշակվում են տեղական պայմանական տոնիկ-շարժողական սեֆերքսներ «վնասված» վերջույթից:

Այսպիսով, մեր հետազոտության արդյունքները թույլ են տալիս հանդելու այն եզրակացությունը, որ վիրահատումից հետո մնացած ողնուղեղային պրոպրիո-և էքստերոցեպտիվ ուղիներն ի վիճակի են հաղորդելու տեղեկություններ «ներքևից» վերև» դեպի գանգուղեղը և վերջինիս հնարավորություն տալու ճշգրիտ կերպով դեկավարելու շարժողական սեպեղիաները:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Айрапетьянц Э. Ш. (Arapetjanz E. Sch.), Die höhere Nerventätigkeit und die Rezeptoren der inneren Organe, Berlin, 1956.
2. Айрапетьянц Э. Ш., Доклады на XX международном конгрессе физиологов в Брюсселе, Москва, стр. 180, 1956.
3. Айрапетьянц Э. Ш., Сб. Проблемы физиологии центральной нервной системы, Изд. АН СССР, стр. 17—27, 1957.
4. Гамбарян Л. С., Условные рефлексы у собак после высокой перерезки задних столбов спинного мозга, Ереван, 1953.
5. Гамбарян Л. С., К вопросу о локализации функций в спинном мозгу, Ереван, 1956.
6. Гамбарян Л. С., (Cambaryan L. S.), Physiologia Bohemoslovenica, Vol. VI, p. 303, 1957.
7. Гамбарян Л. С. (Cambarian L. S.), Das Deutsche Gesundheitswesen, Heft 49, Berlin, 1957.
8. Гамбарян Л. С., Архив патологии, 6, стр. 37, 1958.
9. Гамбарян Л. С., Физиологический журнал СССР, том XLIII, 4, стр. 371, 1957.
10. Гамбарян Л. С. и Григорян Г. Е., ДАН СССР, т. 117, 3, стр. 535, 1957.
11. Григорян Г. Е., Известия АН АрмССР (серия биолог. и с.-х. наук), т. X, 8, стр. 38, 1957.
12. Brodal A. and Walberg F., Archives of Neurology and Psychiatry, Vol. 68, № 6, p. 755, 1952.

13. Brodal A. and Kaada B. R., *J. Neurophysiol.* Vol. 16, № 6, p. 567, 1953.
14. Gardner E. and Noer R. Am., *J. Physiol.* Vol. 163, № 2, p. 437, 1952.
15. Gardner E. and Haddad B., *Am. J. Physiol.* Vol. 172, № 2, p. 475, 1953.
16. Gardner E. D. and Morin F., *Am. J. Physiol.* Vol. 174, № 1, p. 149, 1953.
17. Gardner E. and Morin F., *Am. J., Physiol.* Vol. 189, № 1, p. 152, 1957.
18. Morin F., *Am. J. Physiol.* Vol. 172, № 2, p. 483, 1953.
19. Morin F. and Haddad B. E., *Am. J. Physiol.* Vol. 172, № 2, p. 497, 1953.
20. Morin F. and Gardner E., *Am. J. Physiol.* Vol. 174, № 1, p. 155, 1953.
21. Morin F., Lindner D. and Catalano J., *Am. J., Physiol.* Vol. 188, № 2, p. 257, 1957.