

Լ. Ս. ՄԱՐԿԱՐՅԱՆ, Յ. Ե. ԹԵՐԺՋԱՆՅԱՆ

К ОЦЕНКЕ РОЛИ МОЗЖЕЧКА В ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ СОБАК

Метод условных рефлексов, разработанный И. П. Павловым, открыл широкие возможности оценки роли различных структурных образований головного мозга в механизмах высшей нервной деятельности. И если до недавнего времени основное внимание уделялось изучению роли коры головного мозга в условнорефлекторной деятельности, то в последнее время в круг этих исследований включаются и субкортикальные образования. В плане этих исследований важное место занимают и работы, посвященные оценке роли мозжечка в высших функциях головного мозга.

Первые исследования в этом направлении еще в 1929 г. были предприняты Н. Ф. Поповым [16]. В опытах на собаке было установлено, что полное удаление мозжечка препятствует образованию условного электрооборонительного рефлекса в виде локального сгибания конечности. Даже после 100 и более сочетаний условного раздражителя с электрическим током Н. Ф. Попову не удалось получить типичного условного оборонительного рефлекса. На условный сигнал собака отвечала экстензией ноги вместо флексии, тогда как безусловный раздражитель вызывал отдергивание лапы. Изменение условий проведения опытов, т. е. переход к применению щадящей методики В. П. Петропаловского [15], усиление раздражающего тока не дали положительного результата. Анализируя полученные данные, Н. Ф. Попов пришел к заключению, что мозжечок непосредственно участвует в выработке приобретенных рефлексов. Однако в другой работе, опубликованной в том же 1929 г., Н. Ф. Попов [6] писал, что мозжечок является промежуточным органом, который почти исключительно служит передатчиком возбуждений, и никакой самостоятельной роли в высшей нервной деятельности не играет.

Таким образом, одно заключение Н. Ф. Попова исключало другое и перед исследователями стояла задача изучить роль мозжечка в механизмах условнорефлекторной деятельности.

Широкие исследования в этом направлении были предприняты школой Л. А. Орбели (Н. Н. Лифшиц [11], А. И. Карамян [6—8], В. К. Красуский [9]).

Н. Н. Лифшиц [11], изучавшая пищевые секреторные условные рефлексы у животных с экстирпацией мозжечка, пришла к заключению, что малый мозг оказывает адаптационно-трофическое влияние на нейродинамические процессы в коре головного мозга. В опытах В. К. Красуского [9] было показано, что экстирпация мозжечка приводит к ослаб-

лению силы нервных процессов, нарушению баланса между возбуждением и торможением.

Снижение процесса возбуждения и значительное ослабление процессов активного торможения у хронически децеребеллированных животных наблюдали и румынские исследователи Крейндлер и Стериаде [19].

В обширных сравнительно-физиологических исследованиях А. И. Карамяна [6, 7, 8] было установлено, что на определенном этапе развития животных (костистые и круглоротые рыбы) мозжечок является ведущим органом замыкания временной связи.

Таким образом, исследования школы Л. А. Орбели привели к заключению, что мозжечок играет определенную роль в механизмах высшей нервной деятельности. Если на низших ступенях развития позвоночных он выступает в роли ведущего аппарата замыкания условной связи органа моторного и трофического регулирования функций, то на высших ступенях, в процессе морфо-функциональной эволюции мозжечок теряет эту роль, становясь пособником коры больших полушарий в ее интегративной, аналитико-синтетической деятельности.

В экспериментальных работах Л. С. Гамбаряна [3, 4, 5, 18] было установлено, что тотальная экстирпация мозжечка не препятствует образованию типичных электрооборонительных условных рефлексов. Более того, показано, что по скорости образования условнофазических рефлексов безмозжечковые животные мало отличаются от интактных. У собак с экстирпацией мозжечка наблюдается лишь замедленное образование условнотонических рефлексов. Расхождение между своими данными и результатами опытов Н. Ф. Попова, Л. С. Гамбарян склонен рассматривать как результат того, что в опытах Попова выработка условных рефлексов у безмозжечковой собаки начиналась раньше, чем нервная система успевала обеспечить необходимую степень компенсации мозжечкового дефекта. Иными словами, в опытах Н. Ф. Попова не учитывался фактор времени. Об этом свидетельствуют и результаты наших исследований [12, 13].

Приведенные данные убеждают нас, что мозжечок является необходимым анатомическим звеном, вносящим определенную долю участия в процессе формирования и осуществления приобретенных реакций. При этом работами Л. С. Гамбаряна [4, 5], И. С. Беритова [1], С. Н. Хечинашвили [17], И. В. Малюковой [14] показано, что степень участия мозжечка во вновь приобретаемых реакциях нарастает в зависимости от сложности последних.

Учитывая, что во всех перечисленных работах оценка высшей нервной деятельности производилась одним каким-либо методом, мы предприняли исследования, в задачу которых входило изучение условно-рефлекторной деятельности безмозжечковых собак при использовании электрооборонительной и пищевой методик.

Опыты проводились на 10 собаках в возрасте 2—2,5 года. Две со-

баки являлись интактными (контрольная группа), у остальных животных за полтора года до опытов был удален мозжечок.

Электрооборонительные условные рефлексы вырабатывались по методике, позволяющей животному подъемом ноги автоматически выключить действие раздражающего тока (Л. С. Гамбарян [2]). В качестве условных сигналов были использованы положительный и отрицательный (дифференцировочный) звонки. Условные рефлексы вырабатывались с одной из задних конечностей животного. У тех же собак в условиях свободного передвижения вырабатывались двигательные пищевые рефлексы.

При изучении условных электрооборонительных рефлексов было установлено, что по скорости образования условнофазических рефлексов (ритмическое отдергивание ноги) безмозжечковые собаки не отличаются от интактных животных. Как у первых, так и у последних образование указанного типа рефлекса происходило на 10—16 сочетаниях положительного звонка с током. Однако, если по скорости замыкания временной связи безмозжечковые животные не отличались от нормальных собак, то по скорости образования условнотонических рефлексов оперированные животные отставали от контрольных. Условные тонические рефлексы, выражающиеся в длительном сгибании ноги, у интактных собак образовывались на 40—45 сочетаниях, а у оперированных животных на 60—70. У безмозжечковых собак выработка и закрепление условных рефлексов тонического типа затруднялась появлением на вершине флексии экстензорных реакций. Дифференцировка, выработка которой начиналась после появления условнофазической реакции, образовывалась на 5—14 применениях отрицательного звонка (рис. 1). На

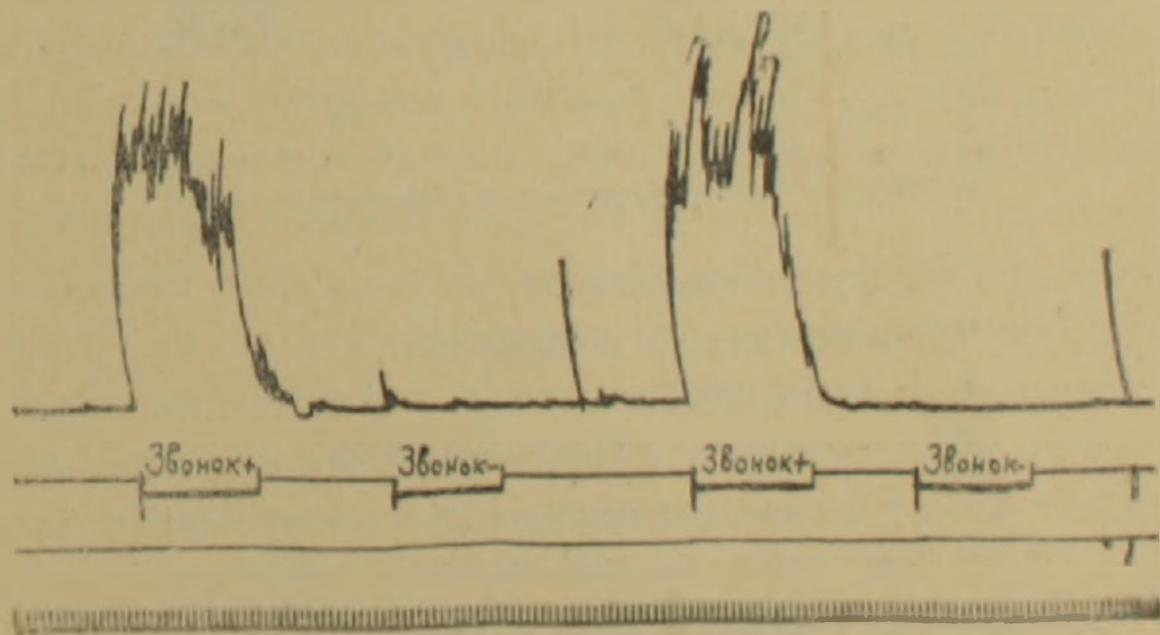


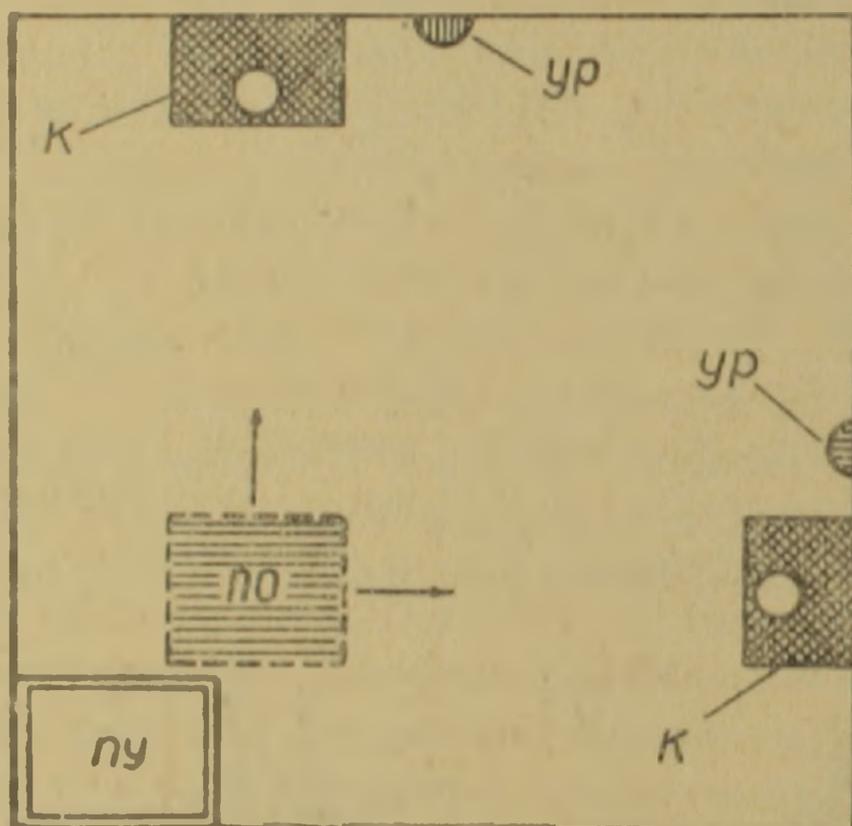
Рис. 1. Собака Нева. Условные электрооборонительные рефлексы, выработанные после экстирпации мозжечка. Сверху вниз: запись двигательной реакции конечности; отметка условного раздражения; отметка безусловного раздражения; отметки времени в сек. Знак плюс и минус указывают на положительный и отрицательный условные сигналы.

приведенном рисунке представлена кинематографическая запись опыта с собакой Нева. Из рисунка видно, что в ответ на положительный сигнал (звонок +) собака поднимала конечность и удерживала ее согнутой

пока действовал раздражитель. При действии дифференцировочного раздражителя (звонок —) собака стояла спокойно. В период прочного закрепления условных рефлексов походка Невы отличалась ярко выраженной мозжечковой атаксией.

Таким образом, было установлено, что у хронически децеребеллированных собак наблюдается лишь замедление образования условных тонических рефлексов. В остальном они мало отличаются от интактных животных. При неполном удалении мозжечка образование условных тонических рефлексов идет с такой же скоростью, как и у контрольных животных (Л. П. Маркарян [12]).

По завершении опытов с оборонительными рефлексами у тех же собак вырабатывались условные двигательно-пищевые рефлексы. Выработка последних осуществлялась на два отличающихся друг от друга прерывистых тона. На один из них (тон 900 гц) собака получала пищу из правой кормушки, на другой (тон 400 гц) — из левой (рис. 2).



- ПУ - пульт управления
 ПО - платформа ожидания
 К - кормушка
 УР - условный раздражитель

Рис. 2. Схема, иллюстрирующая условия проведения опытов по двигательно-пищевой методике.

При работе по пищевым условным рефлексам собака располагалась на платформе ожидания (рис. 2, «ПО»). Расстояние от собаки до каждой кормушки равнялось 4 м. Условные сигналы (рис. 2 «УР») помещались над кормушками (рис. 2, «К»), что должно было способствовать облегчению дифференциации пространственного расположения кормушек. Подкормка животных производилась мелкими кусочками мяса.

Опыты проводились следующим образом: животные помещались

на платформе ожидания. Включался тон 900 гц. Один из экспериментаторов отводил собаку к кормушке. При приближении собаки к последней автоматически подавалась пища. После подкормки выключался тон и собака отводилась на исходное место—на платформу ожидания.

Опыты, проведенные по пищевой методике, показали, что процесс выработки условного двигательного рефлекса в форме побежки к одной кормушке (обычно правой) как у безмозжечковых животных, так и у контрольных собак происходит после 10—15 сочетаний. Однако этот рефлекс закреплялся у контрольных собак на 10—15, а у оперированных—на 25—30 сочетаний.

При включении в работу и второй кормушки нормальные собаки с второго применения тона в 400 гц сразу начинают правильно ориентироваться на звуковой сигнал, тогда как у безмозжечковых животных несколько затягивается точность пространственной дифференциации звуковых сигналов. Вместо того, чтобы бежать к левой кормушке, около которой помещен действующий раздражитель, безмозжечковые собаки бегут к правой кормушке безотносительно к пространственному расположению условного сигнала. После 5—7 насильственных отведений безмозжечковых собак к левой кормушке они начинают дифференцировать пространственное расположение звуковых сигналов и кормушек.

Четкая дифференциация пространственного расположения звукового сигнала и стороны подкрепления у безмозжечковых животных происходит вдвое медленнее, чем у контрольных животных. Так, если интактные собаки уже на 4—5 день опыта хорошо дифференцировали условные сигналы и стороны подкрепления, то безмозжечковые собаки то же делали на 8—10 день опыта. При этом условные сигналы в среднем применялись у контрольных собак 35 раз тон 900 гц и 15 раз тон 400 гц, тогда как у оперированных животных 60 раз первый, 40 раз—второй тон.

Таким образом, опыты с дифференциацией стороны кормления при пищевом подкреплении выявили определенную инертность возбудительного процесса у безмозжечковых собак.

Приведенные данные позволяют заключить, что мозжечок действительно играет роль в формировании условнорефлекторной деятельности животных; при этом его значение определяется сложностью и формой рефлекторной деятельности. Чем сложнее решаемая задача, тем больше участие мозжечка в этом процессе. Об этом же свидетельствуют и данные И. С. Беритова [1], И. В. Малюковой [14].

В опытах И. С. Беритова даже частичное разрушение мозжечка у собак с функциональным выключением зрения приводило к нарушению условнорефлекторного ситуационного рефлекса. В опытах И. В. Малюковой у безмозжечковых собак нарушалось положительное дифференцирование звуковых сигналов.

Л. С. Гамбаряном [4, 5] было показано, что у собак, лишенных двух конечностей, удаление мозжечка приводит к полной утере ими приобретенного двигательного акта—ходьбы на двух ногах, тогда как условные электрооборонительные рефлексы локального характера не утрачива-

лись. Анализируя эти данные, а также результаты электрофизиологических и морфологических исследований, Л. С. Гамбарян [5] приходит к заключению, что мозжечок является одним из существенных звеньев в структуре внешних и внутренних анализаторов и, прежде всего, в структуре анализатора движений. К подобному выводу приходит и Крейн-длер [10].

Это заключение, подготовленное всей историей учения о функциях мозжечка, является логическим шагом в развитии концепции И. П. Павлова об анализаторах. Включая мозжечок в структуру внешних и внутренних анализаторов, представляется возможным с единой точки зрения рассматривать конструкцию всей центральной нервной системы, на что неоднократно указывал И. П. Павлов.

Оценивая с этих позиций полученные данные, можно считать, что выпадение мозжечкового звена из структуры анализаторных систем, участвующих в образовании тех или иных условных рефлексов, является причиной тех нарушений, которые выявлены как в наших опытах, так и в экспериментах других исследователей.

Кафедра акушерства и гинекологии
Ереванского медицинского института,
Физиологическая лаборатория
Научно-исследовательского института
акушерства и гинекологии и Физиологи-
ческая группа сектора радиобиологии
АН АрмССР

Поступило 17.IV 1961 г.

Լ. Պ. ՄԱՐԿԱՐՅԱՆ, Ե. Ե. ԹԵՐԺՋԱՆՅԱՆ

ՈՒՂԵՂԻԿԻ ԳԵՐԸ ԲԱՐՉՐԱԳՈՒՅՆ ՆՅԱՐԳՈՅԻՆ ՀԱՄԱԿԱՐԳՈՒՄ
ՇՆԵՐԻ ՄՈՏ

Ս. մ փ ո փ ու մ

Ուղեղիկից զրկված շների մոտ ուսումնասիրվել են շարժողական էլեկտրապաշտպանողական և սննդաշարժական պայմանական սեֆլեքսները:

Փորձերի արդյունքները ցույց են տալիս, որ ուղեղիկից զրկված և ինտակտ շների մոտ պայմանա-ֆազային էլեկտրապաշտպանողական սեֆլեքսները իրենց առաջացման արագությամբ միմյանցից չեն տարբերվում:

Դրան հակառակ, տանիկ-պայմանական սեֆլեքսներն ուղեղիկը հեռացրած շների մոտ կազմակերպվում են ավելի դանդաղ, քան ինտակտ շների մոտ:

Պայմանա-շարժողական սեֆլեքսների մշակման ժամանակ, որի էությունը աջ և ձախ զրկված կերի ամաններից որևէ մեկին մոտենալն է, ուղեղիկից զրկված կենդանիների մոտ հայտնաբերվում է հիմնական նյարդային պրոցեսների անորոշելիություն: Այդ արտահայտվում է նրանում, որ նրանք դանդաղ կերպով են տարբերում պայմանական ազդանշանների և նրանց ամրապնդման տեղի (կերի) տարածական կոդնորոշումը:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Беритов И. С. Известия АН СССР (серия биолог.), 4, стр. 481—498, 1960.
2. Гамбарян Л. С. Труды Института физиологии им. И. П. Павлова АН СССР, т. 1, 1952.
3. Гамбарян Л. С. Доклады Академии наук СССР, т. 125, 2, 1959.
4. Гамбарян Л. С. О функциональной и анатомической структуре условного двигательного рефлекса. Изд. АН АрмССР, Ереван, 1959.
5. Гамбарян Л. С. Физиологический журнал СССР, т. 56, 5, 1960.
6. Карамян А. И. Физиологический журнал СССР, т. 35, 2, 1949.
7. Карамян А. И. Физиологический журнал СССР, т. 35, 6, 1949.
8. Карамян А. И. Эволюция функций мозжечка и больших полушарий головного мозга. Медгиз, 1956.
9. Красуский В. К. Журнал высшей нервной деятельности, т. VII, вып. 5, 1957.
10. Крейндлер А. Сб., посвященный 80-летию проф. С. Н. Давиденкова, Медгиз, 1960.
11. Лифшиц Н. Н. Труды Ин-та физиологии им. И. П. Павлова, т. II, изд. АН СССР, 1947.
12. Маркарян Л. П. Известия Академии наук АрмССР (серия биолог.), т. XIII, 6, 1960.
13. Маркарян Л. П. Девятнадцатое совещание по проблемам высшей нервной деятельности. Тезисы и рефераты докладов, част. II, Л., 1960.
14. Малюкова И. В. Там же.
15. Петропавловский В. П. Медико-биологический журнал. Вып. II, 1927.
16. Попов Н. Ф. Сборник Высшая нервная деятельность. М., 1929.
17. Хечинашвили С. Н. Вестибулярная функция, Тбилиси, 1958.
18. G a m b a r y a n L. S. *Physiologia Bohemoslovenica*. Vol. 9. Fasc. 4, 1960.
19. K r e i n d l e r A. si S t e r i a d e M. *Cerebelul, Studii de fiziologie, experimentala si-clinica*. Editura Academiei Republicii populare Romine. 1960.