

А. А. ГАРИБЯН, Л. С. ГАМБАРЯН

О ВЗАИМОДЕЙСТВИЮ ДВИГАТЕЛЬНОГО И ВЕСТИБУЛЯРНОГО АНАЛИЗАТОРОВ В МЕХАНИЗМАХ СТАТО-КИНЕТИЧЕСКОЙ КООРДИНАЦИИ

Многолетними экспериментальными исследованиями нами было установлено [3], что центральная интеграция двигательного акта складывается из сложного взаимодействия многих анализаторов, удельное значение каждого из которых определяется формой и стадией становления движения. Учитывая полианализаторный принцип деятельности мозга мы поставили перед собой задачу изучить взаимодействие двигательного и вестибулярного анализаторов в механизмах стато-кинетической координации.

Известно, что собаки, лишенные двух конечностей (одной передней, другой задней), быстро учатся ходить на двух точках опоры [13, 14, 4, 5, 7]. При билатеральном разрушении лабиринтов «двуногие» животные полностью утрачивают приобретенную форму локомоции. Однако по истечении 3—4 недель они вновь начинают хорошо передвигаться на двух конечностях [3, 5, 9]. Выпадение функции вестибулярного аппарата из сложного полианализаторного механизма стато-кинетической координации приводит к активации оставшихся сенсорных систем, деятельностью которых компенсируется утраченная функция. Можно полагать, и на это указывают некоторые данные [1, 2, 10, 11], что одной из ведущих сенсорных систем, обеспечивающих компенсацию вестибулярных нарушений, является двигательный анализатор. С целью обоснования этого представления и было предпринято настоящее исследование.

Методика. Опыты проводились на 20 собаках различного возраста и пола. У всех животных производилась перекрестная ампутация передней и задней конечностей, и, после того как закреплялась приобретенная форма двуногой ходьбы, у них билатерально разрушались лабиринты. Спустя 4—5 и более недель, когда компенсировались вестибулярные нарушения, у одной части собак производилась односторонняя, а у другой—двусторонняя экстирпация коркового отдела двигательного анализатора (сигмовидных извилин). В некоторых случаях операции производились в обратном порядке: сначала осуществлялась экстирпация сигмовидных извилин, а затем билатеральное разрушение лабиринтов.

У контрольной группы двуногих лабиринтэктомированных собак экстирпировались затылочные отделы больших полушарий головного мозга.

По завершении опытов собаки забивались и мозг каждой из них подвергался патологоанатомическому исследованию.

Результаты исследования и обсуждение. Как и в предыдущих исследованиях [3, 4, 5, 6] перекрестная ампутация передней и задней конечностей у собак приводила к стремительной перестройке двигательных

функций. Выйдя из наркотического состояния, животные поднимались на оставшиеся ноги и после нескольких «проб и ошибок» быстро осваивали новую форму локомоции—ходьбу на двух перекрестно расположенных точках опоры. Билатеральная лабиринтэктомия, произведенная по способу В. Ф. Ундриц [12], приводила к полной утрате возможности стояния и ходьбы на двух ногах. В первые дни животные оказывались прикованными к земле. Попытки приподняться на ноги завершались потерей равновесия и падением. В последующие дни и недели шло непрерывное улучшение состояния животных. Они вновь научились ходить. Динамика восстановления функции ходьбы характеризовалась следующим: сначала животные начинали передвигаться ползком или в полусидячем положении, затем они начинали ходить на полусогнутых конечностях, опираясь на всю поверхность стопы задней ноги, а через 2—3 недели бегали на хорошо экстензированных конечностях. Вначале ходьба осуществлялась неуклюже, без прежней ловкости, сопровождалась покачиванием туловища, головы и потерей равновесия. Для устранения качательных движений и поддержания равновесия собаки подходили к стене и, упираясь боком о нее, передвигались на хорошо выпрямленных ногах. В дальнейшем (через 4—5 недель) все эти явления проходили. Животные начинали не только свободно передвигаться по ровной местности, но при некоторых усилиях могли подниматься и спускаться по лестнице.

В этой стадии, когда у животных компенсировались лабиринтные нарушения, у части из них производилась односторонняя экстирпация сигмовидной извилины. Как правило, мозговая операция приводила к утрате животными приобретенной формы локомоции.

В первые послеоперационные дни собаки не могли ходить. При попытке подняться на ноги сейчас же покачивались и падали. Передвигались ползком при помощи ног, культей и даже морды. В последующие дни животные приподнимались на вытянутую переднюю конечность, и, слегка приподняв таз, отталкивались задней. Однако сделав один-два шага, теряли равновесие и падали. Для поддержания равновесия собаки иногда опирались о землю мордой, создавая третью точку опоры. В начале второй недели после мозговой операции животные могли уже приподниматься на обе конечности, но заднюю держали в полусогнутом состоянии. Опираясь на всю стопу этой ноги, собаки уравнивали тело и броском вперед делали один-два шага. Подобная форма передвижения завершалась потерей равновесия и падением. Для устранения покачивания тела животные приближались к стене и, упираясь туловищем о нее, передвигались на хорошо экстензированных конечностях.

В конце второй недели собаки могли уже передвигаться на двух точках опоры (рис. 1), однако и в этой стадии наблюдались нарушения лабиринтного характера: покачивание тела, потеря равновесия, неполное разгибание ног, движение по неровной траектории. Спустя 3—4 недели после мозговой операции эти нарушения двигательных функций

компенсировались и животные могли ходить так же ловко, как и до повреждения сигмовидной извилины.

В отличие от этого даже двусторонняя экстирпация затылочных областей мозговой коры у лабиринтэктомированных собак не приводила к нарушению приобретенной ими формы локомоции. Уже на следующий



Рис. 1. В конце второй недели после экстирпации сигмовидной извилины левого полушария (схема справа) делабиринтированная собака Вулкан могла ходить на перекрестно расположенных конечностях.

день после подобной операции животные могли передвигаться на двух конечностях, не выявляя признаков вестибулярных нарушений.

Этот факт с несомненностью говорил о том, что мозговая травма сама по себе не вызывала моторных нарушений. Последние обуславливались выпадением специфической функции коркового отдела двигательного анализатора.

Другая серия опытов осуществлялась так, что у двуногих собак сначала разрушалась сигмовидная извилина одного полушария, а затем производилась билатеральная лабиринтэктомия. В этих опытах, как и в экспериментах Г. Е. Григоряна [8], А. Бете и Е. Фишера [13] изолированное повреждение сигмовидной извилины левого или правого полушария не препятствовало осуществлению двуногой локомоции. На следующий день после операции собаки поднимались на ноги и начинали ходить. Первые пробы ходьбы отличались некоторой неуклюжестью, связанной со слабостью «пораженной» ноги и покачиванием тела (рис. 2).

При более обширном поражении коры, захватывающем не только область сигмовидной извилины, но прилегающие к ней отделы, локомоторные нарушения двуногих собак с интактными лабиринтами были выражены сильнее. Так, например, Джульбарс, у которого слева были удалены не только *gyr. sigmoid*, но и *gyr. suprasylvius anterior*, *gyr. coronalis*, а также часть *gyr. ectosylvius anterior* и *gyr. proesplenialis* (рис. 3),

на 2—3 день после мозговой операции мог подниматься на полусогнутые конечности и передвигаться. Однако ходьба животного сопровождалась выраженным покачиванием тела, потерей равновесия и падением. Лишь

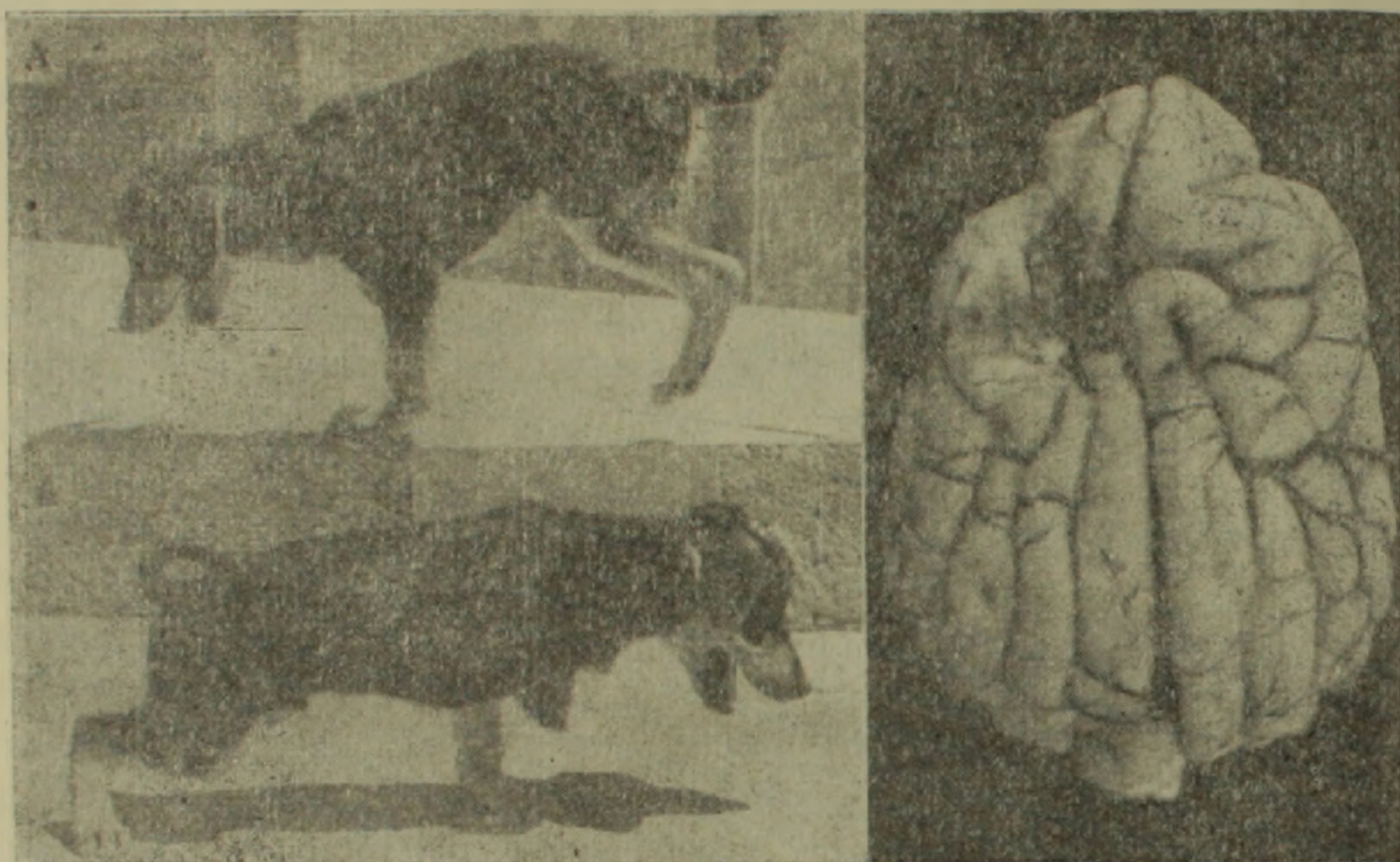


Рис. 2. Щенок Рекс. А—после перекрестной ампутации, В—на второй день после экстирпации сигмовидной извилины и левого полушария.

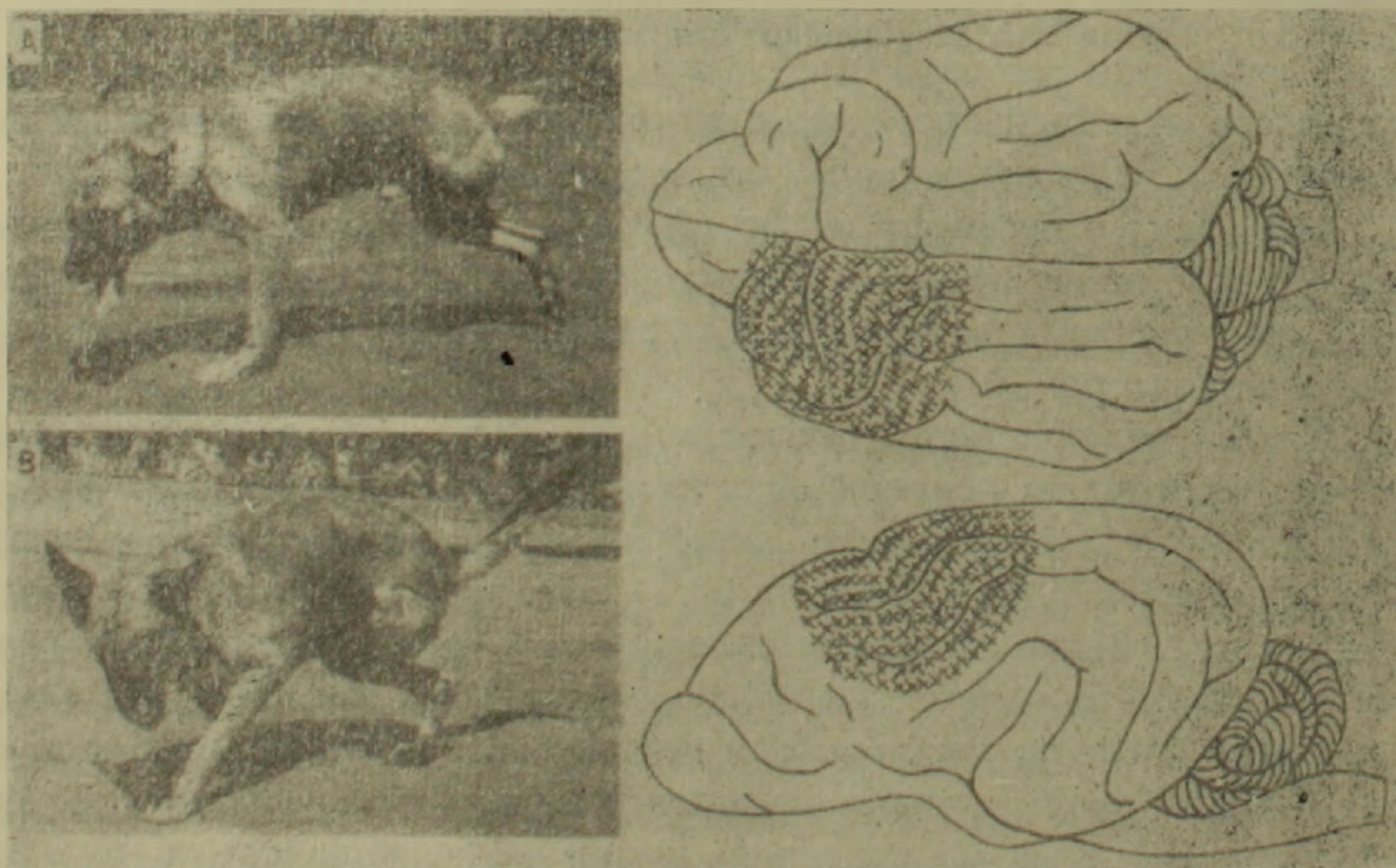


Рис. 3. Собака Джульбарс. А—после перекрестной ампутации конечностей В—на 10 день после мозговой операции (степень повреждения коры показана на схемах справа).

на 10 день после мозговой операции Джульбарс мог более или менее свободно передвигаться (рис. 3, В). Однако и в этот период, и в последующие дни собака не могла ходить на полностью разогнутых конеч-

ностях. Билатеральное разрушение вестибулярного аппарата, произведенное через два месяца после мозговой операции, привело к полной утрате животным возможности ходить. Состояние глубокой моторной инвалидности сохранялось в течение первой недели. В конце второй недели Джульбарс мог уже приподниматься на переднюю конечность и, подталкивая задней, передвигаться; туловище и голова при этом резко покачивались, отчего животное теряло равновесие. Для поддержания равновесия Джульбарс нередко прибегал к помощи передней культи и морды. Такой тип передвижения сохранялся у собаки и спустя пять месяцев после лабиринтэктомии (рис. 4).

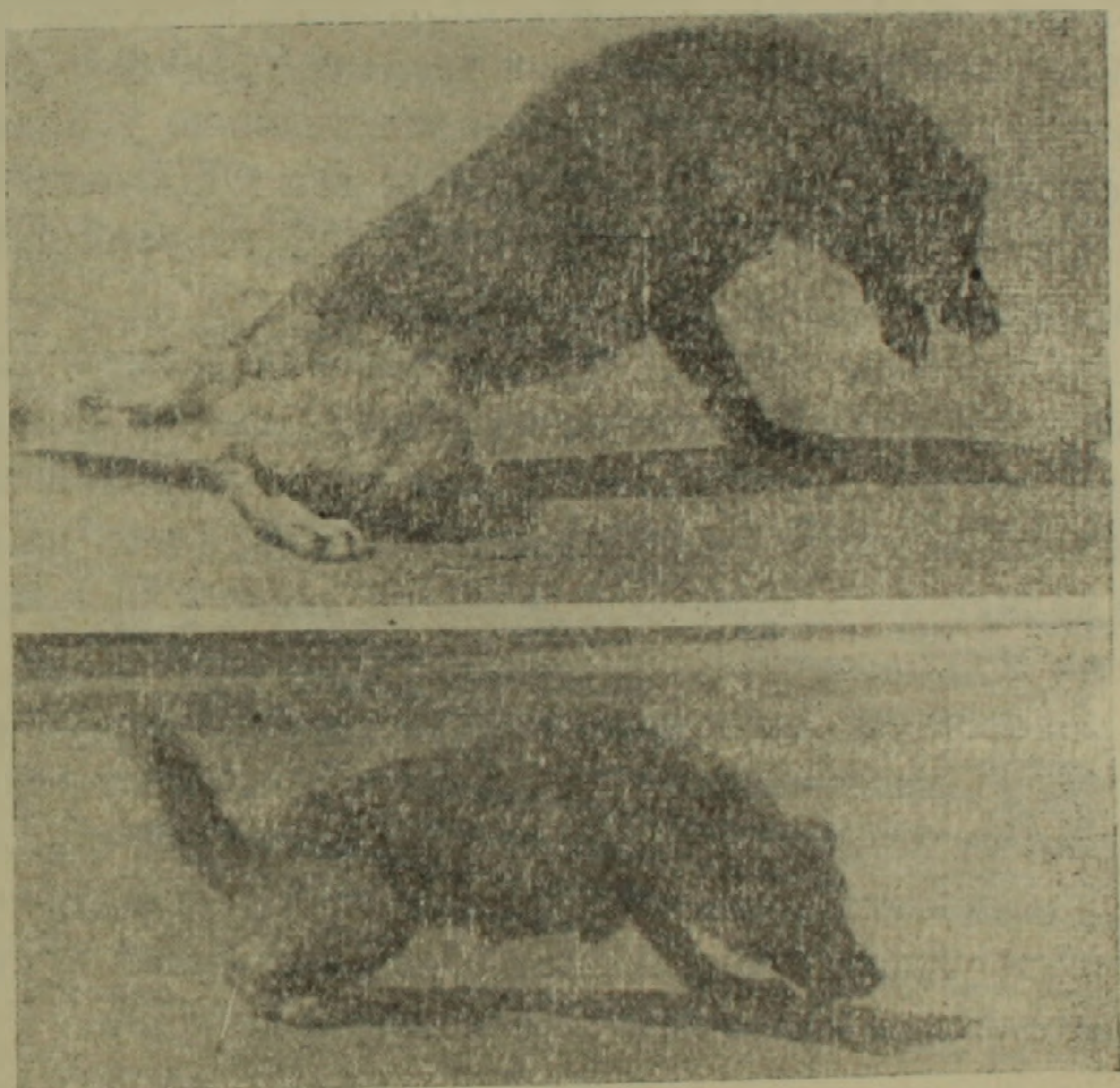


Рис. 4. Собака Джульбарс. Через пять месяцев после лабиринтэктомии и семь месяцев после мозговой операции.

Следует отметить, что столь выраженное нарушение моторики Джульбарса могло быть обусловлено не степенью (размером) удаленной мозговой ткани как таковой («закон действия массы» по Лешли [16]), а выпадением функций корковых проекций сенсорных систем, участвующих в полианализаторной регуляции статики и кинетики. В связи с этим уместно напомнить, что исследованиями Вальцл и Мануткастл [18], Кемпинского [15], Рувальда и Снайдера [17], а также данными Л. С. Гамбаряна, Л. С. Гезаляна, А. А. Гарибян и С. А. Айрапетяна [6] показано, что передние отделы теменно височных областей коры имеют ближайшее отношение к механизмам стато-кинетической координации. В этих отделах коры наряду с кожным анализатором располагаются корковые проекции вестибулярного аппарата. Разрушение этих мозговых структур вместе с сенсомоторной корой и обуславливает более глубокие моторные нарушения у делабиринтированных животных.

В последней серии опытов у лабиринктомированных двуногих собак производилась одномоментная двусторонняя экстирпация сигмовидных извилин. Мозговая операция приводила к глубоким нарушениям локомоторной функции. Собаки утрачивали всякую возможность стоять и ходить, они с трудом переворачивались с бокового положения на живот, при попытке приподнять голову или туловище сейчас же сваливались от сильного покачивания всего тела. По истечении 7—10 дней несколько улучшалось общее состояние животных. Они начинали правильно ориентировать тело в пространстве, приподниматься на переднюю конечность. В последующие дни собаки начинали опираться и на полусогнутую заднюю конечность. Однако от резкого покачивания тела животные теряли равновесие. Иногда, когда им удавалось уравновесить тело, они совершали бросок вперед и падали, сильно ударяясь о пол. В основном же собаки передвигались ползком или в полусидячем положении. Такая степень локомоторных нарушений сохранялась до конца наблюдений за животными (6—12 месяцев).

При поверхностном (неполном) разрушении сигмовидных извилин двигательные нарушения были выражены менее сильно. Однако и в этом случае собаки не могли ходить так, как до мозговой операции. Они передвигались на полусогнутых конечностях, опирались на всю поверхность стопы задней ноги, туловище держали низко и при сильных покачиваниях тела мордой создавали третью точку опоры.

Таким образом, приведенные данные позволяют заключить, что корковые отделы двигательного анализатора играют существенную роль в механизмах компенсации вестибулярных нарушений. А это означает, что взаимодействию вестибулярной и проприоцептивной рецепции на кортикальном уровне принадлежит одно из ведущих мест в полианализаторном механизме стато-кинетической координации.

Отдел биофизики и бионики
института физиологии им. акад.
Л. А. Орбели АН АрмССР

Поступило 16 VII. 1963 г.

Ա. Ա. ՂԱՐԻԲՅԱՆ, Լ. Ս. ՂԱՄԲԱՐՅԱՆ

ՀԱՐԺՈՂԱԿԱՆ ԵՎ ՎԵՍՏԻԲՈՒԼՅԱՐ ԱՆԱԼԻԶԱՏՈՐՆԵՐԻ ՓՈԽԱԶԴԵՑՈՒԹՅԱՆ
ՀՈՒՐԶԸ՝ ՍՏԱՏՈ-ԿԻՆԵՏԻԿ ԿՈՈՐԴԻՆԱՅԻԱՅԻ ՄԵԽԱՆԻԶՄՆԵՐՈՒՄ

Ա. մ փ ո փ ո լ մ

Ստատո-կինետիկ կոորդինացիայի մեխանիզմներում վեստիբուլյար և պրոպրիոցեպտիվ ռեցեպտորների փոխազդեցությունը պարզե ու նշատակով փորձեր և արդյունքներ 20 շների վրա:

Փորձերը ցույց տվեցին, որ շարժողական անալիզատորի կեղևային բաժինները մնական հեր են խաղում վեստիբուլյար խախտումների կոմպենսացիաների մեջ: Պարզվեց, որ ստատո-կինետիկ կոորդինացիայի մեխանիզմներում կարևոր դեր է խաղում վեստիբուլյար և շարժողական անալիզատորների փոխազդեցությունը:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Айрапетьянц Э. Ш. и Кисляков В. А. Успехи современной биологии, 3, 1957.
2. Айрапетьянц Э. Ш. и Кисляков В. А. Кора больших полушарий и функция вестибулярного аппарата. В книге: Р. Магнус, Установка тела. Изд. АН СССР, М.—Л., 1962.
3. Гамбарян Л. С. Вопросы физиологии двигательного анализатора. Медгиз, М., 1962.
4. Гамбарян Л. С. и Григорян Г. Е. ДАН СССР, т. 117, 3, 1957.
5. Гамбарян Л. С. и Гарибян А. А. Изв. АН АрмССР (биолог. науки), т. XVI, 4, 1963.
6. Гамбарян Л. С., Гезалян Л. С., Гарибян А. А., Айрапетян С. А. Изв. АН АрмССР (биолог. науки), т. XV, 4, 1962.
7. Григорян Г. Е. Изв. АН АрмССР (биолог. и сельхоз. науки), т. XI, 4, 1958.
8. Григорян Г. Е. ДАН АрмССР, т. 38, 1, 1959.
9. Григорян Г. Е. Изв. АН АрмССР (мед. науки), т. 1, 3, 1961.
10. Кисляков В. А. Тр. Института физиологии им. И. П. Павлова, т. 8, Изд. АН СССР, 1959.
11. Кисляков В. А. Вопросы физиологии анализаторов. Изд. Ленинградского университета, 1960.
12. Ундриц В. Ф. Сб. болезни уха, носа и глотки. Под. ред. С. М. Компанейца, т. 1, Киев, 1936.
13. Bethe A. u. Fischer E. Handb. d. norm. u. pathol. Physiol. Bd. 15, 2, Berlin, 1931.
14. Bethe A. (Бете А.). Успехи современной биологии, том 3, вып. 1, 1934.
15. Kempinsky W. H. J. Neurophysiol., vol. 14, 3, 1951.
16. Lachlev K. S. (Лешли К. С.). Мозг и интеллект, М., 1933.
17. Ruwaldt M. M. a. Snider R. S. J. Comp. Neurol. vol. 104, 3, 1956.
18. Walzl E. M. a. Mauncastle V. Amer. J. Physiol. vol. 159, 3, 1949.