

Լ. Տ. ԳԱՄԲԱՐՅԱՆ, Ա. Ա. ԳԱՐԻԲՅԱՆ

К ВОПРОСУ О РОЛИ ВЕСТИБУЛЯРНОГО АНАЛИЗАТОРА В МЕХАНИЗМАХ СТАТО-КИНЕТИЧЕСКОЙ КООРДИНАЦИИ

Вопросам физиологии вестибулярного анализатора посвящена большая и разносторонняя литература (С. Н. Хечинашвили [15] и др.). И лишь в немногих работах уделяется внимание изучению роли и удельного значения этого анализатора в механизмах формирования и координации сложных двигательных актов (Э. Ш. Айрапетьянц и В. А. Кисляков [1]; В. А. Кисляков [11, 12]; И. В. Филатов [14]; Л. С. Гамбарян, Л. С. Гезалян, А. А. Гарибян, С. А. Айрапетян [8]).

В исследовании И. В. Филатова [14] показано, что отсутствие лабиринтного компонента стато-кинетической рецепторной системы резко сказывается на качестве выполняемых животными сложных двигательных актов, выработанных до разрушения вестибулярного аппарата. Комбинированное повреждение мозжечка и лабиринтов у собак приводит к более глубоким нарушениям моторных функций.

В опытах В. А. Кислякова [11, 12], изучавшего стато-кинетические условные рефлексы, показано, что вестибулярный аппарат не является единственным органом, участвующим в формировании новых, приобретенных двигательных реакций, обеспечивающих функцию статики и равновесия. Значительное место в этом процессе принадлежит и кинестетическому анализатору.

Настоящее исследование было предпринято с целью дальнейшего изучения роли вестибулярного анализатора в механизмах формирования центральной интеграции стато-кинетической координации.

М е т о д и к а

Опыты проводились на четырех щенках 6 месячного возраста, 4 взрослых собаках и 3 кошках. У всех подопытных животных производилась ампутация двух конечностей (одной передней и противоположной задней или обеих ног одноименной стороны). После приобретения собаками новой формы локомоции (ходьбы на двух ногах) у них производилось одновременное билатеральное разрушение лабиринтов. В последующем, у двух лабиринтэктомированных собак дополнительно производилась энуклеация глаз, а у остальных животных — разрушение проводящих путей двигательного анализатора, т. е. удаление задних столбов спинного мозга в области средних грудных сегментов.

Лабиринтэктомия осуществлялась по методу, описанному В. Ф. Ундрием [13]. Удаление задних столбов спинного мозга производилось по способу Эвальда, видоизмененному нами (Л. С. Гамбарян [3]).

У кошек, лишенных двух ног, производилась лишь энуклеация глаз.

Применение метода ампутации двух конечностей животных было вызвано стремлением создать такую «экспериментальную модель», которая позволила бы в более отчетливой форме выявить роль и удельное значение вестибулярного анализатора в механизмах пространственной ориентации и стато-кинетической координации.

Результаты исследования

Лишение животных (собак и кошек) двух конечностей приводило к формированию у них новых интрацентральных координационных отношений, обеспечивающих локомоцию на двух точках опоры. Выработка подобной формы локомоции происходила крайне быстро, прямо на глазах у экспериментатора (Л. С. Гамбарян и Г. Е. Григорян [7], Г. Е. Григорян [9, 10]). Собаки и кошки, выйдя из наркотического состояния, поднимались на обе конечности и делали попытки удержаться на них. Первые пробы оказывались неуспешными и обычно завершались падением. Однако через 2—3 очередные пробы животные начинали быстро передвигаться на двух односторонне или перекрестно расположенных конечностях (рис. 1).



Рис. 1. Собака Султанка. На следующий день после перекрестной ампутации передней и задней конечностей.

В последующие дни собаки и кошки настолько хорошо осваивали новую форму локомоции, что могли свободно подниматься и спускаться по лестнице, перепрыгивать через канавки и невысокие барьеры. Более того, животные имели возможность на короткое время останавливаться и стоять на двух точках опоры. Это особенно хорошо удавалось кошкам. Последние также свободно взбирались на стул и могли спрыгивать с него.

В период полной стабилизации приобретенной формы двуногой локомоции (примерно через 2 месяца после ампутации конечностей) у всех собак была сделана билатеральная лабиринтэктомия. Разрушение лабиринтного аппарата привело к утере животными приобретенной формы локомоции. В первые послеоперационные дни собаки полностью лишались возможности ходить на двух ногах и делали попытки передвигаться ползком или в полусидячем положении. Спустя же две недели, они вновь научались ходить на двух точках опоры. В первое время ходьба осуществлялась неуклюже, без прежней ловкости и часто сопровождалась потерей равновесия. Животные рывком поднимались на ноги и стремительно неслись вперед. При замедлении скорости движения они теряли равновесие и падали. По прохождении 4—5 недель собаки научались ходить настолько хорошо, что трудно было отличить их от «двуногих» животных с интактными лабиринтами (рис. 2).



Рис. 2. Собака Дик. Спустя месяц после билатерального разрушения лабиринтов.

Приведенные данные показывают, что вестибулярный аппарат имеет существенное значение в механизмах стато-кинетической координации, однако его отсутствие может быть компенсировано деятельностью других афферентных систем. Полагая, что одним из последних является оптический анализатор, мы у двух лабиринтэктомизированных собак произвели энуклеацию глаз. Ослепление животных привело к резкому понижению их моторной активности, но и в этом случае они правильно ориентировали тело в пространстве и медленно передвигались на двух ногах. При этом в отличие от зрячих животных они ступали всей поверхностью задней лапы, создавая большую поверхность опоры. При передвижении собаки низко опускали голову и интенсивно обнюхивали лежащие вокруг предметы.

Двуногие кошки, лишённые глаз (при интактных лабиринтах), выйдя из наркотического состояния, могли передвигаться на двух ногах так же ловко, как и до ослепления. Наблюдалась лишь некоторая осторожность в их движениях. Сходные данные были описаны Э. А. Асратяном [2] при исключении функции зрительного аппарата у двуногих собак.

Таким образом, можно полагать, что оптический аппарат играет менее существенную роль в механизмах компенсации стато-кинетических нарушений, вызванных ампутацией ног, чем вестибулярный. Однако при отсутствии последнего значение оптического анализатора несколько

возрастает. Энуклеация глаз у лабиринтэктомированных собак приводит к резкому ухудшению статической и стато-кинетической координации, но и в этом случае животные еще в состоянии правильно ориентировать тело в пространстве. Можно предположить, что это происходит за счет показаний кожного, кинестетического и, возможно, обонятельного анализаторов.

В следующей серии опытов было установлено, что удаление задних столбов спинного мозга у лабиринтэктомированных собак не приводит к существенным изменениям их походки. После спинальной операции уже на следующий день животные могли вполне хорошо передвигаться на двух точках опоры (рис. 3). При этом наблюдалась лишь некоторая слабость задней конечности.



Рис. 3. Собака Пальма. Второй день после удаления задних столбов спинного мозга в области 5—8 грудных позвонков. За 5 месяцев до спинальной операции у животного билатерально были разрушены лабиринты.

Можно полагать, что отсутствие стато-кинетических нарушений при разобщении задних столбов спинного мозга у лабиринтэктомированных животных связано с наличием «дополнительных» путей пропорцептивной сигнализации, представленных в боковых и передних столбах спинного мозга (Л. С. Гамбарян [4, 5, 6]). Функциональная полноценность этих дополнительных спинальных путей двигательного анализатора и обеспечивает компенсацию «дефекта», вызванного повреждением задних столбов.

Обобщая результаты наших опытов, мы приходим к заключению, что компенсация стато-кинетических нарушений, вызванных у животных ампутацией двух ног, является результатом полианализаторной функции центральной нервной системы [5, 6], в которой вестибулярному аппарату принадлежит одно из ведущих мест.

В ы в о д ы

1. Ампутация у животных (собак и кошек) двух конечностей (одной передней и противоположной задней или обеих ног одноименной стороны) приводит к быстрому (уже на следующий день после операции) образованию новой формы локомоции — ходьбы на двух точках опоры.

2. Билатеральное разрушение лабиринтов у «двуногих» собак вызывает временную утрату приобретенной формы локомоции. По истечении двух-трех недель животные вновь начинают ходить на двух конечностях.

3. Энуклеация глаз у лабиринтэктомированных «двуногих» собак приводит к резкому понижению их моторной активности и изменению приобретенной формы локомоции.

4. Энуклеация глаз у «двуногих» кошек с интактными лабиринтами не изменяет приобретенной формы ходьбы на двух точках опоры.

5. Удаление задних столбов спинного мозга у лабиринтэктомированных «двуногих» собак не отражается на приобретенной форме локомоции.

6. Вестибулярному анализатору принадлежит одно из ведущих мест в полианализаторном обеспечении стато-кинетической координации.

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

Поступило 27.VI 1962 г.

Լ. Ս. ՂԱՄԲԱՐՅԱՆ, Ա. Ա. ՂԱՐԻԲՅԱՆ

ՎԵՍՏԻԲՈՒԼԱՐ ԱՊԱՐԱՏԻ ԴԵՐԸ ՍՏԱՏՈ-ԿԻՆԵՏԻԿ ԿՈՈՐԴԻՆԱՑԻՍՅՈՒՆՆԵՐԻ ՄԵԿԱՆԻԶՄՆԵՐԻ ՄԵՋ

Ա. մ. փ. ո. փ. ո. մ.

Շների և կատուների մոտ ուսումնասիրվել է վեստիբուլյար անալիզատորի դերը ստատո-կինետիկ կոորդինացիայի մեխանիզմների մեջ:

Ստացված տվյալները թույլ են տալիս անել հետևյալ եզրակացությունները:

1. Լաբիրինթների երկկողմանի քայքայումը «երկոտանի» շների մոտ առաջ է բերում ձեռք բերված լոկոմոցիոն ձևի ժամանակավոր կորուստ: Երկու-երեք շաբաթ անց կենդանիները նորից սկսում են քայլել երկու վերջույթներով:

2. Աչքերի էնոկլեացիան լաբիրինթէկտոմիայի ենթարկված «երկոտանի» շների մոտ բերում է նրանց շարժողական ակտիվության խիստ ընկճման և ձեռք բերված լոկոմոցիայի ձևի փոփոխման:

3. Աչքերի էնոկլեացիան անվնաս լաբիրինթներով «երկոտանի» կատուների մոտ չի փոխում հենման երկու կետի վրա քայլելու ձեռք բերված ձևերը:

4. Ողնուղեղի հետին սյուների հեռացումը լաբիրինթէկտոմիայի ենթարկված «երկոտանի» շների մոտ չի անդրադառնում լոկոմոցիայի ձեռք բերված ձևերի վրա:

5. Ստատո-կինետիկ կոորդինացիայի բազմաանալիզատորային սպարկման մեջ վեստիրբուլյար անալիզատորին պատկանում է առաջնակարգ տեղերից մեկը:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Айрапетян Э. Ш. и Кисляков В. А. Успехи современной биологии, т. XIII, 3, стр. 292, 1957.
2. Асратян Э. А. Физиология центральной нервной системы, Москва, 1953.
3. Гамбарян Л. С. Физиолог. журнал СССР, т. XIII, 4, стр. 371, 1957.
4. Гамбарян Л. С. Архив патологии, 6, стр. 37, 1958.
5. Гамбарян Л. С. О функциональной и анатомической структуре условного двигательного рефлекса, Ереван, 1959.
6. Гамбарян Л. С. Вопросы физиологии двигательного анализатора. Медгиз, 1962.
7. Гамбарян Л. С. и Григорян Г. Е. ДАН СССР, т. 117, 3, стр. 335, 1957.
8. Гамбарян Л. С., Гезалян Л. С., Гарибян А. А., Айрапетян С. А. Известия АН АрмССР (биолог. науки), т. XV, 4, 1962.
9. Григорян Г. Е. Известия АН АрмССР (биолог. науки), т. XI, 4, 1958.
10. Григорян Г. Е. К функциональным перестройкам при интактном и поврежденном двигательном анализаторе в онтогенезе. Автореферат диссерт. Ереван, 1960.
11. Кисляков В. А. Физиолог. журнал СССР, т. XIII, 3, стр. 272, 1957.
12. Кисляков В. А. Труды Института физиологии им. И. П. Павлова, т. VIII, стр. 39, 1959.
13. Ундриц В. Ф. Болезни уха, носа и горла, т. I, стр. 323, Киев, 1936.
14. Филатов И. В. Сборник трудов Архангельского гос. мед. института, вып. 15, стр. 22, Архангельск, 1957.
15. Хечинашвили С. Н. Вестибулярная функция, Тбилиси, 1958.