

В. О. ГАНАДЯН

УСЛОВНЫЕ ДВИГАТЕЛЬНЫЕ РЕФЛЕКСЫ ПРИ ПОВРЕЖДЕНИИ МЕДИАЛЬНОЙ ПЕТЛИ

В анатомии и физиологии уже давно утвердилось представление, что каналами передачи проприоцептивной информации в спинном мозгу являются задние столбы, а в стволе головного мозга—медиальная петля. Л. С. Гамбаряном [1, 2, 3] было показано, что, кроме задних столбов, в спинном мозгу существуют и другие дополнительные сенсорные пути передачи информации с мышечно-суставного аппарата в кору головного мозга. Эти пути, по автору, расположены в передних и боковых столбах спинного мозга. Представление о наличии дополнительных путей проприоцептивной сигнализации в спинном мозгу подтвердилось и данными других исследователей [6—16]. Им же была высказана мысль, что дополнительные пути проприоцептивной сигнализации должны существовать и в стволе головного мозга. С целью обоснования этой гипотезы было принято настоящее исследование.

Методика. Опыты проводились на 24 взрослых кошках весом от 2 до 3,5 кг. У всех животных изучались условные пищевые двигательные рефлексы. У одной группы кошек изучались условные натуральные, у другой—условные искусственные двигательные рефлексы. Натуральные условные рефлексы вырабатывались по методике, сущность которой сводилась к тому, что на вид пищи (натуральный условный раздражитель) кошка нажатием на рычаг открывала доступ к пище, и, протягивая лапу, захватывала ее. Сущность же методики выработки искусственных условных рефлексов сводилась к тому, что в ответ на условный раздражитель (звонок) кошка нажатием на педаль запускала кормушку, автоматически подающую пищу [4].

У части кошек сначала вырабатывались условные рефлексы и после их закрепления билатерально разрушались медиальные петли. У другой части сначала повреждались медиальные петли и после прохождения клинических явлений начиналась выработка условных рефлексов. По завершении опытов кошки забивались и головной мозг подвергался патологоанатомическому исследованию для идентификации результатов. Повреждение медиальной петли производилось электрокоагуляцией под нембуталовым наркозом (40 мг/кг). Область повреждения определялась по стереотаксическим координатам атласа Сентаготаи. Повреждение производилось на уровне среднего мозга (срез 40, угол 0, координаты I=4, H=-6, p=3).

Для электрокоагуляции электроды изготовлялись из нихромовой

провода с заводской изоляцией. Перед употреблением изоляция с кончика электрода снималась. С целью полного повреждения медиальной петли мы применяли ток силой в 6—7 мА. Длительность действия тока 1,5 мин. Для определения точности попадания электрода в намеченную область (*lemniscus medialis*) применялся электрофизиологический метод, т. е. раздражался периферический нерв и в точке нахождения кончика электрода регистрировался вызванный ответ. При точном попадании электрода в медиальную петлю регистрировался положительный вызванный потенциал с коротким латентным периодом. После разрушения медиальной петли рана засыпалась антибиотиком и зашивалась послойно. Почти у всех интактных кошек натуральные условные рефлексы вырабатывались на 10-м и 14-м сочетании. Искусственные условные рефлексы образовались на 35—40-м сочетании сигнала (звонок) с безусловным раздражителем (мясо). Выработанная условная реакция выражалась в том, что в ответ на сигнал кошки сейчас же нажимали на педаль или рычаг и получали пищу.

Результаты исследования. В зависимости от степени повреждения медиальной петли у подопытных животных наблюдались различные по тяжести и по течению клинические явления. В согласии с этим кошки были разделены на две группы.



Рис. 1. Кошка с двусторонним повреждением медиальной петли (первый день после повреждения).

Первая группа. На следующий день после повреждения у животных этой группы отмечались сонливость, адинамия, но легко удавалось их разбудить. Кошки вставали с места без особых затруднений, ходили свободно. При ходьбе покачивались из стороны в сторону, совершали несообразные движения, опирались на тыльную поверхность кистей (рис. 1), медленно исправляли неестественные положения конечностей. При ходьбе передние конечности поднимали выше обычного и резко

Биологический журнал Армении, XXI, № 4—4

опускали вниз (топающая походка). Рефлексы со всех областей тела были сохранены. На сильное сдавливание хвоста реагировали резким поворотом головы к раздражителю. Ели самостоятельно и свободно пили воду из чашки. Мочились и опраивались нормально. На 5-й, 10-й день после билатерального повреждения медиальной петли отмеченные легкие сенсомоторные нарушения прошли, и с этого времени у животных довольно четко проявлялись ранее выработанные условные рефлексы, удавалось также выработать новые. Для иллюстрации сказанного приводим краткие протокольные данные кошки № 34.

Кошка № 34. Вес 3 кг. Натуральный условный рефлекс на вид пищи появился на 12-м сочетании и закрепился на 21-м. В последующих предоперационных опытах у животного отмечалась 100% адекватная реакция на условный сигнал (рис. 2). 11/II 1966 г. было произведено двустороннее повреждение медиальной петли. На следующий день после повреждения кошка ходила свободно. Однако при ходьбе задние конеч-



Рис. 2. Кошка № 34. Условные натуральные двигательные рефлексы: слева—до операции, справа—после билатерального повреждения медиальной петли (пятый день). А — отметка условной двигательной реакции нажатия на рычаг, Б — отметка условного натурального раздражителя, В — отметка времени в секундах. На гистологическом срезе показаны область и степень повреждения медиальной петли.

ности ставила широко и покачивалась из стороны в сторону. Передние лапы подгибались, она их ставила высоко. Уколы булавкой в кожу вызывали защитную реакцию. Свободно лакала молоко из чашки и ела мясо. Кожные рефлексы во всех областях тела были сохранены. Отмеченные сенсомоторные нарушения к 5-му дню после повреждения исчезли.

16.II 1966 г. кошка была взята в камеру для проверки условных реакций, выработанных до повреждения. На натуральный условный раздражитель кошка без дополнительной тренировки отвечала четкой условнорефлекторной двигательной реакцией (рис. 2). Однако латентный период условной реакции был несколько длиннее. В камере условных рефлексов кошка активно реагировала на все внешние раздражители. Морфологическое исследование показало, что медиальные петли справа и слева были повреждены полностью (рис. 2). Справа в повреждение частично вовлечена и ретикулярная формация среднего мозга.

Вторая группа. В первые два дня после повреждения животные этой группы большую часть времени спали, их зрачки на свет не реагировали,

с места не вставали, самостоятельно не ели, рефлексы со всех областей тела сильно были угнетены, на внешние раздражения не реагировали, мочились и опраивались под себя. Лишь с третьего дня начали реагировать на внешние раздражения, зрачки реагировали на свет, на сильное сдавливание хвоста реагировали поворотом головы к раздражителю. Однако самостоятельно не ели: мясо, вложенное в рот, жевали и глотали с трудом. На третий послеоперационный день с большим трудом вставали с места, делали 2—3 шага и падали на задние конечности. Затем вновь вставали, делали несколько шагов вперед, падая то на левый, то на правый бок. При передвижении покачивались из стороны в сторону; лапы, особенно передние, подгибались, задние конечности ставили очень широко—они расплзались в стороны. С трудом спускались и поднимались по лестнице. В конце второй недели после повреждения походка все еще оставалась нарушенной. Но эти нарушения оказались менее выраженными, чем в первые послеоперационные дни. С этого времени у животных проявлялись ранее выработанные реакции и удавалось вырабатывать новые рефлексы.

Для иллюстрации сказанного ниже приводим краткие протокольные данные кошки № 35. Вес 3,5 кг. Выработан натуральный условный рефлекс на вид пищи. Условный рефлекс появился на 14-м применении раздражителя, закрепился на 19-м. В последующих предоперационных опытах у животного отмечалась 100% адекватная реакция на условный сигнал (рис. 3). 23.II 1966 г. было произведено двустороннее повреждение медиальной петли. На следующий день после операции кошка ходить не

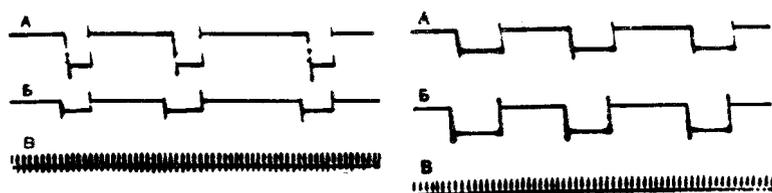


Рис. 3. Кошка № 35. Условные натуральные двигательные рефлексы: до повреждения (слева) и на 21 день после повреждения (справа). Обозначения те же, что и на рис. 2.

могла, самостоятельно не ела, мочилась и опраивалась под себя, рефлексы со всех областей тела были угнетены. На второй день двигалась ползком то правым, то левым боком. На третий день после операции с трудом встала с места, сделала несколько шагов вперед, падая то на левый, то на правый бок. При передвижении покачивалась из стороны в сторону, задние конечности расплзались в стороны, передние конечности при ходьбе поднимала выше обычного и резко опускала (топающая походка). На 4-й день начала есть самостоятельно. Однако походка оставалась нарушенной до 10.III 1966 г. (15-й день после операции). Но эти нарушения уже были не столь сильными, чтобы препятствовать осуществлению выработанных условных рефлексов. В этот же день после операции кошка впервые была взята в камеру условных рефлексов. При этом было установлено, что пищедобывательный условный рефлекс был

налицо без дополнительной тренировки (рис. 3). Однако у этой кошки также отмечалось удлинение латентного периода условной реакции. Морфологическое исследование показало, что слева и справа медиальная петля повреждена полностью, в повреждение частично вовлечены ретикулярная формация среднего мозга, *fasciculus praedorsalis* и *brachium pontis*.

У кошек обеих групп после двустороннего повреждения медиальной петли также удалось выработать искусственные двигательные рефлексy и восстановить ранее выработанные. Однако если условные натуральные рефлексy после повреждения появлялись без дополнительного обучения, то для восстановления условных искусственных рефлексов требовалась дополнительная тренировка. Для восстановления последних приходилось 7—15 раз подкреплять условный раздражитель безусловным.

Для иллюстрации сказанного приводим краткие протокольные данные кошки № 46, весом 2,5 кг. Выработана условная реакция на звонок. Условный рефлекс появился на 37-м сочетании условного раздражителя и закрепился на 47-м. В последующих предоперационных опытах у животного отмечалась 100% адекватная реакция на условный сигнал (рис. 4). 29.V 1966 г. было произведено двустороннее повреждение ме-



Рис. 4. Кошка № 46. Условные искусственные двигательные рефлексy: слева—до повреждения, справа—после билатерального повреждения медиальной петли (17-й день). А — отметка условной двигательной реакции, Б — отметка условного раздражителя, В — отметка времени в секундах. На гистологическом срезе показана область и степень повреждения медиальной петли.

диальной петли. В первые два дня кошка не ходила, двигалась ползком то правым, то левым боком. Ходить начала с третьего дня после повреждения. При ходьбе передние лапы рывками поднимала и резко опускала, топя ими. Конечности часто подгибались или расплзались в стороны. С трудом спускалась и поднималась по лестнице, делала круговые движения в левую сторону. Отмеченные нарушения моторики постепенно исчезли и к 8.VI 1966 г. (10-й день после повреждения) были очень незначительными. В этот же день кошка была взята в камеру для проверки условных реакций, выработанных до повреждения. При этом было обнаружено, что условный рефлекс был угнетен; он появился только по-

сле 7-кратного подкрепления условного раздражителя и стал прочным на 17-м применении. После этого кошка четко реагировала на условный раздражитель (звонок), нажимая на педаль то правой, то левой лапой, как это она делала до операции (рис. 4). Морфологическое исследование показало, что слева и справа медиальная петля повреждена полностью, частично в повреждение были вовлечены ретикулярная формация среднего мозга, *brachium conjunctivum* и *fasciculus centralis tegmenti* (рис. 4).

В контрольных опытах на 2 кошках были произведены все оперативные манипуляции в стереотаксическом приборе, кроме разрушения медиальной петли. По прохождении наркоза условные рефлексы проявлялись без существенных нарушений. У другой группы кошек, у которых сначала повреждались медиальные петли с обеих сторон, а затем изучалась динамика формирования двигательных пищевых рефлексов, выработка последних происходила сравнительно медленнее.

Результаты приведенных данных в сочетании с фактами, полученными Р. Тарнецким [17], в несколько иных методических условиях дают основание подтвердить предположение Л. С. Гамбаряна [5], что лемнисковая система не является единственной, по которой мозг получает сенсорные сигналы от мышечно-суставного аппарата, что существуют и другие дополнительные пути передачи этой информации в высшие отделы головного мозга.

В ы в о д ы

Таким образом, опыты, проведенные на 24 кошках, показывают, что при двустороннем (изолированном) повреждении медиальной петли условные рефлексы восстанавливаются на 10-й день после повреждения. Когда с медиальной петлей повреждается часть ретикулярной формации среднего мозга, условные рефлексы восстанавливаются медленнее, на 20-й день. При этом условные натуральные рефлексы восстанавливаются без дополнительного повторного обучения, в то время как условные искусственные рефлексы появляются только после дополнительной тренировки (подкрепление условного раздражителя от 7 до 15 раз).

Лаборатория нейробионики

АН АрмССР

Поступило 4.IX 1967 г.

Վ. Հ. ՂԱՆԱԴՅԱՆ

ՊԱՅՄԱՆԱԿԱՆ ՇԱՐԺՈՂԱԿԱՆ ՌԵՅԼԵՔՍՆԵՐԸ ՄԻՋԱՅԻՆ ԺԱՊԱՎԵՆԻ
ԱՆՏԱՀԱՐՄԱՆ ԺԱՄԱՆԱԿ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Կատուների մոտ ուսումնասիրվել է միջային ժապավենի ախտահարման ազդեցությունը բնական պայմանական և արհեստական պայմանական շարժողական ռեֆլեքսների վրա: Կենդանիների մի խմբի մոտ սկզբից մշակվել են

պայմանական ռեֆլեքսներ և միայն նրանց ամրապնդումից հետո միջային ժապավենը ախտահարվել է երկու կողմից: Մյուս խմբի մոտ սկզբից ախտահարվել է միջային ժապավենը և հետո մշակվել են պայմանական ռեֆլեքսներ: Բնական պայմանական ռեֆլեքսները համարյա բոլոր կատուների մոտ երևան են եկել գրգռիչի 10-րդ, 14-րդ օգտագործումից հետո, իսկ արհեստական շարժողական պայմանական ռեֆլեքսները՝ պայմանական գրգռիչի 35-րդ, 40-րդ ամրապնդումից հետո:

Ըստ միջային ժապավենի ախտահարումից առաջացած կլինիկական երևույթների կենդանիները բաժանվել են երկու խմբի: Առաջին խմբի մոտ նկատվել են սենսոմոտոր օրգանների կողմից թեթև կլինիկական երևույթներ, որոնք անցել են 5—10 օրում: Երկրորդ խմբի մոտ կլինիկական երևույթները անցել են 15—20-րդ օրում: Երկու խմբերի մոտ էլ նշված ժամկետներից հետո վերականգնվել են ռեֆլեքսները: Ընդ որում բնական պայմանական ռեֆլեքսները վերականգնվել են առանց լրացուցիչ մարզման, իսկ արհեստական պայմանական ռեֆլեքսների վերականգնման համար պահանջվել է լրացուցիչ մարզում (պայմանական գրգռիչի ամրապնդումը անպայմանով 10—15 անգամ):

Մեր փորձերի արդյունքները հիմք են տալիս հաստատելու Լ. Ս. Ղամբարյանի ենթադրությունը, որ ժապավենային սիստեմը միակը չէ, որով զբլխուղեղն ստանում է սենսոր ազդանշաններ մկանային և ճողային ապարատից, այլ գոյություն ունեն ուրիշ լրացուցիչ ուղիներ, որոնք այդ ինֆորմացիան հաղորդում են գլխուղեղի վերին հատվածներին:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Гамбарян Л. С. Условные рефлексы у собак после высокой перерезки задних столбов спинного мозга, Ереван, 1953.
2. Гамбарян Л. С. Физиологический журнал СССР, т. 46, 9, 1960.
3. Гамбарян Л. С. Вопросы физиологии двигательного анализатора, М., 1962.
4. Гамбарян Л. С., Ганадян В. О., Гарибян А. А., Саркисян Ж. С. Биологический журнал Армении АН АрмССР, т. 19, 9, 1966.
5. (Гамбарян) Gamberian L. S. and Garibian A. A. Acta Biol. Exper. (Warsaw), vol. 26, 1, 1966.
6. (Гамбарян) Gamberian L. S., Tarnecki R. and Konorski J. Bulletin de l'Académie polonaise des Sciences cl. II. vol. XIII, 6, Serie des Sciences biologiques, 1965.
7. Brodal A. and Walberg F. Arch. Neurol. Psychiat., Chicago, vol. 68, 6, 1952.
8. Brodal A. and Kaada B. R. J. Neurophysiol., v. 16, 6, 1953.
9. Gardner E. and Noer R. Am. J. Physiol., v. 168, 2, 1952.
10. Gardner E. and Haddad B. Am. J. Physiol., v. 172, 2, 1953.
11. Gardner E. and Morin F. Am. J. Physiol., v. 174, 1, 1953.
12. Haddad B. Am. J. Physiol., v. 172, 2, 1953.
13. Morin F. Am. J. Physiol., v. 172, 2, 1953.
14. Morin F. and Gardner E. Am. J. Physiol., v. 174, 1, 1953.
15. Morin F., Lindner D. and Catalano J. Am. J. Physiol., v. 188, 2, 1957.
16. Morin F. and Haddad B. E. Am. J. Physiol., v. 172, 2, 1953.
17. Tarnecki R. Acta Biologicae experimentalis, v. XXII, 63, 1962.