

Т. Г. УРГАНДЖЯН

## ИЗМЕНЕНИЯ В ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ СОБАК ПОСЛЕ УДАЛЕНИЯ РАЗЛИЧНЫХ ОТДЕЛОВ СИМПАТО- АДРЕНАЛОВОЙ СИСТЕМЫ

С помощью метода условных рефлексов исследованы изменения в высшей нервной деятельности собак после удаления различных отделов симпатической нервной системы. Выявлено, что разрушения различных отделов симпато-адреналовой системы у собак вызывает значительное и длительное снижение общего тонуса коры больших полушарий, приводящее к угнетению условнорефлекторной деятельности.

Многочисленными исследованиями [1—8, 13, 18—26] было показано, что удаление верхних шейных симпатических узлов (шсу) вызывает у животных резкое снижение величины условных рефлексов (ур), нарушение силовых отношений между рефлексами, усиление последовательного торможения и т. д.

В отличие от упомянутых работ, в исследованиях Гальперина и Прибытковой [9, 10] не наблюдалось после двухстороннего удаления верхних шсу у собак длительного снижения величины и других изменений высшей нервной деятельности (внд), за исключением усиления последовательного торможения после удлинения действия дифференцировочного раздражителя. Таким образом, полученные в этом направлении данные противоречивы: с одной стороны, установлены отчетливые изменения в условнорефлекторной деятельности, с другой—имеются факты, свидетельствующие о различном влиянии удаления верхних шсу.

Такие же разноречивые мнения высказываются и в отношении влияния десимпатизации на электрическую активность мозга.

Имея в виду эти разноречивые данные и продолжая исследования в этом направлении, мы поставили перед собой задачу более подробно исследовать условнорефлекторную деятельность как после удаления верхних шейных и брюшных симпатических узлов (бсу), так и после удаления надпочечников.

*Материал и методика.* В наших опытах электрооборонительные ур вырабатывались по двигательнo-оборонительной видоизмененной методике В. П. Петропавловского. Положительные ур вырабатывались на сильный звонок и касалку, прикрепленную к левому бедру. Дифференцировочными раздражителями служили слабый звонок и касалка, прикрепленная к правому бедру (симметричные пункты бедра).

Для выяснения скорости и характера выработки ур до и после симпатэктомии все подопытные животные были разделены на две группы. У первой группы животных (12 собак и 12 щенков) вырабатывались электрооборонительные ур и после их упрочения производилась эпинефректомия и симпатэктомия верхних шейных и бсу с обеих сторон.

У второй группы животных (12 собак и 12 щенков) производилась сначала операция—удаление с обеих сторон верхних шейных, бсу и надпочечников, а затем вырабатывались электрооборонительные ур.

*Результаты и обсуждение.* После симпатэктомии у собак и щенков первой группы наблюдалось угнетение условных электрооборонительных рефлексов. Положительные УР через различные сроки после операции у разных собак начинали возрастать и спустя 20—30 дней достигали дооперационного уровня (рис. 1). Однако и после достижения дооперационного уровня у большинства собак и щенков их величина осталась неустойчивой. Периоды нормальной условнорефлекторной деятельности сменялись у них периодами нового снижения, хотя и не столь значительного, как в первые дни после операции.

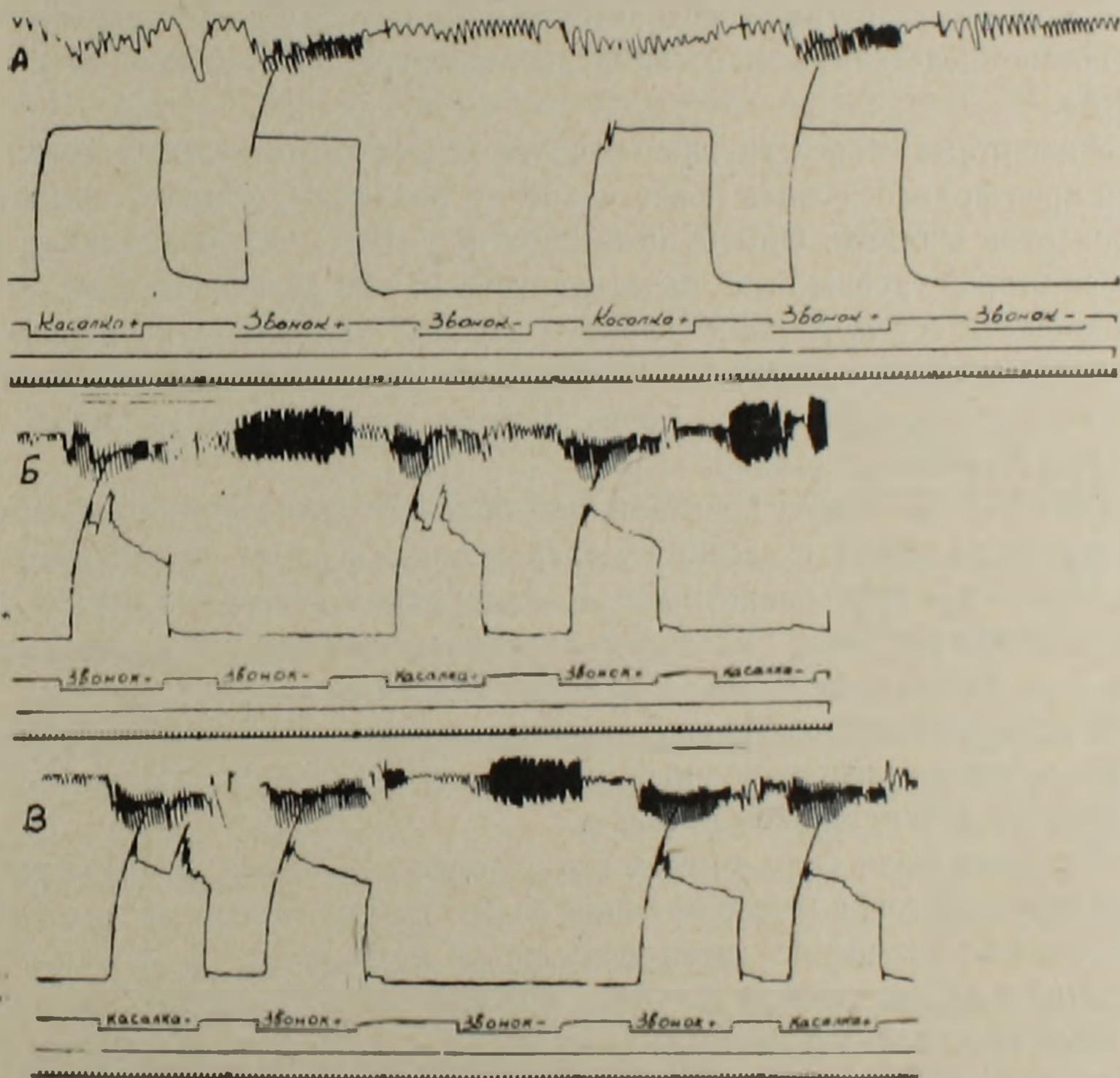


Рис. 1. Кимограммы электрооборонительных условных рефлексов у собак, выработанных в норме (А) и после удаления различных отделов симпатoadреналовой системы: Б—после удаления верхнего шейного симпатического узла—ШСУ, В—после удаления БСУ, Г—после удаления надпочечников. Сверху вниз: запись двигательной реакции конечности, отметка безусловного раздражителя, отметка времени в сек.

Нарушение условнорефлекторной деятельности выражалось еще и в том, что она ослаблялась после небольших перерывов под влиянием экстрараздражителей и других факторов.

У некоторых собак и щенков в течение 1—3 дней после восстановления нормальной условнорефлекторной деятельности величина положительных ур несколько превышала дооперационный уровень. С восстановлением дооперационной величины ур латентные периоды их сократились, силовые отношения между рефлексамии стали такими, как до операции, последовательное торможение уменьшилось.

У животных первой группы, помимо восстановления ранее выработанных, нам удалось образовать новый ур на касалку, выявившийся после 7—10 подкреплений электрическим током и оказавшийся довольно прочным.

Таким образом, полученный нами на 6 собаках экспериментальный материал противоречит данным, полученным Гальпериным [11], согласуясь с данными других исследователей [1, 5, 8, 21, 24], и дает некоторые новые представления о природе электрооборонительных ур в патологии.

У животных второй группы изучение условнорефлекторной деятельности производилось лишь после удаления различных отделов симпатoadреналовой системы. Опыты по выработке электрооборонительных ур у собак второй группы были начаты спустя 15—20 дней после оперативного вмешательства. Первый условный рефлекс на касалку, прикрепленную к левому бедру, вырабатывался при 8—15-м сочетании условного и безусловного раздражителей. Более прочные и тонические ур выработались при 25—30-м сочетании.

Проведенные опыты показали, что положительные электрооборонительные ур на звонок и касалку у оперированных собак выработались, но в первые дни были непрочными. К концу опыта латентный период положительного рефлекса удлинился, величина сгибания лапы уменьшилась, и ур обнаруживался не на каждое раздражение.

У животных второй группы дифференцировка к касалке вырабатывалась от симметричного пункта на другой конечности, после 10—15 применений отрицательной касалки.

Для испытания силы тормозного процесса, а также подвижности нервных процессов, с целью изучения более тонких изменений внд были предприняты: удлинение дифференцировки от 15 сек до 2—3 мин, прерывистое и непрерывистое угашение положительной условной реакции, переделка сигнального значения условного раздражителя, выработка переключения, сшибка и т. д.

Как показали проведенные исследования, «переделка» условного раздражителя одного сигнального значения на другое происходит с трудом и требует довольно долгого времени.

В процессе выработки переделки у животных наблюдаются биэффекторная реакция и фазовые явления. Переделка ур одного сигнального значения на другое удается с трудом, и часто имеет место срыв внд.

Переделка положительного условного раздражителя на тормозной и наоборот требует у собак и щенков во много раз больше соответствующих сочетаний, чем до операции. У некоторых собак и щенков после

экстирпации надпочечников верхних шейных и бсу с обеих сторон переделку положительного рефлекса в тормозной, и наоборот, тормозного в положительный, несмотря на длительные попытки, не удастся.

Процесс протекания угашения электрооборонительных ур у собак и щенков после удаления различных отделов симпатической нервной системы (снс) до сих пор остается малоизученным. В наших опытах прерывистое угашение велось в условиях острого опыта путем дачи через каждые 2 мин условного раздражителя, не подкреплявшегося электрическим током.

Сравнение опытов по угашению до симпатэктомии и спустя 1—6 месяцев после нее показали, что во втором случае положительные ур угасались намного быстрее и восстанавливались труднее. Результаты опытов показали, что угашение условных реакций у собак с демедулированными надпочечниками и симпатэктомизированными наступает после 3—5 применений условного раздражителя без подкрепления, тогда как у собак контрольной группы оно не наступает и после 20—30 применений (рис. 2).

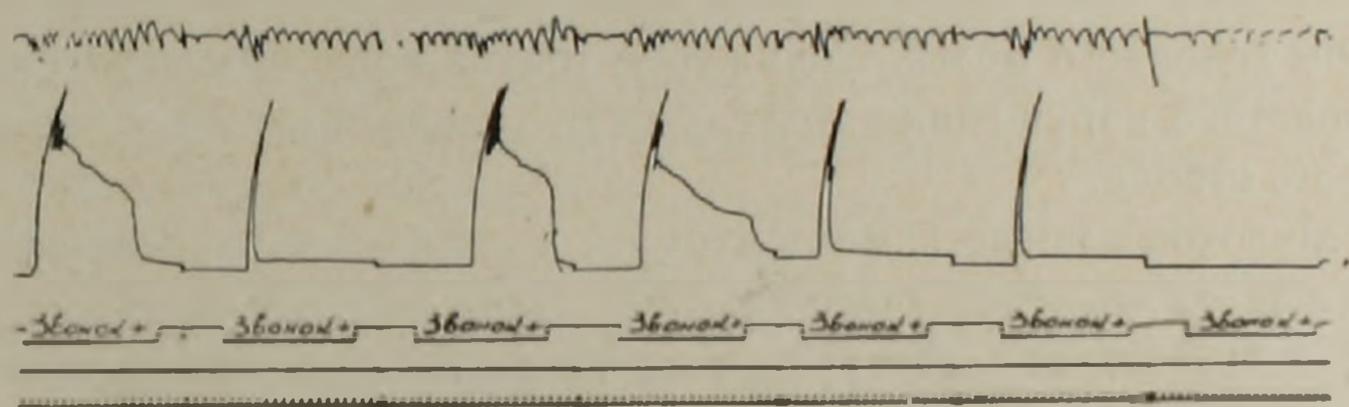


Рис. 2. Кимограмма электрооборонительных условных рефлексов у собак после удаления надпочечников, с одной, и денервации, с другой стороны. Динамика угашения условного рефлекса на звонок. Обозначения см. на рис. 1.

Опыты по непрерывистому угашению показали, что после операции оно наступает быстрее, чем до нее, примерно в 2—3 раза. Так, например, если до операции у собак ур на звонок угас через 2—3 мин, то после удаления обоих верхних шсу полное угашение его наступило через 30—40 сек. Через 2—3 месяца в отдельных опытах отмечались растормаживание дифференцировки и фазовые явления.

Основные факты, выявленные при изучении условнорефлекторной деятельности после симпатэктомии верхних шейных и бсу, указывают на то, что прежде всего у них страдает способность к развитию активного торможения. Доказательством этого служит полная утрата способности к образованию тонких дифференцировок и трудная угашаемость положительных ур.

Аналогичные явления после удаления одного надпочечника у собак наблюдали Юрман [14], у котят—Яковлева [27], после экстирпации мозжечка—Красутский [15] и Лившиц [17].

Таким образом, угашение положительной условной реакции после симпатэктомии и эпинефрэктомии наступает гораздо быстрее, чем в нор-

ме. В стадии полного угашения, когда условная двигательная реакция полностью заторможена, «нуль двигательного эффекта», дыхательная кривая довольно долго во время действия условного раздражителя носит особенно напряженный характер по частоте и по высоте инспираторного тонуса.

Проведенные опыты показали, что после экстирпации разных отделов симпато-адреналовой системы имеет место ослабление внутреннего торможения. На значительное его ослабление после удаления мозгового слоя надпочечников у собак имеются указания в работе Каримовой [14]. Можно полагать, что более быстрое угашение условного положительно-го рефлекса у собак после оперативного вмешательства и нулевая дифференцировка обуславливаются не только усилением тормозного процесса, но и ослаблением возбудительного процесса. Но так как угашение положительного ур в ближайшие дни после симпатэктомии происходит сравнительно быстро, то можно допустить, что в некоторой степени усиливается и внутреннее торможение.

Проведенные эксперименты не оставляют сомнений в том, что при экстирпации разных отделов снс и надпочечника резко падает общий тонус коры головного мозга. Понижение тонуса коры нужно рассматривать как следствие нарушения деятельности взаимовлияния коры и РФ мозгового ствола.

У животных после симпатэктомии, а также после эпинефрэктомии кортикальные процессы были глубоко нарушены. В условнорефлекторной деятельности анализаторов у таких животных наблюдалась выраженная диссоциация: каждый анализатор работал в разобщении с другим, только для себя.

Полученные данные показывают, что у собак после симпатэктомии и удаления надпочечника сильно страдает процесс иррадации и последовательное торможение, а также процесс индукции.

Аналогичные нарушения высшей нервной деятельности наблюдали Кряжев [16] и Иванов [12] у гипофизэктомированных собак.

Для выяснения более тонких нарушений тормозного процесса и последовательного торможения у всех подопытных животных была предпринята попытка вызвать перенапряжение торможения. С этой целью в течение 5—6 опытов время действия дифференцировочного раздражителя удлинялось с 15 сек до 2—3 мин., межсигнальные интервалы укорачивались с 1—3 мин до 30 сек, увеличилось количество дифференцировочных раздражителей в системе с 2-х до 3-х. При такой постановке опытов спустя несколько дней величина положительных ур начала снижаться. В первые дни после применения указанных функциональных проб у подопытных животных отмечалось небольшое беспокойство, удлинение латентного периода положительного ур, а в ряде случаев исчезновение последнего. Дыхательная кривая носила особенно напряженный характер как по частоте, так и по высоте инспираторного тонуса. Проведенные опыты показывают, что поставленные задачи для

нервной системы симпатэктомированных животных являются весьма трудными.

В пробе со «сверхсильным» раздражителем нарушения условнорефлекторной деятельности у контрольных животных отмечались в течение 3—7 дней и выражались в снижении положительных ур, развитии уравнительной фазы.

У симпатэктомированных животных нарушения условнорефлекторной деятельности отмечались лишь в день пробы и в следующие два дня в виде полного выпадения всех рефлексов с понижением безусловнорефлекторной деятельности. На 3—5-й дни условнорефлекторная деятельность у них была в пределах исходного фона. «Срыв» в условнорефлекторной деятельности и невротическое состояние большей или меньшей длительности появляются при симпатэктомии верхних шейных и бсу с обеих сторон как результат нарушения нормального баланса между возбуждением и торможением.

Проведенные опыты показывают, что после симпатэктомии верхних шейных и бсу с обеих сторон у собак и щенков значительно нарушается замыкательная функция коры большого мозга. Выработка новых ур и особенно закрепление их у таких собак требует значительно больше сочетаний, чем у тех же собак до органического поражения снс.

На основании полученных данных можно заключить, что в результате удаления верхних шейных и бсу с обеих сторон условнорефлекторная деятельность подвергается резким и длительным изменениям и ослабляется регулирующее влияние снс на корковую деятельность.

С целью изучения более тонких изменений вид после экстирпации верхних шейных и бсу с обеих сторон, а также после эпинефрэктоми мы изучали условнорефлекторное переключение при перемещении манжеток от электродов и регистрирующего прибора с одной лапы на другую.

У наших подопытных животных ур обычно вырабатывали с левой задней лапы. У собак в одном из опытов манжетки от электродов и прибора для регистрации движения лапы были привязаны к правой задней лапе вместо обычной левой. Подопытные собаки, как обычно, поднимали левую заднюю лапу, т. е. лапу, с которой раньше был выработан ур.

Через несколько обычных опытов опять манжетки от электродов и приборчик для регистрации движения лапы были привязаны к правой задней лапе, однако собаки поднимали ту лапу, с которой вырабатывался ур (рис. 3). Аналогичные данные были получены и в последующих опытах.

Чтобы у этих животных получить переключение в ответ на перемещение электродов, мы начали вырабатывать у них ур с обеих задних конечностей. В течение одного дня выработка ур на постоянно выбранный раздражитель проводилась на левой ноге, в течение следующего дня — на правой. После выработки ур перемещение манжетки с одной лапы на другую с места вызывало условнорефлекторный ответ с той лапы, на которой находились электроды.

У группы собак мы проводили опыты с изучением физиологического действия разных доз аминазина и адреналина на условнорефлекторную деятельность. Представлялось важным провести соответствующие опыты в послеоперационный период. Мы применяли аминазин в разных до-

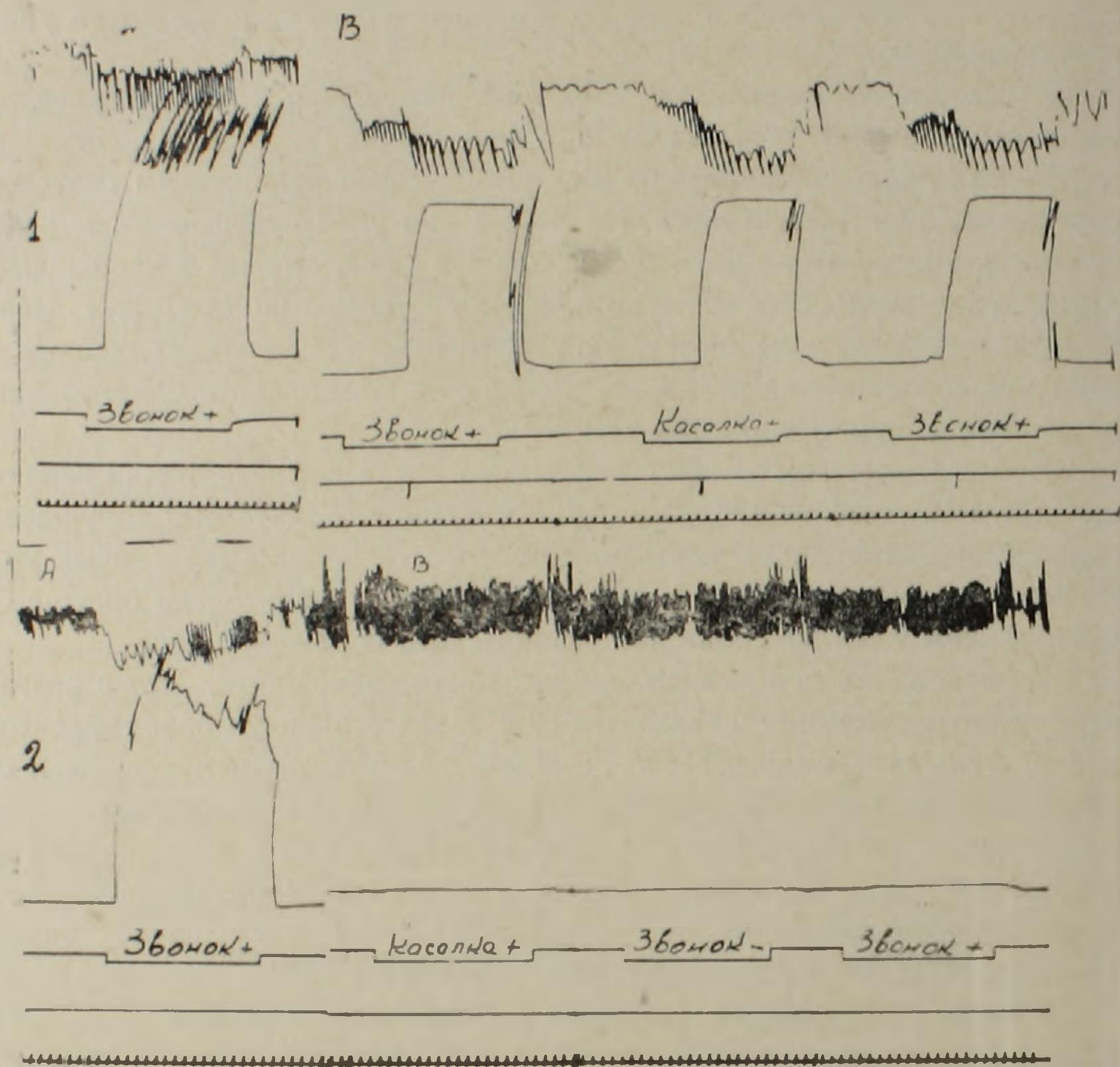


Рис. 3. Кимграммы электрооборонительных условных рефлексов у собак после удаления верхних шейных симпатических узлов (1) и надпочечников (2) с обеих сторон: А—манжетка от электродов и прибора для регистрации движения лапы прикреплены к левой задней лапе; В—к правой лапе, вместо обычной левой. Обозначения см. на рис. 1.

зах (от 0,5 до 5,0 мг/кг веса) за 30—90 мин до начала опыта. В норме дозы аминазина 2—3 мг/кг веса явились для собак оптимальными, после же двустороннего удаления верхних шсу они стали сверхсильными. Если экстирпацию верхних шсу рассматривать как своеобразную «денервацию» головного мозга, то это общеизвестное в современной нейрофизиологии явление и касающиеся его факты мы склонны понимать под углом зрения концепций Дюсер де Барена, Л. А. Орбели и Э. А. Асратяна: денервированные ткани претерпевают свою обратную ретроградную эволюцию и поэтому становятся более чувствительными к гуморальным агентам как к «древним» факторам регуляции их функций.

Из изложенного выше экспериментального материала видно, что удаление надпочечников, брюшных и верхних шсу с обеих сторон вызывает у собак и щенков значительное и длительное снижение общего тонуса коры больших полушарий, приводящее к развитию гипотонического состояния и угнетению условнорефлекторной деятельности.

Институт физиологии  
им. Л. А. Орбели АН АрмССР

### Տ. Գ. ՈՒՐՂԱՆՋՅԱՆ

## ՆՅԱՐԳԱՅԻՆ ԲԱՐՁՐԱԳՈՒՅՆ ԳՈՐԾՈՒՆԵՈՒԹՅԱՆ ՓՈՓՈԽՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԸ ՇՆԵՐԻ ՄՈՏ ՍԻՄՊԱՏՈ-ԱԴՐԵՆԱԼԱՅԻՆ ՍԻՍՏԵՄԻ ՏԱՐԲԵՐ ՄԱՍԵՐԻ ՀԵՌԱՑՈՒՄԻՑ ՀԵՏՈ

### Ա մ փ ո փ ո լ մ

Էլեկտրապաշտպանողական պայմանական ռեֆլեքսների մեթոդով սիմպատո-ադրենալային սիստեմի տարբեր օղակների հեռացումից հետո, շների մոտ ուսումնասիրվել է նյարդային բարձրագույն գործունեության փոփոխությունները:

Ստացված տվյալները ցույց են տալիս, որ այդ կենդանիների մեծ կիսազրնդերի տոնուսը բավական թուլանում է, որի հետևանքով խանգարվում է նյարդային բարձրագույն գործունեությունը:

### Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Айрапетянц Э. Ш. и Стефанович Е. В. Физиол. журнал СССР, 35, 5, 1949.
2. Алексеева Т. С. Физиол. журнал СССР, 38, 5, 1951.
3. Асратян Э. А. Архив биологических наук, 30, 2, 240, 1930.
4. Асратян Э. А. Физиол. журнал СССР, 18, 5, 1935.
5. Асратян Э. А. Физиология центральной нервной системы. М., 1953.
6. Бару А. В. Научн. сообщ. Ин-та физиологии им. И. П. Павлова, вып. 2, 18, 1959.
7. Бахчиева З. Н. Влияние симпато-адреналовой системы на условно-рефлекторную деятельность собак. Автореф. канд. дисс. Ереван, 1968.
8. Беленькая С. Э. Материалы по эволюционной физиологии. 4, 1960.
9. Гальперин С. И. и Прибыткова Г. Н. Физиолог. журнал СССР, 21, 5—6, 1936.
10. Гальперин С. И. и Прибыткова Г. Н. Опыт исследования нервно-гуморальных связей. Изд-во ВИЭМ, 1937.
11. Гальперин С. И. Нейро-гуморальные регуляции у позвоночных животных. М., 1960.
12. Иванов В. М. Журнал высш. нервн. деят. 11, 1, 1960.
13. Карамян А. И. Физиол. журнал СССР, 44, 4, 1958.
14. Каримова М. М. Журн. высш. нервн. деят. 6, 3, 1956.
15. Красутский В. К. Журнал высш. нервн. деят. 7, 5, 1957.
16. Кряжев В. Я. Высшая нервная деятельность животных в условиях общения. М., 1955.
17. Лившиц Н. Н. Труды ин-та физиологии им. И. П. Павлова, л. 2, 1947.

18. Майоров П. Ф., Неменов М. И. и Васильева Л. С. Сессия, посвящ. 100-летию со дня рождения И. П. Павлова, Киев, 1949, 85.
19. Орбели Л. А. Вопросы высшей нервной деятельности, М.—Л., 1949.
20. Павлов Б. В. Научная сессия ЛГУ, Л., 1955.
21. Павлов Б. В. «Вопросы физиологии вегетативной нервной системы и мозжечка», Ереван, 1964.
22. Скипин Ю. В. Труды объединенной сессии, посвящ. 10-летию со дня смерти И. П. Павлова, М., 1948.
23. Соллертинская Т. Н. ДАН СССР, 111, 6, 1956.
24. Соллертинская Т. Н. Влияние экстирпации верхних шейных симпатических узлов на рефлекторную деятельность коры головного мозга кроликов. Автореф. канд. диссерт. Л., 1958.
25. Стефанцов Б. О. Влияние симпатической нервной системы на функциональное состояние поврежденной ЦНС, М., 1961.
26. Урганджян Т. Г. Сб. научн. трудов Арм. гос. пед. ин-та имени Х. Абовяна, Ереван, 7, 1960.
27. Яковлева М. И. Физиолог. журнал СССР, 46, 3, 1960.