

Г. Е. ГРИГОРЯН

## О СЕНСОРНОМ КОНТРОЛЕ ПРОИЗВОЛЬНЫХ ДВИЖЕНИЙ

Исследовалась роль сенсорной «обратной» связи в организации движений. Показано, что степень участия сенсорной афферентации в каждом конкретном случае преформирована составом физиологических параметров функциональной системы поведенческого акта и степенью его сложности.

Необходимость сенсорной афферентации в построении движения признается всеми. Однако мнения ученых расходятся в оценке значимости периферической соматосенсорной импульсации в механизме организации движения. Одни допускают участие сенсорной афферентации в формировании движения лишь в роли «пускового» фактора [1—7 и др.], другие считают это участие непременным условием регуляции движений [8—22 и др.].

Наши поведенческие исследования [12, 14, 15] показали неоднозначную значимость соматосенсорной афферентации в формировании и реализации двигательных навыков различной сложности. Эти данные позволили вслед за Анохиным [8] признать, что нет афферентации вообще, а есть афферентация, принадлежащая к определенной функциональной системе, заканчивающейся полезным приспособительным эффектом для целого организма. И в зависимости от адаптивной значимости функциональной системы требуется различное количество афферентных импульсаций, различное сенсорное обеспечение движений [14, 15, 19, 20 и др.].

Эксперименты с частичным повреждением центральных проводниковых систем (дорсальные, дорсо-латеральные канатики спинного мозга, медиальная петля, таламо-корковые и транскорковые связи и др.) двигательного анализатора, естественно, не дают возможности судить об абсолютной значимости сенсорного контроля в моторном поведении как целостной деятельности мозга.

Опыты с выключением части проводящих путей двигательного анализатора и выработкой условных рефлексов показали, что даже неполная деафферентация центральных аппаратов двигательного анализатора, не нарушая замыкательную функцию мозга, расстраивает его аналитическую деятельность, что выражается в превращении «познотонической» условной реакции конечности в «фазическую», при которой животное теряет ранее приобретенный навык полноценного локального избегания болевого раздражения в заданный интервал действия условного сигнала. Это особенно заметно при дистальных пересечениях спинальных путей двигательного анализатора, а еще больше

в случае комбинированной дорсо-латеральной гемисекции спинного мозга, а также при выключении таламо-корковых проекционных систем, когда двигательный анализатор максимально лишается сенсорной афферентации [13, 18].

В чем же состоит механизм нарушения «оперантного обуславливания» при сенсорной деафферентации центральной нервной системы? Повреждение спинальных компонентов двигательного анализатора уменьшает поток обратной афферентации от результата действия (локального сгибания конечности) в соответствующие структуры соматодемнисковой системы. Возникший дефицит в сенсорной информации (нарушение объема афферентного синтеза) приводит к рассогласованию в циклическом «взаимосодействии» центрально-периферических механизмов двигательного аппарата. В результате нарушается афферентная функция мозга по «оценке» точности (полноценности) выполняемого моторного акта—механизм акцептора результата действия. Отражением этого на периферии является превращение «инструментального» условного рефлекса в «классический», при котором животное перестает правильно оценивать «избавление от боли» как результат своих действий.

Благодаря особой конструкции [12, 13, 16, 17] проводящих систем двигательного анализатора (множественное представительство афферентов дорсальных канатиков в боковых и вентральных трактах спинного мозга; трансинаптические связи дорсальных и латеральных канатиков через задние рога) нарушенные параметры инструментальных условных рефлексов восстанавливаются после соответствующей тренировки—путем дополнительного электрокожно-болевого подкрепления. Следует заметить, что чем больше деафферентирован двигательный анализатор за счет дорсальных и латеральных канатиков спинного мозга, тем медленнее и менее полно реализуется процесс реинтеграции. Следовательно, вентральные афференты двигательного анализатора по сравнению с дорсальными и латеральными афферентами значительно уступают по степени «готовности» к функциональным перестройкам при сенсорном дефиците в системе двигательного анализатора [17]. Полученные данные [16, 17] вынуждают отказаться от ранее высказанного положения о равнозначной функциональной активности «дублирующих» (рассеянных) путей бокового и вентрального канатиков двигательного анализатора [12].

Факт многоканального интраспинального проведения возбуждения через боковые и вентральные компоненты афферентов дорсальных канатиков двигательного анализатора [16, 17] раскрывает один из возможных механизмов компенсаторно-адаптационных (пластических) процессов, наступающих при травматических повреждениях центральных проводящих путей соматодемнискового анализатора, что может послужить основой для более эффективной организации восстановительной терапии в этих условиях.

Недостаточность тактики частичного выключения афферентных

систем натолкнула на мысль об использовании данных о полной периферической деафферентации исполнительного моторного органа, ибо в этом случае появилась бы возможность судить только о том, пужен или нет локальный сенсорный приток от функционирующего органа, вовлеченного в моторное обучение. Анализ литературного материала по данной проблеме убедил нас в том, что даже в условиях полной деафферентации конечности поставленная задача также не может быть решена аксиоматически. Потребность мозговых центров (ответственных за данное движение) в сенсорной информации оказывается неодинаковой для двигательных реакций, выработанных в разных методических условиях—имеющих разную степень сложности. Так, тотальная деафферентация конечности у обезьян вызывала полный распад таких естественных двигательных реакций, как протягивание руки за пищей, схватывание ею предметов и т. д. Любопытно, что при этом животные удовлетворяли свои потребности, пользуясь движением другой, интактной конечности, головы или всего тела [21 и др.]. В некоторых особых ситуациях (в борьбе или при бегстве) обезьяны могли, однако, выполнять деафферентированной конечностью эти сложные движения [23].

В то же время деафферентация передней конечности у этих животных не препятствовала выполнению навыка избегания электрокожно-болевого раздражения, выработанного на звуковые сигнальные стимулы. Эти данные, в противоположность вышеописанным, послужили основанием для отрицания значения периферической соматосенсорной обратной связи в моторном обучении [3—5 и др.]. Анализ методических условий, в которых проводились эксперименты, доказал неправомочность подобного утверждения. Прежде всего, навык избегания болевого стимула (нажатием на педаль), к которому приучались обезьяны, не является настолько сложным произвольным актом, позволяющим выявить особую роль соматосенсорной импульсации в этом заученном движении. И тем не менее количественные данные, приводимые авторами, свидетельствуют о том, что условные рефлексы избегания у деафферентированной конечности вырабатывались втрое труднее и осуществлялись с большей задержкой, чем у интактных животных. Эти аргументы, как нам кажется, говорят в пользу постоянной соматосенсорной афферентации от функционирующего органа для полноценного конечного результата.

Далее, полная деафферентация одной передней или задней конечности у кошек не лишала их «умывального» и «чесательного» рефлексов [1, 2]. Однако эффективность конечного результата этих поведенческих реакций значительно снижалась [1, 2]. В ответ на натуральные или искусственные сигнальные стимулы животные, хотя и «выполняли» этот сложный комплекс мышечных движений, но «мимо цели», не достигая желаемого приспособительного результата. Трудно после этого согласиться с мнением [1, 2, 4—6 и др.], согласно которому соматосенсорная информация о произведении движения не играет роли.

Ведь речь идет не о движении вообще, а о степени биологической «целесообразности» данного произвольного акта. А без постоянной обратной афферентной связи не может быть обеспечена организация и контроль функциональной системы любого двигательного навыка с полноценным конечным результатом [12]. Примечательно, что другой тип инструментального условного рефлекса — локальный подъем конечности у кошек и собак вовсе исчез после аналогичной деафферентации конечности [1, 6].

Изложенные данные, касающиеся значения сенсорной импульсации в произвольных движениях, в самом деле не решают вопроса в пользу какой-либо одной точки зрения. Можно было бы допустить, что «противоречивость» в фактах связана с неодинаковой степенью деафферентации конечности. Анализ работ показал, что во всех случаях заднекорешковая деафферентация производилась однотипно для данной конечности у данного вида животного. Следовательно, разность эффектов при одной и той же степени деафферентации преформирована, видимо, другими факторами и прежде всего разностью «объема сенсорного входа» и морфо-функциональной организации центрального аппарата различных двигательных реакций. На это, к сожалению, многие исследователи не обратили должного внимания. Иначе говоря, отсутствие «системного подхода» к анализу поведения, недостаточная адекватность выбранной физиологической модели произвольных движений и различная степень ее сложности, являются, на наш взгляд, главными причинами разногласий в вопросе оценки роли сенсорной импульсации в моторном обучении.

Сохранение (в искаженной форме) более сложных двигательных навыков (чесательные, умывательные и др.) после деафферентации конечности свидетельствует, вероятно, о существовании (помимо сенсорных корешков данной конечности) дополнительных источников притока сенсорной информации в центральную нервную систему из других частей тела (туловища, шеи, головы, лабиринтов и др.), но тоже, безусловно, участвующих в этих движениях. Иными словами, топография периферического сенсорного входа описанных сложных двигательных навыков не ограничивается областью рецептивных полей рабочей периферии, выполняющей данное движение. С этой точки зрения утверждение о том, что соматическая чувствительность вовсе не обязательна для произвольного движения [1, 3—6 и др.] не внушает доверия, так как в опытах указанных авторов не были исключены реальные возможности вовлечения (вторично) дополнительных кожно-мышечно-суставных, зрительных и других рецептивных полей (падающих вне исполнительного моторного органа) в общий канал периферической афферентации. Поэтому одной сенсорной денервацией конечности (выполняющей данное заученное движение) еще не решается вопрос полного лишения центральных исполнительных механизмов сенсорной импульсации, ибо в формировании того или иного поведенческого акта принимают участие рецепторные приборы не только «работающей»

конечности, но множества «близких» и «отдаленных» периферических и центральных аппаратов, интегрирующихся (по механизму афферентного синтеза) в единую функциональную систему с конкретным приспособительным эффектом [8]. Современные данные о гетеросенсорной и гетеротопной конвергенции возбуждений на нейронах коркового и подкоркового звеньев разных анализаторов мозга подтверждают сказанное [8, 18 и др.].

Таким образом, соматосенсорные обратные связи принимают самое активное участие в организации и контроле приобретенных моторных реакций. Однако степень участия этой афферентации в каждом конкретном случае определяется составом (качеством) физиологических параметров функциональной системы данного адаптивного поведения.

Институт экспериментальной биологии АН АрмССР

Поступило 9.IX 1976 г.

Գ. Ե. ԳՐԻԳՈՐՅԱՆ

### ԿԱՄԱՅԱԿԱՆ ՇԱՐԺՈՒՄՆԵՐԻ ԶԳԱՅՍԿԱՆ ԿԱՐԳԱՎՈՐՈՒՄԸ

Ա. մ. փ. ո. փ. ո. լ. մ.

Փորձարարական և տեսական հետազոտությունները ցույց տվեցին, որ սոմատիկ զգացողական «հետադարձ» կապերն ունեն կարևոր նշանակություն կամայական շարժումների կազմակերպման և նրանց ճիշտ իրագործման պրոցեսում: Ըստ որում, տարբեր աստիճանի բարդության կամային շարժումների համար պահանջվում է տարբեր «քանակի» սոմատիկ-զգացողական իմպուլսներ:

### Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Янковска Э. Центральные и периферические механизмы двигательной деятельности животных. 241, М., 1960.
2. Янковска Э., Гурска Т. Центральные и периферические механизмы двигательной деятельности животных. 248, М., 1960.
3. Knapp H., Taub E., Berman A. *Exptl. Neurol.*, 7, 305, 1963.
4. Taub E., Vacon R., Berman A. J. *Comp. Physiol. Psychol.*, 59, 2, 1965.
5. Taub E., Ellman S., Berman A. *Science*, 151, 3710, 593, 1966.
6. Козорский Ю. Интегративная деятельность мозга. М., 1970.
7. Wilson D. M. In: *Neurosciences*. N. Y., 397, 1970.
8. Анохин П. К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М., 1968.
9. Асратян Э. А. *Журн. высш. нервн. деят.*, 22, 3, 1972.
10. Батуев А. С., Таиров О. П., Лиджева А. Ф. и Смирнов А. Г. Механизмы сенсорного контроля движений. 18, Курск, 1974.
11. Гамбарян Л. С. Мозг и движение. 7, Ереван, 1973.
12. Григорян Г. Е. *Изв. АН АрмССР (сер. биол.)*, 11, 10, 1958.
13. Григорян Г. Е. *ДАН АрмССР*, 31, 1, 1960.
14. Григорян Г. Е. *Журн. эксп. и клин. медицины*, 4, 3, 1962.
15. Григорян Г. Е. *Изв. АН АрмССР (сер. биол.)*, 16, 7, 1963.
16. Григорян Г. Е. *ДАН АрмССР*, 47, 4, 1968.
17. Григорян Г. Е. *Биологический журнал Армении*, 23, 1, 1970.
18. Григорян Г. Е. *Журн. эксп. и клин. медицины*, 13, 1, 1973.
19. Козловская И. Б., Овсянников А. В. Сенсорная организация движений. 131, Л., 1975.
20. Стюль Н. И. Сенсорная организация движений. 195, Л., 1975.
21. Lassek A. M. *Neuropathol., Exptl. Neurol.*, 12, 83, 1953.
22. Эвартс Э. Сенсорная организация движений. 219, Л., 1975.
23. Twitchell T. E. J. *Neurophysiol.*, 17, 239, 1954.