

ФИЗИОЛОГИЯ

Г. Е. Григорян

Функциональные перестройки при поврежденном
двигательном анализаторе

(Представлено академиком АН Армянской ССР С. К. Карапетяном 1. VIII. 1958)

Как известно из наших ранее опубликованных данных (¹⁻⁵), темп и совершенство функциональных перестроек, вызванных повреждением опорно-двигательного аппарата, нарастают в интактной нервной системе по мере онтогенетического развития животного. Установлено также, что однократная и двукратная частичная экстирпация проводящей афферентной системы двигательного анализатора (дорзальных канатиков спинного мозга) не нарушает и не препятствует возникновению функциональных перестроек (⁶). На основании полученных результатов, подтвержденных гистологическим исследованием и данных литературы (⁷⁻¹²), мы также пришли к заключению, что помимо основного коллектора кинестетической чувствительности (задних столбов) существуют и „дополнительные“ сигнальные проприоцептивные пути, рассеянные по передним и по боковым трактам спинного мозга (¹³).

В плане дальнейшей разработки вопроса морфофункциональной структуры двигательного анализатора, в частности для выяснения взаимоотношения основных и дополнительных путей мышечной чувствительности спинного мозга с корковыми афферентными нейронами двигательного анализатора, было предпринято настоящее исследование. При интерпретации полученных данных мы исходили из общеизвестного положения, что без сигнализации „снизу вверх“ не может осуществиться координированный моторный акт.

Однако в отличие от других (¹⁴⁻²⁰) функция поврежденного двигательного анализатора изучалась не у интактных животных, а на фоне функциональных перестроек, вызванных повреждением опорно-локомоторного аппарата. Такая постановка эксперимента имела целью создать условие определенного дефицита потоков нервных импульсов и порядок их распространения из периферических рабочих органов к центрам статокинетического аппарата. Имея такую искусственную физиологическую модель, мы пытались методом экстирпаций и

условных рефлексов более рельефно оттенить роль и значение отдельных звеньев морфологической структуры анализатора движений в осуществлении интрацентральных функциональных перестроек.

Опыты проводились на 25 собаках различного возраста (от 3 месяцев до 2—3 лет). Применялись различные комбинации и последовательность повреждения периферических органов движений (ампутация одной лапы, обеих лап одноименной стороны и крест-накрест) и двигательного анализатора (экстирпация моторных зон коры и удаление задних канатиков спинного мозга). После мозговых операций производилось описание клиники нарушений сензомоторной функции, а также велось фото- и кинопротоколирование динамики перестройки статической и локомоторной координации. После завершения ис-

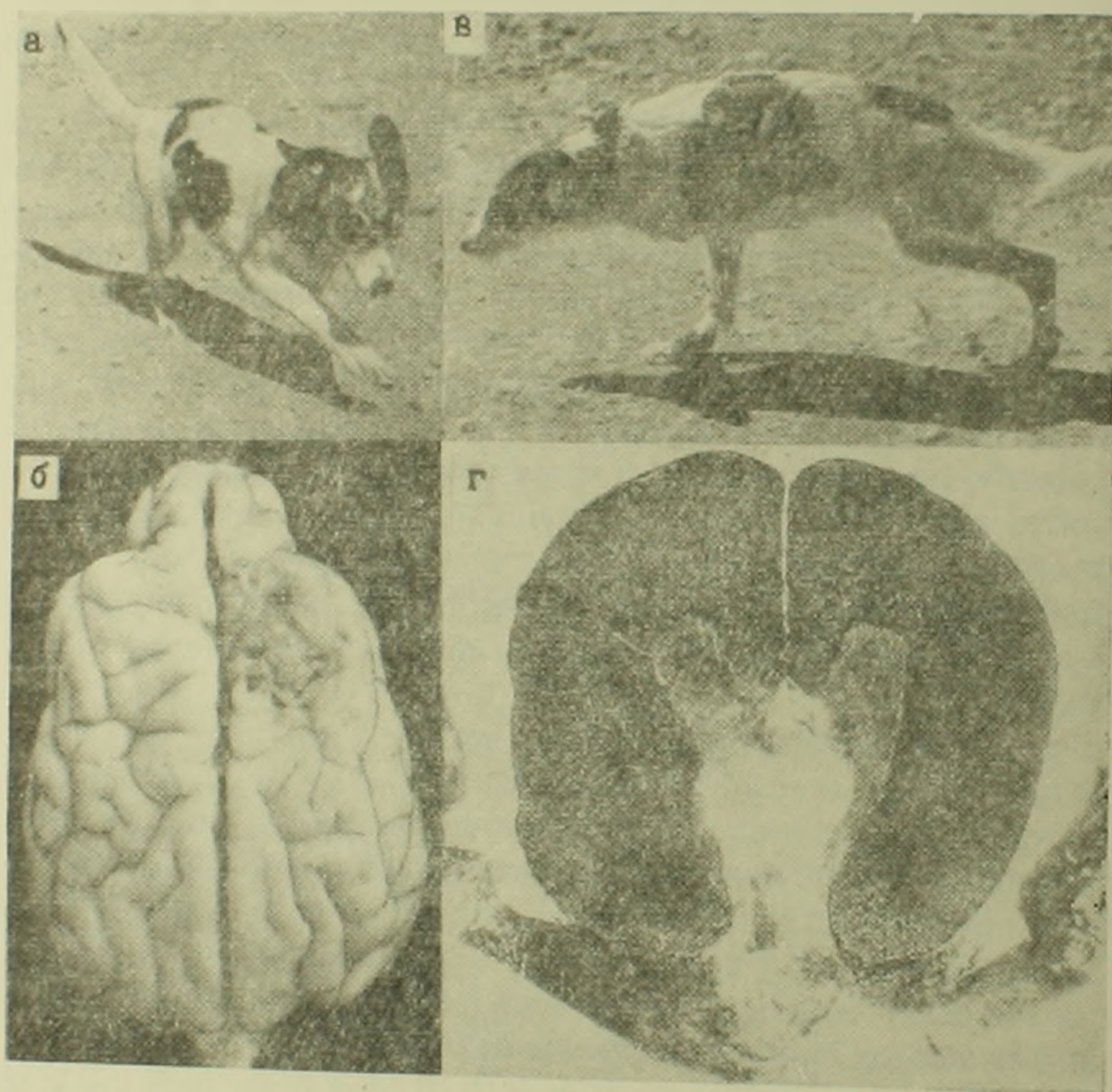


Рис. 1. а—собака № 23 (1,5—2-летнего возраста) с левосторонней ампутацией двух конечностей, на второй день после экстирпации правой моторной зоны коры; б—собака № 23, наружная поверхность головного мозга; в—собака № 23 на следующий день после удаления задних столбов спинного мозга на протяжении 20 мм; г—собака № 23, поперечный срез поврежденного спинного мозга. На препарате отсутствуют задние столбы и задние рога. Препарат окрашен по методу Вейгерта.

следования мозг каждого подопытного животного подвергался макро- и микроскопическому анализу.

В первой серии исследований (12 собак) ставилась задачей выяснить удельное значение корковых ядерных зон двигательного анализатора в функциональных перестройках, вызванных повреждением опорно-двигательного аппарата. Как известно, опыты подобного рода были проделаны еще Бете и Фишером (²¹), с целью изучения механизмов пластичности нервной системы. На трех собаках с различными типами ампутаций конечностей (одной задней лапы, обеих задних лап и две лапы крест-накрест) авторы производили экстирпацию моторной зоны коры на одном полушарии и в одном случае на двух полушариях. Во всех случаях констатировалось стремительное (в период первых послеоперационных дней) восстановление нарушенной локомоторной функции.

Однако результаты наших опытов показали, что далеко не во всех случаях имеется такая быстрая компенсация функции. У шести ампутированных собак данной серии экстирпация моторной зоны производилась с одной стороны, а у остальных — билатерально. Так, например, собака № 23 с левосторонней ампутацией обеих конечностей после по экстенсивности полной, но не глубокой экстирпации gyr. Sig. dextra и частично gyr. Cor. dextra на следующий день могла самостоятельно приподыматься на двух лапах и передвигаться (фиг. 1а,б). Первые пробы ходьбы отличались резким нарушением равновесия и координации. Но после нескольких таких „проб и ошибок“ животное стало относительно лучше передвигаться. Однако наряду с быстрой перестройкой в сфере грубой локомоторной биомеханики на много отставала другая сторона локомоции — ее совершенство, для восстановления которой потребовалось от 5 до 7 дней.

У другой собаки № 33 с левосторонней ампутацией передней и задней конечностей была произведена одномоментная полная экстирпация gyr. Sigm. dextra et sinistra и частично кожного анализатора. Спустя 2,5—3 недели после операции наблюдались первые попытки передвижения на двух конечностях, которые отличались, однако, резким нарушением координации движения и равновесия тела в сторону ампутированных конечностей. Более или менее совершенная ходьба наступила спустя 2,5 месяца после мозговой операции (фиг. 2б).

Во второй серии опытов (5 собак) производилась частичная экстирпация дорзальных канатиков спинного мозга у животных первой серии. Опыты показали, что если предварительное повреждение корковой ядерной зоны двигательного анализатора произведено частично, то последующее разрушение его проводящих путей приводит к незначительной и кратковременной декомпенсации функции. Как взрослые собаки, так и щенки сохраняют способность к уравниванию тела в пространстве и к локомоции, как только выходят из наркотического состояния. При этом отмечается лишь некоторое уси-

ление динамической атаксии в задних конечностях. Но если удаление задних столбов производится у собак, у которых мотормные области коры повреждены полностью, то в результате мы имеем более резкую и длительную декомпенсацию статокинетической координации.

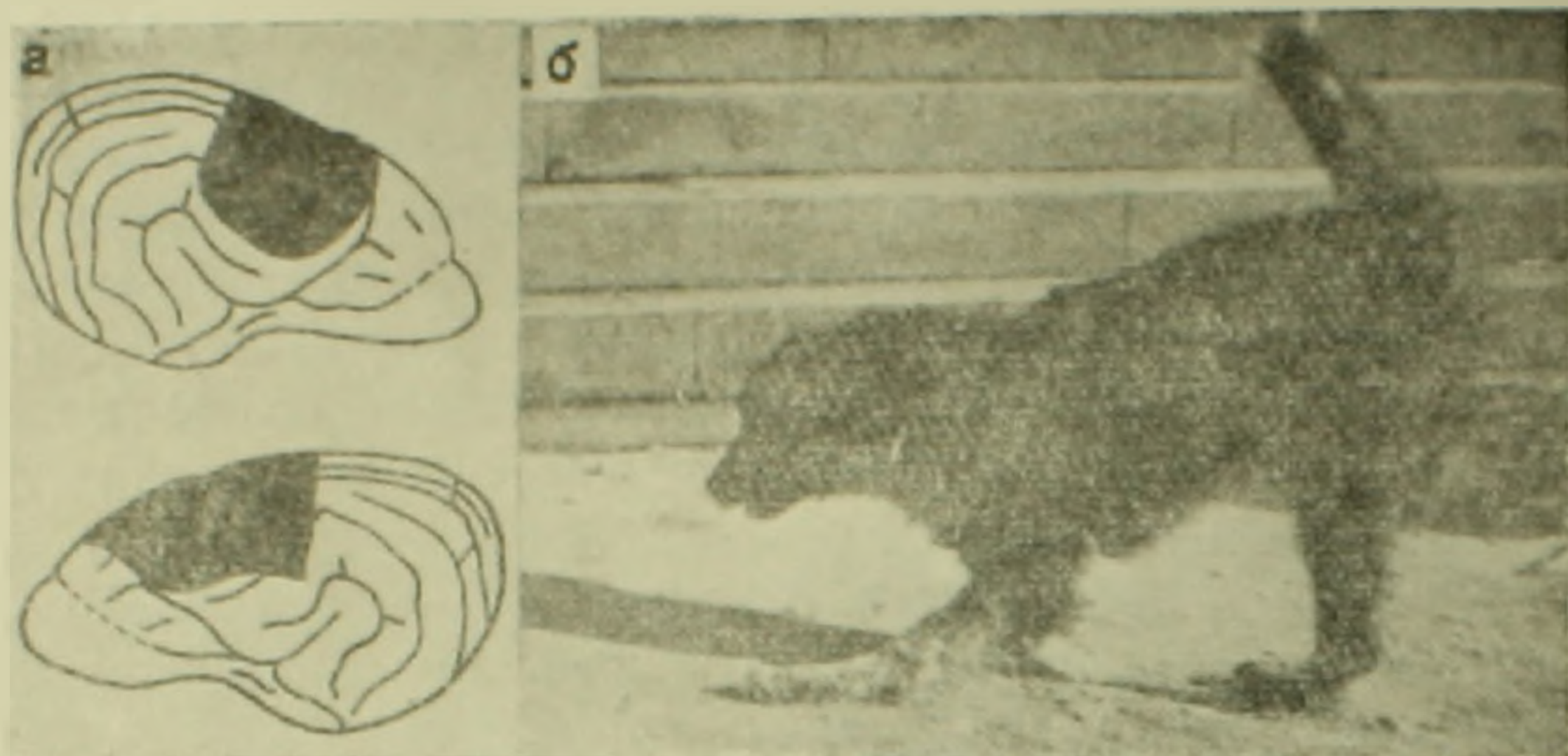


Рис. 2. а—собака № 33, наружная поверхность правого и левого полушария мозга. Черные пятна показывают поврежденный участок коры; б—собака № 33, спустя 3 недели после одномоментной билатеральной экстирпации моторной области.

Так, у собаки № 33 с ампутацией двух конечностей и с билатеральной полной экстирпацией моторных и частично кожных областей после совершенной перестройки функции (спустя 6 месяцев) производилось удаление дорзальных канатиков в области Th₅₋₆₋₇ сегментов. Грубая локомоция с резким нарушением координации была констатирована на 2—3-й день после операции, однако потребовалось свыше одного месяца для компенсации утраченной совершенной локомоторной деятельности. Макроскопическое исследование головного мозга показало полное разрушение полей 4 и 6 [по карте Гурьевича и Быховской (²²)] и почти полное отсутствие серого вещества в глубине борозд, а также частичное повреждение полей 1—2—3 (фиг. 2а). Микроскопический анализ поврежденного спинного мозга показал полное отсутствие задних столбов.

В другом случае, у собаки № 23 с неполной экстирпацией моторной области коры больших полушарий были удалены задние столбы в области Th₆₋₇ сегментов. На следующий день после операции отмечалось только незначительное усиление атаксии в задней конечности. Однако способность к локомоторному акту сохранялась (фиг. 1в). Микроскопическим анализом спинного мозга обнаружено полное отсутствие задних столбов (фиг. 1г).

Аналогичные результаты были получены и в третьей серии опытов (7 собак) при произведении комбинированного повреждения двигательного анализатора в обратной последовательности.

В четвертой серии опытов (6 собак) изучались некоторые стороны механизмов функциональных перестроек при повреждении опорно-локомоторного аппарата. С этой целью у собаки № 42 после выработки и упрочения двигательных электрооборонительных тонических условных рефлексов с левой задней конечности производилась экстирпация правой моторной области коры. На следующий день после операции животное могло свободно передвигаться с помощью че-

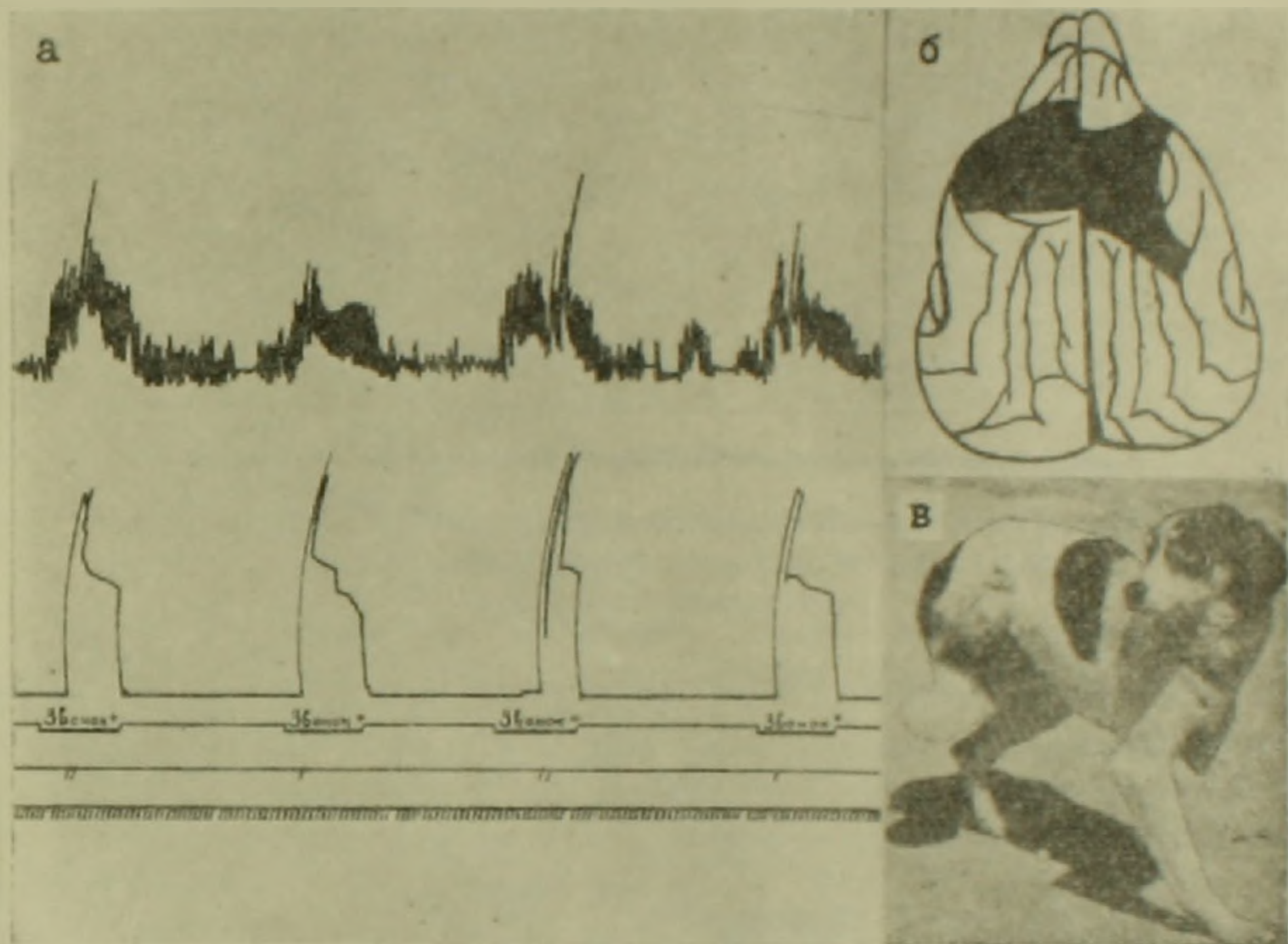


Рис. 3. а —собака № 42, двигательные электрооборонительные условные рефлексы с левой задней конечности после экстирпации правой моторной зоны; б—собака № 42, наружная поверхность головного мозга; в—собака № 42 (2-летнего возраста) с правосторонней экстирпацией моторной области, на следующий день после перекрестной ампутации конечностей.

тырех конечностей. Однако наглядно выступали некоторые известные симптомы, указывающие на понижение кожно-мышечной чувствительности. Зрение на левый глаз отсутствовало. В течение двух недель после операции все попытки восстановить (139 подкреплений) утраченные условные рефлексы не увенчались успехом (фиг. 3а). В последний день второй недели была произведена перекрестная ампутация левой передней и правой задней конечностей. Функциональная перестройка в статокинетической координации наступила „моментально“, как только животное освободилось от наркоза (фиг. 3в). В дальнейшем нам удавалось выработать условные рефлексы, применив около 300 подкреплений (фиг. 4а). Спустя 40 дней после ампутации

удалялась левая моторная зона. На следующий день собака могла самостоятельно вставать и передвигаться с помощью двух лап (фиг. 4 б). Однако первые пробы ходьбы были неуклюжие с нарушением равновесия. Но через несколько таких попыток животное стало более правильно ориентироваться в пространстве и намного устойчивее пере-

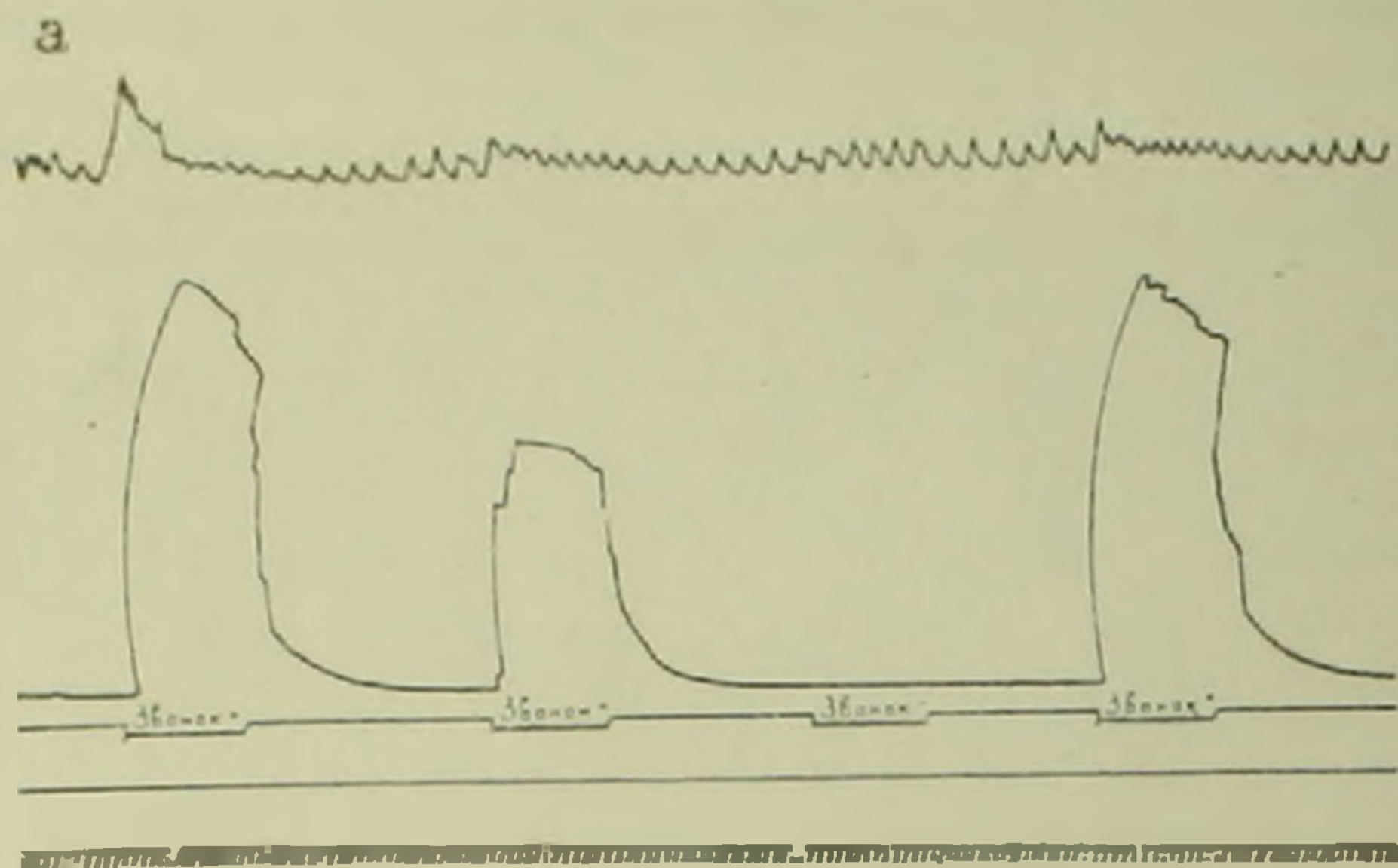


Рис. 4 а. Собака № 42, восстановление двигательных условных рефлексов после правосторонней экстирпации ядра двигательного анализатора.

двигаться. Проверка условных рефлексов в этот же день дала нулевой эффект. Применение 10-кратного подкрепления не дало положительного результата. Спустя 3 дня после второй экстирпации появилась более совершенная локомоция, хотя по части условных ре-



Рис. 4 б. Собака № 24, на следующий день после левосторонней (второй) экстирпации двигательной области коры.

флексов (22 подкрепления) снова констатировалась условная арефлексия. Макроскопическим анализом обнаружено полное и глубокое удаление gyr. Crus. ant., post. dextra. с сохранением незначительного участка колена gyr. Sigm., полное удаление gyr. Crus. ant. sin. и полное разрушение области Sulcus Crus., с сохранением задней половины gyr. Crus. post. sin. (фиг. 3 б). Аналогичные результаты были получены и на остальных животных данной серии.

Таким образом, в условиях как частичного, так и полного повреждения корковых ядерных образований двигательного анализатора в комбинации с полным сегментарным разрушением проводящей афферентной системы (задних столбов) возможны интрацентральные функциональные перестройки в статокинетической координации. Целость отмеченных отделов двигательного анализатора не является аб-

солютно необходимой для осуществления указанной перестройки. Однако она необходима для обеспечения более совершенной функциональной компенсации.

Анализ данных, полученных в 1—2—3-й серии опытов, дает основание полагать, что имеет место анатомо-функциональное взаимоотношение не только дорзальных канатиков с ядром и рассеянными элементами коры двигательного анализатора, но и дополнительных путей с ядром и рассеянными элементами коры.

Интрацентральные перестройки в сфере локомоторной биомеханики могут быть осуществлены и в том случае, когда еще утрачены и не могут быть восстановлены ранее выработанные локальные двигательно-оборонительные рефлексy.

Институт физиологии
Академии наук Армянской ССР

Գ. Ե. ԳՐԻԳՈՐՅԱՆ

Ֆունկցիոնալ վերականգնումները զնաոված շարժողական տեղիզությունի պայմաններում

Այս աշխատության մեջ ուսումնասիրվել է շարժողական անալիզատորի տարրեր հատվածների (ոդոնդեզի հեռի սյուների և գլխուղեղի կեզևի կորիզային շրջանների) դերը ֆունկցիոնալ վերականգնման գործում:

Այս նպատակով փորձի ենթակա ավելի քան 25 տարրեր հասակի շների մոտ կատարվել է շարժողական ծայրային ապարատի վնասում՝ անդամահատվել է մեկ վերջավորությունը և երկու վերջավորությունները խաչաձև կամ միակողմանի դասավորված: Այսպիսի միջամտությունը առաջ է բերում կենդանու ստատոկինետիկ համակարգության մեջ համապատասխան ֆունկցիոնալ տեղաշարժ և սրի ֆոնի վրա էլ հետազոտվել է վնասված շարժողական անալիզատորի ֆունկցիան:

Արդյունքները ցույց տվեցին, որ շարժողական անալիզատորի ինչպես մասնակի, այնպես էլ լրիվ վնասման պայմաններում հնարավոր են ֆունկցիոնալ վերականգնումները, ըստ որում, վերականգնման արագությունը և կատարելագործման աստիճանը կախված են մի շարք գործոններից: Այսպես օրինակ, որքան ծավալուն և խորն է շարժողական անալիզատորի կեղևային հատվածի վնասման աստիճանը, այնքան ավելի ժանր են հետևանքները և պահանջվում է ավելի երկար ժամանակ ֆունկցիաների վերականգնման համար: Այնուհետև եթե անդամահատված է մեկ վերջավորությունը, ապա ֆունկցիայի վերականգնումը տեղի է ունենում անհամեմատ արագ, քան երկու վերջավորությունների անդամահատման դեպքում, այսինքն նշանակություն ունի և շարժողական ծայրային ապարատի վնասման աստիճանը:

Պայմանական ռեֆլեքսների, անդամահատման երևույթի և գլխուղեղի կեզևի շարժողական շրջանների միաժամանակյա ուսումնասիրությունները ցույց տվեցին, որ միջկենտրոնային ֆունկցիոնալ վերականգնումները կարող են տեղի ունենալ և այն դեպքում, երբ դեռ չեն վերականգնված պայմանական շարժիչ ռեֆլեքսները:

ЛИТЕРАТУРА—ԴՐԱՎԱՆՈՒԹՅՈՒՆ

¹ Г. Е. Григорян, Второе совещание, посвященное компенсаторным приспособлениям при органических поражениях центральной нервной системы (тезисы

докладов), Ереван, 1956. ² Г. Е. Григорян, „Известия АН АрмССР“ (сер. биол.), т. 10, № 3 (1957). ³ Л. С. Гамбарян и Г. Е. Григорян, ДАН СССР, т. 117, № 3 (1957). ⁴ Г. Е. Григорян, „Известия АН АрмССР“ (сер. биол.), т. 11, № 4 (1958). ⁵ П. А. Маркарян, Л. С. Гамбарян Г. Е. Григорян, „Известия АН АрмССР“ (сер. биол.), т. 11, № 8 (1958). ⁶ Г. Е. Григорян, „Известия АН АрмССР“ (сер. биол.), т. 10, № 8 (1957). ⁷ Л. С. Гамбарян, Das Deutsche Gesundheitswesen, Heft 49, 1957, Berlin. ⁸ Бродал и Вальберг, Archives of Neurology and Psychiatry, Vol. 68, № 6, 1952. ⁹ Бродал и Канада, Journal Neurophysiology, Vol. 16, № 6, 1953. ¹⁰ Морин, Am. J. Physiology, Vol. 172, № 2, 1953. ¹¹ Гарднер и Морин, Am. J. Physiology, Vol. 174, № 1, 1953. ¹² Гарднер и Морин, Am. J. Physiology, Vol. 189, № 1, 1957. ¹³ Г. Е. Григорян, „Известия АН АрмССР“ (сер. биол.), т. 11, № 10 (1958). ¹⁴ В. М. Бехтерев, Основы учения о функциях мозга, вып. 6, 1906. ¹⁵ В. П. Протопопов, О сочетательной двигательной реакции на звуковые раздражения, Дисс. 1909. ¹⁶ Н. И. Красногорский, О процессе задерживания и о локализации кожного и двигательного анализаторов в коре больших полушарий у собак, Дисс. 1911. ¹⁷ Э. А. Асратян, Физиология центральной нервной системы, М. 1953. ¹⁸ П. К. Анохин, Архив биологических наук, т. 61, вып. 3, 1941. ¹⁹ Н. С. Розенталь, „Физиологический журнал СССР“, т. 24, вып. 1—2, 1938. ²⁰ О. С. Адрианов, „Журнал высшей нервной деятельности“, т. 2, вып. 3, 1952. ²¹ Бетте и Фишер, Handb. d. norm. und path. Physiol., Bd. 15, № 2, 1931. ²² М. О. Гурьевич и Г. Х. Быховская, „Медико-биологический журнал“, в. 3, 1927.

