

Т. Г. Урганджян

Новые данные по корковому переключению у щенков и собак при различных повреждениях проводящих систем спинного мозга

(Представлено Л. А. Орбели 18. III. 1956)

Основоположником русской физиологической школы И. М. Сеченовым (1867), а в дальнейшем известным немецким физиологом Гольцем (1869) было показано, что одно и то же раздражение одной и той же лапы лягушки может вызвать сгибание конечности, если она разогнута, и разгибание, если она согнута.

Закономерность, открытая Сеченовым и получившая впоследствии обозначение „переключения“, нашла свое подтверждение и всестороннее исследование в работах многих ученых, в особенности в работах Магнуса (Magnus, 1909).

Исследованиями И. П. Павлова (1) и его сотрудников показано, что от текущего функционального состояния центральной нервной системы зависит не только безусловно рефлекторная деятельность, но в еще большей степени условно рефлекторная деятельность организма, обеспечивающая тонкое и точное приспособление к условиям среды.

Развивая идеи И. П. Павлова о корковом переключении и основываясь на фактах, полученных впервые в лаборатории И. П. Павлова, Э. А. Асратян (2) со своими сотрудниками представил довольно богатый материал, расширивший наши представления по этому вопросу.

В дальнейшем, работами других авторов показано, что благодаря принципу переключения в условно рефлекторной деятельности неизмеримо расширяется и уточняется приспособительная деятельность организма. В этом направлении значительные работы были сделаны в лабораториях Л. А. Орбели (3, 4, 5) и П. К. Анохина (6). Включившись в разработку вопросов коркового переключения мы задались целью изучить указанную закономерность в онтогенетическом аспекте.

В известной нам литературе мы не нашли работ по щенкам, по-

священных корковому переключению в условно рефлекторной деятельности.

В нашей работе корковое переключение изучалось в форме переключения условно рефлекторной деятельности с одной задней конечности на другую. При этом опыты ставились как на щенках, так и на взрослых собаках в условиях нормы и патологии (т. е. оперативного повреждения различных отделов проводящих путей спинного мозга).

Переключателем в наших опытах являлись манжеты от электродов и приборчики для регистрации движения лапы, перемещаемые с одной конечности на другую. Этот способ исследования, „принципа переключения в условно рефлекторной деятельности“, нами был использован еще и потому, что он, наряду с корковым переключением, позволил судить и о деятельности кожного анализатора.

В наших исследованиях, проведенных на 3 щенках и 3 взрослых собаках, электрооборонительные двигательные условные рефлексы вырабатывались по щадящей двигательно-оборонительной методике Петропавловского. С помощью этой методики нам удалось выработать хорошо выраженные прочные тонические защитные двигательные условные рефлексы. Изолированное действие условного раздражителя продолжалось 15 сек. Безусловный раздражитель (электрический ток) включался в систему через 2—3 сек. после действия условного раздражителя. Порядок условных раздражителей и интервал между ними были разными. У всех подопытных животных положительные условные рефлексы образовались на акустические (сильный звонок), на оптические (свет) и на кожно-механические (касалка) раздражители с одновременной регистрацией дыхания.

Дифференцировочным раздражителем служил слабый звонок. В целях вызова травмы спинного мозга применялась операция—перерезка передней и задней половин спинного мозга на разных уровнях. Указанная операция производилась по ранее описанному нами способу. Электрооборонительные условные рефлексы вырабатывались с задних левых конечностей. У всех щенков и собак до хирургического повреждения спинного мозга были выработаны четкие и прочно выраженные электрооборонительные положительные и отрицательные условные рефлексы с левой задней лапы. После достаточного упрочения условных рефлексов у щенка Красавица в опыте № 8 от 28. VII. 1955 г. впервые манжеты от электродов и прибора для регистрации движения лапы были прикреплены к правой задней лапе вместо обычно левой, т. е. к лапе, с которой никогда не вырабатывался условный рефлекс. Как видно из приведенной кривой (рис. 1), на положительные и отрицательные сигналы и системы щенков без предварительной выработки давал четко выраженные тонические условные электрооборонительные рефлексы с правой задней лапы. Через несколько обычных опытов манжеты от электродов и прибора для регистрации движения лапы вновь были прикреплены к правой задней лапе вместо левой. В этом опыте также (опыт № 10 от 2. VIII. 1955) получили четко выраженные ус-

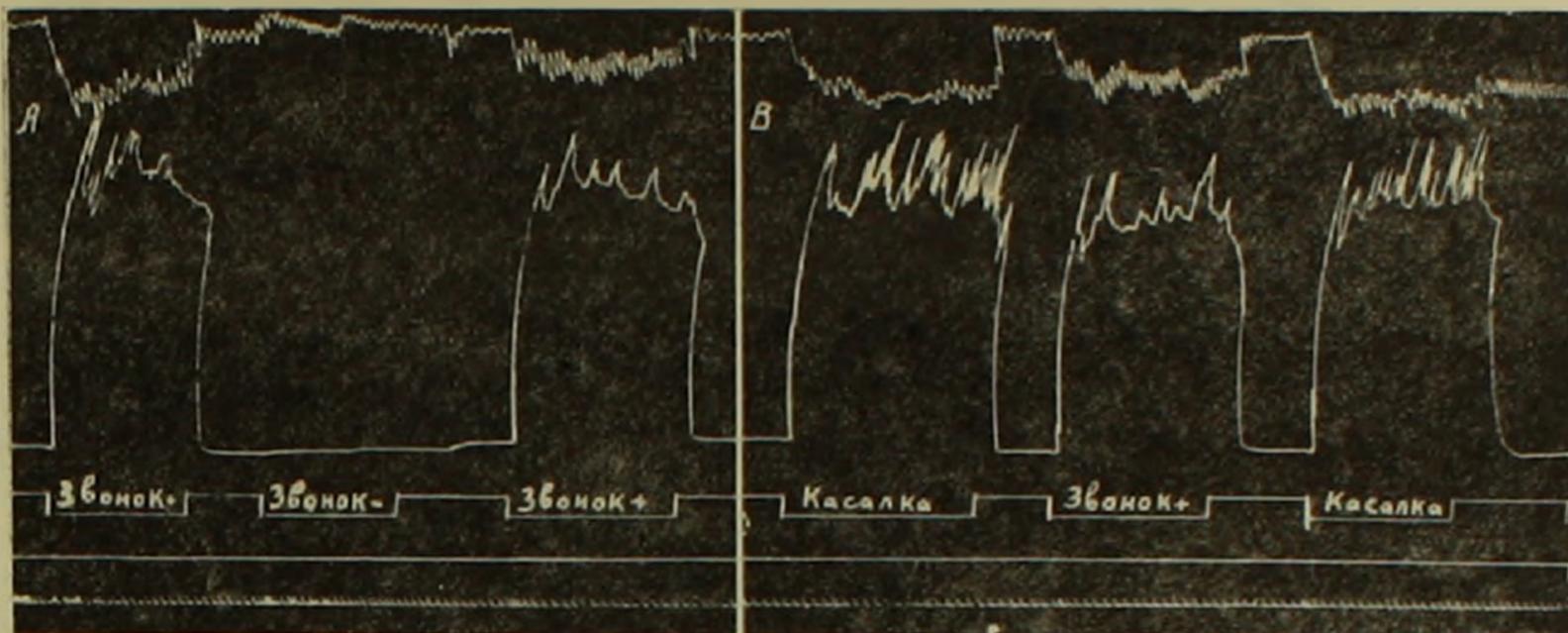


Рис. 1. Щенок Красавица. 28.VII.1955 г. Опыт 8. Электрооборонительные условные рефлексy. А — манжетки от электродов и прибора для регистрации движения лапы прикреплены к левой задней лапе; В — манжетки от электродов и прибора для регистрации движения лапы прикреплены к правой задней лапе, вместо обычной левой.

Обозначения сверху вниз: запись дыхательных движений, запись двигательной реакции, отметка условного раздражителя, отметка безусловного раздражителя, отметка времени (деление равно 1 сек). Знак плюс означает положительный раздражитель, знак минус — отрицательный.

ловные двигательные защитные рефлексy с правой задней лапы. Следует отметить, что в дальнейшем, даже в одном и том же опыте, перемещение манжетки и электродов с одной лапы на другую всегда приводило к переключению — щенок сгибал ту конечность, на которой были прикреплены манжетки.

Таким образом, данные, полученные у щенка Красавица, нам дают право заключить, что описанная форма переключения в условно рефлекторной деятельности имеет место не только у взрослых собак, что наблюдали Я. М. Прессман (7) (1939) и Л. С. Гамбарян (8) (1952), но и у щенков.

У другого щенка Умница, у которого были выработаны прочные условные рефлексy, корковое переключение изучалось после перерезки передней половины спинного мозга на уровне V грудного позвонка. У третьего щенка Овчарка перерезка передней половины спинного мозга была произведена без предварительной выработки электрооборонительных двигательных условных рефлексов. У этих щенков Овчарка и Умница операция привела к сенсорным, вегетативным и моторным нарушениям. Эти нарушения функции при нормальном течении процесса заживления операционной раны проходили в течение 10—12 дней. У щенка Умница в стадии восстановления локомоции был поставлен первый опыт для оценки состояния ранее выработанных двигательных условных рефлексов. У щенка Овчарка в процессе восстановления акта стояния и ходьбы была начата выработка защитных двигательных условных рефлексов. Как показали наши исследования, электрооборонительные условные рефлексy восста-

навливаются и вырабатываются во всяком случае, как правило, задолго до возникновения и развития опорных и локомоторных функций пораженных конечностей. Эти данные являются новым веским доказательством правильности положения Э. А. Асратяна (2), о роли условно рефлекторной деятельности коры больших полушарий головного мозга в процессе восстановления функций, нарушенных в результате оперативного повреждения центральной нервной системы. Продолжая работы с этими щенками, нам удалось у них выработать и восстановить четкие, прочно выраженные положительные и нулевые отрицательные условные рефлексы с задней левой конечности.

У щенка Овчарка в опыте 20 от 8. VII. 1955 г., а у щенка Умница в опыте 23 от 6. IX. 1955 г. впервые манжеты от электродов и прибора для регистрации движения лапы были прикреплены к правой задней лапе вместо обычно левой, т. е. к лапе, с которой никогда раньше не вырабатывался условный рефлекс. Как показали наши исследования в первый же день, с первого же раза, в ответ на условные сигналы оба щенок поднимали правую заднюю лапу вместо левой, т. е. произошло переключение в условно рефлекторной деятельности (рис. 2). Подобные же данные были получены и в последующих опытах.

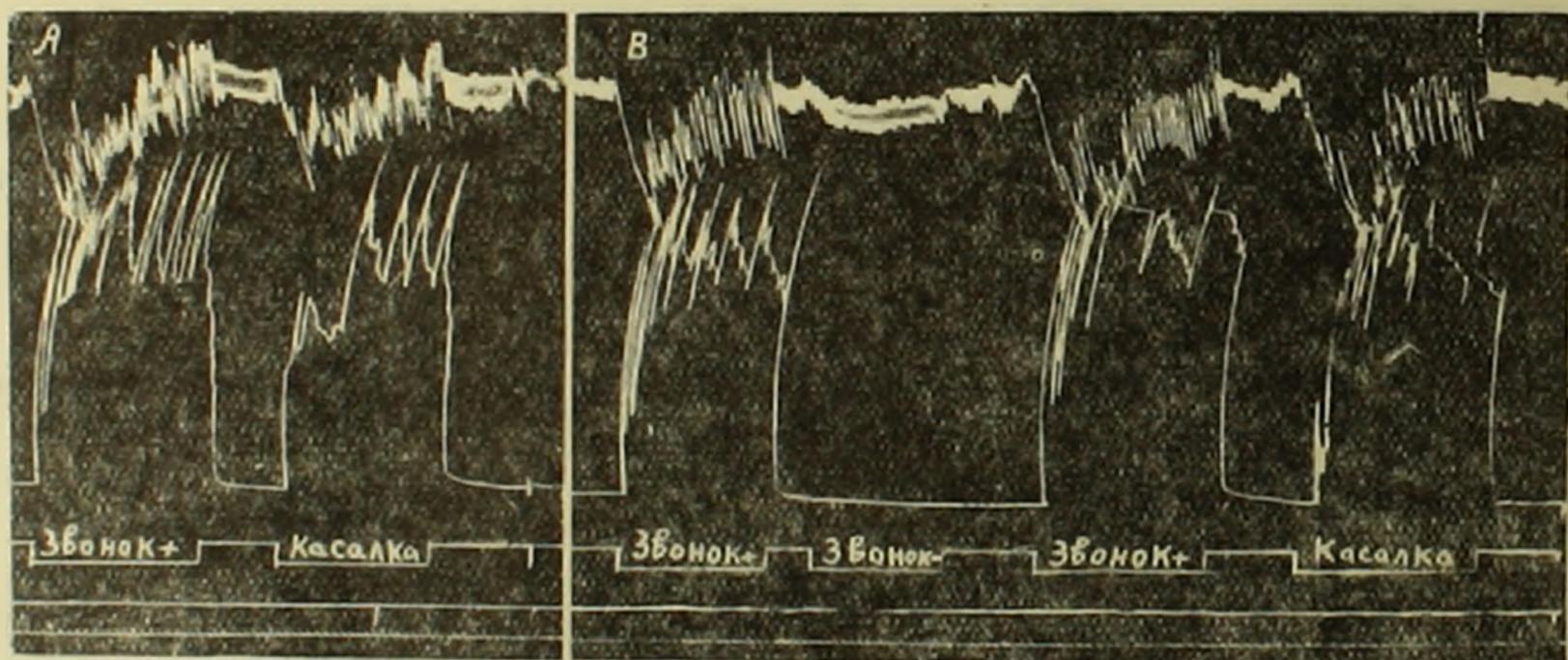


Рис. 2. Щенок Овчарка. 8.VII.55 г. Опыт 20. Электрооборонительные условные рефлексы. А — манжеты от электродов и прибора для регистрации движения лапы прикреплены к левой задней лапе; В — манжеты от электродов и прибора для регистрации движения лапы прикреплены к правой задней лапе, вместо обычно левой.

(Обозначения см. на рис. 1.)

В отдельных опытах манжеты от электродов и прибора для регистрации движения лапы прикреплялись к левой задней лапе, в середине опыта они были перемещены к правой задней лапе, и в этом случае (опыт 27 от 10. VII. 1955 г. — Овчарка и опыт 14 от 8. VIII. 1955 г. — Умница), как и во всех последующих опытах, мы неизменно наблюдали одну и ту же картину. Овчарка и Умница давали четкие, хорошо выраженные условные рефлексы с той лапы, на которой

находились манжетки. Эти данные указывают на то, что, несмотря на произведенную нами операцию, кора головного мозга осуществляет механизм коркового переключения, следовательно, есть основание утверждать, что при указанном разобщении интрацентральных путей сохраняется корковая локализация кожных раздражений.

Таким образом, на основании полученных данных можно заключить, что переключение путей в условно рефлекторной деятельности, с одной задней лапы на другую, в связи с перемещением манжетки, имеет место не только у взрослых животных, но и у щенков как в норме, так и при повреждении спинного мозга.

Получив описанные данные, мы далее провели опыты с целью изучения особенностей коркового переключения у взрослых собак при одновременной двусторонней перерезке передней и задней половины спинного мозга на разных уровнях. Как показали наши исследования, перемещение манжеток от электродов и приборчика для регистрации движения лапы с одной лапы на другую всегда приводило к тому, что животные на условные сигналы реагировали той конечностью, на которой находилась манжетка. Опыты проводились на 3 взрослых собаках. У собаки Желтая в опыте 25 от 13. VIII. 1955 г. впервые манжетки от электродов и приборчика для регистрации движения лапы прикреплены к правой задней лапе вместо обычно левой, т. е. к лапе, с которой никогда не вырабатывался условный рефлекс. Как видно из приведенной кривой (рис. 3), на все сигналы системы ус-

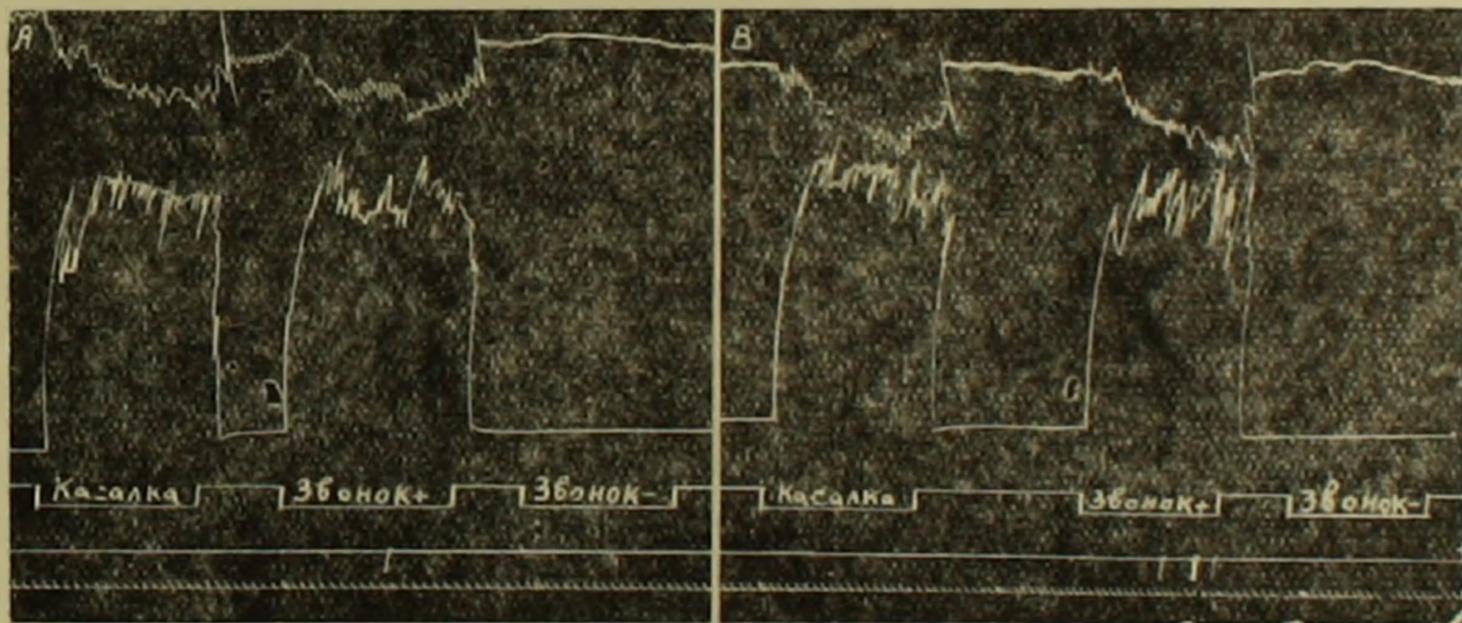


Рис. 3. Собака Желтая. 13. VIII. 55 г. Опыт 25. Электрооборонительные условные рефлексы. А — манжетки от электродов и прибора для регистрации движения лапы прикреплены к левой задней лапе; В — манжетки от электродов и прибора для регистрации движения лапы прикреплены к правой задней лапе, вместо обычно левой.

(Обозначения см. на рис. 1).

ловных раздражителей собака без предварительной выработки поднимала правую заднюю лапу. Через несколько обычных опытов в опыте 31 от 24. VIII. 1955 г. после дачи 2—3 раздражителей манжетки вновь были прикреплены к правой задней лапе. В указанном опыте

перемещение манжеток привело к переключению — эффект получился с той лапы, на которой находилась манжетка.

В опытах с Каштанкой в ответ на перемещение манжеток мы получили такую же реакцию.

Во всех вышеприведенных опытах решающую роль в осуществлении переключения путей в условно рефлекторной деятельности играли манжетки от электродов и прибора для регистрации движения лапы. У третьей собаки Севук с левой задней лапы были выработаны условные электрооборонительные рефлексы на касалку и звонок. Дифференцировочным раздражителем служил слабый звонок. После того, как компенсировались нарушенные функции и были восстановлены условные рефлексы мы приступили к изучению коркового переключения.

После многократных применений и упрочения условных рефлексов с левой задней лапы в опыте 60 от 14. VII. 1955 г. манжетка и прибор для регистрации движения лапы были перенесены на правую заднюю лапу. У указанной собаки перемещение манжеток не привело к переключению с места. Собака, как раньше, на условные сигналы ответила подъемом левой задней лапы. Однако следует указать, что она была в очень возбужденном состоянии и все время левую заднюю лапу держала в согнутом положении. При применении дифференцировки она всегда опускала лапу. Следует отметить, что Баклаваджян (1955), изучавший переключение у собак, отмечает, что ему не удалось у интактных собак получить с места переключения. Расхождение своих данных с данными Прессмана (1939) и Гамбаряна (1953) Баклаваджян связывает с типологическими особенностями, задолбленностью условных рефлексов. Мы думаем, что это связано с инертностью нервных процессов. Не получив у нашей собаки переключения с места, мы решили несколько иным путем добиться переключения. С этой целью нам пришлось у этой собаки произвести выработку условных рефлексов с правой лапы. Когда условные рефлексы с правой задней лапы были выработаны, перемещение манжеток с одной лапы на другую приводило к тому, что эффект получался с той лапы, на которой находились манжетки.

Таким образом, данные, полученные у щенков и взрослых собак с органическими поражениями центральной нервной системы, дают нам основание заключить, что переключателем путей в условно рефлекторной деятельности явились манжетки электродов и прибора для регистрации движения лапы. Экстероцептивные импульсы с поверхности лапы, связанные с прикреплением манжетки и прибора, были достаточны для того, чтобы вызывать переключение путей, чтобы направить условные импульсы по новому маршруту.

Данные с перемещением манжеток позволяют утверждать, что у щенков и собак, как в норме, так и после произведенной спинальной операции, не нарушается корковая локализация кожных раздражений. На основании полученных данных можно считать, принцип переключе-

чения имеет место не только в деятельности нервной системы взрослых, нормальных собак, но и у щенков. Нет сомнения, что благодаря возможности „переключения“ эти специфические особенности корковой деятельности становятся физиологически более совершенными, значительно увеличивается способность организма к точному и тонкому приспособлению даже при комбинированных органических повреждениях центральной нервной системы. Данные, полученные при помощи „переключения“, дают нам возможность более близко подойти к выявлению механизма процесса компенсаторной приспособляемости поврежденного организма.

Эти данные в некоторой степени дают представление о динамической локализации проводящих путей в спинном мозгу (Э. А. Асратян, 1953, Урганджян, 1955).

Институт физиологии Академии наук
Армянской ССР

Տ. Գ. ՈՒՐԱՆՔԱՆ

Նոր տվյալներ թուլաների և շների մոտ ողնուղեղի հաղորդակից սխտեմների խանգարումներից հետո կեղևային փոխարկման մասին

Ինչպես այժմ թուլաների մոտ, ինչպես նորմալում, այնպես էլ ողնուղեղի հաղորդակից սխտեմների խանգարումներից հետո պայմանական սեֆելիտոր փոխարկման վերաբերյալ չկան հետազոտություններ:

Կոմպենսատոր հարմարողականության մեխանիզմի պարզարանման համար կարևոր նշանակություն ունի կեղևային փոխարկման ուսումնասիրությունները ֆունկցիաների վերականգնման գինամիկալում:

Հաշվի առնելով այս հանգամանքը, մեր առաջին գրեցինք թուլաների և շների մոտ ուսումնասիրել պայմանական սեֆելիտոր փոխարկումը ողնուղեղի տարրեր հաղորդակից սխտեմների խանգարումներից հետո:

Մեր փորձերում որպես փոխարկիչ հանդիսացել են էլեկտրոդները և մանժետկան:

Ստացված փորձնական արդյունքների տվյալների հիման վրա գալիս ենք հետևյալ կորակացություններին:

Թուլաների մոտ, ինչպես նորմալում, այնպես էլ ողնուղեղի առաջնային կեսի հատումից, իսկ հասուն շների մոտ ողնուղեղի առաջնային և հետին կեսերի (առաջնայինը 5-րդ կրծքային, իսկ հետինը՝ 12-րդ կրծքային ողների սահմաններում) միաժամանակյա հատումից հետո, երբ փոխարկիչները փոխադրում են հետին այն վերջույթը, որից նախորդը մշակված չէր պայմանական սեֆելիտներ, անմիջապես ստացվում է արտահայտված պայմանական էֆելիտ: Ստացված պայմանական սեֆելիտները (դրական և բացասական) ոչնչով չեն տարրերվում, այն պայմանական սեֆելիտներից, որոնք մշակվել էին մյուս հետին վերջույթից:

ЛИТЕРАТУРА — ԳՐԱԿԱՆՈՒԹՅՈՒՆ

- ¹ И. П. Павлов, Полное собр. соч., том III, 1951. ² Э. А. Асратян, Физиология центральной нервной системы. М., 1953. ³ Э. Г. Вацуро, Условно рефлекторная установка и влияние ее на течение условных рефлексов. Труды ин-та эволюц. фиол. и патологии высшей нервной деятельности им. акад. И. П. Павлова, 1947 (а)
⁴ М. С. Алексеева, О явлениях переключения в высшей нервной деятельности. Труды физ. лаборатории им. И. П. Павлова, т. XVI, 1949. ⁵ М. С. Алексеева, О явлениях переключения в анализаторных системах животного. Физ. журнал СССР, т. 3, в. 5, 1951. ⁶ И. И. Лаптев, сборн. „Проблемы высшей нервной деятельности“, 1949, стр. 461. ⁷ Я. И. Прессман, 1939. Цит. по Асратяну. ⁸ Л. С. Галбарян, Условные рефлексы у собак после высокой перерезки задних столбов спинного мозга, Е. 1953.