

Т. Н. НЕСМЕЯНОВА и Н. М. ШАМАРИНА

**К ВОПРОСУ О ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ИЗМЕНЕНИЯХ
РЕФЛЕКТОРНЫХ РЕАКЦИЙ СПИННОГО МОЗГА**

(Представлено академиком Л. А. Орбели 29 III 1954)

Возможность изменения рефлекторных реакций перерезанного спинного мозга у собак и критика взглядов американских исследователей⁽¹⁾ на это изменение, как на условный рефлекс, рассмотрена была нами в предыдущей работе⁽²⁾. Ввиду важности вопроса, как в теоретическом отношении, так и для клиники, мы сочли нужным продолжить его экспериментальное исследование на хронических спинальных животных, так как методика острых опытов, которой мы пользовались раньше, имела ряд слабых сторон. В них не исключались последствия операционной травмы и спинального шока, а также по условиям опыта, неизбежно было перераздражение, что не могло не отразиться на полученных результатах. Примененное нами исследование этого вопроса на хронических спинальных собаках позволило исключить указанные недостатки.

В настоящей работе представлен материал, освещающий вопрос о возможности получения неадекватной определенному рецептивному полю двигательной реакции у хронических спинальных собак при одновременном раздражении двух рецептивных полей, а также при раздражении одного рецептивного поля. Для работы брались собаки в возрасте около 2 лет. Подготовка заключалась в перерезке спинного мозга в области нижних грудных позвонков за 1,5—2 месяца до начала работы. Наличие неадекватной двигательной рефлекторной реакции устанавливалось после длительного раздражения двух рецептивных полей соответствующих сегментов периферического отрезка спинного мозга, например, кожи стопы задней лапы и кончика хвоста, или, в случае раздражения одного рецептивного поля, после длительного раздражения кожи одного органа, например, хвоста. Неадекватную двигательную реакцию, например движение задней лапы, получающееся в ответ на раздражение хвоста, мы будем называть атипической реакцией.

Опыт проводился следующим образом. Раздражение длительностью 0,4—0,5 сек., производилось током, от индукционной катушки. В опытах с сочетанным раздражением сначала наносились два удара в хвост, с интервалом между ними в 0,5 сек., затем, совпадающие удары в хвост и лапу. Такие группы раздражений давались последовательно с интервалом в 1,5 мин., обычно по 25 групп за опыт. При раздражении одного органа вместо трех стимулов наносился один. Опыты ставились каждый день или через день. Производилась пневматическая регистрация движения задних конечностей и хвоста. Предварительно в каждом случае проводилось контрольное раздражение, которым определялось отсутствие какой-либо атипической реакции до начала работы с собакой.

У трех спинальных собак из I серии опытов (Нелька, Каштанка, Зимка) при раздражении двух рецептивных полей в 4-м опыте через 80—100 сочетанных раздражений появилась атипическая реакция — задняя лапа начала реагировать на раздражение хвоста. Эта реакция сначала была непостоянна, но в дальнейшем появлялась все в большем числе случаев (рис. 1, а). Наблюдение за изменением возбудимости по порогам раздражения показало, что последние для кожи лапы у всех

трех собак в течение опыта значительно понижались, а пороги хвоста оставались без изменения. За суточный перерыв величина порогов обычно возвращалась к исходному уровню, так что стойкого повышения возбудимости в данных опытах не наблюдалось. Аналогичный характер от-

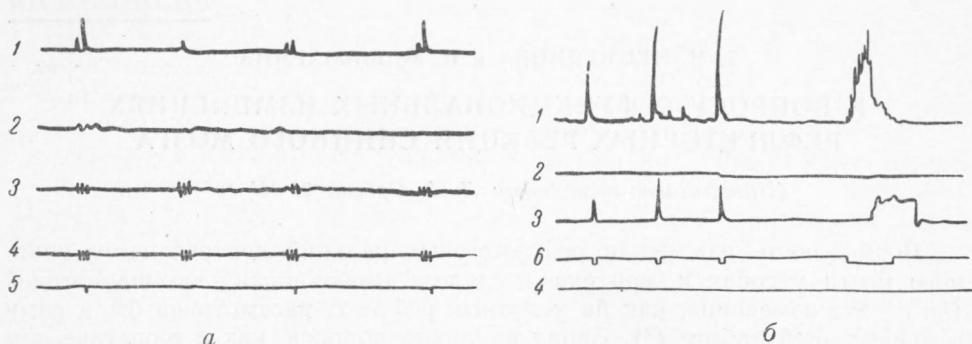


Рис. 1. Атипичская реакция, возникающая в результате раздражения двух рецептивных полей. *а*—Реакция правой лапы на раздражение хвоста. Нелька, 26 III 1952 г.; *б*—реакция хвоста на раздражение бока чесанием. Белка, 21 IV 1952 г. 1—движения правой лапы, 2—движения левой лапы, 3—движения хвоста, 4—раздражения хвоста, 5—раздражения лапы, 6—раздражения бока, 7—отметка времени в сек.

ветной реакции был получен при другой постановке опытов на четвертой собаке этой серии, Белке, подвергнутой сочетанному раздражению в следующей форме: вместо электро-раздражения лапы применялось поче-

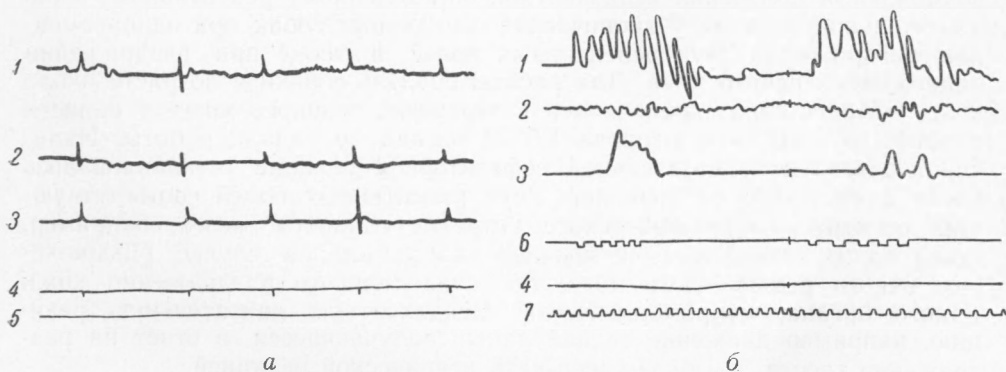


Рис. 2. Атипичская реакция, возникшая в результате раздражения одного рецептивного поля. *а*—Реакция правой и левой лапы в ответ на раздражение хвоста. Каштанка, 15 V 1952 г., *б*—реакция хвоста в ответ на раздражение бока чесанием. Мартышка, 23 XII—1952 г. Обозначения те же

сывание бока собаки, вызывающее чесательный рефлекс лапы. Это почесывание сочеталось с электро-раздражением хвоста. В результате такой постановки опытов возникло безусловнорефлекторной реакции хвоста, с последующей «отдачей», а после этого, через 400 раздражений (в 9-м опыте) впервые в ответ на чесание бока движением стал реагировать хвост (рис. 1 б). Эта реакция сделалась постоянной в 31-м опыте через 900 раздражений. Таким образом, в результате систематических сочетанных раздражений рецепторов двух рефлекторных дуг у хронических спинальных собак были получены данные, аналогичные описанным в острых опытах⁽²⁾: на раздражение одного рецептивного поля возникла ранее животному несвойственная реакция.

II серия опытов, с раздражением одного рецептивного поля без сочетаний с другим раздражением, была проведена на четырех спинальных

собаках (Каштанка, Джипс, Юла, Мартышка). Возможность получения атипической реакции при такой постановке опытов могла являться решительным аргументом против толкования Шуррагером последней, как условного рефлекса. Павловское понимание условного рефлекса включает в себя, как неперенный элемент, сочетанность во времени двух раздражений (3). Действительно, в нескольких вариантах постановки опытов с раздражением одного рецептивного поля мы получили точно такую же атипическую реакцию, как и при сочетанном раздражении. У первой собаки этой серии, Каштанки, при раздражении одного хвоста в 7-м опыте, через 100 раздражений последнего возникла ответная реакция правой, а затем и левой лапы (рис. 2, а). Ста процентов эта реакция достигла в 18-м опыте, через 360 раздражений, причем она стала появляться при применении все меньших сил тока и даже на подпороговое для хвоста раздражение. У собаки Джипса также раздражался один хвост слабым током, по 10 раздражений за опыт. Вначале реакция лапы возникла только при раздражении хвоста десятипороговым током, но в результате систематических раздражений, в 15-м опыте, через 150 стимулов обе лапы отреагировали сокращением в ответ на раздражение хвоста трехпороговым током, в 27-м опыте, через 300 раздражений, — на двухпороговый ток. У третьей собаки, Юлы, раздражалась правая лапа, — от 100 до 200 раздражений за опыт, с интервалом в 15—30 сек., что приближало условия раздражения к таковым в остром опыте. В результате, в 5-м опыте, через 500 стимулов, в ответ на раздражение лапы движением начал реагировать хвост, а левая лапа начала реагировать экстензией. Через 900 раздражений движение хвоста появлялось в 100% случаев, однако через 1500 раздражений ответы стали непостоянны, а через 2000 — исчезли совсем и больше не появлялись. Четвертая собака, Мартышка, была контролем к Белке, — ей производилось только чесание бока без раздражения хвоста. В ответ на это сначала стал постоянным и выраженным чесательный рефлекс лапы, а затем, в 39-м опыте, через 100 раздражений, вместе с лапой движением отреагировал хвост. Эта реакция быстро сделалась постоянной (рис. 2, б).

Таким образом, опыты этой серии, различные по характеру, силе, частоте и месту приложения раздражения, дали одинаковый результат. Во всех случаях длительное раздражение одного рецептивного поля без сочетания с другим раздражением приводило к появлению атипической двигательной реакции. Более того, при раздражении одного рецептивного поля реакция возникала быстрее, чем при сочетанном раздражении двух рецептивных полей, т. е. для ее получения требовалось дать меньшее количество раздражений. Так, в опытах I серии реакция возникала через 85—100 сочетанных раздражений, а опытах II серии при даче тех же 85—100, но одиночных раздражений. Следует отметить, что если в период «выработки» в каждом опыте наносились сильные и многочисленные раздражения, то ответная реакция возникала через значительно большее число раздражений, чем при нанесении умеренных редких и малочисленных раздражений. Это свидетельствует о том, что последние являются более оптимальными для возникновения данной реакции.

Более быстрое получение атипической реакции при раздражении одного рецептивного поля в настоящих условиях опытов, повидимому, может быть объяснено тем, что раздражение двух участков ведет к образованию двух возбужденных очагов в спинном мозгу и наличие второго очага препятствует иррадиации возбуждения из первого. Однако при определенном подборе условий раздражения второй очаг, повидимому, благоприятствует возникновению ответной реакции. Так, в ряде наших опытов, при раздражении одного рецептивного поля систематически определялся порог раздражения также и другого органа (порог раздражения лапы у Каштанки и Юлы, хвоста у Мартышки); в результате оказалось, что это слабое, повторяющееся лишь несколько раз за опыт,

раздражение содействовало скорейшему возникновению атипической реакции именно на этом органе. В опытах же, где раздражалось только одно рецептивное поле и пороги раздражения другого не определялись, атипическая реакция возникала значительно медленнее и не делалась постоянной. Повидимому слабые, малочисленные раздражения содействовали подготовке данного центра — возбудимость его несколько повышалась, и возбуждение, irradiирующее из второго центра, в первую очередь находило отклик именно в нем. В результате этого в ответ на раздражение первого рецептивного поля возникала ответная реакция, соответствующая второму рецептивному полю.

Каков же был характер возникающей атипической реакции? Из описанных результатов можно видеть непостоянство в характере ответных реакций; так, в опытах с Белкой, прежде чем установился постоянный ответ — движение хвоста в результате почесывания бока, наблюдалось торможение безусловно-рефлекторной реакции. Повидимому, в первых опытах превалировали индукционные отношения между центрами. Однако в дальнейшем возбудимость одного из центров сделалась настолько высокой, что от него в близлежащие и, прежде всего, в подготовленный раздражениями центр irradiировало возникшее возбуждение, в результате чего в двигательную реакцию был вовлечен новый орган. Еще более значительное повышение возбудимости в одном из центров могло вызвать распространение атипической двигательной реакции даже на нераздражавшиеся ранее органы. Так, например, в опытах с Юлой (из 2-й группы собак), длительное усиленное раздражение кожи лапы, а затем кожи хвоста привело к резкому повышению возбудимости в соответственных спинальных центрах. Пороги изменились с 30 в до 10 в постоянного тока; в результате этого, в ответ на раздражение лапы, стал реагировать движением не только хвост и контрлатеральная лапа, но также мышцы брюха, спины и анального сфинктера. Повидимому, длительное усиленное раздражение одного, а затем другого рецептивного поля нарушило координационные отношения в спинном мозгу, создались благоприятные условия для irradiации возбуждения, вследствие чего реакция животного сделалась подобной описанной Н. Е. Введенским при стрихнинном отравлении (4).

Таким образом, локальность ответной реакции у спинального животного зависела от функционального состояния спинальных центров, а также от силы и характера наносимых раздражений. При известных условиях, уже после возникновения атипической реакции, irradiацией возбуждения мог быть охвачен целый ряд центров спинного мозга. Однако продолжение усиленного раздражения могло вновь привести к появлению торможения, развивавшегося в результате перераздражения. Такой случай наблюдался в опытах с Юлой, когда атипическая реакция исчезла после дачи 2000 раздражений.

Приведенные данные с очевидностью говорят о том, что вывод Шуррагера об идентичности «спинального условного рефлекса» с корковым, необоснован. Возникновение атипической реакции при раздражении одного рецептивного поля, причем с большей легкостью, чем при сочтанном раздражении, распространение ее на органы и мышечные группы, не подвергавшиеся раздражению, а также непостоянство в характере реакции, — все это свидетельствует о том, что получаемые, как нами, так и Шуррагером, явления функционального изменения рефлекторных реакций спинного мозга не могут быть отнесены к закономерностям условно-рефлекторной деятельности центральной нервной системы.

Физиологическая лаборатория
Академии наук СССР

Поступило
10 III 1954

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

¹ P. S. Shurrager, E. Culler, J. exp. Psychol., 26, No. 2, 133 (1940). ² Т. Н. Несмеянова, Н. М. Шамарина, ДАН, 89, № 1 (1953). ³ И. П. Павлов, Двадцатилетний опыт, 3, 2, 1951, стр. 326. ⁴ Н. Е. Введенский, 4, 2, 1938, стр. 14.