

**ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ПАТОЛОГИЯ  
ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ**

УДК 612.821.6 + 612.822.6

**ВЛИЯНИЕ ДЕАФФЕРЕНТАЦИИ ШЕЙНЫХ МЫШЦ  
НА ЕСТЕСТВЕННУЮ КООРДИНАЦИЮ ДВИЖЕНИЙ ГОЛОВЫ  
И ПЕРЕДНЕЙ ЛАПЫ У СОБАК**

© 2005 г. О. Г. Павлова, О. В. Ючкина

*Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН, Москва,  
e-mail: pavlova@mail.ru*

Поступила в редакцию 28.06.2004 г.

Принята в печать 04.10.2004 г.

Изучали роль шейного рефлекса в организации естественной координации движений головы и передней лапы у собак. Эта координация проявляется у интактных собак на ранней стадии выработки пищевой инструментальной реакции – удерживания чашки с пищей во время еды с помощью тонического подъема передней лапы при наклоне головы к кормушке. У необученных животных подъем лапы происходит с опережающим смещением опущенной головы вверх, движение головы вниз вызывает опускание поднятой лапы. Выполнение противоположной координации, необходимой для осуществления инструментальной реакции, – удерживание поднятой лапы при опущенной голове – достигается только в результате обучения. Показано, что перерезка дорзальных корешков первых трех шейных сегментов, приводящая к устранению шейного рефлекса, не нарушает исходную координацию и не облегчает ее переделку на противоположную координацию при выработке инструментальной реакции.

*Ключевые слова: деафферентация шейных мышц, координация движений головы и лапы, переделка естественной координации, инструментальное обучение.*

**Influence of the Neck Muscles Deafferentation on the Natural Head – Forelimb Coordination in Dogs**

O. G. Pavlova, O. V. Yuchkina

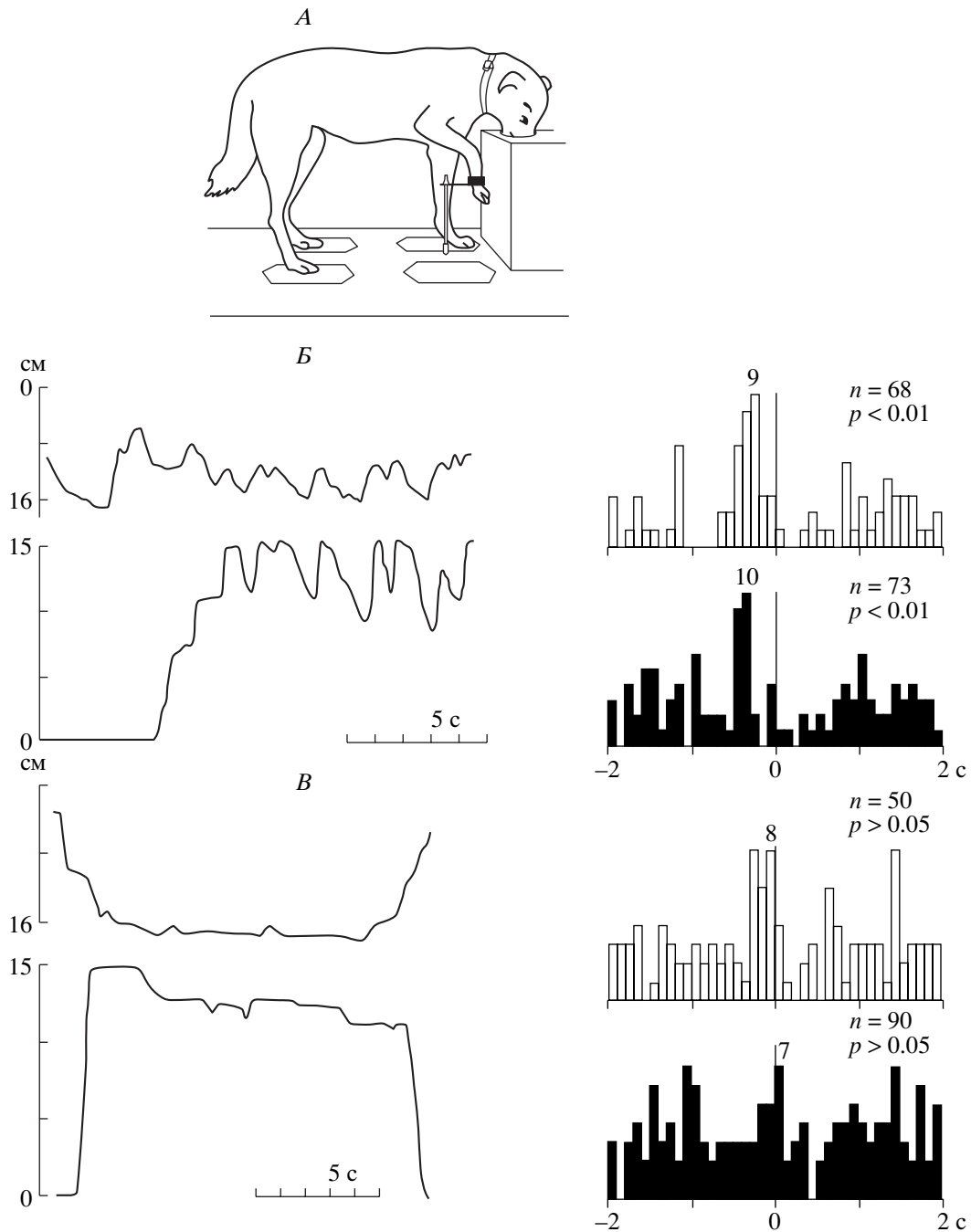
*Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology, Russian Academy of Sciences, Moscow,  
e-mail: pavlova@mail.ru*

We studied the influence of the neck muscles deafferentation on the natural head – forelimb coordination. This coordination exists in intact dogs at the early stage of acquisition of the instrumental feeding reaction of tonic forelimb flexion aimed at holding a cup with meat during eating when the head is bent down to foodwell. In untrained dogs, the forelimb flexion is preceded by lifting the head bent down to the food; the following lowering of the head leads to extension of the flexed forelimb. For performing the instrumental reaction, the innate coordination has to be rearranged into the opposite one. It is achieved only by learning. It was shown that deafferentation of the neck muscles, which leads to a loss of the neck reflex, did not destroy the innate coordination and did not facilitate its rearrangement during the instrumental conditioning.

*Key words: deafferentation of the neck muscles, head-forelimb coordination rearrangement of the natural coordination, instrumental learning.*

Известно [2, 13], что у децеребрированных животных и у пациентов с поражениями высших отделов головного мозга отчетливо проявляется связь между положением головы и мышечным тонусом конечностей. В основе ее лежат описанные Р. Магнусом [2] вестибулярные и шейные рефлексы. У здоровых людей и животных эти рефлексы легко маскируются произвольными движениями и могут быть выявлены лишь в специальных условиях. Представляет интерес обнаруженная у интакт-

ных собак естественная координация движений головы и передней лапы, которую удается изменить только в процессе специальной тренировки. Она выявляется на ранней стадии выработки пищевой инструментальной реакции – подъема и удерживания чашки с пищей во время еды с помощью тонического сгибания передней лапы при наклоне головы к кормушке (рис. 1, А). Показано [1, 4], что на ранней стадии обучения при подъеме лапы собакам не удается удержать опущенную к кормуш-



**Рис. 1.** Пищевая инструментальная реакция. *A* – поза собаки во время еды, *B* – координация движений головы и лапы на начальной стадии обучения у интактной собаки (*C2*), *B* – на стадии стабилизации навыка. На *B* и *B* слева – механограммы головы и лапы, справа – кросскорреляционные гистограммы по данным за опыт. На механограммах головы (сверху) “0” – положение головы, когда собака смотрит прямо перед собой, отклонение кривой вниз – опускание головы. На механограммах лапы (снизу) “0” – положение лапы на опоре, отклонение кривой вверх – подъем лапы. Кросскорреляционные гистограммы иллюстрируют распределение задержек движений головы относительно начала движений лапы, которые приняты за “0” на горизонтали, отрицательные и положительные числа на ней – время начала движений головы соответственно до и после начала движений лапы; каждый бин равен 100 мс. По вертикали – число движений головы (указана величина наибольшего пика); *n* – число суммаций движений головы, *p* – достоверность пиков. Светлые столбики – связь между подъемами, темные – между опусканиями головы и лапы.

ке голову, так как подъем лапы происходит с опережающим отклонением головы вверх (рис. 1, *B*). При опускании головы поднятая лапа также опускается. Удерживание поднятой лапы возможно

лишь в позе с поднятой головой. Выполнение необходимой для получения пищи новой, противоположной координации – одновременного удерживания поднятой лапы и опущенной головы (рис. 1, *B*) –

достигается только в результате обучения. Новая координация критически зависит от сохранности первичной моторной коры (М1) [3, 10]. После удаления М1 она утрачивается и восстанавливается исходная координация. В отсутствие М1 исходная координация проявляется особенно стойко, и переделывать ее больше не удается. Изучение природы этой координации – основная цель настоящей работы.

До настоящего времени единственно известным механизмом врожденных (естественных) координат движений головы и конечностей являются тонические позные рефлекссы Магнуса [2, 13]. Они обуславливают изменение мышечного тонуса разгибателей конечностей в зависимости от положения головы в пространстве (вестибулярные рефлекссы) и относительно туловища (шейные рефлекссы). В частности, при интересующих нас движениях головы в сагиттальной плоскости шейные и вестибулярные рефлекссы оказывают противоположное влияние на тонус разгибателей передних лап. При опускании головы вестибулярный рефлекс повышает их тонус, а шейный снижает его. В обоих случаях мышечный тонус изменяется симметрично на обеих лапах. У собаки же, выполняющей инструментальную реакцию в наших опытах, положение лап асимметрично: когда “рабочая” лапа поднята (согнута), другая, опорная, находится в крайне разогнутом состоянии. Учитывая, что у разных особей могут доминировать либо шейные, либо вестибулярные рефлекссы, следует рассматривать два возможных механизма нарушения удерживания поднятой “рабочей” лапы в ответ на опускание головы: 1) посредством вестибулярного рефлекса в результате повышения тонуса разгибателей согнутой лапы; 2) посредством шейного рефлекса в результате ослабления тонуса разгибателей опорной конечности и опускания поднятой лапы для удержания равновесия. Если опускание головы оказывает рефлекторное влияние на передние лапы, то физиологический смысл подъема головы, возникающего перед подъемом лапы, должен состоять в том, чтобы, устранив рефлекторные вестибулярные или шейные влияния, обеспечить необходимые условия для движения конечности.

Роль вестибулярной афферентации в организации исходной координации уже была изучена нами ранее [5]. Было показано, что разрушение вестибулярного аппарата не нарушает исходной координации, из чего следует, что она не связана с вестибулярным рефлексом. В настоящей работе предстояло выяснить, каково участие в этой координации шейной афферентации. Для этого было изучено состояние исходной координации движений головы и лапы у собак на ранней стадии выработки пищевой инструментальной реакции после деафферентации шейных мышц. На основании предположения, что деафферентация может

не устранять, но ослаблять координацию, представлялось интересным проверить, не облегчается ли при этом ее переделка в ходе обучения. С этой целью у оперированных животных был проведен сравнительный анализ выработки инструментальной пищевой реакции.

## МЕТОДИКА

Опыты проведены на шести собаках массой от 7 до 10 кг. У трех собак (С10, С11 и С12) основной группы выработку инструментальной реакции изучали после деафферентации шейных мышц, три другие (С6, С14 и С15), у которых операции не производилось, составляли контрольную группу. У всех животных вырабатывали пищевую инструментальную реакцию по усовершенствованной методике Е.И. Поповой [6] (рис. 1, А). Во время опыта собака находилась на платформе с регулируемой высотой перед кормушкой, которая представляла собой закрытый ящик с небольшим круглым окошком наверху, в которое животное могло опустить только узкую часть морды. Высоту платформы устанавливали так, чтобы верхний край кормушки достигал середины груди собаки. Пища (порциями по 50 г мясного фарша) находилась на дне кормушки в чашках, установленных по окружности вращающегося диска. При каждом его повороте, сопровождавшимся резким щелчком, очередная порция пищи перемещалась под окошко кормушки. Чтобы получить пищу, собака должна была приблизить голову к кормушке и сгибанием передней лапы, привязанной к вертикальному штоку, подтянуть вверх чашку и удерживать ее в этом положении во время еды, так как при опускании лапы чашка также опускалась. В зависимости от размеров и пропорций тела животного необходимый подъем лапы составлял 10–15 см, опускание головы – 10–20 см.

У животных основной группы выработку инструментальной реакции прерывали на самой ранней стадии, как только они обучались в ответ на подачу пищи совершать регуляторные фазические подъемы “рабочей” лапы. После этого собак оперировали. Опыты с обучением возобновляли через 3–4 недели после операции и прекращали их, когда параметры инструментальных движений стабилизировались. Каждый опыт состоял из 10–15 проб.

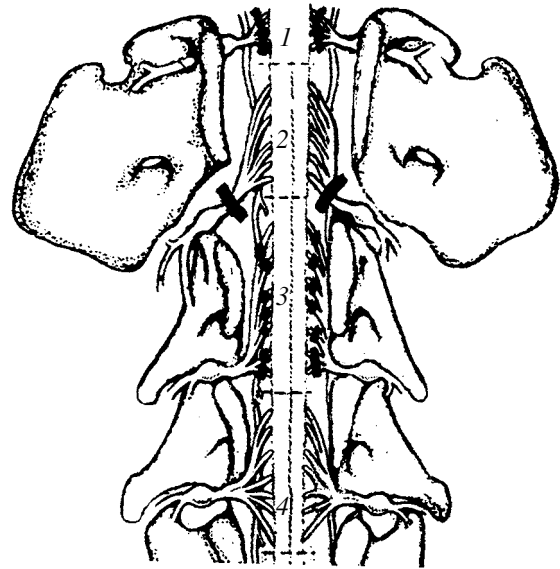
Регистрировали вертикальные смещения головы и лапы, которые измеряли соответственно с помощью тензодатчика и потенциометра. Тензодатчик находился над головой на расстоянии 0.5 м и соединялся с ней тонкой резиновой нитью, которая крепилась на уровне переносицы к эластичному кольцу, надетому на морду. Потенциометр был связан с вертикальным штоком, с помощью которого собака поднимала чашку с пищей. Усиленные сигналы от тензодатчика и потенциометра через

аналого-цифровой преобразователь подавались на персональный компьютер ("Pentium-2") с частотой опроса 50 Гц в течение 30 с от момента подачи пищи. В течение опыта непрерывная регистрация механограмм и отметки подачи пищи осуществлялась также на чернилопишущем приборе.

Обработку данных проводили с помощью программы, разработанной А.В. Александровым [4]. В каждой инструментальной реакции выделяли начальную фазу, включающую первое после подачи пищи опускание головы к кормушке и подъем "рабочей" лапы, и фазу удерживания, в течение которой животные фиксировали или пытались зафиксировать положение поднятой лапы и опущенной к кормушке головы. При успешной фиксации головы и лапы длительность фазы удерживания соответствовала времени акта еды. В фазе удерживания измеряли периоды стабильного удерживания (фиксации положения), доминирующие у обученных животных, а также амплитуду и частоту фазических реакций (быстрых смещений головы и лапы вверх и вниз). Критерии фиксаций и фазических реакций описаны ранее [4]. Характер связи между фазическими подъемами и опусканиями головы и лапы в фазе удерживания в каждом отдельном опыте оценивали с помощью кросскорреляционного анализа. Для этого на механограммах выделяли начало однонаправленных (вниз или вверх) движений головы и лапы и строили кросскорреляционные гистограммы. Начало каждого движения лапы соответствовало нулевой точке на шкале времени. За 2 с до и после него подсчитывали число движений головы, которые суммировали в соответствующие бины по 100 мс на гистограмме. Достоверность наибольшего пика на гистограмме оценивали путем прямого вычисления вероятности случайного появления пика такой же или большей амплитуды в любом из 20 бинов [7].

Временные и амплитудные характеристики движений усредняли для каждого опыта, достоверность различий оценивали по критерию Стьюдента.

Деафферентация шейных мышц, согласно Р. Магнусу [2], достигалась перерезкой дорзальных корешков первых трех шейных сегментов (С1–С3) спинного мозга (рис. 2). В качестве руководства для проведения операции использовали анатомический атлас собаки М.Е. Миллера [11]. Перерезка успешнее проходила у собак небольшого размера, которые и были отобраны для этих опытов. Они отличались большей гибкостью позвоночных суставов, меньшей толщиной кости, что облегчало проведение субдуральных перерезок корешков. Операцию проводили в стерильных условиях под нембуталовым наркозом (35 мг/кг массы, внутривенно). Собаку укладывали на живот, голову фиксировали в держателе в положении наибольшего сгибания в атланта-окципитальном суставе. Раздвигали шейные мышцы, осво-



**Рис. 2.** Схема билатеральной перерезки дорзальных корешков первых трех сегментов шейного отдела спинного мозга. Номера сегментов указаны цифрами, границы – пунктирными, места перерезок – жирными линиями.

бодая нижнюю часть затылочной кости и тела первых трех позвонков. Локализация перерезок дорзальных корешков показана на рис. 2. Доступ к корешкам первого шейного сегмента осуществляли через щель между задним краем большого черепного отверстия и первым шейным позвонком. Твердую мозговую оболочку рассекали крестообразным разрезом, перерезали дорзальные корешки, после чего оболочку зашивали. Субдуральную перерезку корешков второго сегмента осуществляли между заднелатеральным краем первого и переднелатеральным краем второго шейного позвонка. Корешки третьего сегмента удаляли также субдурально через костные окошки во втором шейном позвонке, которые выпиливали симметрично по обе стороны от остистого отростка. После перерезки шейные мышцы возвращали в исходное положение и послонно сшивали по средней линии кетгутом. По окончании операции собаке вводили антибиотики длительного действия.

После завершения опытов результаты перерезки были проконтролированы у собак С10 и С12. У обоих животных на секции была обнаружена полная перерезка дорзальных корешков первых трех шейных сегментов.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

### Двигательные нарушения после перерезки задних корешков С1–С3

После операции у всех подопытных собак возникал тремор головы в виде частых, небольших по

величине колебаний вверх-вниз, а также характерные для выпадения шейных рефлексов двигательные нарушения. В первые 2–3 дня наблюдались неловкие движения как передних, так и задних лап. В последующие дни отмечались нарушения координации ходьбы, главным образом за счет задних конечностей: они как бы отставали от передних, спотыкались. Их тонус был ослаблен, а задняя часть туловища была неустойчива и покачивалась. Спустя 3–4 недели после операции тремор головы исчезал, походка становилась более координированной, хотя неустойчивость задних конечностей оставалась заметной.

#### **Исходная координация движений головы и лапы до и после операции**

После предварительной тренировки к моменту операции собаки С10–С12 находились на начальной стадии выработки двигательного навыка, когда отчетливо проявлялась устойчивая исходная координация движений головы и передней лапы. В ответ на подачу пищи собака заглядывала в кормушку и начинала подтягивать вверх лапу с рычагом. При этом голова также смещалась вверх, удаляясь от поднимаемой чашки. Опуская голову вниз, к пище, собака буквально роняла поднятую лапу, и чашка с мясом падала на дно кормушки. Чтобы предупредить угашение пищедобывательных движений экспериментатор слегка поддерживал разгибающуюся лапу, замедляя ее движение так, чтобы собака успевала схватывать часть пищи из опускающейся чашки. Как только чашка опускалась слишком низко, вновь начиналось подтягивание вверх лапы с рычагом. Циклы однонаправленных движений головы и лапы вниз и вверх повторялись до тех пор, пока собака не съедала всю порцию пищи.

Описанный характер взаимосвязи движений головы и лапы на ранней стадии обучения иллюстрируют гистограммы на рис. 1, Б, где показаны распределения подъемов (светлые столбики) и опусканий (темные столбики) головы, выполненных за 2 с до и после однонаправленных движений лапы.

На обеих гистограммах наибольшие по величине пики, находящиеся слева от вертикальной оси, означают, что движения головы опережали как подъемы, так и опускания “рабочей” лапы. Величина опережения при подъемах чаще всего находилась в диапазоне от 200 до 300 мс, при опусканиях от 400 до 500 мс. Но в разных пробах задержки между однонаправленными движениями головы и лапы могли существенно варьировать и колебались от 40 до сотен миллисекунд и более.

После деафферентации шейных мышц у всех подопытных собак исходная координация движений головы и лапы сохранялась (механограммы и гистограммы на рис. 3, А). Как и раньше, животным не удавалось удерживать чашку в доступном для еды положении, и они могли доставать пищу

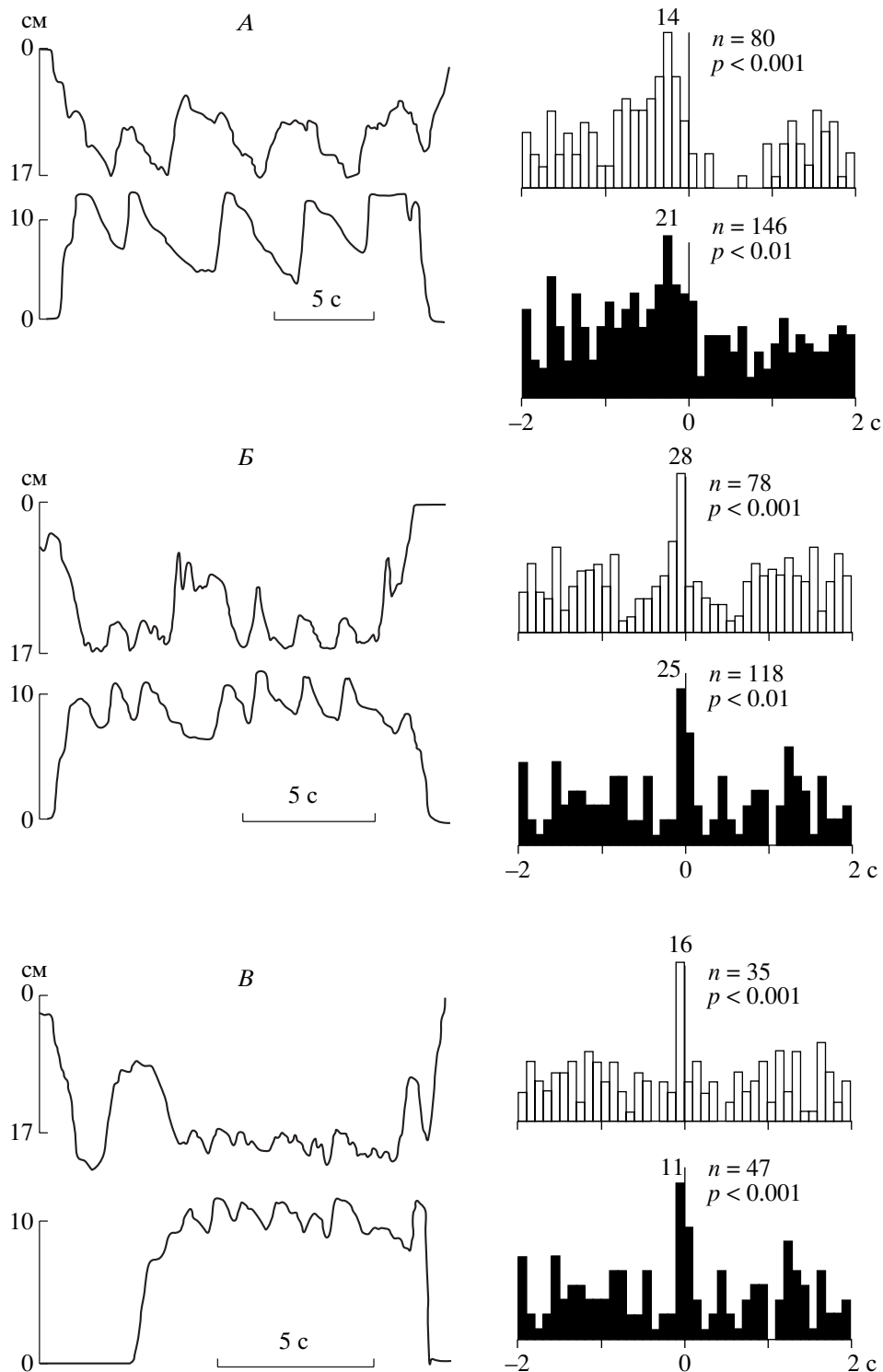
только с помощью экспериментатора. Каждая инструментальная реакция состояла из серии активных подъемов “рабочей” лапы, которые сопровождались опережающими подъемами головы. Опускание головы приводило к разгибанию конечности. Если же после подъема лапы собака по какой-то причине не опускала голову к кормушке, как, например, при последнем подъеме конечности на рис. 3, А, то лапа не разгибалась и могла оставаться поднятой. Это значит, что и до обучения животные способны были удерживать поднятую лапу, но только в позе с поднятой головой. Для того чтобы получать пищу, они должны были научиться удерживать лапу при опущенной голове, т.е. выработать новую координацию движений головы и лапы.

#### **Переделка исходной координации в ходе обучения**

Оперированные собаки начинали самостоятельно удерживать чашку с пищей после 5–8 опытов тренировки, включавшей от 70 до 220 реализаций, выполненных с помощью экспериментатора. Животные контрольной группы обучались этому несколько быстрее, в течение 4–5 опытов (46–75 реализаций). В обеих группах одновременное удерживание опущенной головы и поднятой лапы в первых самостоятельных реакциях было одинаково несовершенным (рис. 3, Б). Собакам по-прежнему не удавалось зафиксировать положение лапы на достаточно высоком уровне. Подтягивание вверх чашки с пищей осуществлялось дополнительными фазическими подъемами конечности на 3–6 см. При этом на чуть меньшую амплитуду смещалась вверх голова. Опускание головы вызывало при опускании лапы. Между однонаправленными движениями головы и лапы отчетливо выявлялась исходная взаимосвязь (гистограмма на рис. 3, Б).

В ходе дальнейшей тренировки у интактных собак удерживание головы и лапы быстро стабилизировалось (рис. 1, В). На рис. 4 видно изменение основных показателей стабильности удерживания с момента появления самостоятельных реакций. Как видно из графиков, у животных контрольной группы в течение первых 4 опытов практически исчезали размашистые (3–6 см) колебания головы и лапы. Вместо них появлялись более частые колебания небольшой величины (1–2 см). Одновременно от опыта к опыту увеличивалась длительность периодов устойчивого удерживания. Сравнение графиков данных для головы и лапы указывает на то, что стабилизация положения головы у интактных собак происходила быстрее.

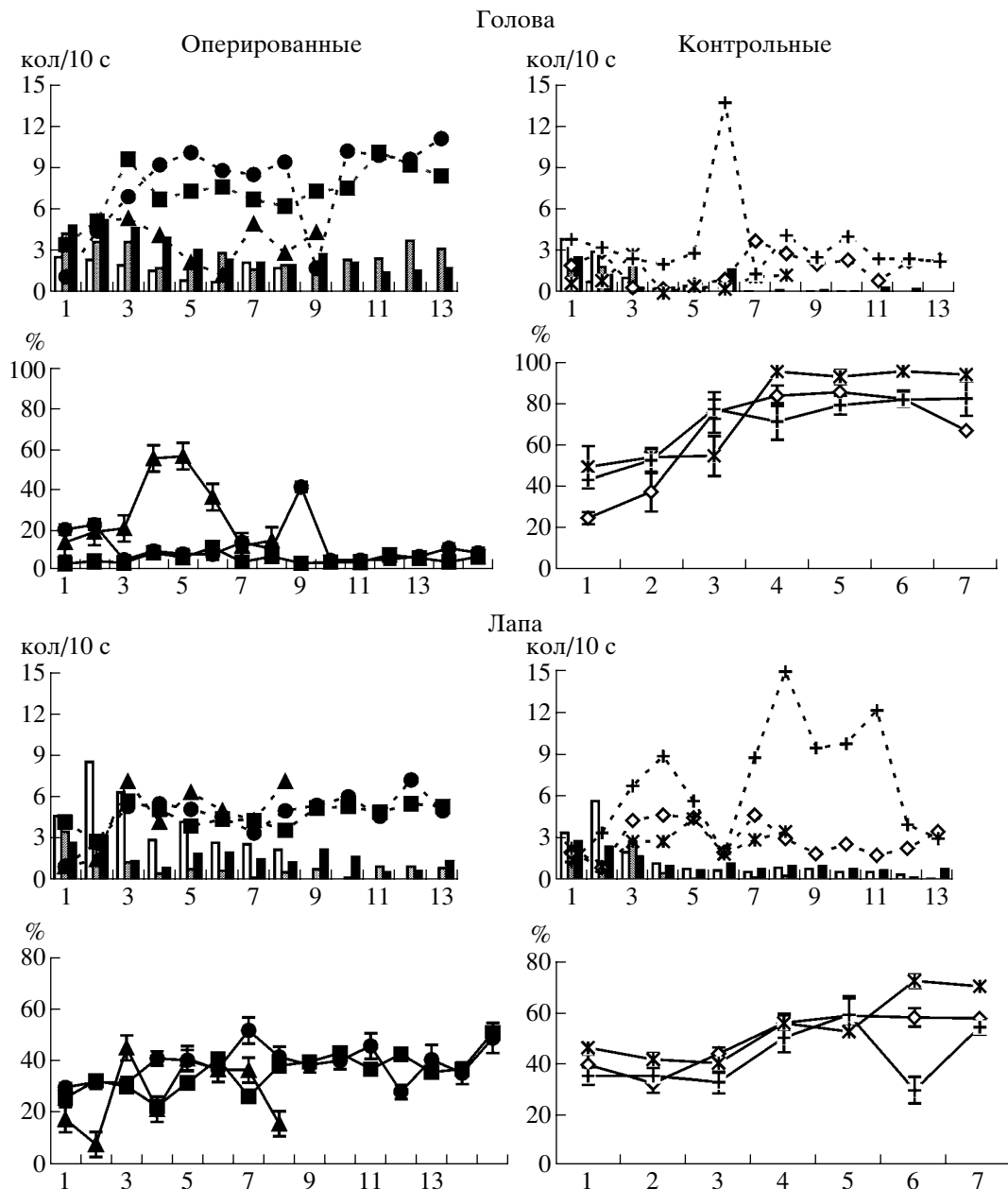
У оперированных животных удерживание головы и лапы на протяжении всех опытов отличалось нестабильностью и по всем показателям было хуже, чем в контрольной группе. Особенно плохо они фиксировали положение опущенной головы. Время устойчивого удерживания головы у



**Рис. 3.** Изменение координации движений головы и лапы в ходе выработки инструментальной реакции после деафферентации шейных мышц у собаки С11. А, Б, В – разные стадии обучения. Остальные обозначения как на рис. 1.

них не превышало 10% от общей продолжительности фазы удерживания, тогда как у животных контрольной группы уже к 5-му опыту оно достигало 72–96%. Левая колонка графиков на рис. 4 показывает, что в ходе тренировки длительность

фиксации положения головы у деафферентированных собак не изменялась, размашистые колебания не исчезали, хотя и становились реже, при этом частота мелких колебаний была во много раз выше, чем у интактных.



**Рис. 4.** Показатели устойчивости удерживания опущенной головы и поднятой лапы у оперированных и интактных собак в ходе обучения. На смешанных гистограммах по вертикали – частота колебаний головы и лапы  $> 3$  см (гистограммы) и  $\leq 3$  см (графики), на простых графиках – среднее время устойчивого положения головы и лапы относительно общей длительности фазы удерживания, отклонения – ошибка средней, по горизонтали – опыты. Оперированные собаки: С10 – светлые столбики и треугольники, С11 – серые столбики и кружки, С12 – темные столбики и квадраты; контрольные: С2 – светлые столбики и кресты, С14 – серые столбики и звездочки, С15 – темные столбики и ромбы.

Кросскорреляционный анализ колебаний головы и лапы в фазе удерживания у оперированных и интактных собак выявил различия в динамике координационной перестройки. У интактных животных достоверная корреляция между движениями лапы и опережающими движениями головы исчезла рано, спустя всего 2–3 опыта с момента появления самостоятельных пищедобывательных реакций (гистограмма на рис. 1, В), а на поздней ста-

дии выработки проявлялась лишь в единичных случаях. У собак с деафферентацией она сохранялась дольше (рис. 3, В) и была зарегистрирована в большинстве опытов (рис. 5). Признаки исходной координации наблюдались и в начальной фазе инструментальной реакции. Из рис. 3, В видно, что отрыв лапы от опоры происходил с резким опережающим смещением головы вверх. Длительная интерференция исходной и выученной координа-

ций являлась отличительной чертой обучения у собак с деафферентацией шейных мышц.

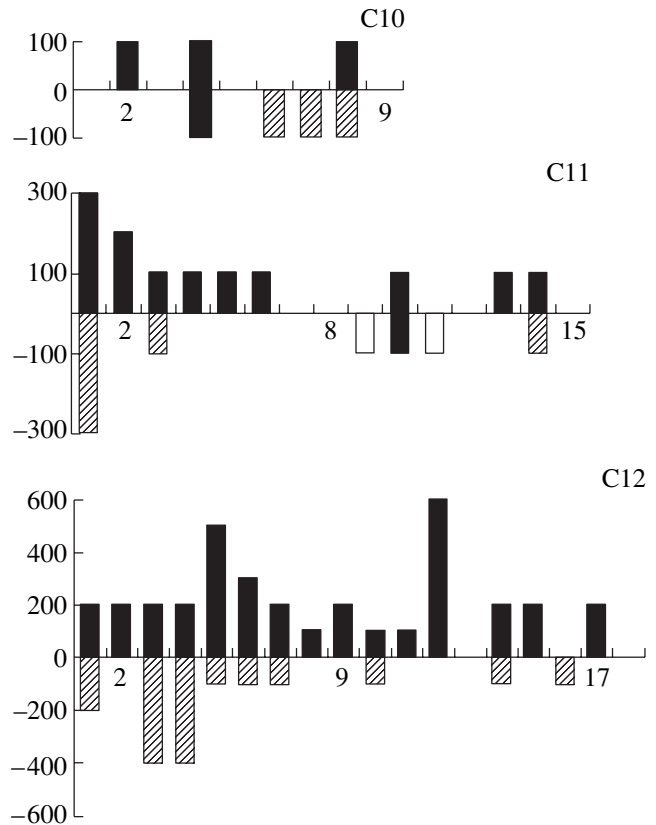
### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Показано, что перерезка дорзальных корешков, иннервирующих шейные мышцы, вызывает двигательные расстройства, характерные для нарушения шейных рефлексов, но не устраняет исследуемую исходную координацию движений головы и лапы. Собаки, обучающиеся удерживанию поднятой лапы при наклоне головы к кормушке, как до, так и после операции не могли выполнить эту координацию без специальной тренировки, так как подъем лапы происходил у них всегда с опережающим смещением опущенной головы вверх. Опускание головы вызывало опускание поднятой лапы.

Исходная координация в наших опытах изучалась в процессе ее переделки в ходе обучения на противоположную. Опыты показали, что у деафферентированных животных по сравнению с интактными исходная взаимосвязь между движениями головы и лапы сохранялась значительно дольше. В свете существующей гипотезы [1] о том, что выработка двигательной координации, противоположной врожденной, связана с активной трансформацией (выгоранием компонентов) врожденной координации, этот факт свидетельствует о том, что перерезка корешков не только не нарушала, но и не ослабляла исходную координацию.

Полученные результаты позволяют заключить, что исследуемая координация не связана с шейным рефлексом. В нашей предыдущей работе [5] было установлено, что данная координация не зависит и от вестибулярной афферентации. Эти данные имеют принципиальное значение. Они показывают, что существуют естественные координации движений головы и передних конечностей, которые внешне похожи на магнусовские рефлексы, но имеют иную природу.

Отличительной чертой рассматриваемой координации является то, что она хорошо выявляется у здоровых бодрствующих животных. Магнусовские рефлексы, как известно [2, 12], легко маскируются произвольными движениями и поэтому обычно исследуются на децеребрированном мозге. У человека они хорошо выявляются при поражениях высших отделов центральной нервной системы и рассматриваются как признак патологии. Т. Фукуда [8], спустя десятилетия после пионерских работ Р. Магнуса, на основании пристального изучения человеческих поз пришел к выводу, что эти рефлексы могут проявляться и у здоровых людей. Например, у гимнаста при стойке на руках голова всегда отклонена назад, и даже самый опытный спортсмен не может выполнить это упражне-



**Рис. 5.** Длительное проявление исходной координации движений головы и лапы у оперированных собак, самостоятельно выполняющих инструментальные реакции. По вертикали со знаком "+" – задержка между подъемами головы и лапы, со знаком "-" – между их опусканиями; по горизонтали – опыты. Столбики – случаи достоверной корреляции между движениями лапы и опережающими движениями головы в том же направлении, их цвет указывает степень достоверности: темные –  $p < 0.001$ , заштрихованные –  $p < 0.01$ , светлые –  $p < 0.05$ .

ние в позе с согнутой шеей. Причиной этого, как полагает автор, является снижение тонуса разгибателей рук по механизму шейного рефлекса. Другое объяснение подобной координации можно найти в работе В.С. Гурфинкеля с соавт. [9]. Они обнаружили, что у человека перед подъемом вперед руки происходит непроизвольное отклонение назад головы и шеи. Упреждающее движение головы, по мнению авторов, отражает напряжение осевой мускулатуры тела, повышающей жесткость позвоночника и способствующей подъему и удерживанию конечности. Мы предполагаем, что и в изучаемой координации у собаки между движениями головы и лапы может существовать биомеханическая связь.

Когда собака подтягивает вверх шток, фиксация к штоку не позволяет лапе двигаться вперед. Ее подъем достигается одновременным сгибанием в плечевом и локтевом суставах. Причем, как по-



казали наши предварительные миографические данные, активным является только движение плеча, сгибание в локте происходит пассивно. Как известно, сгибание плеча осуществляется мышцами, соединяющими его с нижним краем лопатки, положение которой подвижно, так как она не имеет жесткой связи с осевым скелетом и удерживается на туловище мышцами, прикрепляющимися к ребрам, а также грудному и шейному отделам позвоночника. Если допустить, что подъемы и опускания головы и шеи могут влиять на положение или фиксацию лопатки, то между движениями головы и лапы должна существовать механическая связь. И в исследуемой координации роль упреждающего подъема головы, возможно, состоит в том, чтобы, изменяя положение или фиксацию лопатки, создавать необходимые условия для подъема и удерживания плеча (лапы). Таким образом, подъем лапы с опережающим отклонением головы вверх может рассматриваться как филогенетически закрепленная двигательная синергия, отражающая определенный *способ подъема конечности*.

В естественных условиях таким способом животные могут подтаскивать некий груз или поднимать лапу, преодолевая сопротивление. Данный способ подъема лапы для подтягивания вверх рычага в наших опытах собаки первоначально используют, по-видимому, как единственно возможный. Но он является неадекватным для выполнения инструментальной задачи, в которой при подъеме лапы голова должна быть опущена вниз. Такая координация, очевидно, не свойственна собаке: опускание головы неизбежно вызывает опускание поднятой лапы. Не следует путать эту координацию с легко выполняемыми координациями умывания или чесания морды, в которых плечо и предплечье смещаются вперед, а не назад, как в нашем случае. Координация движений головы и лапы в инструментальной реакции достигается специальной тренировкой, в процессе которой вырабатывается, как мы предполагаем, уже *новый способ* подъема и удерживания лапы без вспомогательного участия мышц головы и шеи. Изменение способа подъема лапы мы связываем с выработкой нового мышечного паттерна (программы) этого движения, но не с активным вытормаживанием поднятия головы при подъеме лапы. В пользу этого свидетельствуют и результаты деафферентации шейных мышц, не препятствовавшей формированию новой координации.

Опыты показали, что оперированные собаки обучались выполнять пищедобывательную реакцию, т.е. одновременно удерживать поднятую лапу и опущенную голову, в те же сроки, что и интактные животные. Однако удерживание головы и лапы у них отличалось нестабильностью и длительной интерференцией выученной и исходной координаций.

Обнаружено, что оперированные собаки практически не могли фиксировать положение опущенной головы, а длительность фиксации лапы была лишь немного меньше, чем у интактных собак. Поскольку в данной методике положения головы и лапы взаимозависимы (собака ест из миски, которую удерживает лапа), можно думать, что ухудшение удерживания лапы было вторичным по своей природе и обусловливалось нарушением устойчивости положения головы. Заметим, что проведенная перерезка чувствительных корешков первых трех шейных сегментов не затрагивала передних лап, иннервация которых начинается с 5-го (4-го) шейных сегментов. Кроме того, подобные изменения удерживания головы и лапы ранее были обнаружены и у собак с разрушенным вестибулярным аппаратом [5]. Поэтому, скорее всего, они могут объясняться нарушением вестибуло-шейного рефлекса, который играет важную роль в стабилизации положения головы [13].

После шейной и вестибулярной деафферентации у обученных собак в фазе удерживания между небольшими по величине колебаниями головы и лапы длительно сохранялась исходная взаимосвязь. Этот результат показывает, что после обучения программа исходной координации сохраняется и может проявляться одновременно с программой выученной координации. Длительную интерференцию исходной и выученной координаций трудно понять с точки зрения гипотезы, предполагающей, что выработка новой координации связана с вытормаживанием врожденной. Но этот факт согласуется с высказанным выше предположением об исходной и выработанной координациях как двух разных независимых способах подъема передней лапы, которые не исключают, а дополняют друг друга. Можно думать, что именно это и происходит в случаях, когда новый, вырабатываемый способ еще не совершенен – фиксация положения поднятой лапы и опущенной головы затруднена, – и коррекция положения поднятой лапы может осуществляться старым способом со вспомогательным движением головы. У интактных собак это наблюдается в начале обучения. После шейной и вестибулярной деафферентации животные плохо фиксируют положение головы и лапы во время еды, и исходная координация проявляется у них длительное время.

## ВЫВОДЫ

1. Исходная координация движений головы и передней лапы, проявляющаяся в опускании поднятой лапы при опускании головы и подъеме лапы с опережающим смещением головы вверх, не нарушается после деафферентации шейных мышц и, следовательно, не может быть связана с шейным рефлексом.

2. Деафферентация шейных мышц не препятствует выработке новой координации движений головы и лапы, противоположной исходной: подъему и удерживанию передней лапы в позе с опущенной головой.

3. Деафферентация приводит к нарушению фиксации положения головы в новой координации.

4. После деафферентации шейных мышц у обученных собак на фоне выученной координации длительно сохраняется исходная взаимосвязь движений головы и лапы.

Авторы выражают благодарность М.Е. Варга за участие в подготовке публикации.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 02-04-48410а).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Иоффе М.Е.* Кортикоспинальные механизмы инструментальных двигательных реакций. М.: Наука, 1975. 201 с.
2. *Магнус Р.* Установка тела. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 624 с.
3. *Павлова О.Г., Мац В.Н.* Нарушение выработанной координации движений головы и лапы после одностороннего повреждения моторной коры у собак (кинематический анализ) // Журн. высш. нерв. деят. 2001. Т. 51. № 6. С. 661–670.
4. *Павлова О.Г., Фролов А.Г., Александров А.В.* Естественная координация движений головы и лапы у собак и ее переделка в процессе обучения // Журн. высш. нерв. деят. 2001. Т. 51. № 1. С. 40–51.
5. *Павлова О.Г., Яворский А.Б.* Естественная координация движений головы и лапы у собаки после выключения вестибулярной афферентации // Журн. высш. нерв. деят. 2004. Т. 54. № 6. С. 810–819.
6. *Попова Е.И.* Инструментальные двигательные рефлексы в аспекте условнорефлекторной теории: Дис. ...докт. мед. наук. М.: Ин-т ВНД и НФ АН СССР, 1970. 272 с.
7. *Фролов А.Г.* Мера и критерий достоверности импульсных реакций нервных клеток // Журн. высш. нерв. деят. 1977. Т. 27. № 1. С. 147–153.
8. *Fukuda T.* Statokinetic Reflexes in Equilibrium and Movement. Tokyo: Univ. Tokyo Press, 1984. 311 p.
9. *Gurfinkel V.S., Lipshits M.I., Lestienne F.G.* Anticipatory neck muscle activity associated with rapid arm movements // *Neurosci. Lett.* 1988. V. 94. P. 104–108.
10. *Ioffe M.E.* Pyramidal influence in establishment of new motor coordinations in dogs // *Physiol. and Behav.* 1973. V. 11. № 2. P. 145–153.
11. *Miller M.E.* Anatomy of the Dog. Philadelphia-London: W.B. Saunders Co., 1964. 941 p.
12. *Roberts T.D.M.* Neurophysiology of Postural Mechanisms. L.: Butterworths, 1967. 354 p.
13. *Schor R.H., Kearney R.E., Dieringer N.* Reflex stabilization of the head // *Control of Head Movement / Eds Peterson B.W., Richmond F.J.* New York: Oxford Univ. Press, 1988. P. 141–166.