

О проявлении лабиринтных рефлексов во время свободных движений животных.

Д-ра R. Lorente de Nó,

ассистента Instituto Cajal в Мадриде.

(С 4 рис.).

Физиология должна проводить двойную работу: во-первых, изучать биологические явления в лаборатории, а затем следить за их изменением под влиянием аномальных условий, напр., после оперативного вмешательства.

Мы постараемся проанализировать физиологический акт животного — прыжок — и определить, как выявляются во время прыжка лабиринтные рефлексы, известные по экспериментальным исследованиям многих авторов. Я надеюсь, что такой анализ приведет нас к лучшему пониманию физиологии лабиринта, т. к. мы выясним при этом цель рефлексов.

Важнейшие лабиринтные рефлексы, которые наступают при прыжке, — следующие:

1) *Реакция вращения (Drehreaktion) туловища и конечностей* ¹⁾. Эта реакция может быть обоснована теоретически посредством следующего правила: если наступает тангенциальное ускорение, то вследствие возбуждения лабиринта возникают рефлекторные сокращения мышц конечностей, шеи и туловища, стремящиеся произвести движение животного в направлении, противоположном по сравнению с ускорением, ощущаемым в лабиринте.

Во время прыжка выступает указанная реакция (рис. 4). Лошадь поворачивается в воздухе по направлению стрелки *b*; эта возникающая реакция вращения повернула-бы животное назад, если-бы оно находилось на почве (стрелка); у него вытягиваются передние, сгибаются задние ноги, и поднимается голова.

2) *Рефлексы поступательных движений*:

а) *Реакция лифта (Liftreaktion)* ²⁾. Этот рефлекс состоит в следующем: если животное стоит на твердой подставке, то оно держит ноги полуразогнутыми (рис. 1 А). Если подставку вместе с животным подни-

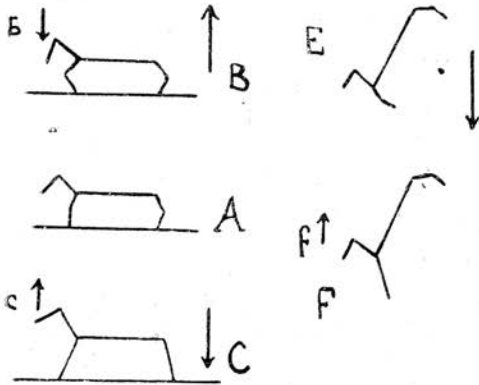
¹⁾ Сравнить: Mach, Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen, Leipzig, 1875; Barany, Reich u. Rothfeld, Neur. Zentralbl., 31, 1912, Rothfeld, Verhandl. d. Ges. dtsch. Naturforscher u. Aerzte, 1913; Grahe, Pflüger's Arch. f. d. g. Physiologie, Bd. 204, 1924, S. 421.

²⁾ Mulder, Quantitative betrekking tusschen prikkel en effect by het statisch orgaan. Utrecht, 1908; de Kleyn u. Magnus, Pflüger's Archiv f. d. g. Physiologie, 186, 1921.

мать вверх, то оно сгибает лапы и опускает голову (B), а если подставку вместе с животным опускать вниз, то лапы разгибаются, и голова поднимается (C).

Ясно, что можно объяснить и эту реакцию при помощи приведенного выше правила: животное, благодаря вестибулярной реакции, движется в противоположную сторону по сравнению с ускорением, которое ему придается.

б) *Рефлекс подготовки к прыжку*¹⁾. Если мы держим животное (кролика) в воздухе, захватив его около задней части спины, то оно останется с наполовину разогнутыми лапами (рис. 1 E). Если мы



двинем его внезапно вниз, то оно вытянет передние лапы и поднимет голову; таким путем животное принимает наилучшее положение, чтобы достигнуть почвы. За этими движениями следует разгибание задних лап, которое служит для поддержания тяжести задней части туловища.

Оба эти рефлекса возникают благодаря относительному ускорению, возникающему по направлению стрелок *b*, *c*, *f* от кожного лабиринта и отолитной

Рис. 1 (объяснение в тексте).

мембраны к черепу. Достоинна внимания разница между обоими рефлексами, несмотря на то, что раздражение лабиринта в обоих случаях приблизительно однообразно; по всей вероятности это происходит потому, что при первом рефлексе (*Liftreaktion*) раздражается также и чувствительный аппарат.

Проследим теперь последовательно этот процесс²⁾.

В прыжке имеются четыре основных момента: а) в начале прыжка голова находится выше, чем задняя часть туловища, а в конце его голова будет ниже; животное поворачивается таким образом в воздухе вокруг горизонтальной оси; б) во время первой части прыжка ноги остаются согнутыми, и благодаря этому возможен поворот; в) во время второй части прыжка ноги разгибаются, и голова поднимается; таким образом затрудняется дальнейший поворот животного, и готовится соприкосновение с почвой; д) как только животное прикоснулось к полу, его ноги сгибаются снова. Этим заканчивается прыжок.

Прыжок осуществляется благодаря тому, что ноги внезапно разгибаются, внутренний толчок, который при этом возникает, вызывает, благодаря твердости пола, реакцию, которая подбрасывает животное в воздухе. Если бы тело животного было неподвижным, то путь, который оно описало-бы

¹⁾ De Kleyn u. Magnus, loc. cit.

²⁾ Для библиографических справок отсылаем читателя к книге Magnus'a, Körperstellung, Berlin, 1924. Подробное изложение этого предмета в других работах—Sajal, Travaux du laboratoire de recherches biologiques, t. XXIII, 1925; t. XXIV, 1926; Skandinavisches Archiv f. Physiologie, 1926, и в особенности Acta otolaryngologica, 1927.

тогда в воздухе, был-бы заранее абсолютно точно определен, центр тяжести описал-бы параболу, и тело повернулось-бы вокруг себя—в случае, если внешние силы (сила импульса) будут вращающим моментом по отношению к оси, проходящей через центр тяжести. Животное не могло-бы побороть вращения, и ему не удавалось-бы падать всегда на передние лапы.

Но тело животного—не неподвижная система, и поэтому животное способно увеличивать или уменьшать силу инерции его в направлении любой оси посредством сокращения подлежащих мышц. Таким образом оно может замедлять или ускорять свои повороты без привлечения к этому внешних сил; собственных сил инерции здесь достаточно. Но животное не может изменить движения своего центра тяжести,—центр тяжести опишет параболу, несмотря на все движения, которые животное производит в воздухе. Надо допустить, что сокращения мышц являются причиной, которая сначала облегчает вращение тела, а затем затрудняет.

В движении тела надо различать два фактора: прежде всего передвижение центра тяжести, а затем вращение тела вокруг этого центра.

Центр тяжести движется так, если-бы в нем была сконцентрирована вся масса тела; сила импульса определяет движение центра тяжести, и, если влияние внешних сил отсутствует, то передвижение центра тяжести не изменяется. Мы можем поэтому сказать, что для каждого мгновения центр тяжести в пространстве точно установлен, он образует для тела прочную вращательную точку (*Drehmittelpunkt*), и вращение тела не может вызвать ни малейшего смещения центра тяжести.

Напр., мы можем бросить в воздух монету так, чтобы она не совершала никакого вращения,—центр тяжести опишет при этом параболу; мы можем бросить монету еще так, что она повернется вокруг себя, но и в этом втором случае центр тяжести опишет точно такую же параболу, как и раньше. Оба эти движения абсолютно независимы друг от друга.

Движение центра тяжести определяется только весом тела, который не может измениться во время движения; поэтому путь центра тяжести независим от деформации тела или от его движения в воздухе. Прыгающее животное, которое не встречает никаких препятствий в воздухе, отчего могло-бы возникнуть реакция (т. е. внешняя сила), не может ни в чем изменить движения своего центра тяжести. Мы можем поэтому сказать, что в каждое мгновение центр тяжести в пространстве твердо установлен, хотя нет двух мгновений, при которых положение было-бы одинаковым.

Движение тела вокруг центра тяжести обусловлено не весом, а силой инерции тела по отношению к оси, вокруг которой происходит движение.

Сила инерции зависит, главным образом, от того, как масса тела распределена по отношению к центру тяжести. Для одинаковой массы мы можем иметь предметы с различной силой инерции. Например, мы берем восковой шарик,—его сила инерции имеет известную величину в зависимости от оси центра; если теперь мы сдавим и сплющим этот шарик так, что некоторая его часть удалится от оси, то сила инерции увеличится, и поэтому мы будем вращать восковую массу, при той же силе по той же оси, теперь уже медленнее. Если деформировать шарик таким образом, что масса приблизится к оси, то сила инерции уменьшится, и, чтобы повернуть шарик вокруг оси, нам потребуется гораздо меньше силы.

Величина силы инерции исчисляется следующим образом (рис. 2): умножают массу каждой частицы тела на квадрат расстояния от оси, вокруг которой происходит вращение, и складывают все эти числа. Таким образом можно высчитать силу инерции животного по отношению к любой оси, массе туловища, головы, конечностей и т. д., пред- ставить это, как силу, собранную в одной точке, напр., в а, b, c, d, e, потом определить расстояние этих точек от центра тяжести, респ. от оси, проходящей через центр тя- жести, т. е. измерить длину линий ао, бо, со, до, ео, и произвести сле- дующую арифметическую операцию:

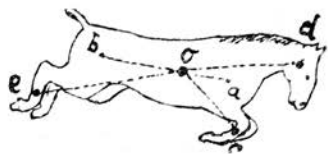


Рис. 2. Схема для демонстрации того, как можно приблизительно вы- числить силу сопротивления тела.

$$T = a \cdot \overline{ao^2} + b \cdot \overline{bo^2} + c \cdot \overline{co^2} + d \cdot \overline{do^2} + e \cdot \overline{eo^2},$$

где а, b, с, d, е будут обозначать массу различных частей тела, а Т—будет сила инерции животного в зависимости от определенной оси. Вычисле- ние силы инерции в действительности не может быть произведено таким простым способом,—интегральное исчисление и точное измерение являются здесь необходимыми, но, чтобы получить хорошее представление о силе инерции, достаточен и приведенный метод.

Массы а, b, с, d, е абсолютно неизменны, а расстояния ас, бо, со, до, ео изменчивы, причем животное может произвольно изменять их, хотя с известными ограничениями (т. е. не изменяя положения своего центра тяжести). Когда животное сжимается, то все эти расстояния, а следовательно и сила инерции, меньше. Если животное разгибает конечности и поднимает голову, то расстояния становятся больше, увели- чивается и сила инерции. Если оба раза применяется одна и та же сила, то в первом случае животное будет двигаться вокруг соответствующей оси скорее, чем во втором случае.

Когда животное прыгает, то сохраняет известную силу импульса, которая имеет определенный вращательный момент через центр тяжести по отношению к горизонтальной оси; эта сила импульса, респ. сила инер- ции, не претерпевает ни малейшего изменения до тех пор, пока живот- ное не придет в соприкосновение с почвой. Вследствие этой силы центр тяжести опишет точно определенную, неизменную параболу, и тело по- вернется вокруг горизонтальной оси. Существует математический закон, который гласит, что произведение силы инерции на скорость вращения есть величина постоянная; в нашем случае она зависит от силы импульса. Итак, мы имеем

$$T \cdot q = \text{constanta},$$

где Т обозначает силу инерции а, q — скорость вращения. Когда жи- вотное сжимается, $\frac{T}{x}$ будет меньше, следовательно, q больше, и жи- вотное поворачивается быстрее; но если животное разгибает ноги и под- нимает голову, то Т будет больше, следовательно q меньше, и животное поворачивается медленно.

Сила импульса, которую придает себе животное, зависит от сгиба- ния ног,—если сгибание передних и задних ног одинаково сильно, то животное прыгает вверх, а именно, по вертикальной линии без всякой силы вращения; но если задние ноги будут согнуты сильнее, как то бывает

при прыжке, то животное имеет с самого начала силу импульса с определенной силой вращения, оно будет вращаться с той именно скоростью, которой оно хочет достигнуть; чтобы изменить свою скорость вращения, оно должно, как уже сказано, уменьшить или увеличить силу своей инерции.

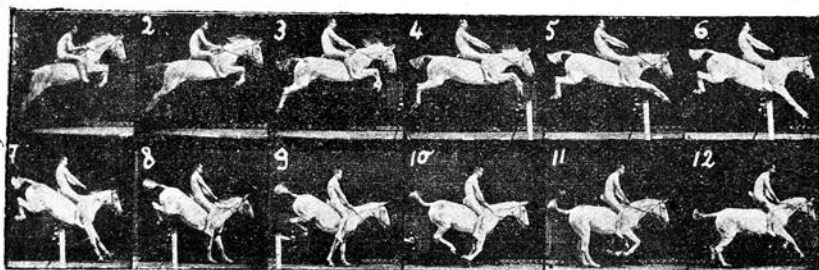
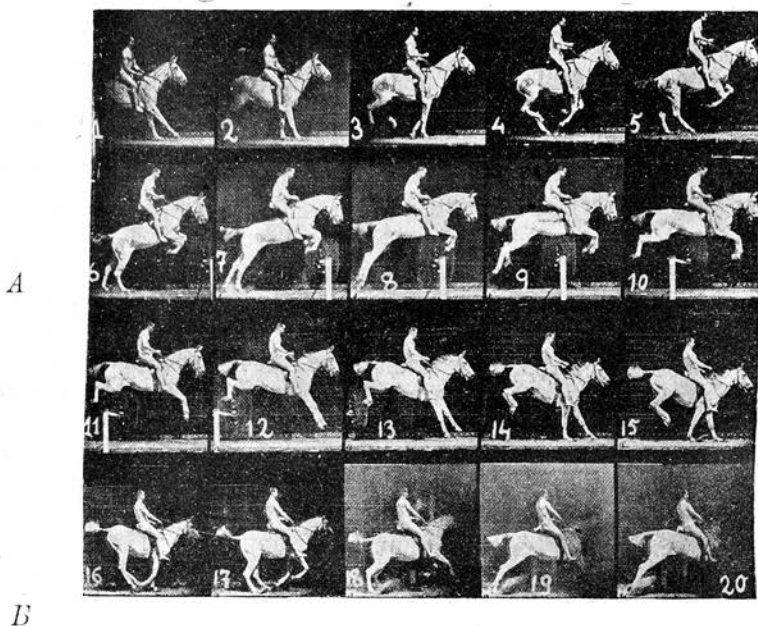


Рис. 3. Различные фазы прыжка лошади.

А. Прыжок начинается в 1, с 1 до 3 наступает сгибание передних ног, сгибание задних наступает немного позже—от 5 до 7. От 4 до 5 наступает первый рефлекс поступательных движений, передние ноги сгибаются, голова опускается; от 5 до 11 голова поворачивается книзу, вращательная реакция, которая из этого следует, влияет так, что передние ноги разгибаются, и голова поднимается; с этого момента голова движется по прямой линии; между 11—12 наступает второй рефлекс поступательных движений (подготовка к прыжку), передние ноги максимально разогнуты. В 13 показано животное в положении посадки. В 14 животное касается почвы.

В. Другой прыжок той же лошади, где возникающие после посадки рефлекссы заметны лучше. В 8 животное касается почвы, все тело продвигается вперед, и передние ноги сгибаются; это сгибание, благодаря твердости почвы, вызывает реакцию, которая подбрасывает животное в воздух на рис. 10, и начинается новый прыжок. (Эти рисунки взяты из книги Е. Mu v b r i d g e'a, *Animals in motion*, London, 1907, 3 ed.).

Если-бы животное достигало почвы с согнутыми передними ногами, то голова и живот его неизбежно ударились-бы о почву, и в зависимости от этого животное не было-бы в состоянии продолжать свой бег, так как оно должно было-бы прежде подняться. Когда животное достигает почвы с разогнутыми ногами, то оно может помешать толчку живота о землю, но, если его ноги остаются неподвижно разогнутыми, то может также наступить сильное сотрясение мозга и внутренностей; поэтому абсолютно необходимо, чтобы толчек ног о землю был эластичен и постепен; ноги должны обладать вначале повышенным тонусом разгибателей, затем постепенно сгибаться, и, когда сила инерции станет незначительной, они должны опять разогнуться, чтобы удержать туловище на ногах. Все эти акты не могут быть произвольными, произвольным является только то,—должно-ли животное оставаться стоя, или оно побежит дальше. Поэтому все эти действия должны быть большею частью рефлекторными. Наша задача—определить здесь участие лабиринта.

Рис. 3 (А и В) изображает основные фазы прыжка.

Чтобы начать прыжок, передние лапы сгибаются (А 1—4), немного позже сгибаются и задние лапы (5—7); вследствие этого сгибания животное подбрасывается в воздух, и, так как задние лапы развивают большую силу, то животное получает известную силу вращения, которая поворачивает его в воздухе вокруг самого себя.

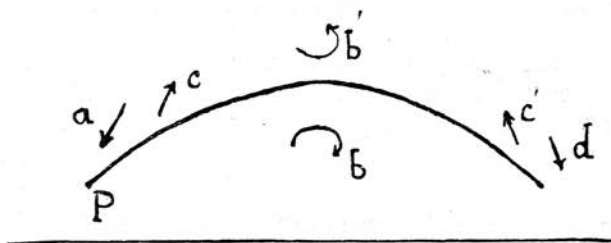


Рис. 4. Лежащий кзади от центра тяжести животного параболический путь (Р). Стрелка *a* показывает направление (относительно головы) движения, которое кожные полукружные каналы и отолитные мембраны должны произвести вначале прыжка. Задержка этого движения влияет на наступление первого рефлекса поступательных движений (сгибание передних ног и опускание головы). Стрелка *b* показывает направление поворота животного в воздухе вокруг трансверсальной оси своего центра тяжести. После этого наступает реакция вращения (*b*), при которой голова поднимается, и передние ноги разгибаются. Как ясно видно, голова описывает, вследствие вращения, другой путь, чем центр тяжести; вначале она медленно поднимается, в конце опускается быстрее. Поэтому кожный лабиринт производит относительно головы движение по направлению стрелок *c*, *c'*. Задержка этих (относительных) движений вызывает появление второго рефлекса поступательных движений (поднимание головы, разгибание передних ног). При опускании (посадке) кожный лабиринт и отолитные мембраны должны были двигаться дальше в направлении стрелки *d*. Задержка этих движений создаст силу, благодаря которой костные полукружные каналы влияют на кожные, а эпителий макулы—на отолитные мембраны; как результат, возникает третий рефлекс поступательных движений (сгибание передних ног и опускание головы).

Животное подброшено в воздух, костный лабиринт передал это движение кожному лабиринту (отолитные мембраны и кожные полукружные каналы),—дело обстоит так, как если-бы сила действовала по направлению стрелки *a* (рис. 4). Как результат этого, наступает рефлекс поступательных движений (рис. 1), при котором передние ноги сгибаются,

голова опускается, животное сжимается и принимает облик, который изображен на рис. 8—10 (рис. 3 А). Отолиты, макулы и кожные и костные полукружные каналы — все подчинены тем же силам и не оказывают друг на друга никакого влияния.

Вследствие сгибания конечностей и шеи инерция тела по отношению к горизонтальной оси, проходящей через центр тяжести, сильно понижена; сила эта, как уже было сказано, обладает определенной величиной вращения, и тело вращается быстрее, чем если бы конечности были разогнуты и благодаря этому сила инерции была бы увеличена.

Пассивное вращение всего животного по направлению стрелки *b* (рис. 4) раздражает полукружные каналы, и благодаря этому наступает реакция вращения головы и конечностей, — голова вращается активно по направлению стрелки *b'* (рис. 4), т. е. назад, а конечности разгибаются.

Процесс этой реакции вращения походит на реакцию вращения головы, когда животное рысью проходит кривую. Вращение головы начинается быстро и заканчивается медленно. Имеется, однако, здесь и различие: при прыжке вращение головы до известной степени произвольное, а при прохождении кривой вращение произвольное; для лабиринта это, само собой, безразлично, но не для нервной системы. При прыжке нервная система влияет главным образом через возбуждение лабиринта, а во время бега лабиринтное раздражение должно быть согласовано с проприоцептивным аппаратом тела, — обстоятельство, которое очень затрудняет анализ бега у животных.

Когда гимнаст в цирке проделывает сальтомортале, то он произвольно, посредством сгибания всех конечностей, уменьшает силу инерции и таким путем переворачивается в воздухе, хотя он имеет очень мало времени для того, чтобы произвести вращение; он должен, кроме того, подавить произвольно вращательную реакцию, наступающую, как результат раздражения полукружных каналов, — подавить также и разгибание конечностей, и только так он может продолжать вращение тела. Лошадь не подавляет этих вращательных реакций и поэтому выполняет только пол-поворот. Если цирковое животное (собака), которое проделывает сальтомортале, плохо дрессировано и плохо подавляет вращательную реакцию, то оно упадет на голову. То же самое происходит с лошадью, когда вращательные движения наступают быстро, так что животное чрезмерно переворачивается в воздухе и не встает надлежащим образом на передние ноги, падает и сбрасывает седока.

С наступлением вращательной реакции головы и конечностей достигается двоякий результат:

а) Сила инерции всего тела значительно увеличивается, и в дальнейшем вращение замедляется.

б) Голова в последних фазах прыжка 10—13 производит почти настоящее поступательное движение; несмотря на это, туловище продолжает свой поворот дальше. На рис. 3 ясно видно, что в то время, как голова поворачивается в пространстве между положениями А 5—9 и В 1—5, голова остается параллельной себе между положениями А 10—12 и В 5—8.

Поднимание головы вызывает, кроме того, тонические шейные рефлексы в конечностях, которые наступают механически у нормального животного, и которые проявляются в том же смысле, как и вращательная реакция, помогая ногам разогнуться.

Кроме того, в то время, когда животное находится в воздухе, особенно в 11—12 (А) и 5—7 (В), появляется новый рефлекс поступательных движений¹⁾. Вследствие переворачивания животного и вращательной реакции головы, голова, как центр тяжести, двигается с различной быстротой: движение ее наступает вначале с ускорением— g (g —ускорение тяжести), а в конце, когда животное прошло наивысшую точку своего пути,—с ускорением g . Голова описывает во время первой половины прыжка путь короче, чем центр тяжести, а во время второй половины—более длинный путь. Отолитные мембраны и кожные полукружные каналы, если-бы они были свободны, проделали-бы точно такие же движения, как и центр тяжести, а так как они следуют по пути головы, то к ним должна быть приложена определенная сила; т. е. отолитные мембраны и кожные полукружные каналы стремятся произвести движение по отношению к голове по направлению стрелки C, C , но встречают препятствие; тогда наступает раздражение вестибулярного аппарата, которое проявляется, как рефлекс поступательных движений, и вследствие которого передние ноги расгибаются максимально, а голова поднимается (рефлекс подготовки к прыжку). В таком виде животное достигает почвы.

Этим показано, как осуществляются рефлексы поступательных движений во время свободного акта, но это представляет затруднения при объяснении прыжка; без переворачивания животного в воздухе, вследствие которого голова влияет на различные, исходящие из нее, ускорения, не могут наступить т. наз. рефлексы поступательных движений.

Совокупность трех рефлексов,—вращательной реакции, тонических шейных рефлексов на конечностях и подготовки к прыжку,—влияет так, что переворачивание тела осуществляется медленнее, и животное касается пола в правильном положении.

Когда животное касается пола (рис. 3, В 7), движения головы быстро замедляются, и кожные полукружные каналы и отолиты развивают, вследствие сопротивления, энергию, которая проявляется в рефлексе лифта (рис. 5 АС) и влияют на лабиринт (так же, как указанные Magnus'ом и Kleyn'ом „минимальные“ установки головы при т. наз. тонических лабиринтных рефlekсах на конечностях). Благодаря этому конечности сгибаются, остановка животного происходит медленно, и предотвращается сотрясение. Это сгибание имеет еще тот результат, что тело продвигается вперед, и благодаря реакции соприкосновения с почвой передняя часть туловища подбрасывается в воздух (рис. 3, В 10—11). Между тем задние ноги приходят в соприкосновение с почвой, и ходьба продолжается.

Если животное не должно передвигаться дальше, то сгибание передних ног осуществляется медленнее, туловище не продвигается вперед, и, следовательно, голова несколько опускается, что вызывает рефлекс лифта (рис. 1, А—С); новое разгибание передних ног удержит животное.

¹⁾ Во время поднимания головы рефлекс, по моим наблюдениям, слабее, чем при опускании.