

## О координаціи сопряженныхъ движеній у лягушки.

Студента В. Коссецкаго.

Раздражая периферическій отрѣзокъ какого либо двигательнаго нерва, мы вызываемъ въ соответственной мышцѣ, одиночное сокращеніе; раздражая же такой-же отрѣзокъ цѣлаго нервнаго ствола (на пр. *nervi ischiadici*), мы заставляемъ подобнымъ образомъ сокращаться всѣ мышцы, получающія отъ него свои нервы, но это уже не одиночное движеніе, а сложное, т. е. такъ называемое сопряженное движеніе (*mouvement d'ensemble Flourens*<sup>1)</sup>). Такія движенія мы наблюдаемъ въ обѣихъ заднихъ конечностяхъ лягушки, раздражая нижній отрѣзокъ спиннаго мозга, перерѣзаннаго выше 5-го позвонка. Когда эти сопряженные движенія являются сразу въ цѣломъ какомъ-нибудь аппаратѣ, какъ перемѣны мѣста, жеванія, голоса и. т. п. и служатъ одной извѣстной цѣли, тогда онѣ принимаютъ еще болѣе сложный типическій видъ, и въ такомъ случаѣ мы ихъ называемъ координированными движеніями (*mouvements coordonnés-Flourens*).

Одиночныя мышечныя сокращенія, и даже сопряженные движенія, мы легко, по нашему произволу вызываемъ у животнаго, раздражая только какой либо периферическій нервъ, отдѣленный

<sup>1)</sup> P. Flourens. Recherches expérimentales sur les propriétés et les fonctions du système nerveux dans les animaux vertébrés. Seconde édition. Paris. 1842. pg. 27.



отъ нервныхъ центровъ; но координированныхъ движеній мы не въ состояніи вызвать, если нѣтъ хотя частной связи нервныхъ центровъ между собою. Слѣдовательно движенія эти главнымъ образомъ зависятъ отъ нервныхъ центровъ, которые обладаютъ способностью, координировать сопряженные движенія (*la coordination des mouvements d'ensemble* Flourens).

При различіи сихъ послѣднихъ движеній соответственно различнымъ аппаратамъ, въ которыхъ можно ихъ наблюдать, а даже при различіи ихъ въ одномъ и томъ же аппаратѣ, какъ напр. стояніе, ходьба, прыжки, и т. п. въ аппаратѣ перемѣны мѣста, чрезвычайно интересенъ вопросъ: отъ чего зависитъ каждая изъ этихъ отдѣльныхъ формъ координированныхъ движеній.

Вопросъ этотъ первый разъ затронуть былъ Тархановымъ въ статьѣ: „Исслѣдованіе механизма координаціи движеній въ актѣ ходьбы и скачковъ у лягушки <sup>1)</sup>“. Совершенно новый взглядъ автора этой статьи на столь важный предметъ возбудилъ мое вниманіе, и потому я рѣшился провѣрить опыты Тарханова и результаты моего исслѣдованія здѣсь представляю.

Пока однакожь перейду къ описанію моихъ собственныхъ опытовъ, я считаю нужнымъ сообщить опыты и заключенія Тарханова (по возможности его собственными словами) и равнымъ образомъ начертить анатомическія отношенія частей подвергаемыхъ операціи во время этихъ опытовъ.

## I.

Въ началѣ своей статьи Тархановъ говоритъ, что головной и спинной мозгъ въ явленіяхъ кожно-мышечнаго аппарата играютъ роль сходную до извѣстной степени, и могутъ замѣщать другъ друга; что спинной мозгъ иногда исполняетъ такую работу, какая по всей вѣроятности должна зависетьъ отъ головного мозга, какъ: цѣлесообразность движеній, кажущаяся ихъ разумная періодичность

<sup>1)</sup> Труды перваго Съѣзда Русскихъ Естествоиспытателей въ С. Петербургѣ. Отдѣленіе Анатоміи и Физиологіи pg. 130.



(трение лапкой), соразмерность реакции съ силой возбуждающихъ причинъ . . . . ., такъ что головной мозгъ видимо представляется придаткомъ, лишеннымъ особеннаго значенія, повторяющимъ то, что дѣлается спиннымъ.... Но этотъ придатокъ, по мнѣнію Тарханова, играетъ еще другую роль по отношенію къ ряду занимающихъ насъ явленій; онъ видоизмѣняетъ ихъ во времени, ускоряя или задерживая ихъ теченіе и, главнымъ образомъ, ассоціируя двигательные элементы этихъ явленій, возводитъ ихъ въ сложный актъ ходьбы и скачковъ. У лягушки (говоритъ Тархановъ), какъ извѣстно, головной мозгъ обязанъ этой способностью дѣятельности малой поперечной полосы, шириной въ 0,5 мм., лежащей позади corpora bigemina и представляющей мозжечокъ въ рудиментальномъ состояніи. Это мѣстечко, какъ и верхняя четверть продолговатаго мозга, по наблюденіямъ, сдѣланнымъ теперь надъ лягушкою, служитъ средоточіемъ аппарата координаціи движеній четырехъ конечностей въ актѣ ходьбы и скачковъ.

Послѣ этихъ апіористическихъ данныхъ, авторъ имѣетъ въ виду проникнуть нѣсколько глубже какъ въ свойства самаго центрального аппарата, такъ и въ распредѣленіе его приводовъ, выяснить отношенія частей головного мозга, лежащихъ впереди разбираемаго механизма, къ дѣятельности послѣдняго и подъ конецъ представить рядъ опытовъ надъ задерживательнымъ аппаратомъ.

Для рѣшенія этихъ вопросовъ, Тархановъ дѣлалъ опыты на лягушкахъ, которымъ, какъ извѣстно (говоритъ онъ), свойственны двѣ группы ассоціированныхъ движеній: *обыкновенная ходьба и скачки*. Лягушка въ ходьбѣ двигаетъ конечностями такъ, что лѣвая задняя конечность заносится впередъ одновременно съ правой передней, задняя же правая съ лѣвой передней. Повтореніе этихъ двухъ комбинацій движеній съ опредѣленной ритмичностью вполне исчерпываетъ актъ ходьбы. Скачки же обуславливаются одновременнымъ движеніемъ всѣхъ четырехъ конечностей, при чемъ заднія конечности только усиленно разгибаются, переднія же сначала приподнимаютъ туловище и затѣмъ, направляясь нѣсколько назадъ, толкаютъ его въ передъ. Движенія лягушки при плаваніи близко подходятъ къ только-что описаннымъ. Обезглавленная лягушка,



т. е. съ разрёзомъ подъ верхушкой четвертаго желудочка, неспособная на произвольныя движенія, при щипкѣ не даетъ прыжка; она воспроизводитъ рефлекторно лишь въ заднихъ конечностяхъ движенія требуемыя для прыжка, переднія же иногда медленно опускаются внизъ, не приводимая туловища, и остаются въ такомъ положеніи. Потому въ результатѣ получается не скачокъ, а такъ сказать скользеніе, и то единичное. Такого же рода движеніе получается и въ этихъ случаяхъ, когда полный разрёзъ спиннаго мозга между *plexus brachialis* и *plexus ischiadicus* вполне разъединяетъ связь между передними и задними конечностями. Последнее говоритъ достаточно убѣдительно въ пользу того, что скачки не суть достояніе спиннаго мозга, а головного, и что если кто и склоненъ эти рефлекторныя движенія при щипкахъ принимать за скачки, то фактъ полного отсутствія движеній при предоставленіи ей самой себѣ и единичность рефлекторнаго движенія при вѣшнихъ возбужденіяхъ указываютъ непреложнымъ образомъ на существованіе центровъ и произвольно двигательныхъ путей, которыми скачки могутъ быть вызваны по произволу лягушки и безъ вѣшняго раздраженія.

Такимъ образомъ опредѣливъ координированныя движенія у лягушки и поставивъ точную разницу между ходьбою и скачками у нея, авторъ желаетъ изслѣдовать причину этой разницы.

Сперва исключаетъ вліяніе переднихъ частей головного мозга на координированныя движенія, отрѣзывая эти части отъ мозжечка, послѣ чего приступаетъ къ опытамъ надъ оставшеюся частью нервныхъ центровъ, т. е. надъ мозжечкомъ и спиннымъ мозгомъ. Опыты его слѣдующіе:

**Опытъ I-й.** У лягушки сдѣланъ разрёзъ головного мозга по срединной линіи и доведенъ до половины продолговатаго мозга по дну четвертаго желудочка.

*Явленія:* ходьба остается неповрежденной, скачки сохранены.

*Заключеніе:* координирующій аппаратъ парный.

**Опытъ II-й.** Предъидущій разрёзъ вмѣстѣ съ поперечнымъ разрёзомъ половины продолговатаго мозга; этими двумя разрёзами удаляется одна половина координирующаго аппарата (одно по-



лушаріе, половина мозжечка и верхней части продолговатаго мозга).

*Явленія:* ходьба вполне сохраняется, способность же къ скачкамъ утрачивается.

*Заключеніе:* отъ каждой половины координирующаго аппарата идутъ приводы ко всѣмъ 4-мъ конечностямъ; .... конечно эти приводы надо отнести въ передніе столбы спиннаго мозга; ... этотъ же опытъ доказываетъ полную самостоятельность работы каждой половины въ актѣ ходьбы и безсиліе въ произведеніи скачковъ.

Опытъ III-й. У лягушки кромѣ разрывовъ упомянутыхъ во второмъ опытѣ, сдѣланъ одинъ или два поперечныхъ разрыва боковыхъ половинъ спиннаго мозга ниже plexus brachialis, въ послѣднемъ случаѣ на разныхъ высотахъ и при томъ такимъ образомъ, чтобъ боковые разрывы не нарушали произвольныхъ движеній въ нижнихъ конечностяхъ.

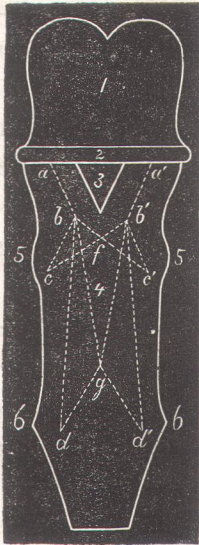
*Явленія:* тѣ же, какъ и въ предыдущемъ опытѣ.

*Заключеніе:* приводы координирующаго аппарата могутъ обходить половинные боковые разрывы спиннаго мозга.

Изъ этихъ трехъ опытовъ авторъ заключаетъ, что для акта ходьбы не есть необходима связь и присутствіе обѣихъ половинъ координирующаго аппарата и что каждая изъ нихъ представляется снабженной собственными приводами и способною производить ту же работу, какъ и въ случаѣ нормальной ихъ связи. Тогда какъ для существованія прыжковъ необходимымъ условіемъ является присутствіе обѣихъ половинъ нашего аппарата, безъ необходимости ихъ связи.

Тархановъ чертитъ схему приводовъ, по коимъ вліяніе координирующаго аппарата распространяется. Дабы читатель лучше понималъ его теорію, я здѣсь эту схему (ср. чертежъ) привожу.





1. Большой мозгъ.
2. Мозжечокъ.
3. Четвертый желудочекъ.
4. Спинной мозгъ.

- 5,5. Плечевое утолщеніе.
- 6,6. Поясничное утолщеніе.

ab, a'b'. Одиночные приводы, отъ каждой половины мозжечка идущіе по обоимъ бокамъ четвертаго желудочка вдоль продолговатаго мозга.

b, b'. Мѣста раздѣленія этихъ приводовъ на:

bc, b'c'. Приводы (*прямые*), идущіе къ плечевому утолщенію каждой стороны.

bd, b'd'. Такіе же приводы идущіе къ поясничному утолщенію каждой стороны.

bc', b'c'. Приводы (*перекрестные*) идущіе къ плечевому утолщенію противоположной стороны и перекрещивающіеся между собою въ f.

bd', b'd'. Такіе же приводы идущіе къ поясничному утолщенію противоположной стороны и перекрещивающіеся между собою въ g.

Сдѣлавъ такое предположеніе о приводахъ координирующаго аппарата идущихъ къ 4-мъ конечностямъ, Тархановъ приступаетъ къ дальнѣйшимъ опытамъ.

Опытъ IV. У одной лягушки сдѣланъ продольный разрѣзъ по срединной линіи спиннаго мозга отъ верхушки четвертаго желудочка почти до уровня plexus brachialis, не задѣвая его; у второй же проведенъ разрѣзъ тоже по срединной линіи спиннаго мозга, по начиная на 1—2 линіи ниже plexus brachialis до уровня plexus ischiadici.

*Явленія:* первая лягушка теряетъ способность попеременно переставлять переднія конечности, другая же представляетъ аналогичныя явленія по отношенію къ заднимъ конечностямъ; обѣ при упомянутыхъ условіяхъ склонны прыгать, чѣмъ ходить.



*Заключение:* у первой лягушки сохранена способность къ скачкамъ только въ переднихъ конечностяхъ, у второй же только въ заднихъ.

Опытъ V. У одной и тойже лягушки сдѣланы оба разрѣзы упомянутые въ 4-мъ опытѣ (которые перерѣзываютъ перекрестные пути схемы).

*Явленія:* лягушка способна исключительно лишь на чистые прыжки.

Авторъ, дабы избѣгнуть возраженія, что причиной этому служить цѣлость головного мозга, спрашиваетъ: такъ почему же нормальная, здоровая лягушка не скачетъ исключительно, а прыгаетъ и ходитъ въ перемежку. Последнее не замѣчается въ нашей пораненной лягушкѣ—ни шагъ ползкомъ, все прыжки.

*Заключение:* не говорить-ли этотъ опытъ самымъ краснорѣчивымъ образомъ, что половины нашего координирующаго аппарата, разъ поставленныя въ такія условія, при которыхъ они могутъ вліять лишь на соотвѣтственныя половины спинного мозга, не въ состояніи вызвать комбинаціи движеній требуемой для ходьбы, оставляя за собой силу производить скачки.

Опытъ VI. У одной лягушки сдѣланы два въ пятомъ опытѣ упомянутые разрѣзы; кромѣ того отнята половинка координирующаго аппарата.

*Явленія:* у этой лягушки мы не замѣчаемъ никакого движенія, исключая простыхъ одиночныхъ рефлексовъ при внѣшнемъ раздраженіи.

*Заключение:* механизмъ скачковъ имѣетъ въ основѣ своей прямые спинно-мозговые приводы обѣихъ половинъ координирующаго аппарата и требуетъ одновременной работы послѣднихъ; въ противоположномъ случаѣ получились бы односторонніе неправильные прыжки.

Такъ какъ ходьба есть поперебѣнное передвиженіе конечностей, по этому нужно предположить, что въ дѣлѣ ходьбы работаютъ поперебѣнно обѣ половины координирующаго аппарата. А именно правая половина координирующаго аппарата перекрестными путями вызываетъ движенія въ извѣстномъ порядкѣ въ лѣвой



половинѣ тѣла; лѣвая же половина, работая качественно одинаково, должна вызывать такія же движенія въ правой половинѣ тѣла,— и будь (прибавляетъ авторъ) работа эта одновременна съ правой— попеременныя движенія были бы невозможны.

Теперь авторъ переходитъ къ опытамъ, разъясняющимъ значеніе переднихъ частей головного мозга въ разбираемомъ актѣ ходьбы и скачковъ.

Опытъ VII. У лягушки сдѣланъ разрѣзъ удаляющій одно полушаріе.

*Явленія:* лягушка вслѣдъ за операціею энергически и быстро скачетъ.

Если мы удалимъ и другое полушаріе,

*Явленія:* скачки у лягушки въ такомъ случаѣ замедляются и теряютъ много въ силѣ.

Опытъ VIII. У лягушки сдѣланъ разрѣзъ по срединной линіи головного мозга и второй поперечный, половинный, на верхней границѣ мозжечка (этими разрѣзами удалены по одной сторонѣ: полушаріе, lobus opticus и corpus bigeminum),

*Явленія:* лягушка абсолютно теряетъ способность скакать, какъ произвольно, такъ и насильственно, а только ходить.

Заключенія съ 7 и 8 опытовъ: 1) полушарія служатъ исключительно источникомъ усиленія произвольно двигательной сферы, выразившагося въ учащенныхъ прыжкахъ—роль, которая признана за полушаріями въ дѣлѣ чисто рефлекторныхъ актовъ; 2) для обнаруженія такого эффекта не необходимо существованіе обоихъ полушарій, а достаточно присутствія хоть одного изъ нихъ; 3) они играютъ роль механизмовъ придаточныхъ къ другимъ болѣе важнымъ, помѣщеннымъ въ мозговыхъ массахъ мозжечка и въ верхней четверти продолговатаго мозга и имѣющимъ спеціальное назначеніе создавать ту или другую форму движенія.

Опытъ IX. У лягушки сдѣланъ разрѣзъ обнажающій ту массу thalami optici, въ которой преимущественно лежатъ задерживательные центры.

*Явленія:* вслѣдъ за подобной операціей лягушка обыкновенно начинаетъ быстро скакать и ползать,



Если въ началѣ ея движенія положить кристаллъ поваренной соли на поверхность разрѣза, стараясь сосредоточить вліяніе соли только на это мѣсто,

*Явленія:* то движенія въ большинствѣ случаевъ быстро замедляются, а подъ конецъ вполне исчезаютъ.

*Заключеніе:* задерживательныя вліянія среднихъ частей головного мозга обнаруживаются и въ сферѣ произвольно двигательной.

Наконецъ авторъ говоритъ: Если теперь составимъ выводъ изъ всего сказаннаго, то получимъ слѣдующій рядъ положеній:

#### *Для механизма*

ходьбы:

скачковъ:

1) Аппаратъ координирующій движенія конечностей и помѣщающійся въ мозжечкѣ и верхней четверти продолговатаго мозга

состоитъ изъ двухъ половинъ, совершенно самостоятельныхъ въ дѣлѣ ходьбы.

тоже парный, но не болѣе; каждая половина его въ отдѣльности безсильна производить полные скачки.

2) Каждая половина этого аппарата снабжена приводами прямыми и перекрестными.

3) Для правильной работы механизма при цѣлости остальныхъ частей

необходима цѣлость перекрестныхъ приводовъ.

лишь необходимые прямые приводы.

4) Механизмъ будучи составленъ изъ двухъ половинъ производитъ работу каждой половиной попеременно.

можетъ производить скачки лишь при одновременной, совокупной работѣ обѣихъ его половинъ.

5) Полушаріе усиливаетъ скачки и производитъ ихъ лишь въ присутствіи обѣихъ половинъ координирующаго аппарата. Задерживательный аппаратъ при возбужденіи солью задерживаетъ обѣ формы движеній.



Авторъ оканчиваетъ свои положенія слѣдующими словами: И такъ эти два разобранные нами акта—ходьбы и скачковъ—стоять въ близкомъ родствѣ между собой. Для нихъ существуетъ общая схема—механизма парнаго, лежащаго въ головномъ мозгу, съ прямыми и перекрестными спинно-мозговыми путями. Работаетъ одна половина—въ результатѣ ходьба, обѣ—прыжки.

## II.

Желая со всею точностью производить нужныя для нашихъ опытовъ операціи, мы принуждены изучить здѣсь анатомическія отношенія головного и спиннаго мозга лягушки и обратить особенное вниманіе на размѣры занимающихъ насъ частей. Размѣры эти опредѣлены нами по препарату нарочно для этого сдѣланному изъ лягушки погруженной на нѣсколько дней въ спиртъ и сравнены съ превосходными таблицами Аександра Экера: „*Iscenes physiologicae* Taf. XXIV.”

Опыты наши производились на обыкновенной лягушкѣ (*Rana esculenta*) и пламенной жабѣ (*Bombinator* s. *Bufo igneus*), такъ какъ сія послѣдняя, какъ по строенію скелета такъ и по обычаямъ болѣе другихъ жабъ сходна съ обыкновенной лягушкой <sup>1)</sup>

У обыкновенной лягушки снявъ верхнюю стѣнку черепной полости и позвоночнаго канала мы находимъ:

Большой мозгъ соотвѣтствующій снятымъ лобно-темяннымъ костямъ (*ossa fronto-parietalia*) <sup>2)</sup> состоитъ изъ обонятельныхъ долей (*lobi olfactorii*), мозговыхъ полушарій (*hemisphaeria cerebri*), лежащихъ въ ромбоидальномъ пространствѣ зрительныхъ бугровъ (*thalami optici*), за которыми слѣдуютъ зрительныя доли (*lobi op-*

<sup>1)</sup> E. Leśniewski Hist. Nat. systemat. ułożona podług Milne-Edwards'a, Reichenbacha, etc. Wydanie II-gie. Warszawa 1858 r. t. II pag. 142.

T. P. Jarocki. Zoologja czyli Zwierzęto-pismo ogólne, podług najnowszych syst. ułożone. Warszawa 1822 r. t. III pag. 160.

<sup>2)</sup> A. Ecker. Die Anatomie des Frosches. Braunschweig 1864 r.



tici v. corpora bigemina), въ видѣ двухъ шарообразныхъ тѣлъ, достигающихъ своими передне—боковыми частями почти до задняго края мозговыхъ полушарій.

Позади этихъ долей мы замѣчаемъ окрашенную линію, отдѣляющую большой мозгъ отъ мозжечка (cerebellum), который представляется намъ, какъ маленькая поперечная полоса, шириной въ 0,5 мм., въ срединѣ набухшая въ родѣ бородавки, а по бокамъ изгибающаяся внизъ, гдѣ мы встрѣчаемъ ножки (pedunculi) соединяющія мозжечекъ съ продолговатымъ мозгомъ. Эти ножки сходятся косвенно съ продолговатымъ мозгомъ и образуютъ, на высотѣ соединенія 1-го съ 2-ымъ позвонкомъ, верхушку четвертаго желудочка.

Мозжечекъ и  $\frac{2}{3}$  переднія части четвертаго желудочка, соотвѣтствуютъ затылочнымъ костямъ (ossa occipitalia), которыхъ у лягушки двѣ, раздѣленныхъ довольно широкимъ хрящемъ; нижняя же  $\frac{1}{3}$  часть четвертаго желудочка находится на высотѣ перваго позвонка.

Длина четвертаго желудочка у средней лягушки не превышаетъ 4 мм. Часть спиннаго мозга слѣдующая тотчасъ за верхушкой четвертаго желудочка, длиною отъ 1,5—2 мм., и соотвѣтствующая второму позвонку, для насъ очень важна, такъ какъ мы должны дѣлать продольный разрѣзъ по срединной линіи этой части, дабы уничтожить перекрещиваніе короткихъ приводовъ Тарханова, идущихъ отъ мозжечка къ плечевому утолщенію. Разрѣзъ этотъ не долженъ превышать 2 мм., такъ какъ нижнюю часть 2-го позвонка и цѣлый 3-ій позвонокъ занимаетъ плечевое утолщеніе. На это утолщеніе, изъ котораго берутъ начало 2-ая и 3-ья пара спинныхъ нервовъ, нужно отчесть, смотря по величинѣ лягушки, 3—4,5 мм.

Отъ мѣста соединенія 3-го съ 4-мъ позвонкомъ слѣдуетъ часть, длиною въ 4—5 мм., достигающая почти половины 5-го позвонка. Изъ ней выходятъ 4-ая, 5-ая и 6-ая пары спинныхъ нервовъ, распространяющіяся въ кожѣ спины и брюха. Здѣсь мы тоже дѣлаемъ разрѣзъ по срединной линіи спиннаго мозга, дабы уничтожить перекрещиваніе длинныхъ приводовъ Тарханова, идущихъ



щихъ отъ мозжечка къ поясничному утолщенію. Это утолщеніе начинается уже съ 5-го позвонка; изъ него берутъ начало 7-а, 8-я и 9-я пары спинныхъ нервовъ. Слѣдовательно этотъ разрѣзъ, не долженъ быть длиннѣе 4 мм. во избѣжаніе поврежденія упомянутыхъ нервовъ.

На высотѣ 7-го позвонка спинной мозгъ переходитъ уже въ концевую нить (*filum terminale*).

Изъ выше приведеннаго слѣдуетъ, что во избѣжаніе большаго утомленія лягушки вскрываніемъ цѣлаго позвоночнаго столба, для производства упомянутыхъ разрѣзовъ достаточно будетъ снимать лобно-темянные и затылочные кости, дуги 1-го и 2-го или же 4-го и 5-го позвонковъ.

### III.

Вотъ вопросы, на которые мы обратили вниманіе приступая къ нашимъ опытамъ:

- 1) Какимъ образомъ нормальная лягушка производитъ координированныя движенія служація для перемѣны мѣста. Имѣютъ ли эти движенія одну только типическую форму или ихъ есть болѣе? а если такъ, то въ чемъ состоитъ разница этихъ формъ?
- 2) Гдѣ помѣщается центръ координирующій движенія?
- 3) Существуютъ-ли прямые и перекрестные приводы Тарханова?
- 4) Въ чемъ заключается сущность координаціи разнородныхъ движеній?
- 5) Какимъ образомъ большой мозгъ вліяетъ на координацію сопряженныхъ движеній?

Вопросъ о нормальныхъ координированныхъ движеніяхъ служащихъ для перемѣны мѣста у лягушки, могъ быть а priori рѣшенъ на основаніи закона, что всѣ движенія животнаго зависятъ отъ устройства двигательныхъ его органовъ и отъ окружающей эти



органы среды (medium) <sup>1)</sup>. У лягушекъ, проживающихъ по большей части въ водѣ, на землѣ же находящихся только временно и конечности устроены соотвѣтственно этому. Преимущественно за-служиваетъ вниманія отношеніе длины переднихъ и заднихъ конечностей. Я измѣрялъ длину таковыхъ на многихъ лягушкахъ, провѣрялъ эти размѣры на скелетахъ, и почти всегда получалъ, считая отъ головки плечевой и бедренной кости до соотвѣтственныхъ пальцевъ числа относящіяся къ себѣ какъ 2: 5. Такой громадный перевѣсъ длины заднихъ конечностей надъ передними указываетъ достаточно, что *лягушка* на твердой поверхности (на пр. на полу или столѣ) должна преимущественно а даже исключительно прыгать. <sup>2)</sup> Что и на самомъ дѣлѣ замѣчается.

Изъ труда Тарханова узнавъ, что: „нормальная, здоровая лягушка, не скачетъ исключительно, а прыгаетъ и ходитъ въ промежку,” я кромѣ теоретическаго вывода старался наблюденіемъ разъяснить этотъ вопросъ, тѣмъ болѣе, что исключительно скачущая лягушка не годится къ оправданію Тархановой теоріи. Во всѣхъ почти опытахъ этого автора я нашелъ, что лягушки послѣ извѣстныхъ операцій утрачиваютъ способность ходьбы и только скачутъ; между тѣмъ я встрѣтилъ только три опыты (2-ой, 3-ій и 8-ой), которые своимъ послѣдствіемъ имѣютъ чистую ходьбу.

Но для провѣрки факта приведеннаго Тархановымъ, что у нормальной лягушки существуютъ два рода координированныхъ движеній, служащихъ для перемѣны мѣста я оставлялъ ее свободно на столѣ или полу и издали наблюдалъ оную иногда въ теченіи получаса; но послѣ нѣсколькихъ безуспѣшныхъ попытокъ я началъ производить указанные Тархановымъ операціи, наблюдая всякій разъ передъ этимъ лягушку въ нормальномъ состояніи. Изъ числа 73 лягушекъ оперированныхъ мною, ни одна, въ нормальномъ состояніи, не ходила, между тѣмъ всѣ прыгали очень хорошо. И такъ по нашимъ наблюденіямъ, на твердой поверхности, прыжки соста-

<sup>1)</sup> Wykład począt. Hist. Nat. Tom III. *Milne Edwards*. Zoologia tóm. Ant. Waga. Warszawa 1850 r. § 288 i nast.

<sup>2)</sup> *Milne Edwards* l. c. § 291.



вляють единственныя координированныя движенія для перемѣны мѣста. Тоже самое говорятъ намъ естествоиспытатели. <sup>1)</sup>

Не замѣчая двоякихъ движеній у лягушки на твердой поверхности, въ водѣ я наблюдалъ совершенно противное. Здѣсь лягушка встрѣчаетъ другія условія и потому соотвѣтственно этимъ условіямъ и соразмѣрно своей силѣ видоизмѣняетъ свои движенія. И такъ въ водѣ я могъ наблюдать два рода движеній, совершенно различныхъ, въ опредѣленіи которыхъ я вполне согласенъ съ Тархановымъ, и хотя они вмѣстѣ составляютъ плаваніе, но все таки представляютъ столь характеристическія различія, что я не могу для нихъ отрицать названій—*ходьбы и скачковъ*—съ которыми они чрезвычайно сходны.

Лягушка помѣщенная въ большой сосудъ съ водою, пока находится около краевъ, работаетъ попеременно передними и задними конечностями (ходить); отплывши же къ срединѣ, она отталкивается впередъ помощью одновременнаго движенія обѣихъ заднихъ конечностей и въ тоже время гребетъ по бокамъ передними лапками (скачетъ). Оба эти движенія вмѣстѣ составляютъ плаваніе; но чѣмъ менѣе воды вокругъ лягушки, чѣмъ болѣе она утомлена, тѣмъ менѣе охотно скачетъ, и тѣмъ чаще можно наблюдать движенія соотвѣтствующія ходьбѣ.

Для болѣе точнаго рѣшенія этого вопроса я умышленно наблюдалъ каждую оперированную лягушку, какъ на твердой поверхности, такъ и въ водѣ.

Касательно втораго вопроса: гдѣ помѣщается центръ координирующій движенія? въ сочиненіи Тарханова сказано (стр. 131) вообще: „Все, что извѣстно объ аппаратѣ координирующемъ движенія конечностей въ актѣ ходьбы у лягушки, сводится 1) къ локализациі его въ мозжечкѣ, да по новымъ изслѣдованіямъ въ

<sup>1)</sup> Jarocki l. c. pag. 160 et 167.

Leśniewski l. c. pag. 136 et 142.



„верхней четверти продолговатаго мозга; 2) къ ненарушенію ходьбы при половинномъ разрѣзѣ этого аппарата по средней линіи и „къ 3) отнесенію приводовъ этого аппарата въ передніе столбы „спиннаго мозга.—О локализациі механизма скачковъ нало сказать „тоже самое.....”.

На сколько мнѣ извѣстно, Флюрансъ, вводя первый разъ въ физиологію названіе сопряженныхъ движеній и приписывая мозжечку способность координировать оныя, говоритъ только вообще: „de la faculté de coordonner et de régulariser les mouvements” <sup>1)</sup>; и хотя опыты сюда относящіеся онъ производилъ только на птицахъ и млекопитающихъ, однакожъ онъ не различалъ особенныхъ родовъ движеній, но говоритъ: „que les mouvements désordonnés „par le fait de la lésion du cervelet correspondent à tous les mouvements ordonnés..... et qu'enfin, la perte totale du cervelet entraîne la perte totale des facultés regulatrices du mouvement.” <sup>2)</sup>

Новѣйшіе опыты, особенно *Вюльпіана* <sup>3)</sup> на лягушкахъ и рыбахъ, *Шиффа* <sup>4)</sup> на млекопитающихъ, и патологическія явленія у человѣка, сдѣлали сомнительнымъ открытіе *Флюранса*. И хотя оба автора не одинаково объясняютъ происхожденіе неправильности движеній при поврежденіи мозжечка, но соглашаются въ томъ, что способность, координировать движенія слѣдуетъ приписывать не исключительно мозжечку, но и ножкамъ.

Вопросъ этотъ слѣдовательно не лзя еще считать рѣшеннымъ, а потому я приведу нѣсколько опытовъ сюда относящихся.

Опытъ I. У лягушки сдѣланъ поперечный разрѣзъ по окрашенной линіи между зрительными долями и мозжечкомъ.

Операція эта уничтожаетъ съ одной стороны вліяніе головна-

<sup>1)</sup> P. Flourens l. c. pg. 140.

<sup>2)</sup> Ibidem.

<sup>3)</sup> A. Vulpian. Leçons sur la physiologie générale et comparée du système nerveux. Paris 1866, pg. 639.

<sup>4)</sup> I. M. Schiff. Muskel = und Nervenphysiologie. Lahr, 1858—59. pg. 356.



го мозга на спинные нервы, а съ другой стороны вліяніе мозжечка на головно-мозговые нервы.

Въ первые минуты послѣ разрѣза лягушка ходила очень скоро, правильно и прямо впередъ; прыгала только при щипаніи лапокъ, но прыжки эти все болѣе и болѣе усиливались и сдѣлались черезъ два часа послѣ операціи совершенно нормальными. Въ водѣ лягушка сначала тонула, но черезъ часъ и здѣсь всѣ движенія производила правильно. Нижняя челюсть была постоянно опавшею.

И такъ способность координированія сопряженныхъ движеній конечностей осталась не нарушенною; и хотя, замѣчаемое нами, сейчасъ послѣ операціи, скорое хожденіе, можетъ привести къ предположенію ускоренія (скорость) и ослабленія (ходьба, не скачки) координированныхъ движеній, однакожъ намъ кажется, что ослабленіе это зависитъ отъ значительнаго кровотеченія, а ускореніе отъ передачи раздраженія вслѣдствіе разрѣза, на нервы вблизи лежащія. Однакожъ въ этомъ случаѣ движенія нижней челюсти были уничтожены.

Кромѣ того Шиффъ сообщаетъ <sup>1)</sup>, что у высшихъ животныхъ послѣ перерѣзки среднихъ ножекъ мозжечка: „die Extremitäten „können sich zwar noch kräftig bewegen, aber dennoch kann das „Thier nicht mehr anf allen Vieren stehen, wail sobald die Hinter- „füsse auf den Boden kommen, die Vorderfüsse nach der Seite ge- „kehrt sind.“ У лягушки съ весьма короткими передними конечностями, у которой туловище лежитъ почти на полу, этотъ эффектъ не можетъ такъ ясно обнаружиться, но явленіе ходьбы, которое мы въ настоящемъ опытѣ получили, вполне соотвѣтствуетъ ему и подходитъ подъ это объясненіе.

Изъ сего ясно, что переднія части головного мозга не имѣютъ никакого вліянія на координацію движеній, о чемъ и Вюльпіанъ упоминаетъ. <sup>2)</sup>

Опытъ II. У лягушки сдѣланъ поперечный разрѣзъ продол-

<sup>1)</sup> I. c. pag. 352.

<sup>2)</sup> I. c. pag. 852.



говатаго мозга ниже мозжечка и его ножекъ. Этотъ разрѣзъ прекратилъ вліяніе мозжечка на спинные нервы (конечности).

Послѣ этой операціи лягушка уже совершенно не могла двигаться; щипаніе вызывало только одиночныя отраженныя движенія, а не ходьбу и прыжки; въ водѣ она тонула. Нижнею челюстью двигала правильно.

Эти два опыты показываютъ, что явленіе координированія движеній вообще зависитъ отъ дѣятельности мозжечка и его ножекъ.

Опытъ III. У лягушки мы перерѣзали съ обѣихъ сторонъ ножки мозжечка.

Лягушка при всякомъ положеніи (на спинѣ или на животѣ) оставалась неподвижною; при щипаніи появлялись одиночныя отраженныя движенія. Въ водѣ явленія тѣ-же.

Опытъ IV. У лягушки я по Вюльпіяну удалилъ бородавкообразную часть мозжечка, не трогая его ножекъ.

Лягушка на полу довольно долго не обнаруживала произвольныхъ движеній; при щипаніи производила неправильные скачки, отклоняя наружу то одну, то другую переднюю или заднюю лапку. Положенная на спину безпокоилась, желая повидимому приподняться на ноги, но не могла достигнуть цѣли. Въ водѣ явленія тѣ-же.

Опытъ этотъ убѣждаетъ насъ (вопреки мнѣнію Вюльпіяна) въ томъ, что лягушка при разрушеніи мозжечка не въ состояніи координировать свои движенія. Однакожъ мы, основываясь на немъ, не осмѣливаемся заключить, что этотъ органъ исключительно обладаетъ способностью координировать движенія, какъ это Флюрансъ утверждаетъ: ибо этотъ вопросъ, даже непосредственными опытами, какъ два предъидущіе, не можетъ быть рѣшенъ. Нѣтъ возможности изолировать дѣятельности мозжечка отъ дѣятельности его ножекъ, которыя сливаясь съ его веществомъ отходятъ къ спинному мозгу; слѣдовательно перерѣзка ножекъ уничтожаетъ сообщеніе между этими частями, уничтоженіе же мозжечка непремѣнно сопровождается нарушеніемъ цѣлости его ножекъ.



Теперь перейдемъ къ третьему вопросу: Существуютъ-ли прямые и перекрестные приводы Тарханова?

До сихъ поръ, кажется, ни кто еще не затрогивалъ этого вопроса и не находилъ подобныхъ приводовъ. Тархановъ первый въ своемъ сочиненіи высказалъ мнѣніе о существованіи въ спинномъ мозгу лягушки отдѣльныхъ аппаратовъ, производящихъ ходьбу и скачки, и стремится мнѣніе это подтвердить опытами.

Хотя авторъ систематически произвелъ свои опыты и логически разобралъ всѣ явленія; однако я повторивъ таковыя не могу вполне согласиться съ его взглядами. Онъ говоритъ, что послѣ извѣстныхъ разрѣзовъ спиннаго мозга, лягушка разъ ходитъ, другой разъ скачетъ, третій же скользитъ только помощью переднихъ или заднихъ конечностей. Наблюденія его вѣрны, но объясненіе по несоотвѣтственности метода, какъ мнѣ кажется, неточно. Въ доказательство чего я привожу слѣдующіе опыты.

*а) Разрѣзы для объясненія, въ чемъ состоитъ координація движеній вообще.*

Опытъ V. У лягушки сдѣланъ продольный разрѣзъ головного мозга по его срединѣ до половины четвертаго желудочка.

Лягушка прыгала очень хорошо на полу; въ водѣ плавала, употребляя для того оба рода координированныхъ движеній.

Слѣдовательно обѣ половины координирующаго органа вліяютъ независимо другъ отъ друга, на координацію сопряженныхъ движеній.

Опытъ VI. У лягушки сдѣланъ поперечный половинный разрѣзъ продолговатаго мозга, на 1 мм. ниже мозжечка.

Лягушка скоро и ловко прыгала; въ водѣ обнаруживала обѣ формы движеній.

При одностороннемъ только сообщеніи мозжечка со спиннымъ мозгомъ, координація сопряженныхъ движеній возможна въ самомъ обширномъ смыслѣ этого слова.

Опытовъ такого рода у Тарханова мы не находимъ; между тѣмъ посредствомъ этого разрѣза мы уничтожаемъ прямые приво-



ды одной половины координирующаго аппарата, приводы необходимые по его мнѣнію для произведенія скачковъ, а потому лягушка должна бы была потерять способность къ прыжкамъ.

Опытъ VII. У лягушки сдѣланы два предъидущіе разрѣзы вмѣстѣ.

Этимъ мы удалили вліяніе одной половины (правой) координирующаго аппарата на спинной мозгъ.

Лягушка двигалась по окружности слѣва на право; обѣ лѣвыя конечности функционировали не такъ хорошо, какъ правыя; при щипаніи она бросалась впередъ, но всегда направляясь вправо; въ водѣ работала лапками попеременно (ходьба).

Это единственный опытъ представляющій чистую ходьбу безъ скачковъ. Но такъ, какъ у нашей лягушки появились такъ называемые „*mouvements de manège*,” то весьма понятно, что по самимъ механическимъ причинамъ, скачки здѣсь были невозможны. И въ самомъ дѣлѣ движенія этой лягушки тѣмъ болѣе были похожи на ходьбу, чѣмъ меньшіе круги она описывала. Лягушка эта, по наложеніи шва на рану, ежедневно дѣлалась крѣпче и бодрѣе, рана скоро заживала, но во все это время лягушка только ходила. Черезъ пять недѣль при ходьбѣ она дѣлала уже только большіе круги, иногда и скакала, но все таки въ сторону; въ водѣ одна-кожъ еще охотнѣе работала попеременно лапками (ходьба). Черезъ 7 недѣль она уже вовсе не ходила, а прыгала впередъ, и въ водѣ обнаруживала обѣ формы движеній, однакожъ всегда можно было легко замѣтить перевѣсъ правой половины тѣла надъ лѣвой.

Это постепенное возвращеніе къ нормальнымъ движеніямъ совершенно оправдываетъ наше мнѣніе, что въ настоящемъ случаѣ скачки были сначала невозможны и обнаружались только по истеченіи довольно значительнаго времени, вѣроятно тогда, когда срослись раздѣленные части. Такое же сращеніе въ настоящее время можно принять по новѣйшимъ изслѣдованіямъ Masius'a и van Lair'a.<sup>1)</sup>

Перейдемъ теперь къ разрѣзамъ спиннаго мозга.

<sup>1)</sup> Centralblatt f. d. med. Wiss. 1869, N. 39, pag. 609.



б) Разрѣзы уничтожающіе перекрестные приводы Тарханова, вслѣдствіе которыхъ лягушка должна исключительно прыгать.

Опытъ VШ. У лягушки вскрыты дуги 1-го и 2-го позвонковъ и сдѣланъ продольный разрѣзъ по срединной линіи спиннаго мозга, длиною въ 2 мм., отъ верхушки 4 го желудочка до уровня plexus brachialis.

Послѣ этого разрѣза мы не замѣтили никакого измѣненія въ координаціи сопряженныхъ движеній, ни на твердой поверхности, ни въ водѣ. Но если разрѣзъ этотъ проведенъ былъ за 2-ой позвонокъ и задѣвалъ plexum brachialem, то лягушка не могла двигаться передними конечностями и скользила на заднихъ.

Опытъ ІХ. У лягушки вскрыты дуги 3-го, 4-го и 5-го позвонковъ и сдѣланъ продольный разрѣзъ, около 3 мм. длины, не задѣвалъ при томъ начала plexus ischiadici.

Здѣсь тѣже явленія. Пока разрѣзъ не переходилъ  $\frac{1}{3}$  верхней части 5-го позвонка, лягушка двигалась совершенно правильно, но коль скоро онъ переходилъ эту границу, лягушка скользила только на переднихъ конечностяхъ.

Опытъ Х. У лягушки вскрытъ спинной мозгъ отъ 1-го—5-го позвонка, и два предыдущіе разрѣзы сдѣланы вмѣстѣ.

По Тарханову эти разрѣзы должны совершенно уничтожить перекрестные приводы и потому лягушка должна только скакать.

Наша лягушка тоже только скакала на твердой поверхности, но въ водѣ производила очень свободно оба рода движеній.

Слѣдовательно эти разрѣзы тоже индифферентны для координаціи движеній, точно такъ какъ и предыдущіе; изъ чего слѣдуетъ, что существованіе перекрестныхъ приводовъ Тарханова подлежитъ сомнѣнію.

в) Разрѣзы уничтожающіе прямые приводы Тарханова, вслѣдствіе которыхъ лягушка должна только ходить.

Къ этой категоріи мы должны отнести нашъ опытъ ХІ и

Опытъ ХІ. Нѣсколькимъ лягушкамъ и снималъ по одной



позвоночной дугѣ, и производилъ половинные поперечные разрѣзы спиннаго мозга на разныхъ высотахъ.

Разрѣзы эти не уничтожали способности координировать сопряженные движенія, если только были произведены на высотѣ 1-го, 3-го и 4-го позвонковъ. Лягушки прыгали по полу, въ водѣ же плавали правильно. Но если разрѣзъ былъ сдѣланъ на высотѣ 2-го или 5-го позвонковъ, то въ такомъ случаѣ лягушка сейчасъ теряла способность двигать или передними или задними конечностями.

Который нибудь изъ этихъ разрѣзовъ долженъ былъ непременно нарушить прямые приводы Тарханова, но все таки ни одна лягушка не потеряла способности скакать.

Приступимъ къ четвертому вопросу: *въ чемъ заключается сущность координаціи разнородныхъ движеній.*

По чему мы наблюдаемъ у лягушекъ въ одномъ случаѣ одни, въ другомъ же иныя движенія. Рѣшеніе этого вопроса весьма затруднительно. Тархановъ утверждаетъ, что когда работаетъ одна половина координирующаго аппарата отдѣльно, получается ходьба,—когда же обѣ половины вмѣстѣ—скачки. И наши опыты на это намъ не даютъ положительнаго отвѣта. Тѣмъ не менѣе мы позволяемъ себѣ обратить вниманіе читателя на механизмъ ходьбы у лягушки: у ней лѣвая передняя конечность двигается впередъ одновременно съ правою заднею, а затѣмъ правая передняя съ лѣвою заднею. По этой причинѣ работа половины, какого бы то ни было координирующаго аппарата, этого сдѣлать не можетъ, ни посредствомъ прямыхъ, ни посредствомъ перекрестныхъ приводовъ, ибо не возможно допустить, чтобы мозжечекъ могъ избирать, въ данное время, то одни то другіе приводы, для обнаруженія требуемаго эффекта. Въ случаѣ же существованія приводовъ Тарханова, работа координирующаго аппарата обнаружилась бы такимъ образомъ, что правая передняя двигалась бы вмѣстѣ съ правою заднею.

Относительно пятаго вопроса: *„какимъ образомъ большой мозгъ вліяетъ на координацію сопряженныхъ движеній“*, я отчасти повторилъ опыты Тарханова.

Опытъ XII. У лягушки я вырѣзалъ полушарія.

Лягушка не двигалась произвольно, но при внѣшнемъ раздра-



женіи прыгала сильно и правильно. Слѣдовательно удаленіе полушарій ни въ чемъ не нарушаетъ способности, координировать движенія.

Опытъ XIII. У лягушки удалено одно мозговое полушаріе.

Лягушка прыгала правильно, только движенія половины тѣла противоположной вырѣзанному полушарію были ослаблены.

Опытъ XIV. У лягушки сдѣланъ полный разрѣзъ позади зрительныхъ долей.

Сейчасъ послѣ операціи лягушка скоро ходила, но спустя не много она лежала будто сонная и только при ви́шнемъ раздраженіи прыгала совершенно правильно.

Имѣя въ виду значительную потерю крови, не думаемъ, чтобы можно было зрительнымъ долямъ приписывать роль аппарата задерживающаго координированныя движенія <sup>1)</sup>.

По нашимъ опытамъ слѣдуетъ, что:

1) Нормальнымъ движеніемъ лягушекъ (*Rana esculenta* et *Bufo igneus*) должно считать только скачки на твердой поверхности; въ водѣ же плаваніе, которое разъ похоже на ходьбу,—другой же разъ на скачки.

2) Способность координировать движенія зависитъ отъ мозжечка и его ножекъ.

3) Существованіе специальныхъ механизмовъ координирующихъ движенія въ извѣстныя формы, подлежитъ сомнѣнію.

4) Особенныя формы координированныхъ движеній обуславливаются главнымъ образомъ анатомическимъ устройствомъ конечностей.

5) Полушарія и зрительныя доли вовсе не вліяютъ на координацію движеній.

---

<sup>1)</sup> О задерживательныхъ центрахъ здѣсь только вкратцѣ упомянуто, потому, что я намѣреваюсь подробно разобрать этотъ вопросъ въ одной изъ слѣдующихъ статей. Примѣчаніе издателя.