

О. Г. ГАЗЕНКО, Н. А. ЧЕХОНАДСКИЙ
(Москва)

ВОСПРИЯТИЕ НЕКОТОРЫХ МЕХАНИЧЕСКИХ ВЕЛИЧИН, СВОЙСТВЕННОЕ ОРГАНИЗМУ ЖИВОТНОГО

Рассматриваются свойства элементарной модели отолитовой части вестибулярного аппарата, объясняющей ряд функций этого важного органа. На основе анализа экспериментальных материалов и свойств модели высказываются предположения о принципах измерения ряда механических величин, необходимых для контроля и координации движений.

Животные в процессе жизнедеятельности постоянно меняют положение тела в пространстве. В контроле пространственного положения тела и организации координации движений важную роль, помимо других органов, играет вестибулярный аппарат. Одной из его функций должно являться, очевидно, «измерение» ряда механических параметров, необходимых для выработки в центральной нервной системе животного управляющих сигналов, поступающих затем на вход «исполнительных механизмов» (органов движения).

Изучение принципов «измерения» механических величин, свойственных организму животного, т. е. принципов преобразования этих величин рецепторами в электрические сигналы и принципов «обработки» информации в центральной нервной системе, может представлять значительный интерес для специалистов, работающих в области создания измерительных информационных систем.

Ниже на примере свойств элементарной модели и функций отолитовой части вестибулярного аппарата рассматривается вопрос о методах преобразования этим органом некоторых механических величин в электрические.

1. МОДЕЛЬ ОТОЛИТОВОЙ ЧАСТИ ВЕСТИБУЛЯРНОГО АППАРАТА

Важной частью анализатора положения в пространстве у высших животных является вестибулярный аппарат, который можно схематически представить состоящим из рецепторов, воспринимающих внешние воздействия, и нейронов, осуществляющих связь рецепторов с различными образованиями нервной системы.

Рецепторная часть состоит из полукружных каналов, реагирующих преимущественно на угловые ускорения, и отолитового аппарата, воспринимающего линейные перемещения головы и тела в пространстве.

В то время как механизм рецепции в полукружных каналах выяснен относительно полно, представления о деятельности отолитового ап-

парата в настоящее время довольно спорны. Предполагают, что рецепция в отолитовом аппарате осуществляется за счет смещения студенистой отолитовой мембраны, в которую включены кристаллы углекислого кальция — отолиты, относительно волосковых рецепторных клеток, проникающих в нее на некоторое расстояние.

С целью выяснения некоторых особенностей функции отолитового аппарата в условиях воздействия на организм животного механических

сил нами разработана элементарная модель этого важного органа [1, 2].

На рис. 1 приведена структурная схема модели, обладающей следующими основными свойствами:

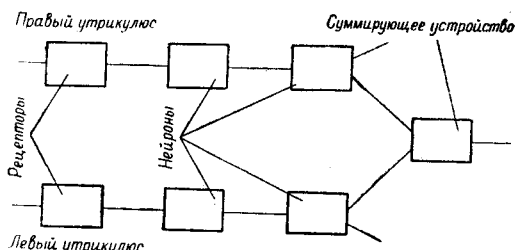


Рис. 1. Структурная схема элементарной модели отолитовой части вестибулярного аппарата.

а) рецепторы отолитовой части вестибулярного аппарата (как саккулуса, так и утрикулуса) представляют собой генераторные датчики, преобразующие угол отклонения го-

ловы животного от вертикали в частоту электрических импульсов с определенным коэффициентом пропорциональности;

б) рецептор реагирует на наклон головы относительно вертикали вследствие изменения величины составляющих сил веса отолитов, направленных вдоль и поперек волосков рецепторных клеток (рис. 2);

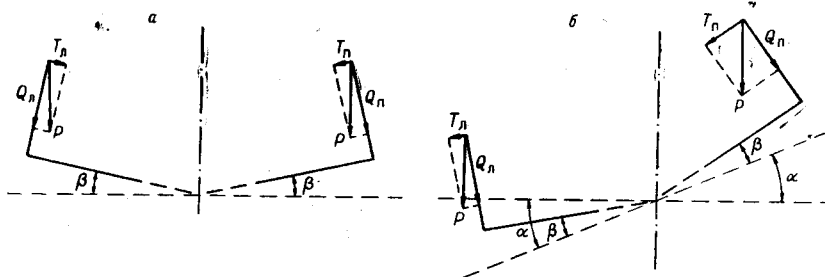


Рис. 2. Функция «сумматора» утрикулуса в статике:
а — вертикальное положение головы; б — наклон головы влево на угол α .

в) отолитовый аппарат состоит из большого количества цепочек рецептор-нейроны (Р-Ны), обладающих различными динамическими свойствами;

г) в вестибулярном аппарате имеется некоторое «суммирующее устройство», осуществляющее сравнение частоты импульсов, поступающих от левого и правого утрикулуса, а также от саккулуса.

2. ПРИНЦИПЫ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ МЕХАНИЧЕСКИХ ВЕЛИЧИН В ЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ, СВОЙСТВЕННЫЕ ОТОЛИТОВОЙ ЧАСТИ ВЕСТИБУЛЯРНОГО АППАРАТА

В результате изучения свойств приведенной элементарной модели вестибулярного аппарата сформулированы предположения о принципах «измерения» механических величин, свойственных отолитовой части

вестибулярного аппарата. Мы считаем, что подтверждением их правильности является соответствие процессов, возникающих в модели, функции реального вестибулярного аппарата.

1) «Измерение» величины и направления отклонения головы от вертикали

Частота импульсов f_1 на выходе цепочки Р-Ны правого утрикулюса (см. рис. 2), отражающая силу, направленную вдоль волоска, определится зависимостью

$$f_1 = k_1 P \cos(\alpha + \beta), \quad (1)$$

где P — сила веса отолита;

k_1 — коэффициент чувствительности рецептора вдоль волоска;

α — угол наклона головы (во фронтальной плоскости) относительно горизонтали;

β — угол наклона плоскости утрикулюса относительно горизонтали.

Для аналогичной цепочки левого утрикулюса частота импульсов соответствует выражению

$$f_2 = k_2 P \cos(\alpha - \beta). \quad (2)$$

Выходная величина «сумматора», если допустить, что $k_1 = k_2$, может быть представлена

$$\Delta f = 2kP \sin \alpha \sin \beta. \quad (3)$$

Можно показать, что для «канала», реагирующего на силу T (см. рис. 2), направленную поперек волоска, выходная величина «сумматора» будет иметь вид

$$\Delta f = 2kP \sin \alpha \cos \beta. \quad (4)$$

На основе анализа полученных зависимостей можно сделать вывод о том, что

частота импульсов на выходе «сумматора» зависит от величины угла наклона головы относительно продольной оси тела;

в зависимости от направления наклона головы изменяются знаки суммируемых величин по «каналу», реагирующему на силу, направленную поперек волоска;

наличие угла β приводит к возникновению при наклонах головы различия между сигналами, поступающими на вход «сумматора» от левого и правого утрикулюса по «каналу», реагирующему на силу, направленную вдоль волоска.

2) «Измерение» величины и направления линейных ускорений, возникающих при движениях животного

«Измерение» величины и знака ускорений в вертикальной плоскости осуществляется системой, включающей рецепторы саккулюса и «сумматор», сравнивающий сигналы, поступающие от рецепторов передней и задней части саккулюса.

На рис. 3 приведена схема относительного расположения рецепторов упомянутых частей саккулюса при сечении его сагиттальной плоскостью (вертикальной плоскостью, перпендикулярной к фронтальной).

Выходная величина «сумматора» при направлении ускорения \vec{j} «вперед» (см. рис. 3, а) будет определяться (условно считаем, что с каждым волоском связан один отолит) следующими зависимостями:

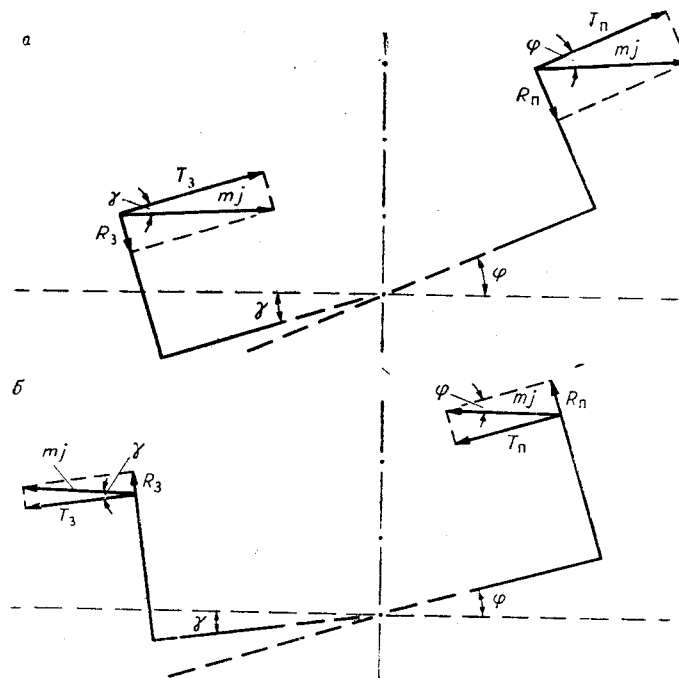


Рис. 3. Схема расположения рецепторов саккулюса в сагиттальной плоскости.

по каналу, реагирующему на силу, направленную поперек волоска:

$$\Delta f^* = mjk_1^* (\cos \varphi - \cos \gamma), \quad (5)$$

вдоль волоска:

$$\Delta f^* = mjk_2^* (\sin \varphi - \sin \gamma), \quad (6)$$

где φ — угол подъема передней части саккулюса относительно горизонтали;

γ — угол наклона задней части саккулюса относительно горизонтали;

m — масса отолита.

В случае действия ускорения «назад» (см. рис. 3, б) составляющие выходной величины будут определяться так:

$$\Delta f^* = mk_1^* j (\cos \gamma - \cos \varphi), \quad (7)$$

$$\Delta f^* = mk_2^* j (\sin \gamma - \sin \varphi). \quad (8)$$

На основе анализа приведенных зависимостей можно сделать следующие выводы:

составляющие выходной величины «сумматора» являются линейной функцией измеряемого ускорения;

при изменении знака ускорения («назад» вместо «вперед») изменяются знаки обеих составляющих выходной величины «сумматора»; если бы в рассматриваемой модели имело место равенство $\varphi = \gamma$, то выходная величина «сумматора» все время равнялась бы нулю.

3) «Измерение» величины и направления действия центробежных сил

Рассмотрим функции, выполняемые «сумматором» во время полета птицы по кругу. В этом случае (рис. 4) на правый и левый отолитовые аппараты будут действовать разные силы. Если совершается левый вираж, то центробежная сила N_n , действующая на правый отолит, может быть представлена зависимостью

$$N_n = (r + 0,5l \cos \alpha) \omega^2, \quad (9)$$

где r — радиус виража;

l — расстояние между правым и левым отолитовыми аппаратами;

ω — угловая скорость птицы на вираже.

На левый отолит будет действовать центробежная сила

$$N_l = (r - 0,5l \cos \alpha) \omega^2. \quad (10)$$

Так как частота импульсов в рецепторах пропорциональна силе, действующей на рецептор, то выходная величина «сумматора», осуществляющего сравнение обеих частот, может быть представлена

$$\Delta f = kl\omega^2 \cos \alpha. \quad (11)$$

Полученная зависимость (11) может объяснить некоторые функции и принцип действия механизмов управления органами полета птиц. Если система управления настроена на некоторый сигнал $\Delta f_{\text{опт}}$, соответствующий виражу без скольжения, то в случае выполнения этого маневра с большей угловой скоростью для сохранения того же значения выходной величины необходимо увеличить угол наклона относительно горизонтали. Это как раз и имеет место при выполнении виража как птицами, так и летательными аппаратами, созданными человеком.

Интересно отметить, что предполагаемый принцип действия «сумматора» позволяет объяснить характер движения животных и птиц с удаленным с какой-либо стороны отолитовым аппаратом.

В самом деле, в случае выполнения левого виража частота импульсов в волокнах правого вестибулярного нерва, поступающих на вход «сумматора», превышает частоту импульсов в левом вестибулярном нерве, что приводит органы управления полетом в режим, соответствующий

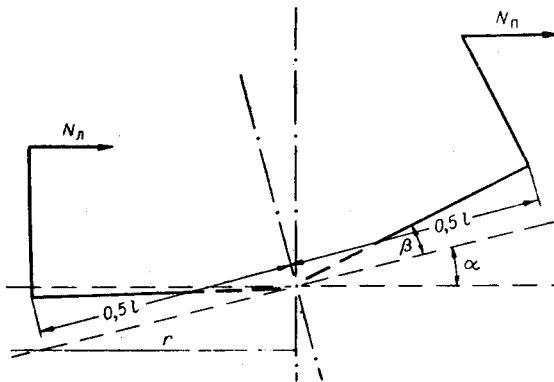


Рис. 4. Функция «сумматора» утрикулуса в динамике.

щий левому виражу. Если же левый отолитовый аппарат будет удален, то знак выходной величины «сумматора» сохранится, т. е. органы управления полетом при горизонтальном полете будут немедленно вводиться в режим левого виража.

Так как левый отолитовый аппарат удален и на вход «сумматора» не будут поступать импульсы от этого аппарата, то выходная величина «сумматора» превысит норму. Если при выполнении виража система управления органами полета птицы настроена на некоторое оптимальное значение выходной величины «сумматора», то, как это следует из выражения (11), птица с удаленным левым отолитовым аппаратом должна стремиться к максимальному увеличению угла α , вплоть до 90° .

Отмеченные явления [3] имеют место в действительности, что, вероятно, свидетельствует о правильности сделанных нами предположений.

4) «Измерение» величины и знака ускорения при периодических механических колебаниях

При исследовании импульсной активности нейронов вестибулярных ядер при действии на организм животного периодических колебаний было установлено:

а) частота импульсов при фиксированном периоде колебаний пропорциональна их амплитуде;

б) имеются цепочки Р-Ны, как увеличивающие свою активность при движении организма животного «вверх» и уменьшающие ее — при движении «вниз», так и обладающие диаметрально противоположными характеристиками.

Особенности характеристик цепочек Р-Ны объясняются динамическими свойствами самих цепочек и параметрами механических колебаний.

В самом деле, если на организм животного действуют гармонические механические колебания

$$y = h_0 \sin \omega t \quad (12)$$

(здесь h_0 — амплитуда колебаний; ω — частота колебаний), то ускорение j , испытываемое организмом, определяется, как известно, зависимостью

$$j = -h_0 \omega^2 \sin \omega t. \quad (13)$$

Так как рецепторы вестибулярного аппарата генерируют частоту импульсов, пропорциональную перегрузке, то на выходе цепочки Р-Ны имеем

$$f = h_0 k \omega^2 \sin(\omega t + \psi), \quad (14)$$

где ψ — угол сдвига фаз частоты импульсов относительно перегрузки.

Следовательно, данная система Р-Ны при фиксированной частоте изменения механической силы является измерителем амплитуды этих колебаний.

Что же касается определения знака действующего на организм ускорения, то на рис. 5 даны кривые перемещения организма животного, ускорения и изменения частоты импульсов на выходе двух цепочек Р-Ны, обладающих наиболее резко выраженными различиями в характеристиках, приводящими к существенному сдвигу в фазе колебаний ψ .

Таким образом, если цепочка Р-Ны обладает теми же динамическими свойствами, что и электрическая цепь с большой самоиндукцией, то

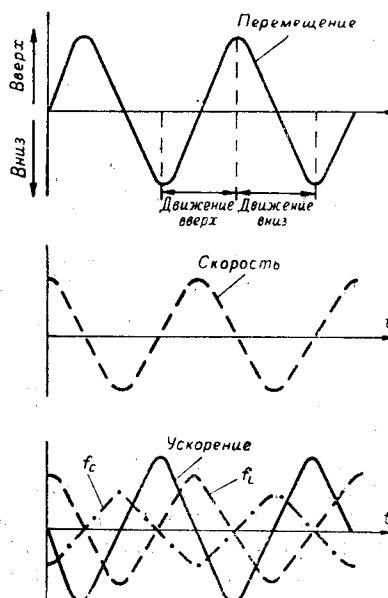
изменения частоты импульсов f_L в ней будут отставать по фазе от изменения ускорения на угол ψ , близкий к 90° (частота импульсов в цепочке будет возрастать при перемещении организма животного «вверх»);

если динамические свойства цепочки близки к электрической цепи с большой емкостью, то изменения частоты импульсов f_c в системе Р-Ны будут опережать по фазе изменения ускорений на угол ψ , близкий к 90° . Частота импульсов в цепочке будет возрастать при перемещении организма животного «вниз».

На основании анализа рассмотренных динамических свойств цепочек Р-Ны можно сделать следующее общее заключение:

рецепторы отолитовой части вестибулярного аппарата воспринимают ускорения, действующие на организм;

Рис. 5. Графики перемещения, скорости, ускорения, действующего на организм, и частоты импульсов на выходе двух цепочек Р-Ны.



в последующих звеньях цепочки Р-Ны (в зависимости от ее свойств) могут протекать процессы дифференцирования или интегрирования величины ускорения;

отолитовая часть вестибулярного аппарата осуществляет, таким образом, «измерение» скорости, ускорения и первой производной ускорения, действующего на организм.

ЛИТЕРАТУРА

1. О. Г. Газенко, Н. А. Чехонадский, Б. Б. Егоров, А. Н. Разумеев. Вестибулярный аппарат и его элементарная модель.— Тезисы докладов и сообщений на I Всесоюзной конференции «Человек — автомат». М., 1963.
2. О. Г. Газенко, А. Н. Разумеев, Б. Б. Егоров, Н. А. Чехонадский. Измерение ритмики нейронов ретикулярной формации при поперечных перегрузках. Докл. АН СССР, 1964, т. 155, № 5.
3. Р. Магнус. Установка тела. М., Изд-во АН СССР, 1962.

Поступила в редакцию
11 сентября 1964 г.