Р. ГРАНИТ

ОСНОВЫ РЕГУЛЯЦИИ ДВИЖЕНИЙ

Перевод с английского
Ю. И. Лашкевича

406

Под редакцией и с предисловием
д-ра мед. наук В. С. Гурфинкеля

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР»
МОСКВА 1973

УДК 612+577.3

Новая книга лауреата Нобелевской премии Р. Гранита посвящена одной из важнейших проблем современной нейрофизиологии — проблеме регуляции движений. В ней обобщены результаты многолетних исследований автора и его сотрудников по изучению свойств и взаимодействия мотонейронов, мышечных волокон и мышечных рецепторов, а также системы управления движениями. Особое внимание уделено вопросу регуляции чувствительности рецепторов, которая лежит в основе управления движениями в норме и патологии.

Предназначена для физиологов, гистологов, невропатологов, для врачей — нейрохирургов, ортопедов, физиотерапевтов, а также для специалистов по теории управления и кибернетике.

Редакция биологической литературы

г $\frac{2102—123}{041\ (01)-73}$

ПРЕДИСЛОВИЕ РЕДАКТОРА РУССКОГО ИЗДАНИЯ

Имя шведского нейрофизиолога, лауреата Нобелевской премии Рагнара Гранита хорошо известно советским ученым. В 1947 году была опубликована его первая монография «Сенсорные механизмы сетчатки», а в 1956 году вторая — «Электрофизиологическое исследование рецепции», вышедшая уже в следующем году в русском переводе. Две главы этой книги были посвящены центральной регуляции чувствительности мышечных рецепторов, открытой в лаборатории Р. Гранита. Дальнейшее развитие исследований в этой области позволило сформулировать представления о гамма-моторной системе и ее роли в управлении движениями. Важные результаты были получены также в изучении свойств мотонейронов и взаимодействия альфа- и гамма-моторных систем.

Основное содержание настоящей книги составляют результаты исследований, проведенных автором и его сотрудниками в последние два десятилетия. Помимо этих данных в ней рассмотрены и обобщены сведения из области морфологии и физиологии экстрафузальной мускулатуры, мышечных веретен и сухожильных рецепторов. Содержание книги, однако, не ограничивается сведениями об «исполнительных механизмах». Ее последние главы посвящены участию спинного мозга, механизмов мозгового ствола, мозжечка и сенсо-моторной коры в регуляции позы и движений. В этой части книги автор большое внимание уделяет роли альфа-гамма-сопряжения в регуляции движений, в том числе дыхательных движений и движений глаз.

Таким образом, книга в целом представляет собой очень обстоятельный обзор экспериментальных фактов и концепций, составленный с большой глубиной и четкостью. Это и естественно, так как обзор посвящен тем сторонам регуляции двигательной активности, в исследование которых автор и его сотрудники сами внесли огромный вклад.

Ценность книги особенно велика и потому, что автор очень критичен и четко формулирует нерешенные вопросы, стимулируя тем самым их разработку.

В. ГУРФИНКЕЛЬ

ПРЕДИСЛОВИЕ АВТОРА К РУССКОМУ ИЗДАНИЮ

Регуляцию движений и позы можно изучать со многих точек зрения. Этой книге я дал название «Основы регуляции движений» с целью подчеркнуть, что центральные механизмы, какова бы ни была их природа, в конечном счете оказывают свое действие в возбуждении мотонейронов и мышечных сокращениях. Мотонейроны и мышцы могут рассматриваться как исполнители двигательных актов, и знание их свойств должно лежать в основе любых попыток исследовать проблемы управления движениями.

В 1945 году в нашей лаборатории было обнаружено, что мелкие гамма-мотонейроны передних рогов спинного мозга посылают импульсы к интрафузальным волокнам мышечных веретен; это открытие привело к более широкому обобщению — к представлению о центральной регуляции обратной связи от этих органов. Таким образом, возникла еще одна новая обширная область исследований, поскольку стало ясно, что фактически существует *не одна, а две* моторные системы — система прямого действия, связывающая альфа-мотонейроны с главной (экстрафузальной) мускулатурой, и система непрямого действия — гамма-петля, идущая к мышечным волокнам веретен (интрафузальные волокна) и затем обратно к альфа-мотонейронам спинного мозга и к другим центральным пунктам. Интерес к изучению этих механизмов особенно возрос после создания метода внутриклеточных электродов, и вскоре в работу включилось большое число исследователей во многих странах. Раннюю историю этих работ я изложил в своей книге «Receptor and sensory perception» (русский перевод —«Электрофизиологическое исследование рецепции», 1957). В настоящей книге эта линия будет продолжена — со всеми ее ответвлениями — в физиологию мотонейронов, в область автоматических и произвольных движений, тонических механизмов регуляции позы, свойств мышечных волокон и иннервирующих их мотонейронов, активности межреберных мышц и диафрагмы и т. д.

Я старался отметить многие нерешенные проблемы, чтобы привлечь внимание молодых исследователей к этой области, столь важной для понимания принципов центрального управления (в норме или при расстройствах двигательных функций). Для чтения этой книги требуется знание основ физиологии; она должна подвести читателя к уровню специализации, необходимому для самостоятельной работы в данной области. Книга может представить интерес для нейрофизиологов, физиологов, неврологов, биокибернетиков и всех тех, кто занимается вопросами физиотерапии и ортопедии.

В этом предисловии, написанном для русского издания, я хотел бы выразить надежду, что моя книга достигнет цели — будет способствовать дальнейшему повышению интереса к излагаемым пороблемам среди моих коллег в СССР.

Р. ГРАНИТ

ИЗ ПРЕДИСЛОВИЯ АВТОРА К АНГЛИЙСКОМУ ИЗДАНИЮ

Я начал писать эту книгу из чисто личных побуждений: проработав в данной области около двух десятков лет, я ощущал потребность привести свои знания и представления в некую законченную систему. Когда контуры книги постепенно обрисовались, ее окончательное построение и объем были определены уже дидактическими соображениями.

В последние 20 лет мы были свидетелями замечательных успехов как в экспериментальной, так и в теоретической области. В первой из них львиную долю внимания привлекали мышечные веретена и мотонейроны; в теории продвижение вперед выражалось в развитии новых подходов к проблемам управления, связанных с выяснением роли новой двигательной системы — гамма-мотонейронов — в регуляции позы и локомоции. Мы прошли большой путь с того времени, когда я в конце 40-х годов начал свои исследования, двигаемый стремлением хотя бы в какой-то мере понять мышечные рецепторы именно как рецепторы, а не просто как источники афферентных нервных волокон, проводящих возбуждение с определенными скоростями.

Очевидно, что обширнейшая область двигательных функций выходит за пределы возможностей одного человека. В конце концов «выход» двигательной нервной системы составляют главным образом моторные акты. Их число практически безгранично. Если бы я хотел написать исчерпывающий обзор, нужно было бы значительно расширить каждый раздел. Книга начинается с описания основных физиологических фактов, касающихся мышц, мышечных рецепторов и мотонейронов — триады, которая служит исполнителем автоматических и произвольных команд, исходящих от центральной нервной системы. Далее излагаются имеющиеся у нас сведения об этих командах, посылаемых альфа- и гамма-мотонейронам такими специфическими структурами, как дыхательные центры, моторная зона коры, ствол головного мозга и т. д.

В книге принят подход классической физиологии в том смысле, что методы таких «вспомогательных» в данном контексте областей, как биофизика, математика, техника и т. д., никогда не привлекаются ради них самих, а только для того, чтобы пролить свет на интегрированные функции и биологические адаптации вообще. Понимание, к которому я стремлюсь, носит телеологический характер, хотя излагаемые факты были получены в экспериментах, основанных на обычном каузальном способе рассуждения. Я старался указать как можно больше неясных пунктов, по которым еще нет фактических данных, необходимых для понимания проблем управления движениями.

Чтение этой книги требует некоторых элементарных знаний в области физиологии. Они послужат основой для следующего шага в ознакомлении с обсуждаемыми проблемами. Книга может представить интерес для нейрофизиологов, неврологов, биокибернетиков, физиологов и тех, кто занимается вопросами ортопедии и физиотерапии.

Р. ГРАНИТ

Стокгольм,
август 1970 г.

ГЛАВА I

МЫШЦА

ПОСКОЛЬКУ ДЕЙСТВИЕ ДВУХ ВИДОВ МЫШЦ НЕ ОДИНАКОВО, РАЗЛИЧНА, ВЕРОЯТНО, И ИХ РОЛЬ: БЛЕДНЫЕ МЫШЦЫ С ИХ БЫСТРЫМ СОКРАЩЕНИЕМ — ЭТО ГЛАВНЫМ ОБРАЗОМ МЫШЦЫ АКТИВНОГО ДЕЙСТВИЯ, А КРАСНЫЕ С ИХ БОЛЕЕ МЕДЛЕННЫМ И ДЛИТЕЛЬНЫМ СОКРАЩЕНИЕМ СЛУЖАТ СКОРЕЕ ДЛЯ ПОДДЕРЖАНИЯ РАВНОВЕСИЯ ИЛИ ДЛЯ РЕГУЛИРОВАНИЯ.

РАНВЬЕ [823]

В этой книге мышца будет рассматриваться как звено в некоторой цепи координированных событий. С этой точки зрения нам прежде всего необходимо знать 1) иннервацию мышцы во всех ее аспектах, функциональных и морфологических, и 2) скорость и характер ее сокращения. В скелетной мышце млекопитающего есть две группы мышечных волокон — *экстрафузальные* и *интрафузальные* волокна. Каждая из них будет рассмотрена отдельно. Экстрафузальные волокна создают силу, необходимую для движений и обеспечения позы, а интрафузальные управляют частотой импульсного разряда от датчиков длины — *нервно-мышечных веретен*.

ЭКСТРАФУЗАЛЬНЫЕ ВОЛОКНА

Состав медленных и быстрых волокон

Возможно, что различие между красными и белыми (бледными) экстрафузальными мышечными волокнами млекопитающих было известно задолго до того, как о нем сообщил Лоренцини [694] в 1678 году, но обычно считают, что более медленное сокращение красных мышц по сравнению с белыми было обнаружено Ранвье [823, 825]. Значение этого открытия состоит в том, что оно привлекло внимание исследователей к функциональным аспектам изучения мышц. Хороший обзор старой литературы можно найти у Нидхэма [756], который отметил также, что «быстрые» белые мышцы часто перекидываются через два или несколько суставов,

тогда как глубже расположенные красные мышцы соединяют лишь смежные сегменты конечности. Давно известно, что темные и светлые волокна могут быть перемешаны внутри одной и той же мышцы, причем первые обычно тоньше [756]. Проведенные позднее гистохимические исследования, начиная с работы Денни-Брауна [258], использовавшего красные красители группы судана, подтвердили, что в большинстве мышц медленные волокна бывают перемешаны с быстрыми. Но в общем красные волокна все же обнаруживают тенденцию группироваться в обособленные глубоко лежащие головки (Денни-Браун); таковы, например, красные мышцы m. soleus и m. crureus. В «быстрой» мышце m. tibialis anterior также имеется глубоко расположенная группа медленных красных волокон [400, 401]. Цвет мышцы вначале однозначно связывали с содержанием в ней миоглобина, но недавние гистохимические исследования (см. ниже) показали, что и другие факторы могут способствовать большей оптической плотности красных мышц по сравнению с белыми. Денни-Брауну [258] не всегда удавалось подтвердить предполагаемую корреляцию между красной окраской и скоростью сокращения, но он все же считает цвет мышцы «довольно хорошим ориентиром» для экспериментальной работы. Он указывает также, что m. soleus, хотя она и бледнее, чем m. crureus, сокращается несколько медленнее.

Значительная часть интересующих нас исследований нервно-мышечных цепей была проведена на *трехглавой мышце голени* (m. triceps surae), состоящей из трех компонентов — m. gastrocnemius (medialis et lateralis), m. plantaris и m. soleus, расположение которых у крысы показано на фото I, *В*. Особенно удачно то, что имеется ряд работ по гистохимии волокон этой мышцы ([490, 753, 843, 913] и др.). На фото I, *А* видно, что у крысы темноокрашенная область переходит через границу между тремя мышцами; эту картину дополняет окраска, выявляющая ферментативную активность (фото I, *Б*; объяснение см. в подписи).

Длительное сокращение мышц, связанное с поддержанием позы, и быстрые движения предъявляют весьма различные требования к обмену веществ. Это уже понимал Ранвье [824]: он указывал, что красным мышцам в отличие от белых свойственны сильно извитые объемистые капилляры, снабженные многочисленными расширениями, которые он считал резервуарами окислительной энергии. Это наблюдение проливало также некоторый свет на причины малой утомляемости красных мышц. В m. soleus — мышце, отличающейся более равномерной красной окраской,— объем кровотока на 100 г ткани составляет 28...31 мл/мин, а в m. gastrocnemius — 10...12 мл/мин [829]. Проведенное недавно детальное исследование [844] подтвердило, что вокруг темноокрашивающихся волокон сеть капилляров более развита. Фолков и Халицка [359] провели сравнительное изучение механизмов, регулирующих

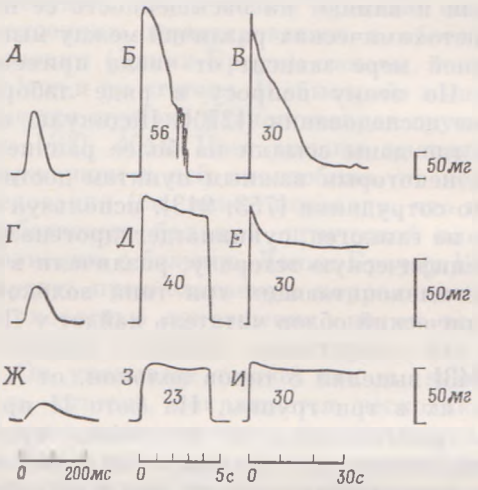
потребление кислорода в двух упомянутых мышцах во время покоя и при физической нагрузке.

Различие в степени васкуляризации, а тем самым и в количестве гемоглобина, должно также влиять на интенсивность красной окраски. Темные волокна богаты митохондриями, которые не только служат, как известно, очагами ферментативной активности, но и повышают, вероятно, оптическую плотность мышечной ткани и влияют на насыщенность ее цвета. Диапазон наблюдаемых гистохимических различий между мышечными волокнами в известной мере зависит от числа применяемых методов окрашивания. По этому вопросу в ряде лабораторий начаты систематические исследования ([276]; Падикула, см. ниже; Огата и Мори [766], где даны ссылки на более ранние работы тех же авторов), и по некоторым важным пунктам достигнуто согласие. Падикула и его сотрудники [753, 913], используя в качестве критерия окраску на гликоген, сукцинатдегидрогеназу, аденозинтрифосфатазу и неспецифическую эстеразу, различали в поперечнополосатых мышцах млекопитающих три типа волокон — А, В и С. Хороший литературный обзор читатель найдет у Дубовица и Пирса [276].

Романул [843] выделил 8 типов волокон, от А до Н, но позднее объединил их в три группы. На фото II представлены для сравнения m. gastrocnemius и m. soleus крысы; видно, что в m. gastrocnemius есть волокна как с большей, так и с меньшей активностью сукцинатдегидрогеназы, чем в m. soleus, где волокна более однородны по толщине и по активности фермента. В m. gastrocnemius у крысы были найдены волокна всех трех типов (А, В и С), описанных Штейном и Падикула [913], а в m. soleus — волокна двух типов (В и С). Волокна типа А — белые (самые светлые на фото II), В и С — темные. Кугельберг и Эдстрём [427] утверждают, что результаты их исследований (на мышцах крысы) хорошо согласуются с данными Романула. Огата и Мори [766] называют тип В «средним» и рассматривают его как промежуточную форму между крайними типами А и С. Они подтверждают данные Падикула о распределении волокон разного типа у крысы. У кошки Хеннеман и Олсон [490] также нашли три типа волокон в медиальной части m. gastrocnemius, но в m. soleus был найден только тип В. Огата и Мори обнаружили в m. soleus кошки волокна двух типов — В и С. Сходные данные получили Дубовиц и Пирс [276]. В медиальной части m. gastrocnemius доля толстых белых волокон типа А составляет около 50%. В ряду А — В — С густота капиллярной сети возрастает [490].

Гистохимические исследования в сущности показывают, что весь «спектр» волокон, от светлых до темных, соответствует постепенному переходу от анаэробного гликолиза к формам метаболизма, все больше и больше зависящим от кислорода. Романул ([843],

стр. 365) пишет: «На одном конце спектра находятся волокна с высокой способностью к использованию гликогена, низким уровнем липидного и окислительного обмена и малым содержанием миоглобина... А на другом конце — волокна с низкой способностью расщеплять гликоген, очень интенсивным обменом липидов, высоким уровнем окислительного обмена и высоким содержанием миоглобина». На основе гистохимического подхода недавно



Фиг. 1. Сократительная реакция одиночных мышечных волокон *Xenopus laevis* при прямом раздражении [645].

В левом вертикальном ряду (*А*, *Г*, *Ж*) — реакция на одиночный стимул; в середине (*Б*, *Д*, *З*) — кривые напряжения при частоте слияния (указана на кривых); справа (*В*, *Е*, *И*) — кривые напряжения при стимуляции с частотой 30 имп/с. Верхний ряд — волокно толщиной 110 мкм (тип 1 в табл. 1); средний ряд — волокно толщиной 60 мкм (тип 2 в табл. 1); нижний ряд — волокно толщиной 50 мкм (тип 3 в табл. 1). В случае *Б* кратковременные спады напряжения к концу тетануса были вызваны нарушением проведения потенциала действия по мышечному волокну.

был разработан ценный метод, позволяющий прослеживать состав и распределение двигательных единиц по картине изменений ферментативной активности после искусственно возбуждаемых мышечных сокращений [308, 627].

Для того чтобы гистохимические данные можно было более точно сопоставить со скоростью сокращения, необходимо работать с изолированными одиночными мышечными волокнами. Такие эксперименты были проведены только на m. ileofibularis шпорцевой лягушки (*Xenopus laevis*) [645]. Нужно заметить, что какая-либо аналогия с поперечнополосатыми мышцами амфибий возможна только в отношении волокон, принадлежащих к одному и тому же типу — к так называемым «быстрым» или «медленным» фазическим волокнам. У млекопитающих экстрафузальная ске-

мускулатура состоит только из фазических волокон. К этой категории принадлежат и те одиночные волокна *Xenopus*, гистологию которых можно непосредственно сопоставить с их сократительными свойствами. Мышцу окрашивали на липиды, сукцинатдегидрогеназу и ДПН-диафоразу; как видно из табл. 1, волокна распадались на 5 групп, из которых только группы 1, 2 и 3 определенно относились к фазическому типу с распространяющимся потенциалом действия. Прямое электрическое раздражение волокон группы 5 столь же определенно вызывало местные, нераспространяющиеся потенциалы нервно-мышечного соединения (которые мы рассмотрим ниже), а не обычные спайки, характерные для фазических волокон. Были выделены фазические волокна всех трех типов, и оказалось (фиг. 1), что они различаются по силе и форме ответа на одиночное раздражение, по частоте, при которой возникает тетанус, и по длительности периода, в течение которого тетанус хорошо поддерживается (т. е. по утомляемости). Самые тонкие темные волокна (группа 3 в табл. 1) создавали наименьшее начальное напряжение, но лучше других поддерживали его. Позже были аналогичным образом исследованы двигательные единицы [899], что позволило разделить их на четыре типа (см. ниже). Стег [912] дифференцировал по функциональному признаку быстрые и медленные двигательные единицы из фазических волокон в хвосте крысы (см. ниже).

Таблица 1

СВОЙСТВА РАЗЛИЧНЫХ МЫШЕЧНЫХ ВОЛОКОН В M. ILEOFIBULARIS ШПОРЦЕВОЙ ЛЯГУШКИ (*XENOPUS LAEVIS*) [645]

	1	2	3	4	5
Положение в мышце	Периферическое	Центральное	Центральное	Центральное	Центральное
Приблизительное число волокон	350	200	50	50	45
Диаметр, мкм	100...150	55...110	40...70	35...70	35...70
Способность окрашиваться суданом черным В	+	+ + +	+ +	(–)	0
Реакция на ДПН-диафоразу	–	+ + +	+	+ +	0
Реакция на сукцинатдегидрогеназу	+	+ + +	+ +	+ +	0
	Бледные	Темные	Темные	—	Светлые

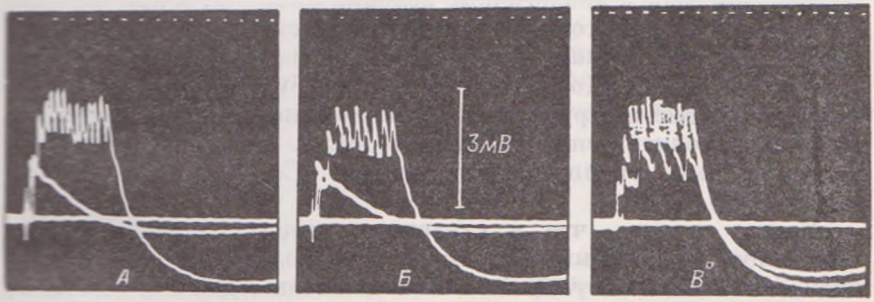
Помимо различных типов медленных и быстрых фазических волокон, которые явно не сводятся к двум классическим типам — «красному» и «белому»,— у *Xenopus* имеется еще один вид мед-

ленных экстрафузальных волокон. Эти волокна, хорошо известные из физиологии амфибий, не способны к быстрым одиночным сокращениям. Пожалуй, можно считать, что они были открыты Зоммеркампом [902] в m. ileofibularis лягушки, но после этого появилось много противоречивых сообщений других авторов (хороший обзор читатель найдет у Пичи [779]). Сейчас, когда из работы Леннергрена и Смита (фиг. 1) мы знаем, что некоторые фазические волокна в m. ileofibularis шпорцевой лягушки сокращаются очень медленно, легко понять затруднения, с которыми сталкивалось поколение физиологов, работавших с целыми мышцами амфибий. Однако Зоммеркамп четко показал, что некоторым пучкам волокон свойственно медленное сокращение под действием ацетилхолина и механического или электрического раздражения («Dauerverkürzung»); он наблюдал такие сокращения в различных мышцах лягушки. Позднее Куффлер и Воган Уильямс [626] нашли, что подобного рода волокна обладают именно такими свойствами.

«Тонические пучки» («Tonusbündel») Зоммеркампа вновь привлекли к себе внимание только после работ Тасаки [930—932], который отпрепаровывал у жабы отдельные нервные волокна и обнаружил, что наиболее тонкие из них (4,5...7,2 мкм) возбуждают очень медленные тонические сокращения силой порядка 4 г, тогда как толстые волокна со средним диаметром 11,4 мкм вызывали быстрые сокращения силой около 40 г. Полная ясность в этом вопросе была достигнута лишь в результате исследований Куффлера и Джерарда [623]; эти авторы показали, что тонкие нервные волокна, порог электрического раздражения которых в 3...6 раз выше, чем у наиболее толстых волокон, возбуждающих быстрое сокращение, создают в мышце не распространяющиеся потенциалы действия, а просто местные очаги деполяризации, которые они назвали потенциалами нервно-мышечного соединения. Как показал дальнейший анализ [625, 626], при этом сокращаются волокна, соответствующие «Tonusbündel» Зоммеркампа с их «Dauerverkürzung», так как при раздражении постоянным током они могут оставаться сокращенными в течение нескольких минут; тот же результат получался при воздействии деполяризующих веществ (ацетилхолин) или ионов (K^+) по всей длине волокна. На это не способно ни одно фазическое волокно. Как показали Леннергрен и Смит [645], «тонический пучок» у *Xenopus* снабжен «гроздевидными» (en grappe) двигательными окончаниями [944]. Электронный микроскоп позволил ясно дифференцировать эти окончания от концевых пластинок (см. обзор в статье Коэрса [190]).

Избирательно стимулируя тонкие нервные волокна после блокады толстых и используя в качестве контроля отсутствие распространяющихся мышечных потенциалов действия, Куффлер

и Логан Уильямс смогли правильно идентифицировать волокна и таким путем осуществить тщательный анализ системы тонких волокон у амфибии. К упомянутым выше свойствам «тонических» волокон следует добавить еще две особенности: 1) небольшие потенциалы нервно-мышечного соединения можно обнаружить здесь во многих местах на протяжении волокна, а не в нескольких дискретных участках, как в фазических волокнах; 2) эти



Фиг. 2. Электрическая реакция медленного мышечного волокна амфибии на максимальное раздражение нерва, не вызывающее блока (внутриклеточное отведение) [625].

А. Совмещенные записи тетануса с частотой 150 имп/с и небольшого одиночного потенциала нервно-мышечного соединения. *Б*. То же, но частота тетануса 100 имп/с. *В*. Совмещенные записи тетанусов с частотами 50 и 150 имп/с. Потенциал покоя 52 мВ, нулевая линия модулирована частотой 50 Гц. При частоте раздражения 100 имп/с деполяризация достигает «потолка». Записи для частоты 150 имп/с на *А* и *Б* почти идентичны.

потенциалы непосредственно вызывают местные сокращения, которые при многократной стимуляции создают значительное статическое усилие, возрастающее с увеличением частоты раздражения. Пример суммации последовательных потенциалов нервно-мышечного соединения, регистрируемых внутриклеточным электродом, приведен на фиг. 2. В фазических волокнах такие потенциалы не вызывают сокращений; они служат лишь связующим звеном между нервным и мышечным спайками.

Тонические волокна с их характерными электрическими и сократительными свойствами не были найдены в экстрафузальных скелетных мышцах млекопитающих, хотя они существуют в m. stapedius и m. tensor tympani у кошки [356] и в наружных глазных мышцах кролика [734—736], морской свинки [497] и кошки [498], в которых нет мышечных веретен, но есть гроздевидные двигательные окончания (см. раздел о мышцах глаза в гл. XI). Однако Ценкер и Анценбахер [1015] рассматривают все двигательные окончания как концевые пластинки, одиночные или широко разбросанные. Нахмиас и Падикула [753] нашли в наружных глазных мышцах кошки три типа мышечных волокон. Бах-и-Рита и Ито [52] подтвердили существование

в этих мышцах медленных тонических волокон с множественной иннервацией, но им не удалось удостовериться в том, что отсутствие распространяющихся спайков представляет собой обычное для этих волокон явление. Новые эксперименты Пайлара [793], проведенные для уточнения этого вопроса, показывают, что медленные тонические пучки в глазных мышцах кошки сокращаются под действием потенциалов нервно-мышечного соединения таким же образом, как и аналогичные волокна амфибий, и при частотах раздражения, достаточных для блокады спайков в фазических мышцах, в этих пучках происходит такая же суммация потенциала, как на фиг. 2. Но до тех пор пока не будут получены параллельные данные о структуре и функции (типа тех, которые были получены Леннергреном и Смитом [645]), никакие результаты не могут быть вполне убедительными. (См. новейшие обзоры [51] и [780].)

Можно думать, что в скелетных мышцах млекопитающих независимо управляемые интрафузальные волокна образуют механизм, способный регулировать как движение, так и сохранение позы путем воздействия на нейроны передних рогов, иннервирующие медленные и быстрые фазические волокна, так что здесь нет никакой нужды в тонических пучках. Эти пучки не имели бы отношения к теме нашей книги, если бы не было оснований предполагать, что волокна такого же типа имеются в мышечных веретенах скелетной мускулатуры млекопитающих. Экстрафузальные тонические пучки амфибий толще небольшой группы интрафузальных волокон веретена, и поэтому свойства таких волокон легче было исследовать на экстрафузальной модели.

Крюгер ([614]; здесь же дается полный исторический обзор), проведя сравнительное гистологическое исследование фазических и тонических пучков амфибий, показал, что быстрые волокна обнаруживают на поперечных срезах фибриллярную структуру, а медленные — иную, которую он описал как «Felderstructur». Позднее это подтвердили Грей [449] и Хесс [494]. Пичи и Хаксли [781] на основании полученных ими электронных микрофотографий заключили, что крупные лентовидные фибриллы, образующие «Felderstructur» Крюгера, и тонкие, более округлые волоконца в фибриллярной структуре действительно могут служить основой для дифференцировки, соответствующей типам сокращения. Сходные морфологические корреляции были найдены у птиц [389, 391, 495, 615]. «Felderstructur» можно различными способами превратить в фибриллярную структуру [354, 1011]. Специальные тонические пучки обнаружены также и у более примитивных позвоночных, например у миксины [22]. Однако фазические мышцы млекопитающих — ни медленные, ни быстрые — не укладываются в схему Крюгера [545]. Куффлер и Воган Уильямс [625] сообщают, что им не удалось найти «Felderstructur» в m. soleus кошки; как мы видели, современная гистохимия дала нам более точные и более существенные признаки для дифференцировки мышечных волокон млекопитающих.

В отношении функциональной организации можно заключить, что общий принцип дифференцировки мышечных волокон на быстрые и медленные волокна сохранялся в различных формах у всех

позвоночных как полезное биологическое приспособление к различным задачам управления движениями. Тот же признак обнаружен и у беспозвоночных (см., например, [47, 195, 348]; рассмотрено в [157]). В ходе эволюции высших позвоночных, как мы увидим, происходила коадаптация механизмов, регулирующих работу быстрых и медленных фазических волокон скелетных мышц, с одной стороны, и механизмов управления мышечной нагрузкой — с другой, что привело к созданию весьма гибкой системы управления. В связи с этим специфические свойства нервов в экстрафузальных мышцах сделались, по-видимому, такими, по крайней мере у тех млекопитающих, которые достаточно быстро движутся и у которых хорошо развито приспособление скелетной мускулатуры.

Иннервация

В экстрафузальных мышечных волокнах млекопитающих окончательно доказанным можно считать существование концевых образований только одного типа — «пластинчатых» (en plaque) [62, 236]. Каждое двигательное нервное волокно разделяется на терминальные ветви, концевые пластинки которых распределены по ограниченному числу мышечных волокон, образующих *двигательную единицу* — функциональную единицу, выделенную Шеррингтоном и его сотрудниками [236]. Иннервация является здесь монофункциональной, т. е. каждое двигательное нервное волокно иннервирует лишь собственную группу мышечных волокон. «Полинейронная» (множественная) иннервация отдельных экстрафузальных волокон в мышцах конечностей не встречается, что еще раз подтвердили Браун и Мэтьюз [140].

Однако мышечные волокна, принадлежащие разным двигательным единицам, могут быть перемешаны друг с другом, как показал Фейнделл [352] довольно прямолинейным способом: он перерезал главный нерв мелких мышц в стопе кролика и изучал распределение в мышце оставшихся нервных волокон. Еще убедительнее данные Крневича и Миледи [613], полученные на диафрагме крысы, которую можно для удобства наблюдения расправить, расположив в одной плоскости, и стимулировать через отдельные двигательные волокна. Эти исследователи не видели сколько-нибудь резко отграниченных областей сокращения. По их словам, «эти области были различными в разных препаратах: наибольшая из них составляла половину всей зоны, иннервируемой диафрагмальным нервом». Между тем в диафрагме крысы на одно нервное волокно приходится всего лишь 10... 20 иннервируемых мышечных волокон, тогда как в мышцах конечностей у кошки — более 100. Данные об иннервации диафрагмы приводят Ландау и сотр. [641]. Новый подход к решению этих вопросов

открывает метод Кугельберга и Эдстрёма, основанный на гистохимическом выявлении различной устойчивости ферментов в мышечных волокнах типов А и В при многократной стимуляции их двигательных нервных волокон. В дополнение к данным о распределении в мышце ее двигательных единиц, подвергаемых избирательной стимуляции, этот метод позволяет получать сведения о том, к какому типу принадлежит данная единица — быстрому или медленному, а также выяснять другие особенности, о которых будет сказано ниже. Было, например, установлено, что единицы А и В в m. tibialis anterior крысы содержат в среднем по 127 мышечных волокон, распределенных в области, составляющей целых 17% всего поперечного сечения мышцы [308]. Очевидно, что эта рассредоточенность волокон и «механическое» взаимоперекрывание двигательных единиц служат для равномерного распределения силы в области соединения мышцы с сухожилием.

Определение *иннервационного отношения*, т. е. числа мышечных волокон, приходящихся на одно нервное волокно, до сих пор не имело существенного значения в экспериментальной физиологии. В настоящее время средние величины иннервационного отношения более важны для клиники в связи с исследованием патологически измененных и реиннервируемых мышц при помощи электромиографии, техника которой непрерывно совершенствуется [76, 146, 185, 315, 566, 907]. Бухталь [145] составил таблицу имеющихся данных об иннервационных отношениях у человека. Файнстейн и сотр. [353] сообщают, что средняя величина иннервационного отношения для m. tibiabis anterior равна 667, а для медиальной головки m. gastrocnemius — 1634. Использовав данные Кларка [183] с вычисленной Лекселлом [656] поправкой в 33% на включенные им гамма-волокна, принадлежащие мышечным веретенам, Мак-Федран и сотр. [706] нашли, что у кошки в m. soleus на одно нервное волокно приходится 180, а в медиальной головке m. gastrocnemius — 1750 мышечных волокон. Фернанд и Янг [357] опубликовали данные об иннервационных отношениях для различных мышц, но и они не исключали гамма-волокна, так что здесь тоже требуется перерасчет.

Сократительные свойства мышц и толщина аксонов

Давно уже было замечено [482], что красная мышца m. soleus иннервируется в общем более тонкими нервными волокнами, чем соседняя с ней бледная мышца m. gastrocnemius; однако анализ функционального значения толщины волокон стал возможным только после введения в нейрофизиологию известных методов, экспериментов и идей Эрлангера и Гассера [330], ставших частью нашего стандартного подхода к проблемам иннервации. В области двигательной иннервации вопрос о значении толщины волокон

приобрела особую актуальность, когда Лекселл [656] показал, что большинство тех из аксонов, идущих через передние корешки к мышечным веретенам (ср. [300]), иннервируют исключительно интрафузальные мышечные волокна. Мы рассмотрим их позднее (см. раздел об интрафузальных волокнах). Следующий шаг состоял в попытке выяснить, можно ли различить мотонейроны с тонической и с фазической реакцией на афферентные сигналы от различных разгибателей коленного сустава (в условиях вызванной максимальной активации всех нейронов) [429]. С этой целью их подвергали так называемой посттетанической потенциации (см. ниже), после чего начинали растяжение мышцы. Несмотря на потенциацию, очень многие нейроны отвечали только фазической реакцией, а те, чьи разряды были тоническими, давали лишь небольшие сдвиги. Была использована функциональная изоляция в различных фракциях передних корешков: как известно, в небольших пучках тонких волокон величина потенциала действия служит хорошим показателем толщины волокна, а тем самым и скорости проведения импульсов [1016]. Сто исследованных мотонейронов разделились на две группы — быстропроводящие фазические и медленнопроводящие тонические, хотя, как отмечают авторы, распределения по скоростям проведения для этих двух групп значительно перекрывали друг друга, что было, несомненно, обусловлено различиями в реакции синапсов на афферентные сигналы растяжения (ср. [162]). Однако это, по мнению авторов, не умаляло значения главного вывода, недавно подтвержденного Бёрком [162],— того, что мелкие мотонейроны обладают в общем большей тонической возбудимостью, чем крупные. Просмотр обширной старой литературы ([834], гл. III) показал, что толщина эфферентных волокон приблизительно соответствует величине тех клеток передних рогов, которым эти волокна принадлежат.

Несколько забегая вперед, рассмотрим кратко некоторые результаты, полученные с помощью внутриклеточных электродов (они будут обсуждаться подробнее в гл. VI, посвященной мотонейронам). Экклс и сотр. [290] показали, что в альфа-мотонейронах, аксоны которых проводят возбуждение медленно, длительность следовых потенциалов больше, чем в альфа-клетках с быстропроводящими аксонами (ср. [160, 590, 630]). Это позволяет дифференцировать мелкие и крупные альфа-нейроны передних рогов на основе нового критерия. Наконец, Кернелл [594] установил, что у мелких мотонейронов общее сопротивление мембраны больше, чем у крупных (позже это подтвердил Бёрк [160]); значит, они должны быть более возбудимыми под действием тех же токов, чем более крупные нейроны. Аналогичные наблюдения на пирамидных клетках коры сделал Такахаси [926]. Тонический разряд должен означать большую возбудимость, чем фази-

ческий; таким образом, эти результаты позволили бы свести различие между тоническими и фазическими нейронами передних рогов к его биофизической первооснове — общему сопротивлению мембраны. Этот фактор, без сомнения, чрезвычайно важен, но вряд ли он полностью объясняет дифференциацию тонических и фазических мотонейронов [162], так как необходимо еще понять эффект потенциации в нейронных сетях [440] и синаптических системах, который будет рассмотрен позже (гл. VI и VII). Хенneман [489] отводил потенциалы от филаментов передних корешков поясничной области и нашел, что с увеличением силы электрических стимулов, наносимых на задние корешки или нервные стволы, величина регистрируемых спайков возрастает. Он заключил, что порог рефлекса зависит от размеров нейрона; наш более ранний вывод состоял в том, что порог тонического рефлекса зависит от размеров нейрона — вплоть до того, что крупные нейроны не способны к тоническому ответу на сигналы от мышечных концевых аппаратов (ср. также [491, 492]).

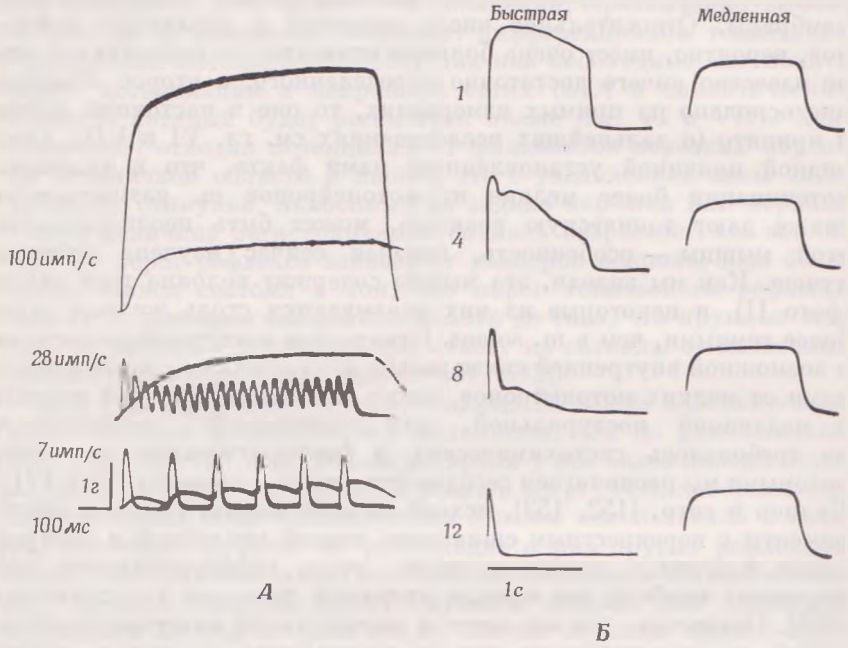
Как уже говорилось, красная мышца m. soleus иннервирована более тонкими двигательными волокнами, чем m. gastrocnemius [109, 110, 300, 477, 836], и в то же время у нее более низкий порог рефлекса на растяжение [257]. Гранит и сотр. [440], которые отделяли m. soleus от m. gastrocnemius и затем использовали в качестве критериев рефлекс на растяжение и ряд других рефлексов, нашли, что для *обеих* мышц величина потенциала действия отдельных нервных волокон может служить основой для отделения тонических ответов от фазических. Таким образом, мелкие мотонейроны с медленнопроводящими аксонами были представлены и в иннервации быстрой мышцы, но в то же время обладали типичными свойствами мелких мотонейронов соседней «медленной» мышцы. Недавно это подтвердил Бёрк [162]. В принципе большинство мотонейронов способно разряжаться тонически при сильном увеличении деполяризующего тока [589], а в известной мере и при избыточном синаптическом возбуждении [488], но это не ведет к отрицанию основной корреляции между «тоничностью» нейронов и их размером, а только делает тоническую импульсацию критерием порога в определенном диапазоне калибров нервных волокон. Порог для возникновения залпа импульсов в ответ на трансмембранную стимуляцию примерно в 1,4 раза выше порога для одиночного импульса [434].

Экклс и его сотрудники [288] объясняли связь между толщиной волокон и тонической импульсацией афферентными синаптическими эффектами: сравнивая мотонейроны красных и белых мышц, они нашли, что синаптический эффект афферентных импульсов, приходящих по толстым волокнам от мышечных веретен, в среднем оказывается большим, когда эти импульсы воздействуют на клеточную мембрану мелких мотонейронов, принадле-

мышцам конечностей (ср. также [161, 162]). В свете данных Кернелла [594] и Бёрка [160] этот результат можно было бы объяснить тем, что мелкие мотонейроны красных мышц отличаются сравнительно высоким общим сопротивлением мембраны. Относительное число синапсов у различных нейронов, вероятно, имеет очень большое значение, но поскольку о нем не известно ничего достаточно определенного, а второе объяснение основано на прямых измерениях, то оно в настоящее время и принято (о дальнейших исследованиях см. гл. VI и VII). Очевидной причиной установленного нами факта, что в условиях суммации более мелкие из мотонейронов m. gastrocnemius также дают тоническую реакцию, может быть неоднородность этой мышцы — особенность, которая сейчас изучена намного лучше. Как мы видели, эта мышца содержит волокна трех типов (фиг. II), и некоторые из них оказываются столь же или даже более темными, чем в m. soleus. Однако для возникновения мысли о возможной внутренней связи между медленнопроводящими аксонами от мелких мотонейронов, легко дающих тонический разряд, и медленной постуральной, или «тонической», активностью не требовалось гистохимических и физиологических сведений, которыми мы располагаем сегодня (см. выше, а также гл. VI и VII). Буллер и сотр. [152, 153], исходя из этой мысли, провели эксперименты с перекрестным сшиванием нервов медленной и быстрой мышц у котят в раннем возрасте, когда дифференцировка еще выражена слабо и все мышцы являются довольно «медленными» [258]. Оказалось, что это ведет к значительной инверсии свойств, приобретаемых мышцами при их созревании: медленная мышца (m. soleus) становится более быстрой, а быстрая (m. flexor hallucis longus) остается медленной. Это, по-видимому, означает, что скорость мышечного сокращения определяется каким-то влиянием, передающимся через нерв (см. ниже).

Следующим шагом в изучении связи между толщиной нервных волокон и скоростью сокращения явились эксперименты Стега [911, 912] с микропрепарированием волокон передних корешков, идущих к боковым сегментарным мышцам хвоста крысы. В этих экспериментах неизменно оказывалось, что «быстрые» двигательные альфа-аксоны иннервируют быстро сокращающиеся мышечные волокна, а «медленные» аксоны — медленно сокращающиеся волокна. Этот результат был получен путем выделения и стимуляции одиночных аксонов, идущих к мышце, содержащей быстрые и медленные пучки, т. е. опыт проводился на уровне двигательных единиц. На фиг. 3 приведены типичные записи, полученные Стегом; они показывают, что быстрая двигательная единица развивает значительно большее напряжение при тетанусе, требует большей частоты стимуляции для слияния одиночных сокращений (фиг. 3, *А*) и гораздо быстрее утомляется (фиг. 3, *Б*),

чем медленная единица (ср. с результатами, представленными на фиг. 1). Бессу и сотр. [86], исследуя двигательные единицы в глубоких мышцах стопы (m. m. lumbricales) у кошки, часто обна-



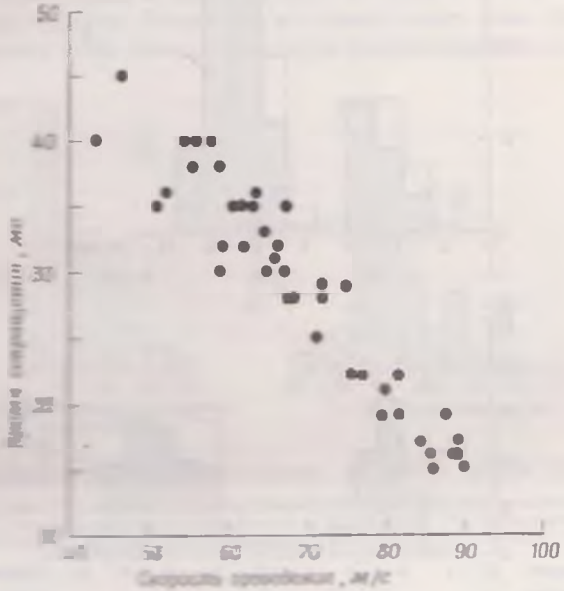
Фиг. 3. Сократительные свойства двигательных единиц [912].

А. Механограммы быстрой и медленной двигательной единиц одной и той же мышцы при ритмическом раздражении двух филаментов передних корешков с различной частотой. При частоте 7 имп/с сокращения медленной единицы начинают сливаться, у быстрой же остаются раздельными. При частоте 28 имп/с у медленной единицы сокращения сливаются в гладкий тетанус, тогда как у быстрой заметного слияния еще нет; гладкая кривая появляется у нее только при частоте 100 имп/с. *Б.* Утомляемость быстрой и медленной двигательных единиц одной и той же мышцы. В одном филаменте переднего корешка было выделено «быстрое», а в другом —«медленное» альфа-волокно; во время их раздражения регистрировали силу изометрического сокращения быстрой и медленной двигательных единиц. Тетанусы с частотой 100 имп/с и длительностью 1 с повторяли с интервалами 2 с. Представлены записи 1, 4, 8 и 12-го тетанических сокращений обеих единиц. Сокращения медленной единицы даже после 12 тетанусов сохраняют первоначальную форму. У быстрой единицы форма сокращения быстро изменяется, что указывает на большую утомляемость.

руживали прямую пропорциональность между скоростью проведения импульсов и скоростью сокращения; эта зависимость видна на фиг. 4, где представлены результаты аналогичных экспериментов [36]. Для m. gastrocnemius и m. soleus найдена менее точная корреляция [160].

У млекопитающих подобные исследования вряд ли осуществимы на уровне одиночных мышечных волокон, как у амфибий [645], но для изучения проблем управления достаточно выделять

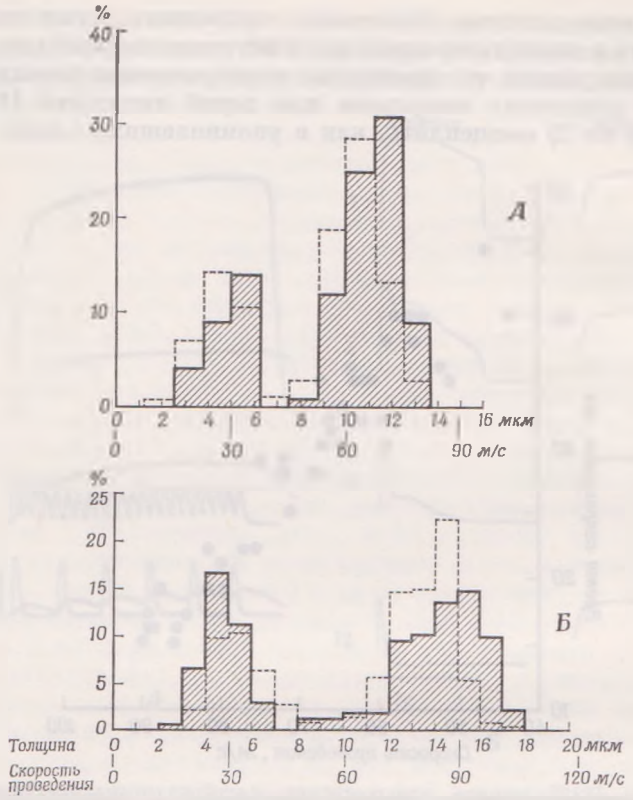
двигательные единицы. Это можно осуществить двумя способами: 1) вводить в клетку переднего рога внутриклеточный микроэлектрод и раздражать ее, пропуская через кончики электрода ток в форме одиночных импульсов или серий импульсов [160, 261, 263], или же 2) расщеплять, как в упоминавшихся выше опытах,



Фиг. 4. Зависимость между временем сокращения 43 двигательных единиц и скоростью проведения импульсов в их моторных нервных волокнах (результаты 6 экспериментов на m. gastrocnemius lateralis superficialis I кошки) [36].

путем деафферентных волокон в корешке. Как справедливо подчеркивают Деванандан и сотр. [261], теоретически первый из этих методов идеален, однако он может предрасполагать к отбору в пользу крупных мотонейронов. Тем не менее эти авторы получили ряд хороших записей от медленной мышцы m. soleus и быстрых m. gastrocnemius и m. flexor hallucis longus. Бёрк [160] исследовал таким методом множество двигательных единиц. Второй метод был недавно использован Хеннеманом и его сотрудниками для основательного изучения m. gastrocnemius и m. soleus у кошки. Полученные ими результаты будут рассмотрены ниже. Более детальное обсуждение вопроса о тонических и фазических мотонейронах, а также результатов Бёрка см. у Гранита [417].

На фиг. 5 данные Хеннемана и сотр. [491, 492] о скоростях проведения, найденных при исследовании выборок волокон передних корешков, иннервирующих m. soleus (*A*) и m. gastrocnemius



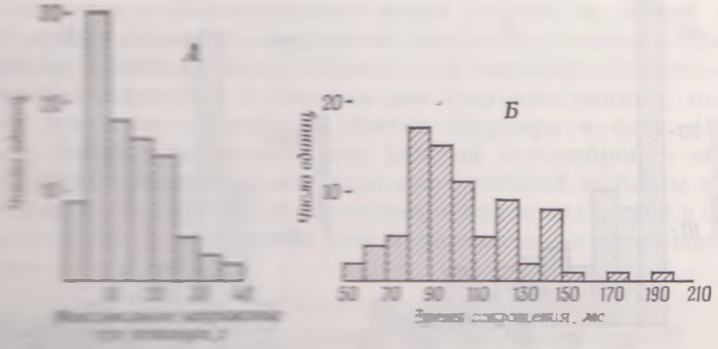
Фиг. 5. Распределение 124 двигательных нервных волокон m. soleus (*А*) и m. gastrocnemius (*Б*) кошки по толщине (показано пунктиром) [300] и по скорости проведения импульсов (заштриховано) [1004].

На оси абсцисс две шкалы совмещены таким образом, что 1 мкм на шкале толщины соответствует 6 м/с на шкале скорости проведения. По оси ординат отложен процент от общего числа исследованных волокон.

(*Б*), сопоставлены с аналогичными данными Экклса и Шеррингтона [300], основанными на измерении толщины волокон. Левые части обеих диаграмм соответствуют гамма-волокнам, идущим к интрафузальным мышцам. Сейчас нас будут интересовать только медленные и быстрые альфа-волокна и их отношение к мышечному сокращению, т. е. электрические и механические свойства альфа-двигательных единиц. Из фиг. 5 ясно видно, что в нерве m. gastrocnemius есть и медленные, и быстрые альфа-волокна, а в нерве m. soleus волокна обнаруживают более узкий диапазон различий и распределение их имеет максимум в области меньших скоростей

чем распределение волокон, иннервирующих m. gast-
(О медленных и быстрых фазических волокнах в мыш-
см. [277], о соответствующих нервных механизмах —

Мак-Федран и соавт. [706] считали, что двигательные единицы
одинаковы и принадлежат к типу В (по классификации
Романул и Огата, как уже упоминалось,
в этой мышце большую дифференциацию. Диаграмма



[706].

при тетанусе (среднее напря-
51 единицы по
границами групп

времени сокращения
их полной однотипности. По ана-
изученным с этой точки зрения
[645], следует ожидать, что боль-
в скорости сокращения соответствует клеточная
которая со временем будет выявлена методами
или электронной микроскопии. Романул [843], при-
ряд методов окрашивания, обнаружил в m. soleus три

Бочье и Падикула [374] нашли в диафрагме проявления диф-
иного рода. Оказалось,что у самых мелких млеко-
для этой мышцы характерны тонкие красные волокна,
митохондриями. Таким животным свойственна высокая
обмена и очень быстрый ритм дыхания, и соответ-
их дыхательные мышцы все время сокращаются с высо-
. Крупные млекопитающие с медленным ритмом дыха-
имеют толстые мышечные волокна с относительно малым
митохондрий, а у животных промежуточных разме-
в том числе у крысы) диафрагма состоит из смеси волокон

различного типа. Очевидно, что только дальнейшие исследования, в процессе которых будут более тщательно сопоставлены физиологические и гистохимические данные, позволят до конца понять функциональную роль дифференцировки двигательных единиц, которая давно уже известна, но сейчас оказывается гораздо более тонкой и сложной, чем предполагали раньше. Поразительные различия, которые мы находим в m. flexor digitorum longus кошки [767] при малом общем числе мотонейронов, наводят



Фиг. 7. Свойства двигательных единиц m. gastrocnemius кошки [1004].

А. Распределение 103 единиц по максимальному напряжению при тетанусе; интервалы между границами групп 10 г, напряжение в покое для всей мышцы — 200 г. *Б*. Распределение 83 единиц по времени сокращения (от его начала до максимума); интервалы между границами групп 10 мс.

на мысль, что какую-то роль здесь могла бы играть адаптация к преимущественно изотоническим или изометрическим задачам. Было бы удивительно, если бы все эти дифференцировки не находили отражения в анатомии и физиологии мышечных веретен в m. gastrocnemius; как видно из фиг. 7, *Б*, в этой мышце существуют 13-кратные различия во времени сокращения (в m. soleus — только 4-кратные). Наряду с большей однородностью организации m. soleus можно также отметить, что диапазоны времен сокращения для этих мышц перекрываются на участке 50... 130 мс. Наиболее разительное отличие m. gastrocnemius от m. soleus состоит в том, что большинство ее двигательных единиц образует группу с временем сокращения менее 50 мс, которая совершенно не представлена в m. soleus. Почти столь же велико различие в максимальном напряжении при тетанусе (фиг. 6, *А* и 7, *А*). В m. soleus нет двигательных единиц, способных развивать напряжение больше 40 г; судя по многочисленным данным, наиболее ранние из которых принадлежат Ранвье, это должны быть тол-

мышечные волокна (фото II). Более удивительным ... что в m. gastrocnemius довольно много двигательных ... величинами максимального напряжения. Их вряд ... было бы обнаружить, если бы в гистохимическом отно... они были смешанными. Если какая-то единица развивает ... тетаническое сокращение, то медленная единица со сла... напряжением может оставаться замаскированной до тех пор, ... расслабления не сделает ее видимой (в цитированной ... ее не измеряли).

...щаясь к рассмотренным выше данным об общей кор... между скоростью проведения импульсов в аксонах (кото... ...) примерно пропорциональной величине мотонейрона) ... медленных и быстрых двигательных единиц, можно ... итоговую таблицу из статьи Вюркера и сотр. [1004] ... Авторы заключают, что каждый мотонейрон в общем ... точно определяет свойства двигательной единицы и что ... альные свойства каждого мотонейрона находятся в близ... соответствии со свойствами всех иннервируемых им мышечных ...

Таблица 2

СРАВНЕНИЕ НЕКОТОРЫХ СВОЙСТВ ДВИГАТЕЛЬНЫХ ЕДИНИЦ M. GASTROCNEMIUS И M. SOLEUS [1004]

	Напряжение, г	Число единиц	Среднее напряжение, г	Время сокращения, мс		Скорость проведения возбуждения, м/с	
				крайние значения	среднее	крайние значения	среднее
...	60,5...120,0	41	70,3	17,8...52,0	34,6	78,8...105.0	91,3
...	0,5...40,4	67	14,1	22,0...129,0	48,4	57,9...108,0	83,8
...	0,5...10,0	32	4,9	27,0...129,0	80,4	57,9...108,0	80,0
...	3,2...40,4	97	14,8	58,0...193,0	104,3	50,7...81,3	67,7
...	3.2...10,0	37	6,8	60,0...177,0	103,6	50,7...79,1	65,0

...йшие исследования, проводившиеся на уровне двига... единиц, позволили глубже изучить состав этих единиц ... предполагаемую связь между временем сокращения (время от ... до пика одиночного сокращения), суммарным напря... утомляемостью, скоростью проведения импульсов, вели... ...-мотонейронов и их тоническими или фазическими ... Ограничивая рассмотрение одними только двигатель... единицами, не следует ожидать слишком строгих корреляций ... перечисленными величинами. Но в тех случаях, когда

можно было сопоставить функциональные свойства двигательных единиц с гистохимическими особенностями входящих в них волокон, такие единицы оказывались однородными. Известно два таких случая: двигательные единицы в m. ileofibularis шпорцевой лягушки (*Xenopus*), исследованные Леннергреном и Смитом [645], и А- и В-волокна в мышцах задней конечности крысы [308]. Однако у *Xenopus* не наблюдалось хорошей корреляции времени сокращения с утомляемостью или с суммарным напряжением. Клоуз [187], исследовавший мышцы задних лап крысы, не нашел никакой корреляции между скоростью и силой сокращения. Эдстрём и Кугельберг [308] получили очень близкие величины времени сокращения для двигательных единиц типов А, В и С, в других отношениях весьма несходных между собой, но обнаружили поразительную корреляцию между утомляемостью и гистохимическим типом.

Бёрк [160—162] полагает, что двигательные единицы m. triceps surae кошки достаточно разделить на два главных типа — быстрые и медленные; к первым он относит единицы, у которых максимум сокращения достигается менее чем за 35 мс, ко вторым — все остальные [162]. В группе быстрых единиц напряжение при одиночном сокращении сильно варьировало. Корреляция тонических и фазических свойств с размерами мотонейронов, с которыми связано сопротивление их мембраны, оказалась надежной (см. гл. VI); как мы видели, так же обстоит дело и с корреляцией между функциональными свойствами двигательных единиц и их гистохимическими особенностями.

Посмотрим теперь, к чему приводит перекрестное сшивание нервных волокон, идущих к медленной и быстрой мышцам, по типу экспериментов Буллера и сотр. [152, 153]. В какой мере оно сказывается на свойствах реиннервируемых мышц? Романул и ван дер Мейлен [846, 847] провели такие опыты на 4-недельных крысятах и 2-недельных котятах; они сравнивали медленную мышцу m. soleus с быстрыми — m. flexor digitorum longus или m. flexor hallucis longus — после перекрестной реиннервации. Когда через некоторое время в свойствах мышц наступали миографически регистрируемые изменения, описанные Буллером с сотрудниками, мышечную ткань окрашивали для гистохимического исследования ферментов (так же как в работе Романула и Хогана [845]). Оказалось, что инверсия физиологических свойств реиннервированных мышц сопровождается соответственными изменениями в их ферментном составе, и это служит еще одним аргументом в пользу формирующего влияния мотонейронов на физиологию и биохимию иннервируемых ими мышечных волокон. (Ср. подтверждение этих выводов в других работах, например [275, 575, 1012].) Как осуществляется это влияние, пока не известно [155, 156], несмотря на ряд попыток разрешить этот вопрос [287, 967];

многолетние исследования Вейса, резюмированные [970], с несомненностью показали, что по двигательному нерву происходит перенос веществ по направлению [978] (ср. также [274]). Это не исключает и влияния других факторов: например, Салмонс и Врбова [859] сообщают, что непрерывная стимуляция мышцы в течение 1... 6 недель приводит к уменьшению скорости ее сокращения.

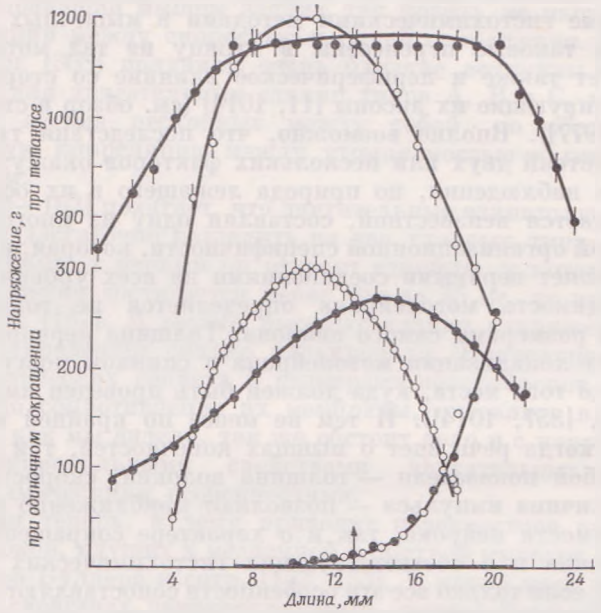
Из сказанного выше не следует, что различные ферменты, выявляемые гистохимическими методами в мышечных волокнах, были бы только перенесены в мышцу из тел мотонейронов. Существует также и периферическое влияние со стороны мышц на иннервирующие их нейроны [11, 1014] (см. обзор в статье Вейса в кн. [970]). Вполне возможно, что последствия такого рода взаимодействия двух или нескольких факторов окажутся доступными для наблюдения, но природа лежащего в их основе механизма остается неясной, составляя одну из многочисленных загадок дифференцировочной специфичности, которая, как мы знаем, управляет нервными соединениями на всех уровнях.

Быстрота мотонейрона определяется не толщиной его аксона, а размерами тела нейрона. Толщина нервного волокна зависит от расположения мотонейрона в спинном мозгу и от расстояния, на которое должен быть проведен импульс (см., например, [367, 940]). И это не менее по крайней мере в тех случаях, когда речь идет о мышцах конечностей, три связанных между собой свойства — толщина волокна, скорость проведения и величина нейрона — позволяют приближенно судить как о быстроте нейрона, так и о характере сокращения мышечного волокна и о специфических гистохимических дифференцировках, если только все эти особенности сопоставляются на одном и том же экспериментальном животном (см., например, фиг. 3 и 4) или в пределах одной сложной мышцы [86, 912]. Очевидно, что двигательные нейроны, иннервирующие тонкие волокна глазной мускулатуры, т. н. Innervierung (гл. IX), диафрагму и межреберные мышцы (гл. VIII), нельзя непосредственно сравнивать с тонкими волокнами красных мышц конечностей. Позднее (гл. VI) мы еще вернемся к вопросам о взаимоотношениях между тонической или фазической активностью нейронов и быстрыми или медленными мышечными волокнами, с одной стороны, и рядом электрофизиологических свойств мотонейронов — с другой.

Сравнение сократительных свойств медленных и быстрых фазических волокон

До недавнего времени было очень мало работ, в которых медленные и быстрые мышцы млекопитающих сравнивались бы по таким фундаментальным характеристикам сокращения, как

зависимость между длиной и напряжением, длительность активного состояния, сила, развиваемая мышцей при различных скоростях укорочения [355], и вид уравнения, связывающего силу со скоростью [501, 839]. Мерой активного состояния служит частота слияния сокращений при ритмической стимуляции, и еще в 1930 году Купер и Экклс [225] показали, что при соответствующей чувствительности миографа слияние у m. soleus наблюдается



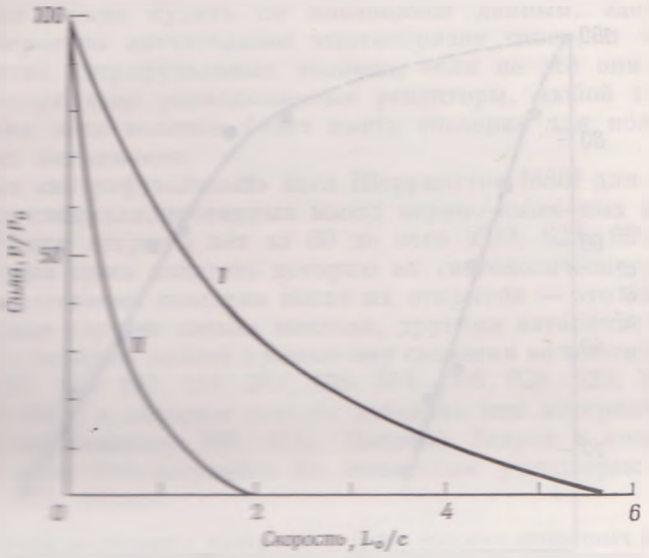
Фиг. 8. Кривые длина — напряжение для одиночных сокращений (внизу) и тетануса (вверху) медленной и быстрой мышц кошки [154].

Черные кружки — m. soleus, белые кружки — m. flexor hallucis longus. Вертикальные линии указывают возможную ошибку измерения (±1 диаметр кружка). Стрелкой на оси абсцисс отмечена длина m. soleus, при которой стопа образует прямой угол с голенью. Начинающаяся от оси абсцисс кривая длина — напряжение характеризует пассивные свойства исследованных мышц.

при частоте раздражения около 30 имп/с, а для m. gastrocnemius требуется частота 100 имп/с. При исследовании проблем управления нам приходится иметь дело с асинхронными тетанусами, а не с одиночными сокращениями; поэтому применяемая нами методика не позволяет решать вопросы, касающиеся последовательной упругой компоненты.

Динамические свойства медленных и быстрых мышц конечностей у млекопитающих были в последние годы подвергнуты систематическому сравнению в работах Клоуза [186] и Уэллса [979], проведенных на крысе, и Буллера и Льюиса [154] —

Фиг. 8 (из статьи Буллера и Льюиса) позволяет сравнить кривые длина — напряжение, полученные при изометрических сокращениях (одиночных и тетанических) быстрой мышцы m. flexor hallucis longus и медленной m. soleus. Кривые для обеих мышц были построены в сравнимом масштабе путем совмещения соответствующих кривых для расслабленного состояния. Еще

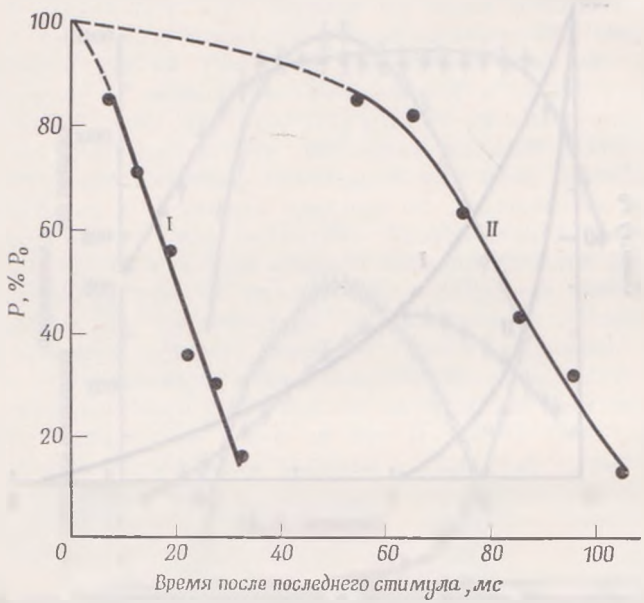


Отн. 2. Зависимость между силой и скоростью укорочения для m. tibialis anterior (I) и m. soleus (II) кошки [97]. Для расчета верхних участков кривых использованы средние значения коэффициентов a, b, и P_0 в уравнении Хилла.

в 1955 году Бликс [101] показал, что при растягивании поперечно-полосатой мышцы напряжение ее сначала возрастает, а затем падает и что оно достигает максимума при «нормальной» длине («длине покоя») данной мышцы в теле животного. Новый факт, выявляющийся на фиг. 8, состоит в том, что кривая тетанического напряжения m. soleus имеет большое плато, охватывающее диапазон длин около 12 мм. Это должно иметь большое значение при длительных рефлексах позы: проекция плато на ось абсцисс примерно совпадает с отрезком, выделенным жирной линией, который соответствует диапазону возможных положений голеностопного сустава у интактной кошки, от максимально разогнутого до максимально согнутого. Следует еще отметить резко выраженное влияние частоты тетануса на скорость, с которой возрастает сила сокращения медленной мышцы. Функциональное значение

этой зависимости будет понятно, когда мы рассмотрим начальную импульсацию мотонейронов (гл. VI).

Различия между медленными и быстрыми скелетными мышцами млекопитающих лучше всего можно проиллюстрировать на кривых сила — скорость (фиг. 9) и кривых спада активного состояния (фиг. 10) [979]; те и другие важны в связи с проблемами



Фиг. 10. Кривые спада активного состояния для одного препарата m. tibialis anterior (*I*) и для одного препарата m. soleus (*II*) [979].

По оси ординат отложена максимальная величина напряжения, развивающегося повторно после быстрого освобождения мышцы, по оси абсцисс — время от последнего стимула до развития этого максимального напряжения. Участки кривых, показанные пунктиром, построены путем экстраполяции.

первно-мышечных механизмов регуляции движений. Сила и скорость — это те величины, которыми управляют активные мотонейроны при выполнении двигательных актов; при этом нейроны должны приспосабливаться к основным свойствам мышцы и использовать их наилучшим возможным образом. Активное состояние мышцы связано с ее вязкостью, и если последняя значительна, как, например, у m. soleus, то она препятствует проявлению силы при больших скоростях (фиг. 9). Вязкость существенно влияет также на свойства интрафузальных волокон, видоизменяя частоту разряда сенсорных окончаний в мышечных веретенах.

ИНТРАФУЗАЛЬНЫЕ МЫШЦЫ

О многообразии механических свойств двигательных единиц, образуемых экстрафузальными волокнами, и о соответственных особенностях их иннервации мы уже знаем довольно много. О строении интрафузальных волокон такой уровень знаний представляется сейчас лишь отдаленной целью исследования. Насколько можно судить по имеющимся данным, здесь тоже имеется вероятно значительное многообразие типов, и так как большинство интрафузальных волокон, если не все они, содержит специализированные расположенные рецепторы, любой прогресс в изучении этих волокон будет иметь значение для понимания сенсорных механизмов.

Термин «интрафузальный» ввел Шеррингтон [886] для обозначения тех специализированных мышц нервно-мышечных веретен, которые были открыты лет за 30 до него [609, 628, 629, 974]. Мы не будем здесь излагать историю их гистологического изучения на протяжении столетия после их открытия — это было сделано в ряде случаев весьма недавно. другими авторами; интересующийся читатель найдет нужные ему сведения во многих публикациях [57, 905, 960, 961, 307, 448, 504—506. 628, 629, 725, 827, 960, 965, 1041, к которым следует добавить еще материалы двух больших монографий [60, 514]. Недавно Элдред и сотр. [321] опубликовали библиографию по мышечным рецепторам, содержащую 1400 ссылок.

Как можно ожидать, в более простых мышечных веретенах амфибий, так как прямые указания двигательными функциями экспериментально разбираемых почти исключительно на млекопитающих, главным образом на кошках, лишь изредка на кроликах и в последнее время на обезьянах. У амфибий веретена в типичных случаях иннервированы ветвями от нервных волокон, идущих к экстрафузальной мускулатуре, тогда как у млекопитающих чаще встречается независимая иннервация обеих систем мышечных волокон. Гистологии мышечных веретен лягушки посвящены недавно опубликованные работы Грея [448] и Баркера и Коупа [64]; афферентные и эфферентные нервные окончания этих веретен изучал на электронных микрофотографиях Катц [581], а некоторые другие особенности были исследованы Робертсоном [840] и Карлсоном и сотр. [574]. Особо интересные работы, пополняющие наши знания о веретенах млекопитающих, будут указаны в соответствующих местах текста.

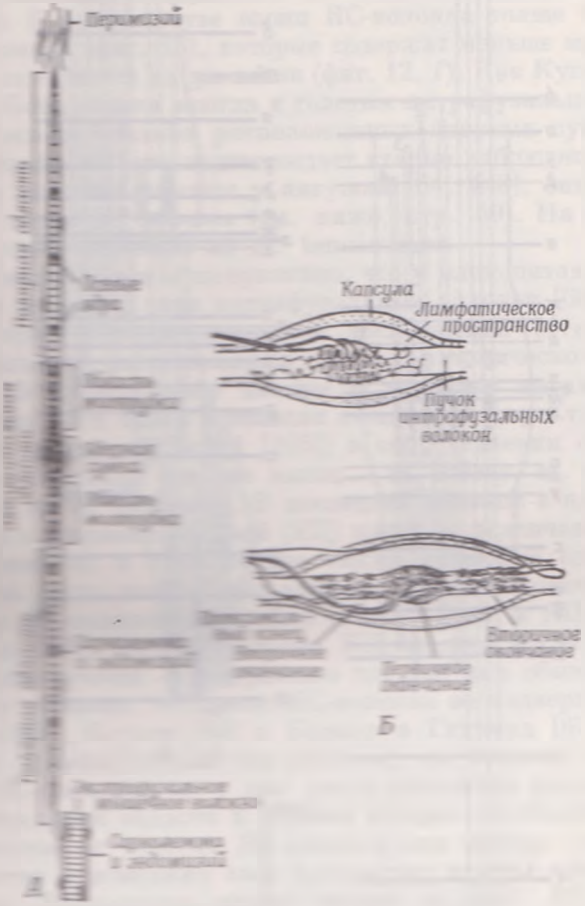
Типы интрафузальных волокон

Все, что было известно до 1948 года, хорошо резюмировано в статье Баркера [57] о веретенах в мышцах задних конечностей кролика. Этот исследователь нашел здесь интрафузальные мышечные волокна только одного вида — волокна с ядерной сумкой, расположенной в экваториальной области между двумя полярными областями, с каждой из которых она соединена промежуточным

участком, так называемой миотрубкой (термин, заимствованный из эмбриологии мышечной ткани). Интрафузальные волокна этого типа, которые всегда встречаются в веретенах мышц конечностей у млекопитающих и у некоторых других позвоночных, мы будем называть ЯС-волокнами, Позднее Баркер и Хант [68] установили, что у кролика область миотрубки в 3... 4 раза длиннее, чем у кошки. Бойд [105] отрицал существование миотрубки. Работа Баркера оказала значительное влияние на постановку задач для экспериментального исследования. Эти задачи были в то время не слишком специфическими, и поэтому исследования не могли далеко отклониться от конечной цели из-за того, что принятая модель не соответствовала более сложной организации веретен у кошки, служившей объектом экспериментов.

Одиночное интрафузальное волокно, изображенное на схеме Баркера (фиг. 11, *А*), не очень напоминает своим видом веретено; но, как отмечают Купер и Даниель [216], «на многих гистологических срезах мышцы самой заметной частью мышечного веретена оказывается его капсула, и именно этой удлиненной структуре, утончающейся к обеим концам, обязано веретено своим названием». Карлсон и сотр. [574] с помощью электронного микроскопа обнаружили, что у лягушки капсула веретена состоит из двух слоев. Внутренний слой окружает каждое интрафузальное мышечное волокно в ретикулярной зоне экваториальной области [581]. Капсула (фиг. 11, *Б*) каждого отдельного веретена охватывает несколько интрафузальных волокон (см. ниже, фиг. 12). «У экватора веретена капсула, расширяясь, несколько отходит от интрафузальных волокон (фиг. 11), которые лежат здесь в так называемом периаксиальном, или лимфатическом, пространстве» (Купер и Даниель). Шеррингтону [886] удалось заполнить это пространство инъекцией через лимфатическую систему (ср. критические замечания Бжезинского [143]). Ян [553], наблюдавший мышечное веретено лягушки в прижизненном состоянии, видел в его капсуле лимфоциты, что подтверждает данные Шеррингтона.

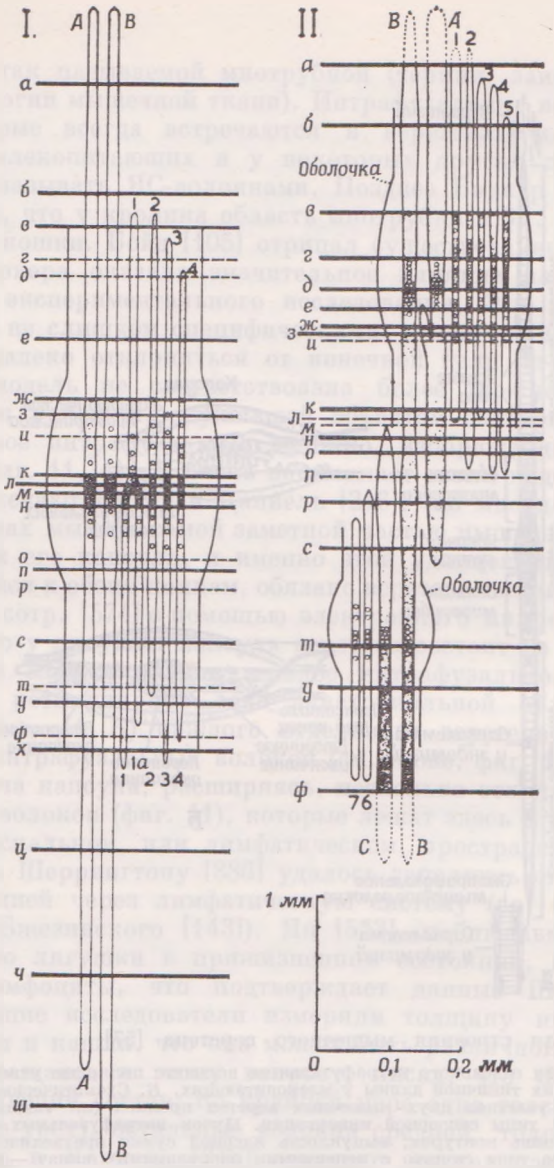
Еще ранние исследователи измеряли толщину интрафузальных волокон и нашли, что она может быть различной; Куахунко [243], возвращаясь к этому вопросу, писал, что «пучки часто имеют следующий состав: по крайней мере одно толстое волокно (редко более трех), остальные волокна средней толщины и тонкие». Купер и Даниель [216] отмечают высказывание Баттена [79] о том, что не все интрафузальные волокна, по его мнению, имеют ядерную сумку. В 1956 году Купер и Даниель [214] сами описали такие волокна (без сумок) в мышечных веретенах человека и показали, что в этих волокнах имеется узкий экваториальный участок миотрубки с ядрами, расположенными по ее оси в виде цепочки. Как видно из последующей статьи тех же авторов [216], это описание было основано на сравнении препаратов.



...ер-етена [57].

...интрафузального волокна; полярные участки укорочены ... *Б* Схематические изображения ... мышечных веретен кролика (m. vastus intermedius), ... иннервации. Пучок интрафузальных волокон пред... электрон. выпуклость ядерной сумки преувеличена. Вверху — ... первичными окончаниями), внизу — сложного типа ... вторичными окончаниями).

...различными способами. Примерно в то же ... с ядерной цепочкой (мы будем называть их ЯЦ-во...) описал Бойд [104], который окрашивал препараты хло... метиленовым синим; в 1962 году [105] он под... обширным исследованиям, проведенным на мыш... задней конечности кошки. На фиг. 12 показано расположение



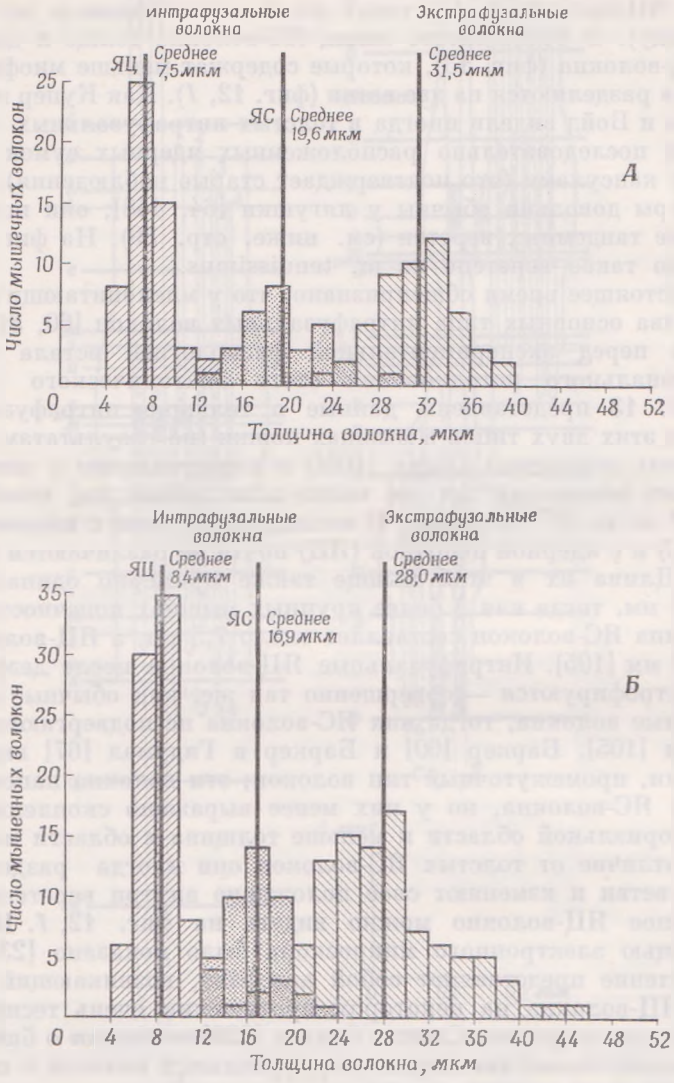
Фиг. 12. Реконструкция мышечных веретен кошки по серийным поперечным срезам толщиной 6 или 10 мкм [105].

Поперечный масштаб в 10 раз больше продольного и относится только к отдельным интрафузальным волокнам; волокна для большей ясности отодвинуты друг от друга. (Горизонтальные пунктирные линии, обозначенные строчными буквами, указывают положение срезов, воспроизведенных в оригинальной работе на рисунках; жирными линиями указаны срезы, воспроизведенные также и на фотографиях.) Концы волокон, которые нельзя было проследить, дорисованы пунктиром; сплошными линиями слева и справа от группы волокон показана оболочка веретена. ЯС-волокна обозначены прописными буквами, ЯЦ-волокна — цифрами. *I* — нормальное веретено из m. tenuissimus; II — деэфферентированное веретено из m. soleus.

ЯС- и ЯЦ-волокон в веретенах из m. tenuissimus и m. soleus [illegible]. В большинстве мышц ЯС-волокна толще и длиннее, чем ЯЦ-волокна (фиг. 13), которые содержат меньше миофибрилл и иногда разделяются на две ветви (фиг. 12, *I*). Как Купер и Даниель, так и Бойд видели иногда в толстых интрафузальных волокнах ряд последовательно расположенных ядерных сумок, окруженных капсулой (что подтверждает старые наблюдения). Такие структуры довольно обычны у лягушки [64, 448]; они получили название ядерных веретен (см. ниже, стр. 59). На фиг. 12, *II* показано такое веретено из m. tenuissimus.

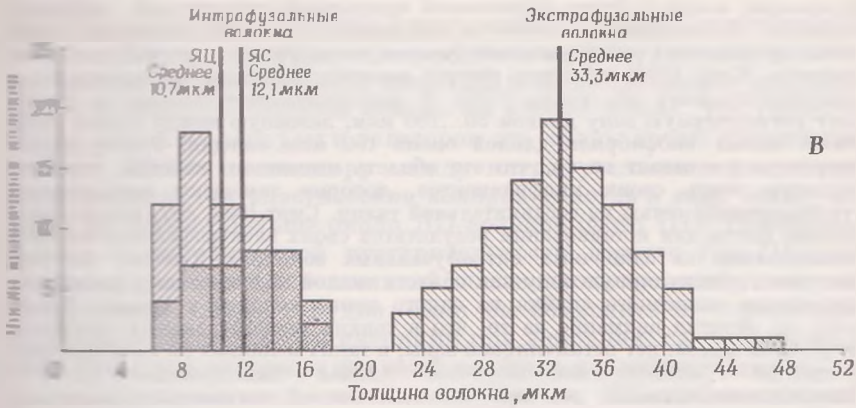
В настоящее время общепризнано, что у млекопитающих существуют два основных типа интрафузальных волокон [60, 317, 923, 961], и перед экспериментальной физиологией встала задача [illegible] этого анатомического факта. На фиг. 13 представлены данные о толщине интрафузальных волокон двух типов в мышцах кошки (по результатам многочисленных измерений Бойда [105]) в сопоставлении с экстрафузальными волокнами тех же мышц — m. soleus, m. tenuissimus и одной из m. m. lumbricales. В последней волокна с ядерной сумкой (ЯС) и ядерной цепочкой (ЯЦ) почти не различаются по толщине. Длина их у этой мышцы также примерно одинакова — около 2 мм, тогда как в более крупных мышцах конечности средняя длина ЯС-волокна составляет около 7,5 мм, а ЯЦ-волокон — около 4 мм [105]. Интрафузальные ЯЦ-волокна после деэфферентации атрофируются — сокращаются так же, как обычные экстрафузальные волокна, тогда как ЯС-волокна не подвергаются дегенерации [105]. Барнер [58] и Барнер и Гидумал [67] выделили еще один промежуточный тип волокон: эти волокна напоминают толстые ЯС-волокна, но у них менее выражено скопление ядер в экваториальной области и меньше толщина в области миотрубки. В отличие от толстых ЯС-волокон они иногда разделяются на две ветви и имеют такое положение внутри веретена. Различие ЯЦ-волокон можно видеть на фиг. 12, *I*. Недавно с помощью электронного микроскопа было показано [233], что разделение представляет собой артефакт, возникающий тогда, когда ЯЦ-волокна на некотором протяжении очень тесно сближены друг с другом. Свитт и Элдред [923] сообщают о бимодальном распределении диаметров интрафузальных волокон в m. gastrocnemius и m. soleus кошки.

Относительное число ЯС- и ЯЦ-волокон в мышечных веретенах сильно варьирует. На одном конце ряда возможных вариантов находятся веретена мышц задних конечностей кролика, содержащие главным образом ЯС-волокна (чаще всего по 4 в каждом веретене) [57, 68], и короткие, тонкие веретена у концов m.m. lumbricales человека с одним или двумя ЯС-волокнами (иногда в них может быть также несколько ЯЦ-волокон) [216]. На дру-



Фиг. 13. Гистограммы распределения мышечных волокон по толщине, отдельно для интрафузальных ЯЦ-волокон (пунктир), интрафузальных ЯС-волокон (пунктир со штриховкой) и случайных выборок экстрафузальных волокон (косая штриховка) [105].

А. M. soleus через 62 дня после деэфферентации; мышца зафиксирована в расслабленном состоянии. *Б*. M. tenuissimus; нормальная мышца зафиксирована in situ. *В*. M. interosseus через 225 дней после деафферентации; мышца зафиксирована в расслабленном состоянии.



ряда — изученные Бойдом [105] веретена m.m. interos-
с 9... 13 интрафузальными волокнами, из которых 2... 4
к ЯС-волокнам, а также веретена в брюшке m.m. lumb-
и шейных мышцах человека, где Купер и Даниель нахо-
в капсулах крупных веретен до 14 волокон, из них 3... 4
сумками, остальные — с цепочками ядер. Очевидно,
с большим числом волокон второго типа (ЯЦ-волокон)
определенное биологическое преимущество, так как
встречаются у животных, способных управлять очень тонкими
. В задней конечности кошки на одно веретено при-
в среднем по 2 ЯС-волокна и по 4 ЯЦ-волокна [105].
типичное веретено содержит по 2 волокна того и другого
. Позже Баркер (личное сообщение) показал, что вере-
с ЯС-волокнами, подобные найденным у кролика, встре-
также у птиц.

Утончающиеся концы длинных интрафузальных волокон при-
сухожильными нитями к перимизию прилегающих
фузальных пучков. Концы ЯС-волокон, так же как и длин-
ЯЦ-волокон, исследованных Бойдом, выходят далеко
капсулы. Более типичные короткие ЯЦ-волокна обычно
ваются около полюсов капсулы (Купер и Даниель) и здесь,
Бойду, прикрепляются к ЯС-волокнам. По данным Бридж-
сотр. [118], в большинстве случаев местом их прикрепле-
служит стенка капсулы (у кошки). Как указывают Купер
Даниель, такое устройство позволяет предполагать, что обо-
сокращение нескольких ЯЦ-волокон служит для умень-
растягивающей нагрузки на эластичную ядерную сумку
-волокон. Чистое растяжение, однако, воздействовало бы
волокна обоих типов одинаковым образом.

Согласно Меррилизу [739], интрафузальные волокна (у крысы), заклю-
в трубчатую оболочку из клеток эндомизия, отличаются от экстра-

фузальных волокон более выраженной продольной структурной дифференцировкой. Экваториальная область, содержащая концевые сенсорные аппараты, представляет собой высокоспециализированную часть интрафузального волокна. Катц [581] детально изучил веретена лягушки на электронных микрофотографиях (ср. также [574]). В интрафузальном волокне он различает ретикулярную зону длиной 50...100 мкм, лежащую между двумя плотными зонами миофибрилл длиной около 150 мкм каждая. Ретикулярная структура указывает на то, что эта область мышечного волокна утратила большую часть своих миофиламентов, которые замещены внеклеточной «укрепляющей» сетью из соединительной ткани. Смит [896, 897] использовал данные Катца для истолкования результатов своих электрофизиологических исследований на одиночных интрафузальных волокнах *Xenopus*. Он рассматривал ретикулярную зону как область «малой надежности» в отношении проведения мышечного спайка из одного конца волокна в другой. Кроме того, он обратил внимание на то, что в тонких интрафузальных волокнах, по данным Катца, нет ретикулярной зоны; в таких волокнах он не обнаружил тенденции к блокированию мышечного спайка в экваториальной области. Впоследствии появился ряд работ по электронной микроскопии мышечных веретен млекопитающих (см. [233]).

Вполне возможно, что у млекопитающих есть нечто аналогичное той дифференцировке, которую мы находим у лягушки (разделение участка, содержащего сенсорные концевые аппараты, на две зоны —«компактную» и «ретикулярную»— в толстых интрафузальных волокнах и отсутствие такого разделения в тонких волокнах), ибо эта дифференцировка означает, что одни чувствительные окончания регистрируют состояние более упругого (ретикулярного), а другие — более вязкого (мышечного) участка; вся сенсорная область волокна у лягушки имеет длину около 600 мкм.

Как показало исследование m.m. lumbricales и шейных мышц человека в световом микроскопе [216], вокруг ядерной сумки поперечноисчерченные миофибриллы становятся очень тонкими, и поэтому функцию сопротивления растягивающей силе здесь должны, вероятно, принять на себя какие-то другие структуры. Чрезмерному растяжению могла бы препятствовать капсула с ее 6... 9 слоями клеток [644, 739], но скорее всего более важную роль играет эластическая ткань, находящаяся у обоих концов области ядерной сумки [216]. Купер и Даниель указывают, что ядерные сумки, которые в m.m. lumbricales человека имеют длину от 100 до 250 мкм и содержат около 100 ядер, могут при растяжении удлиняться до 0,5 мм, что весьма мало по сравнению с тем общим удлинением (10... 15 мм), которое можно считать обычным для очень многих экстрафузальных мышц кошки. ЯЦ- и ЯС-волокна сходны между собой в том, что в области их экватора поперечноисчерченные миофибриллы образуют лишь чрезвычайно тонкий наружный слой. Цепочка ядер имеет длину около 100 и толщину около 10 мкм.

В своей более поздней работе, специально посвященной эластической ткани, Купер и Даниель [217] сообщают, что за пределами капсулы, где интрафузальные ЯС-волокна лежат между

интрафузальными, их всегда сопровождают прочные эластические волокна. Внутри капсулы к поверхности интрафузальных мышечных волокон того и другого типа (ЯС и ЯЦ) прилегают продольные эластические волокна (число их непостоянно). На полпути между полюсом капсулы и экватором эта ткань почти совершенно исчезает. Ближе к экватору между интрафузальными волокнами вновь появляются эластические волокна (иногда в виде сети), но здесь их бывает больше около ЯЦ-волокон (фото III). Некоторые данные о вибрационной чувствительности веретен (гл. III), по-видимому, говорят о значительной эластичности последних, так как в противном случае трудно было бы объяснить их укорочение в промежутках между удлинениями при вибрации: сама мышечная ткань обладает слишком большой вязкостью, чтобы следовать за такими изменениями при их высокой частоте. Эластическая ткань противостоит чрезмерному растяжению и обычно ускоряет возвращение растянутой мышцы к первоначальной длине.

Гистология интрафузальных волокон позволяет дифференцировать два или даже три их типа [765, 766, 999], но пока не известно почти ничего, кроме того, что существуют ЯС- и ЯЦ-волокна, и остается еще ряд препятствий на пути к полному пониманию электрических и механических свойств волокон этих двух типов. Эти волокна очень малы, и их трудно выделять для исследования. Есть несколько кратких сообщений о гистохимических особенностях интрафузальных мышц [430, 764, 768]. Интрафузальные волокна очень рано при гистохимической реакции на НАД·Н-тетразолийредуктазу окрашиваются в черный цвет [760], что позволяет легко обнаруживать их на срезах в виде черных пятнышек; этот метод может оказаться полезным для многих практических целей. Сильно аденозинтрифосфатаза, связанная с миофибриллами, по-разному окрашивает интрафузальные волокна двух типов в одних и тех же мышцах [764].

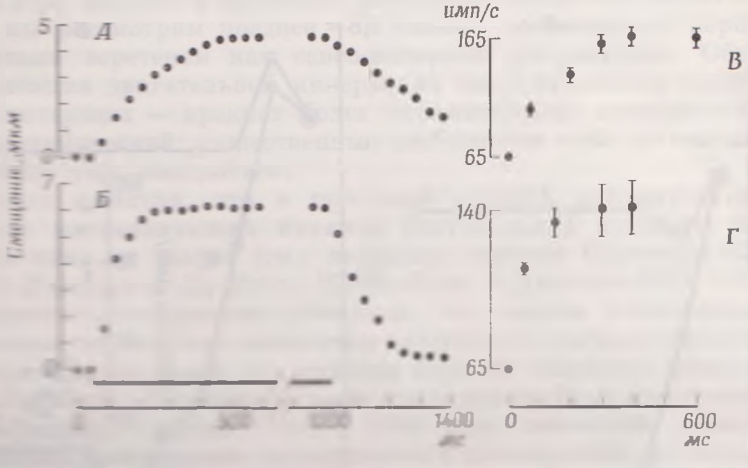
Сократительные и механические свойства

Работы, в которых сократительные и механические свойства интрафузальных мышечных волокон изучались путем прямой регистрации, пока немногочисленны. Р. Смит [896, 897], исследовавший веретена в мышцах задней конечности лягушки (m. extensor digitorum longus, III—IV), измерял длину саркомеров на фотоснимках, сделанных в проходящем свете, и обнаружил два типа сокращения интрафузальных волокон — медленное и быстрое; первое происходило при раздражении толстых двигательных волокон с низким порогом, второе — при раздражении волокон с высоким порогом после блокады толстых волокон. По тем и другим проходили нервные импульсы, которые можно было дифференцировать по величине латентного периода. Катц [577] и Эйсагирре

[344, 345] также постулировали существование медленных и быстрых интрафузальных волокон, исходя из более косвенных соображений, основанных на гистологических данных об экстрафузальной иннервации [449], но для этого требовалось, чтобы медленные волокна были иннервированы ветвями от нервов, идущих к рассмотренным ранее тоническим пучкам, а в этом случае более вероятно, что активность таких волокон будет проявляться в форме нераспространяющихся потенциалов первно-мышечного соединения; между тем в интрафузальных волокнах амфибий такого рода потенциалы до сих пор не были обнаружены, хотя их влияние на афферентные разряды от веретен, быть может, и регистрировалось [345]. (О дальнейших исследованиях на изолированных веретенах амфибий и об их механических свойствах см. [550 — 552].)

Если даже у амфибий, у которых интрафузальные волокна иннервированы главным образом ветвями от экстрафузальных двигательных нервов [345, 448, 449, 487, 577, 733, 896, 897], мы встречаемся с неразрешенными загадками, то изучение свойств этих волокон у млекопитающих связано с еще большими трудностями. Смит [898], перейдя к экспериментам на млекопитающих, исследовал в проходящем свете частично изолированные мышечные веретена в третьей m. lumbricalis задней конечности крысы. Он использовал перфузионную камеру и работал с кураризированными мышцами. Затем он производил прямое раздражение интрафузальных волокон и регистрировал изменение длины саркомеров и смещение некоторой точки волокна с помощью киносъемки. Самый поразительный эффект прямой электрической стимуляции, видимый в микроскоп, состоял в том, что в 9 из 10 опытов при одиночном раздражении длительностью 2 мс одно или два тонких интрафузальных волокна быстро и энергично сокращались, тогда как более толстые волокна давали лишь слабую двигательную реакцию. Естественные стимулы носят тетанический характер; типичные ответы на тетаническое раздражение частотой 50 имп/с и 70 имп/с представлены на фиг. 14, *А* и В. *Медленное* интрафузальное волокно Смита (фото III, *А*) и укорачивалось. и расслаблялось медленнее, чем *быстрое* волокно (фото III, *Б*). На фиг. 15 показаны различия в их механической реакции на небольшое растяжение. Быстрое волокно (кривая *I*) остается натянутым или расслабляется лишь незначительно, а медленное ведет себя так, как если бы какая-то внутренняя противодействующая сила оттягивала назад ту точку, первоначальное смещение которой отражало степень растяжения. Б. Мэтьюз [719], основываясь на записях сенсорного разряда в нервных волокнах, идущих от области ядерной сумки, указывал, что именно так должно было бы вести себя. веретено с экваториально расположенной эластичной сумкой, соединенной последовательно с более вязкой

средой. Судя по данным Дите-Спифа [264—266], толстые интрафузальные волокна Смита идентичны ЯС-волокнам. Этот исследователь фотографировал в темном поле отдельные веретена вурризированных m.m. lumbricales собаки и кошки. Одиночные прямые электрические удары не оказывали заметного действия



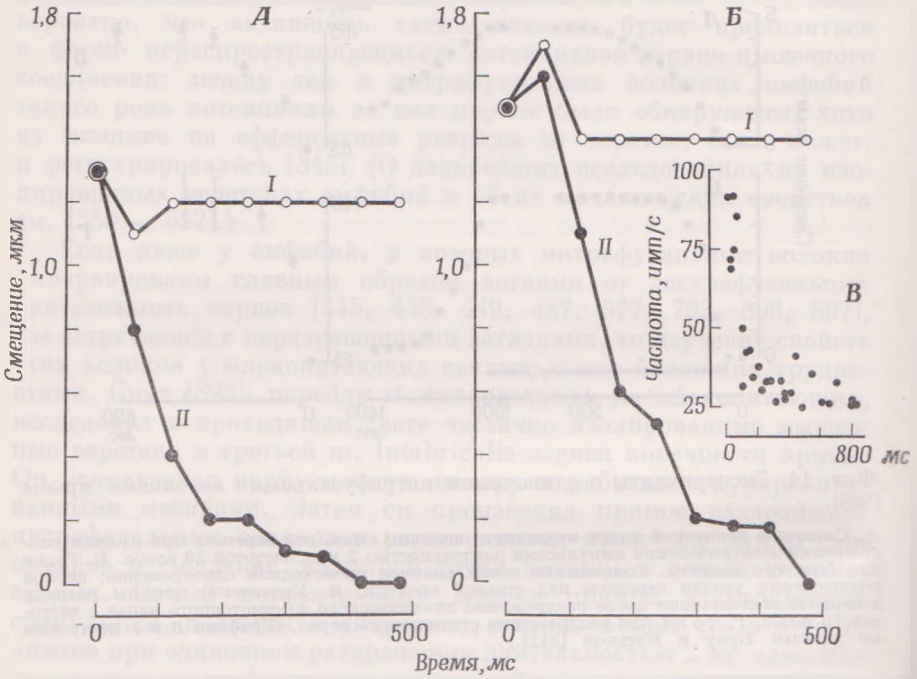
Фиг. 14. Эксперименты с одиночными интрафузальными волокнами крысы

А. Синусоидальное растяжение веретена при прямом раздражении [illegible] импульсами длительностью 2 мс с частотой 50 имп/с. *Б*. То же веретено. Сокращения обоих волокон происходили одновременно; период [illegible] этих волокон времени. *В*. Увеличение частоты разряда [illegible] фузиморного нерва с частотой 50 имп/с. *Г*. То же при раздражении статического нерва. (Графики *В* и *Г* построены по данным Бойда и Матьюза [107].)

на интрафузальные волокна, но тетаническое раздражение импульсами длительностью 3 мс с частотой 15... 100 в 1 с вызывало двигательную реакцию толстых (20 мкм) волокон веретена, которые сокращались примерно в 4 раза медленнее окружающих экстрафузальных волокон. Дите-Спиф [266] сообщает также о быстрых одиночных сокращениях. Эти результаты, по-видимому, согласуются с косвенными данными, полученными путем анализа частот разрядов Бессу и сотр. [92, 93] и Такано [927].

Два предварительных сообщения Бойда [106, 107] касаются веретен m. tenuissimus кошки, в которых, как он выяснил, можно хорошо видеть ЯС- и ЯЦ-волокна и стимулировать их — непосредственно или через эфферентный нерв. Данные Бойда, Смита и Дите-Спифа о реакциях ЯС-волокон на прямое и непрямое тетаническое раздражение в основном согласуются между собой. Кроме того, Бойд описал локальные сокращения, быстро развивающиеся в области нервных окончаний как в ЯС-, так и в ЯЦ-во-

локнах при их непрямой стимуляции. В случае прямого раздражения он не наблюдал быстрых одиночных сокращений, отмеченных другими авторами; поэтому он предполагает, что в действительности это могли быть локальные сокращения, особенно в ЯЦ-волокнах, сокращающихся быстрее. Однако следует учесть, что



Фиг. 15. Расслабление быстрого (*I*) и медленного (*II*) интрафузальных волокон крысы после ступенчатого увеличения длины [898].

Регистрировалось продольное движение некоторой точки на каждом волокне после ступенчатого смещения ее на 40 (*А*) и на 45 мкм (*Б*). *В* — реакция афферентного волокна от мышечного веретена на ступенчатое удлинение мышцы (по данным Липполда и сотр. [676]).

Бойд стимулировал только так называемые статические гамма-волокна. Дальнейшие исследования, несомненно, позволят выяснить причину этого расхождения между двумя группами наблюдений.

Сенсорный разряд, конечно, тоже будет отражать свойства ЯС- и ЯЦ-волокон (гл. II), но в настоящей главе, посвященной мышцам, нам казалось важным дать обзор прямых наблюдений над интрафузальными волокнами, хотя хронологически это наиболее поздние исследования.

Проблема двигательной иннервации

Некоторые из наиболее интересных вопросов, касающихся функции веретен, связаны со специфическим способом использования этих органов в процессах регуляции движений, но эти вопросы мы рассмотрим позднее — в главах, посвященных нервно-мышечным веретенам как сенсо-моторным регуляторам. Общая организация двигательной иннервации интрафузальных волокон — предмет более ограниченный, главным образом гистологический; существенные особенности этой организации вначале уже выяснялись.

Давно известно, что в полярной области интрафузальных мышечных волокон имеются двигательные концевые пластинки типа «en plaque» (см., например, работы Кершнера [598, 599] и Хэбгуда и Де Витта [501]; Вейс и Дьютиль [975] были, по-видимому, совершенно убеждены, что видели «двигательные концевые пластинки, аналогичные пластинкам обычных волокон», в отличие от того, что волокна веретен, очевидно, обладают рецепторами. Вначале эти наблюдения были многократно подтверждены. Однако в 1950 году попытался провести [...] с дегенерацией, но использованная им методика не позволила получить убедительные результаты. Хинси [505] решил эту задачу в опытах [...] старого метода Стено, который состоит в том, что [...] наступающую дегенерацию передних корешков. Хинси констатировал, что интактных спинномозговых [...] как тонкие миелиновые волокна и [...] дегенерировали» [182]. По мнению Хинси, [...] отказаться от представления о том, что веретена возбуждаются под действием внешнего давления на капсулу, и признать специфическим раздражителем сокращение [...] полярных частей интрафузальных волокон. В результате [...] с дегенерацией, проведенных Шеррингтоном [...] и обезьянах, к тому времени была уже установлена сенсорная природа первичных («аннулоспиральных») и вторичных (гроздевидных) окончаний, так хорошо изображенных на рисунках Руффини [852, 855] и самого Шеррингтона. Описанные Руффини сенсорные окончания третьего типа — его «пластинки» — на самом деле оказались двигательными концевыми пластинками, что окончательно подтвердили Хинси [505] и Хайнс и Тауэр [...] в тщательно проведенных экспериментах с дегенерацией. Как отмечает Хинси, эти пластинки «обычно находятся у концов веретен, а не в экваториальной области и могут лежать либо внутри капсулы, либо вне ее».

Двигательные концевые пластинки должны быть снабжены моторными волокнами. Между тем в течение многих лет не появлялось ни одной работы, в которой такие волокна использовались бы для изучения функции веретен, так что эта сторона вопроса оставалась неясной, хотя Б. Мэтьюз [719] показал, что у кошки можно вызвать разряды в афферентных волокнах веретен, раздражая эфферентные пути. Активный интерес к двигательному контролю мышечных веретен у млекопитающих возник после работы Лекселла [656], проведенной в нашей лаборатории в 1945 году. Блокировав у кошки толстые альфа-волокна, иннервирующие экстрафузальную мускулатуру, этот исследователь показал, что избирательное раздражение оставшихся тонких волокон вызывает разряд в волокнах *задних* корешков — очевидно, в результате сокращения интрафузальных мышц, так как мышечные веретена — единственные органы чувств, имеющие двигательную иннервацию. Он нашел, что эти волокна проводят возбуждение со скоростями 20... 44 м с, приблизительно соответствующими скоростям для гамма-волокон А-группы Эрлангера и Гассера [330]. Структура двигательного нерва, представленная на фото IV [300], где можно видеть моторные волокна двух типов, легко объясняла существование двух основных типов волокон в передних корешках — альфа- и гамма-аксонов, из которых первые предназначены для экстрафузальных, а вторые — для интрафузальных мышечных волокон. Позднее Куффлер и сотр. [624] довели разрешающую способность этого подхода до уровня отдельных волокон, и тогда окончательно наступила «моторная» эра в изучении мышечных веретен.

В то время было уже достаточно оснований считать, что двигательные пластинки на интрафузальных мышцах принадлежат гамма-волокнам Лекселла. Менее определенным был ответ на вопрос о том, не существует ли других, пока еще не известных двигательных окончаний на интрафузальных волокнах. Баркер [57] иногда видел на веретенах кролика альфа-пластинки, что наводило на мысль о комбинированной экстра- и интрафузальной иннервации (как у амфибий); однако Куффлер и сотр. [624] установили, что в мышцах задней конечности кошки (главным образом m. soleus и m. tenuissimus) двигательные волокна веретен проводят импульсы со скоростями от 15 до 50 м/с, экстрафузальные же сокращения возникают при раздражении волокон со скоростями проведения более 55 м/с. Из этого было ясно, что основная моторная иннервация интрафузальных мышц независима от экстрафузальной иннервации и представлена гамма-волокнами Лекселла (им соответствуют левые части диаграмм на фиг. 5).

В передних корешках гамма-волокна составляют около 30% всех волокон. К настоящему времени получено много данных о распределении волокон по толщине в двигательных нервах.

к отдельным мышцам у кошки [2, 61, 110, 111, 300, 357, 838] и у кролика [2], а также исследовано разветвление фузимоторных волокон в мышце [1]. Мы не можем рассматривать здесь те различия, которые не позволяют вывести никакого нового принципа и не имеют известных нам функциональных корреляций. О тех случаях, где такие корреляции описаны, будет сказано в подходящем месте. Сейчас мы должны в первую очередь подчеркнуть то, что гамма-система имеет значительные размеры и что отдельные гамма-волокна иннервируют по нескольку веретен; это лучше всего видно из результатов множества функциональных тестов, основанных на прямом раздражении гамма-волокон (см., например, [94, 103, 110, 242, 540, 912]). Куахунко [244] в опытах с дегенерацией установил, что одно и то же веретено может получать иннервацию от двух и даже трех смежных сегментов спинного мозга. Это следовало бы проверить путем физиологического анализа эффектов, вызываемых раздражением различных передних корешков.

Более выяснено, что не только функциональные, но и анатомические отношения между гамма-волокнами и их концевыми аппаратами на интрафузальных волокнах достаточно сложны. Баркер и Дьюнинг [54] нашли, что они видели в m.m. lumbricales и в мышцах, имевших обычно средней толщины, которые содержали немногие веретена, а затем применили обычную импрегнацию для нервных волокон и окончаний на интрафузальных волокнах. Кларк и Дуган [191] и Коэрс [449], использовав гистохимический метод выявления холинэстеразы, показали, что активность этого фермента распространяется на всей длине мышечного веретена, за исключением лишь некоторой экваториальной области, тогда как известные в то время обкладочные концевые пластинки встречаются только в центральных участках; эти исследования проводились на нервных клетках кошки и мыши (см. также [192]). Сходные данные опубликовал Хесс [496]. Ясность в этот вопрос внесли исследования Бойда, работавшего с 1956 года на кошках, у которых после перерезки соответствующих задних корешков дегенерировали все афферентные нервные волокна и окончания. В 1962 году появилась его обширная итоговая статья [105], в которой он показал, что после дегенерации афферентов остаются гамма-волокна двух типов: одни (γ_1 по Бойду) оканчиваются описанными ранее двигательными пластинками, а другие (γ_2) образуют диффузную концевую сеть, внутри которой можно различить пластинки иного типа — более мелкие и более удлиненные. Существование этих двух типов окончаний подтвердили Баркер и Харт [65] на основании собственных наблюдений, и на Нобелевском симпозиуме в Стокгольме [414] было решено называть их гамма-пластинками (gamma plates) и гамма-кустовидными

окончаниями (gamma trails) соответственно. Последние идентичны «диффузным» окончаниям Купер, γ_2-сети Бойда и кустовидным окончаниям Баркера; они подходят ближе к сенсорной экваториальной области, чем гамма-пластинки (Бойд). Концевые органы обоих типов представляют собой окончания так называемых «фузимоторных» нервов: этот термин ввели Хант и Пэйнтал [543] для обозначения всех двигательных нервов интрафузальных мышц, так что он должен, очевидно, относиться и к волокнам, проводящим возбуждение быстрее гамма-волокон (альфа- и бета-волокнам), если они участвуют в моторной иннервации веретен (см. ниже).

Когда было обнаружено два типа окончаний, гистологи стали выяснять, не связан ли каждый из них преимущественно с одним типом интрафузальных волокон — ЯЦ или ЯС. Бойд и Дэйви [109] утверждают, что избирательная иннервация ЯС-волокон гамма-пластинками, а ЯЦ-волокон — гамма-кустовидными окончаниями, несомненно, часто встречается в крупных мышцах задних конечностей кошки, но признают, что есть исключения из этого правила. Баркер и его сотрудники [1, 2, 71] провели недавно обширные исследования, основанные на улучшенном методе серебрения (см. итоговую статью Баркера [62]); они находили оба вида окончаний на интрафузальных волокнах обоих типов, однако кустовидные окончания чаще встречались на ЯЦ-волокнах, чем на ЯС-волокнах (ср. также [216]). Особенно интересно то, что в веретенах кролика, содержащих только ЯС-волокна, последние снабжены как гамма-пластинками, так и гамма-кустовидными окончаниями [62, 68]. В мышцах человека гистохимический метод также позволяет обнаружить пластинки и кустовидные окончания на одном и том же волокне [190]. Порайако и Смит [809] нашли, что в m.m. lumbricales крысы каждое веретено получает два моторных аксона — один для ЯС-, другой для ЯЦ-волокон; перекрывания не наблюдалось. Морфология окончаний не была специфичной для каждого типа волокон, хотя пластинки чаще встречались на ЯС-волокнах.

Как мы уже видели, экстрафузальные мышцы млекопитающих (снабженные только пластинками) могут обладать весьма различными сократительными свойствами, которые коррелируют со скоростью проведения импульсов в их нервных волокнах. Поэтому два типа интрафузальных волокон, найденные у этих животных (медленные и быстрые волокна, см. выше), даже если не будет открыто никаких промежуточных форм сокращения, не обязательно должны быть иннервированы соответственно двумя типами гамма-окончаний, ни один из которых не занимает какого-то уникального положения в широком спектре калибров гамма-волокон [1]. Эксперименты Смита [898] с одиночными интрафузальными волокнами проводились на кураризированных препаратах

сами по себе результаты не зависели от способа иннервации. Ясно, что медленные мышечные волокна (экстра- или интрафузальные) с длительным активным состоянием не могут полностью проявить это свойство при реакции на одиночный электрический импульс [346], для этого требуется короткий тетанус (см. кривые для m. soleus на фиг. 8). Вместе с тем есть некоторые основания полагать, что медленно нарастающее интрафузальное сокращение тех мышц, возбуждение которых нервным тетанусом, связано с активацией гамма-двигательными окончаниями, хотя это отнюдь нельзя считать доказанным.

Так, например, Баркер и его сотрудники [62] недавно установили, что гамма-двигательные окончания идентичны гроздевидным окончаниям Догеля [346], которые, как мы уже видели (стр. 16), имеются у лягушки в группе очень медленных тонических экстрафузальных волокон, активируемых местными потенциалами нервно-мышечного соединения и постепенно развивающих напряжение при электрической стимуляции нерва. Бесту и Лапорт [89], изучавшие, как упоминалось выше, сообщают, что местные нераспространяющиеся потенциалы появляются в этой мышце после раздражения тех же моторных динамических фузиморных гамма-волокон Б. Катца, о которых мы еще поговорим в гл. III. Вполне возможно, что мы получаем выбрасывание через посредство гамма-двигательной системы двигательного типа. Однако это противоречило бы, по-видимому, наиболее правдоподобному, основанному на электрических данных, что некоторые веретена снабжены также нервными волокнами — толстых миелиновых волокон Эклса и Баркера [1], которые обладают способностью вызывать обычное интрафузального типа и тем самым нормальный спинальный ответ мэтьюзовского динамического типа [346]. Таким образом, реакция последнего типа не обязательно говорит об участии гроздевидных окончаний. Вместе с тем кажется маловероятным, чтобы обычные концевые пластинки, т. е. окончания интрафузального типа, не возбуждали распространяющихся мышечных действия. В интрафузальных волокнах такие потенциалы выявляются очень легко [346, 347]. Связь между характером сокращения интрафузального волокна и типом двигательного концевого аппарата еще нельзя считать окончательно установленной. Однако если мы уже знаем, что два основных типа сокращения, впервые описанные Смитом (см. ниже), представляют собой внутренние свойства, присущие самим мышечным волокнам, и сохраняются после кураризации, то мы знаем нечто такое, в сравнении с чем природа двигательного нервного окончания имеет лишь второстепенное значение. У цыпленка, например, перекрестная реиннервация быстрой и медленной мышц оказывает или почти совсем не влияет на скорость сокращения, хотя «медленный» нерв снабжает быструю мышцу своими гроздевид-

ными окончаниями, а «быстрый» нерв образует на медленной мышце обычные для него концевые пластинки [508].

Итак, на интрафузальных волокнах мы находим двигательные концевые аппараты трех типов (см. гл. II, фиг. 16): 1) гамма-кустовидные окончания гроздевидного типа, которые находятся обычно ближе всех других к экваториальной области, распространяясь почти на 1 мм с обеих сторон от нее; 2)гамма-пластинки, которые Баркер [62] называет теперь окончаниями типа II или p_2; они располагаются подальше от экватора, где-то в середине полярной области, и 3) окончания типа I или p_1, во всех отношениях сходные с экстрафузальными двигательными пластинками и находящиеся обычно около самых полюсов. Иногда можно совершенно ясно видеть, что к пластинке последнего типа подходит коллатераль бета-волокна [62]. Такие бета-волокна представляют собой, если можно так сказать, альфа-волокна с различными скоростями проведения, от быстрой до медленной. Пластинки типа p_1 встречаются реже остальных типов и, возможно, отсутствуют в некоторых хорошо изученных мышцах, но имеются в других, как можно заключить на основании физиологических данных, которые будут рассмотрены позже в связи с функциональными проблемами. Исследуя m.m. lumbricales крысы, Порайако и Смит [809] в шести случаях обнаружили, что нервы, иннервирующие экстрафузальные волокна, разделяются и посылают ветвь к интрафузальным мышечным волокнам.

Иногда можно встретить веретено, полностью лишенное двигательной иннервации [62, 568]. Электронные микрофотографии двигательных окончаний на веретенах опубликовали Эйдал и Баркер [3].

Результаты, полученные недавно Баркером и сотр. [72], указывают на то, что веретена могут значительно различаться между собой по своей моторной иннервации; эти различия пока еще не поддаются функциональному истолкованию, так как последнее требует детального знания индивидуальных особенностей тех веретен, активность которых мы регистрируем. До сих пор таких исследований проведено не было. Ни один из трех типов двигательных окончаний не приурочен исключительно к какому-нибудь одному типу интрафузальных волокон. Распределение окончаний характеризуют следующие средние цифры: 91% веретен снабжены кустовидными окончаниями, 78% — пластинками p_2 и 58% — пластинками p_1 [72].

Должна существовать значительная дифференцировка в организации веретен в разных мышцах; например, сгибатели могут отличаться в этом отношении от разгибателей, мышцы бедра от m.m. lumbricales и m.m. interossei, не говоря уже о межвидовых различиях. Эти различия касаются как относительного числа ЯЦ- и ЯС-волокон, так и числа, типов и расположения двига-

концевых аппаратов; таким образом, дифференцировка может быть достаточно многообразной. Бойд [105] отмечает, например, что в деафферентированных веретенах никогда не обнаруживалось менее 7 двигательных волокон, а максимальное число не составляло 23. Разобраться в концевых разветвлениях такого количества волокон иногда бывает очень трудно. «Число моторных волокон у отдельных веретен варьировало в пределах от 7 до 16 в m. lumbricalis, от 7 до 23 в m. soleus и от 8 до 15 в m.m. interossei. (Об экспериментальных отношениях см. [1].) Недавно Баркер и Ип [72] пришли к выводу, что интерпретацию интрафузальных концевых структур должно существенно усложнять замещение концевых окончаний, основывались на том, что примерно у 10... 20% экстрафузальных окончаний обнаруживаются признаки регенеративного роста или дегенерации, и продолжительность жизни концевых образований в веретенах, вероятно, еще короче, чем в экстрафузальных мышцах.

ГЛАВА II

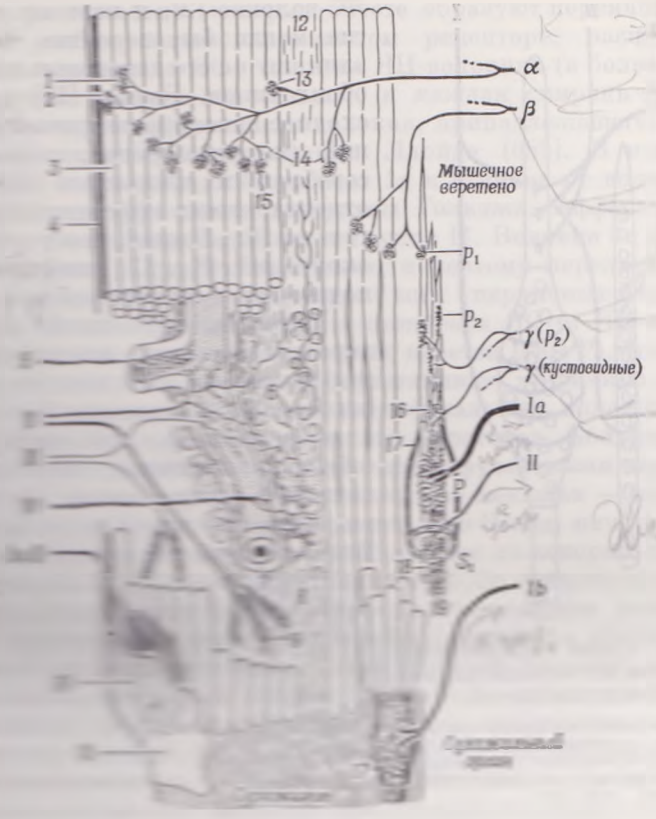
СЕНСОРНАЯ ИННЕРВАЦИЯ МЫШЦ И СУХОЖИЛИЙ

На фиг. 16 представлена общая схема двигательной и сенсорной иннервации мышц. Эта схема заслуживает внимательного изучения, и некоторым ее деталям будут посвящены особые разделы текста. Экстра- и интрафузальная двигательная иннервация была уже рассмотрена ранее.

МЫШЕЧНОЕ ВЕРЕТЕНО

Общее описание

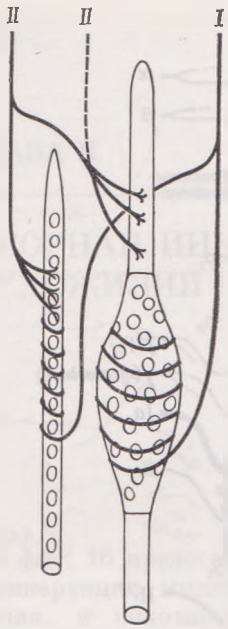
Терминальные веточки афферентных волокон мышечного веретена оканчиваются на интрафузальных волокнах, описанных в предыдущей главе. Как выяснил Шеррингтон [886], наиболее толстые из сенсорных волокон, иннервирующих мышцы, идут от аннулоспиральных окончаний, окружающих ядерную сумку. Термин «аннулоспиральные» принадлежит Руффини [852, 853. 855], но в настоящее время употребляют его же термин «первичные окончания» по предложению Баркера [57], который указал на то, что и «вторичные» (гроздевидные) окончания Руффини иногда ничем не отличаются от первичных, кроме своей локализации (см., например, [105]). В 1948 году Баркер [57] занимался главным образом изучением веретен в мышцах задней конечности кролика, где имеются только ЯС-волокна [68], а вторичные окончания обвиваются вокруг того длинного участка миотрубки, в котором скопление ядер, суживаясь, переходит в один-единственный ряд. Это побудило меня [408] назвать их «окончаниями



млекопитающего (по данным

мышцу: слева — волокна, уча-
Римскими цифрами обозначены группы
(IV) сенсорных волокон. Грече-
Проявления регенеративного роста
в кружках на схеме не представлены.
? — вновь формирующаяся двигательная пластин-
интрафузальное мышечное волокно; *4* — эпимизий;
окончания; *7* — кровеносный сосуд; *8* —
10 — тельце Пачини; *11* — фасция; *12* — перимизий;
14 — узелки регенерации; *15* — ультра-
16 — кустовидные окончания; *17* — капсула;
волокно с ядерной сумкой (ЯС-волокно); *19* — интра-
цепочкой (ЯЦ-волокно). p_1, p_2 — интрафузальные концевые
P — терминальное окончание; S_1 — вторичное окончание.

что, по-видимому, подходит только для частного
случая мышц, в которых все интрафузальные волокна принад-
лежат к типу ЯС. Это, однако, важный случай, так как — по край-
ней мере у кролика — концевые гамма-пластинки и гамма-кусто-
видные окончания, очевидно, существуют на одном и том же



Фиг. 17. Схема афферентной иннервации ЯС-волокна (справа) и ЯЦ-волокна (слева).

Полной уверенности в том, что все вторичные окончания в области миотрубки ЯС-волокон иннервируются веточками от афферентов ЯЦ-волокон, еще нет.

ЯС-волокне [2], и поэтому те и другие могли бы, вероятно, оказывать влияние на его сенсорные окончания обоих типов. Баркер [57] дал превосходное описание вторичных окончаний (по препаратам, окрашенным серебром и хлористым золотом) и отметил, что их афферентные волокна тоньше (6... 9 мкм), чем у первичных окончаний (8... 12 мкм); позже это подтвердили многие авторы.

Руффини, изучавший мышечные веретена кошки, классифицировал эти рецепторы на основе их двойной сенсорной иннервации (он не знал с уверенностью, что́ представляют собой пластинчатые окончания), и данные Баркера также говорили о возможности такой классификации. Она основана на относительном числе первичных (P) и вторичных (S) окончаний. К типу *простых* веретен, имеющих только первичные окончания, относятся многие веретена с короткими интрафузальными волокнами, например у концов m.m. lumbricales и шейных мышц человека [216]; к *промежуточным* формам (P — S) относится около 36% веретен в мышцах задних конечностей кошки [58]; *сложные* веретена, с первичными окончаниями и различным большим числом вторичных окончаний, многочисленны в мышцах конечностей. Данные об относительном числе первичных и вторичных окончаний опубликованы многими авторами [60, 105, 317, 923].

После открытия интрафузальных волокон типа ЯЦ (у человека [214] и кошки [104]) этот принцип классификации не потерял своего значения, но внимание сосредоточилось теперь на вопросах, касающихся расположения и способа иннервации веретен первичными и вторичными окончаниями. Схема на фиг. 17 поможет читателю лучше разобраться в описании афферентной иннервации веретен. Различные типы чувствительных окончаний представлены на фото V. Общее описание (для веретен кошки) дается по Бойду [105], но оно во всем существенном более или менее согласуется также с данными Баркера с сотрудниками и Купер и Даниеля.

Спирали и кольца, которые вместе образуют первичное окончание в любом инкапсулированном рецепторе, расположены экваториально как на ЯС-, так и на ЯЦ-волокнах (в более тонких ЯЦ-волокнах диаметр их меньше), и каждая спираль получает ветвь от толстого афферентного волокна, принадлежащего к группе I по известной классификации Ллойда [685]. В настоящее время (1140) эти волокна обозначают 1а в отличие от волокон 1b, иннервирующих сухожильные органы Гольджи. Афференты вторичных окончаний принадлежат к группе II. Волокно 1а не имеет ветвей, идущих к другим веретенам, и поэтому передает информацию, определяемую состоянием всех первичных спиралей какого-то одного интрафузального комплекса ЯС- и ЯЦ-волокон. Это описание подходит и для простых веретен (тип Р), «простота» которых состоит в отсутствии афферентации от вторичных окончаний. Двигательная иннервация интрафузальных волокон обоих типов здесь такая же, как и в сложных веретенах. Большая часть вторичных окончаний (в веретенах с интрафузальными волокнами двух типов) находится на ЯЦ-волокнах, а меньшая — на ЯС-волокнах. У кошки первых может иметь до 5 (Бойд) или до 4 (Баркер и Ип [58]) вторичных окончаний, каждое из которых занимает на волокне участок длиной 30—50 мкм. Бойд говорит об участке P, занятом первичным окончанием, и о нескольких участках S длиной около 200 мкм каждый, расположенных с обеих сторон от него. Вторичные окончания называются по участкам $S_1 - S_4$, начиная с области S_1, и S_4 — это те, которые — по пределами экваториальной области, так далеко от первичного, что оказываются в области S_4. Промежуток от S_1 до S_4 характеризуется возрастающей поперечной неоднородностью, так что вторичные окончания на участке S_4 сильно удалены от экватора, фактически иннервируют полярную область. Как подчеркивает Коэрс [190], некоторые из вторичных окончаний часто бывают расположены около двигательных окончаний. Все вторичные окончания иннервируются ветвями волокон группы II. Иногда ветви от тех же волокон направляются и к вторичным окончаниям в других веретенах (что было подтверждено Вольпартом и Хенриксоном [1000] на веретенах мыши). В мышцах, исследованных Бойдом (m. m. soleus, tenuissimus и interossei) на каждое первичное окончание приходилось по 1,5 вторичных. Так как у кошки в большинстве мышц имеются вторичные окончания, веретена этих мышц принадлежат к группе сложных веретен по классификации Руффини; Баркер [58] называет веретена с одним первичным и одним вторичным окончанием (P + S) промежуточными, т. е. употребляет первоначальный термин Руффини.

Бойд обсуждал возможность того, что гроздевидные окончания Руффини, имевшие на его собственных препаратах вид черных шаров, составляют часть небольшой спирали, в которой очень

тонкие связующие отрезки между точками остались неокрашенными. Он чаще находил гроздевидную структуру у вторичных окончаний. Недавно Баркер и Ип [70] усовершенствовали метод импрегнации серебром по де Кастро, и Баркер [62] резюмирует полученные ими данные о вторичных окончаниях следующим образом: «Вторичные окончания, лежащие поблизости от первичных, состоят главным образом из колец и спиралей и иннервируются более толстыми волокнами, чем расположенные дальше, которые имеют менее правильную гроздевидную форму. У кошки аннулоспиральные вторичные окончания встречаются примерно вдвое чаще, чем гроздевидные. В веретенах с вторичной иннервацией от первичного окончания обычно идет более толстое волокно типа Iа, чем в веретенах, лишенных вторичной иннервации». Если имеются вторичные окончания двух типов, то этот факт, так же как их изменчивая локализация, должен представлять для физиологов интерес с функциональной точки зрения. Афферентные волокна от вторичных окончаний принадлежат к группе II по классификации Ллойда.

В табл. 3 представлены данные о количестве первичных и вторичных окончаний, сухожильных органов Гольджи и пачини-

Таблица 3

ДАННЫЕ О КОЛИЧЕСТВЕ АФФЕРЕНТНЫХ ОКОНЧАНИЙ В РАЗЛИЧНЫХ МЫШЦАХ КОШКИ [59]

Мышца	Число исследованных мышц	Общее число окончаний [1]				Соотношения			
						П : Вт		П : СО	
		П	Вт	СО	ПТ	крайние значения	среднее	крайние значения	среднее
M. rectus femoris	9	920	899	705	114	(0,9...1,5) : 1	1,0 : 1	(0,7...2,4) : 1	1,3 :
M. soleus	3	164	130	92	6	(1,0...1,4) : 1	1,3 : 1	(1,7...1,9) : 1	1,8 :
M. semitendinosus	3	411	489	257	10	(0,7...1,0) : 1	0,85 : 1	(1,2...1,85) : 1	1,6
Средняя головка m. flexor digitorum longus	1	51	47	17	2	—	1,1 : 1	—	3,0
M. interosseus V стопы	4	108	64	99	34	(1,3...2,3) : 1	1,7 : 1	(0,9...1,6) : 1	1,1
M. intercostalis IV (int. et ext.)	1	49	67	17	10	—	0,7 : 1	—	2,9

[1] П — первичные окончания; Вт — вторичные окончания; СО — сухожильные органы; ПТ — пачиниподобные тельца.

подобных типов в некоторых мышцах кошки. В тандемных веретенах каждое инкапсулированное образование считалось отдельным рецептором.

Тандемные веретена

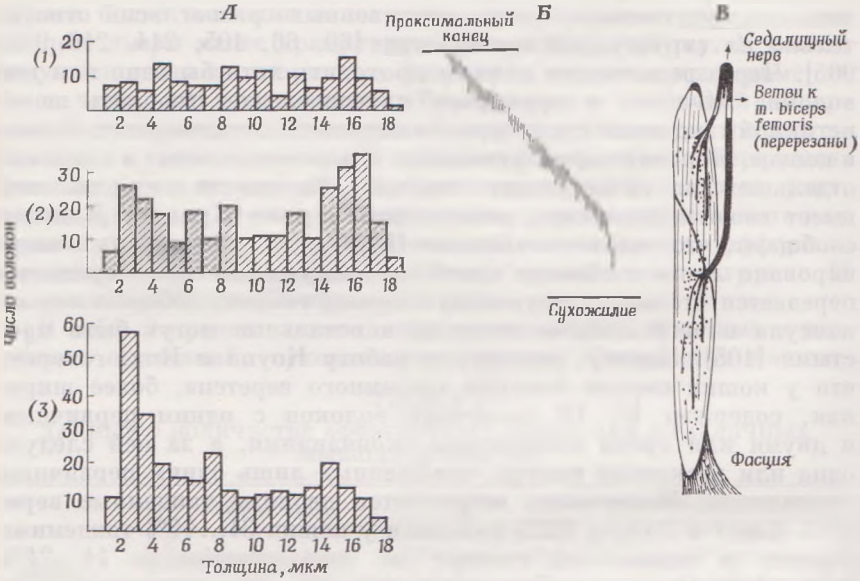
Между различными авторами, описывавшими тандемные веретена млекопитающих, нет существенных разногласий относительно их структурной организации [60, 66, 105, 214, 216, 922, 963]. Через весь тандем должно проходить хотя бы одно или два волокна ЯС-типа; в противном случае следует говорить не об истинной тандемной структуре, а о веретенах, соединенных «конец в конец». Короткие интрафузальные ЯЦ-волокна лежат в пределах отдельных капсул тандемного веретена. Каждое из таких волокон имеет свою моторную иннервацию, однако Купер и Даниель сообщают, что толстое ядерное ЯС-волокно может быть иннервировано лишь в области одной из капсул, так что сокращение передается только следующему элементу тандема. Обычно первая капсула в этой цепи — единична, а остальные могут быть простыми [966]. Барнард, развивая работу Каупа и Ипа, говорит, что у многих первая капсула тандемного веретена более широкая, содержит 10...15 ядерных волокон с одним первичным и двумя или тремя вторичными окончаниями, а за ней следует одна или несколько капсул, снабженных лишь одним первичным окончанием. Чаще всего встречаются двойные тандемные веретена. Свет и Барнард [922] находили у кошки 21...44% тандемных веретен в медиальной головке m. gastrocnemius и 11...21% в m. soleus. По данным Барнарда и сотр. [66], 88% тандемных веретен в любой мышце у кошки были двойными, 9% — тройными и 3% — четверными.

Тандемные веретена в мышцах конечностей явно не настолько важны, чтобы не иметь функционального значения, хотя Фосс [963] обнаружил в m. lumbricalis всего лишь 6% таких веретен. Свет и Барнард отмечают, что в коротких мышцах кошки тандемное веретено иногда тянется от проксимального сухожилия до дистального или прикрепляется к кости, что подобные веретена служат для измерения средней длины мышцы или ее значительной части.

Проблема распределения веретен

Многие исследования в скелетных мышцах экстрафузальных волокон, сильно различающихся по скорости сокращения, некоторые авторы [521, 923] пытались найти систематические различия распределения рецепторов веретен в медленных и быстрых мышцах. Однако эти попытки не были особенно успешными; по-видимому, систематические различия, если они вообще существуют,

сильнее выражены не в сенсорной, а в двигательной иннервации веретен. Это, однако, еще мало исследованная область. Хомма и Секи [521] нашли, что у кошки и обезьяны в m. m. soleus, gastrocnemius и tibialis anterior — мышцах, образующих ряд с возрастающей скоростью сокращения,— в той же последовательности увеличивается диаметр наибольшего из колец вокруг ядерной



Фиг. 18. Иннервация мышц и мышечных веретен у кошки.

А. Распределение афферентных волокон по толщине; (*1*) — m. soleus; (*2*) — m. gastrocnemius, cap. mediale; (*3*) — m. tibialis anterior. *Б*. Распределение мышечных веретен в m. soleus [477]. *В*. Распределение капсул мышечных веретен (вытянутые черные точки) в m. semitendinosus и их иннервация. Ветви нерва показаны до мест их вхождения в мышцу [178].

сумки. Светт и Элдред [923], сравнивая m. gastrocnemius и m. soleus у кошки, обнаружили в первой из этих мышц большее число коротких интрафузальных волокон, а во второй — более длинные и толстые веретена. Ввиду различной скорости сокращения отдельных двигательных единиц одной и той же мышцы (гл. I) трудно оценивать такие данные, не зная, в какого рода единице — сравнительно медленной или быстрой — находилось то или иное веретено. В m. gastrocnemius, например, очень много таких же медленных двигательных единиц, как и в m. soleus. Однако с функциональной точки зрения, быть может, существенно то, что в m. gastrocnemius длина веретен составляет одну треть длины мышечных пучков, а в m. soleus — всего около одной пятой [923].

Различные авторы приводят данные о числе и распределении веретен в мышцах задних конечностей кошки [63, 105, 178, 317, 427, 522].

Трудности, с которыми встречаются экспериментаторы, можно показать на примере m. soleus кошки. В этой мышце имеется в среднем 55 первичных окончаний, 43 вторичных окончания и 31 сухожильный рецептор (табл. 3). Как мы увидим позже, рецепторы двух последних типов оказывают тормозящее, а первичные окончания — возбуждающее действие на мотонейроны разгибателей голеностопного сустава, так что результат определяется некоторой алгебраической суммой двух отрицательных и одного положительного члена: все члены, в особенности отрицательные, зависят также от состояния вставочных нейронов проводящего пути. Это означает, что при рассмотрении функции веретен нельзя быть ограничены лишь такими общие факторы, как плотность расположения рецепторов (число капсул на 1 г ткани), размещение их вдоль мышечных стволов и преимущественно в мясистой

Таблица 4

ЧИСЛО И ПЛОТНОСТЬ РАСПОЛОЖЕНИЯ КАПСУЛ ВЕРЕТЕН В МЫШЦАХ КОШКИ [178]

Мышца	Средняя масса, г	Число капсул		
		пределы изменений и наиболее частое число	среднее значение и стандартное отклонение	Число капсул на 1 г ткани
Латеральная головка	7,00	31 (25...45)	35±7	5
m. gastrocnemius				
Медиальная головка	7,24	55 (46...80)	62±9	9
m. gastrocnemius				
m. tibialis [illegible]	[illegible]	56 (77...132)	104±14	12
m. tibialis anterior	4,57	38 (52...89)	71±9	15
m. [illegible]	6,41	62 (80...141)	114±14	18
m. soleus	2,49	31 (40...70)	56±7	23
m. flexor digitorum longus (передняя головка)	3,25	34 (58...91)	75±8	23
m. tibialis posterior	0,78	19 (21...39)	31±4	39
m. flexor digitorum longus (средняя головка)	1,06	24 (36...59)	48±6	45
m. plantaris V (задняя конечность) [a]	0,33	12 (22...33)	29	88
m. plantaris V (передняя конечность) [a]	0,21	11 (21...31)	25±2	119

[a] По [104].

[b] Веретена в мышцы [548].

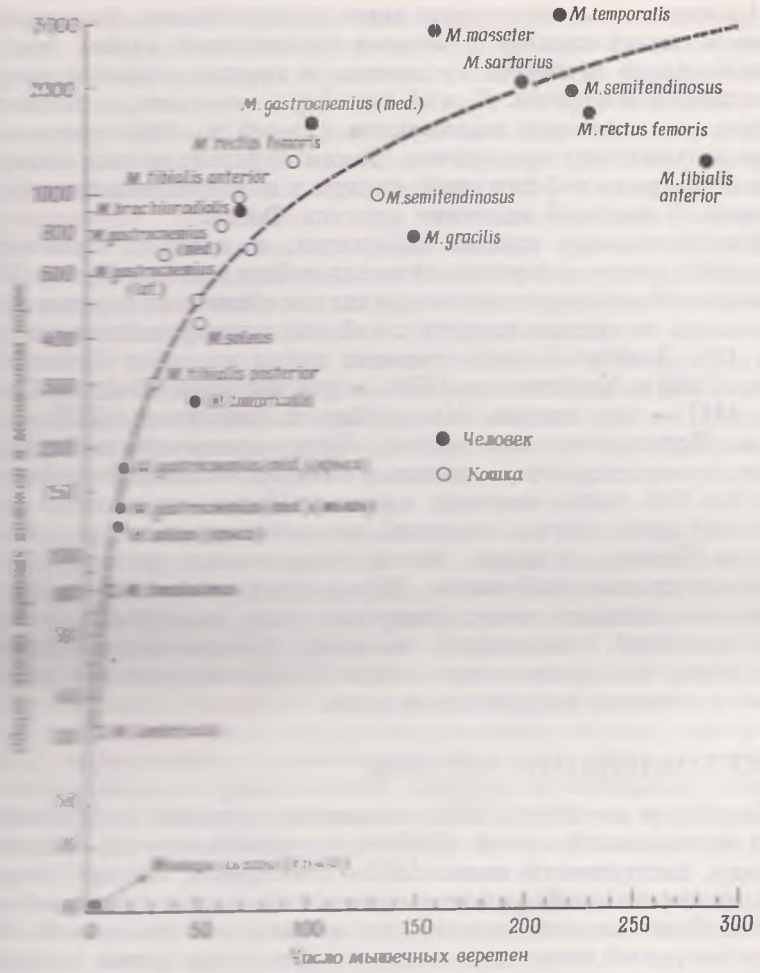
части мышцы, а также корреляцию с толщиной афферентного волокна (скоростью проведения импульсов). Некоторые типичные особенности распределения веретен в мышцах задних конечностей кошки показаны на фиг. 18. В табл. 4 приведены данные о плотности расположения веретен в некоторых мышцах того же животного, столь широко используемого при экспериментальном изучении функции веретен.

Число и плотность расположения капсул

Из табл. 4 видно, например, что в m. gastrocnemius меньше веретен, чем в m. soleus, на что впервые указали Хагбарт и Вольфарт [477]. Далее, мелкие мышцы плюсны и пястья отличаются высокой плотностью расположения веретен, что подтверждают также данные Купер [207], Купер и Даниеля [216] и в особенности Фосса [959] и Шульце [873], опубликовавших результаты многочисленных подсчетов относительного количества мышечных веретен у человека (см. ниже). Купер и Даниель пишут: «Мышечные веретена различных млекопитающих имеют много общих особенностей, и наше исследование не выявило никаких черт, специфичных для веретен человека, если не считать того, что они длиннее и часто содержат больше интрафузальных мышечных волокон (в том числе более крупные ЯС-волокна), чем лучше известные веретена кошки и кролика». Исследование мышечных веретен проводили на мышцах многих животных. Мы не упоминали все эти виды, так как они перечислены в ряде других работ [80, 207. 331, 506, 531, 584] и в ценной библиографии по мышечным веретенам, составленной Элдредом и сотр. [321].

Веретена в наружной мускулатуре глаза, дыхательных мышцах, диафрагме и т. п. будут рассмотрены при обсуждении экспериментов, проведенных на этих мышцах.

Обширные подсчеты веретен у человека, произведенные Фоссом [959—961, 963, 964] на мышцах новорожденных, выявляют ряд особенностей их распределения, которые, вероятно, имеют функциональное значение. Использованный Фоссом индекс — число веретен на 1 г массы мышцы — вычислялся на основе стандартной таблицы массы различных мышц [960] и поэтому не мог быть свободен от ошибок, но главные различия оказались настолько значительными, что они не вызывают сомнений. Например, m. serratus posterior inferior (18,8 г) содержит 56 веретен (индекс 2,94), тогда как в m. longissimus capitis, масса которой по крайней мере вдвое меньше (8 г), оказалось целых 507 веретен (индекс 63.3). Купер [210], опираясь на собственные наблюдения, также сообщает, что наиболее насыщены веретенами глубоко расположенные мышцы, связывающие позвоночник с головой, которые содержат «невероятное множество веретен». Приведем еще несколько на-



общим числом миелинизированных нервных крысы и мыши) [209].

абсциссы которых составляют 10% от орди- для многих мышц. Некоторое смещение точек (для — влево. для мышц, насыщенных ими,— вправо) можно счи- большое отклонение от линии говорит о возможной ошибке в под-

Фоссом величин: мышцы таза и бедра — индекс меньше мышцы плеча — всего лишь 0,6; m. brachioradialis (пред- — 1.03; пронаторы и супинаторы — от 5,0 до 10,0; последним близки m.m. lumbricales. Таблица найденных вели- приведена в более поздней работе Фосса [966].

Приведенные цифры позволяют предположить, что мышцы, работа которых связана с малыми изменениями длины, требующими большой точности, нуждаются в хорошо развитой регуляции с помощью веретен. К этой категории относятся, в частности, мышцы, управляющие положением головы и движениями пронации и супинации предплечья. Таким образом, можно ожидать, что важная роль той или иной мышцы в поддержании позы будет отражена в высокой величине индекса Фосса.

Дополнительные ссылки на статьи, в которых приводятся результаты подсчета веретен, читатель найдет в работе Купер [209], посвященной анализу связи между числом мышечных веретен в данной мышце и числом идущих к ней миелинизированных волокон (фиг. 19). Данные о числе волокон взяты из работ Файнстейна и сотр. [353] и Христенсена [179] — для человека, Бойда и Дэйви [108, 111] — для кошки, Мельстрёма и Скоглунда [738] — для крысы. Использовав эти данные, Купер построила на графике линию, проходящую через точки, в которых число веретен составляло бы 10% числа нервных волокон. Некоторые мышцы представлены здесь двумя точками, соответствующими различным оценкам. Точки для мышц, богатых веретенами, должны лежать справа от проведенной линии. На графике оказалось несколько трудно объяснимых точек (например, для m. tibialis anterior и m. masseter), наводящих на мысль о возможных ошибках, но в целом он представляет значительный интерес как первая попытка синтеза имеющихся данных.

СУХОЖИЛЬНЫЕ ОРГАНЫ

Хьюбер и де Витт [532], сделавшие хороший исторический обзор исследований в этой области, различали «эру до Гольджи» и эпоху, наступившую после 1870—1883 годов, когда Гольджи [398] описал главный рецептор сухожилий, позже названный его именем. Сам Гольджи называл его «organo nervoso musculo tendineo» («нервный мышечно-сухожильный орган»); в этом названии подчеркивалось то, что он был обнаружен в сухожилии у границы между мышечной и сухожильной тканями. Вольфарт и Хенриксон [1000], изучавшие m. gastrocnemius мыши, указывают, что сухожильные органы занимают подобное положение у обоих концов мышцы, так что их нельзя избирательно парализовать, кокаинизировав один лишь ее дистальный конец. Результаты исследований Гольджи были подтверждены и дополнены многими гистологами, из которых можно упомянуть Каттанео [175], Чаччо [180], Мапцони [737], Руффини [854], Хьюбера и де Витта [532]. Полный обзор новых исследований читатель найдет у Полячека [795], который приводит также собственные материалы и прилагает таблицы с изображениями всех видов концевых аппаратов, встречающихся

в суставах. После 1900 года методы, основанные на использовании светового микроскопа, не дали ничего принципиально нового. Мерклин [740] впервые осуществил электронно-микроскопическое исследование сухожильных органов Гольджи у крысы.

Спаултинг [914—917] называет сухожильные органы «триадой Руффини». Это мало что добавляет к тому, чего достигли еще ранние исследователи: все они обращали внимание на мелкие тельца, расположенные обособленно или же находящиеся в тесном контакте с крупным мышечно-сухожильным органом Гольджи. Большинство гистологов, начиная с Гольджи (например, Руффини [1018]), описывают эти образования как пачиниподобные окончания или тельца Гольджи — Маццони и указывают, что некоторые из них имеют капсулу «колбу», типичную для телец Пачини, другие же снабжены слизистой сетью, не слишком отличающейся от конечных разветвлений, характерных для истинного органа Гольджи. Последний изображен на рисунках Чаччо (фото VI), представляющих собой наилучшие образцы гистологической техники того времени. У человека орган Гольджи достигает 2...3 мм в длину и 1...1,5 мм в ширину. У кошки эти органы имеют средние размеры 0,5 × 1 мм, и каждый из них соединен последовательно примерно с 10 экстрафузальными мышечными волокнами [62]. Эти волокна принадлежат различным двигательным единицам.

Сенсорные органы мышцы и кончали у представителей многих групп позвоночных. У рыб и земноводных они заключены в капсулу. Согласно [1018], у кошек с возрастом вследствие увеличения числа инкапсулированных веточек сенсорного нерва, образующих соответственно большее число «кустиков» на концах конечных разветвлений, которые, по-видимому, охватывают один или несколько пучков фибрилл в сухожильных волокнах. Согласно Мерклину [740], эти волокна кое-где непосредственно контактируют с плазматической мембраной нервных окончаний, но чаще отделены от нее материалом базальной мембраны или очень тонкими отростками шванновских клеток. Весь орган часто имеет веретенообразную форму, и, очевидно, по этой причине его называют иногда сухожильным веретеном; в некоторых случаях форма его может быть цилиндрической, что отмечено, например, для мышц глаза [530]. В электронном микроскопе структура капсулы сухожильного органа неотличима от структуры капсул мышечных веретен, и в обоих случаях эти образования, вероятно, выполняют трофическую функцию. Известно, что они снабжены кровеносными сосудами.

При исследовании в обычном микроскопе сухожильные органы Гольджи и более мелкие окончания Руффини не очень сильно отличаются друг от друга, если не считать их размеров; те и другие — инкапсулированные образования с концевыми разветвлениями в форме «кустиков». Органы Руффини хорошо изучены

в суставах, где их исследовали как физиологическими, так и гистологическими методами (см., например, [103, 892]).

В сухожилиях наиболее толстые нервные волокна идут к органам Гольджи [73, 532, 973, 1000]. Вряд ли можно сомневаться в том, что именно по всем этим волокнам проходят быстро распространяющиеся импульсы от рецепторов, чувствительных к натяжению сухожилия (см. гл. V). Об их роли в рефлекторных реакциях известно довольно много.

Гораздо менее изучены пачиниподобные тельца, тельца Гольджи — Маццони и свободные нервные окончания. Почти все авторы сообщают, что сухожильный орган Гольджи снабжен добавочным нервным волокном и что нередко к этому органу тесно примыкают более мелкие рецепторы того или иного типа; это наводит на мысль о совместном выполнении какой-то функции, но физиологических данных по этому вопросу нет. Пачиниподобные тельца (с колбой внутри), тесно соприкасающиеся с сухожильными органами Гольджи, превосходно изображены на рисунках Руффини [854]; этот автор ввел термин «тельца Гольджи — Маццони» [851] и рассматривал последние как разновидность пачиниподобных рецепторов. Добавочные волокна образуют вокруг сухожильных органов сеть свободных окончаний и, вероятно, передают «болевые» импульсы, когда растяжение становится чрезмерным [973]. Такие волокна находили также вокруг телец Пачини в глубоких фасциях локтевого и голеностопного суставов человека. Что касается функциональной стороны, физиологи смогли только установить связь мелких рецепторов с афферентными волокнами групп II и III по классификации Ллойда, но еще не выяснили, к какому именно типу принадлежат эти рецепторы (гл. V). Принято считать, что сухожилия получают иннервацию только от нервов, идущих к мышцам [503—505], но у человека обнаружен ряд исключений из этого правила [1003]. Количественные данные о сухожильных органах Гольджи и пачиниподобных тельцах в некоторых мышцах кошки приведены в табл. 3.

Шеррингтон [886] описал веретена, последовательно соединенные с сухожильными органами, и его наблюдения были подтверждены Баркером [57]. Недавно Элдред и его сотрудники ([118]; Элдред, личное сообщение) вновь исследовали этот вопрос и нашли, что в некоторых мышцах кошки подобное сочетание весьма обычно. Веретено такого комбинированного рецептора, вероятно, не должно отличаться от других веретен, но сухожильный орган, по-видимому, измеряет в этом случае натяжение веретена и, следовательно, реагирует на изменения в свойствах и «настройке» интрафузальных волокон. Например, он вряд ли отвечает на растяжение пассивного веретена, но мог бы реагировать на сокращение интрафузальных волокон под действием разрядов фузимоторных альфа- или гамма-аксонов.

ГЛАВА III

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ПАССИВНЫХ МЫШЕЧНЫХ ВЕРЕТЕН

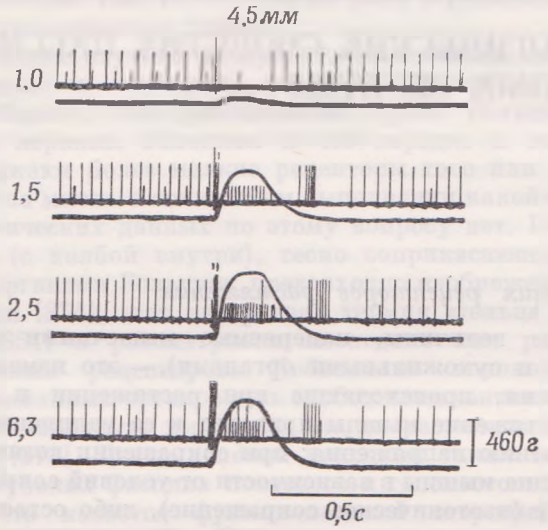
Классификация рецепторов растяжения

Основные величины, измеряемые мышечными рецепторами [веретенами и сухожильными органами], — это изменения длины и напряжения, происходящие при растяжении и сокращении мышцы. Растяжение мышцы приводит к ее удлинению и небольшому повышению напряжения, при сокращении возникает напряжение, а длина мышцы в зависимости от условий сокращения либо уменьшается [изотоническое сокращение], либо остается неизменной [изометрическое сокращение]. В действительности изометрическое сокращение, которое так часто используют экспериментаторы, продолжается лишь короткое время, очень кратковременная фаза расслабления [RR], а за ней всегда следует еще небольшое укорочение, обусловленное растяжимостью «последовательной упругой компоненты» мышцы.

Фултон и Пи-Суньер [367] указали на то, что веретена соединены параллельно, а сухожильные органы — последовательно с экстрафузальной мускулатурой, так что чисто экстрафузальное сокращение для первых означало бы «разгрузку», а для вторых — растягивающую нагрузку. Б. Мэтьюз [719], проводивший исследования на одиночных мышечных афферентах, показал, что концевые аппараты одного типа — А-окончания по его терминологии — прекращают импульсацию, т. е. разгружаются, при сокращении мышцы (изометрическом или изотоническом), а окончания другого типа, В, в ответ на увеличение напряжения начинают посылать импульсы. Окончания обоих типов реагируют на растягивание мышцы (хотя резко различаются по величине порога реакции), и поэтому их часто называют рецепторами растяжения.

Нам удобно будет начать с рассмотрения записи (фиг. 20), иллюстрирующей реакцию веретена и сухожильного органа

на сокращение мышцы. Афферентные волокна от обоих рецепторов находились в одном и том же тонком филаменте перерезанного заднего корешка. Эта запись показывает, как можно отличить друг от друга сенсорные окончания этих двух типов. Когда напряжение сокращающейся мышцы возрастает, веретено дает паузу, а сухожильный орган — залп импульсов. Сейчас в большинстве



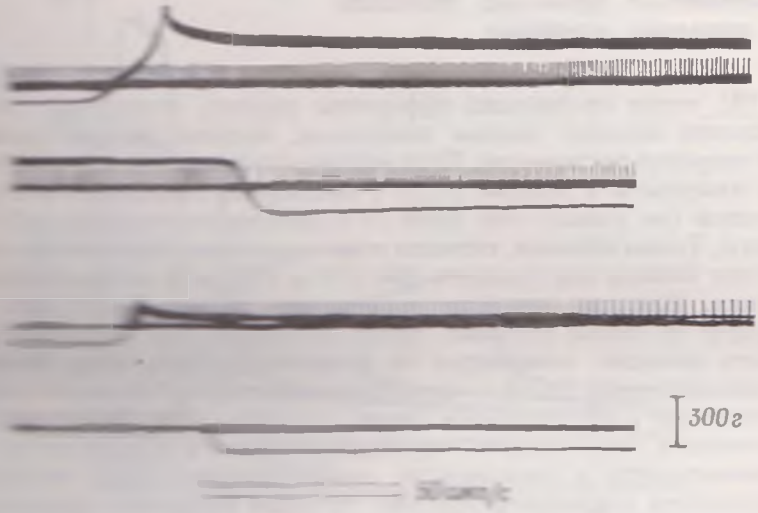
Фиг. 20. Влияние сокращения мышцы на разряд первичного окончания в деэфферентированной мышце m. soleus кошки, наркотизированной хлоралозой и барбиталом [447].

Мышца растянута на 4,5 мм. Слева указана сила растяжения в относительных единицах (наиболее слабое надпороговое растяжение принято за 1,0). При силе стимула 2,5 и 6,3 пауза в результате активации гамма-волокон частично заполняется, но не происходит никакого сдвига главной фазической вспышки относительно начала сокращения. При достаточно сильном сокращении (три нижние записи) паузу заполняет также разряд сухожильного органа.

экспериментов регистрируют активность отдельных волокон, изолируемых в задних корешках, и это, конечно, открывает новые возможности для определения скорости проведения импульсов на значительных отрезках нервного волокна. Некоторые веретена ведут себя необычно — дают разряд, подобно сухожильным органам, во время восходящей фазы сокращения, что может быть обусловлено либо альфа-иннервацией веретена, либо растяжением его при сокращении соседних экстрафузальных волокон. Такого рода реакция очень часто наблюдается в сгибателях голеностопного сустава [451]. Эти необычно реагирующие рецепторы легко дифференцировать от сухожильных органов путем инъекции небольшого количества сукцинилхолина, который избирательно активирует веретена [445]. Это вещество гораздо сильнее дей-

спорит за первичные окончания, чем на вторичные [351, 816, 956]. Р. Санг [956] показал, что оно вызывает соответственно более сильное сокращение медленного интрафузального волокна (с сенсорным окончанием на ядерной сумке); его действие на быстрые волокна проявлялось слабее и с некоторым запозданием.

В первоначальной классификации Мэтьюза не было четкого разделения эфферентных окончаний на первичные и вторичные — имеются лишь указания на другие категории; они, однако, не выдержали последующей проверки [725], и нет надобности говорить



...ение во время фазического ...ретена (а) и двигательной кошки [319].

...ение предыдущей ... после перерезки передних ... отсутствия рефлекса на растя... ... перерыва 32 с.

... рецепторов растяжения: первичные окончания, вторичные окончания и сухожильные органы, которые уже были рассмотрены с морфологической стороны в предыдущей главе. Другие сенсорные окончания в мышцах не относятся к рецепторам растяжения, хотя некоторые пачинивидные тельца, несомненно, могут деформироваться и, следовательно, создавать афферентные сигналы при растяжении, выходящем за пределы естественного для данной мышцы диапазона изменений длины.

Сейчас нам нужно будет рассмотреть свойства деэфферентированного веретена или же веретен, каким-нибудь иным способом приведенных в пассивное состояние. Из фиг. 21, где сопоставлено

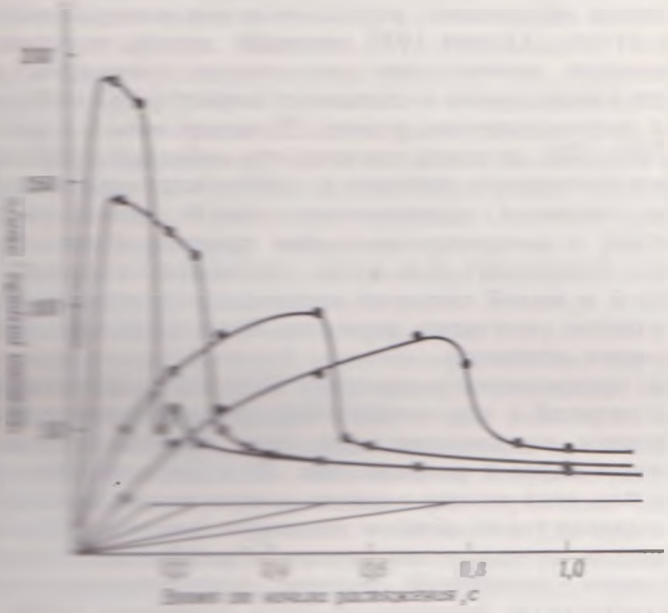
активное состояние веретена в m. gastrocnemius децеребрированной кошки (*А*, *Б*) с его пассивным поведением после деэфферентации (*В*, *Г*), видно, как велико может быть различие. Например, в первом случае (*А*, *Б*) растягивание приводит к рефлекторному сокращению, не сопровождающемуся паузой, о которой мы говорили выше как о характерной реакции веретена. Только у пассивных веретен рецепторные свойства выявляются в чистом виде.

Растяжение первичных окончаний в пассивных веретенах

Первичные окончания были идентифицированы Б. Мэтьюзом [719], когда он выделил афференты веретен, отвечавшие на растяжение мышцы залпом импульсов, частота которых зависела от скорости растяжения. Если мышцу оставляли растянутой, частота импульсов в течение 8...10 с постепенно снижалась и в конце концов (не раньше чем через 30 с) достигала стационарной величины. Таким образом, сигналы этого рецептора отражают не только длину мышцы как таковую (фиг. 20 и 21), но и скорость ее изменения. Влияние скорости растяжения иллюстрирует фиг. 22— график из статьи Мэтьюза. Вслед за Катцем [578, 579] начальную часть реакции, зависящую от скорости, теперь часто называют «динамической» фазой, а последующий этап стабилизации частоты импульсов —«статической» фазой. В этих двух фазах веретено проявляет, как говорят, «чувствительность к скорости» и «чувствительность к положению» соответственно. Катц исследовал активность одиночного веретена лягушки на уровне афферентных окончаний. Важной особенностью его экспериментов была регистрация генераторного потенциала с динамической и статической фазами деполяризации, отражавшими соответственные изменения в частоте импульсов. Генераторный потенциал доходил до регистрирующего электрода в результате электротонической передачи, и здесь его выделяли, подавляя импульсную активность путем кокаинизации места отведения.

Липполд и сотр. [676], регистровавшие генераторные потенциалы в области сенсорных окончаний веретен у котят, получили сходные результаты. Они показали также, что прямое раздражение постоянным током, имитирующее растянутое состояние мышцы, не позволяет воспроизвести динамическую фазу: оно вызывает лишь равномерную «статическую» импульсацию, частота которой зависит от силы тока. Эти эксперименты как будто бы в известной мере подтверждают механическую теорию, с помощью которой Б. Мэтьюз объяснял чувствительную к скорости динамическую фазу. Доводы в пользу этой теории хорошо суммировал П. Мэтьюз [725]. Позднее [659] динамическая и статическая фазы

детальному анализу и воспроизведены на модели. В своей наиболее общей форме механическая теория основывается на том анатомическом факте, что экваториальная область ядерной сумки более эластична и обладает меньшей вязкостью, чем поперечнополосатый полярный участок веретена. Участники дискуссии на симпозиуме по мышечным рецепторам в Гонконге (1961) неоднократно подчеркивали, что многие рецепторы



...(A1 по классификации ... мышцы с различной скоростью ... растяжения показан внизу) [719].

...реагировать на скорость изменения раздражителя, ... на сокращение в них вязко-упругих структур. Однако ... экспериментов Смита [898] (гл. I, ... сокращающих привели к реабилитации ... теории. Упругое сопротивление пропорционально ... расхождения, но присоединяющееся действие вяз... силу, зависящую от времени, т. е. от ... волокна.

... была предназначена для объяснения ... веретена на основе структурных свойств ЯС-волокон ... известный в то время тип интрафузальных ... возникает вопрос: что нового вносят более

мелкие спирали вокруг волокон с ядерной цепочкой? Кажется вероятным (см. стр. 79), что при растяжении веретена короткие интрафузальные волокна берут на себя нагрузку по мере ослабления натяжения длинных волокон и таким образом способствуют переходу от динамической фазы к статической и дальнейшему поддержанию последней фазы. Мы еще вернемся к этому вопросу, когда рассмотрим двигательный аспект физиологии веретен. В самом общем плане та же проблема двух окончаний, соединенных с одним афферентом, возникает и при исследовании других органов чувств. Гранит [408] высказал мысль, что очень часто встречающееся разветвление рецепторных окончаний противодействует аккомодации и повышает вероятность возникновения спайка в месте соединения веточек. В пользу этого говорят данные Катца [578, 579], который показал, что небольшие нераспространяющиеся потенциалы действия в окончаниях мышечных веретен лягушки, возникая одновременно в месте такого соединения, перерастают в распространяющийся импульс. Нечто подобное, возможно, происходит и в точке соединения концевых веточек от большой и малой спиралей первичного окончания. При этом более активное окончание, вероятно, будет подавлять афферентацию от менее активного.

После прекращения растяжения Катц наблюдал гиперполяризацию окончаний и отклонение генераторного потенциала в противоположном направлении; при этом наступала также соответствующая пауза в разряде (фиг. 23 и 24), наиболее заметная в том случае, если мышцу с самого начала держали слегка растянутой, создавая таким образом некоторую фоновую импульсацию. Механическая теория очень хорошо объясняет эту паузу после освобождения растянутой мышцы: растягивающая нагрузка на чувствительную эластичную сумку мгновенно падает, тогда как интрафузальное волокно лишь постепенно вновь приспосабливается к первоначальной степени растяжения (гл. I, фиг. 17).

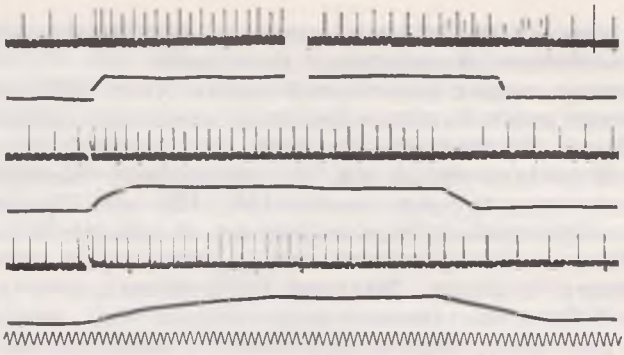
Растяжение пассивных вторичных окончаний

Афферентные волокна вторичных окончаний удалось впервые идентифицировать Мертону [744] и Ханту [539]. Они ставили своей целью найти среди волокон задних корешков крестцово-поясничного отдела такие афференты от веретен, в которых электрическое раздражение нерва данной мышцы возбуждало бы импульсы с большим латентным периодом, чем в волокне от первичного окончания. Такой подход был возможен благодаря существованию мышечных афферентов группы II толщиной 4...12 мкм. Скорость проведения, вычисленная по латентному периоду, до сих пор остается главным критерием для различения волокон от первичных и от вторичных окончаний в мышцах конечностей, и, руковод-

ствуясь этим признаком, исследователи постепенно выявили ряд других особенностей вторичных окончаний.

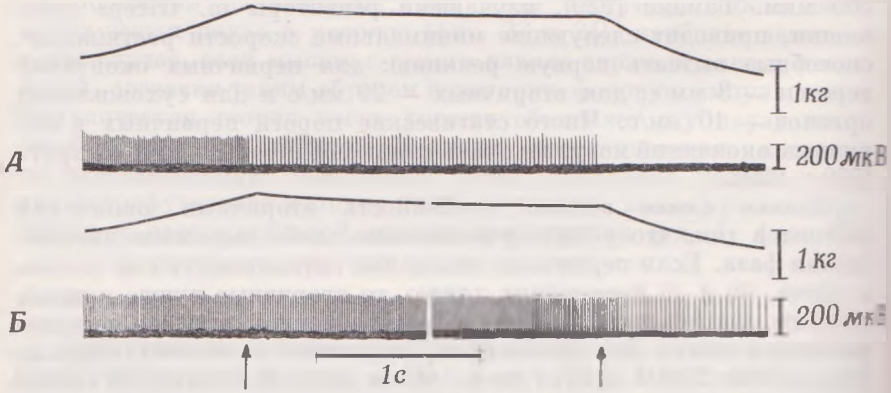
В мышцах задних конечностей кошки Хант [539] считал границей между двумя типами афферентов от веретен скорость проведения 72 м/с. Наименьшая скорость для волокон от вторичных окончаний составляла 24 м с, для первичных окончаний верхний предел лежал где-то около 110...120 м/с. Средний порог реакции на растяжение для вторичных окончаний оказался равным 19,0 г, а для первичных — 3,5 г. Отмечалась значительная изменчивость порогов. Меньшая чувствительность вторичных окончаний была многократно подтверждена (см., например, [88, 97, 206, 208, 481]), хотя обнаружилось и несколько исключений (m. tibialis anterior кошки [350]; m. gastrocnemius и m. plantaris кролика [263]). Возможно, что это связано с различиями в анатомии веретен (см. гл. I и II), но систематических сопоставлений никто не производил. Имеет также значение характер стимуляции. При изучении первичных окончаний растяжение должно быть очень быстрым, так как их абсолютным порогом по необходимости будет порог для динамической фазы. Лундберг и Уинсбюри [702], работая с m. soleus кошки, выполнили это условие и нашли, что для первичных окончаний пороговое растяжение варьировало в пределах от 10 до 100 мкм, тогда как для вторичных окончаний требовалось удлинение на 160 мкм, а для некоторых даже на 500 мкм. Тамаки [929], изучавший рецепторы m. triceps surae кошки, приводит следующие минимальные скорости растяжения, способные вызвать первую реакцию: для первичных окончаний веретен — 3 мм/с, для вторичных — 29 мм/с и для сухожильных органов — 10 мм/с. Чисто статические пороги первичных и вторичных окончаний могут не очень сильно отличаться друг от друга [206, 830].

Однако самая важная особенность вторичных окончаний состоит в том, что у них сравнительно слабо выражена динамическая фаза. Если первичные окончания сигнализируют не только о длине, но и об изменениях длины, то вторичные лучше приспособлены для передачи сообщений о «мгновенной» или же не изменяющейся длине. Эту особенность вторичных окончаний открыла Купер [206, 208] в опытах на m. soleus децеребрированной кошки с интактными двигательными корешками, а вскоре аналогичные результаты получили Лундберг и Уинсбюри [702] и Харви и Мэтьюз [481] на деэфферентированном препарате (см. также [826]). В настоящее время эта особенность общепризнана и часто лишь подтверждается. На фиг. 23 представлена одна из записей, полученных Купер, а на фиг. 24 — запись из статьи Харви и Мэтьюза, иллюстрирующая реакцию первичного и вторичного окончаний на растяжение m. soleus и последующее снятие растягивающей нагрузки. Вторичное окончание после освобождения



Фиг. 23. Импульсы от вторичного окончания, зарегистрированные в филаменте заднего корешка во время растяжения на 4 мм m. soleus у децеребрированной кошки с некоторой ригидностью и интактными задними корешками [208].

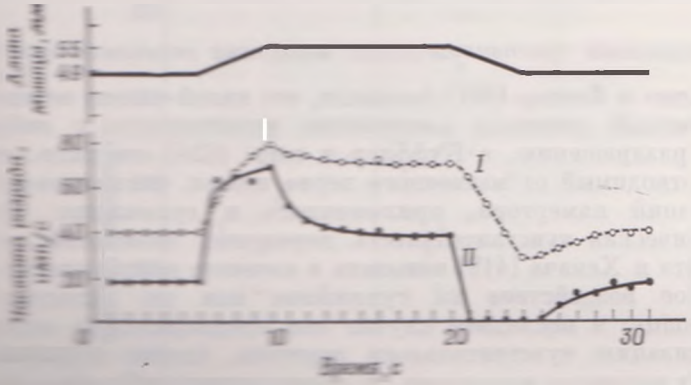
Скорость проведения импульсов 36 м/с. Скорость растяжения мышцы внизу — 11 мм/с, в середине — 30 мм/с, вверху — 75 мм/с. Разрыв в верхней записи соответствует периоду 4 с, во время которого мышца оставалась растянутой. Отметка времени 50 Гц. Импульсы подретушированы.



Фиг. 24. Активность сенсорных окончаний веретен во время растяжения мышцы (m. soleus кошки) и возвращения ее к первоначальной длине [481].

А — первичное окончание со сравнительно тонким афферентным волокном (скорость проведения 83 м/с); *Б* — вторичное окончание со сравнительно толстым афферентным волокном (скорость проведения 65 м/с). Тот факт, что фазические ответы этих окончаний столь различны, хотя их афферентные волокна мало различаются по скорости проведения, говорит в пользу того, что сенсорные окончания мышечных веретен делятся на два различных в функциональном отношении типа, для которых характерны афферентные волокна с разной скоростью проведения, но свойства которых не обнаруживают непрерывной градации, коррелирующей с толщиной волокна. (Записи получены на двух различных препаратах. Скорость растяжения в обоих случаях 2,3 мм/с. Записи отретушированы, в записи *Б* исключен участок, соответствующий 1 с.)

паузы, характерной для первичных окончаний. Оказалось, что это свойство не обнаруживает градуальных изменений, коррелирующих со скоростью проведения. «Скорее создается впечатление, что существуют две обособленные популяции с различными свойствами, разделенные довольно резким переходом в отношении скоростей проведения» ([481], стр. 380). Как мы видели (гл. II), они столь же резко разграничены и в анатомическом отношении. Никогда не приходилось видеть вторичных



...двух афферентных ... кошки при растяже-

... I. Длительность периода ... укорочения до первоначальной

...ное волокно в экваториальной области. Их всегда находят на миотрубках ЯС-волокон ... ЯЦ-волокон, и поэтому нельзя ожидать, что ... упругости и вязкости будет сказываться ... как и на первичных окончаниях. Слабо ... динамическая фаза в реакции вторичных окончаний, вероятно, обусловлена приспособлением длины волокон самой ... растяжению, которому она подвергается. Бессу и Лапорт ... продемонстрировали это глубокое различие между первичными и вторичными окончаниями, записав реакцию двух ... различного типа, принадлежащих одному и тому же ... m. semimembranosus кошки. Результат этого опыта представлен на фиг. 25.

...было бы ожидать, что будут найдены какие-то различия ... свойствами вторичных окончаний на миотрубке ЯС-волокон ... ЯЦ-волокнах, но этот вопрос вряд ли доступен для изучения ... задних конечностей кошки, в которых мало интра-

фузальных волокон первого типа и очень трудно с точностью установить, какому волокну принадлежит то или иное вторичное окончание. После того как Баркер и Хант [68] подтвердили, что у кролика вторичные окончания расположены на миотрубке ЯС-волокон, было бы очень желательно провести сравнительное экспериментальное исследование свойств вторичных окончаний у кошки и кролика. Однако некоторые признаки внутренних различий между окончаниями этого типа уже выявились при изучении их чувствительности к вибрации.

Вибрационная чувствительность сенсорных окончаний веретен

Эхлин и Фессар [307] показали, что какой-то еще не идентифицированный рецептор растяжения чувствителен к вибрационному раздражению, а Куффлер и сотр. [624] отметили, что разряд, отводимый от мышечного нерва кошки, воспроизводит ритм колебаний камертона, приложенного к сухожилию. Высокая динамическая чувствительность первичных окончаний побудила Гранита и Хенача [419] испытать в качестве раздражителя вибрационное воздействие на сухожилие или же непосредственно на мышцу; в последнем случае они предварительно определяли локализацию чувствительного веретена, слегка надавливая на мышцу кончиком карандаша. В обоих случаях вибрация оказалась эффективным стимулом; установив это, авторы продемонстрировали влияние фузимоторной активации на предел частоты, воспроизводимой ритмом отдельных нервных импульсов (фиг. 38). Если кончик конуса, соединенного с вибратором Гудмена, попадал на чувствительную точку (в отдельных случаях — над сухожилием), то даже ничтожные колебательные движения порядка 0,13 мм *на уровне кожи* отражались в ритме реакции веретена вплоть до частот около 400 Гц. (Относительно резонанса в такого рода колебательной системе см. [419] и [928].) Кроу и Мэтьюз [242] повторили эти эксперименты на деэфферентированной мышце (m. soleus) кошки, прикладывая вибратор к сухожилию. Импульсы следовали за ритмом раздражителя до частот, лежащих между 200 и 300 Гц, при полной амплитуде смещений порядка 10 мкм. В последующих опытах [135] порог был доведен до поразительно малой величины 4 мкм.

Бианкони и ван дер Мейлен [97], пользуясь методикой Гранита и Хенача, подвергли систематическому изучению вторичные окончания, реакция которых при синусоидальных растяжениях с малой амплитудой уже на низких частотах перестает следовать за ритмом раздражителя [88]. Наиболее общий результат, полученный в этой работе, состоял в том, что вторичные окончания вообще не реагируют на вибрационные стимулы, приложенные к сухожилию, резко отличаясь в этом отношении от первичных

окончаний. Сходный результат получили Браун и сотр. [135], которые нашли, что вторичные окончания малочувствительны по сравнению с первичными. Одно из исследованных ими вторичных окончаний при стимуляции его через статическое гамма-волокно с мощным возбуждающим действием не могло следовать

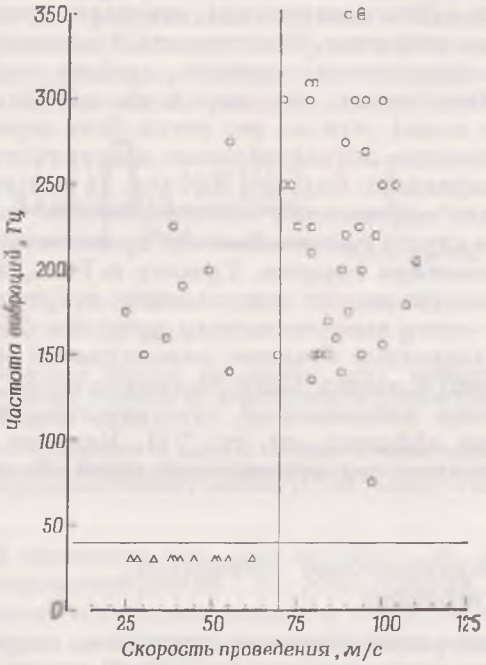


Рис. 24. Корреляция максимальной воспроизводимой частоты вибраций (ордината) со скоростью проведения (абсцисса) для отдельных сенсорных окончаний m. triceps surae кошки [97].

Большинство окончаний, чувствительных к вибрации (кружочки), имеет афференты со скоростью проведения более 70 м/с, и все эти окончания с быстропроводящими волокнами оказались способными воспроизводить ритм вибратора. Примерно половина окончаний с медленнопроводящими афферентами (менее 70 м/с) была чувствительна к вибрации, другая половина (треугольники) не реагировала на нее.

ритмом вибрации даже при такой большой амплитуде, как 500 мкм. Однако Бианкони и ван дер Мейлену иногда удавалось путем проб с надавливанием находить вторичные окончания, чувствительные к приложенной в данной точке вибрации: вполне возможно, что эти окончания были расположены вблизи экватора, на миотрубках ЯС-волокон или на участке S_1 ЯЦ-волокон. В условиях оптимального эффекта вибрации, для которого в одних случаях требовалось воздействие на сухожилие, а в других — прямое вибрационное давление на мышцу, Бианкони и ван дер

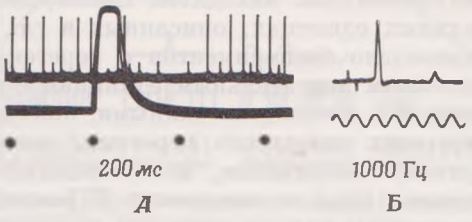
Мейлен определяли максимальные частоты воспринимаемых колебаний для изолированных афферентов веретен с различной скоростью проведения и получили результаты, представленные на фиг. 26. Можно видеть, что 11 совершенно ареактивных афферентов имели малую скорость проведения, свойственную обычно волокнам от вторичных окончаний, тогда как при скоростях более 70 м/с, за одним исключением, отмечалась реакция на очень высокие частоты вибрации. Реактивность 9 окончаний с медленнопроводящими афферентами, очевидно, требует какого-то особого объяснения; быть может, все дело в их локализации (как мы предположили выше), или же это могли быть первичные окончания, принадлежащие интрафузальным волокнам промежуточного типа по классификации Баркера [60] (гл. I) или простым веретенам, у которых афферентные волокна тоньше, чем у сложных (гл. II). В этом случае полезно было бы провести сравнение со вторичными окончаниями кролика. Грюссер и Тиле [463] нашли, что в m. gastrocnemius кошки импульсации вторичных окончаний воспроизводит очень высокие частоты вибрации (150 Гц), но в их опытах использовались большие амплитуды (6 мм от верхней точки до нижней) и мышцы были растянуты на 4...5 мм. О дальнейшем изучении вибрационной чувствительности, в частности о рефлекторных эффектах, см. гл. VII. Влияние фузимоторных волокон на реакции, вызываемые вибрацией, будет рассмотрено в гл. IV.

Действие экстрафузального сокращения на пассивные веретена

Как уже говорилось, веретено отвечает на сокращение мышцы снижением частоты разряда или паузой. Хотя эта реакция свойственна как первичным, так и вторичным окончаниям, у последних она привлекала мало внимания. Между тем дополнительные сведения о вторичных окончаниях были бы очень нужны для развития одной идеи, которую обсуждали Янсен и Мэтьюз [559] и Ренкин и Валльбо [830],— идеи о том, что статическая компонента реакции на растяжение обусловлена ЯЦ-волокнами. Янсен и Мэтьюз указывали на то, что в отношении статической чувствительности различие между первичными и вторичными окончаниями, по-видимому, сравнительно невелико и более низкий порог у первых обусловлен главным образом динамической компонентой. Ренкин и Валльбо, регистрируя активность пары окончаний (одного первичного и одного вторичного), находящихся в одной и той же части мышцы (локализацию определяли путем надавливания), нашли, что порог более тонких афферентов (от вторичных окончаний) для мгновенного значения длины приблизительно равен порогу более толстых афферентов (от первичных

окончаний) для той же, но постоянной длины. В сложном веретене во время паузы, связанной с сокращением мышцы, спирали в интрафузальных волокнах обоих типов должны быть сжаты — до того момента, когда импульсация во время расслабления мышцы возобновится (т. е. когда интрафузальные волокна одного или обоих типов будут растянуты почти до той же длины, что и окружающие экстрафузальные волокна). Какой же из двух типов интрафузальных волокон реагирует в этот момент первым?

Большинство первичных окончаний, по крайней мере в тех случаях, когда они несколько растянуты, отвечают на сокращение



Фиг. 27. Одновременная запись активности двух афферентов от одного веретена из латеральной головки m. gastrocnemius кошки (эфференты интактны, но бездействуют) [830].

Скорость растяжения постоянная, 15 мм/с. *А* — пауза во время сокращения; *Б* — большие и малые афферентные спайки при раздражении, близком к пороговому для малых волокон. Скорость проведения больших спайков 111 м/с, малых — 42 м/с. Отметка времени 1000 Гц.

паузой примерно так, как показано на фиг. 20. Залп импульсов, сигнализирующий о расслаблении, несомненно, обусловлен динамическим сопряжением этих окончаний, вследствие которого они реагируют на растяжение, возникающее при обратном отклонении миографа (изометрический миограф создает при этом лишь слабое растяжение, изотонический — более сильное). После этого прерванная пауза продолжается и заканчивается медленно ускоряющимся разрядом или иногда менее заметной вспышкой импульсации, которая вскоре замедляется и переходит в стационарную импульсную активность. Согласно Бессу и Лэмберту [88], наблюдавшим пару окончаний (первичное и вторичное) в одном и том же веретене m. tenuissimus, для вторичных окончаний требуется большее укорочение, чтобы вызвать паузу, чем для первичных. На фиг. 27, *А* [830] показана реакция первичного и вторичного окончаний в m. gastrocnemius на сокращение мышцы. Вторичное окончание (низкие спайки) возобновляет импульсацию с первоначальной малой частотой во время нисходящей фазы сокращения (изометрического, при длине 4 мм), а первичное несколько раньше дает вспышку (из двух импульсов), за которой следует пауза длительностью около 200 мс.

Кроме и ван дер Мейлен [447], исследуя первичные окончания

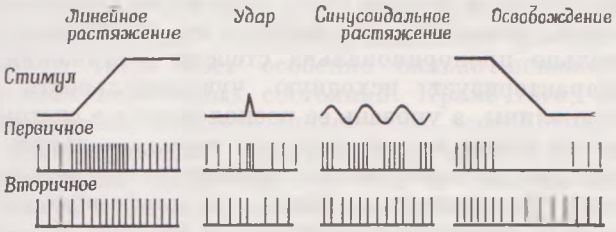
в m. gastrocnemius и m. soleus, обнаружили, что веретена можно разделить на «длиннопаузные» и «короткопаузные». Различия в длительности паузы могут быть значительными. У длиннопаузных веретен в m. gastrocnemius и m. solleus, сокращавшихся под действием двух, иногда трех, электрических импульсов, пауза продолжалась в среднем 180 и 310 мс соответственно, а у короткопаузных веретен — 70 и 150 мс. Длиннопаузные веретена — это скорее всего простые (без вторичных окончаний) или тандемные веретена, а не одиночные сложные. Другая возможность, которую следовало бы проверить экспериментально, состоит в том, что веретена с длинной паузой находятся преимущественно в медленных двигательных единицах, описанных в гл. I. До сих пор еще не было проведено экспериментов с веретенами, принадлежащими определенным двигательным единицам с известным временем сокращения. Не располагая данными, полученными на изолированных веретенах известного строения, невозможно утверждать, что первичные окончания, возобновляющие статическую импульсацию после паузы, принадлежат ЯЦ-волокнам, хотя это и кажется вероятным.

В начале сокращения часто происходит ускорение разряда или короткая вспышка импульсов в первичных окончаниях; во вторичных это наблюдается реже [539]. Такой ответ мог бы быть обусловлен одной из трех причин: 1) альфа-иннервацией интрафузальных волокон (но в этом случае веретено нельзя уже считать пассивным — см. стр. 105); 2) эфаптической перекрестной стимуляцией, вызванной высокосинхронным потенциалом действия или потенциалом двигательной пластинки; 3) натяжением веретена в результате сокращения экстрафузальных волокон, расположенных по отношению к нему асимметрично; в этом случае разряд веретена не прекращается сразу же. Рассмотрим каждую из этих возможностей отдельно.

1. Этот случай выходит за рамки нашей темы — рассмотрения свойств пассивных веретен.

2. Это так называемый «возвратный ответ», который был независимо описан Ллойдом [684] и Лекселлом [656] и недавно исследован Брауном и Мэтьюзом [139] на двигательных волокнах. Гранит и сотр. [441, 442] очень часто наблюдали такую реакцию первичных окончаний в разгибателях (реже — в сгибателях) голеностопного сустава кошки в начале сокращения. Как выяснилось, она соответствует начальному спайку в ответе, который Хант и Куффлер [540, 541] называли «ранним разрядом» и который характерен как для веретен, так и для сухожильных органов: этот начальный спайк легче всего отделить от последующих «ранних спайков» по его способности воспроизводить высокие частоты тетануса и по тому, что он может исчезать при более сильном растяжении мышцы.

Хант и Куффлер [540, 541] объясняли весь ранний разряд растяжением веретена соседними экстрафузальными волокнами, тогда как Гранит с сотрудниками получили данные, говорящие в пользу участия «быстрых» фузимоторных волокон или альфа-иннервации. Грин и Келлерт [451] нашли, что в сгибателях голеностопного сустава кошки действуют оба фактора, и, значит, всю эту проблему нужно рассматривать в связи с альфа-иннервацией веретен, действие которой следует отличать от случайной «игры»



Фиг. 28. Схематическое сопоставление реакции «типичных» первичных и вторичных окончаний на различные стимулы [725].

Схемы основаны на личных наблюдениях Матьюза и на данных из литературы. Реакции изображены такими, какими они бывают на фоне первоначального умеренного растяжения в отсутствие фузимоторных воздействий.

растягивающих сил, возникающих при экстрафузальном сокращении (гл. IV). В последнем случае главный вопрос состоит в том, является ли этот эффект физиологическим артефактом, обусловленным одновременной стимуляцией альфа-волокон, без которой их активность была бы иной, или же здесь проявляется какая-то особенность функционирования самих веретен.

Мэтьюз [725] резюмировал рассмотренные выше свойства веретен в виде схемы (фиг. 28). В эту схему не включено действие экстрафузального сокращения на пассивные веретена (фиг. 20), и в дальнейшем мы увидим, что совместное сокращение экстра- и интрафузальных волокон в нормальных условиях происходит очень часто и, весьма вероятно, составляет одну из постоянных особенностей регуляции движений. В этом случае пауза может быть заполнена. Таким образом, возникает вопрос, имеет ли этот период «молчания» какое-то физиологическое значение помимо того, что в нем проявляется организационная независимость обеих двигательных систем, полезная экспериментатору для диагностических целей. Очевидный ответ состоит в том, что высокая чувствительность к кратковременным быстрым изменениям длины, характерная для динамической части ответа первичных окончаний и столь ярко проявляющаяся в начале и конце сокращения, должна играть решающую роль в оценке и регуляции длины мышцы, например, тогда, когда мышечное усилие нужно поддерживать при постоянной длине. Как мы увидим позже, превышению

усилия, необходимого для сохранения постоянства этой длины, как раз и противодействует «механизм паузы»— воздержание от посылки импульсов к мотонейронам как своего рода автоматическая компенсация нежелательных отклонений вверх от оптимального напряжения.

Кривые зависимости частоты от напряжения для пассивных веретен

Элдред, Гранит и Мертон [319], изучавшие первичные окончания у кошки, отметили, что частота их статического разряда приблизительно пропорциональна степени растяжения. Наклон кривой характеризует исходную чувствительность веретена к изменению длины, а уровень ее расположения в системе координат и верхняя точка насыщения дают дополнительную информацию, с помощью которой можно количественно оценить эффект раздражения фузимоторных гамма- и альфа-волокон. Харви и Мэтьюз [481] определили зависимость частоты от растяжения для 35 первичных и 12 вторичных окончаний в m. soleus кошки и нашли, что для всех этих окончаний, кроме одного, верхний участок графика достаточно точно аппроксимируется прямой, наклон которой у окончаний обоих типов почти одинаков. Гранит и Хомма [423], изучая окончания веретен (главным образом первичные) в мышцах голени кролика, установили, что для быстрых мышц наклон кривой круче, чем для медленных. Ренкин и Валльбо [830] получили для m. triceps surae кошки приблизительно линейную зависимость частоты от растяжения, причем наклоны кривых, вычисленных при постоянной величине растяжения, оказались очень сходными для первичных и вторичных окончаний. Бессу и Лапорт [88] в экспериментах с рецепторами обоих типов одного и того же веретена из m. tenuissimus получили значительно большие наклоны для вторичных окончаний. Фер [350], изучавший веретена в m. tibialis anterior кошки, обнаружил обратное соотношение.

Эти результаты, возможно, указывают на различия в строении веретен, подобные тем, которые были рассмотрены в гл. II. Данные о порогах реакции на растяжение и о зависимости частоты разряда от степени удлинения сами по себе, в аспекте чистой изменчивости, малосущественны, пока мы ничего не знаем о структуре исследуемых веретен; однако они приобретают большое значение как исходный материал для оценки фузимоторных эффектов, когда мы сравниваем ответы веретен, находящихся в пассивном и активном состоянии (см. ниже). Например, если при активации веретена наклон кривой, отражающей зависимость стационарной импульсации от растяжения, увеличивается, это означает, что увеличивается чувствительность веретена к положению (смещению).

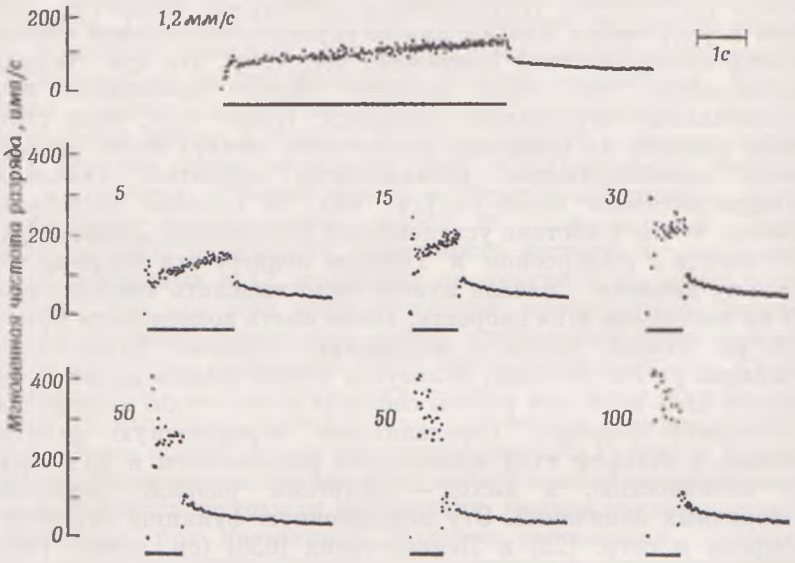
реакций на скорость и положение

До сих пор мы довольствовались обсуждением более общих реакции веретена на положение и скорость, но для большей ности необходимо разделить эти свойства, рассмотрев их при ных типах растяжения. Нужно уделить некоторое внимание бору оптимального стимула: следует ли применять синусоидальное растяжение, треугольное с одинаковой скоростью удлинения и укорочения или же просто ступенчатое — самое обычное в таких экспериментах? Возможно, например, что при стимулах определенного типа ответ особенно сильно искажается из-за влекательных переходных состояний. Кроме того, если статическая реакция на смещение (положение, длину) будет замаскирована преобладающим динамическим эффектом, связанным с взаимодействием вязко-упругих сил, то сколько потребуется времени, чтобы в системе установилось равновесие? Леннерстранд вместе с Андерсоном и Тоденом подверг эти вопросы тщательному анализу. Сначала нужно было выделить «чистые» реакции на положение и на скорость, чтобы иметь возможность приступить ко второй задаче — исследовать влияние фузимоторной активации на эти реакции, пользуясь «очищенными» параметрами. Главная цель всей этой работы состояла в том, чтобы количественно оценить факторы, определяющие передаточную функцию системы, в которой вход представлен растяжением и фузимоторной активностью, а выход — частотами разряда первичных и вторичных окончаний. Эту передаточную функцию определили Андерсон и сотр. [25] и Леннерстранд [658] (ср. также [402]).

Трудность этой проблемы хорошо иллюстрируют записи работы П. Мэтьюза (фиг. 29) [724]. Здесь представлены изменения частоты разряда отдельного первичного окончания (из m. soleus кошки) при растяжении мышцы с различной скоростью. Интервалы между спайками были преобразованы в частоты (ось ординат). На всех записях можно видеть сначала быстрый подъем частоты, за которым в большинстве случаев следует более медленный подъем, наклон которого до известного предела изменяется с увеличением скорости растяжения. Возможно, что это изменение частично обусловлено увеличением длины (или смещения). «Начальная вспышка» особенно ясно выражена при больших скоростях растяжения. Исследования Леннерстранда и его коллег направлены на выявление компонент, образующих эту сложную картину.

Рассмотрение «начальной вспышки» из небольшого числа экспериментов наводит на мысль, что это именно та часть реакции, которая, по мнению Шефера [865], обладает чувствительностью к ускорению. Однако некоторые доводы говорят против этого заключения [558, 660, 724]; они были суммированы и критически

рассмотрены Леннерстрандом и Тоденом [660]. Здесь достаточно упомянуть о том, что начальная вспышка часто исчезает при фузимоторной стимуляции и, как правило, отсутствует при «треугольном» растяжении мышцы. Кроме того, значительные изменения ускорения, отличающие треугольный стимул от синусоидального, не находят отражения в соответствующих изменениях



Фиг. 29. Реакция первичного окончания из m. soleus кошки (скорость проведения импульсов афферентным волокном 103 м/с) при растяжении мышцы на 6 мм со скоростями от 1,2 до 100 мм/с (указаны над каждой записью) [724].

Периоды растяжения обозначены горизонтальными отрезками. (В начале двух записей полученных при самых быстрых растяжениях, один или два высокочастотных спайка, возможно, остались незарегистрированными; они были видны на других записях, сделанных при меньшей чувствительности прибора. Некоторые обособленно лежащие точки подретушированы.)

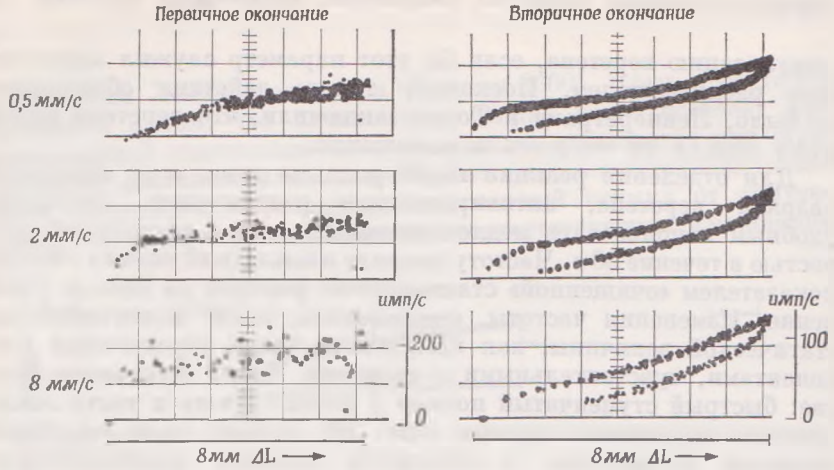
начальной вспышки. Леннерстранд и Тоден, так же как и Мэтьюз, объясняют эту вспышку действием сухого трения в момент начала движения и сравнивают ее с эффектом «заедания», с которым встречаются инженеры. Таким образом, это — преходящее явление, которое не может быть использовано для характеристики основных свойств веретен.

Последующие фазы реакции на растяжение исследовали также с помощью параболических движений, при которых в начале каждой параболы происходит ускорение. Так как эти периоды ускорения не сопровождаются внезапными изменениями скорости или длины, они позволили бы выявить действие ускорения на

импульсацию веретена, если бы этот параметр служил эффективным раздражителем. Поскольку такого действия обнаружено не было, Леннерстранд и Тоден заключили, что веретена реагируют только на скорость и положение.

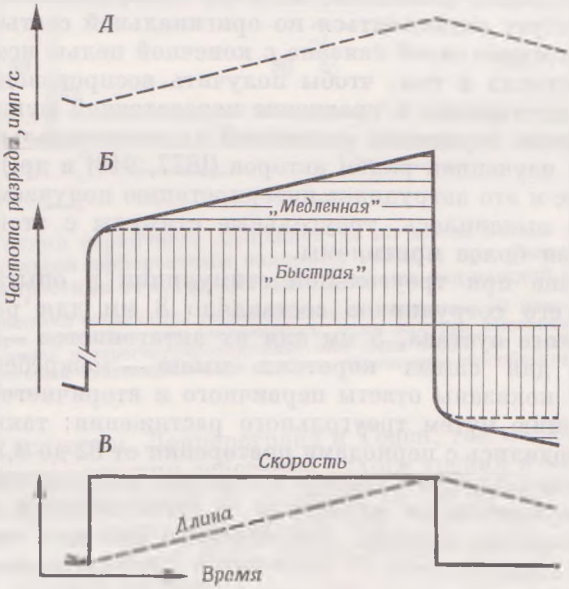
Для отделения реакций на скорость от остальных компонент разряда веретена, активированного растяжением, оказалось удобным использовать медленное растяжение с постоянной скоростью в течение 30 с. Частоту разряда в последний момент считали показателем «очищенной» стационарной реакции на данное удлинение. Изменения частоты, остававшиеся после вычитания этой статической величины, как выяснилось, были обусловлены компонентами, чувствительными к скорости. Таких компонент было две: быстрый ступенчатый подъем в начале ответа и часть последующего медленного подъема (фиг. 29). Однако из-за различной скорости растяжения в отдельных опытах, представленных на фиг. 29, здесь трудно разделить медленную и быструю компоненты реакции на скорость, а также отделить их от стационарной компоненты и от эффекта сухого трения. Теоретические доводы и эксперименты Леннерстранда и Тодена [660] говорят в пользу треугольной стимуляции, а не растяжения с постоянной скоростью и синусоидальных движений, но с их соображениями по этому вопросу следует ознакомиться по оригинальной статье. Их аргументация в основе своей связана с конечной целью исследования, которая состояла в том, чтобы получить воспроизводимые величины для подстановки в уравнение передаточной функции рецепторов. Реакция первичных окончаний на синусоидальные изменения длины, изученная рядом авторов ([677, 918] и др.), оказалась нелинейной, и это затрудняет интерпретацию получаемых результатов. Как выяснилось, треугольные стимулы с этой и других точек зрения более приемлемы.

Удлинение при треугольной стимуляции в опытах Леннерстранда и его сотрудников составляло 8 мм для разгибателей пястно-фалангового сустава, 5 мм для их антагонистов — сгибателей и 1,5 мм для самых коротких мышц — межреберных [25]. На фиг. 30 показаны ответы первичного и вторичного окончаний на стимуляцию путем треугольного растяжения; такие эксперименты проводились с периодами повторения от 32 до 0,5 с. Следует отметить, что скорость в начале и середине каждого треугольного растяжения изменяется мгновенно, а затем остается постоянной в течение периода времени, необходимого для того, чтобы конец сухожилия переместился на расстояние, соответствующее высоте «треугольника». Из фиг. 30 видно, что первичное окончание, как и следовало ожидать, прекращало свою активность при переходе от фазы удлинения к фазе укорочения, вторичное же давало импульсы на протяжении обеих фаз. Встречались исключения из этого правила: примерно 10...20% первичных окончаний оста-



Фиг. 30. Реакции пассивных мышечных веретен кошки (по Леннерстранду).

Мгновенные частоты разряда первичного и вторичного окончаний m. triceps surae во время треугольного растяжения с амплитудой 8 мм и различными скоростями. По оси ординат отложена частота импульсов, по оси абсцисс — длина мышцы (слева направо — удлинение, справа налево — укорочение). Следует отметить, что первичные окончания во время укорочения мышцы не дают импульсов.



Фиг. 31. Схема изменений частоты импульсов первичного окончания веретена во время «треугольного» изменения длины мышцы [661].

Реакция в целом рассматривается как результат сложения двух компонент, одна из которых (*А*) определяется длиной, а другая (*Б*) — скоростью. Реакция на скорость в свою очередь состоит из двух компонент —«быстрой» и «медленной». *В* — входные сигналы.

лись активными и во время укорочения мышцы. Таким образом, эти «промежуточные» концевые органы в период удлинения вели себя как обычные первичные окончания, чувствительные к скорости, а в период укорочения — как вторичные окончания. Все они имели афферентные волокна с высокой скоростью проведения, характерные для первичных окончаний.

На фиг. 31 [661] схематически представлены компоненты реакции первичного окончания: реакция на положение (*А*) и реакция на «чистую» скорость (*Б*) с ее двумя составляющими, которые Леннерстранд [657] назвал «быстрой» и «медленной» соответственно. Те же две составляющие можно наблюдать и у вторичных окончаний, но здесь они выражены значительно слабее, так как эти органы служат главным образом измерителями длины, определяющими смещение или положение. У первичных окончаний реакция на положение и медленная составляющая реакции на скорость измеряются наклоном кривой, тогда как быструю составляющую измеряли по величине ступеньки, изменение которой при входных скоростях от 2 до 32 мм/с оказалось почти линейным. Мы еще вернемся к этим компонентам реакции первичных и вторичных окончаний, когда будем рассматривать эффекты фузимоторной стимуляции. Рассмотренные выше зависимости этих компонент от соответствующих стимулов послужат необходимой основой для описания действия фузимоторных волокон.

ГЛАВА IV

МЫШЕЧНЫЕ ВЕРЕТЕНА, АКТИВИРУЕМЫЕ СОБСТВЕННЫМИ ДВИГАТЕЛЬНЫМИ ВОЛОКНАМИ

Общая проблема моторного управления функцией веретен

При сокращении интрафузальных волокон сенсорная экваториальная область веретена растягивается — точно так же, как это происходило бы при растяжении всей мышцы. В результате возникающей деформации витки спирали должны раздвигаться. Именно это и видел под микроскопом Бойд [106], исследуя фузимоторную стимуляцию отдельных веретен в m. tenuissimus кошки. В более крупных спиралях вокруг ядерной сумки он наблюдал расхождение витков. Вряд ли можно сомневаться, что в этом и состоит механика возбуждения. Мы не будем здесь углубляться в рассмотрение общей проблемы генераторных потенциалов в механорецепторах, так как она не относится к теме нашей книги (см. [691, 692]).

Мэтьюз [724], Лекселл [656] и Хант и Куффлер [540, 541] показали, что ритмическое раздражение фузимоторных гамма-волокон во время паузы, вызванной экстрафузальным изометрическим сокращением, приводит к заполнению этой паузы импульсной активностью. Уже Лекселл [656] отметил, что получению такого результата благоприятствует некоторое растяжение мышцы. и это было подтверждено Куффлером и сотр. [624], работавшими с отдельными волокнами. Это явление вытекает из рассмотренной в гл. I зависимости между длиной и напряжением поперечнополосатой мышцы. Хант [537] и Кобаяси с сотр. [603] независимо друг от друга продемонстрировали рефлекторное возбуждение небольших гамма-спайков в волокнах передних корешков, причем последняя группа исследователей еще не знала о том, что эти волокна идут к мышечным веретенам. Гранит и Каада [427] показали, что веретена и гамма-волокна подвержены возбуждающему

к тормозному влиянию со стороны различных участков ствола мозга, больших полушарий и мозжечка. Во время проведения этих экспериментов еще ничего не было известно о двух основных типах интрафузальных волокон, ЯС и ЯЦ, и о распределении в них двигательных и чувствительных окончаний. Вместе со статьей Лекселла все эти ранние работы породили множество вопросов и идей относительно моторного управления функцией веретен и его физиологического значения, а также привлекли

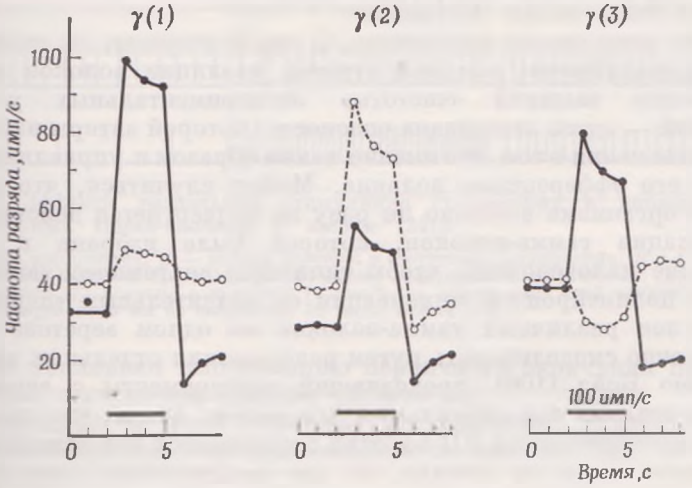


Рис. 31. Реакции отдельного веретена из m. tenuissimus кошки [98].

Изменения частоты импульсов в волокне группы I (черные кружочки) и в волокне группы II (белые кружочки) от одного и того же веретена при ритмическом раздражении отдельных окончаний фузимоторных гамма-волокон с частотой 100 имп/с в течение 3 с.

в этой области внимание ряда способных исследователей — анатомов и физиологов. За последние годы физиология веретен обогатилась столь большим количеством важных сведений о различных системах управления движениями, что нам нужно будет начать с отбора основных фактов.

До того как были начаты эксперименты на изолированных интрафузальных волокнах, описанные в гл. I, Бессу и Лапорт уже осуществили разделение ЯС- и ЯЦ-волокон; это было сделано в упомянутых нами ранее опытах с одновременной записью активности первичного и вторичного окончаний одного и того же веретена m. tenuissimus. Во время этой записи раздражали одно из трех изолированных гамма-волокон, и в результате было получено шесть различных эффектов в трех комбинациях (фиг. 32). Наиболее изменчивой оказалась реакция вторичного окончания (связанного с волокном группы II), представленная на графиках

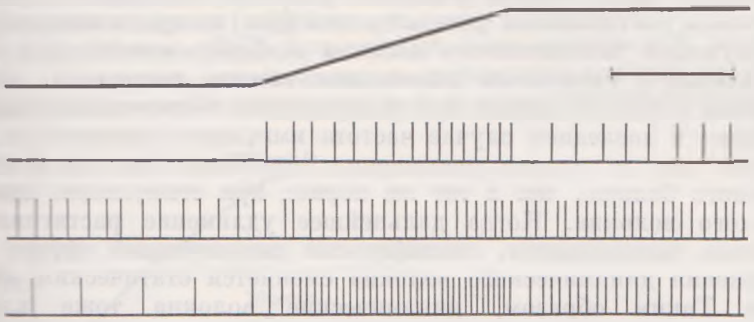
белыми кружочками. Стимуляция гамма-волокон (1), (2) и (3) вызывала соответственно три различных ответа: умеренное возбуждение, возбудительную реакцию того же типа, что и в первичном окончании, и торможение. Поскольку у кошки вторичные окончания на миотрубке ЯС-волокон встречаются, как полагают, редко, можно, пожалуй, с уверенностью заключить, что в первом и втором случаях возбужденное окончание принадлежало ЯЦ-волокну, но этого нельзя сказать о третьем случае, где наблюдался эффект чистого ЯС-типа, а ЯЦ-волокно вело себя так, как если бы с него была снята нагрузка.

Этот опыт весьма поучителен. С одной стороны, он демонстрирует преимущества высокой степени изоляции волокон и соответственно высокой «чистоты» экспериментальных условий; с другой — здесь ясно видна опасность (которой авторы избежали) предположения о том, что именно таким образом и управляют веретеном его эфферентные волокна. Может случиться, что за всю жизнь организма веретено ни разу не подвергнется действию той комбинации гамма-волокон, которая была избрана в опыте; столь же маловероятно, чтобы типичную анатомическую организацию полинейронной иннервации со значительным «перекрыванием» зон различных гамма-волокон на одном веретене можно было точно смоделировать путем раздражения отдельных аксонов. Недавно Бойд [106], проводивший эксперименты с веретенами m. tenuissimus под визуальным контролем, видел, что при фузимоторной стимуляции ЯЦ-волокна сокращаются как единый пучок, а в одном случае он отметил, что при раздражении гамма-волокон сокращение этого пучка приводило к разгрузке ядерной сумки. Так как многие из коротких ЯЦ-волокон прикреплены своими концами к полярным участкам ЯС-волокон с двух сторон от ядерной сумки, очевидно, что предполагаемая Купер [208] разгрузка ЯС-волокон ЯЦ-волокнами представлялась бы более естественным результатом, чем противоположный эффект, отмеченный Бессу и Лапортом. Оба наблюдения дают основание предполагать, что по крайней мере часть нормальных реакций интрафузальных волокон на моторную стимуляцию носит характер механического взаимодействия систем волокон, уравновешивающих друг друга.

Динамические и статические двигательные волокна

Важным шагом вперед явились исследования П. Мэтьюза и его сотрудников Брауна, Кроу и Янсена; эти авторы установили, что фузимоторные гамма-волокна можно подразделить на «статические» и «динамические», и выяснили, как эти два вида эфферентных волокон влияют на свойства сенсорных окончаний веретен (резюмировано Мэтьюзом [723, 725]; см. также [90, 141

Динамические гамма-волокна получили это название за свою способность возбуждать первичное окончание веретена во время динамической фазы растяжения мышцы; статические же

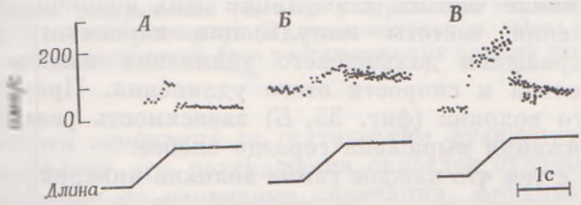


Фиг. 33. Эффекты раздельной стимуляции статических и динамических фузиморных гамма-волокон у кошки [241].

А — время растяжения; Б — разряд веретена в отсутствие раздражения; В и Г — изменения разряда веретена при раздражении одного афферентного статического (В) и одного динамического (Г) волокна с частотой 70 имп/с (на протяжении всей записи). Мышца была растянута на 6 мм со скоростью 30 мм/с. Время 1 с.

усиливают импульсацию первичного окончания при той или иной постоянной степени растяжения.

Знакомство с этой областью исследования удобно начать с рассмотрения записей, приведенных на фиг. 33 [241], а также



Фиг. 34. Действие раздражения статического и динамического фузиморных волокон на одиночное первичное окончание в m. soleus кошки [141].

А — первичное окончания на растяжение мышцы без фузиморной стимуляции; Б — то же при раздражении статического фузиморного волокна с частотой 70 имп/с на протяжении всей записи; В — реакция при раздражении динамического волокна той же частотой. Мышцу растягивали на 6 мм со скоростью 30 мм/с. По оси ординат величины частоты разряда сенсорного окончания (данные полученные при прямой записи: точка соответствует одному потенциалу действия, а ее ордината пропорциональна величине, обратной времени, прошедшему после предшествующего потенциала). По оси абсцисс отложено время; масштаб указан внизу справа, однако на участках, соответствующих динамической фазе, шкала времени растянута (см. [723]).

34 [141], где представлены величины, обратные промежуткам между всеми последовательными импульсами, зарегистрированными в опыте (мгновенные частоты разряда). Те и другие

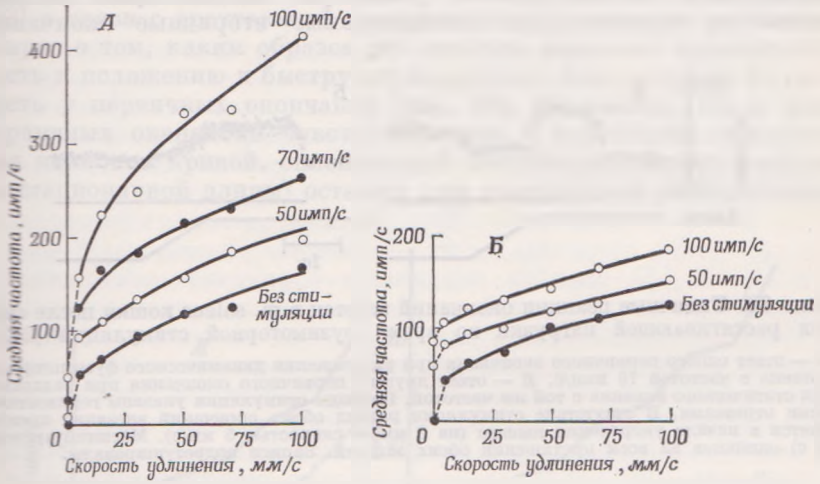
записи относятся к первичному окончанию; стимуляцию фузиморных волокон начинали за 0,5...1 с до начала растягивания мышцы и продолжали в течение 1...2 с после завершения динамической фазы. Резкое учащение разряда под влиянием самого процесса растягивания (динамическая фаза) во время непрерывной стимуляции динамического волокна особенно заметно при сопоставлении с умеренным изменением частоты импульсов, наблюдаемым в тот же период при раздражении статического волокна. Однако в последнем случае частота импульсов значительно возросла еще до начала растяжения; при этом она увеличилась намного больше, чем в тот же период при стимуляции динамического волокна. Когда дальнейшее удлинение растягиваемой мышцы прекращается, специфически динамический эффект раздражения динамического волокна сменяется статическим эффектом. Таким образом, динамические волокна тоже влияют на частоту импульсации в стационарном состоянии, но в основном ее, вероятно, регулируют статические волокна. Во всех этих опытах сам процесс растягивания продолжался не более 0,5 с. В ходе снижения частоты импульсов после динамической фазы можно было выделить два этапа — быстрый и медленный (фиг. 34). На медленном этапе спад частоты импульсов, обусловленных активацией статического волокна, которое так сильно возбудило веретено еще до растяжения мышцы, мал.

Самое интересное свойство динамических волокон состоит в том, что вызываемый ими эффект сильно зависит от скорости растяжения (см. фиг. 35, *А* [241], где можно видеть также значительное влияние частоты стимуляции этих волокон). Медленная фаза снижения частоты импульсации первичного окончания после прекращения дальнейшего удлинения мышцы (фиг. 34) нечувствительна к скорости этого удлинения. При стимуляции статического волокна (фиг. 35, *Б*) зависимость реакции от скорости растяжения выражена гораздо слабее.

В связи с тем что каждое гамма-волокно иннервирует несколько веретен, возник вопрос, принадлежат ли все окончания одного волокна к одному типу — статическому или динамическому. Во многих мышцах задней конечности, по данным разных исследователей, дело обстоит именно так, хотя отмечены количественные различия между отдельными окончаниями [91, 134, 242]. Например, Кроу и Мэтьюз [242] сравнивали ответы 3—4 различных первичных окончаний, а Бессу и сотр. [91] исследовали воздействия 18 статических и 6 динамических волокон на несколько иннервируемых ими веретен. Определенной корреляции между скоростью проведения и статическим или динамическим типом гамма-волокна установить не удалось, хотя самые тонкие волокна чаще оказывались статическими. Кроу и Мэтьюз [242] получили отрицательные в этом отношении результаты в диапазоне скоростей от 15

до 50 м/с. Об отсутствии корреляции сообщают также Аппельберг и сотр. [33], Бессу и сотр. [87] и (для кролика) Эмоне-Денан и сотр. [326, 327]. Возможно, что скорость проведения имеет некоторое значение в связи с участием нескольких гамма-волокон в иннервации одного веретена.

Кроу и Мэтьюз [242] затрагивают очень интересный вопрос о том, как влияют динамические и статические волокна на вторичные окончания. Эти авторы в трех случаях наблюдали сочета-

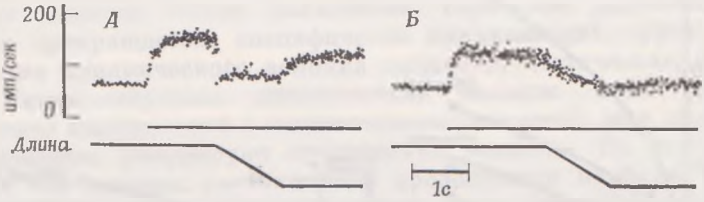


Фиг. 35. Эффект раздражения (частоты раздражения указаны на кривых) динамического (*А*) и статического (*Б*) гамма-волокон m. soleus кошки, усредненный по всей динамической фазе растяжения при каждой данной скорости [241].

ние вторичного окончания со статическим фузимоторным гамма-волокном. Эффект его раздражения оказался сходным со статическим действием на первичные окончания. Аппельберг и сотр. [33] провели систематическое исследование на первичных и вторичных окончаниях одного и того же веретена. Статические волокна в обоих случаях давали характерный для них эффект, динамические же действовали только на первичные окончания. Все эти исследования проводились на кошке, у которой вторичные окончания находятся главным образом на ЯЦ-волокнах. Поэтому воздействие динамического гамма-волокна сказывается только на первичных окончаниях, реакция которых к тому же сама по себе носит динамический характер. Видимо, единственно разумный вывод может состоять в том, что в динамическом моторном эффекте участвуют интрафузальные ЯС-волокна, сокращение которых активирует спирали с широкими витками на ядерных

сумках. Как мы уже знаем (гл. III), эти спирали чувствительны также к высокочастотной вибрации, приложенной к сухожилию; таким образом, мы располагаем теперь двумя методами достаточно избирательной стимуляции окончаний ядерной сумки.

Раздражение статического фузимоторного гамма-волокна дает более сложный эффект, так как оно активирует и первичные, и вторичные окончания. У животных, имеющих вторичные окончания на ЯЦ-волокнах (например, у кошки), статические волокна, несомненно, влияют на эти рецепторы; воздействуют ли они также на сравнительно малочисленные вторичные окончания



Фиг. 36. Типичные реакции окончаний веретен в m. soleus кошки после снятия растягивающей нагрузки во время фузимоторной стимуляции [242].

А — ответ одного первичного окончания при раздражении динамического фузимоторного волокна с частотой 70 имп/с. *Б* — ответ другого первичного окончания при раздражении статического волокна с той же частотой. Периоды стимуляции указаны горизонтальными отрезками. В отсутствие стимуляции разряд обоих окончаний внезапно прекращается в начале укорочения мышцы (на 6 мм со скоростью 5 мм/с). Масштаб времени (1 с) одинаков на всем протяжении обеих записей. Записи подретушированы.

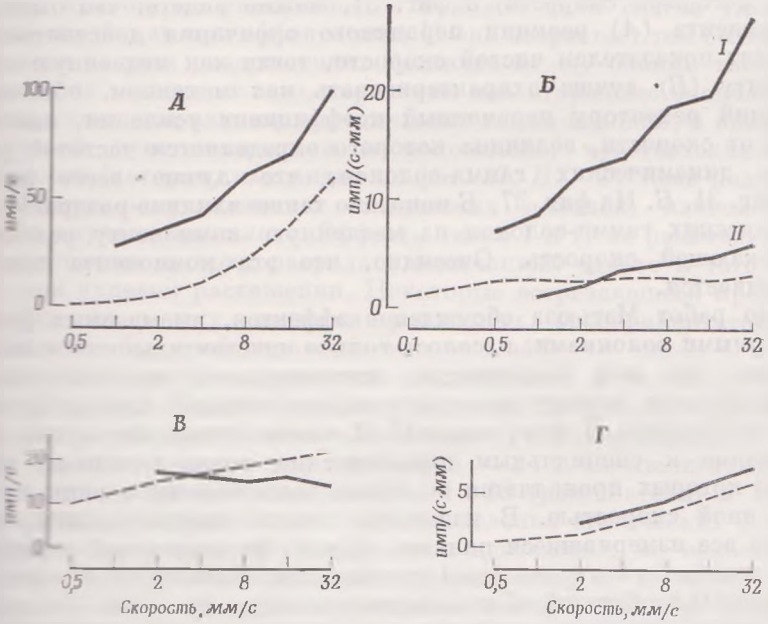
миотрубки, принадлежащие ЯС-волокнам, пока неизвестно. По-видимому, у кролика такое воздействие наблюдается (см. ниже). Аппельберг и сотр. [33] изредка встречали вторичные окончания, обладавшие некоторой динамической чувствительностью и подверженные влиянию динамических гамма-волокон; по предположению Бессу и Лапорта [90], это могли быть окончания миотрубки. Следует, однако, помнить о том, что легко переоценить различия, которые были выявлены в результате отбора гамма-волокон, оказывающих определенное, типичное действие на веретена; это подчеркивали Кроу и Мэтьюз [242]. О влиянии фузимоторных волокон на веретена у приматов см. [606], а также гл. VII (человек) и IX.

Как показывает фиг. 36, характерные различия между эффектами раздражения статических и динамических гамма-волокон хорошо проявляются и при снятии растягивающей нагрузки. Когда раздражению подвергается динамическое волокно, за внезапным падением частоты импульсов при снятии нагрузки следует более медленное восстановление частоты до стационарного уровня, тогда как при раздражении статического волокна импульсация постепенно замедляется, отражая ход укорочения мышцы. Эти

различия настолько характерны, что позволяют дифференцировать два типа фузимоторных волокон даже при укорочении со скоростью 1 мм/с после растяжения на 1 мм.

Раздражение гамма-волокон во время «треугольного» растяжения

Так как динамические гамма-волокна лишь в редких случаях влияют на вторичные окончания, Леннерстранд и Тоден [661, 662] в связи с треугольной стимуляцией прежде всего поставили вопрос о том, каким образом эти волокна изменяют чувствительность к положению и быструю и медленную фазы реакции на скорость у первичных окончаний (фиг. 37). Оказалось, что у всех первичных окончаний чувствительность к положению (измеряемая наклоном кривой, описывающей зависимость частоты разряда от стационарной длины) остается при раздражении динамических



Фиг. 37. Реакции на скорость, зарегистрированные у окончаний веретен в мышцах-разгибателях кошки [657].

Скорость растяжения представлена в логарифмической шкале. Сплошными линиями показаны величины, полученные во время постоянного (с частотой 70 имп/с) раздражения фузиморного волокна (*А* — динамического, *Б* — динамического (*I*) и статического (*II*), *В* и *Г* — статического). Пунктирные линии соответствуют величинам, зарегистрированным без фузимоторной стимуляции. *А* —«быстрые», *Б* —«медленные» реакции первичных окончаний; *В* —«быстрые», *Г* —«медленные» реакции вторичных окончаний.

волокон неизменной или уменьшается. Самым заметным эффектом, вызываемым этими волокнами, было усиление медленной компоненты реакции на скорость. По существу именно это иллюстрируют данные Кроу и Мэтьюза [241], представленные на фиг. 34, так как динамическое действие (как его первоначально понимали оксфордские исследователи) фактически оценивали раньше по поведению медленной компоненты общей реакции при различных скоростях растяжения. Оксфордские исследователи отмечали и быструю часть ответа на скорость, но не отделяли ее от медленной. Леннерстранд и Тоден нашли, что раздражение динамических гамма-волокон усиливает также и быструю компоненту, хотя и в меньшей степени, чем медленную, что само по себе уже позволяет окончанию реагировать на более широкий диапазон скоростей, чем без «настройки» его этими волокнами. В этом отношении не было различий между сгибателями и разгибателями голеностопного сустава.

Сопоставляя графики *А* и *Б* на фиг. 37 (где по оси абсцисс отложен логарифм скорости) с фиг. 31, можно видеть, что быстрая компонента (*А*) реакции первичного окончания действительно служит показателем чистой скорости, тогда как медленную компоненту (*Б*) лучше охарактеризовать как механизм, обеспечивающий рецептору переменный коэффициент усиления, зависящий от скорости, величина которого определяется частотой разряда динамических гамма-волокон, что лучше всего видно из фиг. 31, *Б*. На фиг. 37, *Б* показано также влияние раздражения статических гамма-волокон на медленную компоненту реакции, отражающей скорость. Очевидно, что эта компонента слегка усиливается.

До работ Мэтьюза обсуждение эффектов, вызываемых фузиморными волокнами, касалось только чувствительности к положению, так как большинство исследователей измеряло лишь стационарную частоту разряда после растяжения мышцы до той или иной длины. И лишь статьи П. Мэтьюза и его коллег привлекли внимание к специальным динамическим гамма-волокнам, действие которых проявляется во время растягивания мышцы с той или иной скоростью. В известном смысле можно сказать, что почти все измерявшиеся раньше эффекты фузимоторной стимуляции определялись в основном статическими волокнами. Из многочисленных сообщений об изменении кривой растяжение — частота при естественной «настройке» веретен (по сравнению с пассивным состоянием) и из опытов с их искусственной «настройкой» путем прямого раздражения волокон передних корешков ([319, 411. 481, 982] и др.) к тому времени стало ясно, что у первичных окончаний эта кривая под влиянием гамма-волокон может либо смещаться вверх, либо изменять свой наклон. Почему иногда происходит одно, а иногда — другое, оставалось непонятным. Кроу

[241], изучив резко выраженное влияние динамических [волокон] на наклон кривой для медленной (чувствительной к ско[рости]) части реакции, исследовали также влияние отдельных ста[тических] волокон на наклон кривых растяжение — частота [и] [анализ]ировали полученные результаты следующим образом: [зависи]мость оказалась приблизительно линейной. При повыше[нии] частоты раздражения кривые обычно смещались вдоль оси [частот] вверх, не изменяя заметным образом своего наклона, хотя [фузимо]торная стимуляция создавала значительный возбуждающий [эффект]. Однако в нескольких опытах наклон кривой растяже[ние] — частота при раздражении статического фузимоторного [волокна] заметно увеличивался» (стр. 123). Последний эффект [представ]ляет собой повышение чувствительности к положению, [по] терминологии Леннерстранда.

Леннерстранд и Тоден [662] сообщают о двух типах действия [статических] фузимоторных гамма-волокон при треугольной сти[муляции]: при эффекте типа I чувствительность к положению [(наклон] кривой) не увеличивается и может даже слегка умень[шаться], тогда как при эффекте типа II она возрастает тем больше, [чем] выше частота раздражения. Различие между обоими типами [действия] не зависит от того, первичные или вторичные окончания [активи]руются под влиянием статических гамма-волокон, и касает[ся] только чувствительности к положению; чувствительность [к скорости] (которая, как видно из фиг. 37, *Б* — *Г*, тоже подвер[жена] некоторому влиянию статических волокон) изменяется [во всех] случаях одинаково. Эффекты типов I и II не различаются [и в] отношении частоты разряда в окончаниях одного и того же [типа] при нулевом растяжении. Некоторые встречавшиеся прежде [расхождения] между данными различных экспериментаторов, [по-видимому], были обусловлены тем, что эффекты типов I и II [не] одинаково часто встречаются в сгибателях и разгибателях. [Леннерстранд] и Тоден приводят следующие цифры: для первич[ных] окончаний разгибателей отношение I : II составляет 3 : 4, [а для] первичных окончаний сгибателей — 2 : 1. Соответствующие [цифры для] вторичных окончаний — 1 : 19 (разгибатели) и 2 : 1 [(сгибатели)]. Анатомическая основа разделения статических фузи[моторных] гамма-волокон на два типа неизвестна, но некоторое [значение для] понимания этой дифференциации, по-видимому, [имеет тот] факт, что так называемое «воспроизведение ритма» [(«rhythm-] [repeating»)] первичными окончаниями более характерно для стати[ческих] волокон типа II (стр. 99). Недавно Браун и сотр. [138] [снова] возвратились к этому вопросу; хотя в m. soleus они наблюдали [эффекты] обоих типов, провести соответственное подразделение [статических] волокон оказалось невозможным. Одни и те же [волокна] иногда повышали чувствительность к положению, а иногда [влияли] на нее.

Одновременное раздражение двух гамма-волокон

Кроу и Мэтьюз [242] пробовали одновременно раздражать два волокна — статическое и динамическое, иннервирующие одно и то же веретено, и при этом наблюдали наряду с незначительной суммацией главным образом окклюзию эффектов от волокон двух типов. Леннерстранд [659] испытывал и другие комбинации волокон, также используя треугольную стимуляцию. Сочетание динамического волокна со статическим (возможное, разумеется, лишь для первичных окончаний) обычно давало окклюзию слабого эффекта более сильным; это касалось как стационарного разряда, так и чувствительности к положению. Только в двух случаях Леннерстранд имел комбинацию из двух динамических волокон, и он наблюдал при этом частичную суммацию стационарного разряда, тогда как чувствительность к положению имела промежуточную величину (по сравнению с эффектами раздельного раздражения тех же волокон). Чувствительность к скорости при дублировании динамических волокон изменялась так же, как при увеличении частоты стимула. Судя по данным о дыхательных мышцах [25, 338], вполне возможно, что совместная активация веретен статическими и динамическими волокнами происходит очень часто, и поскольку лишь первые из них сообщают системе способность реагировать во время укорочения экстрафузальных мышечных волокон [663], эта комбинация представляет значительный интерес для понимания естественных движений. Как мы увидим (гл. VII), для таких движений более характерна импульсация веретен во время экстрафузального сокращения (укорочения), а не пауза, которой можно было бы ожидать, исходя из свойств пассивных веретен (см., например, фиг. 21). В связи с этим важно то, что при треугольном стимуле в случае комбинированной статико-динамической активации динамическая реакция преобладала во время удлинения, а статическая — во время укорочения мышцы (ср. фиг. 30), как если бы при этом создавалось веретено промежуточного типа (ср. гл. III). Если, однако, статическое волокно доминировало с самого начала, то оно доминировало и в сочетании с динамическим волокном, так что медленная и быстрая фазы реакции на скорость протекали так же, как при одной лишь статической активации. Средняя частота разряда в отличие от «наклона» иногда во время удлинения мышцы возрастала, и тогда вся кривая, сохраняя прежний наклон, сдвигалась вверх (вдоль оси частот).

Действие раздражения двух статических волокон можно было изучать как на первичных, так и на вторичных окончаниях, и при этом в отношении стационарного разряда наблюдалась частичная суммация без каких-либо различий между эффектами типа I и II. Эффект типа I сказывался только на чувствительности к поло-

нию: в 8 случаях были получены результаты, промежуточные между эффектами I и II, но при более сильном проявлении эффекта II происходила суммация или потенциация. В 8 сочетаниях II — II чаще всего наблюдали частичную суммацию чувствительности к положению и в двух случаях — окклюзию. На чувствительность к скорости стимуляция двух статических волокон оказывала в общем примерно такое же влияние, как и на чувствительность к положению.

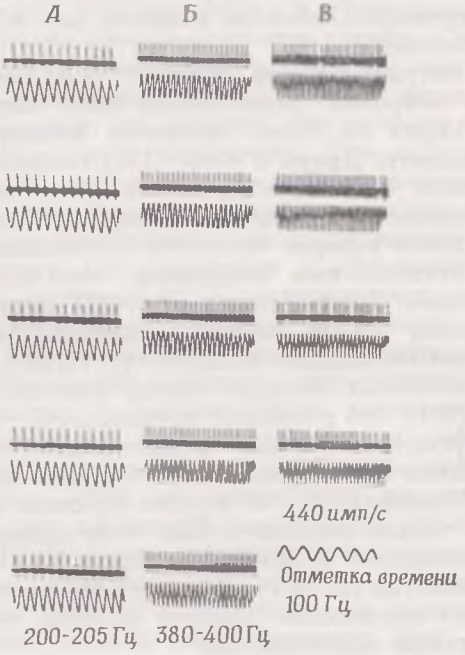
Так как интрафузальные мышцы получают иннервацию от нескольких нейронов, раздражение всего лишь одной пары гамма-волокон вряд ли будет адекватно имитировать их естественную активность. Браун и сотр. [138] сообщают, что раздражение нескольких статических волокон почти неизменно повышает чувствительность к положению (эффект типа II). В связи с этим представляет интерес численное соотношение между динамическими и статическими волокнами; оно было исследовано у кошек и кроликов. Эмонэ-Денан и сотр. [327] выделили у кролика 76 гамма-волокон, среди которых оказалось 51 статическое и 25 динамических (отношение около 6 : 1), тогда как у кошки это отношение в различных мышцах задних конечностей составляло 1 : 1 или 2 : 1 [241]. Это позволяет предполагать, что более многочисленные статические волокна играют относительно бо́льшую роль в управлении движениями, особенно при медленно развивающихся сокращениях. Из 38 веретен кролика примерно треть была снабжена только пластинчатыми окончаниями, а две трети имели еще кустовидное окончание у одного или обоих полюсов [93], что указывает на то, что в веретенах такого типа (в которых нет СД-волокон) статические нервные волокна, возможно, снабжены кустовидными окончаниями.

Воспроизведение ритма («драйвинг»)

Моторная организация веретена несколько прояснилась в результате изучения способности афферентных импульсов, идущих от веретена, воспроизводить ритм гамма-моторной стимуляции при частотах 50...180 в 1 с. Это явление впервые описали Куффлер и сотр. [624] при исследовании некоторых первичных окончаний; позже было показано, что оно характерно для многих статических волокон [134, 242] и наблюдается также у кошки [93, 327]. В экспериментах Кроу и Мэтьюза [242] ни одно из испытанных динамических волокон ни разу не дало эффекта воспроизведения ритма. Наиболее регулярно это явление можно наблюдать на вторичных окончаниях, находящихся под контролем статических волокон [34, 88].

У кролика было найдено одиночное статическое волокно, ритм разряда которого воспроизводился первичным и вторичным

окончаниями одного и того же веретена. Недавно Эмонэ-Денан и Лапорт [325], работая с первичными окончаниями m. tenuissimus кролика, нашли, что при ритмическом раздражении большинства статических волокон в реакции афферента можно наблюдать крупные дискретные пики увеличения частоты, следующие за ритмом



Фиг. 38. Реакции первичного окончания поверхностного расположения веретена в латеральной головке m. gastrocnemius кошки, наркотизированной пентобарбиталом [419].

При нулевом напряжении (*А*) веретено воспроизводит частоту раздражения 200...2[illegible] лишь с редкими пропусками. После ритмического раздражения ретикулярной ф[illegible] tegmen opticum (*Б*) оно воспроизводит частоты до 400 Гц. В этих двух записях [illegible] медленно увеличивается по направлению сверху внизу. При напряжении 88 г (*В*) [illegible] воспроизводимых частот лежит чуть ниже 440 Гц. Длительность развертки 1,8 с. [illegible] туда колебаний вибратора во всех случаях одинакова.

стимула вплоть до частот 300...500 имп/с. Примерно 4% ст[illegible] ских волокон не давали этого эффекта — кривая частоты им[illegible] сов имела гладкий контур. При раздражении динамических [illegible] нов получались медленно поднимающиеся кривые малой [illegible] туды. Таким образом, здесь снова оказалось, что веретен[illegible] лика, содержащее интрафузальные волокна одного типа. [illegible] ционирует так же, как веретено кошки с его двумя типами в[illegible] Леннерстранд и Тоден [662] нашли, что у статических в[illegible] вызывающих эффект типа II, воспроизведение ритма набл[illegible]

чаще, чем у волокон с эффектом типа I. В опытах с первичными окончаниями были получены следующие результаты: тип II — 2 из 16, тип I — 2 из 12 случаев; со вторичными окончаниями такой эффект получался реже: тип II — 2 из 12, тип I — ни одного случая. Таким образом, воспроизведение ритма, по-видимому, имеет какую-то связь с окончаниями статических гамма-волокон, большая часть которых, вероятно, находится на ЯЦ-волокнах веретен.

Так как воспроизведение ритма к тому же скорее всего связано с очень слабыми одиночными мышечными сокращениями (ср. [92, 93]), это явление обычно приписывали быстрым интрафузальным ЯЦ-волокнам. Это, конечно, не согласуется с результатами, полученными на кроликах (у которых таких волокон нет), и поэтому кажется вероятным, что к воспроизведению ритма способны те двигательные окончания, которые расположены очень близко к какому-либо сенсорному окончанию, так что оно может реагировать на слабые локальные сокращения вроде тех, какие наблюдал Бойд в интрафузальных волокнах обоих типов (гл. I, стр. 45). Если бы явление воспроизведения ритма было исключительной особенностью ЯЦ-волокон, то у кошки его можно было бы наблюдать практически на любом вторичном окончании. Очевидно, что дело обстоит не так, хотя изменения длины еще не были подвергнуты систематическому исследованию. Наблюдать драйвинг первичных окончаний при стимуляции динамических фузимоторных волокон не удалось ни разу, и это наводит на мысль, что у кошки его, вероятно, инициирует ветвь первичного афферентного волокна, оканчивающаяся на ЯЦ-волокнах.

Вибрационная чувствительность

Гранит и Хенач [419] нашли, что фузимоторные гамма-волокна оказывают значительное влияние на реакцию первичных окончаний, вызываемую вибрацией (фиг. 38), и что это влияние можно в известных пределах имитировать, растягивая мышцу. Сравнивая действие статических и динамических волокон, Кроу и Матыш [242], к своему удивлению, обнаружили, что «оба вида фузимоторных волокон могут увеличивать частоту, при которой первичные окончания еще способны воспроизводить ритм вибрации, и никакой разницы между ними в этом отношении не нашли. Хунсперн и ван дер Мейлен [97] приписывали это свойство тем первичным окончаниям, которые расположены в относительно мало иннервированном или невязком участке веретена — скорее всего в его экваториальной области. Так как у кошек (на которых работали все упомянутые выше исследователи) подавляющее большинство статических гамма-эфферентов оканчивается на ЯЦ-волокнах, из представления ван дер Мейлена (которое кажется

весьма правдоподобным) вытекает, что эластические волокна должны быть и в экваториальной зоне ЯЦ-волокон; позже Купер и Даниель (см. гл. II) подтвердили это. Трудно представить себе вибрационную чувствительность без компонента, способного к упругой отдаче. Большинство вторичных окончаний расположено на мышечной ткани, обладающей малой упругостью, и поэтому вряд ли можно ожидать, что они смогут удовлетворительно воспроизводить ритм быстрых вибраций (ср. стр. 57, а также [135]).

В связи с этим необходимо коснуться так называемой «жесткости» мышц, измеряемой отношением напряжения к длине. Это свойство изучали Бухталь [144] на одиночных мышечных волокнах лягушки и его сотрудник Хёнке [522] на очень тонких пучках мышечных волокон млекопитающих. Жесткость возрастает с увеличением напряжения, активного или пассивного, но возможно, что некоторые типы интрафузальных волокон коренным образом отличаются в этом отношении от экстрафузальных. Какова зависимость жесткости интрафузальных волокон млекопитающих от местной деполяризации, создаваемой гроздевидными концевыми пластинками, пока еще не известно. Вибрационную чувствительность определяют у веретена, находящегося в стационарном состоянии, когда вязкий компонент, сопротивляющийся растяжению, уже не играет никакой роли. По-видимому, есть достаточные основания предполагать, что «жесткие» интрафузальные волокна, как ЯЦ-, так и ЯС-типа, должны лучше передавать вибрацию с сухожилия, чем податливые. Если к тому же вязкость под влиянием динамических гамма-волокон возрастает, то это тоже будет облегчать передачу вибраций в месте соединения с сухожилием.

Механизм действия фузимоторных гамма-волокон

Этот раздел мы начнем с обсуждения результатов, полученных до 1967 года включительно, а затем рассмотрим данные Леннерстранда и его сотрудников (1968 год). Задача состоит в том, чтобы попытаться понять, каким образом динамические и статические волокна оказывают столь различное действие на мышечное веретено. Это различие объясняли особыми свойствами двигательных концевых органов (кустовидных окончаний и пластинок) и различным характером сокращения интрафузальных волокон (см., например, [90, 725]). Кроме того, в ЯС-волокнах мог бы действовать фактор организации — наличие упругого срединного участка между двумя более вязкими полярными областями. Сочетание этого участка с динамическим фузимоторным гамма-волокном — это пока наиболее удовлетворительная из всех рассматриваемых

корреляций. Новейшие данные о механических и сократительных свойствах интрафузальных волокон (гл. I) хорошо согласуются со следующей картиной. Сокращение ЯС-волокон развивается медленно, эти волокна обладают демпфирующей вязкостью и требуют многократной стимуляции, тогда как ЯЦ-волокно сокращается быстро и отвечает на раздражение одиночными сокращениями. Чувствительным элементом ЯС-волокна служит спираль, обвивающая упругую ядерную сумку, а упругость, как известно, создает силу, пропорциональную одному лишь растяжению; сумку растягивает мышечная ткань, создающая вязкую (демпфирующую) силу, которая представляет собой сумму внутреннего сопротивления и упругих последействий и пропорциональна скорости растяжения (dl/dt). Таким образом, чем больше эта скорость, тем больше сила, с которой мышца растягивает сумку. Поэтому Мэтьюз предполагает, что действие динамического гамма-волокна связано с увеличением вязкости сокращающейся мышцы; очевидно, что это позволяет удовлетворительно объяснить вызываемый им эффект. Необъясненным остается лишь некоторое возрастание динамической чувствительности и под действием статических фузимоторных волокон. Можно было бы предположить, что статические гамма-волокна влияют на какую-то другую группу интрафузальных волокон — типа ЯЦ, более сходных с фазическими. Но возникает следующее возражение: ведь у кролика, обладающего только ЯС-волокнами, имеются как статические, так и динамические фузимоторные гамма-волокна, неотличимые по своим свойствам от аналогичных волокон кошки [325, 327]. Чтобы найти выход из этого затруднения, Бессу́ и Лапорт [90] предположили, что различные двигательные окончания возбуждают в одном и том же мышечном волокне сокращения двух типов. Пока еще наши знания о свойствах интрафузальных волокон недостаточны для окончательного решения этого вопроса.

Известно, что в тонических пучках лягушки имеются мышечные волокна, которые медленно развивают сокращение и имеют гроздевидные двигательные окончания, генерирующие нераспространяющиеся потенциалы нервно-мышечного соединения (гл. I, рис. 2). Эти окончания, вероятно, соответствуют гамма-кустовидным окончаниям (гл. II). Местные потенциалы нервно-мышечного соединения такого типа действительно были зарегистрированы Бессу́ и Лапортом [89] у кустовидных окончаний близ экватора в веретенах m. tenuissimus кошки при раздражении статических фузимоторных гамма-волокон. Шефер и Хенач [866], обобщая этот факт, заключают, что все динамические эффекты обусловлены действием кустовидных окончаний, но на это можно возразить, что и некоторые альфа-волокна, имеющие окончания в виде пластинок как на экстрафузальных, так и на интрафузальных мышечных волокнах, также вызывают динамический ответ [87]

(подтверждение см. [134]). Что касается кустовидных окончаний (см. гл. I), то они встречаются и на ЯС-, и на ЯЦ-волокнах (у кошки только 8% интрафузальных волокон не имеют их в той или иной комбинации с окончаниями типа пластинок [61]). Значительное большинство их, по-видимому, находится на ЯЦ-волокнах, и ни одна теория, приписывающая динамическое действие гамма-кустовидным окончаниям, не сможет объяснить, какой эффект они здесь вызывают.

Если исходить из организации веретен кошки с их двумя типами интрафузальных мышечных волокон — медленным и быстрым (описанными в гл. I на основании современных данных), то эти основные свойства интрафузальных мышц нужно будет включить в любое объяснение функциональных особенностей первичных и вторичных окончаний и фузимоторных волокон. Установление связи между функциональными данными и определенными типами двигательных окончаний фактически менее существенно, поскольку значительные различия в скорости и силе сокращения экстрафузальных волокон наблюдаются даже при одних лишь концевых пластинках (гл. I), т. е., видимо, при активации волокна распространяющимися потенциалами действия. Недавно Бессу и Паже [94] определяли время сокращения (до максимума) интрафузальных волокон m. tenuissimus кошки путем раздражения 10 отдельных статических гамма-волокон и нашли, что оно варьирует в пределеха от 35 до 100 мс. Здесь вряд ли стоит заниматься построением гипотез, так как скоро, без сомнения, будут проведены эксперименты с активацией одиночных интрафузальных волокон через индивидуальные динамические и статические гамма-волокна (взятые по отдельности и в различных сочетаниях), чтобы разрешить вопросы, ответ на которые в конечном счете может дать только опыт. В настоящее время можно, по-видимому, с уверенностью заключить, что ведущую роль играют две комбинации: 1) динамическое гамма-волокно — ЯС-волокно и 2) статическое гамма-волокно — ЯЦ-волокно. Последняя комбинация объясняет, почему только статические волокна оказывают влияние как на первичные, так и на вторичные окончания. Остается неисследованным ряд возможностей, связанных с взаимодействием между кустовидными и пластинчатыми окончаниями. Экстрафузальная мышца с множественной иннервацией, по крайней мере у птиц [390], в принципе способна реагировать на деполяризующие факторы не только распространяющимися потенциалами действия, но и «контрактурами». Идеи, основанные только на расположении моторных окончаний, a priori должны столкнуться с тем затруднением, что гамма-кустовидные окончания находятся вблизи экваториальной зоны, а альфа-пластинки нередко лежат вдали от нее, на мышечных полярных участках. Если принять гамма-кустовидные окончания за окон-

чания динамических волокон, то альфа-пластинки придется считать статическими окончаниями; в действительности же они, судя по всем данным, принадлежат динамическим волокнам.

Резкие различия между первичными и вторичными окончаниями в отношении их чувствительности к скорости и к положению, вскрытые Леннерстрандом и его сотрудниками (резюмировано Леннерстрандом [657]), также, по-видимому, лучше всего объясняются различиями в свойствах интрафузальных волокон, описанными в гл. I. Новые данные фактически согласуются с представлениями об основных типах интрафузальных волокон: по этим представлениям ЯЦ-волокна обладают фазическими свойствами и почти вовсе лишены демпфирующей вязкости, а ЯС-волокна обладают вязкими демпфирующими свойствами и вообще более сходны с медленными волокнами тонических пучков (гл. I), способными сокращаться лишь при тетаническом раздражении. Первичные окончания ведут себя так, как если бы они отражали свойства ЯС-волокон, а вторичные — как если бы они в основном находились на ЯЦ-волокнах. Промежуточные первичные окончания реагируют таким образом, как если бы они были особенно хорошо снабжены концевыми веточками, получающими информацию от ЯЦ-волокон, что придавало бы им способность отвечать также на смещение, вызываемое уменьшением длины. Возможность дифференцировать с помощью сукцинилхолина (стр. 68) медленные и быстрые интрафузальные волокна, с одной стороны, и первичные и вторичные окончания — с другой, полностью согласуется с этими заключениями.

Леннерстранд [658] указывает на то, что кривые длина — напряжение для фазических волокон, полученные Бухталем и Кайзером [148], сходны по форме с графиками зависимости частоты импульсов от растяжения для вторичных окончаний. Наклон этих кривых становится более крутым во время активации мышцы, и таким же образом изменяются частоты импульсации веретена в результате статического воздействия типа II.

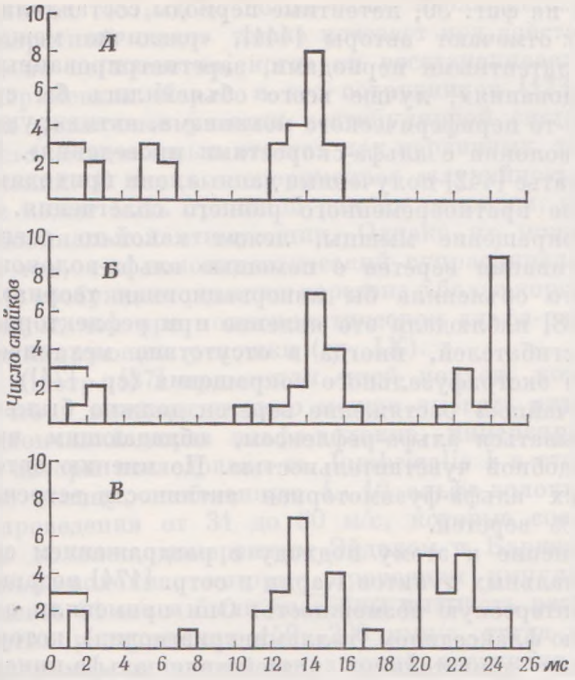
Альфа-иннервация интрафузальных волокон

Интерес к фузимоторной гамма-системе с ее доминирующим возбудительным действием на веретена (при отсутствии импульсации альфа-мотонейронов и изменений в напряжении экстрафузальной части мышцы) приводил к тому, что многие экспериментаторы с подозрением относились к ранним разрядам веретена, совпадающим во времени с началом мышечного сокращения; поэтому же они, очевидно, не склонны были внимательно читать те многие статьи, в которых содержались данные в пользу альфа-иннервации интрафузальных волокон. Такой позиции способствовала работа Ханта и Куффлера [541], посвященная тому, что

эти авторы называли «ранним разрядом» и описывали как вспышку из 1...3 спайков, начало которой предшествовало изменению напряжения при сокращении мышцы. Они выдвигали два основных довода против альфа-иннервации: 1) ранний разряд наблюдался также и в афферентах от сухожильных органов и 2) при раздражении расщепленных передних корешков отдельные филаменты не вызывали раннего разряда, но он возникал при совместной стимуляции нескольких филаментов. Второй довод частично утратил свое значение, когда Граниту и сотр. [442], а затем Хаазе и сотр. [465] удалось расщепить филаменты переднего корешка таким образом, что ранний разряд при этом не исчезал. Что касается первого довода, Гранит и сотр. [442] показали, что синхронное раздражение всего корешка часто вызывает эфаптические разряды [656, 684], от которых нужно было как-то избавиться и которые действительно удалось устранить в экспериментах, проведенных этими двумя группами исследователей [442, 465]. Предшествующие сокращению эфаптические эффекты должны, вероятно, возникать и в сухожильных органах непосредственно перед обычной реакцией этих рецепторов, вызываемой активным напряжением мышцы (гл. V).

Эфаптические спайки оказались чувствительными к кураре и в *расслабленных* (ненатянутых) мышцах воспроизводили ритм раздражения при частотах от 130 до 250 имп/с. При сильном растяжении мышцы они обычно исчезали (ср. с «возвратным ответом» Лекселла). Несмотря на это, они часто наблюдались в исследованных разгибателях голеностопного сустава и редко — в сгибателях; это обусловлено (по крайней мере частично) тем, что в разгибателях концевые пластинки сосредоточены в определенных местах, тогда как в сгибателях моторные волокна, расходясь веерообразно, входят в мышцу по всей ее длине, что не благоприятствует синхронным изменениям потенциала. Эфаптический ответ — это и есть первый спайк раннего разряда, предшествующий видимому сокращению.

Гранит и сотр. [442], раздражая в расщепленных передних корешках кошки волокна, иннервирующие сгибатели голеностопного сустава, нашли, что неэфаптические ранние разряды не зависят от величины экстрафузального напряжения, от которого они зависели бы согласно любой теории, основанной на предположении о «случайном» растягивании экстрафузальными волокнами веретен, которые в норме должны были бы прекращать импульсацию при сокращении мышцы. Это заставило исследователей испробовать совершенно иной подход к стимуляции волокон расщепленных передних корешков. Он состоял в том, что производилось раздражение центральных пунктов, например ядра Дейтерса или пирамиды [441], и определялось время прибытия первого спайка по афферентам от веретен по отношению к началу экстра-



Распределение спайков в афферентах веретен у децеребрированной по величине латентного периода (спайки вызывали раздражением нейронов) [441].

Латентный период определяли от начала артефакта раздражения (период раздражения горизонтальным отрезком); ширина классов 1 мс. *А* — нерастянутая мышца; Б и В — растяжение 4 и 10 мм соответственно.

ального сокращения. Этой работе предшествовали сходные эксперименты Гранита и Хольмгрена [421], определявших латентный период первого спайка *в отсутствие* экстрафузального сокращения. Приведенные на фиг. 39 гистограммы из статьи Гранита и сотр. [441] показывают, что в самом начале сокращения появляется группа ранних спайков, ни один из которых не мог быть афферентным ввиду асинхронного характера нисходящего залпа. Такой результат был получен как на растянутой, так и на нерастянутой мышце. Разряд, представленный на фиг. 39, появился раньше, чем тот, который наблюдали Гранит и Хольмгрен. Однако последний тоже появлялся, но только позже — спустя примерно 10...14 мс, когда его и следовало ожидать. Гранит и Хольмгрен, подвергавшие раздражению центральные структуры, получили разряды в гамма-волокнах с латентными периодами около 22 мс (от 20 до 25 мс), тогда как для ранних спайков,

показанных на фиг. 39, латентные периоды составляли примерно 14 мс. Как отмечают авторы [441], «различие между самыми короткими латентными периодами, зарегистрированными в этих двух исследованиях, лучше всего объяснялись бы существованием какого-то периферического механизма, активирующего веретена через волокна с альфа-скоростями проведения». Взвешивая во второй статье [442] полученные данные, они приходят к выводу, что в основе кратковременного раннего облегчения, сопровождающего сокращение мышцы, лежит какой-то специфический процесс активации веретен с помощью альфа-волокон, который «лучше всего объясняла бы иннервационная теория». Ратледж и Хаазе [858] наблюдали это явление при рефлекторной активации мышц-сгибателей, иногда в отсутствие механически регистрируемого экстрафузального сокращения (ср. [74]). Предполагаемое «случайное» растяжение веретен должно было бы в этом случае вызываться альфа-рефлексом, обладающим чрезвычайно высокой подобной чувствительностью. По мнению авторов [858], в сгибателях альфа-фузимоторная активность встречается примерно в 10% веретен.

В дополнение к этому подходу с раздражением спинальных и супраспинальных пунктов Карли и сотр. [174] недавно открыли еще одну интересную возможность. Они применяли осторожную кураризацию флакседилом (галламинтриэтиодид), который у кошки отключает двигательные воздействия альфа-иннервации на интрафузальные волокна раньше, чем гамма-эффекты [424]. Через некоторое время те и другие эффекты исчезают, но авторы обнаружили, что первым восстанавливается действие альфа-волокон, и экспериментатор в течение значительного периода времени располагает мышечным препаратом с избирательно блокированными гамма-входами. Реакция веретен на растяжение, не требующая участия двигательных концевых пластинок, сохранялась на протяжении всего опыта. Так как «случайное» растягивание веретен должно возобновляться вместе с восстановлением функции экстрафузальных альфа-окончаний, следовало бы ожидать, что веретена будут реагировать на сокращения, вызываемые с супраспинальных уровней, и во время избирательной гамма-блокады описанного типа. Однако в опыте было четко показано отсутствие такой реакции. При отключенной гамма-иннервации сокращения не сопровождались ранними разрядами; эти разряды появлялись только после исчезновения эффекта избирательной гамма-блокады. По мнению авторов, эти результаты лучше всего можно объяснить исходя из предположения, что альфа- и гамма-концевые пластинки на интрафузальной мускулатуре выключаются и включаются приблизительно одновременно. Как известно, в мышцах лягушки с хорошо развитой альфа-иннервацией веретен кураризация блокирует экстрафузальные альфа-окончания раньше

интрафузальных [487, 577]. То же самое наблюдается и у кошки [324]. «Возвратный ответ» также исчезает под действием кураре [442, 684], но не известно, когда он восстаналивается.

В экспериментах Карли и его сотрудников [173, 267], раздражавших различные участки вестибулярной системы, ранние спайки часто встречались в ответах как первичных, так и вторичных окончаний. В таких экспериментах «случайное» растяжение веретен не может быть причиной ранних разрядов, наблюдаемых при супраспинальной стимуляции. Однако их можно было бы объяснить тем, что моносинаптический супраспинальный гамма-путь (гл. X) возбуждает реакцию веретена с более коротким латентным периодом, чем при полисинаптическом альфа-разряде, столь сильно доминирующем у кошки (гл. IX).

Бессу и сотр. [87] применили иной подход, который также показал, что у млекопитающего можно вызвать активацию первичных окончаний через альфа-волокна, иннервирующие веретена. Эти авторы исследовали m. lumbricalis I в стопе кошки — маленькую мышцу, снабженную 4...10 альфа-волокнами со скоростями проведения от 31 до 80 м/с, которые соответствовали диаметрам волокон, измеренным Эйдалом и Баркером [2]. Они нашли альфа-волокна, которые проводили импульсы со скоростями менее 61 м/с и были способны вызывать разряд веретена при частотах раздражения 150...200 имп/с, тогда как у самой мышцы слияние одиночных сокращений наступало при частоте около 50 имп/с. Эти аксоны возбуждали также экстрафузальные мышечные волокна и не активировали веретена, если воздействие их оказывалось ниже порога экстрафузального сокращения. Кроме того, Бессу и сотр. отмечали разряды, пропорциональные активному напряжению мышцы, которые они связывали со «случайным» растяжением веретен при мышечном сокращении. Браун и сотр. [134] исследовали в m. flexor tibialis posterior четыре альфа-волокна со скоростями проведения 84, 84, 76 и 59 м/с; основываясь на данных, сходных с данными Бессу и сотр., они объяснили действие этих волокон как результат истинной альфа-иннервации веретен. Только два из этих двигательных волокон при раздражении их с частотой 100 имп/с вызывали заметное экстрафузальное сокращение (7 и 2 г соответственно). При стимуляции двух других волокон такие сокращения были слишком слабыми для того, чтобы их можно было зарегистрировать, но они обнаруживались на электромиограммах. Кидд [600] установил, что «медленные» альфа-волокна мышц у основания хвоста крысы имеют веточки, иннервирующие веретена.

Опыты с раздражением волокон передних корешков повторили Грин и Келлерт [451] на сгибателях голеностопного сустава и бедра кошки: они регистрировали ответы веретен при подпороговой (для гамма-волокон) стимуляции очень тонких филаментов перед-

него корешка после избирательного подавления экстрафузальных сокращений флакседилом. Кроме того, они, подобно Бессу и сотр. [87], применяли высокие частоты раздражения — выше порога слияния одиночных экстрафузальных сокращений — и в ряде случаев все еще наблюдали ускорение импульсации веретен. В некоторых других, менее определенных случаях они готовы были допустить возможность «случайного» растяжения веретен экстрафузальными волокнами (которое лучше всего выявляется в диафрагме; см. гл. VIII). При имеющихся ныне данных об альфа-иннервации веретен уже нет оснований без дальнейших экспериментов in casu заключать, что та или иная реакция веретен, усиливающаяся при экстрафузальном сокращении, непременно указывает на их «случайное» растяжение. Доказательства теперь должны искать те, кто утверждает, что ранние спайки представляют собой такого рода артефакты. Грин и Келлерт [451] считают также, что альфа-иннервация веретен сильнее развита в сгибателях, чем в разгибателях.

Представление об альфа-иннервации интрафузальных мышц согласуется с данными группы Баркера (гл. I) о том, что концевые пластинки p_1 принадлежат альфа-волокнам. По-видимому, в отдельном веретене не все интрафузальные волокна снабжены альфа-пластинками. Альфа-иннервация отличается меньшей плотностью по сравнению с гамма-иннервацией (гл. I). Баркер [62] «изредка» встречал пластинки p_1, несомненно связанные с аксонами, иннервирующими экстрафузальные волокна, но пока еще нельзя считать эту особенность окончательно установленной для всех пластинок p_1. Порайако и Смит [809] описали в m.m. lumbricales крысы альфа-волокна с разветвлениями, идущими как к интрафузальным, так и к экстрафузальным волокнам. Результаты, полученные группой Помпейяно в Пизе, так же как и данные Хаазе и сотр. [465], хорошо поддаются истолкованию на основе предположения об известной независимости альфа-иннервации, но для решения вопроса о количественном соотношении альфа- и гамма-фузимоторной иннервации нужны дальнейшие экспериментальные исследования. В настоящее время можно полагать, что у млекопитающих гамма-волокна играют более важную роль в управлении веретенами, чем альфа-волокна.

Как мы уже говорили, альфа-волокна оказались волокнами динамического типа [87, 134]. С функциональной точки зрения интересны также некоторые наблюдения над веретенами (в сгибателях голеностопного сустава), *дающими* и не дающими ранние альфа-спайки [466]. Когда для обоих типов веретен были построены графики частот разряда при различной постоянной длине, оказалось, что у альфа-иннервированных веретен m. tibialis anterior эти графики имеют меньший наклон (0,7 имп/с/мм), чем у остальных веретен. Малая чувствительность к изменениям длины ока-

ает, что роль таких веретен как измерителей длины в стационарном состоянии вряд ли может быть значительной. Статистический анализ полученных данных показал, что при определении частоты разряда веретен в первые 0,2 с, т. е. во время динамической фазы растяжения, наклон графика для этой группы веретен увеличивался, в другой же группе никакого различия между наклонами в двух сравниваемых случаях не было. Барриос и сотр. [75] нашли, что при ритмическом раздражении максимальные частоты импульсации у исследованных ими альфа-иннервированных веретен были сравнительно небольшими — около 50 имп/с. Они считают, что такие веретена находятся в быстрых мышечных пучках.

ГЛАВА V

ВЛИЯНИЕ МЫШЕЧНЫХ РЕЦЕПТОРОВ НА МОТОНЕЙРОНЫ

Методы исследования

Физиологические данные, позволяющие установить связь между свойствами нейронов и мышечными движениями, имеются пока только для спинного мозга. Прежде чем перейти к их интерпретации, нам нужно будет рассмотреть ограничения, присущие главным методам измерения возбудимости мотонейронов.

1. Классический метод миографии в сочетании с электромиографией не имеет себе равных как источник точных сведений о согласованной работе мотонейронов. Школа Шеррингтона [236] показала, что увеличение силы раздражителя часто приводит к рекрутированию новых мотонейронов из «подпороговой каймы», имеющейся в данной популяции мотонейронов. Хорошо известный пример этого явления — рефлекс на растяжение мышцы-разгибателя, который протекает именно таким образом; это подтвердили также исследования, проведенные на уровне отдельных двигательных единиц Эдрианом и Бронком [6] и Денни-Брауном [257]. Для регулирования силы сокращений сгибателя обычно в большей степени используется иной механизм — изменение частоты импульсации отдельных мотонейронов [6].

При рекрутировании, вызванном растяжением мышцы, мотонейроны разгибателя мобилизуются в соответствии с их индивидуальными порогами для ритмического разряда. Эти пороги могут быть весьма различными у разных мотонейронов, что видно, например, из гистограммы на фиг. 40 [418]. При электрическом раздражении мышечных эфферентов частоты импульсации могут превышать величины, характерные для данных мотонейронов, но при рефлексе на растяжение эти величины обычно сохраняются при любом удлинении мышцы [257, 411]. Иными словами,

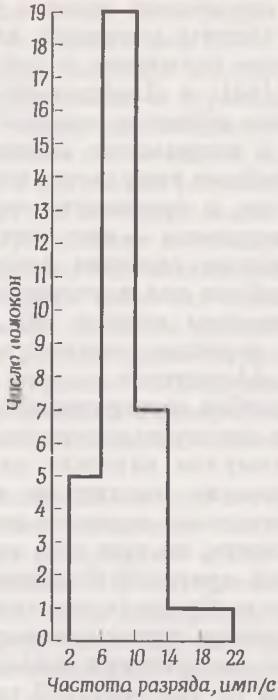


Рис. 40. Гистограмма распределения минимальных частот рефлекторного разряда для тонически импульсирующих мотонейронов, принадлежащих сгибателям коленного сустава, у децеребрированной кошки [418].

В значительной степени проявляется стабилизация частоты в условиях возрастающего входного воздействия. «Недействующая» часть возбуждения получила название «избытка возбуждения» [444]. Интересно было бы знать, бесполезен ли этот избыток для тех нейронов, которые уже вовлечены в реакцию, или же он может служить для них невидимым источником силы, способствующим, например, поддержанию частоты разряда на постоянном уровне. Этот вопрос мы рассмотрим в гл. VI, а сейчас для нас важно лишь то, что пользоваться регулируемой частотой импульсации в качестве показателя возбудимости следует с известной осторожностью: такой показатель может и не отражать отклонения от стабилизируемой величины. Возможно, что это связано с явлением окклюзии. Это лишь одна из возможных интерпретаций шеррингтоновского понятия окклюзии. Однако это новая интерпретация: когда пользовались одним только миографическим показателем возбудимости, окклюзия могла быть скорее

обусловлена тем, что способность мышцы увеличивать напряжение при повышении частоты моторных импульсов ограничена.

2. Моносинаптическое испытание в той форме, в какой оно было введено Реншоу [831] и Ллойдом [682],— это по существу метод определения числа нейронов подпороговой каймы, которые могут быть вовлечены в импульсную активность. В своем первоначальном виде — с пробным импульсом, составляющим примерно половину максимального, и предшествующим ему подпороговым кондиционирующим импульсом — этот тест позволил установить хорошо известные важные свойства моносинаптической дуги. Позже он был приспособлен для изучения эффектов, вызываемых растяжением и сокращением мышцы [406, 407]. С этой целью перерезали передние корешки, воздействовали электрическим импульсом на толстые афферентные волокна от веретен и измеряли вызываемый таким способом тестирующий залп с помощью электродов, приложенных к одному из перерезанных корешков, причем кондиционирующим стимулом служило растяжение или сокращение мышцы. Увеличение амплитуды тестирующего ответа, так же как и в первоначальном варианте этого метода, указывает на повышение возбудимости, но при этом возникают осложнения, связанные со смешанной природой кондиционирующего стимула, который мобилизует как возбудительные, так и тормозные синапсы. Вполне возможно, например, путем сильного растяжения мышцы затормозить те нейроны, которые при меньших степенях растяжения были бы извлечены из подпороговой каймы, в то время как импульсация других нейронов будет продолжаться, совершенно не затронутая тормозным влиянием [425]. Используя в качестве кондиционирующего стимула растяжение мышц, никогда нельзя упускать из виду различие между тоническими и фазическими нейронами (гл. I).

3. Во избежание затруднений, с которыми связано определение средней реактивности для множества в высшей степени дифференцированных мотонейронов, Гранит и Стрём [446] изолировали отдельные волокна передних корешков и определяли вероятность их возбуждения под влиянием таких естественных стимулов, как растяжение и сокращение мышцы. Подверженность мотонейронов торможению измеряли как вероятность прекращения импульсации. Таким образом, в моносинаптическом испытании с помощью подпорогового электрического импульса определяли возбуждение, а с помощью надпорогового импульса — торможение. От первоначального варианта моносинаптического испытания этот подход отличается тем, что он не выявляет величины подпороговой каймы. Ллойд и Мак Интайр [690] стандартизовали его и применили для исследования возбудимости; при этом вероятность возбуждения в большом числе проб служила индексом импульсной реакции, полезным для многих целей.

4. Метод внутриклеточных электродов, столь успешно разработанный Экклсом и его коллегами [279, 281], имеет то преимущество, что он позволяет изучать взаимодействие между эффектами активации возбудительных и тормозных синапсов на уровне клеточной мембраны, когда еще не достигнут порог импульсного разряда; в этом отношении его не может заменить никакой другой метод. Однако в связи с вопросами регуляции и управления важно знать, приведут ли возбудительные или тормозные воздействия к плюс- или минус-реакции мотонейрона в целом, т. е. к возникновению или, напротив, подавлению импульса. Как мы увидим позже, значительная часть того, что происходит в области клеточной мембраны, внешне никак не проявляется. Многие события могут не влиять даже на возбудимость мембраны. Они являются подпороговыми — в широком смысле этого слова, отличном от шеррингтоновского понимания подпороговой возбудимости. Подпороговые события не обязательно изменяют возбудимость нейрона (гл. VI).

Так как роль мотонейрона состоит в том, чтобы вызывать или ограничивать движение, механизм возбуждения этой нервной клетки всегда занимает центральное место в проблеме управления двигательными функциями. Преимущества метода внутриклеточных электродов можно здесь наилучшим образом использовать, непосредственно стимулируя мотонейроны через кончик электрода [530, 531]; для этого применяют удобную электронную схему, предложенную Араки и Отани [41]. С помощью такого метода возбудительные и тормозные синаптические эффекты, достаточно малые для того, чтобы повлиять на механизм импульсного разряда, непосредственно преобразуются в изменения частоты импульсов: полученные результаты будут рассмотрены в гл. VI.

Всем методам, в которых используются отдельные мотонейроны, присущи ограничения, связанные с выборочным характером исследования,— здесь всегда возникает общий вопрос о правомерности замены целого его частью. Поэтому в качестве дополнения необходимы также методы 1 и 2. В отношении действия мотонейронов на мышечные рецепторы мы фактически располагаем данными, полученными с помощью всех четырех методов.

Активация мотонейронов при растяжении мышц

Первичные окончания

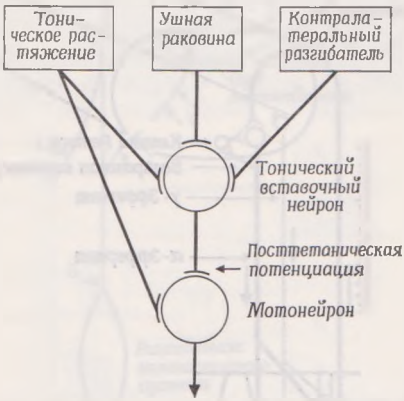
Лэнд [686—688] установил, что дуга рефлекса на растяжение — моносинаптическая [512], имеет реципрокную организацию и афферентная часть отличается высокой скоростью проведения. Эти быстропроводящие афференты принадлежат первичным окончаниям веретен, а не рецепторам, измеряющим напряжение,— это

ясно показали исследования Гранита [406] и Ханта [538]. Брок и сотр. [120] установили постсинаптическую природу торможения мотонейрона-антагониста; как выяснилось позже, это дисинаптический процесс [293, 301]. Аутогенный эффект первичных окончаний веретен (т. е. их влияние на собственную мышцу и ее синергистов) во всех исследованных случаях неизменно оказывался возбудительным.

В разгибателях голеностопного сустава кошки крупные первичные окончания веретен и сухожильные органы имеют афференты с одинаковыми скоростями проведения [541, 542]. Однако в некоторых других мышцах, например в разгибателях коленного сустава, у многих афферентов сухожильных органов скорость проведения оказалась несколько меньшей, чем у афферентов первичных окончаний [114], так что эти две группы волокон можно было в известной мере разделять, варьируя силу импульсного раздражения нерва, идущего к мышце. Экклс и сотр. [288] обозначили эти группы аферентов Ia (от первичных окончаний веретен) и Ib (от сухожильных органов). Лапорт и Бессу [646], проверяя эти результаты на одиночных волокнах, нашли, что из 63 афферентов более «быстрой» подгруппы (Ia) 60 принадлежали веретенам и 3 — сухожильным органам, а из 37 волокон более «медленной» подгруппы (Ib) веретенам принадлежали лишь 10 афферентов, а сухожильным органам — 27. Но произведя отбор волокон в каждой подгруппе, эти авторы нашли, что даже при благоприятных обстоятельствах нельзя сказать, что все волокна второй подгруппы в нервах разгибателей коленного сустава идут от сухожильных органов Гольджи. К ним примешаны афференты веретен, принадлежащие, вероятно, вторичным окончаниям. Недавно Коппин и сотр. [228] провели аналогичное исследование на m. semitendinosus. Тщательное повторное изучение этого вопроса в анатомическом и функциональном аспектах (Элдред и сотр., личное сообщение) показало, что диапазоны скоростей проведения у афферентов сухожильных органов и первичных окончаний веретен как правило, значительно перекрываются.

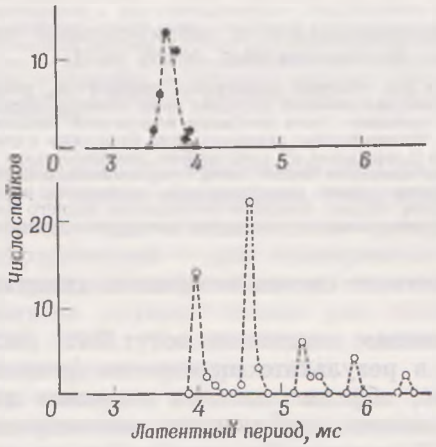
Резко выраженная моносинаптическая составляющая синхронного залпа в волокнах Ia, по-видимому, породила неявное представление о том, что влияние первичных окончаний на мотонейроны осуществляется только моносинаптическим путем. Грант и сотр. [440], использовав явление посттетанической потенциации, показали, что рецепторы растяжения усиливают ряд различных рефлексов. Так как посттетаническая потенциация ограничена теми синапсами, которые действительно участвуют в передаче сигнала о раздражении [651, 689], было ясно, что она могла осуществиться только через общий вставочный нейрон, как это схематически показано на фиг. 41. Экклс и Лундберг, пользуясь внутриклеточным отведением, также обнаружили во вставочных нейро-

ных моносинаптические поствозбудительные потенциалы, вызванные активностью волокон Ia. Позднее Цукахара и Охие [946]



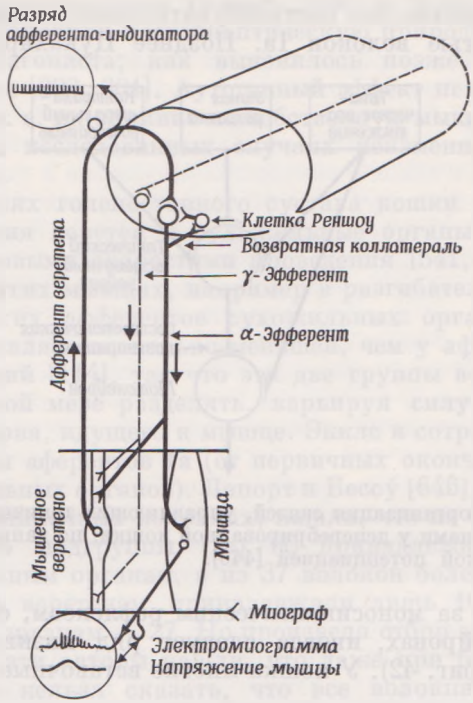
Фиг. 41. Схема организации связей, управляющих тонически импульсирующими мотонейронами у децеребрированной кошки, по данным экспериментов с посттетанической потенциацией [440].

показали, что за моносинаптическим рефлексом, особенно в тонических мотонейронах, иногда следует ряд низких полисинаптических волн (фиг. 42). У кошки многие вставочные нейроны реаги-



Фиг. 42. Латентные периоды ответов в тонких филаментах переднего корешка при раздражении волокон Ia от разгибателей коленного сустава у децеребрированной кошки [946].

ружают на растяжение мышцы [610]. Ланс и сотр. [639] (ср. ниже, стр. VII) приводят несколько важных доводов в пользу того, что



Фиг. 43. Схема экстрафузальной и интрафузальной иннервации мышцы и соответствующих функциональных цепей [413].

Мышечное веретено с его толстым первичным афферентом, включенное параллельно с главной мышцей, моносинаптически передает свои сигналы спинальному мотонейрону. Двигательная клетка переднего рога снабжена возвратной коллатералью, действующей через клетку Реншоу. Фузимоторные гамма-волокна (показаны пунктиром) идут к мышечным полюсам веретена и вызывают их сокращение, растягивающее рецептор. Пунктиром указан также (внутри спинного мозга) путь супраспинальной регуляции гамма-мотонейронов. В эксперименте можно регистрировать активность различных участков этой цепи; на схеме показаны только отведение от волокон заднего корешка и регистрация миограммы и электромиограммы с помощью электроннолучевых осциллографов.

у человека существует полисинаптически иннервируемая система мотонейронов.

Так как первичные окончания могут быть растянуты и «внутренним» путем, в результате активности фузимоторных нервов, возникает вопрос, обладает ли этот механизм достаточной мощностью, чтобы вызвать возбуждение мотонейронов через гамма-петлю. На фиг. 43 представлена основная схема этой петли и показаны некоторые методы ее исследования. Оставив пока в стороне ранние данные, доказывающие, что для тонического рефлекса на растяжение у децеребрированного животного необходима активность гамма-системы (см. гл. VII), мы обратимся к результатам, полученным с помощью внутриклеточного отведения в экс-



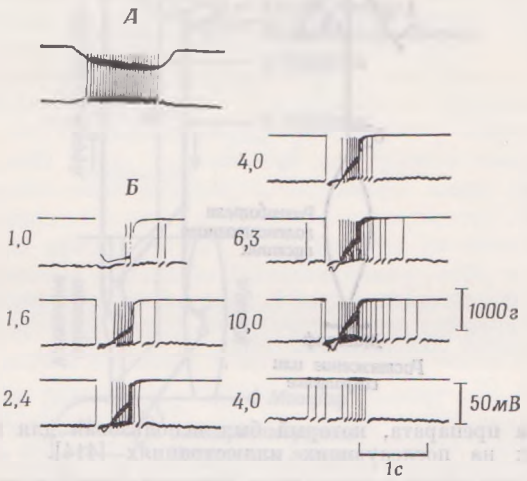
Фиг. 44. Схема препарата, который был использован для экспериментов, представленных на последующих иллюстрациях [414].

Вверху — поперечное сечение спинного мозга. Передний корешок разделен на два отрезка: центральный с электродами *1* для антидромного раздражения и периферический — с электродами *2* для активации мышц через альфа- и гамма-волокна. Электроды *3*, прикрепленные к нерву икроножной мышцы, служат для идентификации мотонейронов. Помечены электроды на n. tibialis и n. peronaeus (на схеме не показаны). Когда стимулировано лишь растяжение, в препарате выделяли вместе m. tibialis anterior и m. extensor digitorum longus, а также m. semitendinosus — отдельно. Соответствующие электроды здесь не показаны.

специальной ситуации [428], представленной на фиг. 44. Передние корешки L7 и S1 здесь перерезаны, с тем чтобы использовать центральный отрезок для антидромного раздражения (электроды *1*), а периферический — для одновременной ритмической стимуляции двигательных альфа- и гамма-волокон (электроды *2*). Центральный импульс служил только для облегчения поиска мотонейронов [278, 279]. Гамма-волокна активировались при большей силе ритмического раздражения, чем альфа-волокна.

Нейрон, ответы которого показаны на фиг. 45, принадлежит мышцам голеностопного сустава, так как он дает разряд при растяжении (запись *А*). Записи *Б* демонстрируют внутриклеточный эффект ритмического раздражения переднего корешка (500 имп/с (через электроды *2* на фиг. 44) при различной пороговой силе стимула. Здесь же записана изометрическая сократимость (при сокращении отклонение направлено вниз). Экстрасистолическое сокращение вызывает вначале небольшую тормозную

гиперполяризацию, которая наиболее заметна при силе раздражения 1,0 и отражает активацию сухожильных органов Гольджи возрастающим напряжением (ср. ниже). Плотность проекций сухожильных органов на данный мотонейрон (главным образом полисинаптических) настолько значительна, что импульсы с первичных окончаний не могут возбудить его, пока напряжение не начнет уменьшаться. Возбудительное действие возрастает



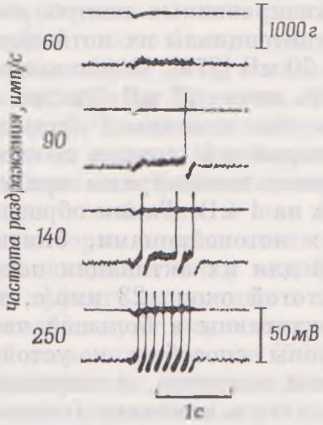
Фиг. 45. Внутриклеточные записи активности мотонейрона m. triceps surae, совмещенные с миограммой (см. фиг. 44) [428].

Кошка, пентобарбиталовый наркоз. Все записи сделаны при растяжении на 5 мм, кроме нижней справа, где мышца была отделена от миографа. *А* — ручное растяжение путем нажима на нить, соединяющую мышцу с миографом. *Б* — реакции при различной силе ритмического раздражения (указанной слева от записи) с частотой 500 имп/с.

до величины, приблизительно в 4 раза превышающей пороговую. Достижению порогового уровня, возможно, способствовали фузимоторные альфа-волокна. (В последней записи внизу справа отмечается некоторая нежелательная деполяризация.)

В опыте, представленном на фиг. 46, была произведена осторожная кураризация флакседилом с целью избирательного блокирования окончаний двигательных альфа-волокон (ср. гл. IV); это удается сделать лишь временно, так как в конце концов и гамма-окончания подвергаются блокаде. На определенной стадии кураризации, на которой и были получены данные записи, экстрафузальное сокращение бывает едва заметным, но некоторое возбуждение на мотонейроны через гамма-петлю все же наблюдается и обнаруживает характерную зависимость от частоты раздражения. Начальное торможение, обусловленное активацией сухожильных органов, которому способствует и некоторая разгрузка веретен, на этих записях отсутствует.

Во всех этих экспериментах с возбуждением мотонейронов через гамма-петлю трудно было вызвать значительный эффект при частотах раздражения менее 140 имп/с, а оптимум находился где-то между 250 и 500 имп/с; более высокие из величин этого диапазона встречались обычно в тех случаях, когда мог полностью проявиться противодействующий эффект напряжения. Как уже говорилось в предыдущих главах, ЯС-волокна хорошо реагируют



Блокада альфа-волокон флакседилом у децеребрированной кошки

...водили начальную дозу 1,5 мг/кг, после чего осторожно добавляли флаксе... наблюдая за исчезновением сокращений. Внутриклеточные записи активности ... triceps surae, совмещенные с миограммой (как на фиг. 45), при различ... стимуляции, указанной слева. Мембранный потенциал составлял 74 мВ, ... спайка 86 мВ; для активации мотонейрона через гамма-петлю тре... постоянным трансмембранным током силой 6 нА.

...ское раздражение при таких частотах, которые намного ... предельные частоты для их экстрафузальных партне... что указывают также ослабевающие экстрафузальные ... на фиг. 45. В конце предыдущей главы мы отмечали, ... хорошо известным свойством ЯС-волокон воспользова... и сотр. [87], Браун и сотр. [134] и другие исследователи, ... участие альфа-волокон в иннервации веретен.

...периментах с активацией мотонейронов через гамма- ... были возбуждаться и вторичные окончания. ... тех концевых аппаратов гамма-волокон, от которых ... разряд вторичных окончаний, еще не настолько хорошо ... можно было оценить степень их возможного влия... ...нейроны. Как мы увидим позже, в разгибателях, ... проводились опыты с активацией через гамма-петлю, ... вторичных окончаний оказывался, как правило, тормозя... ...к двум упомянутым выше противодействующим

факторам (активации сухожильных органов и разгрузке веретен) добавлялся еще третий. Таким образом, для преодоления всех этих препятствий возбуждающая цепь, проходящая через петлю, должна быть весьма мощной, как это было в опыте, представленном на фиг. 45. Можно примерно подсчитать степень деполяризации, которую должна произвести активация этой цепи, для того чтобы был достигнут порог возбуждения. Опыты проводились на животных, наркотизированных пентобарбиталом, а это означает, что мембранные потенциалы их мотонейронов были довольно высокими — порядка 70 мВ [279]. Порог для одиночного импульса должен был составлять около 10 мВ (Экклс), а для ритмического разряда требовалась бы несколько большая деполяризация. Из исследований, которые мы опишем позже (гл. VI), известно, что крупные поясничные мотонейроны при сходных обстоятельствах дают 2,28 имп/с на 1 мВ. Таким образом, у ненаркотизированного животного с мотонейронами, близкими к пороговому уровню, необходимый для их активации потенциал 10 мВ возбудил бы разряд с частотой около 23 имп/с, так как мембранные потенциалы строго аддитивны в большей части того диапазона, в котором мотонейроны способны к устойчивой импульсации (гл. VI). Это пороговая величина, и активация через петлю действительно создавала такую величину (около 11 мВ) при слабом раздражении передних корешков, прежде чем более сильные стимулы активировали этим путем мотонейрон [428]. Пороговую частоту 23 имп/с следует сравнить с частотами разряда мотонейронов m. soleus у децеребрированного животного (фиг. 40).

Произведенные недавно измерения, которые были описаны выше, подтверждают первоначальный вывод Элдреда и сотр. [319] о том, что ритмически импульсирующие тонические мотонейроны могут подвергаться непрямой активации через гамма-петлю. Эта петля обладает достаточной мощностью, и с «биокибернетической» точки зрения такое ее использование кажется целесообразным. Источник силы, управляемый альфа-мотонейронами, т. е. экстрафузальная мускулатура, извлекает при этом всю возможную пользу из датчика длины, чувствительность которого, как мы видели, может регулироваться различными способами, а конечный результат этих регулировок поступает в виде аутогенной афферентации обратно на мотонейроны (и в некоторые высшие центры).

2. ВТОРИЧНЫЕ ОКОНЧАНИЯ

Данные о влиянии растяжения вторичных окончаний на мотонейроны весьма скудны, что объясняется просто доминирующим положением первичных окончаний. Когда вторичные окончания еще не были идентифицированы, Ллойд [685, 687] и Брок, Экклс и Ролл [121] с помощью моносинаптического испытания в опытах

на кошках показали, что афференты группы II полисинаптически возбуждают мотонейроны сгибателей и тормозят мотонейроны разгибателей, а Гранит [406] установил, что если путем сдавливания блокировать у кошки толстые афферентные волокна от разгибателей, то возбуждающий эффект растяжения сменяется тормозным. Несколько позже Хант [539] показал, что афференты группы II, действие которых было описано Ллойдом, принадлежат вторичным окончаниям веретен. С этим действием связан сгибательный рефлекс, который позже был основательно изучен Лундбергом и его сотрудниками [303, 517], исследовавшими не только мышечные, но и иные афференты. Наконец, Лапорт и Бессу [647], блокировав волокна группы I, путем моносинаптического испытания показали, что волокна группы II действительно приспособлены для участия в сгибательном рефлексе, так как они тормозят разгибатели и возбуждают сгибатели. У нас нет оснований сомневаться в этих данных, которые хорошо согласуются между собой, и поэтому мы должны заключить, что у кошки вторичные окончания противодействуют эффекту первичных в мотонейронах разгибателей конечности и содействуют ему в мотонейронах сгибателей. Пока имеются только косвенные данные [728] о возможном возбуждающем действии вторичных окончаний на нейроны разгибателей; эти данные будут рассмотрены в гл. XII.

Сухожильные органы Гольджи

В функциональном отношении сухожильные органы соответствуют «В-рецепторам» Мэтьюза [719], которые этот автор считывал как датчики напряжения, пассивного или активного. Он нашел также, что они чувствительны к скорости увеличения напряжения, т. е. обладают динамической фазой. Все его выводы также были подтверждены работами, которые будут рассмотрены ниже. Видимые исключения, вероятно, зависят от особых анатомических обстоятельств в сочетании с несколько «нефизиологическими» способами увеличения растягивающей нагрузки, к которым приходится прибегать экспериментаторам (см. ниже). Типичная запись реакции сухожильного органа была приведена на фиг. 20.

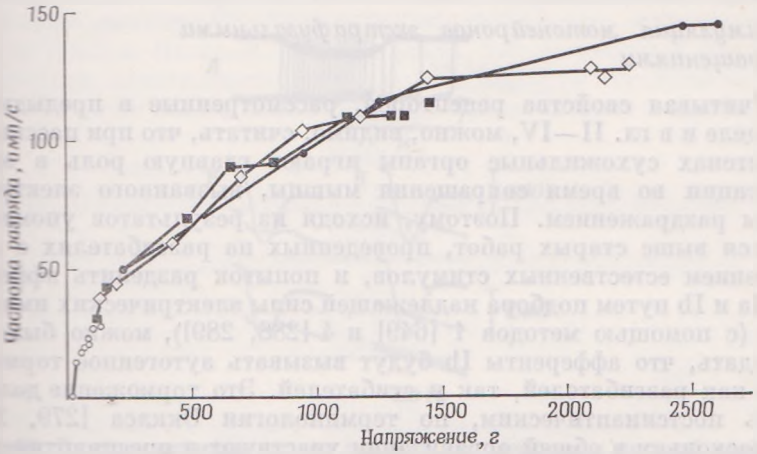
Гранит и другие исследователи [406, 446, 472, 538] с помощью описанных выше методов 2 и 3 продемонстрировали тормозящее влияние напряжения на мотонейроны разгибателей и объяснили это активацией сухожильных органов. Только в 1964—1967 годах было проведено систематическое сравнение действия пассивного и активного (обусловленного сокращением) напряжения на импульсацию этих органов ([563] и дальнейшее исследование — [16]), что позволило объяснить более сильный тормозный эффект второго из этих стимулов. Например, у децеребрированных

животных влияние растяжения на мотонейроны разгибателей при моносинаптическом испытании *в среднем* оказывалось скорее возбуждающим, однако добавление некоторого активного напряжения превращало его в явно тормозное [472]. Это означало, что преимущественно возбуждающее действие первичных окончаний преодолевалось в результате мобилизации сухожильных органов. Мак-Кауч и сотр. [704] нашли, что электрическое раздражение сухожилия m. crureus тормозит коленный рефлекс. Обзор ранних исследований сделан в книге Гранита [408].

В связи с этим действие сухожильных органов лучше всего будет описать в следующем разделе, касающемся эффектов напряжения мышцы. Чувствительность этих рецепторов к растяжению оказалась различной в зависимости от того, какой мышце они принадлежат. Янсен и Рудьорд [563] нашли, что в m. soleus они имеют более низкие пороги для одиночного сокращения, чем для пассивного растяжения, а некоторые рецепторы вовсе неспособны отвечать на чисто пассивное растягивание мышцы. Такие рецепторы, как выяснилось, находятся в проксимальной части мышцы, и авторы объясняют их ареактивность тем, что благодаря анатомическим особенностям векторы силы при растяжении «обходят» их; Хаук и Хеннеман [528] впоследствии подтвердили это, активируя такого рода сухожильные органы (также в m. soleus) путем раздражения отпрепарированных альфа-волокон в передних корешках. Альнаэс [16], проводивший сравнительные исследования на m. soleus и m. tibialis anterior, нашел во второй из этих мышц очень мало сухожильных органов, не отвечающих на растяжение. Большинство их одинаково реагировало и на растяжение и на сокращение (фиг. 47). Поэтому нет оснований отказываться от первоначального представления о том, что сухожильные органы при всех обстоятельствах служат датчиками напряжения; только стимуляция их не всегда бывает одинаково адекватной (в зависимости от экспериментальных методик, применяемых при работе с различными мышцами). У сгибателей голеностопного сустава сухожильные органы фактически реагируют на активное сокращение даже тогда, когда до сокращения мышцы были полностью расслаблены [451]. Ясно, что для сухожильных органов m. soleus пассивное растяжение мышцы в физиологических пределах не может быть эффективным стимулом: оно всегда создает лишь очень слабое напряжение, а тем более — в этой весьма податливой мышце. Однако в m. tibialis anterior эти органы активируются и при пассивном растяжении.

Можно было бы подумать, что для возбуждения сухожильных органов необходима стимуляция отдельных двигательных единиц; между тем по крайней мере в m. soleus не все мышечные волокна, передающие напряжение на тот или иной сухожильный орган (т. е. не все мышечные волокна одной «сухожильной единицы»),

принадлежат к одной двигательной единице. Хаук и Хеннеман [528] нашли, что в каждой «сухожильной единице» представлены от 4 до 15 двигательных единиц, каждая из которых представлена волокнами, составляющими, конечно, лишь очень малую долю всех ее волокон (ср. выше, гл. I и II). Вследствие этого при растяжении, а иногда и при сокращении [528] почти неизбежно



Графики зависимости стационарной частоты разряда от напряжения для сухожильного органа Гольджи при различной степени пассивного растяжения (светлые кружки) и во время изометрических тетанусов при трех различных уровнях начального растяжения (без начальной нагрузки — светлые квадратики, начальная нагрузка 75 г — черные квадратики, 145 г — черные кружки) [16].

асимметричное распределение нагрузки. До сих пор экспериментаторы исследовали лишь средний эффект растяжения или сокращения, но вполне возможно, что в рефлекторных или произвольных двигательных актах организм целесообразно использует сухожильные органы при различных комбинациях медленных и быстрых единиц с быстрыми — каким-то способом, пока еще непонятным для нашего понимания.

Чувствительность к скорости позволяет сухожильным органам оптимально реагировать на быстрое растяжение и, конечно, на последующую фазу тетанического сокращения. По данным Альнаэса [16], динамические свойства гораздо более выражены в сухожильных органов m. tibialis anterior, чем m. soleus, однако при одном и том же уровне напряжения частоты импульсации всегда выше, когда оно возрастает, чем тогда, когда оно «неизменным» [16]. В своих экспериментах Альнаэс применял также синусоидальное растяжение, и при таком способе

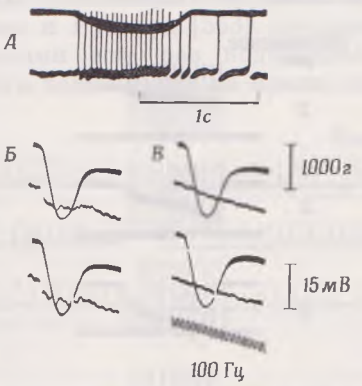
стимуляции диапазон изменений динамических реакций в m. soleus и m. tibialis anterior оказался одинаковым. По общему мнению Альнаэса, Хаука и Хеннемана, динамическая чувствительность сухожильных органов является их внутренним свойством, не зависящим от вязко-упругих взаимодействий. (О передаточных функциях этих рецепторов см. [16, 528].)

Стимуляция мотонейронов экстрафузальными сокращениями

Учитывая свойства рецепторов, рассмотренные в предыдущем разделе и в гл. II—IV, можно, видимо, считать, что при пассивных веретенах сухожильные органы играют главную роль в афферентации во время сокращения мышцы, вызванного электрическим раздражением. Поэтому, исходя из результатов упоминавшихся выше старых работ, проведенных на разгибателях с применением естественных стимулов, и попыток разделить афференты Ia и Ib путем подбора надлежащей силы электрических импульсов (с помощью методов 1 [649] и 4 [288, 289]), можно было бы ожидать, что афференты Ib будут вызывать аутогенное торможение как разгибателей, так и сгибателей. Это торможение должно быть постсинаптическим, по терминологии Экклса [279, 281]. и, поскольку в общей организации участвуют и пресинаптические разновидности торможения, здесь возникает проблема, которую нам лучше будет рассмотреть в связи с общими аспектами регулирования активности мотонейронов (гл. VI). Нас интересует в основном действие естественных раздражителей, и ниже будет показано, что сокращение мышцы действительно вызывает аутогенное постсинаптическое торможение как разгибателей, так и сгибателей, хотя и с некоторыми интересными различиями. Экклс и сотр. [288, 289], применяя электрическое раздражение, обнаружили значительное число сгибательных мотонейронов, в которых афференты Ib вызывали возбудительные постсинаптические потенциалы; однако этот результат не удалось подтвердить при сочетании внутриклеточного отведения с «естественным» раздражителем — сокращением мышцы [451]. Это расхождение могло бы объясняться тем, что при естественных стимулах тормозные синапсы берут верх над возбудительными, или — более вероятно — тем, что при искусственном разделении афферентов Ia и Ib в группе Ib оказывается примесь афферентов веретен (из группы II); на последнюю возможность указывают данные Лапорта и Бессу [646], упомянутые выше. Результаты Лапорта и Ллойда [649] говорят в пользу того, что разряды сухожильных органов вызывают общее аутогенное торможение. Экклс и сотр. [288, 289], применив свой метод раздражения афферентов электрическими импульсами различной силы, нашли, что эти истинные тормозные

эффекты, видимо, являются полисинаптическими (главным образом трисинаптическими) и охватывают целые группы мышц-разгибателей. Лапорт и Ллойд считали их дисинаптическими.

На фиг. 48 приведены записи, демонстрирующие полисинаптическую природу тормозящего действия сухожильных органов при сокращении мышцы. Это внутриклеточные записи ответов одного из мотонейронов разгибателя голеностопного сустава



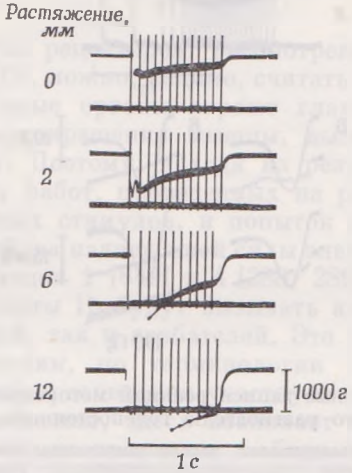
Фиг. 48. Внутриклеточные записи реакций мотонейрона с высотой спайков 40 мВ, принадлежащего разгибателю голеностопного сустава кошки [414].

А — реакция на ручное растягивание, зарегистрированное миографом (в верхней части записи). Б — сокращение при стимуляции периферического участка перерезанного переднего корешка (повторено дважды). Обратите внимание на гиперполяризацию, вызванную сокращением. В — тот же опыт, повторенный тотчас после прекращения инъекции Cl^-, осуществлявшейся в течение 8 с путем пропускания тока силой 40 нА через кончик внутриклеточного микроэлектрода, заполненного KCl.

Они показывают, во-первых, что данный нейрон дает разряд при растяжении икроножной мышцы и, следовательно, принадлежит именно ей (запись *А*); во-вторых, что одиночное сокращение этой мышцы создает впадину тормозной гиперполяризации, совпадающую с фазой роста напряжения (запись *Б*), и, в-третьих, что инъекция ионов хлора через кончик микроэлектрода (или гиперполяризация) снимает тормозную реакцию или превращается в свою противоположность — деполяризацию (запись *В*). Это и есть тот критерий, который был введен Кумбсом [214] и который позволяет отличить истинное постсинаптическое торможение от снятия облегчения. На фиг. 49 показано тормозящее влияние сухожильных органов на разряд мотонейрона, стимулируемый активностью веретен икроножной мышцы. В данном случае веретена активировали с периферического участка перерезанного переднего корешка (через гамма-волокна) и регистрировали ответ мотонейрона внутриклеточным электродом, как и в опыте, представленном на фиг. 44 [428]. На фиг. 49 степень

растяжения мышцы возрастает от верхней записи к нижней; при этом увеличивается сила изометрических сокращений, и в конце концов напряжение достигает такого уровня, что замедляет импульсацию нейрона.

Короче говоря, подобно тому как растяжение через посредство первичных окончаний порождает силу, противодействующую растяжению, так напряжение через сухожильные органы вызывает реакцию, ослабляющую напряжение. Характер этих двух

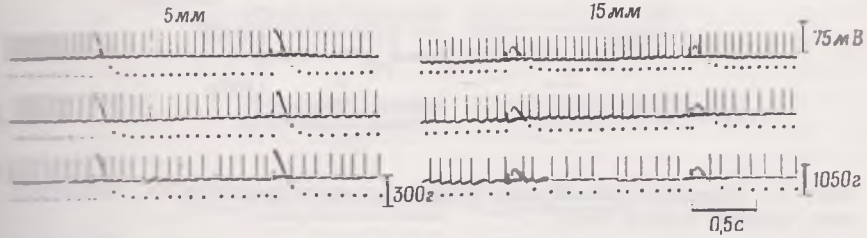


Фиг. 49. Внутриклеточные записи реакций мотонейрона m. triceps sura[e], совмещенные с изометрическими миограммами (вверху), при раздражении переднего корешка электродами 2 (см. фиг. 46) с частотой 250 имп/с (кошка, пентобарбиталовый наркоз; усилитель переменного тока) [428].

механизмов отрицательной обратной связи ясно показывает, что веретена служат измерителями длины, а сухожильные органы — измерителями напряжения. Кроме того, разгибатели, как мы уже видели, обладают тормозным механизмом, чувствительным к длине, который связан с реакцией вторичных окончаний. Действие обоих тормозных механизмов является факультативным: оно зависит от «настройки» вставочных нейронов [304, 567, 698]. В отличие от этого моносинаптическое возбуждающее действие первичных окончаний всегда доходит до мотонейронов, но эффект его, конечно, будет зависеть от собственной «настройки» последних.

Рассмотрим также свойства «измерителей длины» во время сокращения мышцы. Пауза в разряде пассивных веретен при сокращении совпадает с возрастанием аутогенного торможения со стороны сухожильных органов и вместе с возвратным торможением (если данный мотонейрон обладает этим механизмом

гл. VI) противодействует возбуждению мотонейрона, повышая его мембранный потенциал. К этим процессам присоединяется еще следовая гиперполяризация (гл. VI), вызывающая такой же эффект. В результате при внезапных сокращениях появляются «периоды молчания» в альфа-разряде [511, 512] (фиг. 50). Когда была открыта пауза первичных окончаний [719], она уже на раннем этапе привлекла внимание как возможная причина «периода молчания» (см. стр. 68), и позже эту связь вновь подчеркнули Мертон [742] и Янсен и Рудьорд [563]. Эксперименты с внутриклеточными электродами еще раз подтвердили существование истинного аутогенного торможения во время «периода молчания»



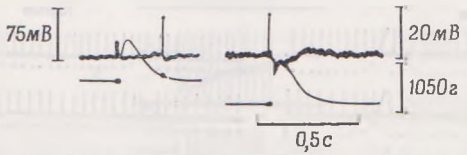
Фиг. 50. Импульсация мотонейрона m. triceps surae кошки [429].

Высота скачков около 70 мВ (без деполяризующего тока). Разряд мотонейрона поддерживался пропусканием тока силой около 10 нА через кончик внутриклеточного микроэлектрода; частота его в ряду *A* — *B* постепенно уменьшается. Мышцу держали растянутой на 5 или на 15 мм; активное напряжение зарегистрировано на каждой записи внизу (обратите внимание на разную чувствительность миографа в этих двух случаях). Двойные электрические импульсы, приложенные к периферическому участку перерезанного переднего корешка L7, вызывают одиночные мышечные сокращения, а афферентные нервные импульсы от мышцы приходят по интактным задним корешкам и вызывают периоды молчания в разряде мотонейрона.

Относительное значение паузы веретен и тормозного действия сухожильных органов зависит от способа активации мотонейрона: если его активируют в основном первичные окончания, причиной паузы в его разряде будет главным образом прекращение импульсации веретен и соответственно мембранный потенциал клетки будет повышаться в результате снятия облегчения; если же возбуждение мотонейрона имеет иной источник и мышца несколько укорочена, то аналогичное повышение мембранного потенциала будет в основном вызвано аутогенным торможением с сухожильных органов. Однако первичные окончания при фузимоторной активации способны заполнять паузу в своем разряде во время изометрического сокращения [540, 656], и для движений, совершаемых в нормальном диапазоне скоростей, часто характерна одновременная активация альфа- и гамма-мотонейронов (гл. VII). В этих условиях трудно предсказать, каков будет в том или ином случае баланс между спинальными механизмами, находящимися под контролем рецепторов длины и рецепторов напряжения.

В общем плане «период молчания» можно рассматривать как указание на то, что включены «тормоза», предотвращающие чрезмерное развитие быстрого сокращения.

Возвращаясь к фиг. 20, где представлена реакция первичных окончаний веретена на сокращение мышцы, мы видим, что в момент расслабления паузу прерывает вспышка импульсов. Как видно из фиг. 51, этому соответствует снижение мембранного потенциала (отклонение вверх), которое указывает на временное облегчение и служит как бы автоматическим «часовым механизмом», определяющим, когда должен закончиться собственно «период молчания». Ясно, что, поскольку это время определяется импульсами



Фиг. 51. Реакции мотонейрона, принадлежащего разгибателю голеностопного сустава кошки [429].

Вверху — внутриклеточная запись, внизу — запись напряжения мышцы. Мышца растянута на 10 мм. Слева — нейрон, инактивированный пропусканием трансмембранного тока (записано при малом усилении). Одиночное сокращение мышцы при раздражении периферического отрезка переднего корешка (см. фиг. 44) вызывает реакцию в виде начального спайка, который всегда появляется примерно в одно и то же время (относительно фазы расслабления). Справа — запись, сделанная позднее, когда реактивность мотонейрона уже восстановилась. Теперь можно видеть начальный спайк и гиперполяризацию, за которой следует кратковременная деполяризация (как на фиг. 48). Здесь при большем усилении, эти события видны яснее.

с первичных окончаний в момент расслабления, длительность «периода молчания» при одиночном сокращении служит приближенной мерой длительности сокращения мышцы, которой принадлежит веретено; некоторое влияние на «период молчания» оказывает только уровень возбудимости реагирующих мотонейронов. Это временное повышение возбудимости, сигнализирующее о том, что сокращение сменяется расслаблением, хорошо известно из литературы о коленном рефлексе [236, 256]; у возбужденных животных оно иногда проявляется на миограмме зубцом, получившим название «миотатического придатка» [55].

Одиночное или тетаническое сокращение часто инициирует вспышкой высокочастотной активности первичных окончаний. Ее происхождение мы обсуждали в гл. IV («возвратный отток» и альфа-иннервация). Карли и сотр. [173] нашли, что при этом как первичные, так и вторичные окончания активируются быстрыми фузиморными волокнами (при раздражении ядра Дейтерса). Хант [539] в опытах с прямой стимуляцией наблюдал «ранний разряд», состоявший главным образом из импульсов первичных окончаний. При сокращении мышцы имеет место соответствие

кратковременное облегчение активации мотонейронов [406], несомненно обусловленное ранними импульсами с этих рецепторов. Возможно, что эта высокочастотная вспышка служит своего рода «запальным» механизмом для веретен, мотонейронов и мышц, приводящим их в состояние готовности. В местах синаптических



Фиг. 52. Разряд мотонейрона мышц заднего ложа бедра у кошки [451].

Длительная ритмическая импульсация была вызвана пропусканием деполяризующего тока через кончик внутриклеточного микроэлектрода. Сгибатели голеностопного сустава были освобожденно расслаблены (*А*, *Б*), натянуты без удлинения (*В*, *Г*) или растянуты на 5 мм (*Д*, *Е*) и на 10 мм (*Ж*, *З*). На каждой записи внизу зарегистрировано активное напряжение мышцы, возникавшее при раздражении периферического участка перерезанного переднего корешка тремя электрическими импульсами (слева — более слабыми, справа — более сильными).

сокращений она могла бы оказывать такое действие, создавая постоянную потенциацию.

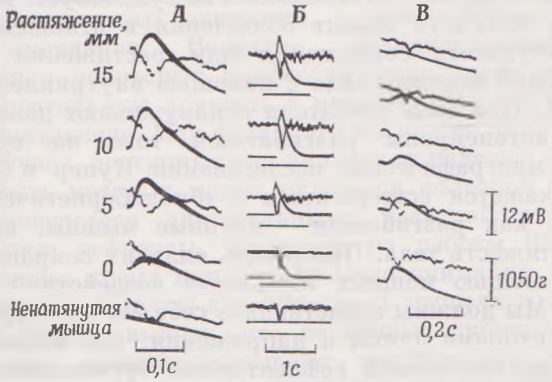
Когда сокращение сгибателей вызывали с передних корешков [451], тормозное действие сухожильных органов заметно сказывалось при низких уровнях напряжения (фиг. 52). Это согласуется с данными о высокой чувствительности сухожильных рецепторов сгибателей при сходных условиях [16, 451]. Когда напряжение увеличивали, растягивая мышцу, «период молчания» при сокращении заполнялся импульсами. Как показали Грин и Келлерт [451], пауза веретен в сгибателях также заполняется. Так как в сгибателях и первичные, и вторичные окончания оказывают на мотонейроны собственной мышцы возбуждающее действие, их активация при растяжении успешно противодействует тормозному эффекту с сухожильных органов. Этот эффект, по данным Грина и Келлерта, представляет собой истинное постсинаптическое торможение (как и в мотонейронах разгибателей, что было показано с помощью хлоридного теста).

Выше было показано (гл. III, фиг. 27), что при расслаблении мышцы вторичные окончания обычно тотчас же возвращаются к тому уровню импульсации, который определяется длиной мышцы в данном опыте, тогда как у первичных наблюдается более постепенный переход — иногда даже их пауза заходит далеко в область расслабления, возобновляясь после короткой вспышки импульсов в начале спада напряжения мышцы. Таким образом, если сокращающаяся мышца несколько растянута, имеется возможность наблюдать действие вторичных окончаний на мотонейроны в условиях относительной изоляции от эффектов первичных окончаний и сухожильных органов. Бианкони и сотр. [95, 96] исследовали эту возможность методом моносинаптического испытания и нашли, что в опытах с разгибателями действительно можно было обнаружить «запаздывающее торможение», которое начиналось в период расслабления и продолжалось еще некоторое время; общая длительность его составляла около 120 мс (ср. также [406]). В экспериментах со сгибателями коленного сустава, вторичные окончания которых оказывают возбуждающее действие, этой фазы не было. Таким образом, полученные результаты согласуются с упомянутым выше общим представлением о том, что вторичные окончания влияют на мотонейроны собственной мышцы по «сгибательному типу», т. е. в разгибателях обладают тормозным действием, а в сгибателях — возбуждающим.

«Запаздывающее торможение» во время расслабления разгибателей и в последующий период было зарегистрировано в ряде мотонейронов также и методом внутриклеточного отведения. Примером служат записи на фиг. 53, *А* и *Б*, сделанные с двумя различными скоростями. В этих опытах раздражали перерезанные передние корешки. При более сильном растяжении (верхние записи на фиг. 53, *А*) вначале возникает большой постсинаптический потенциал, частично обусловленный истинной гиперполяризацией, а частично — снятием облегчения; этот потенциал совпадает с сокращением (нижняя линия). Затем следуют мелкие волны гиперполяризующего активационного шума от тормозных синапсов (ср. гл. VI). Эти эффекты вторичных окончаний при расслаблении — пока единственные результаты их активации, которые удалось непосредственно выявить при естественных стимулах. Факты, указывающие на возбудительный эффект, хотя их и можно объяснить переключением с помощью вставочных нейронов [728], все еще требуют подтверждения. На фиг. 53, *Б* приведены записи, полученные в том же эксперименте при нерастянутой мышце. Они показывают влияние возрастающей силы раздражения: при большем напряжении сокращающейся мышцы впадина тормозной гиперполяризации увеличивается.

Может показаться странным, что вторичные окончания воздействуют на мотонейроны сгибателей и разгибателей различным

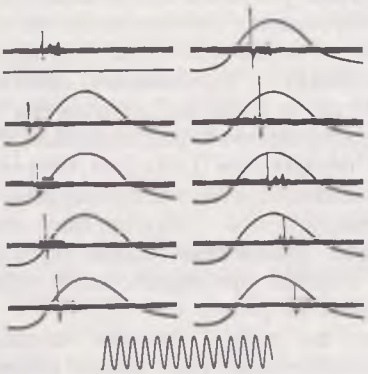
образом, однако известны и другие проявления асимметрии в системе мышц задней конечности. Как видно из фиг. 54 (резуль-



Фиг. 53. Реакции мотонейрона с высотой спайков 68 мВ, принадлежащего сгибателю голеностопного сустава кошки, на раздражение периферического участка перерезанного переднего корешка L7 [429].

А — раздражение тремя электрическими импульсами (частота 330 имп/с) с силой, пороговой для полного сокращения (ср. фиг. 44), при различной степени растяжения мышцы; *Б* — то же, запись на малой скорости; *В* — влияние силы раздражителя при стимуляции одиночным импульсом и нулевом растяжении.

моносинаптического испытания), сухожильный орган Гольджи наряду с аутогенным тормозным действием при сокращении



Фиг. 54. Реципрокный возбудительный эффект с сухожильного органа децеребрированной спинальной кошки [407].

К периферическому переднему корешку приложены 4 сверхмаксимальных стимула, вызывающие сокращение m. gastrocnemius (разгибателя). Зарегистрирован моносинаптический ответ с глубокого малоберцового нерва (к сгибателям), отведенный от периферического корешка L7. Верхняя запись слева — моносинаптический контроль. Отметка времени 100 Гц.

сгибателя голеностопного сустава оказывает реципрокное возбуждающее действие на мотонейроны сгибателей; сам по себе

этот эффект давно известен [256], но связь его с определенными рецепторами установлена лишь в 1952 году [407]. Аналогичного рефлекторного эффекта со сгибателей не существует. Как правило, невозможно получить эффект облегчения в отношении разгибателей в результате сокращения или растяжения сгибателей; позже это было подтверждено с помощью внутриклеточных электродов [289]. При этом сгибатели обнаруживают даже тенденцию тормозить мотонейроны разгибателей того же сустава [407] (см. также миографические исследования Купер и Крида [211, 212]). Это кажется естественным с «биокибернетической» точки зрения, так как разгибатели — крупные мышцы, которые поддерживают тяжесть тела. Преодолеть силу их сокращений можно только с помощью мощных тормозных воздействий со стороны сгибателей. Мы должны представлять себе все эти эффекты, вызываемые рецепторами длины и напряжения, как компоненты примитивной спинномозговой рефлекторной организации, обслуживающей стояние и ходьбу. Гранит [408] описывал их роль следующим образом:

«Мощные разгибательные мышцы поддерживают вес тела. тогда как сокращением менее развитых сгибателей начинается шаг, когда нога отрывается от земли. Сокращение сгибателей немедленно реципрокно тормозит разгибатели, и этот процесс. как мы видели, начинается благодаря деятельности мышечных веретен сгибателя. Вскоре, однако, это начальное тормозное влияние на разгибатели уступает место мощному рефлексу на растяжение, который обусловлен активностью их собственных веретен (ЯС-окончаний), когда поднятие ноги, сопровождающееся сгибанием в колене, приводит к растяжению разгибателей. Они рефлекторно сокращаются, и нога выбрасывается вперед. Чрезмерное выбрасывание предотвращается растяжением (во время сокращения) сухожильных рецепторов Гольджи, которые затормаживают сокращение разгибателей и в то же время способствуют фиксации ноги, вызывая реципрокное сокращение сгибателей». Таким образом, при ходьбе различные виды рецепторов растяжения работают в тесном, хорошо организованном взаимодействии, которое мы подробнее рассмотрим в гл. XI.

Сказанное выше не дает, конечно, полного представления о возможных воздействиях трех видов рецепторов растяжения на спинальном уровне, ни об управлении мышцами при ходьбе. Описанные в настоящее время чрезвычайно сложные механизмы с их фузимоторными и (или) интернейронными регуляторами должны обладать способностью к осуществлению самых разнообразных видов тонкой автоматической адаптации. Некоторые примеры будут приведены позже, при рассмотрении дыхательных движений (гл. VIII) и децеребрационной ригидности (гл. VII, X и XII). Если учесть хотя бы то, что и первичные окончания

и сухожильные органы работают по принципу отрицательной обратной связи, легко понять, что взаимодействие между сигналами о длине и напряжении создает многообразные возможности регуляции произвольных движений, а также первичных и вторичных автоматизмов. Вероятно, цивилизованный человек (за исключением некоторых профессий) использует свою потенциальную двигательную ловкость в меньшей степени, чем многие другие млекопитающие. Как физиологи мы можем лишь подобрать несколько случаев, доступных для анализа, в надежде обнаружить принципы, часть которых может оказаться полезной для клинициста, занимающегося двигательными расстройствами.

Перекрестные рефлексы, известные из работы Шеррингтона [1906], в последнее время привлекали мало внимания. Перл [783, 784] исследовал их с целью выяснить роль мышечных афферентов и пришел к общему выводу, что первичные окончания веретен и сухожильные органы оказывают реципрокное воздействие на соответствующие контралатеральные мышцы. Это наводит на мысль об их возможной функциональной роли в акте ходьбы. Менее определенны данные Перла о действии вторичных окончаний на симметричные мышцы другой стороны. Пользуясь методом 2, он обнаружил [783] перекрестное торможение со вторичных окончаний сгибателей, но не наблюдал никакого перекрестного эффекта со вторичных окончаний разгибателей. Биргитта Холмквист-Боземарк [102, 514] изучала перекрестные рефлексы методом внутриклеточного отведения. Хорошо известный перекрестный разгибательный рефлекс имеет сильно выраженную фузиморную составляющую. О пресинаптическом торможении см. гл. VI.

Лапорт и сотр. [648] исследовали влияние мышечных афферентов на кровяное давление и нашли, что волокна группы II при высоких частотах раздражения лишь слегка повышают его, а волокна группы III при тех же условиях дают явный гипертензивный эффект. Влияния волокон группы I на кровяное давление обнаружено не было. При низких частотах стимуляции авторы отмечают снижение давления. Раздражение безмякотных волокон приводит к выраженному повышению давления. Волокна группы III, согласно Пейнталу [774], чувствительны к давлению и болевым стимулам, а очень немногие из них — к растяжению; высокий порог реакции на сдавливание и на инъекцию NaCl дает основание предполагать, что многие из них принадлежат болевым рецепторам типа тех, которые обычно называют «свободными нервными окончаниями» и считают ответственными за ноцицептивные рефлексы. Значительный интерес в связи с этим представляет недавняя работа Стейси [906], изучавшего свободные нервные окончания в скелетных мышцах кошки.

ГЛАВА VI

ОРГАНИЗОВАННЫЕ РАЗРЯДЫ МОТОНЕЙРОНОВ

ВОЗБУДИМОСТЬ

Вряд ли нужно еще раз делать обзор фундаментальных исследований Экклса и его сотрудников [278, 279, 281], изучавших процессы возбуждения и торможения в мотонейронах с помощью внутриклеточных электродов. Основные сведения, необходимые для понимания этой главы, можно найти в ряде учебников. Кроме того, аспект рассмотрения здесь будет несколько необычным: нас будут интересовать в первую очередь механизмы, регулирующие частоту импульсов, а не биофизика возбуждения, хотя мы и будем исследовать возбудимость.

Факторы организации

В начальный период изучения мотонейрона с помощью внутриклеточных электродов нельзя было, вероятно, обойтись без упрощенной модели, в которой клетка рассматривалась как сферическое тело, содержащее электролиты и ограниченное мембраной: нужно было определить физические свойства этой мембраны при возбуждении и торможении. На этой основе были развиты соображения относительно синаптических токов. Обширные разветвления дендритов (фиг. 55), прекрасно изображенные на рисунках Кахала [821], не принимались во внимание. Однако было известно (см., например, [1005]), что дендриты покрыты синаптическими пуговками. На фиг. 56 представлены в виде полярной диаграммы разветвления дендритов одного мотонейрона из пояснично-крестцового отдела спинного мозга кошки [12].

Из факторов организации первой была открыта зона с низким порогом возбуждения импульсов [41], существование которой

искоре подтвердили другие авторы [201, 202, 368, 707, 758]. Это начальный сегмент, или IS-зона Экклса [279], генерирующая «А-спайк» Фуортеса и сотр. [368]. Описанную ниже алгебраическую суммацию частот разряда вряд ли можно понять, не опираясь на представление о некой зоне генерации импульсов. Некоторые авторы нашли (у жабы [42] и у кошки [519, 863]), что эта зона обладает известной способностью к аккомодации, которую

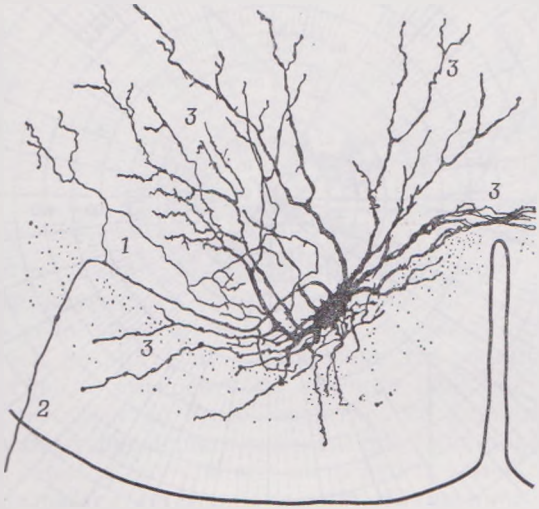


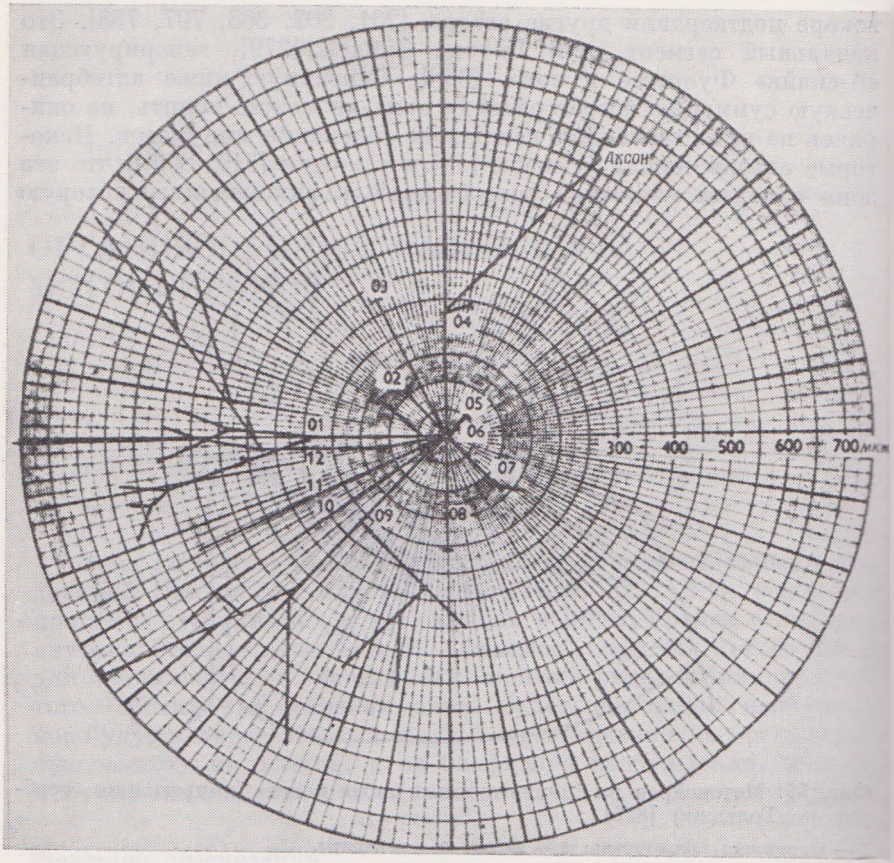
Рис. 35. Мотонейрон из спинного мозга плода кошки (импрегнация серебром по Гольджи) [822].

1 — возвратная коллатераль; 2 — аксон; 3 — дендриты.

нельзя обнаружить в остальных частях мотонейрона [362]. Вопрос об аккомодации критически рассмотрен в статье Гранита и сотр. [824]. Однако для нас важнее сейчас не «аккомодация», а менее сложные особенности начальных изменений в импульсном разряде мотонейрона (см. ниже).

Большое число гистологических работ (краткий обзор их дает Экклс [281]) посвящено описанию синапсов и их распределения. В табл. 5, взятой у Терцуоло и Ллинаса [935], приведены данные о плотности расположения синапсов, полученные Грином и Вином [452].

В модели мотонейрона, построенной на основе данных Айткена и Бриджера [12] (с отношением поверхностей дендритов и сомы 10 : 1), предполагается, что на соме и на ближайших участках дендритов в пределах 100 мкм от сомы находится около 20% всех синапсов, но «больше 50% всех входных синапсов приходится



Фиг. 56. Полярная диаграмма разветвления дендритов [12].

Центральной точкой представлена поверхность перикариона; главные ветви дендритов обозначены цифрами (*01—12*).

на участки дендритов, удаленные от сомы более чем на 300 мкм ([935], стр. 375) и имеющие диаметр менее 3 мкм. Таким образом, большая часть рецептивной зоны типичного мотонейрона лежит вне той области (сома), в которой располагается кончик внутриклеточного электрода.

Поучительной живой моделью этой ситуации, очень удобной для исследования, может служить рецептор растяжения речного рака, структуру которого выяснил Александрович [14, 15]. Куффлер [622], основываясь на работе Эйсагирре и Куффлера [343], показал, что генераторный потенциал возникает здесь в результате деформации дендритов, обвивающихся вокруг мышечных

Таблица 5

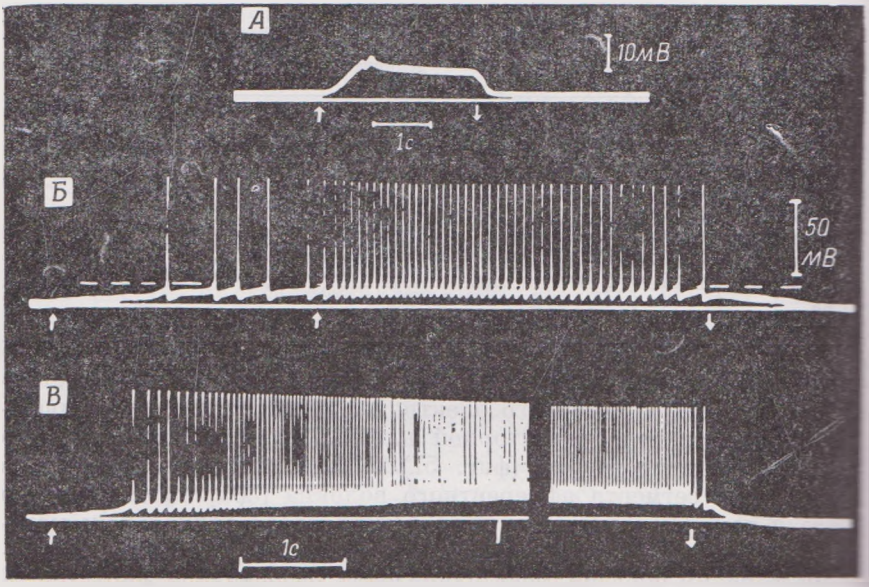
ПЛОТНОСТЬ РАСПОЛОЖЕНИЯ СИНАПТИЧЕСКИХ ОКОНЧАНИЙ НА ТЕЛЕ И ДЕНДРИТАХ СПИНАЛЬНЫХ МОТОНЕЙРОНОВ КОШКИ [935]

	Тело	Дендриты, отходящие от тела	Продольные сечения дендритов	Дендриты толщиной 3 мкм и более	Дендриты толщиной 2...3 мкм	Дендриты толщиной 1...2 мкм
Доля мембраны, покрытая синаптическими окончаниями, %	49,1	48,2	44,6	46,5	43,8	32,3
Стандартное отклонение	9,1	7,1	17,7	9,7	11,4	16,3
Стандартная ошибка	2,8	3,6	4,4	3,2	2,6	2,9

волокон. Этот потенциал, распространяясь, доходит до регистрирующего внутриклеточного электрода, расположенного в лишенном синапсов теле рецепторной клетки, и, если он достаточно велик, вызывает разряд (фиг. 57) в зоне генерации импульсов начального сегмента афферентного волокна [309, 405]. Куффлер указал также на сходство этого рецептора со спинальным мотонейроном. Однако у последнего тело клетки тоже покрыто синапсами и, таким образом, составляет часть рецептивной зоны. Число синапсов уменьшается по направлению к аксонному холмику, который с достаточным основанием считают местом возникновения потенциалов действия. Иногда аксон отходит от начального участка крупного дендрита. Однако электронно-микроскопическое исследование, проведенное недавно Конради [199], показало, что на аксонном холмике синапсы могут располагаться так же плотно, как и на теле нейрона.

Гельфан и Раписарда [376] нашли, что большинство синапсов принадлежит отросткам сегментарных вставочных нейронов. По данным этих авторов, сегментарные входы составляют главную массу соматических синапсов, тогда как супраспинальные входы чаще располагаются на дендритах. В связи с этим заслуживает внимания вопрос о «стратегических позициях» синапсов. Можно, например, предположить, что какой-нибудь дендритный синапс вызывает ограниченное изменение проводимости, играющее роль шунта для одновременного возбудительного тока в теле нейрона у ближайших синапсов. Или, быть может, дендритный генераторный потенциал (как в рецепторе растяжения речного рака) поддерживает в зоне генерации импульсов тоническую деполяризацию на пороговом уровне или чуть ниже порога и создает таким образом «фон» для других входов, обеспечивая тем самым условия

для генерирования импульсов с постоянной частотой. Ролл [817—819] в ряде статей, относящихся к 1959—1967 годам, разработал модель, представляющую значительный интерес для понимания



Фиг. 57. Потенциалы, отведенные с помощью внутриклеточных электр от тела сенсорного нейрона (внутримышечного рецептора растяжения) ного рака ([348], видоизменено Куффлером [622]).

А. Генераторный потенциал при подпороговом растяжении, плавно изменя в соответствии с величиной деформации. Начало и конец растяжения указаны стре *Б*. Когда деполяризация достигает критического уровня, возникает низкоча разряд распространяющихся импульсов. Добавочное растяжение (вторая стрелк вело к повышению частоты разряда примерно до 14 имп/с, но не оказало заметного ния на порог импульсации (показан пунктиром). *В*. Реакция той же клетки на п возрастающее растяжение (от первой стрелки до вертикальной отметки), котор поддерживали на постоянном уровне (от этой отметки до второй стрелки). По ме щения сенсорного разряда (более 30 имп/с) пороговый уровень повышается. в записи соответствует нескольким секундам ритмической импульсации. После растягивающей нагрузки отмечается небольшая кратковременная гиперпол

свойств мотонейрона как целого, в котором тело, дендриты и ный холмик функционируют как части единого механизма. В леднее время несколько групп экспериментаторов приняли ное участие в анализе мотонейрона как организованной инте рующей структуры. Мы сделаем краткий обзор различных зованных ими подходов и полученных результатов, так как такого рода исследования нужны для понимания вопросов, щихся регуляции движений. В центре внимания здесь нах возбудительные и тормозные постсинаптические по (ВПСП и ТПСП) и рефлекс на растяжение.

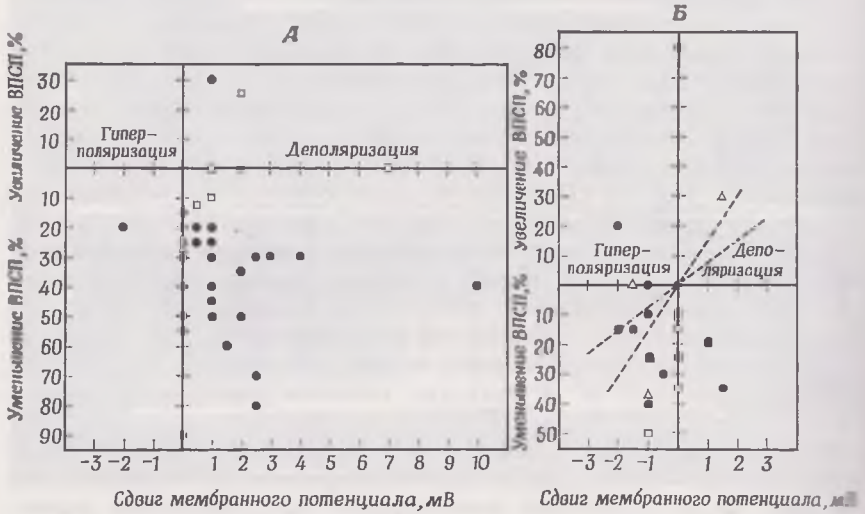
Внутриклеточные показатели возбудимости

Величину моносинаптического ВПСП одно время считали настолько надежным показателем возбудимости мотонейрона, что на основании уменьшения ВПСП делали вывод о заторможенном состоянии клетки; в частности, если это уменьшение не сопровождалось изменением мембранного потенциала, торможение считали пресинаптическим или вообще «отдаленным», т. е. проявляющимся вне зоны досягаемости микроэлектрода. Представление об «отдаленном торможении» было введено Франком [360] в качестве возможного объяснения подобных случаев снижения ВПСП в экспериментах Франка и Фуортеса [361]; однако Экклс и его сотрудники [280, 282] утверждали, что эти результаты полностью объясняются специфическим процессом пресинаптического торможения (см. ниже, в разделе «Пресинаптическое торможение»). Специальное изучение ВПСП как критерия возбудимости у кошки [430, 431] при растяжении мышц — синергистов и антагонистов по отношению к исследуемому мотонейрону — с несомненностью показало, что постсинаптические влияния на величину ВПСП могут не коррелировать с изменениями возбудимости и даже не всегда соответствуют изменениям мембранного потенциала.

На фиг. 58, *А* и *Б* показано влияние растяжения мышцы на относительную величину тестирующего моносинаптического ВПСП (по сравнению с мембранным потенциалом). На фиг. 58, *А* представлены аутогенные или синергические комбинации, на фиг. 58, *Б* — реакция мотонейронов на растяжение мышц-антагонистов. Вообще говоря, в первом случае должны были бы преобладать возбудительные эффекты, а во втором — тормозные (ср. гл. V). На фиг. 58, *А* растяжение действительно приводит большей частью к сдвигу мембранного потенциала в сторону деполяризации, и тем не менее, если принять за меру возбудимости величину моносинаптического ВПСП, преобладающими оказываются тормозные эффекты. Во многих случаях величина ВПСП сильно снижена (в одном случае на 90%), тогда как мембранный потенциал меняется. Корреляция между ВПСП и мембранным потенциалом слабо выражена и при антагонистических сочетаниях (фиг. 58, *Б*), хотя можно было бы ожидать (ср. гл. V), что экспериментальные точки будут располагаться около прямых, проведенных на глаз пунктиром.

Были поставлены в качестве параллельного критерия стали использовать возбуждение мотонейрона трансмембранным током через микроэлектрода, результаты оказались близкими к описанным. «Во всех случаях, где можно было осуществить трансмембранную стимуляцию, даже подпороговой деполяризацией (вызванной таким способом) было достаточно, чтобы вызвать импульсный разряд нейрона, когда к этому добавляли ауто-

генное растяжение» ([431], стр. 455); и далее: «Всякий раз, когда на ритмически импульсирующий мотонейрон [разгибателя] воздействовали путем растяжения мышц-антагонистов, это приводило, за редкими исключениями, к снижению частоты разряда или к его полному прекращению» (там же, стр. 465). С точки зрения регуляции движений здесь важно то, что как для возбуждения, так и для торможения требовался предварительный сдвиг в общей



Фиг. 58. Соотношение между увеличением и уменьшением (в %) постсинаптического тестирующего ответа и сдвигом среднего мембранного потенциала у кошки [431].

А. Аутогенная реакция на растяжение m. triceps surae (кружочки), m. semitendinosus (квадратики) и m. tibialis anterior (треугольники). *Б*. Реакция мотонейронов на растяжение мышц — антагонистов по отношению к m. popliteus (кружочки), мышцам задней ложа бедра (квадратики) и m. peronaeus (треугольники).

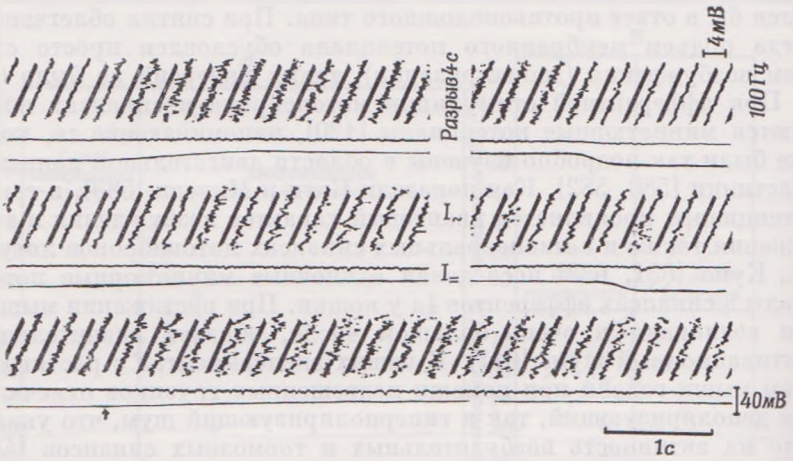
деполяризации мотонейрона. Поскольку в таких экспериментах ток, пропускаемый через электрод, уже воздействовал непосредственно на клеточную мембрану, изменения частоты разряда, вызываемые синаптической стимуляцией, должны быть постсинаптическими эффектами, если даже по таким показателям, как величина моносинаптического ВПСП или измеренного сдвига мембранного потенциала, стратегическое положение действующих синапсов можно было бы считать отдаленным. Являются ли вообще такие участки в *импульсирующей* клетке «отдаленными» — это еще остается под вопросом (см. ниже). Изменение в частоте разряда, возбужденного током через микроэлектрод, имеет то преимущество, что это несомненно постсинаптический эффект; однако этот критерий не позволил бы отличать такие воздействия на

ряду, как растормаживание и снятие облегчения, от облегчения и торможения соответственно. Как мы уже говорили (гл. V), для этой цели понадобятся критерии Кумбса, Экклса и Фатта [204, 205] (о других критериях будет сказано ниже); так, например, если бы клеточная мембрана путем гиперполяризации была доведена до уровня равновесного потенциала для торможения, истинный тормозный ответ исчез бы, а ниже этого уровня он превратился бы в ответ противоположного типа. При снятии облегчения, когда подъем мембранного потенциала обусловлен просто снятием возбуждения (деполяризации), таких инверсий не было бы.

При афферентной стимуляции мотонейрона в синапсах появляются миниатюрные потенциалы [120], напоминающие те, которые были так подробно изучены в области двигательной концевой пластинки [580, 582]. Как показали Катц и Миледи [583], в таких потенциалах проявляется квантовый характер возбуждения и торможения также и в мионевральных синапсах мотонейронов лягушки. Кэтс [631, 632] исследовал одиночные миниатюрные потенциалы в синапсах афферентов Ia у кошки. При растяжении мышцы они появляются в очень большом числе, образуя значительный «активационный шум» [611]. В наших экспериментах с растягиванием мышцы голени при помощи подвешенных грузиков отмечался как деполяризующий, так и гиперполяризующий шум, что указывало на активность возбудительных и тормозных синапсов [430, 431]. В соответствии с данными, упомянутыми в гл. V. Так как некоторые авторы сообщали о трудности выявления тормозного шума, мы приводим записи (фиг. 59), показывающие обе разновидности миниатюрных потенциалов, которые видимы даже на записях, полученных при усилении по постоянному току. (Вполне возможно, что своим успехом мы обязаны использованию слабо перфузированных препаратов, мотонейроны которых были уже в пограничном состоянии несколько деполяризованы. Мы проводили наших животных через все стадии ишемической децеребрации, пережимая позвоночной артерии; это позволяет намного уменьшить дозы пентобарбитала.)

Очевидно, что активационный шум, когда он регистрируется, является надежным признаком возбудительной или тормозной активности в синапсах. Однако «часто растяжение нескольких мышц оказывало явное постсинаптическое воздействие на мотонейрон, но лишь одна из них создавала сильный активационный шум. Отсюда был сделан вывод, что одна только эта мышца имела афферентные проекции на «смежных» синапсах. Всего было 30 случаев, когда растяжение — эффективное, судя по некоторым (или даже всем) другим критериям,— не вызывало активационного шума» (Гранит и сотр. [431], стр. 460). Такое явление рассматривалось как сильный довод в пользу «отдаленности» синаптического эффекта. Полки [796], использовав в каче-

стве критерия возбудимости активацию мотонейрона трансмембранным током, показал, что подвешивание к пассивной мышце грузов в 200 и 500 г ведет к появлению значительного синаптического шума, который он измерял в нескольких полосах частот как среднее квадратичное значение энергии, рассеиваемой в области мембраны. Иногда выделение относительно большого количества



Фиг. 59. Активационный шум, зарегистрированный в условиях ишемической децеребрации при легком пентобарбиталовом наркозе (28 мг/кг) у кошки [430].

Мотонейрон m. popliteus с высотой спайков около 75 мВ, мембранный потенциал 65 мВ. Поперечные записи — с усилением по переменному току ($I_{\sim}$), продольные — с усилением по постоянному току ($I_{=}$). Верхняя и средняя записи — контроль с растяжением m. triceps surae (синергиста) и m. semitendinosus (антагониста) соответственно. Нижняя запись начинается после 4 с растяжения m. triceps, которое поддерживается до конца записи. Стрелкой указано начало растяжения m. semitendinosus. Вес груза 500 г. Обратите внимание, что на фоне растяжения m. triceps гиперполяризующий активационный шум от m. semitendinosus выражен сильнее, чем в контроле. Следует также отметить «спайковый шум» при растяжении m. triceps наряду с мелкими волнами.

энергии не сопровождалось измеримым сдвигом в частоте импульсации мотонейронов, отвечающих на трансмембранную стимуляцию. Такие случаи интересны тем, что они ясно показывают необходимость какой-то стратегической организации входа, которая предотвращала бы погашение одного эффекта другим. Смешанный возбудительно-тормозный шум, возникающий при растягивании пассивных мышц тяжелыми грузами в условиях глубокого наркоза, может и не иметь организации, приспособленной для усиления или ослабления разряда.

Как уже говорилось, активационный шум помогает отличить явления растормаживания и снятия облегчения от истинного позитивного действия возбудительных и тормозных синапсов. Поэтому

нее должно повышать уровень шума, тогда как при явлениях, связанных с прекращением синаптического действия, активационный шум должен снижаться. Для изучения этих вопросов, вероятно, полезны были бы количественные методы, разработанные Уильямсом и его сотрудниками [502].

В прошлом, рассматривая возбудимость мотонейронов с точки зрения рефлексологии, обычно довольствовались тем, что устанавливали возбудительный или тормозный характер того или иного эффекта. С точки зрения регуляции движений главное внимание начинают привлекать вопросы организации и «предварительной настройки». Исследования с применением микроэлектродов показали, что в одном случае реакция может быть «дезорганизована», а в другом может отсутствовать необходимая «настройка» мотонейрона. Имитируя последнюю путем трансмембранной деполяризации, доведенной до уровня импульсного разряда, можно заставить нейрон сигнализировать о любом возбудительном *или* тормозном эффекте изменением частоты импульсации, которая, вероятно, будет в каждом случае отражать «чистое» (остающееся после электротонической суммации противоположных влияний) деполяризующее воздействие. Видимо, это очень важно в теоретическом отношении. Это означает, что не обязательно все активирующие входы должны быть высокоорганизованными. Если какой-то вход способен вызывать деполяризацию, то тем самым он может как бы подчеркивать другие — специфические — тормозные и возбудительные эффекты в пределах той структуры, которую он активировал. Как будет показано на примерах в гл. IX, «неспецифические» афференты, вероятно, действуют именно таким путем, создавая необходимый фон для специфических воздействий.

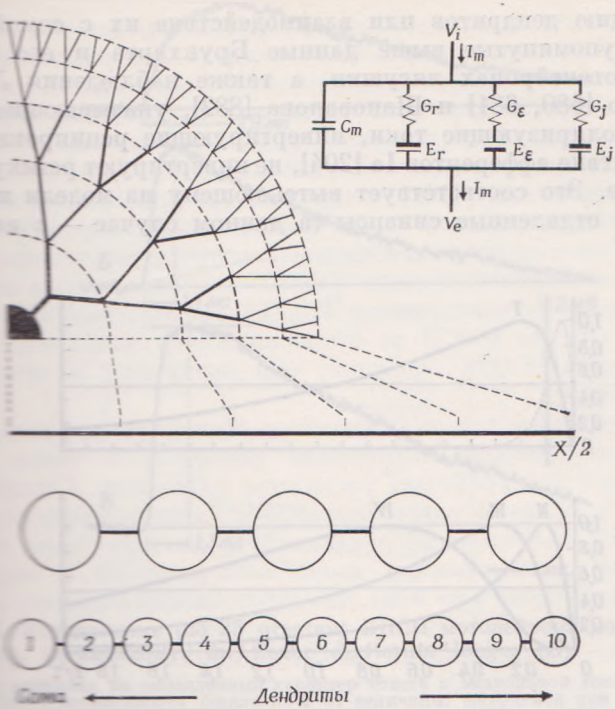
Эксперименты, связанные с моделью Ролла

О процессах возбуждения в дендритах есть много данных, полученных в результате исследования нервных структур, входные проекции которых изучены лучше, чем у мотонейронов млекопитающих. Локализация дендритных проекций установлена, например, весьма точно в маутнеровской клетке золотой рыбки [573]. У млекопитающих, по-видимому, лучше всего исследованы дендритные проекции пирамидных клеток гиппокампа [21, 23, 573, 903], но сравнение с ними мало что может дать, пока соответствующие сведения о мотонейронах столь скудны. Небольшие спайки, встречающиеся иногда на внутриклеточных записях активности мотонейронов, могли бы иметь дендритное происхождение (как в гиппокампе), но это еще не выяснено до конца. Возможно, что они превращаются в полномерные спайки в местах ветвления дендритов; тогда было бы понятно, почему такие спайки иногда возникают в мотонейронах (у жабы [42]) без всяких приз-

наков IS- или A-потенциала, но опять-таки нет никаких данных, подкрепляющих это предположение. Быть может, отдаленные дендритные эффекты усиливает какая-то локальная реакция, распространяющаяся с декрементом [693], однако и это остается лишь интересной гипотезой.

Кое-какие элементарные сведения об активности дендритов были получены при изучении ВПСП и ТПСП. Так, например, анатомические данные [678] позволяют предполагать, что у лягушки боковые столбы проецируются на сому, а волокна задних корешков — на дендриты спинальных мотонейронов; Брукхарт и Фадига [127] (ср. также [349]), применявшие внутриклеточное отведение и, кроме того, изучавшие поля потенциалов, тоже получили результаты, говорящие в пользу этого предположения. Их доводы резюмированы в указанной выше работе ([127], стр. 650). Позднее Кубота и Брукхарт [616] показали, что у лягушки трансмембранная гиперполяризация мотонейронов не увеличивает ВПСП, вызываемых стимуляцией задних корешков (предположительно дистальных), но усиливает соматические ВПСП с боковых столбов. Следовательно, в этом случае трансмембранный эффект претерпевает декрементное ослабление, которое не позволяет ему дойти до стратегических участков дистальных синапсов.

Модель мотонейрона, предложенная Роллом [817, 819], позволяет объяснить это и другие наблюдения [например, данные Терцуоло и Ллинаса (см. ниже) и наши (см. выше)], касающиеся моносинаптических постсинаптических потенциалов и во многих случаях указывающие на возможное участие стратегических пунктов в дендритах. Эта модель изображена на фиг. 60; поверхность сомы и дендритов представлена в ней эквивалентным цилиндром, разделенным на 5 или 10 «отсеков», образующих цепь. Для этой модели Ролл вывел уравнения, позволяющие производить расчеты на основе кабельной теории. На фиг. 61 представлены формы ВПСП, которые были вычислены для изменения проводимости, показанного пунктирной кривой: кривая *I* соответствует ВПСП, возникающему при одинаковых входах для всех отсеков; кривые *II*—*IV*—ВПСП в отсеке *1* для трех локализованных входов, из которых вход для *II* находится только в отсеке *1*, *III* — только в отсеке *4* и *IV* — только в отсеке *8*. Некоторые особенности таких кривых можно использовать как «показатели формы» для облегчения сравнения с экспериментальными результатами; видимо, наиболее полезными из них являются время до максимума и полуширина кривой — параметры, использованные Роллом и сотр. [820] именно для этой цели. На фиг. 62 представлены два моносинаптических ВПСП [159], создаваемых афферентацией от медиальной головки m. gastrocnemius (MG) и от m. flexor digitorum longus (FDL); первый из них возрастает и снижается



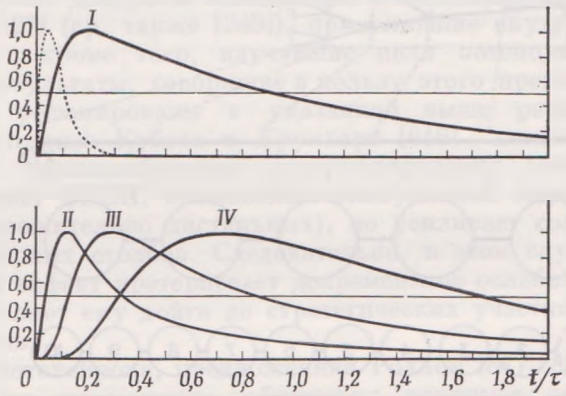
Ролла [819].

— модель мембраны нейрона в виде эквивалентной электрической схемы. — схема ветвления дендритного дерева. На схеме показано математическое деревьев определенного класса в эквивалентный цилиндр эквивалентную цепь одинаковых «отсеков». Подробности см. в тексте оригинальных работах.

...того, так что он, весьма вероятно, зависит от более ...синапсов. Из фиг. 63 [159] видно, что форма миниатюр... ...ваемых различными афферентами Ia, тоже варьи... ...между двумя крайними типами. Это дает веские ...предположения (которое и выдвинул Бёрк в ка... ...гипотезы), что синапсы афферентов Ia «широко ...рецептивной поверхности мотонейронов, вклю... ...соматические, так и дендритные участки клеточной ...стр. 1132). «Медленные» миниатюрные потен... ...по мнению автора, имеют дендритное проис... ...другом возможном объяснении (для данного случая, ...вероятном) см. [667].

...позволяет хорошо объяснить и согласовать ...ряд других наблюдений, которые были сделаны ...и указывали, по мнению исследователей,

на активацию дендритов или взаимодействие их с сомой. Сюда относятся упомянутые выше данные Брукхарта и его сотрудников о мотонейронах лягушки, а также наблюдения Ллинаса и Терцуоло [680, 681] и Шаповалова [882], указывающие на то, что гиперполяризующие токи, инвертирующие реципрокное тормозное действие афферентов Ia [204], не инвертируют ретикулярное торможение. Это соответствует вытекающему из модели предсказанию, что отдаленные синапсы (в данном случае — с аксонами

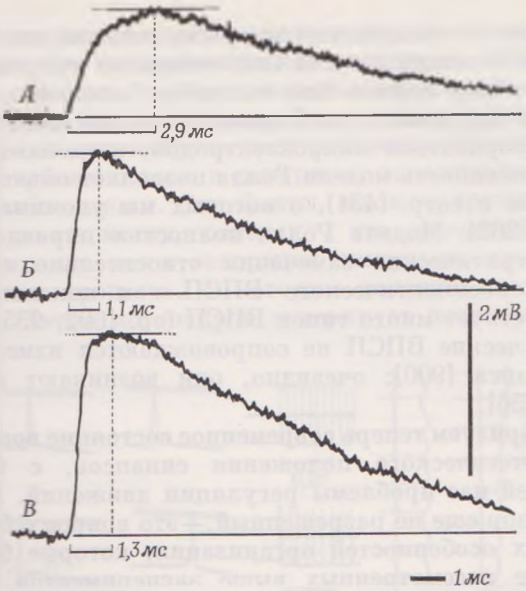


Фиг. 61. Сравнение четырех форм ВПСП, вычисленных для цепи из 10 отсеков (см. фиг. 60) [819].

Пунктирная кривая — предполагаемое изменение проводимости при возбуждении. Кривая *I* — ВПСП при равных входах для всех отсеков; кривые *II* — *IV* — ВПСП в отсеке *1* для различных случаев синаптического входа, ограниченного одним из 10 отсеков — отсеком *1*, *4* или *8* соответственно. По оси ординат отложены амплитуды (максимальная амплитуда в каждом случае принята за 1).

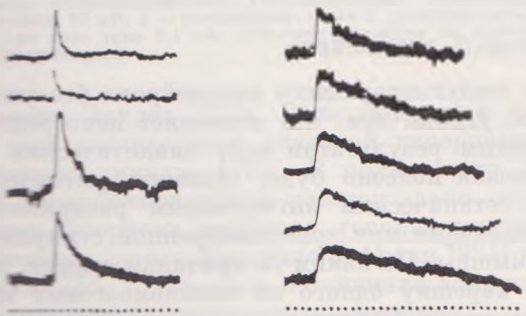
из ретикулярных источников) менее подвержены влиянию токов, пропускаемых через сому с помощью микроэлектрода, чем соматические синапсы. Другой пример такого соответствия — относительная нечувствительность ВПСП от волокон Ia к пропускаемым поляризующим токам [279]; эту нечувствительность теперь не так трудно объяснить, так как мы уже знаем, что моносинаптический ВПСП — это сумма сдвигов потенциала, многие из которых имеют дендритное происхождение [159, 900]. Существует также компонента «аномального» выпрямления поляризованной мембраной мотонейрона [760], оказывающая некоторое влияние на зависимость ВПСП от мембранного потенциала.

Характерное увеличение ТПСП при деполяризации мотонейрона подкрепляет первоначальное мнение Экклса [279] и Кумбса и сотр. [203—205], считавших, что тормозные синапсы являются



Усредненные (по 25 ответам) ВПСП мотонейрона кошки, принадлежащего, по-видимому, m. flexor digitorum longus (*Б*).

Обратите внимание на замедленный характер ответа с медиальной головки m. gastrocnemius и нелинейность (около 83% от величины, ожидаемой при алгебраической сумме ответов, вызванного одновременным залпом с обеих мышц (*В*).



Серия миниатюрных ВПСП, взятые из 9 различных серий записей постсинаптического потенциала (в мотонейронах кошки) и представленные в одном масштабе времени [159].

Амплитуда различна, но амплитуда всех потенциалов лежит в пределах 0,5 мВ. Все записи получены от клеток со стабильными мембранными потен-

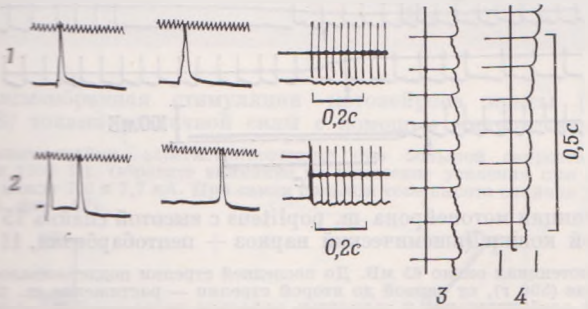
соматическими и, следовательно, расположение их благоприятно для тормозного воздействия на зону генерации импульсов. Дистальное синаптическое торможение могло бы быть очень эффективным в отношении дистальных возбудительных синапсов, но оно может и не регистрироваться микроэлектродом, введенным в тело нейрона. Эта особенность модели Ролла позволяет объяснить результаты Гранита и сотр. [431], о которых мы упоминали, и данные Дайамонда [262]. Модель Ролла полностью оправдывает сделанные выше критические замечания относительно использования величины моносинаптического ВПСП как показателя возбудимости. Существует много типов ВПСП (ср. [602, 935]). Некоторые моносинаптические ВПСП не сопровождаются измеримыми сдвигами импеданса [900]; очевидно, они возникают в отдаленных синапсах [936].

Охарактеризуем теперь современное состояние вопросов, касающихся стратегического положения синапсов, с точки зрения интересующей нас проблемы регуляции движений. Главный вопрос, до сих пор еще не разрешенный,—это вопрос о биологическом значении тех особенностей организации, которые были вскрыты в результате рассмотренных выше экспериментов и модельных представлений. Хотя уже ясно, что наблюдаемые сложные эффекты взаимодействий возбуждения и торможения могут быть следствием неслучайного распределения синаптических проекций на такой структуре, как мотонейрон, однако raison d'être подобной организации с точки зрения регуляции движений все еще остается одной из сокровенных тайн природы. Если можно так сказать, инструмент у нас в руках, но мы не знаем, как им следует пользоваться.

Импульсирующий мотонейрон

Изучение импульсирующего мотонейрона без учета локализации синапсов удобно тем, что позволяет непосредственно иметь дело с конечным результатом всех синаптических взаимодействий. Для начала полезно будет сравнить ритмический разряд, вызываемый тетаническим антидромным раздражением, с разрядом, возникающим при трансмембранной стимуляции или при растяжении мышцы. По каким-то причинам стимул, приложенный к переднему корешку одного из спинномозговых нервов кры[с] (препарат, введенный Брэдли и Сомьеном [115]), почти регулярно возбуждает в мотонейроне антидромный спайк, за которым следует запаздывающая деполяризация (небольшая волна у основания спайка) [436], и при этом не наблюдается никакой или почти никакой следовой гиперполяризации [115]. Наша группа и Нельсон и Бёрк [757] заключили, что это связано с распространением волны возбуждения по направлению к дендритам. Запаздыва-

...деполяризация после антидромных импульсов весьма обычна ... у кошки, где ее появление или отсутствие нельзя с полной ...ренностью связать с изменениями мембранного потенциала, ... они бывают вызваны супраспинальными стимулами [588]. ... при разряде мотонейрона под действием трансмембранного ... распространяющегося в дендриты, запаздывающей деполя... не наблюдается. Эти факты, иллюстрируемые записями ... фиг. 64, по-видимому, означают, что деполяризующий ток ... расширение зоны генерации импульса, требующей вос...тельного процесса, с которым связана следовая гипер...ация. Затем мотонейрон генерирует истинный SD-спайк,



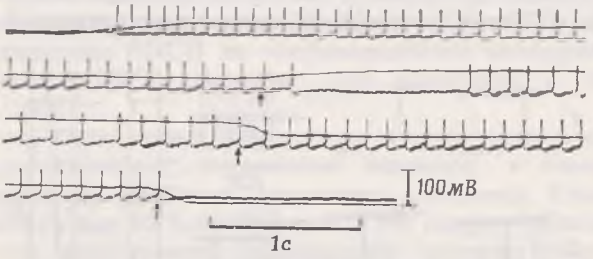
...мотонейронов крысы (*1—3*) и кошки (*4*) на электрические ...

...Гц, если не указан иной масштаб. Записи *2*, *3* и *4* — ответы на ...раздражение с помощью микроэлектрода; *1* и *2* — такие же спайки ...полученные при одиночном и ритмическом антидромном раздражении (*1*) ... тока силой 11,4 нА (*2*). Обратите внимание на постепенно возра... гиперполяризацию; *3* — стимуляция пропусканием тока силой ... мВ; *4* — мотонейрон кошки с потенциалом 54 мВ, начинающий ... силе тока 8,4 нА. Обратите внимание на характерный разряд со ... гиперполяризацией.

...Экклса [279]. Зона генерации импульса сама ... значительной следовой гиперполяризации, она ... импульс [279]. В пользу того, что SD-спайк ... гиперполяризацией действительно обусловлен рас... генерации импульса, говорят одновременные вне... записи Терцуоло и Араки [934] и данные Нел... 759] о поле потенциала вокруг мотонейрона, ... внеклеточного отведения.

...выше недавние наблюдения относительно ВПСП ... волокон Ia показали, что эти волокна проеци... значительную часть поверхности мотонейрона, вклю... «отсеки». Не удивительно поэтому, что на внутри... рефлекса на растяжение, таких, как на фиг. 65, ... разряды импульсов со следовой гиперполяриза-

цией, неотличимые от тех, которые возникают при пропускании тока (фиг. 64). Следовая гиперполяризация регулирует частоту разряда и не позволяет синаптическим токам создать деполяризацию, достаточную для инактивации механизма, генерирующего импульсы. Однако изменения основного уровня проводимости, открывающие доступ к внутренним «батареям», не носят регенеративного характера, и в дистальных участках дендритов они вполне могли бы поддерживать некоторую деполяризацию, устойчивую (по крайней мере частично) к колебаниям потенциала.



Фиг. 65. Реакции мотонейрона m. popliteus с высотой спайка 75 мВ у нарк[отизированной] кошки (ишемический наркоз — пентобарбитал, 11 мг/кг) [43[6]].

Мембранный потенциал около 65 мВ. До последней стрелки поддерживалось растяжение m. triceps surae (500 г), от первой до второй стрелки — растяжение m. tibialis anterior (400 г). Такие возбудительные и тормозные рефлексы на растяжение отличались в [этой] клетке большой длительностью. Торможение с m. semitendinosus имело такой же характер, как и показанное на записи торможение с m. tibialis anterior, но было [более] мощным.

связанным с импульсацией. Хагивара и Буллок [478] обнаружили в нейронах сердечного ганглия омара слегка флуктуирующую деполяризацию сомы во время активности в зоне генерации импульсов у основания аксона.

При изучении вопросов, касающихся импульсного разряда, можно с успехом применять пропускание токов с помощью внутриклеточного электрода. Неопубликованные данные, упоминаемые Фуортесом и Мантегадзини [369], говорят о том, что зависимость между силой трансмембранного тока и частотой импульсов для мотонейрона должна быть линейной, т. е. такой же, как для многих других импульсирующих клеток. Систематическое исследование не добавило ничего нового к этому общему правилу. Так, например, опыт с мотонейроном крысы (фиг. 66, графический анализ на фиг. 67) показал, что в начальный момент частота разряда выше и наклон кривой частота (f) — сила тока (I) круче, чем спустя 1,3 с; это различие было бы еще большим, если бы начальные величины были вычислены только по первым [двум] интервалам (см. ниже, а также [881]). Во время стационарного состояния после начальной высокочастотной вспышки наклон кривой f—I остается постоянным, несмотря на то что часто

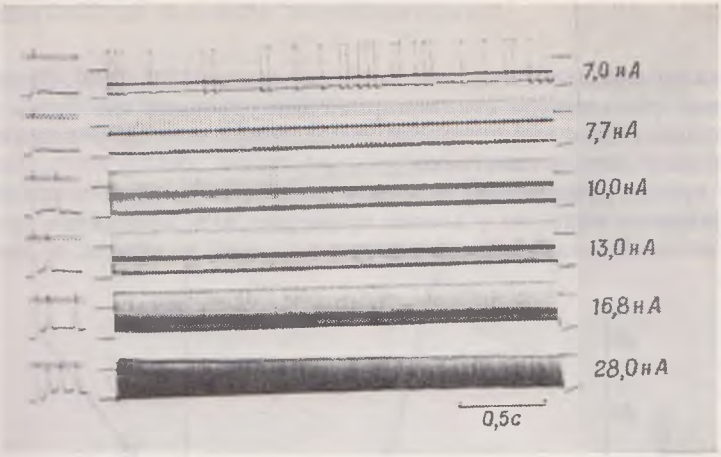


Рис. 66. Трансмембранная стимуляция мотонейрона крысы (с высотой спайка 51 мВ) токами различной силы с помощью микроэлектрода [434].

Слева — начальные спайки, зарегистрированные при большой скорости развертки; частота времени 1000 Гц. Обратите внимание на изменение усиления при записи силы тока на участке между 7,0 и 7,7 нА. При самом сильном токе высота спайков уменьшилась (см. также на фиг. 67).

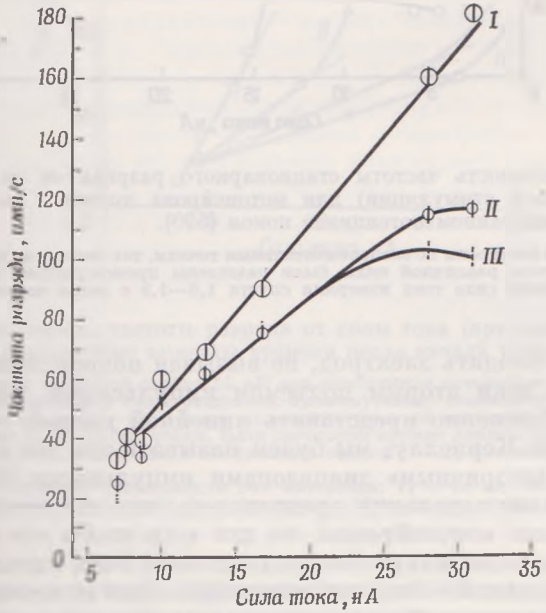
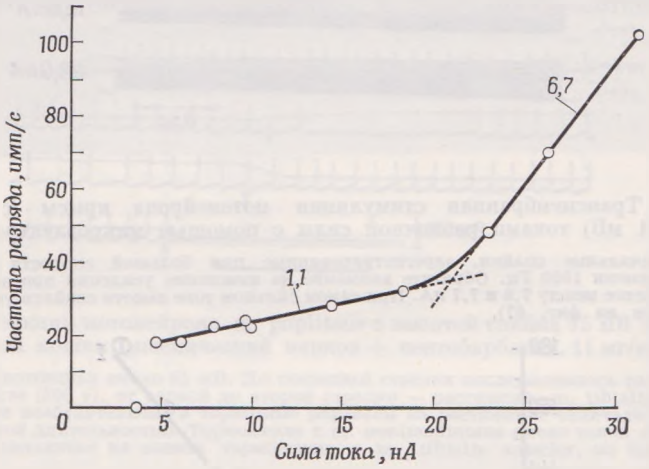


Рис. 67. Зависимость частоты разряда от силы тока для мотонейронов с высотой спайков 81 мВ [434].

Наклон кривой I составляет 5,9 имп/с на 1 нА получена через 1/3 с после 1-го интервала, кривая II — через 1,3 с, а кривая III — через 2,6 с; период измерения достигал 0,5 с. Наклоны кривых II и III равен 4,1 имп/с на 1 нА. Прямолинейные участки этих кривых определены по методу наименьших квадратов.

импульсов в дальнейшем медленно снижается [435, 590]. Величины наклона для периода стационарной импульсации мы будем далее использовать для характеристики поведения мотонейронов в самых различных обстоятельствах.

У крысы кривая $f—I$ в конце концов переходит в плато или поворачивает вниз, но у кошки примерно 50% пояснично-крестцовых мотонейронов (которые крупнее, чем у крысы, и поэтому

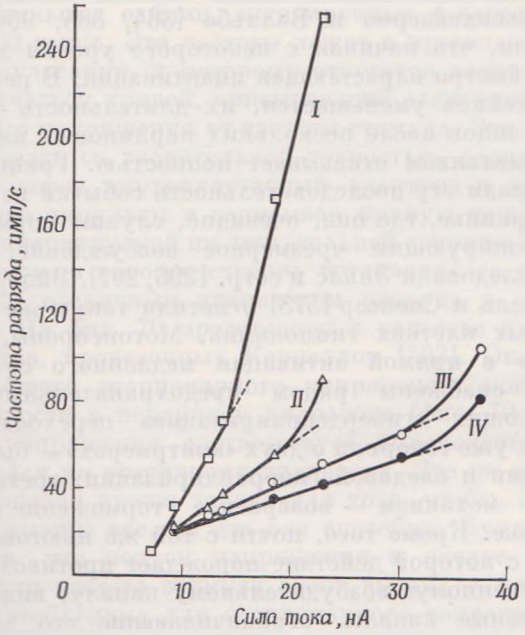


Фиг. 68. Зависимость частоты стационарного разряда от силы тока (при трансмембранной стимуляции) для мотонейрона кошки с высотой спайка 63 мВ при мембранном потенциале покоя [590].

Прямые участки построены по экспериментальным точкам, так же как на фиг. 67. Периоды раздражения током различной силы были разделены промежутками; частоту разряда при каждой данной силе тока измеряли спустя 1,0—1,5 с после включения тока

в них легче вводить электрод, не вызывая повреждения) отвечают на сильные токи вторым подъемом импульсации, который тоже можно приближенно представить линейной кривой $f—I$ (фиг. [590]. Следуя Кернеллу, мы будем называть эти две кривые «первичным» и «вторичным» диапазонами импульсации соответственно. Есть веские основания предполагать, что вторичный диапазон имеется у всех мотонейронов, но для того чтобы его можно было выявить, введение микроэлектрода должно быть идеальным. Одно из этих оснований — то, что мотонейрон (это относится по существу ко всем мотонейронам) вначале активен на уровне вторичного диапазона, но по мере адаптации требуется все большая и большая сила тока, чтобы вывести кривую за критическую точку перелома (фиг. 69). Очевидно, что во многие мотонейроны невозможно ввести микроэлектрод таким образом, чтобы они

выдерживали сильные токи, необходимые на этом этапе, не говоря уже о трудностях учета сопротивления электрода при больших значениях силы тока. Ниже будет показано (фиг. 75), что синаптическая стимуляция может перевести нейрон во вторичный диапазон, недостижимый с помощью одного лишь пропускания тока.



Зависимость частоты разряда от силы тока (при трансмембранной в различные моменты времени после начала раздражения [590].

ки с высотой спайка 55 мВ при мембранном потенциале покоя. Периоды током разной силы разделяли промежутками; стационарные частоты раз- через 1,0—1,5 с после включения тока той или иной силы. По точкам, более слабым токам, были построены прямые линии с наклонами (сверху и 1,6 имп/с на 1 нА (участки кривой f — I, соответствующие первич-

обратные длительности 1-го интервала; II — то же для 2-го интервала; через 0,5 с после 2-го интервала; IV — то же через 1—1,5 с.

кривой определяется не силой тока как таковой, импульсного разряда, как это хорошо видно из фиг. 69. были проведены аналогичные эксперименты с первым заднего спино-мозжечкового тракта (нейроном Кларка) первичного диапазона отодвинута здесь примерно

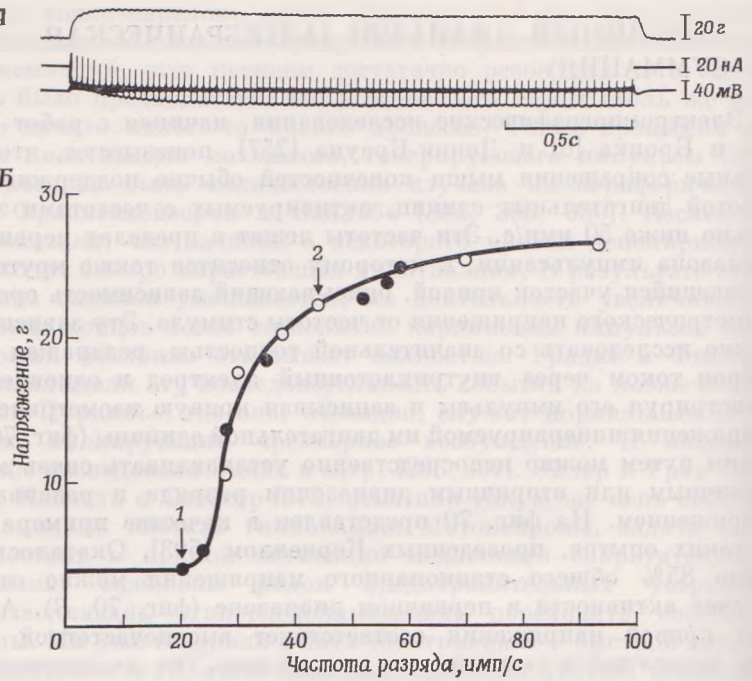
Хотя точка перелома между кривыми f—I для двух диапазонов импульсного разряда образуется в результате двух линейных аппроксимаций, этот перелом достаточно резок для того, чтобы можно было предполагать, что в основе его лежит столь же внезапное начало какого-то нового процесса. Таким процессом является инактивация механизма, генерирующего импульсы [363. 509], которая была количественно изучена на периферическом нерве Франкенхейзером и Валльбо [364, 365, 950]. Исследования показали, что начиная с некоторого уровня деполяризации происходит быстро нарастающая инактивация. В результате этого величина спайков уменьшается, их длительность увеличивается и в конце концов после нескольких карликовых импульсов генерирующий механизм отказывает полностью. Гранит и Филлипс [438] наблюдали эту последовательность событий на мозжечковых клетках Пуркинье, где она, очевидно, служит нормальным механизмом, блокирующим чрезмерное возбуждение. В мозжечке ее позже исследовали Экклс и сотр. [296, 297]. Эйлер и Грин [335. 336] и Кандель и Спенсер [573] отметили такую же цепь событий в пирамидных клетках гиппокампа. Мотонейроны, задача которых состоит в прямой активации медленного сократительного механизма, снабжены рядом предохранительных устройств, не позволяющих «гипердеполяризации» переходить известные пределы. Мы уже говорили о двух «контрмерах»— быстрой начальной адаптации и следовой гиперполяризации; третий, более специфический механизм — возвратное торможение — будет рассмотрен позже. Кроме того, почти с той же ньютоновской непреложностью, с которой действие порождает противодействие, каждому «естественному» возбудительному каналу, видимо, противостоят тормозные каналы, ограничивающие его эффективность. Полная инактивация мотонейронов известна только как патологическое явление [434].

Однако частичная инактивация с непрерывным разрядом во вторичном диапазоне — это одно из совершенно нормальных состояний мотонейрона; оно характеризуется изменением в следовой гиперполяризации [591] и значительным уменьшением высоты спайков. Как видно из фиг. 66, начальный спайк не сопровождается следовой гиперполяризацией. Дальнейшие сведения по этому вопросу читатель найдет у Кернелла [591] и Гранита с сотр. [433]. То, что спайки действительно уменьшены, можно продемонстрировать, подключив тормозный раздражитель: тогда спайки снова достигнут первоначальной величины [429]. На фиг. 66 инактивация начинается на самой нижней записи. В опытах с рецептором растяжения речного рака с помощью «сверхсильного» растягивания также оказалось возможным поддерживать разряд при частичной инактивации и в конце концов блокировать его [348, 985] (см. также фиг. 57).

ПЕРВИЧНЫЙ ДИАПАЗОН (АЛГЕБРАИЧЕСКАЯ СУММАЦИЯ)

Электромиографические исследования, начиная с работ Эдриана и Бронка [6] и Денни-Брауна [257], показывают, что длительные сокращения мышц конечностей обычно поддерживаются работой двигательных единиц, активируемых с частотами значительно ниже 50 имп/с. Эти частоты лежат в пределах первичного диапазона импульсации, к которому относится также круто поднимающийся участок кривой, описывающий зависимость среднего изометрического напряжения от частоты стимула. Эту зависимость можно исследовать со значительной точностью, раздражая мотонейрон током через внутриклеточный электрод и одновременно регистрируя его импульсы и записывая кривую изометрического напряжения иннервируемой им двигательной единицы (фиг. 70, *А*). Таким путем можно непосредственно устанавливать связь между первичным или вторичным диапазоном разряда и развиваемым напряжением. На фиг. 70 представлен в качестве примера один из таких опытов, проведенных Кернеллом [593]. Оказалось, что около 85% общего стационарного напряжения можно отнести на счет активности в первичном диапазоне (фиг. 70, *Б*). Асимптота кривой напряжения соответствует высокочастотной реакции, относящейся ко вторичному диапазону. Это не означает, что вторичный диапазон нужен только для того, чтобы, так сказать, выжать из мышцы все, на что она способна. Буллер и Льюис [85] показали, что подъем напряжения в начале сокращения происходит, если частота стимула очень высока — намного выше той, которая необходима для стационарного сокращения. Такие частоты импульсации мотонейронов относятся ко вторичному диапазону, и их можно наблюдать в ранний период пропускания тока, пока частота разряда еще не снизилась в результате адаптации. Следовательно, эти высокие начальные частоты имеют большое функциональное значение: они способствуют быстрой мобилизации мышечной активности.

Интересной особенностью разряда в первичном диапазоне является алгебраическая суммация эффектов от рефлекторных раздражителей, которая была продемонстрирована с помощью внутриклеточного отведения Гранитом и Ренкином [443], изучавшими возвратное торможение при тонической импульсации. На фиг. 71 представлен вариант такого же эксперимента с внутриклеточной регистрацией. На записи *А* можно видеть постсинаптический потенциал, вызванный растяжением мышцы, а на записях *Б* и *В* — тот же эффект, наложенный на разряд от пропускания трансмембранного тока; комбинированный эффект состоял в значительном учащении импульсов. Записи *Г* и *Д* получены в аналогичном



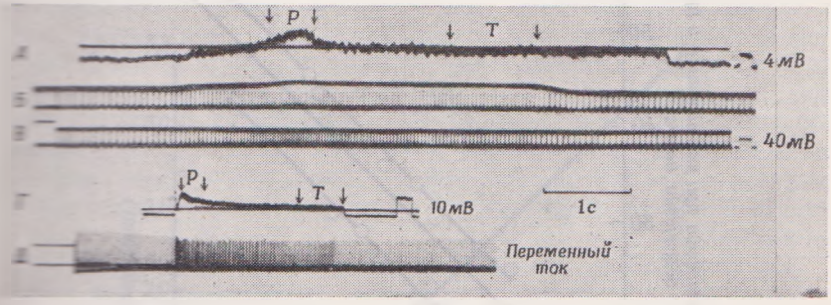
Фиг. 70. Разряд мотонейрона и напряжение мышечных волокон (у кошки [593].

А. Ритмический разряд мотонейрона m. gastrocnemius при трансмембранной стимуляции (нижняя запись) и изометрическое напряжение (верхняя запись), развиваемое соответствующей двигательной единицей (обе записи получены одновременно). Вся мышца присоединена к миографу, и изменение ее изометрического напряжения регистрировали с высокой точностью. Мотонейрон раздражали постоянным током 20 нА. *Б*. Построенный по результатам этого эксперимента график, описывающий зависимость между частотой разряда мотонейрона и изометрическим тетаническим напряжением его двигательной единицы. Напряжение и частоту разряда измеряли спустя 0,1—0,2 с (белые кружочки) и 1,7—2,2 с (черные кружочки) после включения тока той или иной силы. Одиночный спайк вызывал одиночное сокращение, при котором мышечные волокна развивали напряжение, соответствующее начальному горизонтальному участку кривой. Стрелкой *1* указана минимальная частота стационарной импульсации мотонейрона. Для этого мотонейрона был также построен график зависимости частоты разряда от силы тока (этот график мы не приводим), позволивший определить максимальную частоту импульсации в первичном диапазоне. Эта частота указана стрелкой *2*. Более высокие частоты относились уже к вторичному диапазону. Температура мышцы была равна 37,7 °С. Миограммы записывали при таком исходном напряжении, при котором одиночное сокращение мышцы достигало оптимальной амплитуды.

опыте с высокочастотным ортодромным стимулом в виде тетанического раздражения нерва в заднем ложе бедра: *Г* — при отведении лишь этом раздражителе, *Д* — в сочетании с трансмембранным раздражением, вызывающим импульсный разряд. Подобные стимулы из различных афферентных источников, не обязательно выше пороговой силы (как в записях на фиг. 71), можно включать на фоне стационарного разряда различной частоты, вызываемого

пропусканием тока, регистрируя при этом повышение или понижение частоты импульсации (при доминировании возбудительных или тормозных эффектов соответственно). В каждом опыте добавляемое ортодромное раздражение поддерживают на постоянном уровне.

На фиг. 72 представлен графический анализ одного из таких опытов, в котором свойства изучаемого мотонейрона сохраняли

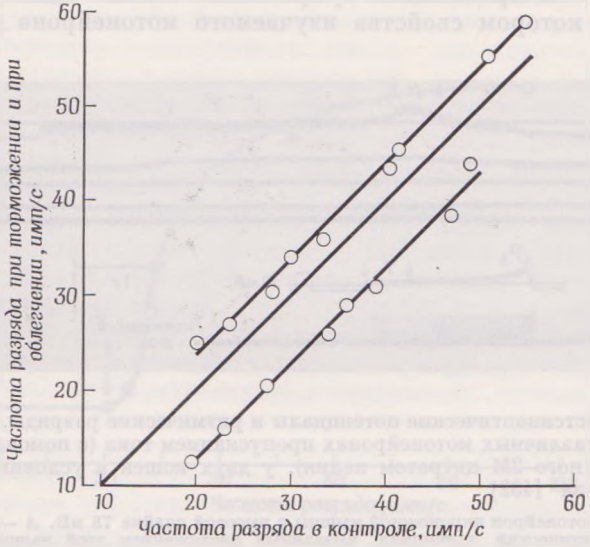


Постсинаптические потенциалы и ритмические разряды, возбужденные в двух различных мотонейронах пропусканием тока (с помощью электрода, заполненного 2М цитратом калия), у двух кошек в условиях ишемического паралича [432].

А — мотонейрон икроножной мышцы с высотой спайка 78 мВ. *А* — возбудительный постсинаптический потенциал, вызванный растяжением этой мышцы на 10 мм. *Б* и *В* (одновременные записи) — ритмическая импульсация под действием деполяризующего трансмембранного тока силой 14 нА (указанного отклонением вниз верхней линии в записи *В*). Верхняя линия в записи *Б* — миограмма, на которой видно растяжение мышцы, начатое примерно через 1,5 с после включения трансмембранного тока. На записи *А* можно видеть фазическую (*Р*) и тоническую (*Т*) компоненты ответа на синаптически генерирующий стимул. *Г* и *Д* — мотонейрон мышц заднего ложа бедра с высотой спайка 43 мВ. *Г* — синаптический ответ на высокочастотное раздражение перерезанного нерва заднего ложа бедра. *Г* — возбудительный моносинаптический потенциал, вызванный раздражением нерва. *Д* — ритмический разряд при пропускании трансмембранного тока силой 43 нА (отклонение вниз верхней линии), к которому примерно через 30 мс добавлен синаптический тестирующий стимул. В этом втором опыте также получены две кривые для частоты импульсов при облегчении; одна из них соответствует первому, а другая — тоническому ответу (*Р* и *Т* между стрелками над записью *Г*).

работоспособность в течение 3 ч; это позволило обследовать весь первичный диапазон стационарной импульсации, вызываемой трансмембранным током, добавляя к нему постоянный возбуждающий или постоянный тормозящий стимулы. По оси абсцисс отложены частоты разряда при действии одного лишь тока, а по оси ординат — частоты при добавленном возбуждении (верхняя кривая) или торможении (нижняя кривая). Средняя кривая с наклоном 45° соответствует разряду без добавочных стимулов. Видно, что линейная суммация возбуждения и торможения сохраняется во всем первичном диапазоне, который в данном случае больше обычного. Если наклон остается постоянным (как на фиг. 72, *Б*), в то время как добавочное возбуждение или торможе-

ние сдвигает всю кривую вверх или вниз, то можно представить все данные различных опытов на одном графике, выражающем зависимость между величинами наклона в контроле (при одном лишь пропускании тока) и при добавлении возбуждающего или тормозящего стимула. На фиг. 73 приведен такой график для



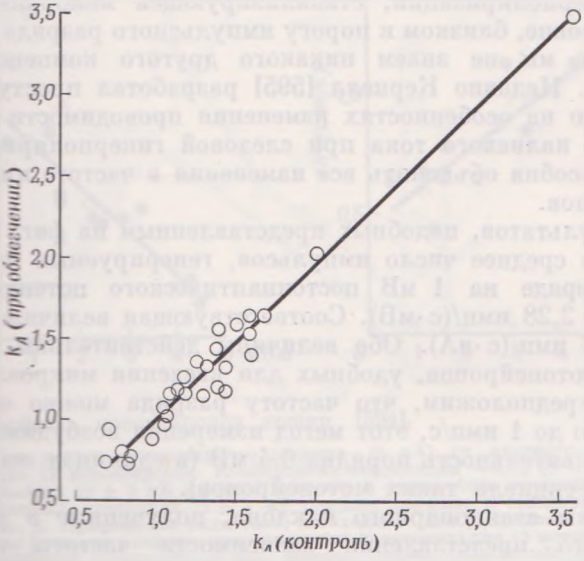
Фиг. 72. Торможение и облегчение разряда мотонейрона мышц заднего [illegible] бедра с высотой спайка 75 мВ (электрод, заполненный 2М цитратом калия) у кошки, наркотизированной пентобарбиталом (35 мг/кг) [432].

Опыт продолжался более 3 ч, что позволило измерить частоты импульсов как при облегчении (во время тетанического раздражения перерезанного нерва мышц заднего [illegible] бедра), так и при торможении (во время тетанического раздражения глубокого [illegible] берцового нерва). Показано соотношение между частотой импульсов при торможении и облегчении и соответствующими контрольными величинами. График для торможения оказался смещенным вниз, а для возбуждения — вверх по сравнению с контрольной прямой, проходящей под углом 45° через начало координат и соответствующей отсутствию возбуждающих и тормозных влияний. Величины коэффициентов регрессии (1,[illegible] возбуждения и 1,01 для торможения) говорят о точной алгебраической суммации возбудительных и тормозных эффектов в одном и том же мотонейроне. Разность частот разряда равна +3,7 имп/с для возбуждения и —7,3 имп/с для торможения.

возбуждения. Очевидно, что точной алгебраической суммации соответствовала бы линия регрессии с наклоном 1,0. В эксперименте была получена величина $0{,}96 \pm 0{,}11$ ($S_{y\,x}$). Такая же линия для 17 опытов с добавленным торможением имела наклон 1,[illegible] $\pm 0{,}09$. В экспериментах Гранита и Ренкина [443] с внеклеточной регистрацией был получен наклон 0,996. Эти авторы добавляли постоянное возвратное торможение во время импульсации мотонейрона с различными частотами под действием ритмического раздражения нерва соответствующей мышцы, а при обработке

результатов использовали взвешенные средние величины, полученные в отдельных опытах. При такой же обработке данных, представленных на фиг. 73, получился бы наклон 0,985 ± 0,157. Явную алгебраическую суммацию обнаружили в пирамидных клетках коры [131] и в нейронах Кларка, принадлежащих заднему спинно-мозжечковому тракту [310].

Рассмотренные ранее сложности синаптической организации нейронов и разнообразие результатов, получаемых при суммиро-



Соотношение между величинами наклона графиков для облегчения нейронов по данным 28 опытов, в которых были получены прямолинейные графики [432].

Коэффициент регрессии равен 0,96 ($S_{y.x}$ = ± 0,11), а линейный коэффициент корреля-

ВПСП разного происхождения на одном и том же мотонейроне резко контрастируют с простой и точной алгебраической суммацией, которую находили при использовании самых коротких ортодромных стимулов. По-видимому, синаптические токи, пропускаемые с помощью микроэлектрода, полностью шунтируют мембрану: в экспериментах Гранита и Ренкина с внеклеточным отведением последние не применялись вовсе. Алгебраическая суммация в пределах первичного диапазона «скорее всего означает, что изменения проводимости, вызываемые периферическими импульсами, освобождают ток из синаптических «батарей»,

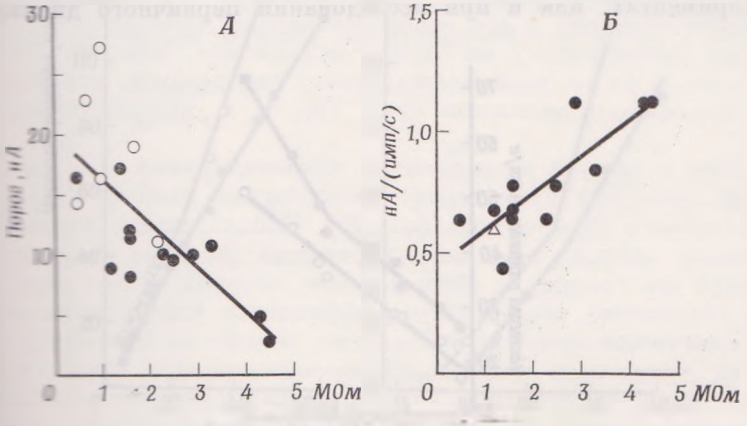
включенных параллельно вдоль клеточной мембраны. Все они вносят свою долю в активацию общего генератора импульсов, который как бы подсчитывает суммарный результат» (Гранит и сотр. [428], стр. 396). Как мы уже говорили, зона генерации импульсов во время ритмического разряда, вероятно, имеет значительные размеры, на что указывает следовая гиперполяризация. Вполне возможно, что точная алгебраическая суммация токов от множества различных синаптических участков, происходящая в активном мотонейроне, полностью объясняется действием следовой гиперполяризации, стабилизирующей мембранный потенциал на уровне, близком к порогу импульсного разряда. В настоящее время мы не знаем никакого другого компенсационного механизма. Недавно Кернелл [595] разработал простую модель, основанную на особенностях изменения проводимости и соответствующего калиевого тока при следовой гиперполяризации; эта модель способна объяснить все изменения в частоте импульсации мотонейронов.

Из результатов, подобных представленным на фиг. 71, можно определить среднее число импульсов, генерируемых при стационарном разряде на 1 мВ постсинаптического потенциала. Оно составляет 2,28 имп/(с·мВ). Соответствующая величина для тока равна 1,06 имп/(с·нА). Обе величины действительны лишь для крупных мотонейронов, удобных для введения микроэлектродов. Если мы предположим, что частоту разряда можно определять с точностью до 1 имп/с, этот метод измерения возбудимости будет иметь чувствительность порядка 0,4 мВ (в единицах постсинаптического потенциала таких мотонейронов).

Величины стационарного наклона, полученные в результате графического представления зависимости частоты импульсов от силы пропускаемого тока (фиг. 67), характеризуют также степень «усиления» сигнала клеточной мембраной, и поэтому быстрые начальные адаптивные изменения наклона отражают соответствующее снижение коэффициента усиления. Как мы видели, этот коэффициент при данных условиях опыта становится в дальнейшем постоянной величиной. Может ли его изменение в отдельном мотонейроне быть одним из физиологических механизмов регуляции движений? Кернелл [592] сообщает, что путем ритмического раздражения ствола мозга действительно можно было изменить стационарный наклон у двух выбранных для исследования мотонейронов, в одном случае с 1,9 до 3,5 имп/(с·нА), в другом — с 1,1 до 2,1 имп/(с·нА), причем оба результата статистически достоверны (ср. ниже, об «усилении» во вторичном диапазоне). В модели Кернелла [595] коэффициент усиления рассчитывается из характеристик следовой гиперполяризации.

В гл. I мы указывали на то, что более высокое общее сопротивление мембраны у мелких тонических альфа-мотонейронов

...ечает более низкие пороги возбуждения, и недавно Бёрк [1961. 162] и Куно и Мияхара [633] обнаружили положительную ...реляцию между мембранным сопротивлением и амплитудой ...ночных постсинаптических потенциалов. Как показывает гра... из работы Кернелла [594] (фиг. 74, *А*), с сопротивлением мемб... коррелирует и порог стационарной импульсации при про... тока через внутриклеточный электрод. Из фиг. 74, *Б*



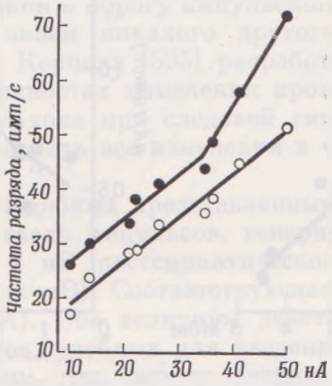
...йства мотонейронов кошки [594].

...порога стационарного разряда (в нА) от входного сопротивления ...1в мотонейронов. Коэффициент корреляции —0,72 ($P < 0{,}001$). Высота ... 89 ± 9 мВ (среднее значение и стандартное отклонение для 18 кле... потенциал 71 ± 4 мВ (среднее значение и стандартное отклонение ... *Б*. Приращение силы тока, необходимое для увеличения частоты разряда ...ия входного сопротивления (в мегомах) для 13 мотонейронов. Коэф... ...ии + 0,84 ($P < 0{,}001$). Высота спайков 89 ± 10 мВ (среднее значение ...клонение для 13 клеток), мембранный потенциал 72 ± 3 мВ (среднее ... отклонение для 12 клеток). Нейроны, использованные при построе... ...ов, представлены черными кружками. Линии регрессии были вычислены ... квадратов.

...что для мотонейронов исследованного типа коэф... ...усиления, выраженный как приращение силы тока ... увеличения частоты разряда, меньше, чем для круп... ...ических альфа-мотонейронов. Таким образом, коэффициент ... и порог — вещи по существу различные. Работа Кер... ...была проведена на пояснично-крестцовых мотонейронах ... функциональном плане из нее можно заключить, ... медленных мышц, иннервируемых такими мото... ...сохраняется на уровне низких частот, характерных ... что для выключения этих мышц, если они были ...тивированы, требуются мощные тормозные воздей-

ВТОРИЧНЫЙ ДИАПАЗОН

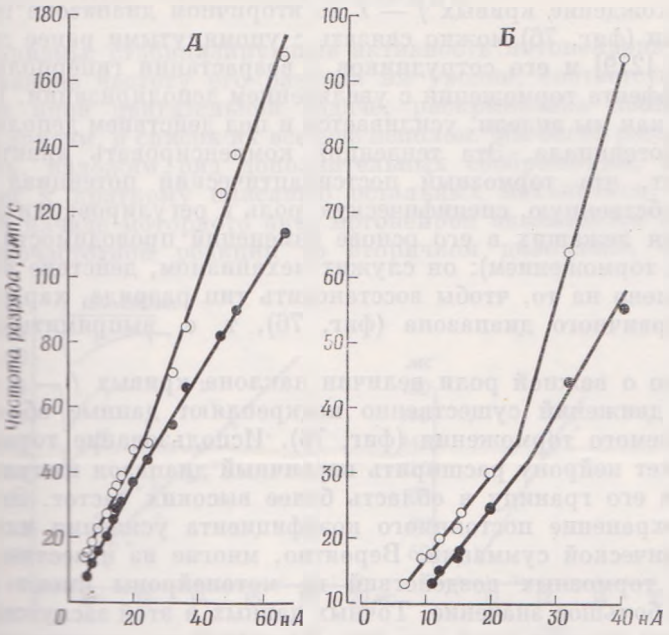
Во вторичном диапазоне уже нет той точной алгебраической суммации, которая характерна для первичного диапазона. Наиболее типичный эффект постоянного ортодромного стимула, добавленного во время импульсации мотонейрона под действием пропускаемого тока, показан на фиг. 75 для возбуждения и на фиг. 76 — для торможения; эти графики получены в таких же экспериментах, как и при исследовании первичного диапазона.



Фиг. 75. Эффект облегчения, полученный на мотонейроне разгибателя голеностопного сустава с высотой спайка 65 мВ (электрод, заполненный 2М цитрата калия) у кошки в условиях ишемического наркоза [433].

Облегчающим фактором служило растяжение икроножной мышцы на 10 мм за период 1,4 с. Контрольная кривая (светлые кружки) построена по средним для двух измерений, произведенных до и после растяжения (1,0 с до начала растяжения и 0,5...1,0 с после его окончания). Кривая для облегчения основана на данных, полученных в период 0,5...2,5 с после начала растяжения. В «контроле» разряд остается в пределах первичного диапазона ($k_A = 0{,}74$ имп/(с·нА)). Кривая для облегчения вначале идет параллельно «контрольной» кривой (первичный диапазон; $k_A = 0{,}80$ имп/(с·нА)). Разность равна $7{,}9 \pm 1{,}35$ имп/с. Синаптическое возбуждение перевело клетку во вторичный диапазон, где $k_A = 1{,}63$ имп/(с·нА).

который также представлен здесь начальными участками кривых. Построение графика несколько иное, чем в предыдущих случаях: по оси абсцисс отложена сила пропускаемого тока, а по оси ординат — эффект (в имп/с) одного только тока (белые кружочки) и тока с добавлением стимула (черные кружочки). В первичном диапазоне происходит алгебраическая суммация, во вторичном — кривые расходятся. Такое расхождение отметили также Шаповалов и сотр. [885], изучавшие действие супраспинального торможения на импульсирующие мотонейроны. В опытах с добавлением возбуждающего стимула синаптические эффекты часто уве-



...ное влияние высокочастотного раздражения глубокого ... нерва на импульсацию мотонейронов при воздействии транс... ...ка (электрод, заполненный 2М цитратом калия) у кошки, ... пентобарбиталом (35 мг/кг) [433].

... заднего ложа бедра с высотой спайка 75 мВ. Частоты для «контроля» ... 0,5 с до стимуляции нерва, для торможения — в течение 0,5 с после ... В первичном диапазоне обе кривые идут параллельно; «контрольное» ... имп/(с·нА), «заторможенное» равно 1,90 имп/(с·нА), разность состав... ... имп/с. Во вторичном диапазоне «контрольное» значение $k_A =$ ... «заторможенное» равно 1,66 имп/(с·нА). *Б*. Мотонейрон m. popliteus ... мВ. Величины для «контроля» и торможения измеряли в течение 1,0 с ... и после прекращения стимуляции нерва. В первичном диапазоне ... заторможенное» значения k_A равны 1,25 и 1,23 имп/(с·нА) соответ... ...ставляет —5,1 ± 0,58 имп/с. Во вторичном диапазоне «контрольное» ... значения k_A равны 3,5 и ~1,7 имп/(с·нА) соответственно.

... I во вторичный диапазон, недостижимый с помощью ... трансмембранных токов, т. е. вызывают инактивацию. ... объяснений наблюдаемого в этом случае рас... ...ных $j - I$ состоит в том, что высокие частоты раз... ...ные изменения следовой гиперполяризации озна... ...ны генерации импульсов с перемещением ее гра... ...дритной области в область начального сегмента ... сами авторы этой гипотезы признают, что полного ... еще не существует.

Расхождение кривых $f - I$ во вторичном диапазоне при торможении (фиг. 76) можно связать с упомянутыми ранее данными Экклса [279] и его сотрудников о возрастании гиперполяризующего эффекта торможения с увеличением деполяризации. Инактивация, как мы видели, усиливается и под действием деполяризующего потенциала. Эта тенденция компенсировать инактивацию означает, что тормозный постсинаптический потенциал играет свою собственную, специфическую роль в регулировании (помимо действия лежащих в его основе изменений проводимости, вызываемых торможением): он служит механизмом, действие которого направлено на то, чтобы восстановить тип разряда, характерный для первичного диапазона (фиг. 76), т. е. выпрямить кривую $f - I$.

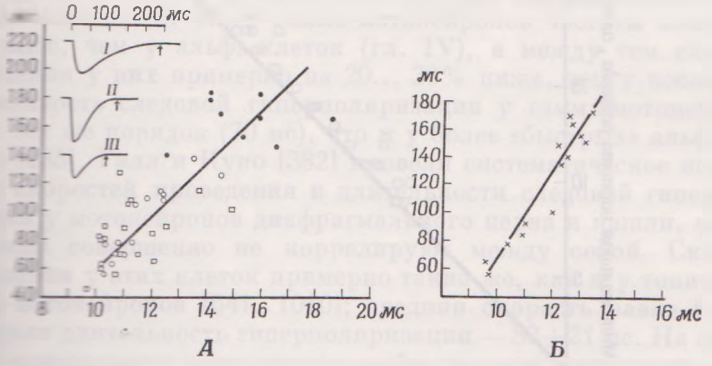
Идею о важной роли величин наклона кривых $f - I$ в регуляции движений существенно подкрепляют данные об эффекте добавляемого торможения (фиг. 76). Использование торможения позволяет нейрону расширить первичный диапазон импульсации, сдвинув его границу в область более высоких частот. Это означает сохранение постоянного коэффициента усиления и свойств алгебраической суммации. Вероятно, многие из известных тонических тормозных воздействий на мотонейроны имеют в этом смысле большое значение. Точных данных в этой заслуживающей внимание области пока еще нет. Известно, что существуют большие и в настоящее время необъяснимые различия в верхней границе частот первичного диапазона. Кернелл [591], исследовав 30 мотонейронов, нашел, что она варьирует в пределах от 3 до 84 имп/с, составляя в среднем 51 имп/с. Гранит и сотр. [5] наблюдали один случай, когда первичный диапазон доходил до 110 имп/с. В качестве примеров изменчивых тонических тормозных воздействий, которые могли бы объяснить подвижность верхней границы первичного диапазона, можно упомянуть влияния с нижележащих уровней спинного мозга на вышележащие (торможение Шиффа — Шеррингтона), тоническое мозжечковое торможение и тормозные эффекты, выявляемые в опытах с перерезкой задних корешков, контралатеральных по отношению к мышце отведения (перерезка Моруцци, см. [273]). Кернелл в своей модели выводит различия в предельных частотах первичного диапазона из различия в длительности следовой гиперполяризации. Модель находит некоторое подтверждение в хорошей корреляции между обеими величинами.

В большинстве двигательных актов возбуждающие и тормозные воздействия используются параллельно и регуляция касается не только частоты, но и диапазона импульсации. В этой малоизученной области, где приходится иметь дело с новыми представлениями о «диапазоне» и «наклоне» как регулирующих факторах, в настоящее время возможны только умозрительные построения.

РЕГУЛЯЦИЯ ЧАСТОТЫ РАЗРЯДА

Механизмы, стабилизирующие активность мотонейрона и поддерживающие частоту его разряда на уровне, соответствующем той или иной двигательной задаче, раскрывались постепенно, один за другим, и список их все еще неполон. Мы бегло рассмотрим их здесь, изложим ряд дополнительных соображений, а затем перейдем к краткому описанию остальных механизмов.

В начале моторного акта мотонейрон оказывается готовым к высокочастотной реакции во вторичном диапазоне, которая



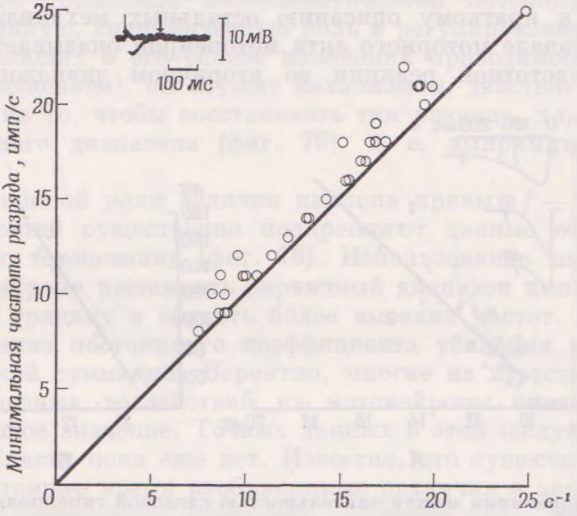
...ррелляция между длительностью следовой гиперполяризации (ось ...) и временем, необходимым для проведения импульса по аксону ... 1 м (ось абсцисс) [290].

...для всей серии исследованных мотонейронов, принадлежащих разгибателю ... сустава (m. soleus и обеим головкам m. gastrocnemius) кошки. Кривые ... — записи следовой гиперполяризации; стрелками указаны точки, которые ... ее конец. *Б*. То же для мотонейронов m. plantaris и m. flexor digitorum ...

...как того, чтобы ускорить нарастание сокращения и усилить ... двигательных концевых пластинок. Такая реакция ... разрядом «адаптированной» постоянной частоты. ...ечную фазу стабилизации рассматривали как результат ... зоны генерации импульсов, приводящего к следовой ...поляризации, т. е. к главному стабилизирующему ..., который удерживает разряд мотонейрона в пределах ...диапазона и придает ему таким образом важное свойство ...ической суммации частот разряда. Кернелл [595] ... объясняет адаптацию «накоплением» следовой ... в результате ее суммации.

... показали Экклс и сотр. [290] (ср. также [630]), в мотонейронах ... конечностей у кошки длительность следовой гиперполяризации ... коррелирует со скоростью проведения импульсов ..., эта корреляция (фиг. 77) указывает на то, что мелкие

тонические мотонейроны с малыми частотами разряда обладают механизмом следовой гиперполяризации, приспособленным для поддержания именно таких частот. Кернелл [591], изучавший пояснично-крестцовые мотонейроны у того же животного, обнаружил хорошую корреляцию между минимальными частотами их разряда при пропускании тока (порогом стационарного состояния)



Фиг. 78. Корреляция между минимальной частотой устойчивого ритмического разряда и величиной, обратной времени до максимума поздней следовой деполяризации (ось абсцисс) [591].

Измерения проведены на 31 мотонейроне. Частоту определяли на протяжении 0,5 [illegible] время длительных разрядов, вызываемых пропусканием тока. Время до максимума поздней следовой деполяризации измеряли, как показано стрелками на записи, [illegible] денной вверху. Прямая проведена через точки, в которых сопоставляемые величины равны между собой. Вверху — ответ мотонейрона на пороговое антидромное раздражение (15—20 совмещенных записей); видно, что следовая гиперполяризация сменяется поздней следовой деполяризацией (правая стрелка).

и величиной, обратной длительности следовой гиперполяризации (фиг. 78). Эту длительность измеряли до момента небольшого обратного отклонения —«поздней деполяризации», которой заканчивается гиперполяризация (ср. [290]). Наблюдаемая связь проявлялась бы и в том случае, если бы длительность измерялась до пика следовой гиперполяризации, но коэффициент корреляции был бы равен не +0,98, как при первом способе измерения, а +0,74. На фиг. 78 длительность следовой гиперполяризации очень хорошо коррелирует с максимальным интервалом между импульсами, при котором еще возможен регулярный разряд.

Связь между частотой разряда и длительностью следовой гиперполяризации более фундаментальна по своей природе, чем при-

вленная на фиг. 77 корреляция между второй из этих величин и скоростью проведения; она свойственна и нейронам пирамидного тракта [926]. Так, например, у крысы одиночные сокращения мышц дистальной части конечности сливаются при гораздо больших частотах тетанического раздражения, чем у кошки [436], и поэтому от их мотонейронов требуются более высокие средние частоты разряда. Как и следовало ожидать исходя из того, что мы видим на фиг. 78, периоды следовой гиперполяризации у мотонейронов крысы значительно короче [115], чем у кошки. Однако вопреки ожиданию, основанному на фиг. 77, их аксоны проводят возбуждение медленнее, чем соответствующие аксоны кошки. Точно так же мы видели, что у гамма-мотонейронов частоты импульсации выше, чем у альфа-клеток (гл. IV), а между тем скорости проведения у них примерно на 20... 30% ниже, чем у последних. Длительность следовой гиперполяризации у гамма-мотонейронов имеет тот же порядок (70 мс), что и у более «быстрых» альфа-нейронов [285]. Гилл и Куно [382] провели систематическое исследование скоростей проведения и длительности следовой гиперполяризации у мотонейронов диафрагмального нерва и нашли, что эти величины совершенно не коррелируют между собой. Скорости проведения у этих клеток примерно такие же, как и у тонических альфа-мотонейронов [641, 1010]; средняя скорость равна 64 м/с, средняя длительность гиперполяризации — 83±21 мс. На фиг. 77 такая длительность соответствовала бы скорости проведения около 6 м/с. Питтс [794] давно уже сформулировал гипотезу о том, что частота импульсации мотонейронов диафрагмального нерва определяется балансом между восстановлением возбудимости после субнормального состояния, наступающего вслед за каждым импульсом, и степенью синаптического возбуждения. При внутриклеточном отведении это субнормальное состояние выявляется как следовая гиперполяризация. Чем сильнее синаптический или проходящий через клетку ток, тем скорее гиперполяризация будет компенсирована и наконец вытеснена деполяризацией, достаточной для того, чтобы вызвать следующий импульс. Дальнейшие данные о корреляции между частотами разряда и следовой гиперполяризацией см. у Кернелла [591, 595].

Постсинаптические тормозные эффекты (тонические и вызванные возвратителем) как важные факторы стабилизации были описаны выше.

Хорошо известно, что возвратные коллатерали мотонейронов участвуют в регулировании частоты разряда, главным образом путем постсинаптического торможения через клетки Реншоу [832, 833], а в некоторых случаях и путем облегчающего воздействия на мотонейроны; это отмечал Реншоу и более подробно исследовали Уилсон и его сотрудники (резюмировано в [1009]). Из этих двух функций лучше изучено торможе-

ние мотонейронов; оно чаще встречается и бывает более мощным, чем возбуждающее действие. Возвратное торможение удобно было исследовать путем антидромной стимуляции передних корешков или двигательных нервов. В целом, вероятно, торможение играет большую роль, чем облегчение, насколько можно судить по регулярности его появления при условиях, которые будут описаны ниже. Большинство исследователей отмечали, что некоторые мотонейроны не подвержены возвратным эффектам. Шейбель и Шейбель [867] в своих обширных анатомических исследованиях нашли, что 20... 30% мотонейронов не имеют возвратных коллатералей. Их вовсе нет у мотонейронов диафрагмального нерва [382, 383] и у нейронов, иннервирующих глазные мышцы кошки [860].

Клетка Реншоу представляет собой вставочный нейрон и, подобно другим вставочным нейронам, подвержена влияниям различного характера и происхождения. Так, например, она может быть заторможена или возбуждена [246, 418, 467, 993], и это вносит элемент факультативности в действие возвратной цепи, что имеет значение для обширной области исследований. К настоящему времени выявлены, конечно, лишь немногие из бесчисленных возможностей включения и выключения возвратной цепи. Известные факты этого рода перечисляет в своем обзоре Уилсон [989]. Возможно, что некоторые из прямых (т. е. не возвратных) воздействий на вставочную клетку Реншоу являются «прямыми» также и в том смысле, что значение их не связано с функционированием возвратного пути. У клетки Реншоу могут быть и другие функции. Действительно, недавние исследования [534, 535] показывают, что она способна освобождать мотонейроны от реципрокного торможения афферентами Ia и таким образом поддерживать общее возбуждающее действие этих афферентов. Если, однако, мотонейроны активны, то трудно представить себе, чтобы они не испытывали влияния клеток Реншоу,— конечно, кроме тех случаев, когда последние полностью заторможены или когда речь идет о мотонейронах, лишенных возвратной цепи.

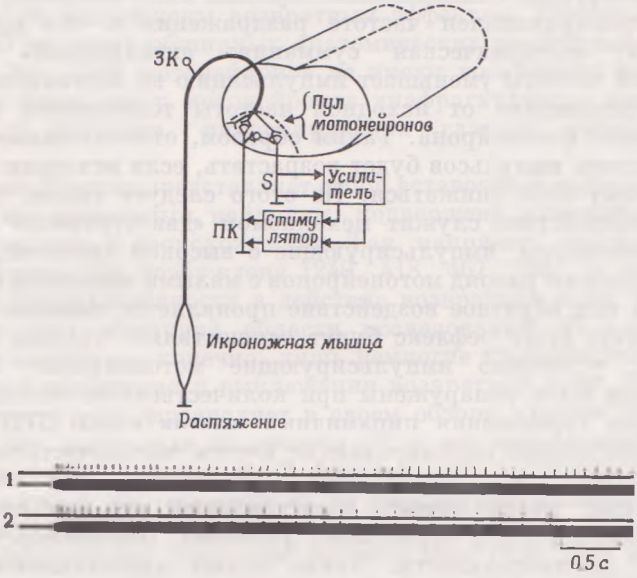
Ряд общих фактов, касающихся возвратного торможения, послужил основой для некоторых достаточно правомерных обобщений относительно его функции. Отметим прежде всего вывод Экклса и сотр. [286] о том, что близость расположения ядер двух мышц в спинном мозгу существенно усиливает возвратные тормозные эффекты. Позже это обобщение было подтверждено на 474 мотонейронах, принадлежащих 14 мышцам [284]. Двигательные ядра в большинстве случаев несколько вытянуты вдоль оси спинного мозга [842], тогда как возвратные связи действуют преимущественно в поперечном направлении, между клетками одного и того же уровня и даже между мотонейронами мышц, функционально совсем не связанных между собой.

Это наблюдение, по-видимому, указывает на общую роль возвратного торможения как ограничителя частоты импульсов. Ясно, что в этом случае, как отмечали Брукс и Уилсон [132, 133], тормозный процесс будет в первую очередь подавлять разряды нейронов с более низкой активностью. Количественное изучение действия возвратного торможения на импульсирующие мотонейроны разгибателей голеностопного сустава [443] показало, что его эффект пропорционален частоте раздражения и что при этом происходит алгебраическая суммация: антидромный тетанус постоянной частоты уменьшает импульсацию на постоянное число спайков независимо от исходной частоты тонического разряда исследуемого мотонейрона. Таким образом, относительное уменьшение частоты импульсов будет возрастать, если исходная частота будет почему-либо снижаться. Из этого следует также, что возвратное воздействие служит механизмом «двигательного контраста»: мотонейроны, импульсирующие с высокой частотой, эффективно подавляют разряд мотонейронов с малыми частотами импульсации, тогда как обратное воздействие проявляется намного слабее. В результате этого рефлекс будут осуществлять хорошо активированные, устойчиво импульсирующие мотонейроны. Эти же особенности были обнаружены при количественном исследовании возвратного торможения пирамидных клеток коры [572].

Многочисленные опубликованные записи высокочастотных залпов, которыми клетка Реншоу отвечает на одиночные антидромные стимулы, могли создать представление, что она таким же образом реагирует и в нормальных условиях. Это отнюдь не соответствует действительности. Такие залпы представляют собой физиологический артефакт, используемый в экспериментах для выявления и идентификации клеток Реншоу. На ритмическую стимуляцию вроде той, которую, вероятно, создают мотонейроны, эти клетки отвечают медленным, нерегулярным разрядом [464].

Тормозное действие клеток Реншоу можно усилить до максимума, синхронизировав антидромное раздражение с ритмическим разрядом в эфферентном волокне от какого-нибудь одного мотонейрона, как показано на фиг. 79. В этом случае каждый импульс, проходящий по выделенному двигательному аксону, служит пусковым сигналом для активации всех коллатералей, конвергирующих на клетки Реншоу, что приводит к обширному эффекту возвратного торможения. В таких экспериментах удобно использовать для антидромного раздражения весь остальной передний корешок (кроме выделенного аксона), но это совсем не обязательно. Среди филаментов, отделенных для испытания, обычно можно найти такие, которые при их раздельной или совместной стимуляции способны создать максимальное возвратное торможение. Такие опыты обычно показывают, что возвратное торможение (как, например, на фиг. 79) кумулятивным образом подавляет

импульсацию тонического мотонейрона, активированного при рефлексе на растяжение. Этот кумулятивный эффект, вероятно, не является особенностью самого торможения, а скорее зависит от какого-то фактора, связанного с возбудительным звеном цепи и приводящего к снижению возбудимости мотонейронов или повышению возбудимости клеток Реншоу. Новейшие данные [322]



Фиг. 79. Схема опыта на децеребрированной кошке [444].

Импульс, отведенный от одиночного волокна (*S*) в переднем корешке и подвергнутый усилению, воздействует на стимулятор, который возбуждает при этом антидромный залп в волокнах переднего корешка (ПК), идущих к тому же сегменту. ЗК — задний корешок. Показана петля возвратного торможения. Импульсный разряд вызывают растяжением разгибателей колена (запись *1* внизу, контроль). Запись *2* получена при той же силе растяжения, но при включенной цепи антидромной стимуляции, синхронизированной с импульсами тонического разряда (обратить внимание на артефакт). Скорость и величина растяжения (15 мм), зарегистрированные прибором, показаны широкими черными линиями на каждой записи.

указывают на возможное слабое антидромное торможение гамма-мотонейронов альфа-нейронами, которое могло бы служить для уменьшения стимуляции веретен. Каково бы ни было объяснение получаемых результатов, эксперименты такого типа, как изображенный на фиг. 79, представляют несомненный интерес, так как они показывают, к чему может приводить воздействие полностью мобилизованных возвратных цепей на тонический разряд. Он может, например, постепенно и плавно затушить его.

Действительно, Гранит и сотр. [437] отмечали, что у мелких тонических мотонейронов частота разряда весьма регулярна

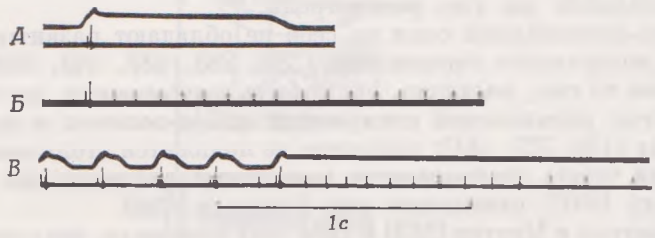
образом уменьшается под действием возвратного торможения, и это наблюдение было подтверждено с помощью двух других подходов к той же проблеме [284, 286, 630]. Видимо, высокостабильный тонический разряд в сочетании с рекрутированием новых мотонейронов для увеличения мышечного усилия представляет собой желательный результат статической двигательной регуляции, так как в процессе филогенеза выработались по меньшей мере три обеспечивающих его специальных приспособления: 1) малый наклон кривых $f - I$ для тонических мотонейронов; 2) большая длительность их следовой гиперполяризации и 3) наличие у них эффективных цепей возвратного торможения. Все эти приспособления мы уже рассмотрели.

Гамма-мотонейроны сами по себе не обладают развитым механизмом возвратного торможения [284, 285, 437, 543, 958], хотя некоторые из них, очевидно, могут быть заторможены, по крайней мере путем ритмической стимуляции альфа-волокон в передних корешках [136, 322, 454]; последнее не покажется столь неожиданным, если учесть распределение возвратных коллатералей в спинном мозгу [867], отмеченное еще Гольджи [399].

Хольмгрен и Мертон [513] в 1954 году сообщили, что с помощью синхронных залпов, сила которых составляла всего лишь четверть максимальной, иногда удавалось создать мощное возвратное торможение рефлекса, вызываемого раздражением контралатерального участка кожи у децеребрированного животного. Сейчас это можно истолковать в том смысле, что фазические низкопороговые афференты тормозят импульсацию в медленнопроводящих тонических афферентах с более высоким порогом (по отношению к электростимуляции), но в то время еще не было данных о соответствующей дифференциации мотонейронов. Однако Хольмгрен и Мертон, по-видимому, впервые высказали мысль о стабилизации частоты по принципу отрицательной обратной связи как возможной функции возвратных коллатералей. Предположение о периферическом механизме торможения тонических рефлексов фазическими разгибательными рефлексами рассматривали Гранит [437] и Экклс и сотр. [284, 286], но оно еще не было подвергнуто систематической проверке.

Возвратное торможение, специфически воздействующее на тонические мотонейроны, необходимо рассматривать в связи с такими влияниями для постурального тонуса факторами, как рефлекс на растяжение и гамма-петля. Как мы уже видели (гл. I), эти мотонейроны отличаются высокой реактивностью по отношению к пространственной потенциации. Так, например, эффекты последействия нескольких быстрых растяжений приводят у децеребрированного животного к длительной импульсации *деэфферентированных* тонических мотонейронов разгибателей [410, 440] (фиг. 80). Фазические мотонейроны не дают такой реакции. При интактных

эфферентных нервах в дополнение к этому был бы доступен для использования весь диапазон гамма-регуляторных воздействий, которые, как показывают эксперименты с раздражением головного мозга, способны заставить первичные окончания веретен импульсировать с любой частотой от 0 до ~ 300 имп/с (гл. IV; см. также фиг. 34 и 35, где представлены сильно выраженные динамические эффекты). Колебания «гамма-настройки» индивидуальных веретен могут получаться прямым путем, как результат изменений в степени посттетанической потенциации. Эти свойства системы будут порождать лабильность, для контроля



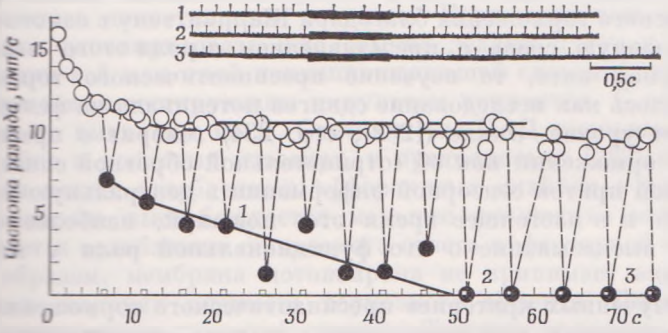
Фиг. 80. Ответы мотонейронов кошки на растяжение мышцы [440].

А. Низкий тонический и высокий фазический спайки (внизу) — характерный ответ на растяжение, записанное миографом (вверху). *Б*. Такое же сочетание спайков при растяжении, произведенном спустя 30 с после тетанического раздражения нерва m. gastrocnemius с частотой 220 имп/с в течение 9,1 с (миограмма опущена). *В*. Реакция на повторные быстрые растяжения, возбуждающие тонический разряд, и на последующее длительное растяжение.

которой из имеющихся функциональных элементов вряд ли можно было бы создать механизм более эффективный, чем торможение, зависимое от частоты разряда на выходе. Возвратное торможение как факультативный способ саморегуляции частоты разряда должно давать тонической системе определенные преимущества, так как оно будет повышать точность работы двигательных единиц в мышце и расширять первичный диапазон активности самих нейронов.

По мнению Гранита и Ратледжа [444], возвратное торможение в сочетании с другими механизмами, ограничивающими частоту разряда, делает возможным «избыточное возбуждение»— в том смысле, что для поддержания некоторой постоянной частоты импульсации может использоваться входная частота, значительно превышающая ту, которая была бы для этого необходима и достаточна. Например, в опыте, представленном на фиг. 81, возвратное торможение тонического разгибательного рефлекса на растяжение неуклонно усиливалось (см. записи над графиком), хотя в течение многих секунд наблюдаемая частота разряда при этом рефлексе в промежутках между пробами с торможением практически

не изменялась. Кумулятивное снижение порога тормозного эффекта не отражалось сразу же на частоте импульсации, но в конце опыта разряд внезапно прекратился. Однако возрастающий эффект торможения проявился в удлинении восстановительного периода между тормозными пробами (см. записи этих проб вверху). Авторы объясняли это тем, что возбуждающие рефлекс импульсы постепенно утрачивали способность поддерживать частоту разряда,



Торможение у децеребрированной кошки [444].

— частота разряда в переднем корешке нерва, идущего к разгибателю голени, при растяжении мышцы. С регулярными интервалами производили антидромное раздражение с частотой 114 имп/с длительностью 0,7 с (отмечены прямоугольниками на оси абсцисс), вызывавшее возвратное торможение. Стационарная частота импульсов обозначена двумя параллельными горизонтальными линиями. — частота разряда в периоды торможения. Вверху — оригинальные записи, сделанные в моменты *1*, *2* и *3*, указанные на графике. Когда восстановление после торможения начинает задерживаться, частота импульсации уже не достигает стационарного уровня (при данной частоте повторения антидромной стимуляции). Удлинение периода стимуляции привел, наконец, к длительной паузе, наступившей после нескольких укороченных перерывов в разряде.

для исследуемого мотонейрона. Таким образом, они показали, что проба с торможением выявляет в каждый момент величину избытка того возбуждающего воздействия, которое поддерживало импульсацию нейрона. Было высказано предположение, что начальный избыток возбуждения зависит от медленной, «электрической» деполяризации дендритов, которая противодействует колебаниям возбудимости, пока ее поддерживает входная импульсация достаточно высокой частоты.

Роль возвратного облегчения установить труднее. По-видимому, оно направлено главным образом на разгибатели. Уилсон [440] видят в нем приспособление для поддержания баланса между возбудимостью сгибателей и разгибателей. По своему физиологическому механизму это облегчение представляет собой раствор-

ПРЕСИНАПТИЧЕСКОЕ ТОРМОЖЕНИЕ

Роль пресинаптического торможения в регуляции двигательных функций выяснена пока лишь в самых общих чертах. Экспериментальные работы последних лет, посвященные этому явлению, ясно показали, что оно встречается повсюду на входных участках спинного мозга, не исключая и нисходящих входов; значительная часть этих работ была направлена на поиски критериев для его обнаружения. Если экспериментальный анализ постсинаптического торможения благодаря Шеррингтону с самого начала имел прочную связь с представлением о роли этого механизма в моторном акте, то изучение пресинаптического торможения развивалось как исследование сдвигов потенциала на феноменологическом уровне. Экклс ([282], стр. 234) говорит о пресинаптическом торможении как об «отрицательной обратной связи, регулирующей приток сенсорной информации в центральную нервную систему», и в настоящее время это, пожалуй, наиболее определенное высказывание о его функциональной роли у млекопитающих.

Из изученных критериев пресинаптического торможения некоторые оказались неоднозначными, другие — недостаточно определенными, но в конце концов один из них — так называемая первичная афферентная деполяризация (ПАД) — получил молчаливое признание большинства исследователей. Мы не будем рассматривать обширную литературу по пресинаптическому торможению; обзоры читатель найдет у Уолла [970, 971], Уиллиса [986], Экклса [281, 282] и Лундберга ([696], нисходящие воздействия). Уолл [971] очень хорошо излагает этот вопрос и дает много сведений, относящихся к его истории. Ниже будут указаны некоторые трудности, связанные с оценкой относительной роли обоих видов торможения (пре- и постсинаптического) в регуляции моторных функций, где они, несомненно, должны часто действовать совместно, если пресинаптическое торможение распространено так же широко, как и первичная афферентная деполяризация. Мотонейрон мы будем здесь рассматривать только как исполнительное устройство, инициирующее двигательные акты.

В настоящее время считают, что для доказательства пресинаптической природы какого-либо акта торможения необходима информация из того самого места, где должен происходить предполагаемый процесс. Вполне определенные данные такого рода получили Хаулэнд и сотр. [529]; они вводили систему микроэлектродов в спинной мозг (располагая их в одном сечении), чтобы проследить распределение и направление тока, вызванного кондиционирующим импульсным раздражением одного заднего корешка и создающего длительное торможение, которое можно измерить с помощью тестирующего импульса, приложенного

к соседнему заднему корешку. Оказалось, что во время этого торможения тестирующий залп не проникает в коллатерали первичных аксонов.

Продолжая исследования в этой области, Уолл [970] разработал метод изучения упомянутой выше первичной афферентной деполяризации (ПАД). Раздражающий микроэлектрод вводят в ядро первичных афферентов (обычно — волокон Ia и Ib) и регистрируют антидромный ответ на тестирующий импульс, приложенный к этим афферентам, после перерезки передних корешков, вызывающих двигательную реакцию. Если концевые участки афферентов деполяризовать (что обычно делают путем короткой стимуляции той или иной кондиционирующей системы), то порог их возбуждения тестирующим импульсом понизится. С помощью этого метода выявляют ПАД. Считают, что ПАД уменьшает величину спайка в концевых участках, и предполагают [282], что под действием таких ослабленных афферентных спайков в синапсах на мотонейроне высвобождается меньшее количество медиатора и это ведет к ослаблению ожидаемого ответа эффекторной клетки. Таким образом, мембрана мотонейрона не принимает активного участия в создании видимого тормозного эффекта. Подавление спайка происходит на входной стороне. Так как некоторые кондиционирующие системы могут создавать ПАД через вставочные нейроны, полагают, что эти нейроны воздействуют с помощью аксо-аксональных синапсов на концевые разветвления других аксонов. Это означало бы, что пресинаптическое торможение является «пресинаптическим» только по отношению к мембране клетки-мишени, а в зоне своего собственного действия процесс остается постсинаптическим. Уолл [971] относит пресинаптическое торможение к участкам спинного мозга, расположенным более дорсально, и объясняет его деполяризацией афферентных волокон посредством воздействием мелких клеток, окружающих эти толстые волокна на их пути через substantia gelatinosa.

Один из первых признаков пресинаптического торможения обычно считали уменьшение моносинаптического ВПСП, не сопровождающееся изменением мембранного потенциала, и если бы этот признак оказался надежным, то мы имели бы возможность различать пре- и постсинаптические тормозные воздействия и исследовать их относительное значение для тех или иных интересных актов. Однако постсинаптическое торможение, как мы уже разъяснили в начале главы, не обязательно приводит к отрицательным сдвигам мембранного потенциала, так что этот критерий не позволяет с уверенностью оценивать влияние обоих видов торможения на реакцию мотонейрона.

Другой метод выявления пресинаптического торможения, которому сначала возлагали большие надежды, появился после того, как было обнаружено (см. обзор Шмидта [870]), что преси-

наптическое торможение может быть устранено инъекцией пикротоксина, но нечувствительно к стрихнину (последний действует как мощный антагонист постсинаптического торможения в спинном мозгу [113]). Стрихнин проявляет даже тенденцию слегка усиливать пресинаптическое торможение [299]. Надежность этого критерия для различения двух видов тормозных эффектов, участвующих в регуляции движений, исследовали Келлерт [585] и Келлерт и Шумски [586, 587] на мотонейронах m.m. triceps surae, tibialis anterior и semitendinosus кошки. Оказалось, что при раздражении мышечных афферентов возникают постсинаптические тормозные эффекты двух типов —чувствительные к стрихнину и устойчивые к нему. Последние обладали многими свойствами, которые приписывают пресинаптическому торможению, однако с помощью различных внутриклеточных критериев (гиперполяризация мембраны, инъекция ионов хлора) была доказана их постсинаптическая природа, хотя в то же время их можно было устранить введением пикротоксина. Таким образом, действие пикротоксина неспецифично и при изучении регуляции движений его нельзя использовать с целью «вычитания» пресинаптической составляющей из суммарного тормозного эффекта.

Экспериментальное исследование постсинаптического возбуждения и торможения, их алгебраической аддитивности и т. п. давно уже носит количественный характер. Поэтому важно было бы исследовать пресинаптическое торможение в таком же количественном аспекте, а не просто как явление, на которое указывают изменения ПАД либо (с меньшей определенностью) потенциала задних корешков или Р-волна спинномозгового потенциала, описанная Гассером и Грахемом [372]. Грин и Келлерт [450] пытались осуществить количественное сравнение обоих видов торможения, активируя мотонейроны икроножной мышцы трансмембранным током (а) или растяжением мышцы, возбуждающим в исследуемой клетке разряд той же частоты (б). Авторы полагали, что растяжение m. biceps posterior приводит к пресинаптическому торможению мотонейронов икроножной мышцы, и, чтобы продемонстрировать это, вводили животному стрихнин. В случае (а) пресинаптическое воздействие на импульсирующий мотонейрон было бы неэффективным ввиду прямой стимуляции клеточной мембраны; в случае (б) афференты от m. biceps posterior должны создавать деполяризацию (ПАД) в окончаниях афферентов от икроножной мышцы, передающих сигналы для аутогенного рефлекса на растяжение этой мышцы. Когда с помощью методов (а) и (б) получали разряд мотонейронов одной и той же частоты, растяжение m. biceps posterior тормозило его в обоих случаях в совершенно одинаковой степени. Не было обнаружено никаких признаков пресинаптического торможения; наблюдалось только постсинаптическое торможение, чувствительное к пикротоксину.

Если бы предметом этой главы было пресинаптическое торможение как таковое, можно было бы добавить еще очень многое. Но из сказанного уже видно, что в настоящее время трудно отвести этому виду торможения какую-то более определенную роль в регуляции двигательных функций, пока его эффекты не могут быть отделены от эффектов одновременного постсинаптического торможения. Недавно, однако, представление о первичной афферентной деполяризации как основе пресинаптического тормозного действия получило столь нужную для него поддержку в гистологических исследованиях Конради [197—200], который показал, что у кошки в пояснично-крестцовой области на крупных моносинаптических М-бляшках у мотонейронов сгибателей сидят более мелкие концевые образования — так называемые Р-бляшки.

ГЛАВА VII

ОБЩИЕ ОСОБЕННОСТИ РЕГУЛЯЦИИ ПОЗЫ И ДВИЖЕНИЙ С ПОМОЩЬЮ ВЕРЕТЕН

Введение

Опираясь на точные данные о влиянии мышечных рецепторов на мотонейроны и о свойствах мотонейронов, мы попытаемся теперь шаг за шагом продвигаться дальше в понимании роли веретен как регуляторов двигательных функций. Разумеется, «понимание» этих сложных биологических механизмов должно быть основано на анализе функциональных цепей, но у интактного животного существует неизвестное число центральных станций, каждая из которых, вероятно, снабжена неизвестными нам «настраивающими» цепями и обратными связями. Поэтому полезно будет с самого начала осознать, что такие механизмы способны выполнять (или отказываться выполнять) гораздо более широкий круг функций, чем мы можем представить себе интуитивно или втиснуть в жесткие рамки строго контролируемого эксперимента. Так, например, Холмквист и Лундберг [515, 516] с помощью внутриклеточных электродов показали, что эффекты воздействия кожных и мышечных афферентов на мотонейроны (гл. V) могут стать совершенно иными в результате небольших смещений уровня децеребрации. При изложении проблем регуляции движений нам поневоле придется ограничиваться рассмотрением общих принципов и тех форм регуляции, которые связаны с хорошо изученными физиологическими состояниями. Как правило, мы не знаем, когда, насколько регулярно, в какой мере и в каких биологических ситуациях реализуются те явления, которые кажутся на первый взгляд исключительными. Они предстают перед нами как факты, свидетельствующие об огромных ресурсах центральной нервной системы.

На том уровне интерпретации фактических данных, который возможен в настоящее время, пробелы в знании деталей, отно-

шихся к физиологии веретен, не обязательно должны задерживать дальнейший прогресс. Попытки понять регуляцию движений в большинстве случаев не заходят так далеко. К сожалению, однако, мы не имеем ни малейшего представления о том, каков смысл полинейронной иннервации интрафузальных волокон. Можно высказать лишь несколько предположений, представляющих, возможно, определенный интерес. Например, не дифференцированы ли гамма-волокна в отношении центральных влияний, которые они передают? Скажем, одни волокна могли бы передавать мозжечковые воздействия, а другие — пирамидные. Или, быть может, они связывают двигательные единицы, обладающие сходными свойствами (например, фазическими или тоническими)? Или же они организованы таким образом просто для того, чтобы обеспечить общее состояние «готовности» веретен, их «тонус»? Или, наконец, это создает возможность поочередной активации различных групп веретен, обусловливающей неутомляемость системы в целом? Очевидно, что знание этого аспекта физиологии веретен было бы полезным для понимания интересующих нас общих проблем. Что касается центральных факторов, то кажется вероятным, что мощные супраспинальные тормозные воздействия на гамма-моторные гамма-нейроны [427] играют более важную роль, чем можно было бы представить себе в рамках современного подхода к вопросам управления. Имеющиеся экспериментальные данные обрисовывают нам роль этих тормозных воздействий только в связи с сопряженными альфа-гамма-рефлексами (см. ниже) — в других отношениях они совершенно не поддаются интерпретации. Более здесь физиологическая природа торможения — имеем ли мы дело с истинным постсинаптическим воздействием, или с пресинаптическим, или, наконец, со снятием облегчения,— в большинстве случаев неизвестно.

Основную информацию о роли веретен в регуляции движений дают эксперименты, касающиеся регуляции позы. Как мы увидим, рефлекс на растяжение, который Лидделл и Шеррингтон (1924) описали по существу как отрицательную обратную связь (они и не пользовались этим термином), занимает ключевое положение в большинстве попыток понять, что может дать органу чувств веретёна — гамма-мотонейроны в сочетании с сухожильными органами. Во времена активной работы Шеррингтона как экспериментатора моторные аспекты функции веретен были неизвестны. Поэтому первая задача настоящей главы будет состоять в том, чтобы включить это недоставшее звено; при этом рефлекс на растяжение приобретет еще большее значение для понимания регуляции позы и двигательных актов. Будет также показано, что активация эфферентного окончания веретена в результате фузимоторной стимуляции может вызывать рефлекторные эффекты без интрафузального сокращения.

Данные об активной роли гамма-волокон в рефлексе на растяжение

В отсутствие сильной гиперполяризации мотонейронов фазическая компонента рефлекса на растяжение — так называемый «сухожильный рефлекс»— вероятно, не нуждается или почти не нуждается в поддержке со стороны гамма-волокон. «Сухожильные рефлексы» служат хорошим приближением [518] к синхронному моносинаптическому испытанию, которое было критически рассмотрено в предыдущей главе. Они дают мало точной информации для понимания функций веретен, и использование их с этой целью вызвало много недоразумений. Некоторые данные об этих рефлексах, важные для клиники, содержатся в работах Магладери и Мак-Даугала [709] и Пайяра [773]. Существует категория людей, которые лишены сухожильных рефлексов и тем не менее по всей видимости, способны нормально управлять произвольными движениями (см., например, [272]).

Косвенные данные, говорящие о роли гамма-петли в рефлексе на растяжение, были получены в экспериментах Ханта [557], Гранита и Каада [427] и Кобаяси с сотр. [603], но все они касались лишь ее активности у децеребрированного животного. Обнаружив медленно возрастающую активность мышечных веретен и фузимоторных гамма-волокон при раздражении центров, участвующих, как уже было известно, в регуляции позы, Гранит и Каада писали: «Мы не выдвигаем предположения. что все тонические изменения в мышцах сводятся к изменениям активности веретен, которые косвенным образом, через постуральные рефлексы, определяют уровень возбудимости спинного мозга и других центров. Но полученные нами результаты заставляют нас признать чрезвычайно важную роль именно этого механизма» ([427], стр. 156). На центральный вопрос о том, необходима ли такая активность гамма-петли для рефлекса на растяжение, впервые попытались ответить Элдред, Гранит и Мертон [319], которые показали, что мощный разряд мотонейронов разгибателей голеностопного сустава, вызываемый у децеребрированного животного поворотом головы [710], не появляется после перерезки задних корешков. Однако эта операция, по-видимому, практически не нарушала фузимоторную гамма-активность, так как первичные окончания веретен отвечали на движения головы такими же энергичными разрядами, как и при интактных задних корешках. Согласно предположению авторов, альфа-рефлекс на движение головы при статическом растяжении отсутствовал потому, что после деафферентации импульсы от веретен не могли уже доходить до альфа-мотонейронов.

В этих опытах четко выявились четыре момента: 1) для рефлексов данного типа необходима «настройка» веретен фузимоторами

ными импульсами; 2) у децеребрированных животных разряд первичных окончаний при их достаточной активации в этих условиях может достигать очень высокой интенсивности — порядка 200... 300 имп/с; 3) фузимоторные гамма-мотонейроны могут быть активированы несмотря на бездействие альфа-системы (в то время было уже известно, что гамма-активность может появляться изолированно или предшествовать альфа-активности как при рефлексах [537], так и при супраспинальных эффектах; оба наблюдения были впоследствии неоднократно подтверждены), и, наконец, 4) при этом рефлексе существует, по-видимому, нейронное торможение между разрядами альфа- и гамма-клеток (см. ниже). На фиг. 21 были приведены записи рефлекса на растяжение из работы Элдреда и сотр. [319]; здесь ясно видно мощное стимулирующее действие интактных фузимоторных волокон на разряд первичных окончаний. Нерегулярности в этом разряде авторы объясняли вспышками импульсации гамма-мотонейронов.

В результате всех этих исследований была выдвинута гипотеза, что для состояния децеребрации характерно преобладающее возбуждение гамма-мотонейронов — так называемая ригидность гамма-типа [408]. Позднее Янсен и Мэтьюз [558, 559] показали, что при децеребрации повышена также активность более многочисленных статических гамма-волокон, способных вызывать разряды веретен в укорачивающейся мышце. В экспериментах этих авторов, так же как в опытах Харви и Мэтьюза [481] и Альнаэса и сотр. [17], перерезка передних корешков снижала частоту разряда первичных окончаний; это снижение было столь же значительным, как и в экспериментах Элдреда и сотр. (см., например, фиг. 21). Из фиг. 1 в статье Харви и Мэтьюза видно, что частота импульсации одного первичного окончания в m. soleus уменьшилась с 100 до 56 имп с. У спинальной кошки [17] эффект перерезки передних корешков выражен гораздо слабее.

Вайсс и Рашуорт [730, 731] показали, что кокаинизация нерва m. soleus устраняет децеребрационную ригидность этой мышцы задолго до того, как кокаин успеет подействовать на альфа-моторные волокна и на толстые афференты от веретен. Они объясняли это на основе данных Гассера и Эрлангера [371], показавших, что тонкие нервные волокна (в данном случае это были гамма-эффекторные волокна) кокаин парализует раньше, чем толстые. Данных, которые говорили бы об участии возбуждающих альфа-волокон группы II Хилсона — Като [988, 991] в рефлексах на растяжение, не имеется. В то время можно было предполагать (ср. [725]), что кокаин сам по себе не обладает достаточной мощностью, чтобы активировать мотонейроны, но это возражение было снято в результате экспериментов Гранита и сотр. [428] со стимуляцией через гамма-систему и внутриклеточной регистрацией ответов (фиг. 45). В настоящее время вряд ли можно сомневаться в том, что эффект кокаина,

описанный Мэтьюзом и Рашуортом, был ими истолкован правильно; известно, например, что после выключения «настройки» мышечных веретен гамма-волокнами статический рефлекс на растяжение исчезает. В пользу такой интерпретации полученных ими результатов говорят эксперименты, которые мы рассмотрим ниже. О полученных недавно дополнительных данных см. [392].

Эксперименты с блокадой нервов, уменьшающей спастичность у человека или ригидность у децеребрированной кошки, проводились еще тогда, когда этот эффект казался необъяснимым [117. 675]. Впоследствии такую блокаду широко использовали для избирательного выключения гамма-волокон (см., например, [151. 240, 617, 856]). Особый интерес представляют сейчас давние эксперименты Лидделла и Ольмстеда [668], применивших спиртовую блокаду для подавления децеребрационной ригидности. Харига [480], в работе которого сделан хороший обзор старой литературы по избирательной инактивации нервных волокон, возобновил исследования в этой области и продемонстрировал как кратковременные, так и длительные эффекты спиртовой блокады. Первым он изучал на m. soleus пятнадцати децеребрированных кошек. Он получил для рефлекса на растяжение среднюю величину 485 г на контрольной стороне тела и 293 г на стороне блокированного нерва. Если спиртовую блокаду поддерживали в течение 10 мин, то через 3—4 недели появлялись признаки дегенерации миелиновой оболочки у тонких волокон (толщиной 1... 9 мкм). Эти эксперименты были продолжены на 190 детях, страдавших спастичностью; разведенный спирт впрыскивали в область двигательной точки 234 мышц, обнаруживавших ригидность церебрального происхождения. В 142 случаях ригидность исчезла совершенно, а во всех остальных случаях уменьшилась. Для поддержания лечебного эффекта, который длился иногда до 1 года, инъекции приходилось повторять с промежутками от 3 недель до 4 месяцев. Харига приходит к выводу, что двигательные расстройства фузимоторного типа у человека весьма обычны. Как показывают недавние исследования Хагбарта и Валльбо (см. ниже) проведенные на человеке, при произвольных сокращениях мышц активируются и веретена, так что их следует рассматривать как часть нормального механизма двигательных актов.

У человека вряд ли есть постоянный рефлекс на статическое растяжение, как, например, у кролика [533]. Его наличие служит признаком патологии. Вместе с тем из исследований с внутриклеточными электродами мы знаем (гл. VI), что импульсирующий мотонейрон способен отвечать на растяжение мышцы (фиг. 7[illegible] и именно поэтому реакция такого нейрона на растяжение приобретает ключевое значение для проблем управления движениями. Если мышцы уже активированы, то, какое бы движение они ни осуществляли, их мотонейроны автоматически будут в дос-

точной степени деполяризованы, чтобы могло проявиться действие системы гамма-мотонейронов и мышечных веретен. Поэтому регулируемые гамма-волокнами рефлексы на растяжение нельзя рассматривать просто как компоненты механизма, управляющего содержанием позы. Присоединенные к мышечным движениям, они приобрели важную роль всегда готовой к действию отрицательной обратной связи, компенсирующей эффект удлинения мышцы под контролем фузимоторных сигналов.

В свете рассмотренных выше данных следует истолковывать и тот обычный факт, что при альфа-гамма-сопряжении разряды гамма-мотонейронов и даже веретен часто предшествуют активации альфа-клеток. Если мотонейроны недостаточно деполяризованы, то вполне вероятно, что ранние фузимоторные эффекты будут способствовать их деполяризации через эфферентное звено рефлекса-петли и тем самым подготавливать почву для сокращения скелетной мышцы. Если же деполяризация мотонейронов уже достигла порога импульсного разряда или превышает его, тогда начальная фузимоторная активность (гамма- или альфа-фузимоторных волокон) должна будет вызвать сокращение через петлю и сыграть в этом отношении ту же роль, что и в эксперименте, представленном на фиг. 71 в гл. VI.

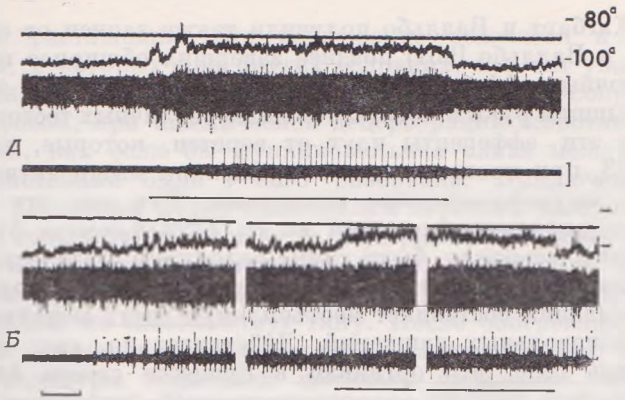
Альфа-гамма-сопряжение

Было показано, что веретена смогут выполнять приписанные им в предыдущем разделе функции лишь в том случае, если интрафузальные волокна будут сокращаться вместе с экстрафузальными, предотвращая таким образом чрезмерную разгрузку мышечных веретен длины. При такой разгрузке мотонейроны оказались бы под жестким контролем рецепторов напряжения, реакции которых значительно более стереотипны. Как мы видели из примеров, приведенных в гл. I—IV, чувствительность датчиков длины и частота их разряда могут необычайно тонко регулироваться. Сами мышцы, насколько нам известно, не оказывают на собственные мотонейроны значительного рефлекторного влияния путем изменения своей длины или напряжения. Этот вопрос вызывает много споров (см., например, [137, 412, 454]). Если такое влияние существует, то его роль еще не была достаточно ясно продемонстрирована. Поскольку необходима совместная активация экстра- и интрафузальных мышечных волокон, она должна быть организована (по крайней мере в основном) центральным звеном управления. Убедительные данные, которые бы подтверждали или опровергали этот вывод, не могут быть получены путем раздражения эфферентов и исследования возникающих при этом рефлексов, поскольку невозможно гарантировать, что активация нервных волокон в таких условиях будет происходить нормально. Однако ряд

экспериментов прямо наводил на мысль о сопряженных рефлексах. Например, Хант [537] и Кобаяси и сотр. [603] обнаружили спинальные рефлексы, при которых обе системы активировались фактически совместно, причем гамма-мотонейроны легче поддавались мобилизации. Точно так же Гранит и Каада [426], пользуясь стереотаксическим методом, продемонстрировали параллельное возбуждение и торможение обеих систем; при этом фузимоторные волокна оказались более чувствительными (у наркотизированных животных), так что действие их на веретена можно было изучать в изолированном виде. Впоследствии появилось много аналогичных сообщений.

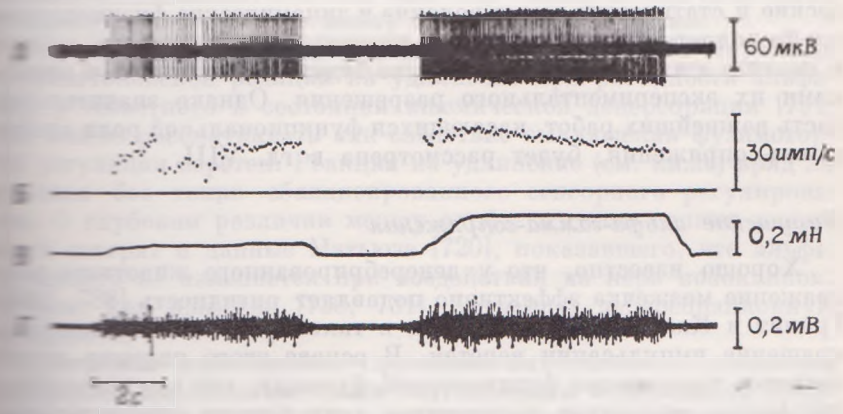
Как мы уже отмечали, шейные рефлексы протекают при параллельном участии альфа- и гамма-мотонейронов [319]. Такой результат был получен в опытах с физиологической (адекватной) стимуляцией. Элдред и Хагбарт [320] изучали характерные особенности организации кожных рефлексов, открытых Хагбартом [469], данные которого были подтверждены рядом авторов (см., например, [24, 543]). Было обнаружено, что пощипывание кожи над той или иной мышцей ноги вызывает возбуждение ее мотонейронов, тогда как с окружающих участков можно было получить тормозный эффект. Элдред и Хагбарт нашли, что соответствующим образом реагируют и фузимоторные нейроны, как если бы альфа- и гамма-рефлексы были сопряжены между собой на каком-то центральном уровне (ср. также [184]). Такое сопряжение наиболее тщательно изучено в системе межреберных мышц, где оно было обнаружено группой Эйлера и Сирсом. Эти работы будут рассмотрены в гл. VIII. По мнению исследователей, местом сопряжения является в данном случае спинной мозг (фиг. 90, гл. VIII). Недавно появилось сообщение [248] о том, что у животного во время выхода из наркоза активные движения нижней челюсти совершаются на основе альфа-гамма-сопряжения: на это указывают одновременные импульсы с веретен. Все эти данные позволяют с уверенностью заключить, что нейронно сопряженная альфа- и гамма-активность достаточно обычна, чтобы ее можно было считать характерной особенностью регуляции движений.

Недавно Хагбарту и Валльбо [473, 474, 476, 952] удалось зарегистрировать как массовый разряд веретен, так и импульсацию отдельных первичных окончаний с помощью тонких электродов, которые они вводили в собственные нервы. С помощью ряда критериев, описанных в предыдущих главах, в массовом разряде была выявлена совместная активация толстых эфферентов от веретен под действием фузимоторных волокон. На фиг. [illegible] показан такой разряд, полученный методом вибрации, который мы подробно рассмотрим ниже. Этот метод позволяет возбудить сильный массовый разряд первичных окончаний. На фиг. [illegible] представлена сходная реакция веретен при произвольном сокра-



Влияние вибрации, приложенной к ахиллову сухожилию человека (фиксирована под прямым углом к голени) [475].

...ьный нервный разряд, вызванный вибрацией с частотой 200 Гц. Период раз... показан горизонтальной линией (при внезапном включении вибратор «под... на сухожилии, что ведет к появлению двух начальных вспышек импульсации). ...льких секунд вибрационного раздражения в мышцах икры возникает слабое ... сокращение, проявляющееся в сигналах на электромиограмме (нижняя ... смещение исходной линии ЭМГ здесь частично представляет собой артефакт ... Б. Нервная активность во время длительного произвольного сокращения ... в сочетании с вибрационным раздражением (показанным горизонтальной ... Следует отметить, что комбинированный эффект меньше суммы эффектов сокра... и вибрации, взятых в отдельности. Разрыв в записи соответствует периоду 3 с. ...времени 1 с. Вертикальные масштабы: для нейрограммы — 20 мкВ, для ЭМГ—



Разряд в одиночном афферентном волокне, связанный с двумя ...ными произвольными сокращениями (без видимого укорочения, ...ибающих указательный палец у человека (по Валльбо).

...ные импульсы: *Б* — мгновенная частота разряда (прямая линия соответствует ...ной частоте); *В* — крутящий момент, создаваемый мышечными сокращениями; ... (записана с помощью поверхностных электродов, расположен... ...ами в 10 см от epicondylus medialis humeri).

щении. Хагбарт и Валльбо получили также записи от отдельных волокон, и Валльбо [951] позднее завершил обширное исследование одиночных афферентов от рецепторов растяжения, принадлежащих мышцам руки и ноги; с помощью различных тестов он доказал, что эти афференты идут от веретен, которые, как видно из фиг. 83, при произвольных сокращениях мышц активируются вместе с экстрафузальными волокнами. Так как эти веретена давали разряд при укорочении мышц, активируемые фузимоторные волокна, вероятно, были гамма-волокнами статического типа.

По-видимому, мы вправе заключить, что совместная альфа-гамма-активация составляет неотъемлемую часть механизма регуляции произвольных движений. Действительно, вряд ли можно представить себе, что организм в процессе своего филогенеза выработал этот отлично сконструированный, управляемый головным мозгом инструмент, обеспечивающий измерение длины мышц и ее регуляцию на основе аутогенных обратных связей, только для того, чтобы использовать его лишь в крайних патологических состояниях. При движениях конечностей — безразлично, произвольных или автоматических, с нагрузкой или без нагрузки,— мышцы постоянно подвергаются действию растягивающих сил. В ответ на это возникают приспособительные реакции, протекающие под совместным контролем двух механизмов обратной связи, один из которых регулирует длину, а другой — напряжение: первый из них включает два вида взаимодействующих между собой рецепторов и три вида фузимоторных волокон: динамические и статические гамма-волокна и динамические фузимоторные альфа-волокна. Для того чтобы продвинуться несколько дальше в анализе этих вопросов, нам нужно будет познакомиться с попытками их экспериментального разрешения. Однако значительная часть важнейших работ, касающихся функциональной роли альфа-гамма-сопряжения, будет рассмотрена в гл. VIII.

Нарушение альфа-гамма-сопряжения

Хорошо известно, что у децеребрированного животного раздражение мозжечка эффективно подавляет ригидность [887, 11[illegible]. Гранит и Каада [427] наблюдали в таких условиях полное прекращение импульсации веретен. В основе этого явления лежит активное торможение фузимоторной функции, так как расслабление мышц, вызванное подавлением деятельности альфа-системы, привело бы к их растяжению и тем самым — к стимуляции веретен. Когда Гранит и сотр. [422] исследовали кошек в состоянии ишемической децеребрации [798], у которых, несмотря на деафферентацию, ишемия мозжечка приводила к сильно выраженной ригидности [799], веретена оказывались в большинстве случаев разгруженными и вели себя как «ненастроенные», или пассивные.

рецепторы растяжения. Это наблюдение относится к шейным рефлексам, в которых при других условиях, как мы уже упоминали, обнаруживается характерное альфа-гамма-сопряжение. Таким образом, при ишемической децеребрации животное реагировало так, как если бы функциональная связь между альфа- и гамма-системами была у него разорвана. Выключение мозжечковой регуляции путем охлаждения передней доли мозжечка у кошек, децеребрированных на интерколликулярном уровне, тоже обычно вызывало депрессию гамма-активности, несмотря на повышенную ригидность мышц, т. е. веретена реагировали на сокращение по «пассивному» типу. После обогревания восстанавливалась первоначальная картина. Таким образом, обе описанные процедуры позволяли получать ригидность на основе активности одной только альфа-системы. Гранит и сотр. [422] заключили, что мозжечок воздействует на какой-то нервный переключатель, направляющий возбуждение по альфа- или по гамма-пути. Можно также представить себе, что существует какая-то нейронная связь (вроде упомянутой выше или показанной на фиг. 90 в гл. VIII), управляемая клетками Пуркинье. Тогда у нормального животного возрастание и падение фузимоторной активности следовало бы за уровнем активности этих клеток. Разрывом этой связи при заболевании мозжечка можно было бы объяснить такие хорошо известные симптомы, как дисметрия и диадохокинез, так как в этом случае не существовало бы организованной гамма-активности, благодаря которой веретена могут измерять и регулировать длину мышц и ее изменения.

Гранит и сотр. [422] указывали также на то, что отсутствие сверрингтоновской реакции на удлинение при ригидности альфа-типа у животного в состоянии ишемической децеребрации [797, 798] можно рассматривать как следствие выключения фузимоторной регуляции веретен. Реакция на удлинение (см. ниже) вряд ли возможна без тонко сбалансированного сенсорного регулирования. О глубоком различии между альфа- и гамма-типами ригидности говорят и данные Мэтьюза [720], показавшего, что альфа-ригидность не изменяется при воздействии на нерв новокаином, который, как известно [730, 731], устраняет децеребрационную ригидность.

Описанные наблюдения, сделанные на кошках с удаленным мозжечком, впоследствии были подтверждены и дополнены Глейзером и Хиггинсом [393] и ван дер Мейленом и сотр. [954], но полное изложение полученных ими результатов мы отложим до гл. X. Здесь достаточно будет упомянуть о том, что у таких животных наряду с другими симптомами наблюдаются расстройства локомоции, указывающие на возможное выключение регуляции веретен.

Бендлер и сотр. [718], проводя опыты с одним интересным животным сложного строения, обнаружили, что оно блокирует

импульсы от первичных окончаний веретен (в конце концов даже разряды, вызываемые растяжением), но не оказывает заметного влияния на импульсы от кожных рецепторов и на электромиограмму. У интактной кошки или собаки инъекция этого вещества приводила к длительной локомоторной атаксии. У децеребрированного животного ригидность после инъекции исчезала, тогда как ригидность альфа-типа, вызванная ишемической децеребрацией, оставалась незатронутой. Менее понятным остается выключение гамма-активности через вставочные нейроны под действием мианезина [42, 543] и хлорпромазина [484]. Последний эффект наблюдали у децеребрированной, но не у спинальной кошки [323, 484]. Мианезин обладает сильным угнетающим действием на полисинаптические рефлексы [571].

Тулин [937] изучал регенерацию нервов, контролируя свои анатомические данные параллельной регистрацией разряда веретен, вызываемого раздражением регенерирующего нерва. Он в асептических условиях удалял участок большеберцового нерва длиной 1 см у 42 взрослых кошек. Спустя 6 недель после операции можно было продемонстрировать установление связи толстых афферентных волокон с мышечными веретенами и сухожильными органами, но только через 9 недель после этого удавалось возбуждать веретена путем раздражения нерва с силой, достаточной для активации фузимоторных волокон. Этот эффект начинал появляться тогда, когда уже можно было видеть некоторую регенерацию гамма-аксонов. Для их полной регенерации требовалось 22 недели. В течение всего этого периода «животные на оперированной стороне постоянно опирались на всю поверхность стопы и пятки» [937]. У одного животного спустя 26 недель, у другого спустя 30 недель можно было наблюдать нормальную опору на фаланги пальцев, и в обоих случаях была установлена активность гамма-петли. Все эти исследования показали, что фузимоторная регуляция движений представляет собой нормальный процесс, отсутствие которого приводит к локомоторным расстройствам.

У новорожденных котят альфа-гамма-сопряжения еще нет. Скоглунд [983, 894], изучавший децеребрированных котят разного возраста, нашел, что тонические рефлексы на растяжение появляются у них только после созревания медленно развивающихся тонких двигательных волокон. Однако у котят должны достичь зрелости и некоторые другие структуры (мышцы, толстые нервные волокна, спинной мозг), прежде чем у них можно будет вызвать рефлексы на растяжение (см. обзор Скоглунда [895]), так что это наблюдение не самый сильный аргумент в пользу роли фузимоторных волокон в тонических рефлексах такого рода, хотя оно и согласуется с обрисованной выше общей картиной.

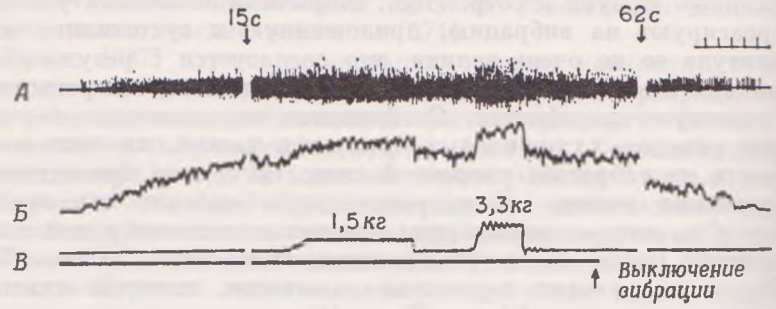
Рефлекс, вызываемый вибрационным раздражением

Как у человека [253, 314, 470, 471, 639, 857], так и у децеребрированной кошки [520, 726, 727] вибрационное раздражение мышцы, активирующее первичные окончания веретен, приводит к медленно нарастающему аутогенному рефлексу.

Запись такого рефлекса на вибрацию, приложенную к сухожилию, приведена на фиг. 84, где можно также видеть усиление рефлекторного ответа при растяжении мышцы. У человека это непроизвольная реакция, но она может быть подавлена волевым усилием. При отвлечении внимания рефлекс появляется вновь. По данным Брауна и сотр. [135], вторичные окончания у кошки не реагируют на вибрацию, приложенную к сухожилию, если амплитуда ее не очень велика, что согласуется с результатами Бианкони и ван дер Мейлена [97]. Следовательно, эти рецепторы не участвуют в рефлексе. Оксфордские исследователи изучали также реакцию сухожильных органов и нашли, что они могут отвечать на вибрацию умеренной силы, но только при активном напряжении мышцы. В сокращающихся мышцах эти органы способны воспроизводить ритм высокочастотных вибраций малой амплитуды (более 50 Гц при амплитуде менее 100... 200 мкм [726, 727]), активирующих первичные окончания, которые чувствительны к смещениям в 10 мкм. Таким образом, применение высокочастотной вибрации — наиболее избирательный из известных способов раздражения первичных окончаний в мышечных веретенах. Конечно, у интактного животного последующее рефлекторное сокращение мышцы будет активировать органы Гольджи, чувствительные к напряжению.

Весьма интересно, что вибрационное раздражение позволяет наблюдать эффект фузимоторной активации первичных окончаний без прямого вовлечения (насколько можно судить при отсутствии решающих данных) фузимоторных волокон. С этой точки зрения очень медленное развитие рефлекторного ответа на вибрацию у человека (фиг. 84) может означать только то, что для того, чтобы мотонейроны были готовы в полную силу реагировать на ту или иную частоту вибрации, сначала должны произойти какие-то события в спинном мозгу и (или) в высших центрах. Если бы первичные окончания просто оказывали моносинаптическое воздействие на мотонейроны, наблюдаемая задержка была бы необъяснимой. В этом случае рефлекторное напряжение мышцы возрастало бы с такой же быстротой, как и у децеребрированной кошки [726, 727]. Но, как говорилось выше (см. стр. 117 и сн. 41 и 80), тонический рефлекс на растяжение можно с полной уверенностью отнести к полисинаптическим рефлексам. Вероятному, у человека поток импульсов от возбуждаемых вибрацией первичных окончаний воздействует вначале на «неподго-

товленную» центральную организацию, мобилизующую «тонус», и таким образом экспериментатор получает уникальную возможность наблюдать in statu nascendi процесс, который он обычно видит лишь во вполне развитой форме у децеребрированного животного. Эта центральная полисинаптическая организация, подобно другим полисинаптическим цепям, весьма чувствительна к наркозу. После дозы барбитурата рефлекс на вибрацию исчезает — это было показано на человеке [253, 639] и на кошке [726]. Неожиданные данные в пользу такой организации из вставочных нейронов получили Эклунд и Хагбарт [314], которые установили



Фиг. 84. Действие вибрации, приложенной к сухожилию m. tibialis anterior (у человека) [470].

Вибратор был включен за 20 с до начала записи. Можно видеть постепенное усиление электромиографической активности, записанной непосредственно (*А*) и интегрированной (*Б*), а также усиленные непроизвольные реакции на статическое растяжение (*В*).

что во время вибрационного раздражения можно вызвать у человека классические постуральные рефлексы, в том числе рефлексы Магнуса — Де Клейна, в обычных условиях выраженные очень слабо [940]. Эффект добавления нагрузки в опыте, представленном на фиг. 84, показывает, что и у человека во время рефлекторной реакции на вибрацию, когда центральная организация уже мобилизована, рефлексы на растяжение сразу же достигают полной силы. Поэтому полагают, что эти и другие постуральные рефлексы обеспечиваются общей центральной «вычислительной» системой, в которую могут поступать возбуждающие афферентные сигналы от первичных окончаний и других рецепторов, играющих важную роль в регуляции позы. Ответы на вибрацию воспроизводят характерную реципрокную организацию рефлекторных реакций с первичных окончаний.

Главное различие между «сухожильным» рефлексом, в основном моносинаптическим, и собственно рефлексом на растяжение хорошо видно по крайней мере их изменения под действием вибрации [253, 470, 639]. Ланс и его сотрудники [639] нашли, что вибрационное раздражение мышцы подавляет

ильные» рефлексы даже в тех случаях, когда невозможно было зарегистрировать рефлекторное сокращение. Так как это подавление наблюдалось у больных с перерывом спинного мозга в шейном отделе или ниже, оно можно было определяться событиями, происходящими в спинном мозгу на более периферических уровнях. Когда вибрация вызывала рефлекторное сокращение, последнее можно было имитировать произвольно. Однако такая стимуляция не оказывала тормозящего действия на сухожильный рефлекс. Хагбарт и Эклунд [470] упоминают о подтверждении ими данных Яманака [], который показал, что вибрационное раздражение при низких частотах тормозит, а при высоких усиливает моносинаптический Н-рефлекс, вызываемый у человека электростимуляцией. Если бы торможение было обусловлено «столкновением» тестирующего импульса с разрядом, вызванным вибрацией, [] бы ожидать прямо противоположных результатов. Таким образом, подавление моносинаптического ответа скорее всего происходит в спинном мозгу. Эти результаты интересны тем, что они показывают, как трудно исследовать вопросы регуляции движений с помощью моносинаптических испытаний (что мы уже подчеркивали в гл. VI). По мнению автора, этот метод [] ден, когда он позволяет продемонстрировать возбуждающее действие, тормозное же действие может оказаться псевдотормозным или пресинаптическим эффектом, проявляющимся одновременно с повышением возбудимости (гл. VI).

Особое преимущество метода вибрационной стимуляции в применении к мышцам человека заключается в том, что он позволяет исследовать роль произвольных управляющих воздействий. В отношении тонического рефлекса на вибрацию они дают эффект облегчения. Хотя сила рефлекторного сокращения мышцы зависит от ее длины, произвольная совместная активация может компенсировать влияние этого фактора, причем действие ее наиболее заметно именно при малых длинах, в остальном неблагоприятных для получения данного рефлекса [314]. Если удобно усадить испытуемого так, что он сможет расслабить мышцы, то это ослабление скоро проявится и в уменьшении силы тонического рефлекса на вибрацию. Есть достаточные основания предполагать, что при таких обстоятельствах спонтанная активность гамма-волокон повышается (см., например, [340] и гл. X); с этим согласуются данные Хагбарта и Эклунда [470] и Ланса с сотр. [639] о том, что при новокаиновой блокаде тонический рефлекс на растяжение сильно ослабевает уже в то время, когда еще возможны произвольные сокращения и, следовательно, альфа-волокна не блокированы. Диаметр этих волокон несколько меньше, чем диаметр эфферентов от веретен, так что по волокнам Ia сигналы должны беспрепятственно доходить до спинного мозга. Поэтому подавление рефлекса на вибрацию было, вероятно, вызвано вибрационной новокаиновой блокадой гамма-волокон, снижавшей их спонтанную активность и приводившей таким образом к торможению веретен. О спонтанной фузимоторной активности [] известно из ряда работ (см., например, [537, 624]); [] Бергхуве [957] на m. tenuissimus. Поскольку тонический рефлекс на вибрацию у человека представляет собой имитирован-

ный рефлекс на растяжение, можно сказать, что он соответствует общему правилу, согласно которому такие рефлексы нуждаются в фузимоторной поддержке. Правда, Гассель и Диамантопулос [370] на основании своих опытов несколько критически отнеслись к методу новокаиновой блокады; однако они впрыскивали новокаин в седалищный нерв на уровне середины бедра, так что их критика вряд ли ставит под сомнение эксперименты других исследователей, применявших этот метод в более адекватной форме.

Известно, что у децеребрированного животного в рефлексе на растяжение m. soleus используется лишь часть той мышечной силы, которую можно мобилизовать путем тетанического раздражения (см., например, [411, 721]). Осторожное применение вибрации позволяет теперь гарантировать избирательную активацию практически всех первичных окончаний веретен и получать при этом высокую частоту разряда. Мэтьюз [726] воспользовался этим с целью выяснить, что может дать стимуляция этими рецепторами мотонейронов m. soleus при оптимальных, по-видимому, условиях. Как только рефлекс на вибрацию начнет создавать напряжение, ему будут противодействовать сухожильные органы, и в этом смысле условия здесь такие же, как и при рефлексе на растяжение, или очень сходные. Однако рефлексу на растяжение (в тех условиях, в которых его обычно исследуют — на разгибателях децеребрированного животного) противодействует еще один фактор — активированные гамма-волокнами вторичные окончания, которые при рефлексе на вибрацию неактивны. И тем не менее при вибрационной стимуляции m. soleus у кошки рефлекторное напряжение вскоре достигает плато — максимальной величины, которая также незначительна по сравнению с силой, развиваемой при тетанизации нерва [726—728], и даже меньше, чем при обычном рефлексе на растяжение [728, 729]. Каковы же здесь лимитирующие факторы?

Рассмотрим сначала разницу в величине между рефлексом на растяжение и на вибрацию. Мэтьюз объясняет ее мобилизацией вторичных окончаний при растяжении (и их «молчанием» при вибрации). Однако данные, полученные методами внеклеточного и внутриклеточного отведения (гл. V), говорят о том, что вторичные окончания тормозят мотонейроны разгибателей, так что их возбуждающее действие, постулированное Мэтьюзом, вряд ли возможно. Их афферентные сигналы должны проходить через какую-то неизвестную цепь, растормаживаемую при децеребрации. Первая возможность, подлежащая проверке, состоит в том, что вторичные окончания блокируют возвратное торможение. Вторая — что они блокируют описанную Гранитом [416] цепь, обусловливающую самоторможение веретен при многократном растяжении мышц. Могут быть и другие предположения. Кроме того, следует вспомнить о том,

при рефлексе на растяжение экстрафузальные сокращения носят нерегулярный или осциллирующий характер и это позволяет мотонейронам восстанавливать свою работоспособность в промежутках между разрядами. Возможно, что навязанные вибрацией колебания нарушают естественную цикличность процессов, протекающих на уровне синаптической мембраны (см. гл. XII).

Что касается вообще незначительной силы вибрационного рефлекса, то нужно помнить, что для самого возникновения тонического рефлекса на вибрацию требуется мобилизация особой полисинаптической системы, специфичной для постуральных рефлексов; поэтому основной ответ на наш вопрос должен быть связан со свойствами этой системы. В принципе экспериментальная ситуация здесь не очень сильно отличается от той, которую мы использовали в нашей лаборатории с целью показать, что тонические мотонейроны — это единственный вид мотонейронов, отвечающих длительными разрядами на посттетаническую потенциацию, вызванную тетанизацией мышечных афферентов или повторными короткими растяжениями (см. фиг. 80 в предыдущей главе). Как мы уже видели (гл. I и VI), это альфа-мотонейроны с медленнопроводящими аксонами, создающие лишь очень небольшое напряжение. Позднее было показано (гл. VI), что за тоническую импульсацию ответственны мотонейроны с низким коэффициентом усиления, снабженные несколькими механизмами, ограничивающими частоту разряда. По данным Экклса [240], они особенно чувствительны к сигналам с афферентов Ia. Все говорит о том, что именно эти мотонейроны осуществляют тонический рефлекс на вибрацию при участии интересующей нас полисинаптической цепи. Анастасиевич и сотр. [20], изучая тонический вибрационный рефлекс у децеребрированной кошки, подтвердили все эти выводы путем прямой регистрации импульсов в альфа-волокнах, выделенных из передних корешков. Оказалось, что тоническая реакция действительно принадлежит медленным мотонейронам. Для возбуждения фазических мотонейронов требуются большие амплитуды вибрации, но и в этом случае даже некоторые из них способны поддерживать разряд в течение длительного периода.

Тонический рефлекс на вибрацию, вероятно, может стать очень полезным инструментом для клиники, особенно в сочетании с произвольными актами, добавляющими фузимоторную стимуляцию благодаря альфа-гамма-сопряжению (фиг. 82 и 83). В качестве примера можно упомянуть работу Хагбарта и Эклунда [471], описавших некоторые спастические парезы, не поддающиеся произвольному контролю. Эксперименты показали, что большое усилие может быть развито вибрационным воздействием, способно вызывать движения; это позволяет предполагать, что фузимоторный

путь может брать на себя функцию возбуждения мотонейронов, когда они становятся недоступными для импульсов, посылаемых к альфа-путям с вышележащих уровней.

РЕГУЛЯЦИЯ ЗАВИСИМОСТИ НАПРЯЖЕНИЯ ОТ ДЛИНЫ

Рекрутирование. Реакция удлинения

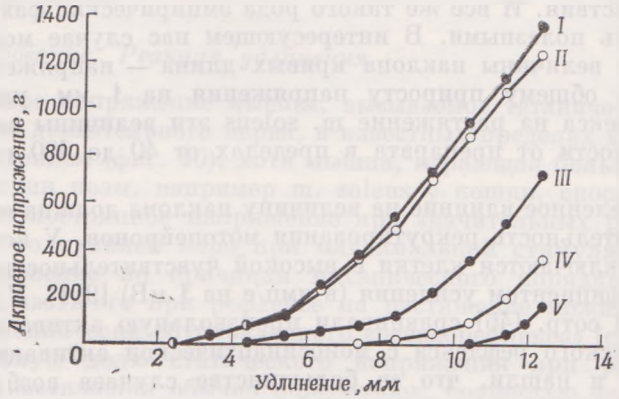
Активное напряжение мышцы, вызываемое тетаническим раздражением двигательного нерва, в известных пределах возрастает с ее удлинением (фиг. 10), хотя мышца, играющая большую роль в сохранении позы, например m. soleus у кошки, способна поддерживать постоянное напряжение при значительных различиях в длине, по крайней мере при максимальной стимуляции. Так как напряжение по причинам механического порядка зависит от длины, часть его при рефлексе на растяжение можно отнести на счет механически обусловленного «псевдорефлекса» (см. ниже). Рефлекторную долю статического напряжения при различных степенях растяжения обычно определяют, полностью затормаживая мотонейроны и измеряя происходящее при этом уменьшение напряжения [673, 674]. Эта методика устраняет также ту механическую компоненту, величина которой зависит от числа рекрутированных мотонейронов, так как показано, что при рефлексе на растяжение частота их разряда приблизительно постоянна [257, 411, 826]. Полное затормаживание по существу означает функциональную деэфферентацию. Поэтому для заторможенной мышцы кривая зависимости напряжения от длины будет кривой пассивного напряжения. Разность между общим и пассивным напряжением представляет рефлекс на растяжение (плюс псевдорефлекс) и является линейной функцией удлинения [411, 721], если только рефлекс достигает достаточной силы (о слабых рефлексах см. [604]).

Однако нервный контроль, осуществляемый с помощью сухожильных органов, зависит от общего напряжения (ср. гл. V). Если для хорошо выраженного рефлекса на растяжение построить кривую зависимости общего напряжения от длины, то и в этом случае линейная аппроксимация окажется достаточно точной — быть может, благодаря тормозным эффектам с сухожильных органов [721, 722]. Поскольку m. soleus — весьма податливая мышца, этот факт, возможно, означает лишь то, что ее пассивное напряжение очень мало по сравнению с суммарным. Полностью объяснить, почему зависимость напряжения от длины при рефлексе на растяжение этой мышцы (единственном, который был изучен количественно) близка к линейной, мы еще не можем. Приходится

учитывать слишком много факторов: различия в механических свойствах между активными двигательными единицами, особенности их рецепторов, возбуждающее и тормозящее действие последних на мотонейроны, факторы, стабилизирующие разряд этих нейронов, специфику децеребрационного состояния. За линейными аппроксимациями довольно часто скрываются сложные взаимодействия. И все же такого рода эмпирические факты могут быть очень полезными. В интересующем нас случае можно принять, что величины наклона кривых длина — напряжение соответствуют общему приросту напряжения на 1 мм удлинения. Для рефлекса на растяжение m. soleus эти величины варьируют в зависимости от препарата в пределах от 40 до 400 г/мм [411, 721].

Определенное влияние на величину наклона должна оказывать последовательность рекрутирования мотонейронов. У кошки первыми подключаются клетки с высокой чувствительностью и низким коэффициентом усиления (в имп/с на 1 мВ) [901]. У человека Эдгертон и сотр. [46] сравнивали произвольную активацию полисинаптического рефлекса с моносинаптической активацией мотонейронов и нашли, что «в большинстве случаев возбуждались идентичные единицы в одинаковой последовательности независимо от способа активации». Однако примерно у 20% исследованных двигательных единиц эти структурные иерархии альфа-мотонейронов не обнаруживались и последовательность рекрутирования могла изменяться под влиянием произвольных усилий или при комбинировании различных рефлексов. Продолжая эту линию исследований, Гримби и Ханнерц [461] получили 200 записей от двигательных единиц m. tibialis anterior, что позволило им различить А-единицы, дававшие лишь один-два импульса в начале сокращения мышцы, от В- и С-единиц, работавших на время продолжающегося сокращения. В-единицы разряжались частотами около 10 имп/с, а С-единицы — около 6 имп/с. Растяжение активной мышцы возбуждало В- и С-единицы. При длительном рефлексе на вибрацию действовали С-единицы. После введения лидокаина в область дистального участка мышечного нерва разряд становился нерегулярным (ср. [941]). Таким образом, было обнаружено два вида тонических единиц, В и С, тогда как А-единицы, обычно фазические, реагировали на скорость начала сокращения в его начале. В своей последней работе [462] Гримби и Ханнерц сообщают, что последовательность рекрутирования при фазических рефлексах может быть различной. Высота кривой длина — напряжение в основе своей зависит от числа активируемых мотонейронов. Если мы вначале предположим, что фузимоторного контроля не существует, то регуляция чувствительности к изменениям длины должна будет происходить через изменения числа работающих альфа-мотонейронов. Той же

цели могло бы служить изменение частоты разряда, но в рефлексе на растяжение эта вторая возможность, видимо, почти не используется. Вместо этого происходит мобилизация нейронов подпороговой каймы, которые начинают импульсировать с характерными для них минимальными частотами (см. гл. VI). Фузимоторная



Фиг. 85. Последовательное изменение рефлекса на растяжение m. s... при медленном отключении гамма-эфферентов новокаином [722].

Опыт на кошке в состоянии ишемической децеребрации. *I* — за 1 мин до при... новокаина; *II* — спустя 90 мин, когда новокаин был уже удален и рефлекс на раст... вновь достиг первоначальной силы (новокаин воздействовал на нерв в течение 65 мин). *III*, *IV* и *V* — после 6, 9 и 15 мин воздействия новокаина соответственно. Предполагалось, что в последнем случае гамма-эфференты были полностью парализованы, а в предыдущих случаях была блокирована только часть их. (Мышцу растягивали на ... со скоростью 1,6 мм/с; пассивное напряжение при наибольшей длине 240 г.)

активность вносит в регуляцию чувствительности еще одну ... вочную степень свободы. Так, Мэтьюз [722] показал, что при по... пенной кокаинизации фузимоторных гамма-волокон можно по... чить семейство кривых длина — напряжение такого вида, ... представленное на фиг. 85. Этот график относится к рефл... на растяжение m. soleus у децеребрированной кошки. Мы ви... здесь постепенное повышение порога рефлекса при более ... менее постоянном наклоне, т. е. постоянном уровне чувстви... ности к изменениям длины, несмотря на неуклонное уменьш... числа участвующих мотонейронов (слева направо).

По всей вероятности, нечто подобное происходит при опи... ной Шеррингтоном [888] реакции удлинения разгибателей у ... ребрированных животных. Чувствительность к изменениям д... должна быть постоянной, так как конечность может остава... неподвижной при весьма различной длине мышц. Шеррин... называл это свойство «пластичностью». Мы уже указывали на ... что при альфа-формах ригидности реакция на удлинение ...

ствует. В связи с этим возникает вопрос: почему у децеребрированного животного фузимоторные гамма-нейроны могут реагировать так, как показано на фиг. 85? Предложенное Гранитом [413] объяснение состоит в том, что эффекту рекрутирования новых мотонейронов при удлинении мышцы противодействует какой-то пассивный тормозный процесс, чувствительный к длине. Выше было показано (гл. II и IV), что вторичные окончания веретен реагируют преимущественно на длину и что они оказывают торможение тормозящее действие (гл. V) на мотонейроны разгибателей. Статические фузимоторные гамма-волокна, активирующие вторичные окончания, не только наиболее многочисленны, но к тому же еще растормаживаются при децеребрационной ригидности [558, 559]. Поэтому мы полагаем, что активные вторичные окончания играют важнейшую роль в создании той постоянной чувствительности к напряжению, которая делает возможной реакцию на удлинение. Очень быстрое удлинение или насильственное чрезмерное растяжение может привести в конце концов к мощной реакции со стороны сухожильных органов Гольджи, так что возникает эффект «складного ножа» и конечность становится внезапно расслабленной. Но поскольку эффекты «пластичности» и «складного ножа» очень сильно зависят от того, на каком уровне был перерезан ствол мозга, однозначно объяснить эти сложные явления в настоящее время невозможно.

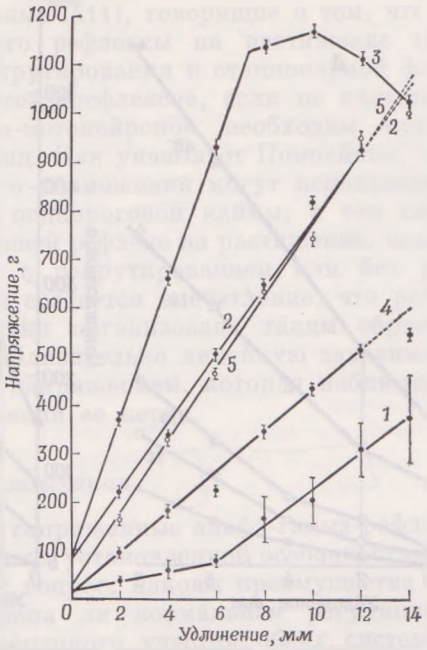
Моторному аппарату очень часто приходится осуществлять движения, требующие одинакового напряжения при различной длине мышц. Гибким механизмом для решения этой задачи, по-видимому, может служить произвольное регулирование активности фузимоторных гамма-волокон. При больших удлинениях мышца, обладающая свойствами m. soleus, могла бы использовать режим постоянного напряжения на широком диапазоне длин, по крайней мере при максимальных напряжениях. Если бы можно было полностью объяснить «пластичность» на основе этой особенности, то изолированная мышца m. soleus у децеребрированного животного давала бы реакцию на удлинение, чего, однако, никогда не происходит. Для этой реакции нужна соответствующая настройка большого числа веретен в разгибателях-синергистах. Роль синергистов, т. е. сгибателей, представляет собой еще один существенный фактор в механизме «пластичности».

Не следует думать, что эти представления о реакции на удлинение исключают возможность подобных же регулировок с участием одних лишь альфа-мотонейронов [722]. Такие регулировки могли бы, например, осуществляться путем смены (по мере удлинения мышцы) двигательных единиц с различными кривыми длина—напряжение [666]. Но и для такого процесса требовалась бы информация от надлежащим образом настраиваемых мышечных

Альфа-формы ригидности

Для того чтобы полностью понять необходимость участия фузимоторной системы в регуляции позы и движений, нужно иметь в виду, что существует ряд тонических тормозных влияний, постоянно сдерживающих возбуждение мотонейронов ([751], см. также [273], стр. 283—287). Поэтому деафферентация мышцы при децеребрационной ригидности (или кокаинизация фузимоторных гамма-волокон) не только исключает входные сигналы от веретен, но и оставляет мотонейроны во власти этих тормозных влияний, что приводит к очень резко выраженной вялости мышцы. В таких случаях ригидность можно восстановить, устранив одно или несколько тонических тормозных воздействий, и поскольку фузимоторная компонента исключена, все они будут принадлежать к альфа-типу или по крайней мере содержать доминирующую альфа-компоненту, которая одна только и остается после деафферентации. Растяжение мышц, мотонейроны которых освобождены от тонического торможения, будет вызывать псевдорефлексы, обусловленные расторможенной активностью. Рекрутирование новых мотонейронов в ответ на растяжение теперь невозможно, но разряд деафферентированных мотонейронов, избавленных от ряда тонических тормозящих влияний, может достигнуть очень большой частоты. Как мы уже говорили (гл. VI), в принципе все мотонейроны способны к «тонической» импульсации, если они достаточно деполяризованы. Вероятно, при сильно выраженных формах альфа-ригидности в результате растормаживания могут активироваться даже такие мотонейроны, которые никогда не участвуют в рефлексе на растяжение при гамма-фузимоторной регуляции веретен.

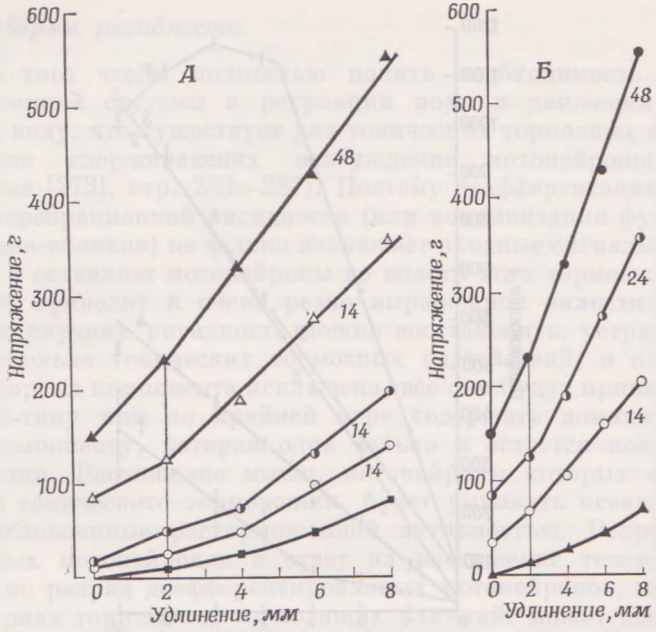
Помпейяно [801] специально исследовал альфа-ригидность на длинной головке m. triceps brachii у кошки, избрав именно эту мышцу потому, что разгибатели проксимального отдела конечности находятся под контролем торможения Шиффа — Шеррингтона с нижележащих сегментов спинного мозга [849, 850]. По мнению Спрэйга [904], это торможение исходит от так называемых клеток краевой зоны (Купер и Шеррингтон [227]). Результаты, полученные Помпейяно, иллюстрирует фиг. 86; они представлены здесь в виде кривых длина — напряжение. В начале опыта кошка находилась в состоянии прекоммикулярной децеребрации (кривая *1*), для которого характерна сравнительно небольшая ригидность. Наклон прямого участка кривой равен 38 г/мм. После освобождения мотонейронов от тонического торможения Шиффа — Шеррингтона путем постбрахиальной перерезки наклон возрос до 70 г/мм (кривая *2*, полученная через полчаса после перерезки). Затем была деафферентирована *контралатеральная* передняя конечность с целью устранить тоническое торможение



Кривые длина — напряжение для длинной головки m. triceps у децеребрированной (прекольликулярной) кошки после ряда последо- операций [801].

для исходного состояния, построенная по средним величинам для трех рас- эффициент усиления 38 г/мм. *2* — через 30 мин после постбрахиальной пере- мозга (по средним величинам для двух растяжений); коэффициент усиле- — через 20 мин после деафферентации контралатеральной передней конеч- — ThII); коэффициент усиления 140 г/мм. *4* — через 20 мин после деафферен- ральной передней конечности (CVI — ThII); коэффициент усиления после полного удаления мозжечка методом отсасывания (по данным для); коэффициент усиления 75 г/мм. Средняя длительность растяжения

Кардином [171, 172]. Наклон, измеренный спустя достиг теперь очень большой величины — 140 г/мм (кри- До сих пор в создании суммарного разряда, порождаю- напряжение, участвовали и мышечные веретена. На следую- их действие было выключено путем *ипсилатеральной* и через 20 мин наклон упал до 42 г/мм (кривая *4*). был чистый псевдорефлекс. После полного удаления альфа-ригидность увеличилась — наклон достиг 75 г/мм полученная через 40 мин после операции). Эти результ- сравнить с кривыми, приведенными на фиг. 87, получены при тетаническом раздражении перезан- soleus с различными частотами (указаны на графике).



Фиг. 87. Влияние тетанического раздражения мышечного нерва на кривые длина — напряжение для m. soleus кошки [411].

А. Нижняя запись характеризует пассивное напряжение, остальные — активное напряжение при частотах стимуляции, указанных справа у каждой кривой. Величины напряжения при нулевом удлинении мышцы показывают, что сила стимуляции была различной; самая верхняя кривая соответствует почти максимальной силе стимуляции. *Б*. Аналогичные графики, отражающие влияние одной только частоты раздражения.

После выключения тонических тормозных влияний больш[ой] эффект мышечных веретен, отмеченный в эксперименте Помпейано до перерезки соответствующих задних корешков (фиг. 86, кривая *3*), определялся их воздействием на деполяризованные или уже импульсирующие мотонейроны — так же как в опыте с внутриклеточной регистрацией, представленном на фиг. 71 в предыдущей главе. Характерной особенностью различных форм альфа-ригидности, изученных в разных сочетаниях, оказалось большое изменение наклона при относительно малом изменении порога, что ясно видно из фиг. 86. При этом хорошо сохранялась линейная зависимость между напряжением и удлинением. На фиг. [87] показана попытка имитировать эти результаты путем простого тетанического раздражения двигательного нерва, при котором получается псевдорефлекс, обусловленный синхронной стимуляцией мышечных волокон вместо асинхронной. Во всех таких экспериментах наклон кривой возрастал с увеличением силы или частоты раздражения.

Получены данные [411], говорящие о том, что у децеребрированного животного рефлексы на растяжение m. soleus могут протекать без рекрутирования в стационарной фазе, и тогда они неотличимы от псевдорефлексов, если не считать того, что для активации альфа-мотонейронов необходим приток сенсорных импульсов от мышц. Как указывает Помпейяно, нейронные механизмы тонического торможения могут использоваться для регуляции величины подпороговой каймы, а тем самым и наклона кривой, описывающей рефлекс на растяжение, независимо от того, протекает ли он с рекрутированием или без рекрутирования. В конечном счете создается впечатление, что регуляция стационарного сокращения организована таким образом, чтобы поддерживать ту приблизительно линейную зависимость между длиной мышцы и ее напряжением, которая наблюдается при многократном раздражении ее нерва.

Заключительные замечания

Теперь, когда сопряженные альфа-гамма-рефлексы можно уже считать окончательно установленной особенностью регуляции движений, возникает вопрос: каковы преимущества подобного механизма? И возможна ли нормальная регуляция двигательных актов без одновременного участия обеих систем — быть может, даже в основном с помощью непрямого пути через гамма-петлю?

Начнем со второго из этих вопросов. Фактов, которые указывали бы на ведущую роль непрямого пути, нет, если не считать рассмотренных выше данных, относящихся к децеребрационной ригидности гамма-типа, и того постоянно отмечаемого факта, что фоновая активность и даже учащение разряда веретен иногда предшествуют активности альфа-мотонейронов. Это, однако, можно было бы истолковать как своего рода «пусковой» механизм, который может и не участвовать в дальнейшем осуществлении моторного акта.

В теориях Росси [848] и Гранита и Каада [426] предполагалось, что задача поддержания тонуса возложена в организме на двигательные волокна веретен. В более сложной форме эту идею развили Мерлен [743] и Хэммонд с сотр. [479], выдвинувшие идею о сервомеханизме, согласно которой гамма-петля задает требуемую длину и вынуждает главную мышцу следовать за этой установкой. В то время в пользу такой теории говорили только данные Элдреда и сотр. [319]. Сейчас мы имеем очень важное доказательство того, что мотонейроны действительно могут быть возбуждены гамма-петлю (фиг. 45 и 46 в гл. V), несмотря на неблагоприятное влияние активного напряжения мышцы, которое создает тормозный эффект и разгружает (пассивные) веретена. Этот факт свидетельствует в пользу непрямого управления тонусом. К нему

следует еще добавить результаты различного рода экспериментов (все они уже были рассмотрены), которые показали, что полисинаптическая тоническая система мелких альфа-мотонейронов весьма реактивна по отношению к импульсам, приходящим по толстым афферентам от веретен, и почти не создает активного напряжения, способного ослабить возбуждающий эффект этих импульсов. Для того чтобы непрямой механизм тонуса мог легко функционировать, требовалась бы некоторая исходная деполяризация мотонейронов (см., например, [273]), но она не обязательно приводила бы к альфа-активности, и, кроме того, она была бы, вероятно, нужна при любой организации управления моторными функциями. Такое положение, когда действует только один комплекс синапсов, могло бы, пожалуй, создаваться при моносинаптических «толчках», однако в норме двигательная система не работает подобным способом.

На протяжении более чем ста лет считали, что движениями управляют исключительно альфа-мотонейроны; живучести этого представления способствовало вначале отсутствие каких-либо данных о гамма-системе, а позднее — ее фактическое игнорирование. Правда, существование альфа-форм ригидности, а также бесчисленные эксперименты с перерезкой задних корешков показывают, что чистая альфа-активность возможна. Но нас сейчас интересует другое. Наш вопрос состоял в том, используется ли такой способ управления мышцами при нормальных движениях. Когда изложенные выше данные еще не были известны и не была установлена роль фузимоторных волокон в произвольных двигательных актах, на этот вопрос, казалось, можно было ответить утвердительно; в настоящее время нужно по крайней мере осознать, что его обсуждение часто подводит нас к нерешенной экспериментальной проблеме (мы вернемся к этому в гл. VIII). Быть может, очень быстрые движения и совершаются при одной только альфа-активации.

Совместная активация альфа- и гамма-мотонейронов дает организму так много преимуществ, что трудно представить себе, чтобы он мог ими не воспользоваться. Становится возможным, например, измерение длины для целей управления — процесс, который, как мы уже видели, требует участия фузимоторной гамма-системы. Отметим еще новую функцию, приписываемую сейчас рефлексу на растяжение (она будет рассмотрена подробнее в следующей главе),— функцию автоматического регулирования активности веретен с целью компенсации изменений нагрузки. Эта функция, которую непосредственно продемонстрировали на межреберных мышцах Эйлер и его сотрудники [332, 333],— общая для всех подобных рефлексов, и она по существу неизбежна при альфа-гамма-сопряжении. Так, например, незначительное увеличение нагрузки приводит к удлинению мышцы, которому проти-

действует афферентная импульсация от одновременно активированных веретен, если только их моторные волокна не подвергаются активному торможению. Какой вклад вносит в компенсацию нагрузки этот «псевдорефлекс», следует выяснить в каждом конкретном случае. Сила равна произведению массы на ускорение, но в мышцах она связана также с длиной, и для определения ее служат данные о длине и напряжении, а также о скорости, с которой изменяются эти величины. Пройдет еще некоторое время, прежде чем мы до конца постигнем роль сопряженной альфа-гамма-активности в этих «вычислительных» операциях, а до тех пор нам лучше всего постулировать определенные функции и пытаться проверить, существуют ли они в действительности. Автор [415] выдвинул, например, гипотезу о том, что фузимоторная регуляция нужна для освобождения наших движений от диктата средней кривой сила — скорость (фиг. 9) путем управления рекрутированием двигательных единиц с различными механическими свойствами в соответствии со скоростью, необходимой для того или иного движения или его отдельных фаз (см., например, [415, 791]). Пока еще мы мало что знаем о регулировании скорости и о кривых сила — скорость для различных двигательных единиц.

Выводы о роли статических и динамических фузимоторных волокон в рефлексах на растяжение и в «компенсации нагрузок» должны опираться на свойства этих волокон при фузимоторной стимуляции, описанные в гл. IV. При децеребрационной ригидности доминируют, как уже говорилось, статические волокна, поскольку они более многочисленны, чем динамические, можно думать, что и в нормальных условиях они участвуют в реакциях на растяжение сокращающихся мышц. В гл. IV мы указывали на то, что только статические волокна могут поддерживать разряд первичных окончаний во время укорочения экстрафузальной мышцы. Поэтому они должны иметь особое значение для совместной активации интра- и экстрафузальных мышечных волокон при сокращении. Если же нагрузка внезапно увеличится и мышца будет растянута, динамические волокна вызовут динамическую реакцию, необходимую для компенсации возросшей нагрузки. Таким образом, участие динамических и статических волокон в альфа-гамма-сопряжении позволяет полностью реализовать потенциальные возможности, присущие этой организации, сочетающей прямое и непрямое возбуждение в целях управления двигательными актами.

Метод прямой регистрации разряда в афферентах мышечных веретен у человека, введенный Хагбартом и Валльбо и применяемый пока лишь к первичным окончаниям, вероятно, послужит ценным инструментом для решения многих проблем, связанных с фузимоторной регуляцией движений альфа- и гамма-системами.

ГЛАВА VIII

МЕЖРЕБЕРНЫЕ МЫШЦЫ И ДИАФРАГМА (РОЛЬ ВЕРЕТЕН В РЕГУЛЯЦИИ ДЫХАНИЯ)

Введение

Исследователи дыхания начали проникаться новыми идеями о роли гамма-петли в регуляции движений еще до того, как были предприняты попытки решить довольно сложную задачу — зарегистрировать активность афферентов от веретен межреберных мышц или их фузимоторных нейронов. Так, Натан и Сирс [753] использовали представления Элдреда, Гранита и Мертона [314] при истолковании результатов исследования одного больного, у которого односторонняя деафферентация межреберных мышц привела к уменьшению их активности по сравнению с мышцами другой стороны тела и с состоянием до операции. Эти авторы дали также ценный обзор старой литературы о последствиях перерезки корешков спинномозговых нервов (ср. [334, 396, 878]).

Кэмпбелл и Хауэлл [169, 170] получили ряд экспериментальных данных, касающихся дыхания у человека. Они нашли, что эффект сопротивления при дыхании через узкие отверстия ещё может быть обнаружен при пороговой величине 0,6 см вод. — на 1 л в 1 с. Это означало, что должны существовать какого-то рода рецепторы, реагирующие на изменение отношения давления к объему. Но при внешнем сопротивлении это отношение для всех частей легких одинаково. Поэтому авторы высказали предположение, что показателем объема служит длина межреберных мышц, в которых рецепторы, измеряющие длину, через гамма-петли «настраиваются» на требуемый дыхательный объем. При затрудненном дыхании потребность в легочной вентиляции вначале не изменяется. Тем не менее усилие дыхательных мышц в качестве компенсации тотчас же возрастает. Это предположение, как мы увидим, было подтверждено электрофизиологическими исследованиями (см. ниже). Теоретически это происходит потому, что

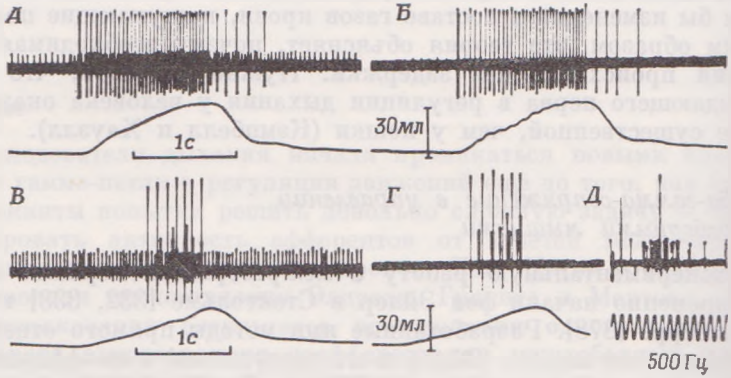
потребность в определенном дыхательном объеме отражена в настройке веретен на «желательную» длину. Сопротивление, которое встречают дыхательные движения, не позволяет реализовать заданную длину при мышечном усилии, рассчитанном на дыхание в нормальных условиях. Веретена остаются растянутыми и поэтому продолжают посылать импульсы, что заставляет мотонейроны усилить свою активность. Эта стимуляция прекращается, когда величины интра- и экстрафузальной длины становятся функционально равными. Точка равенства соответствует требуемой длине. Без такого участия веретен альфа-мотонейроны не могли бы так быстро «узнать» о том, что от них требовалась усиленная посылка импульсов. Они увеличили бы свою активность лишь после того, как супраспинальные рецепторы восприняли бы изменения в составе газов крови, наступающие позднее. Таким образом, эта теория объясняет, почему необходимая коррекция происходит без задержки. Нужно отметить, что роль блуждающего нерва в регуляции дыхания у человека оказалась менее существенной, чем у кошки (Кэмпбелл и Хауэлл).

Альфа-гамма-сопряжение в управлении межреберными мышцами

Экспериментальную работу с межреберными нервами почти одновременно начали фон Эйлер в Стокгольме [332, 333] и Сирс в Кембридже [878]. Разработанные ими методы прямого отведения от эфферентов веретен (Эйлер и его сотрудники) и от эфферентных альфа- и гамма-мотонейронов (Эйлер, Сирс) дали возможность получить данные, которые заставляют нас пересмотреть наши представления о рефлекторной регуляции дыхания. Полученные данные представляют также большой интерес с общей точки зрения, так как изучение дыхания дало возможность наблюдать относительно периодически повторяющиеся движения, хорошо регулируемые и легко поддающиеся видоизменению. Оказалось, что регуляция этих движений основана на гармоническом сочетании прямого и непрямого возбуждения, и для понимания этого процесса фундаментальное значение имеют два недавно открытых факта [311, 312, 313, 875, 877]: 1) ритмическая совместная альфа-гамма-активация при спокойном дыхании и 2) устойчивая тоническая импульсация гамма-мотонейронов. Отправляясь от этих двух основных фактов, исследование шло различными путями. На фиг. 52, *А* приведена одновременная запись активности альфа- и фузиморторных гамма-волокон в нерве одной из дыхательных (инспираторных) межреберных мышц; *Б* — запись после того, как фузиморторная компонента выключена с помощью кураре; *В* — еще одна запись, сходная с А; *Г* — то же после введения кураре; *Д* — 15 наложенных друг на друга

записей рефлекторного ответа на раздражение кожного нерва. В последнем случае ясно видно, что порог возбуждения фузиморного гамма-нейрона (у кошки, наркотизированной пентобарбиталом) ниже, чем у альфа-мотонейрона. В этом отношении, так же как и по своей спонтанной активности, частота которой варьирует от 4 до 140 имп/с [313], фузиморные гамма-нейроны межреберных мышц сходны с соответствующими нейронами мышц конечностей.

При исследованиях, подобных представленным на фиг. 88, первой мерой предосторожности должна быть перерезка блуждающих нервов. У кошки эти нервы участвуют в ряде дыхательных рефлексов с рецепторов легких, бронхов и трахеи. Наиболее



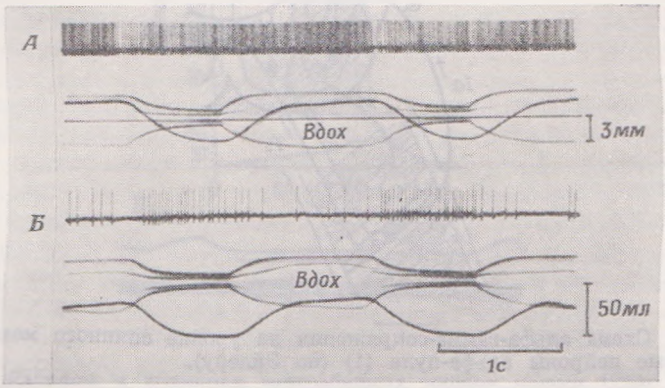
Фиг. 88. Эфферентная активность, отведенная от двух различных ветв[ей] (*А*, *Б* — одна ветвь, *В*, *Г*, *Д* — другая), наружных межреберных нер[вов] кошки [313].

А — разряды в одном альфа-волокне и одном «ритмическом» гамма-волокне, кот[орое] позже (запись *Б*) было избирательно блокировано 0,125%-ным лигнокаином. *В* — р[азряды] в трех альфа-волокнах и одном «стационарном» гамма-волокне (со скоростью пр[ове]дения 25 м/с), которое позже (запись *Г*) было избирательно блокировано тем же спос[обом]. *Д* — 15 совмещенных записей реакции на одиночный электрический импульс, при[ло]женный к боковому кожному нерву того же сегмента. Рефлекторный ответ давало т[олько] гамма-волокно. Нижние записи отражают дыхательный объем. Здесь и на после[дующих] записях отклонение вверх соответствует вдоху.

известные из этих рефлексов были изучены путем выделения о[дно]-точных эфферентных волокон диафрагмального нерва (см., напр[и]-мер, [4, 5, 984]); они проявляются в изменениях частоты дыха[ния] и длительности вдоха, и стимулом для них служит главным об[ра]-зом раздувание легких. О дальнейших наблюдениях сообща[ют] Эйлер и Фриттс [334] и Сирс [876, 877]. В экспериментах, кот[орые] мы рассмотрим ниже, афферентация блуждающего нерва б[ыла] выключена, кроме тех случаев, когда именно рефлексы с э[того] нерва были предметом изучения. Вторая предосторожн[ость] состоит в том, что наряду с активностью эфферентов регис[трируется]

ют реакции афферентов от веретен; разряд этих афферентов интегрирует действие всей их фузимоторной иннервации, а также отражает влияние изменений длины (а косвенным образом — и напряжения) экстрафузальной мышцы, которой принадлежат веретена.

Как видно из фиг. 89, *А*, фузимоторная стимуляция первичных окончаний веретен при альфа-гамма-сопряжении достаточна для того, чтобы поддерживать их разряд до самого конца фазы сокращения межреберных мышц. Напротив, при расслаблении,

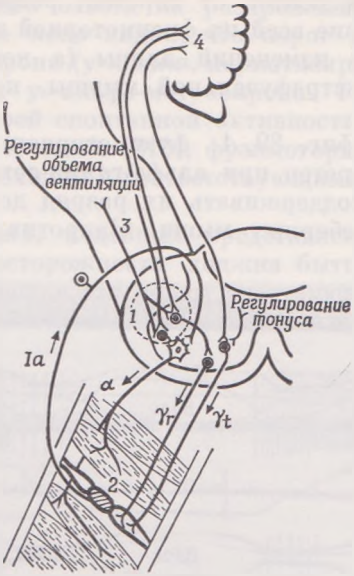


Фиг. 89. Афферентный разряд от веретена инспираторной мышцы, находящегося в 5-м межреберном промежутке, при спонтанном дыхании (кошка) [239].

А — контроль; *Б* — разряд, записанный через 3,2 мин после воздействия 0,25%-ным раствором лигнокаина на межреберный нерв. Так как через 4,2 мин после обработки лигнокаином проведение импульсов альфа-волокнами оказалось нормальным, различие между *А* и *Б* должно быть обусловлено блокадой гамма-волокон. Запись на переменном токе с выделенной модуляцией отражает изменения ширины межреберных промежутков, а нижняя запись внизу — дыхательный объем.

приводящем к растяжению веретен, в их разряде наступает временная пауза. Так же как и в мышцах конечностей (см. гл. VII) при произвольных сокращениях, активированное веретено, очевидно, служит рецептором растяжения только в период сокращения, и в этих условиях сопряжение оказывается настолько точным, что активность обеих систем прекращается одновременно. После выключения фузимоторных гамма-волокон лигнокаином обнаруживается способность веретен реагировать на пассивное растяжение (фиг. 89, *Б*).

Сопряженная активность альфа- и гамма-волокон сохраняется и после кураризации главной мышцы флакседилом [312], но гиперполяризация выключает ее, и тогда остается только тонический разряд [313, 875]. Очевидно, супраспинальные дыхательные центры посылают для альфа-мотонейронов и для фузимоторных гам-

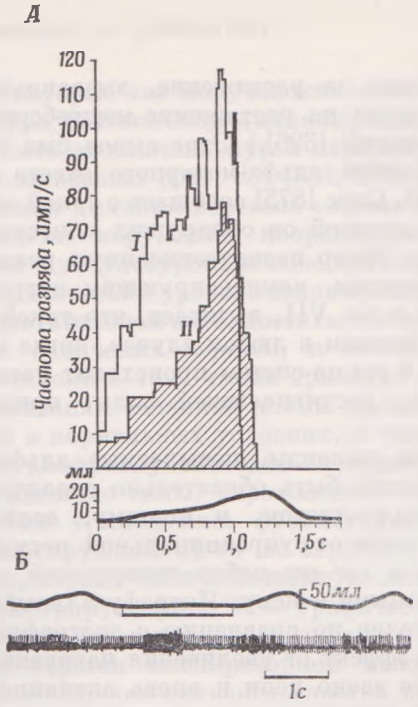


Фиг. 90. Схема альфа-гамма-сопряжения на уровне спинного мозга через вставочные нейроны альфа-пула (1) (по Эйлеру).

Показаны пути команд для экстра- и интрафузальной мускулатуры (*2*) из дыхательных центров (*3*) и мозжечка (*4*).

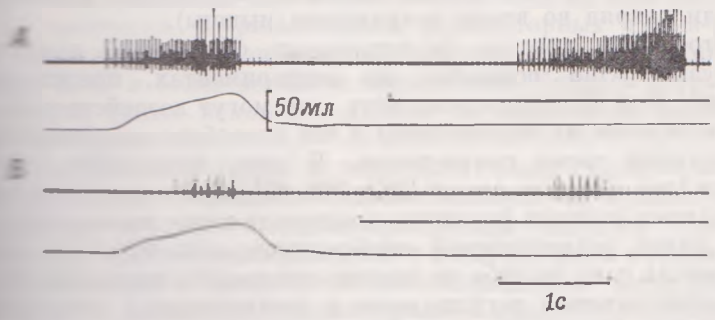
ма-нейронов почти идентичные инструкции. Эта спаренная система гибко следует за изменениями частоты дыхания, регулируемой блуждающим нервом. Обе группы исследователей — в Канберре и в Стокгольме — полагают, что сопряжение между альфа- и гамма-системами осуществляется на спинальном уровне; Эйлер [33] представил это схемой, приведенной на фиг. 90. Следует отметить реципрокный характер иннервации внутренних и наружных межреберных мышц (см. ниже).

Процесс, управляемый интегративными дыхательными центрами, можно нарушить, затруднив вентиляцию (у животных — путем пережатия канюли, введенной в трахею), как мы уже объясняли при обсуждении экспериментов Кэмпбелла и Хаузера на людях. Критчлоу и Эйлер [240] и Корда и сотр. [229] проводили такие опыты и обнаружили при этом значительное учащение разряда первичных окончаний в веретенах дыхательных мышц (фиг. 91, *A*) и усиление альфа-активности (фиг. 91, *Б* и 92). Дэвис и сотр. [249] получили подтверждение этих данных на человеке с помощью электромиографии. Так как подобный эффект нельзя было обнаружить в разряде фузимоторных гамма-нейронов, повышенная альфа-активность, вероятно, пред-



Разряды в волокнах межреберных нервов кошки [229].

…частоты разряда для суммарной активности эфферентных альфа-волокон …ечки наружного межреберного нерва; *I* — во время ничем не затрудненного …ного дыхания, *II* — при первом усилии сделать вдох после закрытия …путей. Под графиком — запись изменения объема воздуха в легких (в том …времени). *Б*. Афферентный разряд от веретена, находящегося в наружной …межреберной мускулатуре (более крупные спайки). Реакция на закрытие …закрытия указан горизонтальным отрезком над записью). Сверху — запись …объема.



…инспираторных эфферентов из веточки нерва, идущего …межреберным мышцам, при закрытии трахеи (показано гори… у кошки [229].

…задних корешках; *Б* — после перерезки ипсилатеральных …контралатеральных Т5—8. На нижних записях — дыхатель…

ляла собой рефлекс на растяжение, вызванный увеличившейся нагрузкой. (Рефлексы на растяжение межреберных мышц изучал, например, Глебовский [396].) Этот вывод был подтвержден данными об исчезновении альфа-моторного ответа после деафферентации (фиг. 92, *Б*). Сирс [875] сообщает о такой же реакции альфа-мотонейронов, в которой он обнаружил моносинаптическую компоненту. Поэтому Эйлер назвал описанную реакцию на перекрытие трахеи «рефлексом, компенсирующим нагрузку». Из анализа, проведенного в гл. VII, вытекает, что такой рефлекс был бы фактически неизбежным в любом случае, когда при сопряженном действии альфа- и гамма-систем происходит увеличение нагрузки и, следовательно, растягивающей силы, приложенной к веретенам.

Одновременные команды, посылаемые альфа- и гамма-мотонейронам, не должны быть обязательно различными. Гамма-нейроны меньше альфа-клеток, и поэтому, если тем и другим с помощью импульсов от супраспинальной регуляторной системы посылается один и тот же набор инструкций, они оказываются более чувствительными к нему. Интрафузальный мышечный аппарат более медлителен по сравнению с экстрафузальным, так что физиологический эффект от увеличения нагрузки успевает пройти через центральное звено цепи и вновь активировать альфа-мотонейроны, прежде чем будет достигнута точка функционального равенства длины интра- и экстрафузальных волокон, в результате чего растяжение рецепторных окончаний прекратится. Иными словами, основные свойства гамма-мотонейронов и интрафузальной мускулатуры позволяют полностью объяснить относительно большее укорочение интрафузальных волокон при альфа-гамма-сопряжении (об их более сильном укорочении говорит то, что веретена в описанных выше важных экспериментах действительно давали разряд во время сокращения мышцы).

Это самое простое из возможных объяснений компенсации нагрузки. Оно основано на экспериментах, представленных на фиг. 45 и 71 и показывающих, как могут воздействовать афференты веретен на мотонейроны и что способна дать фузимоторная стимуляция через гамма-петлю. В этом объяснении предполагается (стр. 206; см. также [332, 333, 875]), что команды для интрафузальных волокон фактически содержат информацию о желательной длине, определяемой необходимым дыхательным объемом. Эта мысль сама по себе не лишена оснований; вероятно, сила стимуляции дыхания регулируется в соответствии с потребностями организма. Но самый главный вопрос состоит, по-видимому, в том, действительно ли при нормальном дыхании интрафузальное сокращение устанавливает для мышцы определенную длину и выключает ее достигнуть этой длины, как это казалось вероятным в случае постуральных рефлексов конечности у децеребрированных

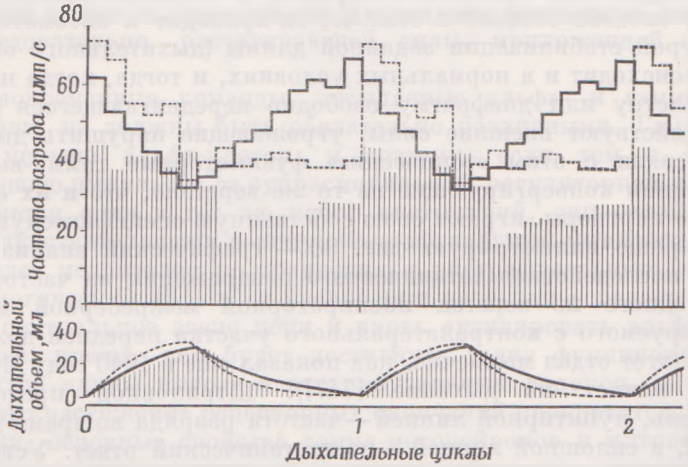
...го животного, которые «не получаются» после деафферентации [519, 730, 731]. При ритмическом дыхании, однако, альфа-активность не может быть выключена путем перерезки задних корешков, хотя она и ослабевает (фиг. 98) [334, 875]. Поэтому вероятнее, что в регуляции дыхания веретена служат детекторами ошибок, исправляющими нарушения координации между экстра- и интрафузальной мускулатурой, и способствуют деполяризации мотонейронов. Критический уровень деполяризации альфа-клеток, участвующих в двигательном акте, достигается непрямым путем — через первичные окончания веретен, и большое преимущество такого способа состоит в том, что он приводит к автоматической и быстрой стабилизации заданной длины (дыхательного объема). Это происходит и в нормальных условиях, и тогда, когда на грудную клетку или диафрагму свободно передвигающегося животного действуют внешние силы, угрожающие нарушить дыхание.

В связи с этим «тонические» фузимоторные гамма-волокна, в основном конвергирующие на то же веретено, что и их «ритмические» партнеры, играют свою собственную специфическую роль. Это хорошо иллюстрирует фиг. 93 — графический анализ действия и последействия тетанического раздражения на частоту разряда одного из веретен инспираторной межреберной мышцы, активируемого с контралатерального участка передней доли мозжечка (этот отдел мозжечка, как показал еще в 1940 году Моруцци [749], влияет на дыхание [747]). Штриховкой представлен контроль, пунктирной линией — частота разряда во время раздражения, а сплошной линией — посттетанический ответ. Усиленные тонические и ритмические разряды, наблюдаемые в период раздражения мозжечка, в посттетанический период сменяются реакцией, характерной для пассивного веретена. Полагают, что в этих экспериментах тонические воздействия на веретена исходят от тонически разряжающихся фузимоторных гамма-нейронов. Такого рода фузимоторный разряд отмечали Критчлоу и Эклер [240] и более детально исследовали Корда и сотр. [231], получившие также некоторые данные об афферентах первичных окончаний (фиг. 93).

В экспериментах Корда и сотр. [231] было установлено, что мозжечок также оказывает сильное влияние на фузимоторную систему, участвующую в управлении межреберными мышцами. При этом активность веретен инспираторной и экспираторной мускулатуры часто изменяется в одном и том же направлении, тогда как для рефлекторного механизма, рассмотренного выше [875], характерно реципрокное действие с относительно слабым эффектом в отношении инспираторных мышц. Область мозжечка, управляющая этими эффектами, перекрывается с областью, регулирующей тонус передних конечностей (так же как это было в экспериментах Моруцци [749]). Она обычно вызывает контралатеральное возбуж-

дение и ипсилатеральное торможение. Хотя кажется очевидным, что грудная клетка должна быть приспособлена для участия в регуляции позы и потому подвержена влиянию соответствующей области мозжечка, функции этого мозжечкового регулятора в жизни животного пока еще в точности не выяснены.

Известно, что многие рефлексы с конечностей [875] и с кожи [919] на веретена межреберных мышц представлены исключительно или главным образом тонической компонентой [231], которая действует иногда в том же направлении, что и ритмическая.



Фиг. 93. Влияние тетанического раздражения паравермикулярной области мозжечка на разряд «инспираторного» веретена у кошки [231].

Графики показывают изменения частоты разряда на протяжении дыхательного цикла. Штриховкой изображена активность веретена в контроле, пунктиром — активность во время тетанического раздражения (1,0 В; 180 имп/с), сплошной линией — в посттетанический период. Внизу — соответствующие изменения дыхательного объема. Обратите внимание, что длительность фаз вдоха во время и после раздражения укорочена по сравнению с контролем.

а иногда независимо от нее. Например, сгибание шеи в ту сторону, на которой регистрируют ответ, обычно ведет к возбуждению веретен как инспираторной, так и экспираторной мускулатуры; при повороте головы в другую сторону наблюдается противоположный эффект [231]. Критчлоу и Эйлер [240] отметили реакцию веретен при пассивных движениях грудной клетки, а Корда и сотр. [231] нашли, что она связана исключительно с тоническим воздействием. В статье последних авторов говорится и о других рефлекторных эффектах. Мейлдерс и сотр. [747] регистрировали некоторые из этих рефлексов электромиографическим методом. Связь между тоническим воздействием на веретена и альфа-рядом не обладает тем постоянством, которое характерно для

альфа-гамма-сопряжения, объединяющего активность ритмических фузимоторных нейронов и альфа-мотонейронов. Интеграция этой активности привела к созданию специфической системы управления дыханием, приводимой в действие так называемыми дыхательными центрами.

Если мы попытаемся кратко резюмировать то, что нам известно о регулирующем воздействии тонических фузимоторных гамма-волокон на межреберные мышцы, нам нужно будет подчеркнуть следующее: 1) когда тонический эффект выражен достаточно сильно, он может доминировать над ритмическим эффектом альфа-гамма-сопряжения, и тогда веретено в инспираторной фазе будет реагировать во время выдоха как пассивный рецептор растяжения (как на фиг. 93); 2) тоническая активация сопряжена с альфа-рефлексами межреберных мышц, но не так жестко, как ритмический механизм, управляемый супраспинальными воздействиями; 3) тонические и ритмические фузимоторные гамма-нейроны конвергируют на одно и то же веретено, что обусловливает возможность эффектов такого рода, как, например, на фиг. 93. Конкретные обстоятельства, при которых для изменения дыхательных движений используются различные тонические воздействия на межреберные мышцы, неизвестны, но они, вероятно, должны быть связаны с приспособлением грудной клетки к изменениям в положении тела.

Первичные и вторичные окончания веретен в межреберных мышцах. Динамические и статические фузимоторные волокна

Для того чтобы дифференцировать первичные окончания от вторичных, приходилось прибегать к косвенным, но прочно вошедшим в практику методам, описанным в гл. III и IV. Из-за коротких расстояний прямое измерение скорости проведения импульсов оказалось затруднительным. Эйлер и Перетти [338] основывались на различиях в чувствительности первичных и вторичных окончаний к вибрации, а частично также на особенностях возникновения разряда после паузы, наступающей при экстрафузальном сокращении. Как мы уже отмечали (гл. III), в начале растяжения первичные окончания дают вспышку импульсов, вторичные же просто возобновляют импульсацию с частотой, определяемой длиной мышцы. Андерсон и сотр. [26] для различения этих двух видов мышечных рецепторов использовали в качестве главного критерия динамическую реакцию, которая у вторичных окончаний выражена гораздо слабее, чем у первичных (см. гл. IV). Исследовав 160 афферентов от веретен, Эйлер с сотр. показали, что вторичные окончания большинства веретен менее чувствительных к вибрации, ритмически активизируются во время дыхательных движений — точно так же, как

«ритмические» первичные окончания в описанных выше более ранних экспериментах Эйлера и его сотрудников. Это означает (см. гл. IV), что такие веретена должны обладать статической фузимоторной гамма-иннервацией, как оно и оказалось в действительности. Роль вторичных окончаний в дыхании, если она в чем-то отличается от роли первичных окончаний, неизвестна. Как выяснилось, для фузимоторной иннервации дыхательных мышц в отличие от мышц конечностей характерно то, что многие веретена находятся здесь под контролем главным образом динамических гамма-волокон. По-видимому, это придает межреберным мышцам высокую чувствительность к изменениям нагрузки.

Однако Андерсон и сотр. [26], используя свой подход, основанный на треугольном растяжении мышц, показали, что при динамической гамма-стимуляции многие первичные окончания ведут себя подобно рецепторам «промежуточного» типа, которые были найдены примерно в 20% веретен (в мышцах ноги). Такие окончания отличаются от первичных окончаний обычного типа тем, что они дают стационарный разряд также и во время укорочения мышцы. В этом отношении они сходны со вторичными окончаниями и поэтому могли бы сигнализировать об изменениях длины в том и другом направлении. Установить различия в величине порога у первичных и вторичных окончаний межреберных мышц было невозможно, так как рецепторы обоих типов давали разряд и при минимальных удлинениях. Кроме того, средняя чувствительность к положению и к скорости у тех и других была выше, чем у веретен в мышцах ноги. Эффекты типов I и II, изменяющие чувствительность к положению, наблюдались в межреберных мышцах одинаково часто (так же как и в сгибателях ноги). В целом можно сказать, что веретена в мышцах ноги и в межреберных мышцах ведут себя примерно одинаковым образом.

Организация двигательных единиц в межреберных мышцах

Так же как и афференты от мышц конечностей, первичные афференты всех межреберных мышц имеют моносинаптические проекции на соответствующие альфа-мотонейроны [306, 876]. Наружные межреберные мышцы работают при вдохе, а внутренние — при выдохе [125], но их противоположные функции не связаны, как в конечностях, с реципрокным возбуждающим и тормозным действием толстых афферентных волокон от веретен. Хотя и были найдены тормозные афференты неизвестного происхождения с более высоким порогом для электрической стимуляции. Мотонейроны фактически приводятся в действие центральными дыхательными «двигательными потенциалами» [877], которые находятся в характерных фазовых отношениях с дыхательным циклом и не нуждаются в проприоцептивной поддержке. В мотонейронах

сегментов, лишенных супраспинального контроля в результате перерезки спинного мозга, центральные двигательные потенциалы исчезают.

Эти потенциалы по существу представляют собой волны нарастающей и затем спадающей деполяризации, ритмически чередующиеся с волнами реполяризации, поддержанной торможением. Видоизменения этого основного процесса при раздражении блуждающего нерва (рефлексы Геринга — Брейера) хорошо известны, и рассматривать их здесь не имеет смысла (см., например, [877]). Эйлер и Фриттс [334] показали, что у кошки, судя по графикам объем — давление, блуждающий нерв и веретена вносят количественно сравнимый вклад в регуляцию дыхания, у человека же рефлексы с легких имеют, видимо, меньшее значение (см. выше).

Хотя для альфа-мотонейронов межреберных мышц характерна низкая частота разряда, при спокойном дыхании редко превышающая 15 имп/с, они не находятся под контролем возвратного торможения [313, 877], так же как и гамма-мотонейроны. Длительность следовой гиперполяризации варьирует в пределах от 5 до 100 мс при средней величине около 90 мс — примерно такой же, как и у мотонейронов сгибателей ноги (см. гл. VI). Гасовский [394] и Андерсен и Сирс [24] обнаружили в межреберных мышцах быстрые и медленные двигательные единицы, но по времени сокращения они различаются всего лишь в 1,9 раза (в икроножной мышце — в 2,8 раза). Между временем сокращения и скоростью проведения импульсов двигательными волокнами не никакой корреляции; длительность следовой гиперполяризации также не обнаруживает связи с этими свойствами. Спектры диаметров нервных волокон опубликовал Сирс [874].

Ввиду таких различий в использовании медленных и быстрых двигательных единиц в мышцах конечностей, с одной стороны, и дыхательных межреберных мышцах — с другой, следует подчеркнуть, что дыхание никогда не прекращается и не требует двигательных изменений в скорости и длительности сокращений. Жестко контролируется супраспинальным регулятором, который в свою очередь управляют центральные хеморецепторы, и эта управляющая система снабжена автоматическим устройством, регулирующим объем дыхания,— фузимоторной гамма-петлей. Многочисленные рефлексы, связанные с этой системой, представляют гораздо более специфический интерес для физиологии дыхания — области, выходящей за рамки темы нашей книги.

Диафрагма

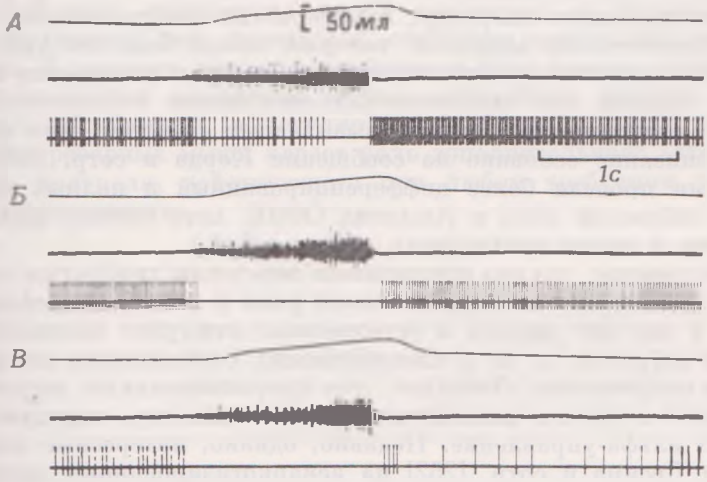
Если в межреберных мышцах и мышцах конечностей, хотя они и различаются рядом важных особенностей альфа-системы, механизм регуляции через гамма-петлю в принципе одинаков, то в диаф-

рагме дифференцировка продвинулась еще на один шаг дальше. Веретена здесь малочисленны — и сами по себе, и по сравнению с сухожильными органами, хотя альфа-управление двигательными единицами организовано в основном так же, как в межреберной мускулатуре (анатомические работы, содержащие данные о количестве веретен в этих двух мышечных системах, указаны в статье Корда и сотр. [230]). Фузимоторных гамма-волокон в диафрагме настолько мало, что они не образуют отдельного максимума на кривой распределения эфферентных волокон по толщине (имеются данные для кошки [373], кролика [357] и собаки [641]). По скоростям проведения импульсов, составляющим 45... 60 имп/с, гамма-мотонейроны диафрагмы сравнимы с тоническими мотонейронами мышц ноги [641, 1010], но исследования с внутриклеточными электродами показали [382, 383], что им не свойственны ни длительная следовая гиперполяризация, ни возвратное торможение, которое, например, для тонических мотонейронов m. soleus служит регулятором частоты разряда. Следовая гиперполяризация длится около 75 мс.

Мышечные волокна диафрагмы образуют сложно организованную систему. В области ребер и грудины они идут в радиальных направлениях, а в ножках (crura) диафрагмы даже пересекаются под прямыми углами, так что многие из них одновременно находятся в последовательном соединении с одними пучками и в параллельном — с другими. С биокибернетической точки зрения такого рода организация малопригодна для точного регулирования длины двигательных единиц мышечными веретенами. Корда и сотр. [230] указывают на то, что при идентификации веретен здесь невозможно полагаться (что иногда делают) на такой признак, как пауза во время сокращения. Многие веретена могут подвергаться растягивающему действию мышечных пучков, которым они не принадлежат, и поэтому отвечать разрядом как на растяжение, так и на сокращение. В связи с этим Корда и сотр. [445] распознавали первичные окончания веретен по их мощному разряду после инъекции сукцинилхолина. Рецепторы, отвечавшие на напряжение разрядом с очень слабо выраженной адаптацией, они считали сухожильными органами. Были также обнаружены быстро адаптирующиеся рецепторы давления. Пользуясь этими критериями при исследовании одиночных волокон примерно из 1465 филаментов задних корешков, Корда и его сотрудники осуществили количественный анализ свойств рецепторов, встречавшихся в диафрагме кошки. Они подтвердили выводы Глебовского [395] и Яшаргила [1010] о том, что число проприоцептивных афферентов в диафрагмальном нерве относительно невелико. Оценка Хинси и сотр. [507], по которой лишь 2% всех афферентных волокон (или около 20 миелинизированных волокон) имеют толщину более 5 мкм, хорошо согласуется с данными Корда и со

сотрудников об общем числе найденных ими афферентных волокон от рецепторов всех трех типов.

Некоторый интерес представляет распределение проприоцепторов в диафрагме [230]. Грудиная часть лишена проприоцепторов, а быстро адаптирующиеся рецепторы давления равномерно распределены по всему куполу. Круральные (или спинные) мышечные волокна спускаются от centrum tendineum, образующего верхушку купола, и прикрепляются к поясничным позвонкам или



Фиг. 94. Разряд мышечного веретена «пассивного» типа, находящегося в pars costalis диафрагмы кошки; отведен от заднего корешка C5 с одновременной записью дыхательного объема (вверху; отклонение вверх соответствует вдоху) и электромиограммы диафрагмы (в середине) [230].

Спонтанное дыхание. *А* — контроль; *Б* — через 3 мин и *В* — через 4,5 мин после начала действия 0,4%-ным раствором лигнокаина на диафрагмальный нерв. Блокада фузимоторных волокон привела к общему снижению частоты разряда, но не оказала никакого влияния на электромиограмму и на дыхательный объем.

дугообразным связкам. Эта часть лучше всего снабжена проприорецепторами. Так, примерно в 750 филаментах (15 опытов) были обнаружены волокна от 10 веретен и 15 сухожильных органов, находившихся в ножках диафрагмы, причем ближайший задний квадрант содержал 8 веретен и 12 сухожильных органов, тогда как в переднем квадранте их было 1 и 2 соответственно.

На фиг. 94 показана картина разряда, характерная для большинства веретен (первичные и вторичные окончания не разделены). Это разряд пассивного типа (*А*), несмотря на некоторую фузимоторную поддержку, которая исчезает при блокаде гамма-волокон лигнокаином (*Б*), что приводит к общему ослаблению импульсации веретен. Из 38 веретен только 7 обнаружили активное,

сопряженное с альфа-разрядами поведение, подобное описанному для межреберных мышц (фиг. 88), а 10 сигнализировали усилением разряда только о начале и окончании вдоха, но не о его протекании. Веретена двух последних типов имели достаточную фузимоторную поддержку, чтобы увеличивать частоту импульсации и сохранять ее повышенный уровень, когда укорочению мышечных волокон препятствовало закрытие трахеи; однако веретена наиболее обычного пассивного типа почти не реагировали на такое вмешательство, и оно не вызывало также рефлекса, компенсирующего нагрузку, в эфферентах диафрагмального нерва. Единственным эффектом, который можно было бы приписать действию фузимоторных волокон, было резкое повышение активности веретен при электрической стимуляции гортанного нерва и при раздражении гортани, вызывавшем реакции типа кашля. (Это описание основано на сообщении Корда и сотр. [230], так как они провели более дифференцированный и полный анализ, чем Глебовский [395] и Яшаргил [1010], хотя данные всех этих авторов в целом согласуются между собой.)

Разумеется, трудно приписывать веретенам диафрагмы какую-либо роль помимо вспомогательной роли в кашлевых рефлексах, пока у нас нет данных о естественных стимулах фузимоторных гамма-нейронов, т. е. о специфических особенностях их альфа-гамма-сопряжения. Очевидно, что супраспинальные регуляторы дыхания почти не используют их. По-видимому, ведущую роль играет альфа-управление. Недавно, однако, интересные эксперименты Десима и сотр. [252] на ненаркотизированных животных (децеребрированных и спинальных) привели к открытию механических взаимодействий между диафрагмой и грудной клеткой, ограниченных нижними межреберными промежутками и проявляющихся в рефлекторных реакциях, которые можно регистрировать как в диафрагмальном, так и в межреберных нервах. Возможно, что эта работа поможет выяснить роль веретен диафрагмы. Локализация их в ножках и задней области диафрагмы также наводит на некоторые предположения [250, 251]. В настоящее время кажется вероятным, что из аутогенных регуляторных влияний на движения диафрагмы наиболее важен тормозный эффект с рецепторов напряжения [383], а рецепторы давления, возможно, передают информацию о контакте с органами грудной (и возможно, брюшной?) полости, находящимися над куполом диафрагмы (и под ним?).

На вопрос, поставленный в конце гл. VII,— существуют ли движения, управляемые одной только альфа-системой — сокращения диафрагмы впервые позволяют дать определенный ответ, и поэтому небесполезно будет рассмотреть их общие особенности. Способность веретена измерять длину основана по существу на том, что оно представляет собой род датчика напряжения

между двумя фиксированными точками прикрепления мышцы. В диафрагме во время дыхательных движений нет вполне фиксированных точек прикрепления, если не считать одного конца волокон в ножках диафрагмы, и даже здесь на работу веретена будут влиять «посторонние» напряжения, нарушающие его способность к точному измерению — свойству, благодаря которому эти чувствительные и хорошо регулируемые рецепторы столь полезны в других мышцах. Сокращения дыхательной мускулатуры принадлежат к изотоническому типу. Отметим, что мышцы, от которых требуются сокращения малой амплитуды и значительной точности (мышцы шеи, пронаторы), снабжены наибольшим числом веретен. В процессе дыхания, особенно в фазе выдоха, естественным регулятором амплитуды служат внутренние упругие силы дыхательной системы, а регулирование объема дыхания веретенами межреберных мышц играет роль дополнительного автоматического контроля, действующего при любом требуемом уровне вентиляции легких.

ГЛАВА IX

СЕНСО-МОТОРНАЯ КОРА

Постановка проблемы

Электрическая возбудимость моторной зоны была открыта Фричем и Гитцигом [366] еще в 1870 году, и с тех пор появилось огромное число работ, посвященных исследованию этой области коры. Однако по специфическим вопросам корковой регуляции движений имеется относительно мало сведений, которые могли бы сравниться по своей полноте с данными, изложенными в предшествующих главах. Дело, очевидно, в том, что синтез информации, относящейся к кортикальному уровню,— задача гораздо более трудная, чем получение фактических данных, которые сами по себе могут быть достаточно ценными и достоверными.

Установлено, что мышечные рецепторы измеряют длину (l), напряжение (T) и скорости изменения этих величин, т. е. dl/dt и dT/dt. Об этом никогда не следует забывать. Для отдельных двигательных единиц эти величины могут принимать различные значения; кроме того, утомляемость двигательных единиц неодинакова (см. гл. I). В гл. VII уже были изложены важные данные Хагбарта и его сотрудников об альфа-гамма-сопряжении при произвольных сокращениях мышц, а в 1952 году выяснилось [409, 427], что можно активировать веретена путем электрической стимуляции двигательной зоны коры или пирамидного тракта. Достаточно взглянуть на фиг. 95, где показано влияние тетанического раздражения пирамидного тракта на импульсацию одного веретена m. gastrocnemius, чтобы убедиться в возможности «настройки» этих измерительных приборов импульсами с коры. В другом опыте то же веретено было активировано раздражением корковой моторной зоны. Реакцию с пирамидного тракта можно было получать и после удаления передней половины обоих полушарий.

Статические и динамические ответы веретен, вызываемые с супраспинальных пунктов, будут отдельно рассмотрены в гл. X.

Из сказанного следует, что для понимания регуляции движений нужно выяснить, каким образом высшие центры управляют альфа- и гамма-мотонейронами, и связать это с механикой соответствующих двигательных единиц. Мы очень далеки от этой цели — фактически мы еще только начинаем видеть, что ее можно достичь путем экспериментального исследования. О фузимоторных волокнах недостаточно знать то, что их активность приводит

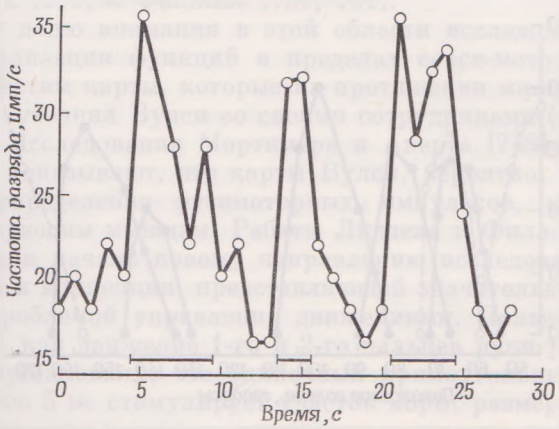


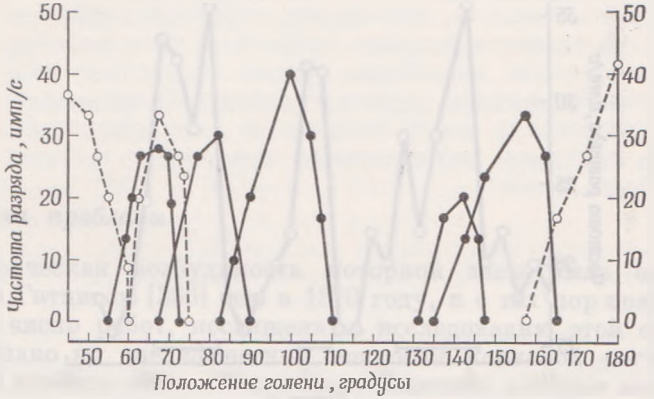
Рис. 95. Учащение разряда мышечного веретена в m. gastrocnemius при раздражении пирамидного тракта на уровне продолговатого мозга у кошки [427].

Децеребральный наркоз. Исходное напряжение 65 г. Миограф даже при максимальной чувствительности не регистрирует сокращений. Частота раздражения 88 имп/с, длительность импульса 1 мс. Три периода стимуляции указаны отрезками под кривой. В эти периоды частота разряда вначале быстро возрастает, затем снижается; можно отметить также очень короткий следовой разряд.

компенсации нагрузок, хотя это само по себе очень важно. Возможно, конечно, что Денни-Браун [259] в основном прав, когда он говорит, что «нет необходимости предполагать существование в мозге головного мозга специальной сети для детальной координации работы мышц», поскольку такая сеть «существует в сегментарном спинного мозга». Однако к этому следует добавить, что к альфа- и гамма-мотонейронам, по крайней мере в одном важном и хорошо изученном случае (см. ниже), идут независимые пути от мозга, не имеющие обязательных спинальных звеньев.

С известным правом можно также утверждать, что рефлексы в большинстве случаев изучались в отрыве от их функционального значения, на неподвижном лабораторном препарате, тогда как в обычных условиях животное чаще осуществляет координированные движения.

Движение ведет к *смещению* частей тела, которое мы можем воспринимать и измерять с помощью органов чувств (рецепторы суставов, глаза), находящихся вне мышц; это давно было показано Гольдшейдером [397] и многократно подтверждалось другими исследователями (см., например, [112, 142], а из новейших работ [375, 745, 814]). Веретена и сухожильные рецепторы не измеряют углы, но в суставах есть сенсорные окончания, подходящие для этой цели, что хорошо видно из фиг. 96 (опыты Скоглунда на кошке) [892]. Как показал Скоглунд, рецепторы суставов.



Фиг. 96. «Угловая специфичность» медленно адаптирующихся сенсорных окончаний в суставе кошки [892].

Приведены графики, полученные в двух опытах (сплошные линии относятся к одному опыту, пунктирные — к другому). Разряд адаптированных окончаний не дает верного представления о распределении их по всему диапазону возможных положений сустава. Окончания, у которых максимальные частоты адаптированного разряда соответствуют крайним участкам этого диапазона, более многочисленны, чем рецепторы промежуточных типов. Ширина показанных здесь индивидуальных областей чувствительности (15...30°) типична для большинства подобных окончаний.

сигнализирующие о положении, движении и внешнем сопротивлении движению (скорости), имеют проекции в корковых сенсорных зонах I и II. Маунткасл и Пауэлл [752] независимо получили аналогичные данные о представительстве суставных рецепторов в клетках постцентральной извилины у обезьян. В недавно проведенных экспериментах Бёрджеса и Кларка [158] только 10% окончаний в коленном суставе кошки обнаружили такую же высокую «угловую» специфичность, как на фиг. 96, но в некоторых из указанных выше работ была продемонстрирована их чувствительность к движениям суставов.

Однако при совершении движений команды для выполнения этой задачи мышцами должны быть, так сказать, сформулированы в понятиях длины и напряжения, что мы уже подчеркивали

ровне. Корковая информация должна как бы переводиться на тот язык, на котором альфа- и гамма-волокна «обращаются» к своим двигательным единицам.

Некоторые основные факты

Успехи в изучении двигательной зоны коры, достигнутые за последние десятилетия, на различных этапах резюмировали Пенфилд и Расмуссен [782], Лассек [653], Пэттон и Амасян [778], Денни-Браун [259] и Филлипс [789, 791].

Львиную долю внимания в этой области исследований привлекала локализация функций в пределах сенсо-моторной коры. Хорошо известны карты, которые на протяжении многих лет разрабатывал и уточнял Вулси со своими сотрудниками (см., например, [100]). Исследования Мортимера и Акерта [748] на кошках и обезьянах показывают, что карты Вулси, вероятно, характеризуют и распределение фузимоторных импульсов, посылаемых к соответствующим мышцам. Работы Лиддела и Филлипса [670—672] положили начало новому направлению исследований, которое привело к концепции, представляющей значительный интерес в связи с проблемой управления движениями. Пользуясь таким показателем, как движение 1-го и 2-го пальцев руки у обезьяны, авторы установили, что одиночный прямоугольный импульс длительностью 5 мс стимулирует участок коры, размеры которого с увеличением силы импульса возрастают и выходят далеко за пределы «наилучшей точки» с самым низким порогом. Полагали, что такое увеличение «досягаемости» двигательных единиц связано с пространственной конвергенцией импульсов от некоторой «колонии» корковых нейронов. Экспериментальную разработку «концепции колоний» мы рассмотрим позже, в особом разделе; эта концепция хорошо согласовалась с выводом Чанга и сотр. [177] о том, что каждая мышца представлена в коре «фокальной зоной» и окружающей ее «каймой».

Хорошо известно, что двигательная зона отнюдь не ограничена прецентральной областью коры. Это было показано в опытах с электрическим раздражением коры (см., например, [943]) и подтвердилось при исследовании кортикальных участков, которые могут быть возбуждены антидромным путем при стимуляции пирамидного тракта [1002]. У кошки две трети волокон этого тракта идут из двигательной, а одна треть — из сенсорной коры [1002]. Только 3% аксонов проводят импульсы со скоростью более 60 м/с, и эти аксоны идут из перикруциальной области. Толщина миелиновых волокон варьирует в пределах от 0,5 до 11,5 мкм; распределение имеет максимум около 1,5 мкм [128]. Как в медленной, так и в быстрой группе часть волокон начинается в корковых слоях 6, 3, 1 и 5, причем средняя скорость проведения у волокон

из теменной области меньше, чем у волокон из обоих двигательных полей (соответствующие измерения проводили Ллойд [683], Бишоп и сотр. [98] и Ланс [637]).

По ретроградной дегенерации после односторонней перерезки спинного мозга на уровне С4 Левин и Брэдфорд [664] установили, что у обезьяны большинство пирамидных волокон идет из поля 4, но 20% этих волокон начиналось в полях 3, 1, 2 и 5 теменной доли. Согласно Лассеку [653], у человека 90% волокон пирамидного тракта имеют толщину от 1 до 4 мкм и при этом число аксонов примерно в 30 раз больше числа клеток Беца в коре. Автор молчаливо предполагает, что все эти волокна принадлежат альфа-путям (или их вставочным нейронам), но вполне возможно, что некоторая их часть направляется к гамма-мотонейронам (или соответствующим вставочным нейронам). По данным Лассека [653], число волокон в пирамидном тракте у кошки достигает 186 000, у макака — 554 000 и у человека — около 1 200 000, причем из них лишь 1,7% имеют толщину от 10 до 22 мкм и 8,7% — от 5 до 10 мкм, остальные еще тоньше. Общее их число может показаться очень большим, но оно невелико в сравнении с общим числом афферентных волокон, идущих в головной мозг. Для центральной нервной системы соотношение между двигательным выходом и сенсорным входом составляет в среднем 1 : 10 [653].

Бо́льшая кортикализация у приматов по сравнению с ниже стоящими млекопитающими — не единственная особенность, отличающая обезьян от кошки. Купер и Денни-Браун [224] нашли, что у макака спинномозговой разряд может следовать за ритмом раздражения при частотах до 180 имп/с, и заключили из этого, что синаптические связи здесь «очень простые». Хофф и Хоф [510] из той же лаборатории, основываясь на опытах с дегенерацией синаптических бляшек, пришли к выводу, что у обезьяны есть прямые синаптические контакты клеток коры с мотонейронами, но их нет у кошки. Бернхард и Бом [84] (см. также [53, 810]) путем регистрации электрической активности обнаружили у обезьяны моносинаптическую кортикоспинальную проекцию на мотонейроны, которую у кошки выявить не удается. Кюпер [636] нашел, что в ряду низшие обезьяны — шимпанзе — человек число прямых связей коры с мотонейронами возрастает. Непрямые связи (через вставочные нейроны) исследовал Ллойд [683]. Такие полисинаптические соединения составляют бо́льшую часть связей у всех млекопитающих; их функциональный анализ провели Филлипс и его сотрудники (см. ниже).

Неимоверная сложность структур, образующих «двигательную точку», общеизвестна; о ней можно прочесть в учебниках гистологии и физиологии. Гораздо меньше внимания обращают на поразительный факт, что электрический стимул вызывает сравнительно простые и координированные движения, которые у

Одно передвигающейся кошки с вживленными электродами кажутся в высшей степени целенаправленными ([254]; см. также [272]). Из тщательно проведенных исследований Филлипса ([786, 787]; см. также [493]) с применением внутриклеточных электродов мы знаем, что импульс тока силой 0,2 мА и длительностью 10 мс возбуждает пороговые спайки на расстоянии 4 мм от точки раздражения и что для активации клеток Беца, приводящей к фактическим движениям, необходим уже ток силой 0,5... 1,5 мА. Такой ток возбуждает клетки в радиусе 4... 6 мм. Цилиндр вещества коры с поперечным сечением 1 мм² содержит 18 000 пирамидных клеток. Число синапсов на 1 нейрон достигает здесь величины порядка 60 000 [234]. Благодаря существованию особых нейронов для тангенциального распространения возбуждения [164] за первоначальным ответом следует продолжительная активность [176, 777]. Если в этих условиях электрическое раздражение вызывает движения чрезвычайно целенаправленного характера, то это можно объяснить только тем, что здесь существует весьма совершенная организация, обладающая внутренней способностью к самостабилизации. В последние годы одно из главных направлений исследовательской работы состоит в попытках понять эту организацию как механизм управления движениями (см. два следующих раздела).

Возвратное торможение

В результате исследований, касающихся мотонейронов (см. гл. VI), возвратные коллатерали предстают перед нами как важное корректирующее приспособление, которое вносит свои поправки в прямом соотношении с частотами импульсов на выходе клетки. Анализ соответствующей проблемы на уровне коры потребовал экспериментов с внутриклеточными электродами.

После Филлипса многие исследователи изучали большие пирамидные клетки методом внутриклеточного отведения (см., например, [237, 238, 815, 909, 910]). Электрические свойства корковых клеток в основе своей мало отличаются от свойств спинальных мотонейронов (см. гл. VI), если не считать более высоких частот импульсного разряда. Явление возвратного торможения пирамидных клеток было отмечено Филлипсом [788] и позднее подтверждено многими авторами [43, 131, 618, 909, 910, 920]. Известно, что его структурной основой служат многочисленные возвратные коллатерали [821]. Есть также некоторые данные о существовании возвратного облегчения [619, 788]. Нейронов, аналогичных спинномозговым клеткам Реншоу, пока не найдено, и передаточные свойства тормозной цепи неизвестны [129, 130]. Возвратное торможение, видимо, служит приспособлением, ограничивающим частоту импульсации больших пирамидных клеток, и, возможно,

играет роль «предохранителя», предотвращающего развитие эпилептиформных разрядов [788]. Оно, очевидно, обладает более мощным действием, чем возвратное торможение мотонейронов [131], которое выполняет специфические задачи (гл. VI) в отношении тонических нейронов.

Общая роль возвратного торможения, состоящая в стабилизации частоты разряда и в уменьшении числа активных клеток и частоты их импульсации до оптимального уровня, вытекает из его организации как цепи обратной связи, так что эта роль, вероятно, одинакова во всех случаях, где мы находим сходные структуры (гл. VI). Брукс и сотр. [131] показали, что действие возвратного торможения в коре так же аддитивно, как и в системе спинальных мотонейронов [443]. Из этого следует, что вызываемое им относительное снижение частоты импульсов в больших пирамидах должно быть тем больше, чем ниже была исходная частота. В поясничном отделе спинного мозга возвратные коллатерали направляются к мелким альфа-мотонейронам. В коре под такого рода контролем находятся главным образом крупные нейроны. Однако возвратное облегчение, по-видимому, организовано здесь скорее по типу спинального возвратного торможения: пути его направлены от крупных нейронов к мелким [619].

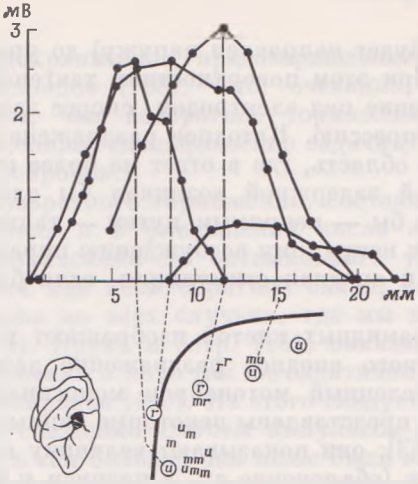
Разработка концепции колоний

Концепция колоний была разработана на основании данных, полученных при раздражении коры и внутриклеточной регистрации активности мотонейронов, принадлежащих мышцам передней конечности (опыты проводились на бабуине); таким образом, изучались свойства моносинаптической проекции на отдельные мотонейроны и того участка поверхности коры, где начинаются соответствующие аксоны. Если бы эта работа была направлена только на изучение локализации функций, то в результате была бы получена некоторая карта (ср. [670]), не идентичная, однако, тем картам, которые получаются при обычных методах раздражения коры. Между тем цель исследования состояла в том, чтобы обойти сложность внутренней организации коры путем применения слабой анодной стимуляции с поверхности [493, 787] — метода, который оказался пригодным для избирательного порогового возбуждения клеток Беца. При этом возникает прямой ответ в виде импульса или залпа импульсов, в зависимости от силы анодного раздражения. Как прямая волна, так и ритмический разряд распространяются центробежно с одной и той же скоростью 50... 70 м/с [596, 597], что подтверждает их общее происхождение. Анодный поверхностный стимул, вероятно, действует путем гиперполяризации апикальных дендритов (где возникает ток, направленный внутрь), которая приводит к деполяризации области основания

аксона (где ток будет направлен наружу) до уровня импульсного разряда [493]. При этом поверхностные тангенциальные волокна и нейроны, лежащие под электродом, скорее всего будут испытывать анодную депрессию. Катодное раздражение, напротив активировало бы эту область, где в ответ на более сильные импульсы тока с некоторой задержкой возникал бы длительный разряд. Оно возбуждало бы — непрямым путем — также крупные пирамидные клетки; к непрямому возбуждению пирамид приводила бы в конце концов и анодная стимуляция, если бы она была более сильной.

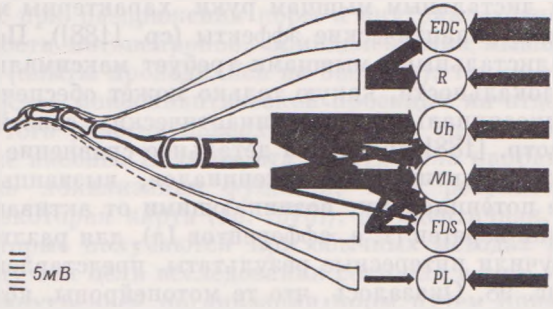
Колонию пирамидных клеток изображают в виде карты того участка, с которого анодное раздражение данной силы может возбудить определенный мотонейрон моносинаптическим путем. На фиг. 97 [790] представлены некоторые данные из работы Ландгрена и сотр. [643]; они показывают величину колоний для четырех мотонейронов (объяснение см. в подписи к фиг. 97). Так как ординаты соответствуют величине постсинаптического потенциала, индуцируемого в этих мотонейронах, из графика можно также видеть, что эти колонии (корковые поля которых перекрываются) оперируют неодинаковыми «дозами» моносинаптического воздействия. Филлипс и Портер [792], планомерно изучавшие максимальные постсинаптические потенциалы в отдельных двигательных нейронах, нашли, что мотонейроны проксимальных мышц приводятся в действие обширными колониями, дающими небольшие постсинаптические потенциалы, тогда как для мотонейронов, принадлежащих дистальным мышцам руки, характерны малые колонии и большие синаптические эффекты (ср. [188]). По-видимому, управление дистальными мышцами требует максимальной эффективности и локальности, какую только может обеспечить организация кортикоспинальных моносинаптических связей.

Клоу и сотр. [188] произвели детальное сравнение моносинаптических постсинаптических потенциалов, вызванных с коры, с такими же потенциалами, возникающими от активации первичных окончаний веретен (т. е. афферентов Ia), для различных мышц кисти и получили интересные результаты, представленные в виде схемы на фиг. 98. Оказалось, что те мотонейроны, которые, судя по максимальной величине постсинаптических потенциалов, имеют хорошо развитые моносинаптические проекции с коры, в то же время обычно подвержены сильной активации со стороны первичных окончаний веретен. Многие из этих нейронов имеют мощные входы Ia, частично гетеронимные; это указывает на то, что они могут быть вовлечены в синергическую активность в результате физиологического возбуждения веретен нескольких различных мышц. Команды веретенам не обязательно должны исходить от одной лишь двигательной коры. Движения могут быть, например, произвольными, и указать анатомический пункт, из которого исходят



Фиг. 97. Максимальная амплитуда моносинаптических ВПСП, вызванных в четырех корковых мотонейронах бабуина анодным раздражением, как функция расстояния от «наилучших точек» ([790], по [643]; видоизменено).

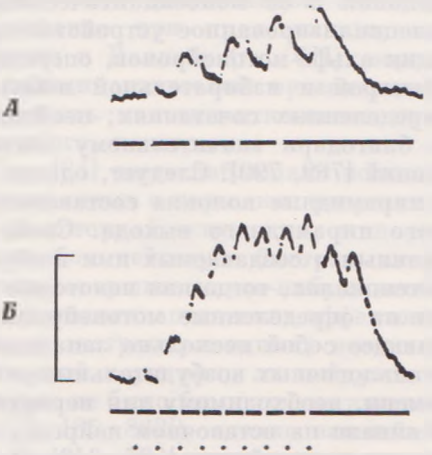
Мембранные потенциалы покоя во всех случаях были выше 60 мВ. По оси ординат — высота ВПСП в мВ; по оси абсцисс — расстояния от «наилучших точек» по линиям, проходящим через эти точки и изгибающимся соответственно кривизне коры. «Наилучшие точки» обведены кружками на карте, построенной в том же масштабе. Показаны также аналогичные точки для 16 других мотонейронов того же препарата. Обозначения: *u*, *r* и *m* — мотонейроны, аксоны которых входят в состав n. ulnaris, n. interosseous posterior и n. medianus соответственно.



Фиг. 98. Схема иннервации кисти бабуина, включающая луче-запястный, запястно-пястный, пястно-фаланговые и межфаланговые суставы [188].

Кружками представлены пулы мотонейронов различных мышц: *Uh* — emin. thenar. m. m. interossei, червеобразных мышц локтевой стороны, собственных сгибателя и аддуктора большого пальца; *Mh* — остальных собственных мышц кисти; *FDS* — m. flexor digitorum sublimis; *PL* — m. palmaris longus; *EDC* — m. extensor digitorum communis и *R* — лучевого разгибателя. Указано действие *EDC*, *R*, *FDS* и *PL*. Входы Ia представлены стрелками, сходящимися к пулам мотонейронов со стороны кисти. На схеме отражены только те воздействия афферентов Ia, средняя величина которых превышает 0,4 мВ. Стрелками справа представлен корковый двигательный вход к тем же пулам. Толщина стрелок соответствует средней амплитуде ВПСП, вызываемых импульсами с коры и от мышц (Ia); масштаб указан внизу слева.

команды в этом случае, пока еще невозможно. Хорошо известно (см., например, обзорные работы, указанные в первом разделе этой главы), что произвольные движения не обязательно требуют участия интактной двигательной области, хотя она и используется (см., например, [343]); кроме того, для компенсации нагрузок не обязательна в точности параллельная активация альфа и гамма-волокон, если активность последних каким-то образом поддерживается на достаточно высоком уровне. Упорядоченные



Фиг. 99. Повторные возбудительные постсинаптические потенциалы, возникающие после раздражения коры мозга бабуина импульсами длительностью 0,2 мс в мотонейроне, аксон которого идет в составе n. medianus [642].

Сила тока 0,45 мА, частота 200 имп/с (*А*) и 400 имп/с (*Б*). Мембранный потенциал от —60 до —66 мВ; калибровка 3 мВ; электрод, заполненный KCl.

двигательные ответы могли бы быть результатом механических взаимодействий при сокращении одних мышц и одновременном растяжении других [188]. Для этих небольших и относительно быстрых мышц бабуина (у m. extensor digitorum communis время одиночного сокращения составляет 15... 35 мс) различия в скоростях проведения импульсов аксонами не имеют такого значения, как для мышц с иннервацией от поясничного отдела спинного мозга у кошки (гл. I). Так, например, специальное исследование двигательных единиц m. extensor digitorum communis не выявило никакой корреляции между их сократительными свойствами и скоростью проведения импульсов по аксонам [305].

Крупные корковые клетки колоний отвечают на ритмическое анодное раздражение большой частоты импульсацией той же частоты, вызывающей постепенное повышение потенциала у их синапсов на мотонейроне (фиг. 99) [642]. В этом отношении моносинаптические окончания пирамидных волокон сходны с синап-

сами афферентов Ib, проходящих в переднем спино-мозжечковом тракте [294]. В синапсах афферентных волокон Ia на мотонейронах эффективность передачи возбуждения при ритмической стимуляции не возрастает [245]. Эффект суммации в моносинаптических окончаниях нейронов кортикальных колоний служит основным механизмом отбора мотонейронов, ответы которых должны быть подняты до надпорогового уровня.

На основании всех этих интересных открытий создается впечатление, что колония с ее моносинаптическим каналом представляет собой специализированное устройство для быстрой ритмической активации альфа-мотонейронов, оперативность которого обеспечивается быстрой и избирательной мобилизацией отдельных клеток в определенных сочетаниях; необходимые сочетания легко создаются благодаря значительному взаимному перекрыванию самих колоний [789, 790]. Следует, однако, помнить о том, что такого рода пирамидные волокна составляют лишь несколько процентов от всего пирамидного выхода. Свойства их описаны пока только по данным о создаваемых ими возбудительных постсинаптических потенциалах, тогда как некоторые колонии, несомненно, оказывают на определенные мотонейроны тормозное действие, представляющее собой несколько запаздывающее зеркальное отображение аналогичных возбудительных ответов. Задержка соответствует времени, необходимому для передачи сигнала через один добавочный синапс на вставочном нейроне, лежащем поблизости от исследуемого мотонейрона [597, 642]. Это раннее торможение чаще всего наблюдалось в мотонейронах, подвергшихся сравнительно слабому возбуждающему воздействию [597]. Скорость проведения тормозных и возбуждающих импульсов была одинаковой.

Как показал Эвартс [342, 343], крупные пирамидные клетки колоний прецентральной двигательной зоны дают разряды при разгибании и сгибании руки в запястье. Исследования проводились на обезьянах, которых специально для этой цели обучали, вознаграждая их за выполнение специфических требований (см. ниже). Движения были такого типа, что у человека мы назвали бы их произвольными. Исследования, описанные в гл. VII, дают основание ожидать, что произвольные движения окажутся связанными с активностью веретен, возбуждаемой фузимоторными импульсами; на вероятное участие управления через гамма-петлю указывает также резко выраженная положительная корреляция между суммарными моносинаптическими потенциалами, индуцируемыми по кортикоспинальному пути, с одной стороны, и через афференты Ia от мышечных веретен — с другой. И тем не менее стимуляция одних лишь колоний (по типу экспериментов Филлипса и его сотрудников) показала, что «быстрый» кортикоспинальный путь активирует альфа-мотонейроны, но практи-

чески не мобилизует фузимоторных нейронов [605, 607]. Не существует таких спинальных связей, с помощью которых «быстрые» пирамидные мотонейроны всегда активировали бы прямым путем гамма-мотонейроны. Однако у наркотизированной кошки можно вызвать разряд веретен в передней конечности путем анодного раздражения моторной коры, и порог этого действия ниже порога активации альфа-мотонейронов [1013]. Фузимоторные нейроны можно легко активировать и с помощью более обычных методов раздражения коры — как двигательной зоны, так и пирамид. Альфа-гамма-сопряжение при произвольных моторных актах, изученное Хагбартом и Валльбо (гл. VII), вероятно, составляет часть какой-то полисинаптической организации. Возможна ли независимая активность моносинаптического пути у ненаркотизированного животного, неизвестно.

Бернхард и Бом [84] часто наблюдали вспышку моносинаптических спайков, вызванных с коры, как результат кумулятивного возбуждения альфа-моторной активности, и вполне возможно, что именно таким способом действует быстрая альфа-система, если только не требуется совершить какое-нибудь особо стремительное движение. Пути для полисинаптических эффектов с малой задержкой, пирамидных и экстрапирамидных, весьма многочисленны. Ниже уровня моторной коры вряд ли найдутся такие ядра, при раздражении которых не было бы получено двигательного эффекта (см., например, [77, 165, 862]), однако важнейшие идеи относительно их роли в управлении движениями до сих пор имели своим источником главным образом клинику. На фиг. 25 в работе Денни-Брауна [260] схематически показаны корковые пути и подкорковые связи у примата. С обширными и важными клиническими данными о движениях и тонусе, в частности о последствиях удаления и перерезки различных нервных структур, читатель может ознакомиться по монографии Денни-Брауна [259] и обзору Метцера [746]; *в последнем сделана попытка рассмотреть также* новейшие физиологические данные о тонусе. Дополнительные сведения по анатомии можно найти в ряде других работ (см., например, [122, 124, 634, 635, 762, 868]).

Из этих работ хорошо известно, что корковые нейроны пирамидного тракта проецируются также на различные ядра ствола головного мозга. Кроме того, возможно вполне эффективное управление движениями через экстрапирамидные пути. У бабуина перерезка пирамидного тракта приводила лишь к уменьшению числа различных движений, *которые можно было вызвать раздражением коры*, и к повышению соответствующих порогов [685]. К сходным выводам пришли Лоуренс и Кюйперс [655], изучавшие двигательное поведение макаков; они подчеркивают, что прямые корковые связи ускоряют движения и обеспечивают возможность их более тонкой дифференцировки. Еще в 1936 году

Тауэр [943] провел аналогичные эксперименты на кошках и нашел, что экстрапирамидные движения, вызываемые с различных участков коры, более медленны и стереотипны, но в других отношениях сходны с пирамидными. Уокер и Рихтер [968] сообщают о длительном и тяжелом расстройстве произвольных движений у обезьян после перерезки одной из ножек мозга. В связи с этим особый интерес представляют проекционные связи от коры к ядрам ствола, так как здесь сильно развито представительство фузимоторных функций [427]. Локализация их в стволе мозга [318] по данным для трех мышц — m.m. gastrocnemius, soleus и tibialis anterior — показана на фиг. 104 (гл. X). У кошки от аксонов пирамидных клеток отходят возвратные волокна к красному ядру, через которые осуществляется возбуждение и торможение по принципам, описанным выше для аксонных возвратных коллатералей таких нейронов [945].

Тонические и фазические нейроны коры

Эвартс [341], пользуясь методом антидромного раздражения, идентифицировал у бодрствующей обезьяны отдельные клетки прецентральной моторной зоны и приближенно определял скорость проведения импульсов по их аксонам. Один из важных фактов, установленных в этой работе, состоял в том, что при отсутствии движений мелкие клетки (с малой скоростью проведения) давали регулярные тонические разряды, тогда как крупные клетки оказывались фазическими и разряжались во время движения контралатеральной руки. (Тонические пирамидные разряды, не сопровождавшиеся движениями, давно уже были отмечены Эдрианом и Моруцци [7].) Факт дифференциации пирамидной активности на два основных типа — тоническую и фазическую — недавно подтвердили Костюк и Василенко [612]. В этом отношении пирамидный аппарат напоминает спинномозговую систему фазических и тонических мотонейронов, управляющую крупными мышцами конечностей. Организация этой системы была подробно описана в гл. I и VI. Такахаси [926], исследовавший «быстрые» и «медленные» нейроны пирамидного тракта методом внутриклеточного отведения, показал, что это сходство распространяется и на особенности следовой гиперполяризации, если судить по спайкам, вызываемым трансмембранными электрическими импульсами. Связь между скоростью проведения и длительностью следовой гиперполяризации была того же типа, что и представленная на фиг. 77 для спинальных мотонейронов.

Эти данные еще раз подчеркивают важность различия между фазическими и тоническими клетками для понимания принципов регуляции движений. Интересно было бы знать, как связаны эти два типа нейронов с фоновой и вызываемой с коры фузимоторной

стью, существуют ли особые нейроны для активации -путей или же последние связаны с альфа-системой просто благодаря какой-то еще не известной организации на сегментарном или более высоком уровне. Очевидно, что для решения этих нужны дальнейшие экспериментальные исследования. Еще один важный вопрос касается пунктов назначения фазических пирамидных аксонов: неизвестно, оказывают ли они в конечном результате специфическое влияние на соответствующие нейроны сегментарных уровней. Как показали детальные исследования Лундберга и его сотрудников (резюмировано Лундбергом [696—698]; ср. также [612]), большинство пирамидных осуществляется через те же вставочные нейроны, к которым подходят и сегментарные афференты; поэтому можно предположить, что фоновый разряд мелких кортикальных клеток служит для поддержания системы вставочных нейронов на таком уровне возбудимости, при котором мышцы в случае надобности могут быть быстро приведены в действие. Вполне возможно, что такие двигательные акты связаны также с активацией гамма-мотонейронов. Наблюдения Эвартса [343] указывают на то, что при сгибательных и разгибательных движениях активность тонических нейронов подвергается лишь некоторой модуляции, тогда как частота импульсации фазических клеток резко меняется.

Корково-спинальные реакции сгибания и разгибания

Давно было замечено (см., например, у Шеррингтона [888], [illegible]), что вызвать с коры сгибание легче, чем разгибание. Часто происходило реципрокное расслабление разгибателей, и Шеррингтон с помощью стрихнинового теста доказал, что оно обусловлено истинным торможением. Он отметил, что моносинаптические рефлексы, вызываемые с наибольшей легкостью [illegible] сгибательные рефлексы, группа FRA Лундберга), которые также наиболее доступны для возбуждения с коры. Это многократно подтверждено с помощью самых различных методов как на кошках (см., например, [9, 576, 612, 638, 701, 702] и др.), так и на обезьянах ([126, 812] и др.); Уэмура и Престон [illegible], что это общее правило справедливо для широкого круга млекопитающих животных, от кошки до бабуина.

Предпринимались попытки исследовать эту проблему в «очищенном» виде. Брукс и Уиллок [810] путем каутеризации ствола мозга получали препараты кошек, а позже [811] добавили к этому внутриклеточную регистрацию реакций мотонейронов. Разделяя медленные и быстрые мотонейроны «децеребрированной обезьяны», они установили [812], что нейроны m. soleus получают моносинаптическое тормозное влияние коры, тогда как в нейронах m. quadriceps femoris, напротив, было сильно выражено облегчение. В мотонейронах m. biceps femoris наблюдалось раннее облегчение, за которым следо-

вал слабый тормозный эффект, а затем наступало позднее облегчение. У «пирамидной кошки» сгибатель m. soleus подвергался большему торможению, чем m. gastrocnemius, и основным результатом было сгибание лапы в голеностопном суставе [10]. Встречались нейроны с чисто возбудительной, с чисто тормозной и со смешанной реакцией [9]. Использование «пирамидного животного» гарантирует, что эти эффекты возникали под действием пирамидных волокон, и полученные результаты согласуются с представлением о том, что и тонусом управляют специальные пирамидные волокна с сильным тормозным действием. Все эти данные говорят о том, что в идеях и экспериментах, относящихся к данной области, очень важно было бы учитывать действие какой-то тонической системы, например системы фузиморных нейронов, и механические свойства двигательных единиц. До сих пор достигнутые здесь результаты весьма незначительны с точки зрения проблем управления.

У кошек распределение возбуждения и торможения между сгибателями и разгибателями при раздражении коры практически не изменяется после перерезки пирамидного тракта [523], и это позволяет предполагать, что как пирамидные, так и экстрапирамидные пути в конечном счете мобилизуют одну и ту же систему вставочных нейронов (ср. выше о перерезке пирамидного тракта у обезьян). Как показывают старые наблюдения Тауэра [943], при стимуляции экстрапирамидной коры тормозные эффекты проявляются сильнее. Сравнительно полная компенсация первоначальных дефектов при длительных сроках выживания после перерезки пирамидного тракта также говорит о том, что, вероятно, несколько различных супраспинальных систем имеют доступ к одной и той же системе вставочных нейронов [654, 669, 715].

Роль корковых нейронов в произвольных движениях

Данные, представляющие значительный интерес в связи с вопросами управления, получил Эвартс [342, 343] в экспериментах с ненаркотизированными обезьянами, которые были обучены выполнять сгибание и разгибание руки в запястье; при этом он регистрировал с помощью микроэлектродов активность клеток прецентральной двигательной зоны, идентифицированных путем антидромного раздражения. Обезьяна держала рычаг, который она могла поворачивать в пределах 30° туда и обратно, и это движение требовалось выполнить за определенное время. Можно было раздельно добавлять нагрузку при сгибании и при разгибании. В опыте измеряли смещение и силу, а также записывали электромиограммы. Последние показали, что в отсутствие нагрузки (когда действовали лишь трение и инерция) сгибатели и разгибатели соответствующим образом поочередно сокращались. В случае нагрузки при сгибании *или* разгибании нагруженные мышцы давали активную реакцию во время движения в обоих направлениях. После окончания движения обезьяна никогда не отпускала рычаг таким образом, чтобы он свободно перемещался в обратном

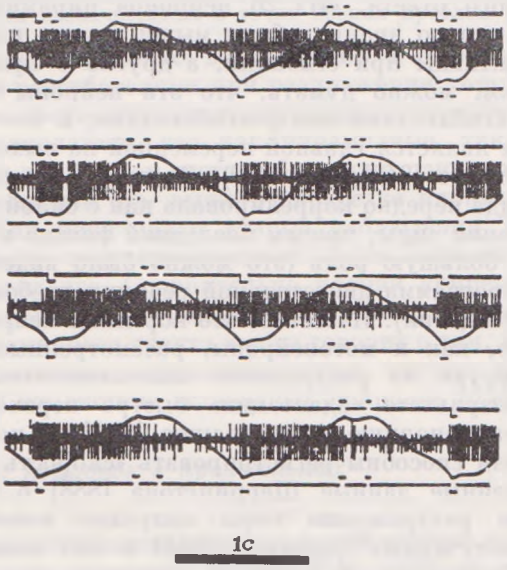
...явлении под действием груза. Как мы уже подчеркивали, ... командах, посылаемых мышцам, могут быть заданы только ... (l) и напряжение (T). В описанном эксперименте, в целом ...ма поучительном, недостает только данных о реакциях мышеч... рецепторов и роли гамма-петли в изменениях длины мышц ... нагрузке (когда большое значение, как мы видели в гл. VIII, ...бретают веретена).

...казалось, что идентифицированные клетки прецентральной ...ной зоны посылают свои команды (импульсы) *раньше* электро...графического ответа. «Из 26 нейронов пирамидного тракта, ...их разряд во время работы мышц против нагрузки, одни ... более активны при сгибании, а другие — при разгибании. ...образом, можно думать, что эти нейроны задают силу, ...емую сгибателями или разгибателями, и что именно сила, ...мещение является главной переменной на выходе двигатель... ...ры» (Эвартс [343], стр. 229). Этого и следовало ожидать. ...разряда нередко коррелировала как с силой, так и со ско... ...изменения силы, причем последний фактор в общем играл ...льно бо́льшую роль (это можно было видеть в тех слу... ...когда программа двигательной реакции требовала постоян... ...силы сокращения). Известно, что корковые нейроны — совер... ...так же, как и мотонейроны, рассмотренные в гл. VI,— ...реагируют на раздражение высокочастотным разрядом, ... в результате «адаптации» быстро переходит в более ...ую стационарную импульсацию [238], и поэтому можно ..., что они способны регистрировать «скорость изменения».

...численные данные Шеррингтона [888] о реципрокных ...при раздражении коры получают новое освещение ... ..., полученных Эвартсом [343] в его недавней работе ... 9.0]. Кортикальный электрод зарегистрировал активность ... соседних клеток, одна из которых отвечала на сгибание, ... — на разгибание. Таким образом, реципрокная органи... ...была найдена на уровне коры. Это не исключает сегмен... ...реципрокных механизмов. Действительно, Янковская ... 554, 555] обнаружили у спинальной кошки сегментарные ... нейроны с реципрокными свойствами. Вполне воз... ...схемы реципрокной иннервации присущи механизмам ... движений на нескольких различных уровнях, причем ... здесь могут быть, как выражается Эвартс, «пластич... — в том смысле, что клетки не привязаны к этим схемам ...да. В опытах Эвартса только несколько пар корковых ... оказались, по-видимому, прочно включенными в схему ... действия; огромное большинство их обнаруживало ... и могло действовать реципрокно или одновременно. ...ющиеся поля, выявленные как в классических, так ... работах по корковой локализации, по существу

почти неизбежно требуют того, чтобы кортикальные клетки способны были вступать в различные функциональные комбинации.

Эвартс подчеркивает, что активность моторных областей коры во многих случаях предвосхищает двигательный акт и уже поэтому не может вызываться импульсами от мышц. Хотя это и верно, следует учитывать, что его экспериментам, основанным на вознаграждении животного, предшествовал период обучения, во время которого мышечные рецепторы, весьма возможно, играли



Фиг. 100. Разряд двух корковых нейронов, находящихся в реципрокных взаимоотношениях, у обезьяны [343].

Волнообразная линия — выходной ток потенциометра, отражающий сгибание и разгибание руки в запястье. Смещение линии кверху соответствует сгибанию кисти. Можно видеть, что при выполнении данного движения активность исследуемых нейронов обеспечивала реципрокность.

существенную роль в выработке корковых, подкорковых, мозжечковых и спинальных энграмм, необходимых для координированной двигательной реакции. Известно, например, что у человека, обучающегося пользоваться новыми орудиями, во время тренировки активируются все мышцы соответствующей конечности, а к концу обучения действуют, гармонично чередуясь, одни только агонисты и антагонисты [785]. Такая тренировка в основных чертах эквивалентна выработке условнорефлекторной двигательной реакции. Бухвальд и Элдред [150] в опытах на кошках показали, что в процессе обучения, при котором особое значение

приобретает какой-нибудь нейтральный (в данном случае зрительный) стимул, гамма-нейроны обнаруживают, пожалуй, большую чувствительность к этому стимулу, чем альфа-нейроны. Они нашли также, что если на условный раздражитель реагировали и альфа- и гамма-волокна, то латентный период у последних был короче. Эвартс [342] вырабатывал условнорефлекторные движения кисти на включение света и в этом случае также нашел, что корковые разряды предшествуют двигательным реакциям. В эксперименте такого типа очень трудно было бы получать одновременные записи активности фузимоторных нейронов или нервов, как это делали Хагбарт и Валльбо (гл. VII).

Информация, *поступающая в сенсо-моторную кору*

Нарушение регуляции движений при перерезке задних корешков — один из самых давних фактов, установленных экспериментальной неврологией. Эту операцию начали производить в середине прошлого столетия. Двигательные дефекты, появляющиеся после перерезки задних корешков и задних столбов серого вещества, подробно описаны в одной из последних работ Денни-Брауна [259] (см. также [652, 948 и 755], где сделан хороший обзор). Интересно отметить, что с точки зрения регуляции движений многочисленные данные об информационном содержании вызванных макро- и микропотенциалов коры менее поучительны, чем описания дефектов, возникающих после перерезки задних корешков или столбов, которые в большой мере ясно показывают значение текущего сенсорного контроля. В начале этой главы мы уже отмечали, что в корковых проекциях хорошо представлены рецепторы суставов. О представительстве мышечных веретен и сухожильных органов будет сказано ниже. У кошки активировать двигательную зону, по-видимому, способно и большинство других органов чувств (см., например, [85, 957]). Это вполне понятно, так как животным приходится управлять движениями на самые разнообразные входные сигналы. Моторные команды могут достигать сегментов спинного мозга сложными путями, но организация ответов на выходе в большой мере определяется механическими свойствами двигательных единиц и специфической иерархией процессов активации [302, 462] — включением медленных или быстрых двигательных единиц, тонических или фазических мотонейронов, чисто альфа-контроля или альфа-гамма-контроля и т. п. Из этой и предшествующих глав мы видели, что анализ управления движениями в некоторых весьма плодотворен; вероятно, он и в дальнейшем будет более плодотворным, чем изучение потенциалов, вызванных стимулами из различных источников.

Последовательную активацию нейронов в сенсо-моторной коре изучали Тоу и сотр. [942] и Вельт и сотр. [980]. Вторая

группа исследователей применяла разнообразные естественные раздражители — сгибание волосков, легкое прикосновение, похлопывание, сильную механическую деформацию кожи и движения в суставах. В отношении всех нейронов полимодальность была общим правилом даже в случае их соматотопической однородности. Одну треть исследованных нейронов перикруциальной области коры составляли клетки пирамидного тракта, которые, как выяснилось, обладали обширными кожными рецептивными полями, что согласовалось с данными Тоу и его сотрудников. Весьма значительное большинство сенсо-моторных клеток можно было активировать с локальных полей, но опять-таки с помощью различных адекватных раздражителей в пределах поля. Асанума и сотр. [44], разрабатывая эти вопросы в аспекте двигательной регуляции, показали, что нейроны, активируемые с местных кожных полей, вызывают сокращения мышц, пространственно связанных с теми же полями, что сильно напоминает хорошо известные рефлексы Хагбарта [469]. Авторы высказывают мысль, что это, возможно, электрофизиологический вариант тактильной реакции с опоры, описанной Бардом [56], которая безвозвратно исчезает у кошек после перерезки пирамидного тракта [259, 669]. Активации сенсо-моторной области под действием света, слуховых раздражителей и т. п. посвящены обширные исследования Базера и сотр. [165, 166].

Входные и выходные сигналы коры и мышечные афференты

Мы еще не располагаем всеми фактами, необходимыми для понимания взаимоотношений коры с веретенами; по крайней мере такое создается впечатление, когда мы пытаемся составить из имеющихся данных цельную картину, осмысленную с точки зрения управления движениями. Слишком многих деталей головоломки не хватает.

Мы знаем, что у кошки электростимуляция двигательной коры может вызывать как возбуждение, так и торможение веретен и что путем ритмического раздражения можно получить такие частоты разряда, которые способны заполнить паузу веретена [409, 1013]; это означает, что приводятся в действие фузимоторные гамма-волокна. Мортимер и Акерт [748] выделяли филаменты передних корешков у 6 макаков и 14 кошек (под хлоралозо-уретановым наркозом) и исследовали альфа- и гамма-волокна, отвечающие на раздражение двигательной зоны (у макаков — проекций руки и ноги); они нашли, что «объем и разрешающая способность кортикального управления фузимоторной иннервацией весьма значительны». Этой функцией обладали как прецентральная, так и постцентральная сенсо-моторные системы. Как пока-

Покота [1013], у кошки при раздражении коры могут активироваться и первичные, и вторичные окончания веретен передней конечности, что говорит об активации статических фузимоторных волокон. Эффекты, описанные Веделем [955], ограничивались динамическими волокнами. Напрашивается вывод, что в принципе возможна совместная корковая активация обеих двигательных систем и всего сложного аппарата веретен. В пользу этого вывода свидетельствуют также сопряженные разряды альфа-мотонейронов и веретен при произвольных движениях, описанные в гл. VII. Однако потенциальные ресурсы хитроумного механизма, включающего гамма-волокна и веретена,— те ресурсы, которые может использовать высший управляющий орган,— намного превышают то, что нам сейчас известно. В настоящее время мы можем лишь сказать, что во всех случаях, где удается обнаружить сопряженное действие альфа- и гамма-волокон, веретена должны выполнять по крайней мере все те функции, с которыми мы познакомились в предыдущих главах (гл. VII и VIII).

Однако интересно было бы также знать, каким образом кора использует информацию от веретен и сухожильных органов для регуляции движений, основанной на измерениях длины, напряжения и их первых производных. Многие данные указывают на то, что мозжечок (см. гл. X) получает весьма специфическую информацию об этих величинах и нуждается в ней для управления движениями. Недавние работы, подтвердившие данные Амасяна и Берлина [19] о том, что у кошки существует церебральная проекция первичных окончаний передней конечности, в то же время показали, что она носит необычайно диффузный характер. Так, например, исследования Оскарсона и Розена ([771]; резюмированные Оскарсоном [769]; [772]), а также Андерсона и сотр. [28] показывают, что афференты группы I имеют проекции в области S1 и, по-видимому с поверхности участке области S2, т. е. в зонах, связанных только с передней конечностью. (У кошки зона, реагирующая на раздражение волокон пирамидного тракта, включает всю соматическую область [808].) Это наводит на мысль, что управление передними конечностями с их более тонкими функциями потребовало кортикализации сигналов от первичных окончаний (которые были идентифицированы Оскарсоном и сотр.), но кроме того, показывает, что конечность (задняя) до известного предела может обходиться и без коркового представительства своих рецепторов — вероятно, благодаря участию длинных спинномозговых рефлексов.

Кортикализация сигналов от первичных окончаний веретен у кошки характеризуется сильно выраженной конвергенцией импульсов от мышц одной конечности, даже от прямых антагонистов, на один и тот же нейрон (Оскарсон; некоторая конвергенция была отмечена уже на уровне третьего — таламического — пере-

ключения [28]). Оскарсон и его сотрудники не обнаружили прямого возбуждения каких-либо нейронов пирамидного тракта, однако Светту и Бурасса [921] удалось продемонстрировать прямую активацию пирамидных клеток; они пользовались системой синхронного накопления и усреднили 127 ответов на электроимпульсное раздражение афферентов группы I. Пирамидные нейроны часто реагировали на конвергирующие сигналы с кожных нервов. К сожалению, определенных данных о вкладе сухожильных органов в эти эффекты с афферентов группы I пока еще нет, и невозможно также сказать, в какой степени проекции волокон группы II, описанные Мак-Интайром [705] и Оскарсоном и Розеном [771], соответствуют афферентам вторичных окончаний веретен и насколько значителен здесь вклад афферентных волокон от суставов, связок и надкостницы.

Ввиду более диффузного характера проекций волокон группы I по сравнению с их проекциями в мозжечке и ввиду того, что раздражение афферентов этой группы от передней конечности не активирует электроэнцефалограмму и не влияет на поведение бодрствующих кошек [381], Оскарсон [770] приходит к выводу, что эти волокна образуют механизм обратной связи для интеграции кортикальных движений и их активность не достигает уровня сознания. Эксперименты Светта и Бурасса подкрепляют эту точку зрения, но нужно было бы исследовать еще одну возможность — что афферентная информация поступает прямо в корковую проекцию фузимоторных нейронов. Может быть, этот механизм призван обеспечить в коре надлежащий баланс альфа- и гамма-выходов как между собой, так и по отношению к антагонизму сгибателей и разгибателей при движениях? Удаление обширных участков коры у обезьян не приводит к существенному изменению чувствительности веретен [954].

Менее точные, но в перспективе более важные данные получены на обезьянах — животных с большей кортикализацией функции. Альб-Фессар и Либескинд [13] обнаружили тонические ответы отдельных клеток моторной зоны при пассивном растяжении мышц или надавливании на обнаженную мышцу, тогда как легкое тактильное раздражение, столь действенное в отношении других участков соматической коры, не давало никакого эффекта. Сочетание конвергенции со строгостью соматотопической локализации напоминало описанное выше для передних конечностей кошек, но у обезьяны оно не ограничивалось этими конечностями. В данном исследовании веретена и сухожильные органы не были дифференцированы. По мнению авторов, сигналы с обеих групп мышечных афферентов (I и II) достигают двигательной коры, но, видимо, не было предпринято никаких попыток подкрепить это утверждение данными специфических тестов.

В предшествующих главах мы не раз подчеркивали, что для изучения функции веретен необходимы исследования на мышцах, совершающих движения (или на подвижном животном). В связи с этим особенно интересно отметить, что Альб-Фессар и Либерсон находили в двигательной зоне коры нейроны, весьма активные даже во время пассивных движений. Их реакция могла быть возбудительной, и тормозной: авторы сообщают о возбуждении, которое сменялось торможением при движении конечности в обратную сторону, а также о том, что нейрон, активируемый определенным движением, мог испытывать торможение при таком же движении противоположной конечности. Гельхорн и Хайд [377] обнаружили, что при изменениях в положении конечностей изменяется карта корковых проекций. Из этих наблюдений видно, как мало мы еще понимаем работу такого по преимуществу интегративного центра, как двигательная кора, в которой сигналы от мышечных рецепторов, дополняемые информацией от чувствительных аппаратов множества других типов, принимают участие в формировании системы действий, обеспечивающих как поддержание позы, так и двигательные акты.

Стереотипные и специфические сигналы

Вернемся, наконец, к замечанию Денни-Брауна о том, что кора большого мозга может и не обладать собственными сложными механизмами, поскольку есть еще спинной мозг, решающий задачи управления с помощью необходимых сегментарных механизмов. Возможно, что в пользу этого говорит существование сложных реакций вставочных нейронов на супраспинальные раздражители при сравнении с рефлексами, которым посвящены обширные экспериментальные исследования Лундберга и его сотрудников (резюмированные Лундбергом [696—698]; см. также [700]). Вместе с тем в указанных работах описаны многочисленные примеры супраспинального контроля над мотонейронами, и притом у кошки — животного с относительно слабой кортикализацией; поэтому весьма вероятно, что даже у этого животного ведущая роль принадлежит пирамидному и экстрапирамидному управлению. Хотя соображения Денни-Брауна остаются в отношении многих гипотетическими, существуют экспериментальные данные в пользу того, что стереотипная реакция деполяризации может вызывать высокоспецифическую последовательность возбуждения и торможения, которая без этой реакции была бы подпороговой. В гл. VI было показано, что мотонейрон, деполяризованный пропускаемым током, способен отвечать как на тормозные, так и на возбуждающие сигналы, не оказывавшие на него никакого влияния, пока его мембранный потенциал был достаточно низким. Таким образом, неспецифическое воздействие

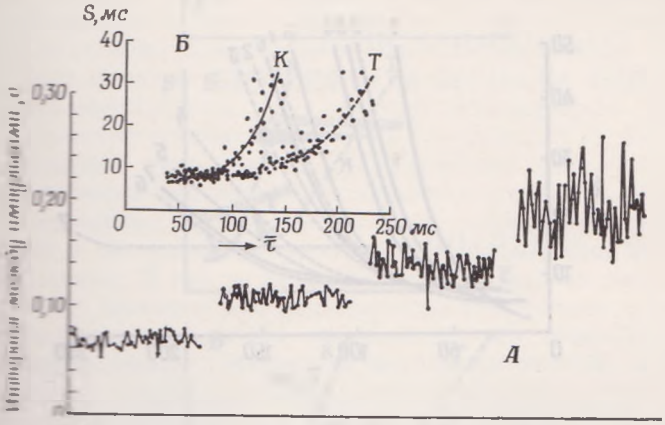
может оказаться вполне достаточным для того, чтобы проявился специфический эффект. Оно служит пусковым сигналом для посылки необходимых команд двигательным единицам. В этом отношении важную и очевидную роль может играть спонтанная активность. Как известно из работ Мэгуна и сотр. [750, 908], неспецифические импульсы из ствола мозга достигают коры (ср. также [711]). Из только что рассмотренного принципа следует, что эти импульсы, будучи неспецифическими по своей природе, могут, однако, служить для «проявления» тех эффектов специфических тормозных и возбуждающих сетей, которым без этих импульсов понадобилось бы гораздо больше энергии, чтобы достичь порогового уровня. По данным Начимьенто и сотр. [754] специфические импульсы в моторной коре вызывают постсинаптическое возбуждение, сменяющееся торможением, причем оба эффекта проявляют себя так, как если бы они возникали поблизости от тела нейрона, тогда как специфические ВПСП более длительны и ведут себя как процессы, протекающие в отдалении от тела (ср. также [601]).

Принцип, согласно которому диффузные проекции создают своего рода «фон» общей деполяризации, необходимый для считывания разнообразных сообщений, или команд, приложим также к некоторым проекциям афферентов Ia на мотонейроны, управляющие кистью руки у бабуина (фиг. 98). Считывание зависело бы здесь от колонии моносинаптических проекций. В связи с этим сомнительно, чтобы такого рода «диффузность» свидетельствовала против участия подобных проекций в обеспечении точности движений. Фактически они составляют существенную часть механизма, предназначенного именно для обеспечения точности.

Кортикоспинальная стабилизация частоты разряда

Токизане и его сотрудники разработали интересный метод, позволяющий оценивать с помощью электромиографии степень стабилизации разряда у мотонейронов человека и применимый также в экспериментах на животных (резюмировано Токизане и Симацу [941]). Принцип этого метода иллюстрируют графики на фиг. 101. На графике *A* представлены образцы разряда двигательной единицы, записанные во время постепенно ослабевающего произвольного сокращения (слева направо). По оси ординат отложены здесь интервалы между последовательными спайками, и можно видеть, что, по мере того как сила сокращения уменьшается, изменчивость их возрастает. Если отложить по оси абсцисс величину интервала, а по оси ординат — ее стандартное отклонение от среднего для различных мотонейронов, то полученные

расположатся вдоль двух кривых, как на фиг. 101, *Б*. Вертикальная прямая, проведенная из точки *К* вниз, пересечет кривую в участке, соответствующем частоте разряда 8 имп с. Эта величина находится в нижней области частот физиологической импульсации мотонейронов m. soleus, и очевидно,



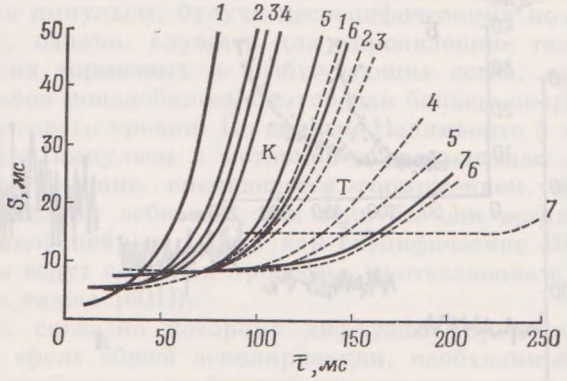
Оценка стабилизации разряда мотонейронов по методу Токизане [1961].

Изменение величины интервалов между импульсами при различной силе сокращения (*А* — изменение стандартного отклонения длины интервала (*S*-кривые) для двигательных единиц m. soleus. Объяснение см. в тексте.

двигательные единицы, принадлежащие кривой *Т*, хорошо стабилизированы при таких низких частотах, а единицы, принадлежащие кривой *К*, регулируются в этом диапазоне с меньшей точностью. Длина *Т*-плато у различных мышц составляет важную особенность таких графиков и заслуживает особого внимания. Буквы *К* и *Т* означают кинетические (фазические) и тонические двигательные единицы соответственно. Кривые могут занимать различное положение: при сопоставлении на одном графике *К*-кривые для быстрых мышц располагаются левее, а для медленных — правее (фиг. 102). Таким способом можно также сравнивать двигательные единицы в пределах группы мышц-синергистов. Так, оказывается, например, что легче найти *К*-единицы и *Т*-единицы в m. soleus, чем наоборот. Из сводного графика (фиг. 102) видно, что необычайную стабильность частоты всего лишь около 4 имп с обнаруживает m. sphincter ani. Другой крайний случай представляют глазные мышцы, которым свойственны очень высокие частоты импульсов

(гл. XI), но которые тем не менее обладают собственными *T*-единицами, значительно более «быстрыми», чем *K*-единицы некоторых других мышц.

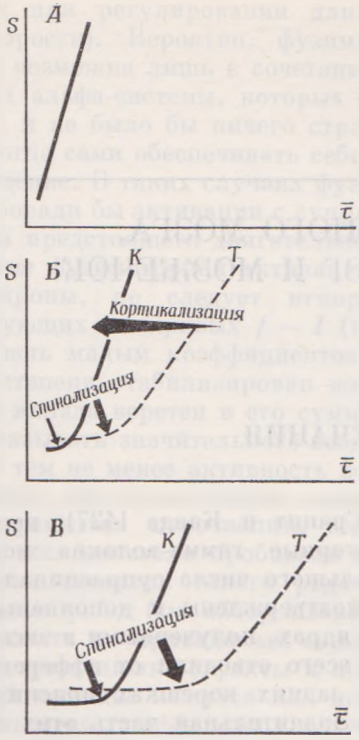
Токизане и Симацу различают спинальные и корковые регуляторы частоты. В отношении спинальных факторов стабилизации



Фиг. 102. *S*-кривые (как на фиг. 101, *Б*) для различных мышц человека [94].
1 — мышцы глаза; *2* — мускулатура языка; *3* — лицевая мускулатура; *4* — мышцы предплечья; *5* — мышцы плеча; *6* — мышцы голени и бедра; *7* — сфинктер ануса.

они ссылаются на факты, упомянутые в гл. VI, а именно на свойства тонических мотонейронов (*T*-единиц) и их возвратное торможение, а также на фузимоторный контроль, значение которого они продемонстрировали, обнаружив повышенную изменчивость частоты после кокаинизации гамма-волокон. Все ли *T*-единицы в исследуемых мышцах обладают всеми этими спинальными регуляторами, пока не известно. Вероятно, очень важную роль в стабилизации частоты разряда играет следовая гиперполяризация. Из того факта, что мышцы с быстрыми *K*-единицами (представленные на фиг. 102 слева) чаще всего имеют развитое представительство в коре, Токизане и Симацу заключают, что частота импульсации в таких единицах, вероятно, зависит от кортикальных регуляторов. Эта концепция схематически представлена на фиг. 1. Так как *T*-единицы тоже доступны для активации с коры, авторы полагают, что управление ими идет по экстрапирамидным путям.

После опубликования этой работы было показано (см. выше), что пирамидный тракт содержит медленные тонические и быстрые фазические единицы, и была развита концепция колоний, с которой мы уже познакомились. В связи с этим метод Токизане и



Влияние корковых и спинальных факторов на *S*-кривые [941].

А — влияние лишь корковых факторов; *Б* — вмешательство спинальных факторов; *В* — вмешательство спинальных факторов.

можно было бы с известной пользой испытать на животных с таким расчетом, чтобы не только проверить приложимость закона, но и пролить свет на общие вопросы стабилизации частоты разряда. Такого рода исследования, обычно отнимавшие много времени, можно сейчас облегчить с помощью вычислительных машин.

ГЛАВА X

СТВОЛ ГОЛОВНОГО МОЗГА, СПИННОЙ МОЗГ И МОЗЖЕЧОК

ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Как показали Гранит и Каада [427], первичные окончания веретен и фузимоторные гамма-волокна можно активировать или тормозить с большого числа супраспинальных пунктов. Эти наблюдения были подтверждены и дополнены данными о некоторых центральных ядрах, полученными в экспериментах, в которых реакцию чаще всего отводили от афферентов веретен, выделенных в длинных задних корешках поясничной и крестцовой областей у кошки. Значительная часть этих исследований была проведена на животных, подвергнутых наркозу, у которых можно сравнительно легко (путем ограничения силы тока) стимулировать только фузимоторные нейроны, оставляя альфа-мотонейроны невозбужденными. Полученные таким образом результаты часто позволяли лишь находить участки, управляющие веретенами, и не были достаточно детальными, чтобы помочь выяснению механизмов этого управления, по крайней мере при современном состоянии знаний; это должно быть очевидным из рассмотрения критериев, использованных в предыдущих главах.

Ранее было высказано следующее общее положение: если можно показать, что раздражение какого-либо центрального ядра вызывает или тормозит движение, то весьма вероятно, что это ядро может сходным образом воздействовать и на фузимоторные нейроны. Альфа-мотонейронам должны быть свойственны изменения возбудимости, независимые от гамма-системы, которые лишь в редких случаях поддаются контролю в таких экспериментах. Поэтому исключения из указанного правила не имеют большого веса, кроме тех случаев, когда можно определенно показать, что мы имеем дело с каким-то иным способом использования гамма-петли — не тем, который был рассмотрен выше и связан с аль-

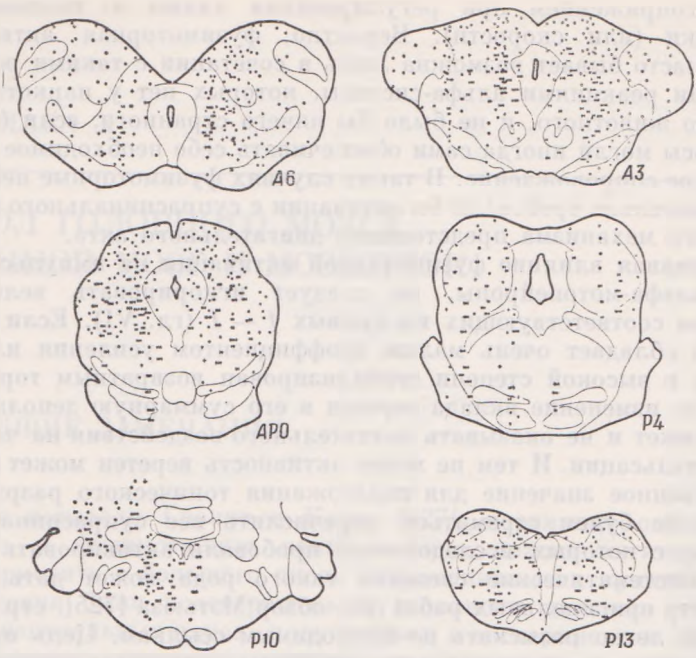
гамма-сопряжением при регулировании длины и компенсации нагрузки (или скорости). Вероятно, фузимоторная активация очень часто бывает возможна лишь в сочетании с такими рефлекторными реакциями альфа-системы, которых нет у наркотизированного животного, и не было бы ничего странного, если бы эти рефлексы могли иногда сами обеспечивать себе необходимое фузиторное сопровождение. В таких случаях фузимоторные нейроны не обязательно требовали бы активации с супраспинального конца центрального механизма предстоящего двигательного акта.

Оценивая влияние фузимоторной активации на импульсирующие альфа-мотонейроны, не следует игнорировать величины наклона соответствующих им кривых $f - I$ (гл. VI). Если мотонейрон обладает очень малым коэффициентом усиления или его разряд в высокой степени стабилизирован возвратным торможением, то изменение вклада веретен в его суммарную деполяризацию может и не оказывать значительного воздействия на частоту его импульсации. И тем не менее активность веретен может иметь существенное значение для поддержания тонического разряда.

Мы не будем стремиться перечислить все супраспинальные области, с которых исследователи пробовали активировать веретена. Систематические сведения такого рода может дать лишь просмотр оригинальных работ (см. обзор Мэтьюза [725], стр. 270), которые легко разыскать по приводимым ссылкам. Цель настоящей главы — рассмотреть лишь те факты и представления, которые по той или иной причине кажутся нам интересными в связи с вопросом о роли мышечных афферентов в регуляции движений.

ЭКСПЕРИМЕНТЫ С РАЗДРАЖЕНИЕМ СТВОЛА МОЗГА

Из многочисленных супраспинальных областей, влияние которых на мышечные веретена было исследовано методом электростимуляции, ствол мозга отличается, пожалуй, наименьшей чувствительностью к различиям в положении кончика микроэлектрода. Это хорошо иллюстрируют стереотаксические карты Элдредж, Фудзимори [318], одна из которых представлена на фиг. 104. Вся ретикулярная формация, от бульбарных уровней до среднего мозга, способна активировать веретена в m. gastrocnemius (у кошки). В отношении различных мышц задних конечностей отмечалось главным образом возбуждающее действие, обычно моносинаптическое, что соответствовало аналогичным данным для мотонейронов, полученным ранее Мэгуном и Райнсом ([837]; см. также [711]). В некоторых случаях эффект был тормозным. Цукада и Кавада [427] наблюдали подобный эффект при раздражении бульбарного тормозного участка, описанного Мэгуном



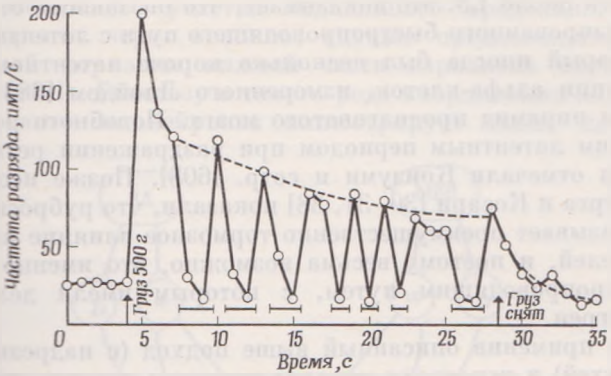
Фиг. 104. Участки в стволе мозга кошки, раздражение которых активирует фузимоторные гамма-волокна (эффекты определялись для ипсилатеральной стороны) [318].

Числом значков «+» указана степень наблюдаемого облегчения. Кружочки обозначают «немые» точки. Сечения ствола обозначены их координатами по Хорсли — Кларк

и Райнсом [712]. Пример такого действия представлен на фиг. 10[illegible]. Поскольку эти участки ствола мозга регулируют общее состояние настороженности или расслабления у животного, можно сказать, что и фузимоторные нейроны вносят свой вклад в подготовку альфа-мотонейронов к выполнению их роли в этих изменениях общего уровня активности организма. У насторожившегося животного мышцы и их измерительные устройства должны быть готовы к действию.

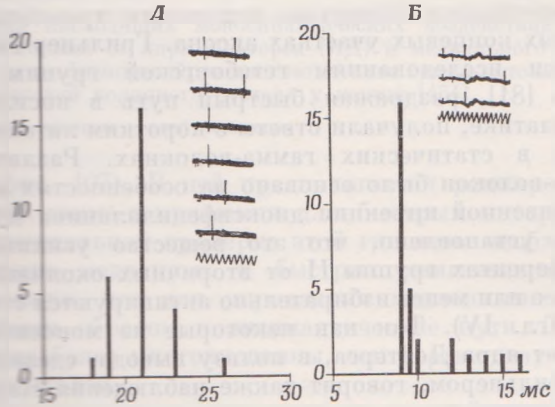
Раздражая различные участки ствола мозга у кошки, Гранит и Хольмгрен [421] нашли, что возбуждающее действие такой стимуляции на веретена мышц-разгибателей может принимать две характерные формы: можно было наблюдать либо 1) медленное повышение и снижение частоты импульсации веретена в ответ на ритмическое раздражение (эта реакция заканчивалась лишь через несколько десятых секунды после прекращения стимуляции), либо 2) возбуждение веретена в ритме раздражителя. В первом случае эффект не имел точно определимого латентного периода

...исчезал, когда в спинном мозгу делали перекрещивающиеся ...резы на различных уровнях; это указывало на то, что передачу



...Влияние ствола мозга на реакцию афферента от первичного оконча... ... m. gastrocnemius (у кошки) после внезапного растяжения ... грузом 500 г [427].

...раздражение бульбо-ретикулярной тормозной системы (показано горизон... ...ями под кривой) каждый раз сопровождалось быстрым падением частоты ... затем столь же быстро восстанавливалась. Пунктиром показана кривая ...ного веретена к растяжению.



...мышечного веретена и гамма-волокна на раздражение ...ами длительностью 4 мс (у кошки) и гистограммы их ... длине латентного периода [421].

...веретена: отметка времени под записями 100 Гц. Б. Реакции гам... ...корешке L7; отметка времени под записями 500 Гц.

...уществляла сложная сеть вставочных нейронов, ...бленная для общей «мобилизующей» функции ... На рис. 106 представлен разряд веретена (А) и фузи-

моторного гамма-волокна (*Б*), способный воспроизводить ритм раздражения при малых частотах. Его можно было устранить, сделав глубокий передне-боковой надрез на той же стороне спинного мозга около L3; это показывает, что он зависел от какого-то специализированного быстропроводящего пути с латентным периодом, который иногда был несколько короче латентного периода для реакции альфа-клеток, измеренного Ллойдом [683] при раздражении пирамид продолговатого мозга. Подобного рода ответы с коротким латентным периодом при раздражении ретикулярной формации отмечали Коизуми и сотр. [608]. Позже исследования Аппельберга и Косари [30, 31, 38] показали, что руброспинальный тракт оказывает преимущественно тормозное влияние на веретена разгибателей, и поэтому весьма возможно, что именно он и был тем быстропроводящим путем, с которым имели дело Гранит и Хольмгрен.

Вновь применив описанный выше подход (с надрезкой проводящих путей) и используя внутриклеточную регистрацию ответов фузимоторных гамма-нейронов (у кошки), Грильнер и сотр. [457, 458] описали быстрый моносинаптический путь к ряду гамма-нейронов пояснично-крестцовой области, постсинаптические потенциалы которых воспроизводили ритм раздражения при частотах до 400 имп/с. Этот путь был ипсилатеральным; несколько запаздывавший контралатеральный ответ мог быть дисинаптическим или же задерживался вследствие медленного проведения импульсов в длинных концевых участках аксона. Грильнер [454] недавно подвел итоги исследованиям гетеборгской группы. Бергман и Грильнер [81], раздражая быстрый путь в ипсилатеральном переднем канатике, получали ответы с коротким латентным периодом только в статических гамма-волокнах. Различение двух типов гамма-волокон было основано на особенностях их действия после внутривенной инъекции диоксифенилаланина [82, 83, 456]; ранее было установлено, что это вещество усиливает разряд покоя в афферентах группы II от вторичных окончаний веретен, которые более или менее избирательно активируются статическими волокнами (гл. IV). Так как некоторые из моносинаптических путей идут от ядра Дейтерса, в пользу вывода, сделанного Бергманом и Грильнером, говорят также наблюдения Карли и сотр. [173], показавших, что вторичные окончания веретен, требующие активации статическими гамма-волокнами, отвечают на раздражение этого ядра. Обзоры анатомической организации ядра Дейтерса и его спинномозговых путей можно найти в работах Помпейяно и его сотрудников [123, 805].

Гетеборгские исследователи заключили, что моносинаптические волокна к гамма-нейронам пояснично-крестцовой области идут в составе ретикулоспинального и вестибулоспинального трактов, где проходят такие же пути к альфа-мотонейронам.

Для разгибателей начальным пунктом моносинаптических путей к альфа-мотонейронам оказалось ядро Дейтерса [458, 695, 882], сгибатели же можно было аналогичным образом активировать с очень небольшого участка медиального продольного пучка той же стороны, через волокна, идущие предположительно от ретикулярной формации нижней части варолиева моста» [454] (см. также [460]). Гипотезу о такого рода координации активности альфа- и гамма-мотонейронов иллюстрирует схема из работы

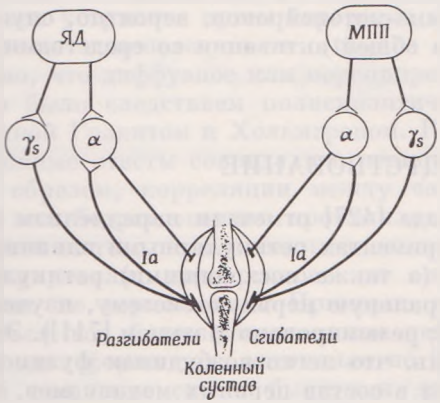


Схема нисходящих моносинаптических воздействий по быстропроводящим волокнам от ядра Дейтерса (ЯД) и медиального продольного пучка (МПП) на альфа-мотонейроны и статические гамма-мотонейроны сгибателей и разгибателей коленного сустава у кошки [454].

Все изображенные синапсы — возбуждающие.

(фиг. 107). В ней предполагается реципрокная организация альфа-гамма-сопряжения для быстрых моторных актов. Для экспериментальной проверки этой гипотезы необходимо произвести сравнение медленных и быстрых двигательных единиц. Было выяснено, что для управления медленными единицами служат главным образом полисинаптические пути. Такие пути в мозге более многочисленны, чем соответствующие моносинаптические связи.

О супраспинальных моносинаптических воздействиях на альфа-мотонейроны стало известно в результате работы Ллойда [683], назвавшего тому, что он называл «бульбоспинальной коррелирующей системой»; позже существование таких воздействий показали Айде и сотр. [311], Уиллис и сотр. [987] и Уилсон [1064]. Гернандт и Тулин [380] с помощью моносинаптических возбуждений установили, что вестибулярные воздействия передаются главным образом по ретикулоспинальным волокнам. Уилсон и Иосида находят, что моноси-

наптический эффект с ретикулоспинального тракта (на мотонейроны икроножной мышцы) выражен сильнее, чем с вестибулярного, и отсутствует в верхних сегментах спинного мозга. В общем, по мнению этих авторов, полисинаптические пути обладают относительно более мощным действием. Ниберг-Хансену [761] не удалось обнаружить моносинаптические связи с помощью гистологических методов, но он признает, что их легко не заметить, если они расположены на дендритах (ср. [460]).

Эта организация моно- и полисинаптических трактов, общая для альфа- и гамма-мотонейронов, вероятно, служит для объединения механизма общей активации со средствами избирательного управления.

СОН И БОДРСТВОВАНИЕ

Гранит и Каада [427] отмечали параллелизм между выявленными в их экспериментах ретикулярными влияниями на веретена и нисходящими (а также восходящими) ретикулярными воздействиями на центральную нервную систему, изученными Моруцци и Мэгуном ([750]; резюмировано Мэгуном [711]). Этот параллелизм наводил на мысль, что легко возбудимая фузимоторная система, возможно, входит в состав нервных механизмов, способствующих поддержанию состояний общей активации или понижению уровня активности нервного аппарата. За исследование этой проблемы впервые взялись Эйлер и Сёдерберг [339, 340], изучавшие электроэнцефалограмму (ЭЭГ) во время местного обогревания преи супраоптической области у наркотизированных кошек и кроликов, температуру тела которых поддерживали на слегка пониженном уровне. Согревание области мозга, чувствительной к температуре, или всего тела приводило к тому, что в ЭЭГ появлялись медленные волны, как при дремотном состоянии («сонные веретена»), и в то же время замедлялся разряд первичных окончаний мышечных веретен. Десинхронизации ЭЭГ, т. е. реакции пробуждения, сопутствовало учащение импульсов от мышечных веретен. Эйлер и Сёдерберг сочли возможным предположить, что эти параллельные события имеют общую причину, хотя их опыты показали, что указанная корреляция наблюдается лишь при определенных условиях. Бухвальд и Элдред [149] не обнаружили ожидаемого параллелизма при спонтанном появлении «веретен» в ЭЭГ.

Систематическое изучение этого вопроса было предпринято группой японских исследователей. Сначала они показали [8], что при электрическом раздражении таких различных областей, как хвостатое ядро, бледный шар и ретикулярная формация среднего и продолговатого мозга, возникают и реципрокно

реципрокные эффекты в разряде афферентов от веретен сгибателей и разгибателей голеностопного сустава. При легком наркозе независимо от силы раздражения преобладал реципрокный эффект. В более глубокой стадии наркоза отмечалось реципрокное усиление разряда веретен в сгибателях, а в разгибателях — его реципрокное торможение. Такие же результаты были получены и при раздражении бокового вентрального ядра таламуса [1008]. В связи с исследованиями, рассмотренными в предыдущем разделе, интересно отметить тот факт, что реципрокный эффект можно было избирательно устранить путем перерезки ипсилатерального ретикулоспинального тракта спинного мозга (tractus reticulospinalis?) Вполне возможно, что диффузное или нереципрокное воздействие на петлю-петлю было следствием полисинаптической массивной связи, описанной Гранитом и Хольмгреном. Как реципрокные, так и нереципрокные ответы совпадали с реакцией пробуждения в ЭЭГ. Таким образом, корреляции между частотами разряда веретен и сном или бодрствованием проявлялись или отсутствовали в зависимости от того, каким оказывалось веретено, реакцию которого регистрировали: подвергалось ли оно реципрокному возбуждению или же торможению. Примерно в тот же период начали появляться все более убедительные данные о том, что существует еще одна форма сна, отличимая по ЭЭГ [255, 570],— парадоксальный сон, или сон с быстрыми движениями глаз, для которого характерна десинхронизированная ЭЭГ с небольшими, но быстрыми изменениями потенциала, как при пробуждении. Поэтому выводы о реакциях альфа- и гамма-нейронов потребовали пересмотра.

Обратив внимание на длительных формах изменений в ЭЭГ и в разрядах веретен, Хонго и сотр. [526] многократно подтвердили общий вывод Эйлера и Сёдерберга. Они нашли, что при определенных частотах стимуляции появление «сонных веретен» в ЭЭГ действительно совпадает с уменьшением частоты импульсов в афферентах группы I от мышечных веретен, принадлежащих как сгибателям, так и разгибателям (фиг. 108). Хонго и его сотрудники применяли низкочастотные стимулы, область приложения которых ограничивалась участками таламуса и базальных ганглиев. Они присоединились к мнению Эйлера и Сёдерберга, что существует какой-то нервный процесс, вызывающий появление веретен в ЭЭГ и одновременно общее снижение частоты импульсов в афферентах от первичных окончаний веретен. Так как это афферентное воздействие, на которое веретена сгибателей и разгибателей реагируют одинаково, Хонго и сотрудники полагают, что речь идет о процессе, вызывающем общее ослабление мышечного тонуса, связанное с сонливостью.

В этом же журнале были затем изучены и реакции вторичных окончаний, что позволяет теперь (см. гл. IV) сделать некоторые

выводы относительно участия статических фузимоторных волокон в этих регуляторных механизмах. Хонго и Симацу [527] исследовали ответы первичных и вторичных окончаний одного и того же веретена в m. tenuissimus по методу Бессу и Лапорта (гл. IV). Оказалось, что при наличии некоторого напряжения мышцы разряд покоя в первичных и вторичных окончаниях изменяется параллельно. Такие же параллельные изменения частоты разряда в афферентах обоих типов от веретен отмечались как при диффузной реакции на раздражение ядер таламуса и базальных ганглиев



Фиг. 108. Нереципрокное понижение частоты разряда мышечных веретен, связанное со спонтанным изменением ЭЭГ, у кошки [526].

А. Электрокортикограмма, отведенная от левой передней сигмовидной извилины (с калибровкой чувствительности в мкВ). *Б*. Разряд одиночного афферентного волокна, активируемого мышечным веретеном из медиальной головки m. gastrocnemius левой конечности. *В*. Миографическая запись напряжения этой мышцы (с калибровкой чувствительности). *Г*. Разряд одиночного афферентного волокна, активируемого веретеном из m. extensor digitorum longus левой конечности. *Д*. Запись напряжения этой мышцы. Разряды одиночных волокон были преобразованы в электрические импульсы, достаточные для того, чтобы привести в действие чернильный самописец, который был использован для одновременного получения всех записей. Обратите внимание на довольно длительное понижение частоты разряда веретен, совпадающее во времени с рядом вспышек активности в коре мозга.

так и при реципрокных ответах, вызываемых с внутренней капсулы при более глубоком пентобарбиталовом наркозе. Примерно в половине опытов Хонго и Симацу наркоз более эффективно блокировал облегчение разряда первичных окончаний по сравнению со вторичными; это позволяло предполагать, что в основе описанных параллельных влияний на оба вида мышечных рецепторов лежат по крайней мере отчасти, различные регуляторные механизмы. Частоты разряда вторичных окончаний могли бы определяться воздействием статических фузимоторных волокон, которые должны были бы влиять и на первичные окончания. Возможно, что наблюдаемые эффекты на первичные окончания были обусловлены действием динамических волокон, возбуждаемых с тех же участков. Однако в то время еще не испытывали действия центральных стимулов на динамическую фазу реакции при растяжении, как это делают сейчас. Янсен и Мэтьюз [558, 559] показали,

ированного животного при изменении общего уровня ой активности статические ответы первичных и вто- окончаний изменяются параллельно. И вместе с тем эти установили независимость управления статическими и дина- фузимоторными волокнами (см. ниже).

Раздраженные воздействия с различных супраспинальных уча- моторные нейроны сгибателей и разгибателей в общем с представлением о сопряженной активации альфа- мотонейронов как об одном из фундаментальных принци- движений; при этом вполне возможно, что общая активация веретен в парах мышц-антагонистов состав- проявлений мобилизации организма для предстоящего их общая дезактивация связана со снижением возбу- подготовке к отдыху. Видимая связь этих изменений ствующими изменениями в ЭЭГ и с определенными участ- мозга, раздражение которых может вызывать все одновременно, указывает на то, что цель такой организации состоит фактически в приспособлении мышеч- к текущему уровню активности мозга. Никаких каким образом все эти эффекты распределяются ими и фазическими мотонейронами и между мед- быстрыми мышечными волокнами, пока еще нет.

арадоксального сна с десинхронизированной ЭЭГ быстрых движений глаз наблюдается торможение и гамма-мотонейронов. Итоги работ, посвященных мотонейронов во время десинхронизированного сна, в двух статьях Помпейяно [802, 803], которому значительная часть исследований в этой области. тоническое угнетение мотонейронов в парадоксаль- обусловлено постсинаптическим воздействием. экспериментов с использованием метода Пайяра сухожильных» рефлексов с моносинаптическими участия веретен) Помпейяно заключает, что гамма- торможены в большей степени, чем альфа-нейроны. сокращения мышц в период быстрых движений через это тоническое торможение и сами совпа- пресинаптическим торможением. После повреж- вестибулярных ядер оба явления исчезают. Эти исследо- проведены на ненаркотизированных кошках.

Танака [620] проводили исследования на кошках, после пентобарбиталового наркоза, у которых признаки парадоксального сна. Частота разрядов, обычно варьировавшая в пределах от 0 в период сна с медленными волнами падала в боль- до нуля, а импульсация 23 волокон, исследован- периодов парадоксального сна, была, как правило,

заторможена. В некоторых волокнах наблюдались вспышки импульсов, большей частью совпадавшие с быстрыми движениями глаз. В сходных экспериментальных условиях была также изучена активность мышечных веретен [621]. Во время обычного сна с медленными волнами их разряд был более регулярным и относительно более медленным, чем у бодрствующей кошки. У 12 из 14 веретен, исследованных в фазе парадоксального сна, частота разряда оказалась пониженной и нерегулярной; изредка возникали короткие вспышки импульсов, иногда сопровождавшиеся мышечными подергиваниями. В этой фазе часто отмечались периоды резкого снижения импульсации без сокращения мышц.

Все эти данные указывают на то, что активность альфа- и гамма-мотонейронов, видимо, подвержена очень сходным изменениям, связанным со сном и бодрствованием.

СРАВНЕНИЕ ДЕЦЕРЕБРИРОВАННЫХ И СПИНАЛЬНЫХ ЖИВОТНЫХ

Состояние децеребрации было рассмотрено в гл. VII, но в связи с исследованием супраспинальных влияний полезно будет еще раз подчеркнуть, что после удачной интеркольликулярной перерезки происходит растормаживание как статических, так и динамических фузимоторных гамма-волокон, идущих к разгибателям, причем относительная активность волокон этих двух типов зависит от вида животного и от раздражителей, изменяющих состояние децеребрации [558, 559, 564]. Янсен и Рудьорд [564] провели дополнительные эксперименты с антагонистом-сгибателем m. tibialis anterior; спонтанная активность его веретен оказалась настолько незначительной (на это указывало почти полное отсутствие эффекта от перерезки передних корешков), что авторы высказали предположение об активном угнетении веретен сгибателей у децеребрированного животного (ср. также [776, 958]). Эти данные помогают объснить отсутствие рефлексов на растяжение сгибателей при децеребрации. В разгибателях у децеребрированной кошки должна быть сильно выражена статическая компонента фузимоторного управления, судя по общей активности веретен при снятии растягивающей нагрузки (см., например, фиг. 21) и по разрядам вторичных окончаний.

У спинальной кошки не наблюдается никаких признаков такой активности статических фузимоторных гамма-нейронов. Альтер и сотр. [17] исследовали значительное число первичных и вторичных окончаний в сгибателях и разгибателях. 60% их практически вообще не реагировали на перерезку передних корешков: видимо, эти веретена находились по существу в пассивном состоянии. Остальные окончания были «настроены» динамическими гамма-

мышцами, так как они давали четкий разряд во время динамической фазы растяжения и умеренно или слабо реагировали на статическую фазу. Частота разряда вторичных окончаний, не иннервируемых динамическими фузимоторными волокнами, также понижалась при динамическом растяжении. Это согласуется с отсутствием тонических рефлексов на растяжение у спинального препарата. Грильнер с соавторами [82, 83, 459] показали, что введение диоксифенилаланина вызывает у спинального животного инверсию баланса между динамическими и статическими рефлексами: появляется отсутствовавший ранее статический эффект, а динамический отступает на второй план. Вместе с появлением фоновой активности в статических гамма-мотонейронах восстанавливался и тонический рефлекс на растяжение m. soleus [455].

Эти и исследования не только подтверждают представление о необходимости растормаживания гамма-мотонейронов для тонического рефлекса у децеребрированного животного, в особенности подчеркивают роль статического фузимоторного компонента; они подтверждают также упомянутые выше наблюдения [558, 559], говорящие о значительной независимости регуляции статических и динамических фузимоторных волокон. Об этом факте не следует забывать, читая более ранние работы о рефлекторной активации гамма-систем — исследования, начало которым положил Хант [537]. Изучая, например, какой-нибудь рефлекс с кожи, можно не заметить большой роли динамических фузимоторных (альфа- или гамма-) волокон в этом рефлексе, если не проверить, как он протекает в сочетании с растяжением мышцы. Еще один пример — сообщение Ханта и Пэйнтала [543] и Эллауэя и Паскоу ([323], опыты воспроизвели) о том, что некоторым фузимоторным гамма-волокнам спинального животного не свойственна фоновая активность, первоначально описанная Хантом [537]. Неактивными волокнами, которые были статические волокна, разряд которых у спинальных препаратов подавлен. Как уже говорилось, Альнаэс и сотр. [10] показали, что волокна со спонтанной активностью принадлежат динамическому типу (как в сгибателях, так и в разгибателях).

Возникает также мысль о том, что «рефлекс»— понятие слишком широкое для исследований в области регуляции движений. Иногда здесь требуется лучше представлять себе назначение того или иного рефлекторного акта, знать, какие в нем используются двигательные единицы (тонические или фазические), каков механизм его регуляции (рекрутирование или изменение частоты разряда), не является ли данный рефлекс просто следствием общего «процесса пробуждения» или же он служит для создания специфических форм координации силы и скорости движений. Можно полагать, что многие сильные рефлексы с кожи на фузиморные волокна [537, 543] составляют часть общего механизма

пробуждения. Соотношения между возбудимостью сгибателей, разгибателей и более сложных двусуставных мышц бывают весьма различными в зависимости от типа препарата. Что касается состояния после спинализации, то многие особенности «настройки» нервно-мышечной системы известны из классической рефлексологии (Гольц, Шеррингтон). Более поздние данные читатель найдет в работах Джоба [567], Лундберга [696] и Грильнера [454]; в последней рассмотрены также параллельные изменения в отсроченных альфа- и фузиморных гамма-рефлексах после введения диоксифенилаланина, изученные группой Лундберга в Гетеборге.

Очень сильные кожные рефлексы на конечности можно получить с ушной раковины [889], и фузиморная компонента в них тоже сильно выражена и предшествует активации альфа-нейронов [426]. Вызываемый эффект удобно регистрировать в афферентах веретен, идущих к крестцово-поясничному отделу, и он может облегчать идентификацию веретен при расщеплении задних корешков. Следует заметить, что ни один из разнообразных рефлексов с ушной раковины, описанных Шеррингтоном, не обнаруживает явной количественной корреляции с активностью, регистрируемой в корешках крестцово-поясничных нервов [872]. Были отмечены смешанные возбудительно-тормозные эффекты с ушной раковины на веретена мышц-разгибателей [426], причем для четкого проявления тормозного действия и в этом случае требовалась некоторая наркотизация [871]. Возбудительная компонента, вероятно, составляет часть общей реакции пробуждения, а не какого-либо специфического моторного акта. Роль тормозной компоненты остается неясной.

Красное ядро

У приматов значение руброспинальной системы, возможно, не так велико, но у кошки в последние 10 лет ее интенсивно изучали как с анатомической [763, 806], так и с физиологической стороны, и некоторые из полученных результатов представляют общий интерес в связи с проблемами управления.

Известно, что красное ядро находится под контролем мозжечка (см., например, [556, 708]) и само контролирует альфа- и гамма-мотонейроны по полисинаптическим цепям. По-видимому, наиболее прямые пути к альфа-мотонейронам — дисинаптические [524, 884]. Вставочные нейроны, передающие воздействия от красного ядра, находятся в V—VII пластинах по Рекседу [835], синапсы на них расположены как на телах, так и на дендритах [763]. Проведенные недавно физиологические исследования [947] подтвердили, что, помимо мозжечка, для красного ядра большое значение имеют еще два источника управляющих сигналов, в обоих случаях ипсилатеральных — вентролатеральное ядро таламуса и сенсо-

кора. Полный обзор литературы по красному ядру найдет у Масьона [717].

В случае преобладания полисинаптических цепей работа сетей вставочных нейронов, по-видимому, всегда координируется с рефлекторными входами. Лундберг ([697], итоговая статья) и его сотрудники Хонго и Янковская в течение ряда лет изучали эти проблемы с помощью внутриклеточных электродов. Чтобы дать представление об общем подходе этих исследователей и о характере сведений, которые он может дать, мы рассмотрим здесь некоторые результаты, полученные ими при раздражении красного ядра.

В 1957 году было установлено [800] и впоследствии неоднократно подтверждено [861, 938], что руброспинальный тракт обеспечивает активацию мотонейронов сгибателей и тормозит мотонейроны разгибателей. Хотя чаще всего дело, видимо, обстоит именно так, при внутриклеточном отведении от поясничных мотонейронов [524] были выявлены смешанные возбуждающие и тормозные постсинаптические потенциалы, а в случае некоторых разгибателей (например, разгибателя большого пальца ноги) — преобладание возбуждения. Во время торможения m. soleus быстрая мышца m. gastrocnemius обнаруживала тенденцию к возбуждению (по данным внеклеточного отведения, подтвержденным одновременной внутриклеточной регистрацией). Такого рода противоположные рефлекторные реакции этих двух мышц известны и из классической рефлексологии ([236], стр. 74).

От этих наблюдений Хонго и соавторы [525] перешли к изучению передачи сигналов вставочными нейронами в сочетании с раздражением периферических нервов и обратили особое внимание на кожные афференты. По-видимому, наиболее важные из полученных ими результатов касаются руброспинальной регуляции афферентов от сухожильных органов Гольджи. Преобладающее тормозное воздействие сгибателей на разгибатели (гл. V, стр. 134) «значительно облегчалось под влиянием красного ядра» ([525], стр. 271). Как мы уже знаем из гл. V, тормозные эффекты сухожильных органов факультативны — по существу это естественное следствие их в основном трисинаптической организации. Итак, теперь мы описали цепь, способную активно мобилизовать мышечную силу, что могут появиться также тормозные эффекты руброспинальной системы на сгибатели, которые вряд ли можно обнаружить в опытных условиях (гл. V). Как известно, тормозные воздействия сухожильных органов могут охватывать целые группы мышц (см., например, [289, 649]), и столь же широко может распространяться облегчающее влияние руброспинальных импульсов на эти тормозные эффекты. По мнению авторов, это указывает на то, что руброспинальный тракт, возможно, играет важную роль в мобилизации сухожильных органов для регулирования сложных

движений, выполняемых «по указанию» высших центров (см. гл. XI).

Описанные выше результаты можно рассматривать как пример того, что может быть достигнуто в таких исследованиях при использовании искусственной стимуляции на всех уровнях; они дают представление как о точности метода внутриклеточных отведений, так и о пределах возможной функциональной интерпретации получаемых данных.

Аналогичное исследование эффектов возбуждения афферентов Ia от первичных окончаний веретен с их характерной реципрокностью синаптического действия на мотонейроны, принадлежащие мышцам-антагонистам, показало, что реципрокное торможение находится под руброспинальным контролем, осуществляемым через вставочные нейроны. Таким образом, если руброспинальный тракт, подобно другим центробежным путям, вызывает сопряженное альфа-гамма-действие, то этот результат указывает на возможность сопряженных тормозных эффектов [525].

Первые данные Аппельберга [30] о влиянии раздражения красного ядра на импульсацию первичных окончаний веретен в контралатеральных m. gastrocnemius и m. semitendinosus привели к общему выводу, что красное ядро тормозит гамма-двигательную систему. Позже [31, 38] этот вывод пришлось несколько уточнить, так как в красном ядре были обнаружены чисто тормозная и чисто возбуждающая зоны; последняя расположена вентрально по отношению к первой, и действие ее ограничивается облегчением веретен в сгибателях. В разгибателях веретена, как правило, подвергались торможению. В результате дальнейших исследований в организации управления веретенами со стороны красного ядра были обнаружены неожиданные сложности. Как показали Аппельберг и сотр. [32, 35, 39], каудальный полюс этого ядра и непосредственно окружающие его структуры избирательно повышают динамическую чувствительность веретен в мышцах ноги, включая стопу. Очень сходный эффект был получен с ядром оливы, которое тоже отвечало на электрическое раздражение каудальной области красного ядра [32]; на этом основании можно было предположить, что «динамическое» действие частично осуществлялось через оливу и, следовательно, могло передаваться к червю мозжечка. Оливу рассматривали не просто как реле, а как орган, регулирующий это действие. Сигналы динамического воздействия удалось также зарегистрировать на их пути в спинном мозгу [37]. Участие фузимоторных альфа-волокон (динамических по своему эффекту) не было исключено. Тормозные воздействия с красного ядра были направлены на статические волокна. Несколько неожиданно то, что они, видимо, не затрагивали вторичных окончаний [31].

Хотя все эти наблюдения еще раз демонстрируют раздельность механизмов статического и динамического действия, ясного синтетического представления о роли фузимоторной регуляции, противопоставляемой красным ядром, у нас до сих пор нет

МОЗЖЕЧОК

Замечания

В опубликованных за последние годы крупных монографиях [205, 206, 556, 717] можно найти так много сведений по анатомии и физиологии мозжечка, что на нескольких отведенных ему здесь страницах имеет смысл подытожить все эти сведения лишь в самых общих чертах. Хороший обзор по проблеме взаимоотношений альфа- и гамма-системами можно найти в монографии Доу и Бортина [273]; ниже он будет дополнен новейшими данными. В работе Эклса и сотр. [295] содержатся основные сведения о корковых цепях мозжечка (многое здесь было выяснено самими авторами), но в ней не рассматривается управление веретенами. Бишоп и сотр. [78] в своей статье о явлениях высвобождения при повреждениях мозжечка дают обзор старой литературы до работы Бремера [116] включительно.

Несмотря на все новейшие исследования, все еще существуют различные представления о роли мозжечка в управлении движением, однако значение этого органа для процессов регуляции никем не вызывает сомнения. Достаточно вспомнить о боковом вестибулярном ядре Дейтерса (которое с большинства точек зрения можно рассматривать как смещенное мозжечковое ядро) и о многочисленных нервных связях, регулирующих постуральные рефлексы, чтобы понять, что это по меньшей мере одна из главных сторон физиологии мозжечка.

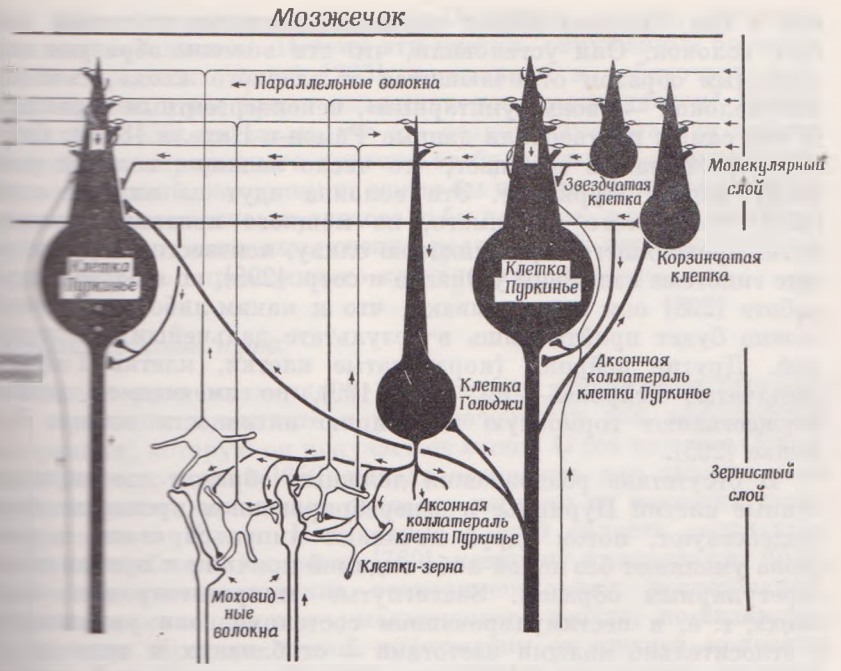
Здесь нет возможности рассмотреть обширную литературу о ядре Дейтерса, его спинальных связях и вестибулярных органах — для этого понадобилось бы по меньшей мере две лишние главы. Андерсон и Гернандт [27] регистрировали сопряженные альфа-гамма-ответы в нервах мышц голени при раздражении вестибулярного органа. Импульсы, приходящие по слуховому нерву, активируют альфа- и гамма-волокна, начинающиеся в поясничном отделе спинного мозга, и этот эффект можно в ослабленной препарации воспроизвести путем раздражения медиального и — с меньшим успехом — латерального вестибулярных ядер [267]. Возбуждение веретен при раздражении слухового нерва было интенсивным и наступало при меньших частотах раздражения, чем сокращение экстрафузальной мускулатуры, которое, конечно, несомненно, способствует. Раздражение ядра Дейтерса вызывало двухфазную реакцию первичных и вторичных окончаний веретен [267], сопряженную с экстрафузальным сокращением, и длительный разряд [173], которого не было при барбитуратовом наркозе. Сокращение было «гораздо более слабым», если на нерв предварительно местно воздействовали кокаином с целью выключить гамма-систему (гл. XI и [378]).

Уже много лет автор этой книги придерживается мнения, что мозжечок скорее всего служит главным центральным «компенсатором» отклонений возбудимости активных мотонейронов от желательного среднего уровня, что он действует наподобие «маховика», автоматически регулирующего работу двигательного аппарата. Именно для этой цели он получает информацию — первичную или «отредактированную»— от органов чувств и от центральной нервной системы. Если вспомнить о роли мозжечка в регуляции позы, может показаться странным, что ответы его коры на раздражение кожных нервов конечностей выражены значительно сильнее, чем при стимуляции мышечных афферентов, но это можно было бы частично объяснить тем, что в первом случае раздражение носит менее избирательный характер. Как показал Хагбарт [469], возбуждающие и тормозные участки кожи над мышцами позволяют разграничить области реципрокного действия, и это говорит о том, что информация с кожи, покрывающей мышцу, могла бы иметь первостепенное значение для определения локализации активных участков.

Здесь уместно будет еще раз напомнить о том, как важно при рассмотрении проблем регуляции движений сознавать, что конечным критерием для интерпретации «входных» процессов служит моторный акт — движение или сопротивление движению. Даже самые детальные знания об обработке входной информации будут с точки зрения нашей проблемы оставаться знаниями весьма предварительного характера, пока их не удастся истолковать в связи с самим движением. Это относится, конечно, и к знаниям о системе функциональных связей как таковой, что признает также Экклс [283]; он говорит: «В основе того, что мы могли бы назвать «действиями в реальной жизни», в условиях напряженной мышечной активности должна лежать невообразимо сложная и изменчивая картина возбудительных и тормозных взаимодействий — всего лишь за одну секунду может смениться множество совершенно различных процессов» (стр. 85).

Внутримозжечковые нейронные цепи

Эфферентный путь от коры мозжечка представлен исключительно аксонами клеток Пуркинье; эти многочисленные клетки участвуют в регуляции любого, даже самого малого, моторного эффекта. Например, Гранит и Филлипс [439], используя пороговую импульсную стимуляцию поверхностным анодом, показали, что известный феномен подавления децеребрационной ригидности при раздражении червя [116] связан с активацией не менее 20 000 клеток Пуркинье. Так как главный афферентный канал мозжечка представлен моховидными волокнами, передающими возбуждение через клетки-зерна (фиг. 109), интересен тот факт, что



иллюстрирующая основные особенности предполагаемых мозжечка (у кошки) [297].

звездчатые и корзинчатые клетки (показаны черным) оказывают тор- Схема дана для продольного сечения лепестка, так что корзинчатые расположены главным образом перпендикулярно плоскости схемы, как показано, в зоне с несколькими клетками Пуркинье вдоль указывают направление распространения импульсов.

нье примерно в 2300 раз меньше числа клеток-зерен образом, функция мозжечка носит в высшей степени характер — этот орган передает с помощью боль- клеток Пуркинье результаты оценки обширнейшей Его моторные эффекты, по-видимому, не обладают той необычайной избирательности, которая свой- контролю. Вполне возможно, что они важны общей возбудимости мотонейронов, управляющих -синергистов.

волокна (фиг. 109), как известно, проецируются Пуркинье моносинаптически [821]. Было показано — возбудительные, и иногда их действие настолько мощным, что приводило к инактивации наблюдаемый «инактивационный ответ», который Гра- приписали воздействию корзинчатых клеток). и сотр. [296, 297] не осталось никаких сомне-

ний в том, что этот эффект обусловлен прямым действием лазящих волокон. Они установили, что эти волокна образуют вход коренным образом отличающийся от главного входа — моховидных волокон — своим «унитарным», неконвергентным характером (и тем самым подтвердили данные Рамон-и-Кахала [821]). Сентаготаи [924] также сообщает, что число лазящих волокон равно числу клеток Пуркинье. Эти волокна идут из нижней оливы [925]. Роль этого непрямого, но мощного контралатерального пути, проходящего через нижнюю оливу, неизвестна. Существующие гипотезы изложены у Экклса и сотр. [295], но в более поздней работе [298] они подчеркивают, что к каким-либо заключениям можно будет прийти лишь в результате дальнейших исследований. Другие нейроны (корзинчатые клетки, клетки Гольджи, звездчатые нейроны — см. фиг. 109), по имеющимся данным, осуществляют тормозную модуляцию активности клеток Пуркинье [295].

В отсутствие раздражения должным образом идентифицированные клетки Пуркинье в децеребрированном препарате «часто» бездействуют, потом вдруг начинают импульсировать, а затем снова умолкают без какой-либо видимой причины и притом весьма нерегулярным образом. Застигнутые микроэлектродом «врасплох», т. е. в нестимулированном состоянии, они разряжаются с относительно малыми частотами — от близких к нулю до ... реже 50... 60 имп/с» ([438], стр. 528). Повышение этой фоновой активности дает эффект торможения во внутримозжечковых ядрах и в ядре Дейтерса ([548, 549]; гл. XIII в [295]). Поскольку хорошо известно, что действие мозжечка на мотонейроны может быть и тормозным, и возбудительным, однотипный тормозный эффект клеток Пуркинье должен подвергаться трансформации на уровне их синапсов или ниже, частично — в ядрах мозжечка, но главным образом, вероятно, в вестибулярных ядрах ствола головного мозга и спинномозговых ядрах (см. Экклс и сотр. [295] и ряд статей, содержащих наблюдения над мотонейронами, например [168, 679, 804, 864, 883, 933]). Обычно считают, и это подчеркивают также Экклс и сотр. [295], что организация мозжечка во всех его участках одинакова [821], но из этого, безусловно, неправомерно было бы заключать, что сложные нейронные цепи, изученные упомянутыми авторами, неспособны к высокодифференцированной модуляции выходного сигнала клеток Пуркинье. Соматотопическая организация афферентных путей, представленных моховидными и лазящими волокнами [556, 769], наводит на мысль о возможных эффектах взаимодействия смежных проекций.

Тот факт, что клетки Пуркинье, стимулируемые лазящими волокнами, так легко дают взрыв возбуждения, приводящий к полной инактивации, должен быть учтен в любых упорядоченных представлениях о роли этих волокон. То, что для мононейронов

бы катастрофой, для клеток Пуркинье служит, очевидно, механизмом. Почему эти клетки, окруженные большим тормозных цепей [295], нуждаются в добавочном про-на некоторое время полностью их парализующем? Гранит Фаддис [438] полагали, что эта реакция инактивации служит от непрерывного притока возбудительных деполяризую-воздействий, которому не могло бы противостоять гиперполя-торможение; но следовало бы подумать и о том, не играет быстрое и полное выключение разряда той или иной клетки роль определенного сигнала или команды.

жечковые пути

роль мозжечка в управлении движениями находит отражение в полноте и упорядоченности той афферентной информации, которую он получает от мышц. С тех пор как Оскар-и его сотрудники [650] начали применять для анализа этой метод одиночных волокон, центром ее изучения стала лаборатория в Лунде. Полученные в этой области результаты в обзоре Оскарсона [769], которому принадлежит боль-систематических экспериментальных исследований. дорсального спино-мозжечкового тракта, по-видимому, для передачи точной информации от нижней половины обстоятельство представляет не только частный, общий интерес. Большинство волокон являются раздельными сигналов либо от сухожильных органов, либо веретен, обычно принадлежащих одной мышце, кото-соматотопическую проекцию в мозжечке; эти сигналы вверх свободны от супраспинального контроля. конвергенцию путей от первичных и вторичных веретен, ведущую роль, по-видимому, часто играют какого-либо одного типа, причем чаще доминируют окончания [565]. Для передних конечностей аналогич-служит кунеоцеребеллярный тракт. Вентральный тракт передает информацию от сухожильных исключительно путем моносинаптического возбуж-проводит также сигналы об активности афферентов рефлексов полисинаптически. К этим сенсорным относятся кожные афференты, мышечные афференты II и III и суставные высокопороговые афференты [303, входящие в этот тракт, сильно подвержены супра-воздействиям. Соответствующим путем для перед-конечностей служит ростральный спино-мозжечковый тракт. тракта, по-видимому, изучены наиболее полно.

Интересно отметить, что сигналы вторичных нейронов дорсаль-мозжечкового тракта отражают длину, скорость изме-

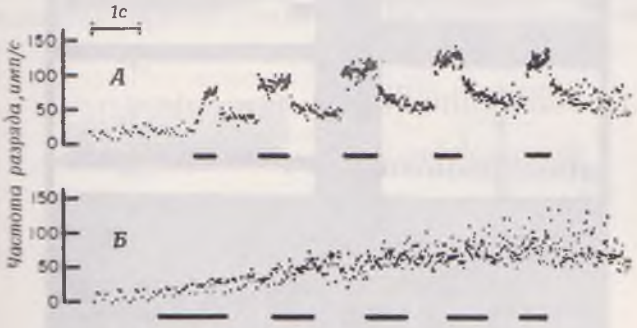
нения длины и напряжение мышц, не искажая сообщений, переданных первичными афферентными волокнами [560—562, 565]. Клетки заднего спино-мозжечкового тракта могут получать наряду с возбуждающими сигналами от «своей» мышцы также и тормозные сигналы от рецепторов растяжения, находящихся в других мышцах; однако ввиду алгебраической суммации возбуждения и торможения они, вероятно, передают исходную информацию от «собственной» мышцы лишь в качестве слагаемого общей суммы противоположных сигналов. В этом отношении передача информации мозжечку организована иначе, нежели, скажем, передача ее по зрительным путям, где сообщение подвергается последовательной дифференцировке на каждом этапе.

Роль альфа-гамма-сопряжения в мозжечковой регуляции

Основные факты были изложены в гл. VII и в другой книге автора [408]. Они были установлены в опытах с раздражением коры мозжечка [427], с ее охлаждением и с удалением мозжечка [422]. Дальнейшая работа была связана с раздражением мозжечковых ядер и прилегающих к ним участков [8, 485, 486, 715]. Методика регистрации, применявшаяся портландской группой исследователей, основывалась на предположении, что тонкие филаменты передних корешков, проводящие альфа- и гамма-импульсы, содержат альфа- и гамма-волокна, предназначенные для одних и тех же двигательных единиц; однако это отнюдь не достоверно, так как Маффеи и Помпейяно [708] описали многообразные эффекты на уровне мотонейронов при раздражении ядер мозжечка. Предположим, например, что в филаменте, избранном для исследования, были представлены отмеченные этими авторами реципрокные эффекты; тогда в альфа- и гамма-волокнах вполне могли бы наблюдаться противоположные эффекты вместо сопряженных. Тем не менее вероятно, что преобладание фузимоторного возбуждения, наблюдавшееся в экспериментах Маффеи и Помпейяно наряду с типичными сопряженными альфа-гамма-реакциями, указывает на весьма генерализованный характер мобилизации веретен (ср. выше) под влиянием мозжечка.

В настоящее время наши знания о роли мозжечка в управлении веретенами во многих отношениях недостаточны, так как в этом плане не было проведено ни систематического исследования статических и динамических волокон, ни сравнения реакций первичных и вторичных окончаний в работающих мышцах. Однако одновременная активация веретен при мышечных сокращениях, вызванных с мозжечка, показывает, что этот орган воздействует на сенсорные окончания веретен через статические фузимоторные волокна. Это статическое влияние мозжечка на первичные окончания проявляется главным образом ипсилатерально-

хотя описано и перекрестное облегчение, затрагивающее сравнительно небольшую часть окончаний [384]. Как видно из фиг. 110 [558], здесь полезно было бы применять «естественные» стимулы. Приведенные записи относятся к первичному окончанию в m. soleus децеребрированной кошки с интактными передними корешками. Резко выраженный динамический ответ на ряд



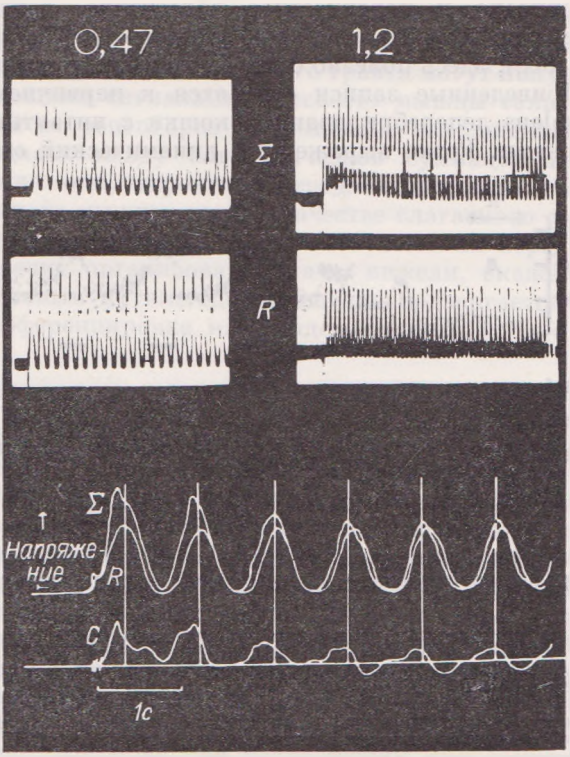
Фиг. 110. Изменение динамической чувствительности одного первичного окончания, продемонстрированное путем прямой записи частоты его разряда

Динамическая реакция на медленное растяжение (со скоростью 3,0 мм/с), производимое в экспериментах; динамические фазы растяжения отмечены горизонтальными отрезками. Опыт вверху записан во время «спонтанной» фузиморной активности (*А*) и во время раздражения передней доли мозжечка (*Б*) прямоугольными импульсами тока длительностью 0,1 мс с частотой 200 имп/с при напряжении около 6 В. Начальные длины мышцы в обоих опытах слегка различались, конечные были одинаковы. Скорость проведения импульсов по афферентным волокнам 92 м/с.

последовательных растяжений (*А*) при стимуляции коры мозжечка уменьшается и сменяется совершенно иной реакцией статического типа (*Б*).

Если предположить, что мозжечок действует на основе информации от мышечных веретен, которая, как мы видели, доходит до него без существенных искажений, то ему нужна была бы свойственная первичным окончаниям реакция на скорость, которая предшествует заметному изменению длины мышцы и носит, таким образом, прогностический характер. Поэтому следовало бы ожидать, что мозжечок также контролирует динамические фузимоторные волокна. Хиггинс и его сотрудники [499, 500] в Йельской лаборатории показали, что так оно и есть в действительности; краткий обзор этих исследований сделан в статье Глазера и Хиггинса [385].

На фиг. 111 представлены типичные реакции разгибателей голеностопного сустава на синусоидальное растяжение (с частотой 0,67 и 1,2 цикла в 1 с) у децеребрированной кошки с интактным мозжечком (Σ) и после его удаления (*R*).



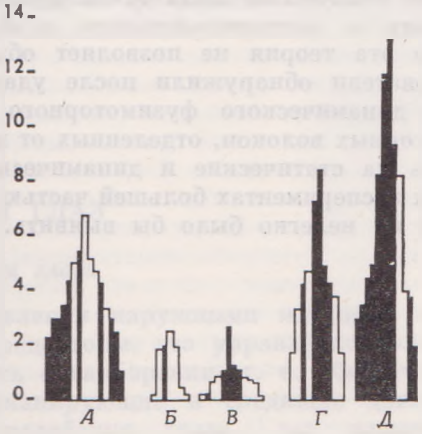
Фиг. 111. Реакции мышц на синусоидальное растяжение с частотой 0,47 и 1,2 цикла в 1 с (28 и 72 цикла в 1 мин) у децеребрированной кошки до (Σ) и после (*R*) полного удаления мозжечка в остром опыте [393].

Внизу показаны детали фазовых соотношений тех же реакций при растянутой шкале времени. Вертикальные линии совпадают с максимумами циклов растяжения. После удаления мозжечка (*R*) опережающий максимум реакции в начале серии растяжений выражен слабо. Именно в этой особенности заметно проявляется вклад мозжечка, характеризуемый кривой *C*, которая получена путем вычитания *R* из Σ.

Можно видеть, что во втором случае начальный пик напряжения отсутствует. Внизу показаны совмещенные кривые обеих реакций (Σ и *R*) и их разность в растянутом масштабе времени. Растяжение мышцы было чрезмерным (10 ... 12 мм), но, несмотря на это, мы вправе, по-видимому, заключить, что чувствительность к растяжению компонента, контролируемая динамическими гамма-моторными гамма-волокнами, после удаления мозжечка уменьшилась или даже исчезла. Это именно та компонента, которая позволяет мозжечку «предвидеть» задержку в проведении импульсов и обеспечивать быстрое развитие напряжения в начальной фазе рефлекса. В пользу этого вывода говорит и то, что такое же

начального напряжения можно было вызвать кокаинизацией фузимоторных гамма-волокон.

Гранит и сотр. [422] на основании своих наблюдений пришли к выводу, что после удаления мозжечка обычно исчезает то альфа-гамма-сопряжение, которое проявляется при мозжечковых воздействиях на мышцы. Ван дер Мейлен и Гилман [953], пытавшиеся оценить этот вывод, использовали довольно сложный индекс чувствительности веретен для сравнения частот разряда первичных



Гистограммы распределения веретен по индексу чувствительности, полученные при исследовании афферентов от веретен у децеребрированных кошек [935].

...мозжечке; *Б* — в острый период после полного удаления мозжечка ... хронический период до восстановления проприоцептивной положительной ... *Г* — то же после восстановления этой реакции; *Д* — у кошки с удаленной ... долей мозжечка, в хронический период после восстановления способности ... к прыжкам. Каждое веретено представлено одним столбиком — белым (веретена ... или черным (веретена разгибателей). Вертикальная шкала — индекс чувствительности веретен (1 единица шкалы = 100).

у децеребрированной кошки до и после удаления мозжечка. Операцию производили криоскопическим методом [388], при котором получались хорошие хронические препараты. Чувствительность веретен, измеряемая с помощью упомянутого индекса (рис. 112; *А* — до операции, *Б* и *В* — после операции), в первые дни после удаления мозжечка сначала резко снижалась, но это снижение с избытком компенсировалось в период восстановления. Дж. Гилман и Мак-Доналд [386, 387] в результате дальнейших экспериментов пришли к заключению, что мозжечковая регуляция чувствительности фузимоторных нейронов затрагивает главным образом статические гамма-волокна, влияющие на быстропроводящие первичные окончания. Поэтому у животного с удаленным мозжечком центральная нервная система должна получать

заниженные данные о статической длине мышц. Позднее Гилман [385] исследовал у таких животных активность самих фузимоторных гамма-волокон. После операции исходный уровень импульсации гамма-мотонейронов был значительно ниже, чем у контрольных животных. Однако, будучи активированы при шейных рефлексах, эти мотонейроны давали совершенно такую же реакцию, как и в контроле, хотя и с более низкой начальной точки. Поэтому Гилман объяснял теперь результаты предшествующих экспериментов снижением тонической статической фузимоторной активности в сочетании с растормаживанием альфа-мотонейронов.

Очевидно, что эта теория не позволяет объяснить, почему йельские исследователи обнаружили после удаления мозжечка явное снижение динамического фузимоторного действия. При изучении фузимоторных волокон, отделенных от мышц, их нельзя дифференцировать на статические и динамические. К тому же последние в таких экспериментах большей частью оказывались бы в меньшинстве и их нелегко было бы выявить.

ГЛАВА XI

ДВИЖЕНИЯ ГЛАЗ. ХОДЬБА

ДВИЖЕНИЯ ГЛАЗ

Наружные мышцы глаза

В управлении наружными мышцами глаза участвуют собственные рецепторы, это управление должно в конечном счете обслуживать орган зрения, т. е. обеспечивать фиксацию, саккадирующие и следящие движения, а также автоматические колебания глаза — так называемые саккадические движения, тремор и дрейф. Используя более или менее прямые связи своих ядер с рецепторами вестибулярных органов и шеи, глазные мышцы участвуют в хорошо известных реакциях восстановления позы. Мы не имеем записей проприоцептивной афферентации от этих мышц, которая отражала бы влияние гамма-активности во время фактического выполнения какой-либо из перечисленных выше функций; однако имеющиеся сведения о работе мышечных веретен позволяют сделать ряд достаточно надежных предположений, основанных на данных о свойствах мышц-антагонистов и веретен в других двигательных системах.

У обычных лабораторных животных — кошки, собаки и кролика — в мышцах глаза нет веретен, т. е. органов с капсулами, ядерными сумками, интрафузальными волокнами, двигательными окончаниями и двумя видами сенсорных окончаний, расположенными поблизости друг от друга [181, 213, 226]. Некоторое число веретен, не более шести в каждой мышце, имеется в наружной мускулатуре глаза у макака [453]. Но глазные мышцы кошек и кролика в изобилии снабжены разнообразными окончаниями, среди которых должны быть и сенсорные, так как их импульсы доходят до ствола мозга [358]; было также показано, что они тормозят вестибулярные ответы в ретикулярной формации [379]. Кюпер и Филленц [226] исследовали активность одиночных нерв-

ных волокон от рецепторов растяжения с низким порогом активации и рецепторов напряжения с высоким порогом у кошки и обезьяны; у последней в наружной мускулатуре глаза на одно мышечное волокно приходится особенно большое число нервных волокон. Бах-и-Рита и его сотр. [53, 54] еще дальше продвинули изучение проприоцепторов глазных мышц у кошки, осуществив систематический анализ свойств сенсорных окончаний, которые дают паузу при сокращении мышцы и, таким образом, относятся к типу «включенных параллельно» (с мышечными волокнами). Они исследовали много таких рецепторов, а также некоторые из окончаний типа «включенных последовательно». Поведение первого типа в принципе возможно не только у мышечных веретен; для такой реакции достаточно того, чтобы исследуемый рецептор находился в более медленной двигательной единице по сравнению с другими единицами, сокращающимися под действием стимула. У четырех кошек «параллельные» окончания давали разряд покоя в расслабленной, ненатянутой мышце (m. obliquus inferior). Их минимальные пороги имели величину порядка 0.4 г, а пик кривой распределения для всего материала приходился на величины 10... 20 г. Все эти рецепторы реагировали на увеличение скорости растяжения повышенной частотой импульсации, а в дальнейшем, при постоянной длине растянутой мышцы, обеспечивали адаптацию — тем бо́льшую, чем выше была частота предшествующего разряда. В отличие от того, что наблюдается у истинных веретен, их частота импульсации снижалась в течение всего времени, пока мышца оставалась растянутой. Впоследствии у тех рецепторов, которым был свойствен разряд покоя, исходное состояние в период наблюдения (10 с) не восстанавливалось.

У кошки в мышцах глаза были найдены быстро и медленно адаптирующиеся рецепторы типа веретен, но в других отношениях все окончания, дающие паузу при сокращении мышцы, оказались более или менее однотипными. Это позволяет предполагать, что их свойства очень тесно связаны с особенностями самих мышечных волокон, которые в гистохимическом отношении удалось разделить на три типа (см. гл. I и обзор в [51]). На основании функциональных данных были описаны два главных типа — медленные и быстрые волокна; медленные, вероятно, делятся на два вида — медленные фазические волокна и истинные «тонические» (гл. I, стр. 16; см. также [49, 51]). Пичи [780] в своем недавно написанном обзоре приходит к выводу, что в мышцах глаза весьма возможно, имеется пять типов волокон — столько же, сколько в m. ileofibularis шпорцевой лягушки (гл. I, табл. Ценкер и Анценбахер [1115] и Купер [210] различают толстые и тонкие волокна, причем первые авторы описывают их довольно подробно. Вполне возможно, что «веретеноподобные» рецепторы — это те обвивающие мышечное волокно спирали, которые

описаны в наружных глазных мышцах Палло [775], Купер и Даниелем [213]. Последняя статья содержит исторический обзор литературы о рецепторах в мышцах глаза. Более поздние сводки даны в статьях Бах-и-Рита и Шеви [780]. Хорошие изображения сухожильных органов опубликовал еще в 1890 году Чаччо [180].

исследования показали, что мышцы глаза, не имея находящихся под контролем фузимоторных волокон, тем обладают «измерительными приборами», способными регистрировать длину и напряжение. В связи с этим возникает вопрос относительно причин, которые привели дальнейшему шагу в процессе филогенеза — к появлению мышечных веретен, управляемых гамма-системой, у таких млекопитающих, например, человек и коза. Купер и Даниель [213] по этому поводу пишут: «Произвольные движения глаз в той степени, в какой они наблюдаются у человека, вероятно, далеко не столь обычны у животных, у которых их в значительной мере заменяют движения шеи. Макак может совершать очень ловкие движения, но каждому из них предшествует быстрый поворот головы в ту сторону, куда животное намеревается прыгнуть; когда оно сидит и наблюдает за чем-нибудь, объем движений его глаз очень невелик по сравнению с поворотами шеи. Только у высокоразвитых представителей обезьян движения глаз выступают на первый план, так как зрение приобретает у них исключительное значение и становится стереоскопическим, центральная область хорошо развиты и взаимодействие глаз с передними конечностями неизмеримо возрастает вследствие вертикального положения тела» ([213], стр. 16—17). Характерно, что кошка, смотрит то, что находится в ее поле зрения, также поворачивает голову, а не глаза.

В 1940 году [247] обнаружил в глазных мышцах человека образование, напоминающее веретено. Для того времени это было необычным наблюдением, и тогда Купер и Даниель [213] отрицали наличие веретен в мышцах глаза. У человека они встречали не всегда только у дистального и проксимального концов мышцы и никогда — в ее брюшке, где находятся веретена скелетных конечностей. Толщина их варьировала в пределах 100—250 мкм. У этих веретен тонкие капсулы, а их интрафузальные волокна имеют примерно такую же малую толщину, как экстрафузальные волокна (7—20 мкм). Так как они короткие — от 50 мкм до 1 мм или чуть больше — и окружены нервными волокнами и эластической тканью, легко понять, почему они так долго оставались незамеченными. Гистологи (например, Купер и сотр. [223]; Фосс [962]) показали, что у человека два основных типа экстрафузальных волокон — тонкие и толстые, причем последние сосредоточены

во внутренней (осевой) части мышцы. Простые спиральные окончания, по-видимому, встречаются только на толстых волокнах (у козы [223]).

У человека каждая из мышц глаза содержит около 50 веретен — число того же порядка, что и для червеобразных мышц. Меррилиз и сотр. [741] опубликовали таблицы с данными о числе, распределении и некоторых морфологических особенностях веретен в глазных мышцах человека. Фосс [962] утверждает, что по его индексу (стр. 62) у человека эти мышцы — одни из самых богатых веретенами во всем теле. Наибольшее число веретен содержится в m. rectus inferior, что, по мнению Купер и Даниеля [215], может быть связано с постоянным зрительным контролем действий, выполняемых руками. Сухожильные органы находятся у обоих концов мышц. Уиттеридж [981] регистрировал их активность у козы.

Сделанное выше общее описание годится также для козы и овцы, хотя Купер и сотр. [218] сообщают, что у овцы больше веретен, чем у человека,— 120 в m. olliquus inferior. Животных, обладающих наружной глазной мускулатурой с веретенами и без них, перечисляют Купер и Даниель [213] и Бах-и-Рита [49].

Купер и сотр. [218, 222, 223] изучали разряды в одиночных волокнах и центральных ядрах, вызываемые активностью отдельных веретен наружных глазных мышц (у козы). В отношении самих разрядов полученные результаты не отличались существенно от наблюдений, сделанных на веретенах мышц конечностей и межреберных мышц, но до сих пор не удалось разделить эффекты первичных и вторичных окончаний, а также динамических и статических фузимоторных волокон. Однако о типах волокон в известной мере можно судить по результатам одновременного раздражения целой группы гамма-аксонов. Так, например, на препарате козы с интактной иннервацией глазных мышц при незначительном напряжении можно наблюдать характерный нерегулярный разряд покоя [215], который Элдред, Гранит и Мертон [315] ранее обнаружили у веретен задней конечности (см. фиг. 21 в гл. II). Полагают, что это указывает на нерегулярный характер спонтанной гамма-активности. Во время растяжения мышцы ([215], фиг. 5) частота разряда возрастала примерно до 300 имп/с, а затем продолжалась нерегулярная активность с частотой менее 100 имп/с. После перерезки двигательных нервных волокон эти величины падали приблизительно до 140 и 10 имп/с соответственно и в то же время импульсация становилась регулярной. Фиг. 1 из работы Купер и Даниеля [215] демонстрирует определенную чувствительность веретен к скорости растяжения, а на некоторых записях пауза после освобождения растянутой мышцы так коротка ([215], фиг. 3*b*), что есть основание предполагать здесь воздействие статических гамма-волокон. По этой

вопросу, видимо, вполне убедительны данные Уиттериджа [982], который раздражал ветви IV нерва, содержавшие только гамма-волокна, и наблюдал при этом большое повышение чувствительности к положению (определяемой наклоном кривой удлинение — напряжение). Как говорилось в гл. IV, это характерный эффект типа II статических фузиморных гамма-волокон. В экспериментах Уиттериджа стимуляция гамма-волокон оказывала наиболее сильное воздействие на стационарный разряд, а не на компоненту, чувствительную к скорости.

Функции глазных мышц

Нет надобности уделять слишком много внимания многочисленным сообщениям о слабости или (чаще всего) отсутствии рефлекса на растяжение наружных мышц глаза. Как мы уже видели, мышечные веретена в конечностях весьма активны при произвольных сокращениях, однако у здоровых людей нет значительно выраженных рефлексов на растяжение. Можно предполагать, что в глазных мышцах, так же как и в других, они могут возникать тогда, когда альфа-мотонейроны находятся на уровне порога импульсации или выше порога (гл. VII) — в соответствии с неоднократно подчеркнутым выше принципом (см. также [415]), согласно которому поддержанный гамма-активностью рефлекс на растяжение способствует поддержанию сокращения. Чтобы рассуждение можно было считать полностью обоснованным, не хватает лишь точных анатомических данных о локализации проекций афферентов от веретен. Нужно думать, что это полисинаптические проекции на мотонейроны тех мышц глаза, которым принадлежат данные веретена.

Альфа-мотонейроны наружных мышц глаза выполняют ряд функций, связанных со зрением, которые требуют высоких частот разряда. У человека при электромиографическом исследовании небольших двигательных единиц этих мышц были обнаружены частоты порядка 50... 200 имп/с [100]; у кошек и коз отмечены рефлекторные ответы с частотами 140... 170 имп/с [828]. Есть данные о том, что на тетаническое раздражение глазодвигательных нервов с частотой 350... 400 имп/с сами мышцы (очевидно, их быстрые волокна) отвечают дискретными сокращениями (см. относительно m. rectus inferior см. [52]). Мотонейроны вряд ли способны давать такие частоты разряда, если только они не обладают очень высоким коэффициентом усиления, определяемым по наклонам кривых $f - I$ (гл. VI). Длительность следовой гиперполяризации у мотонейронов глазных мышц невелика — порядка 40 мс [290], в среднем 56 мс [860]; обнаружить у них механизм возвратного торможения не удалось [860]. Таким образом, когда возбуждение этих мотонейронов оказывается выше

порога ритмического разряда, стабильность частоты легко нарушается, что видно также из графиков Токизане и Симацу (фиг. 102 гл. VI), отражающих особенности стабилизации частоты разряда у мотонейронов различных мышц, в том числе глазных. По-видимому, медленные фазические волокна, описанные Бах-и-Рита и Ито [52] у кошки, участвуют в движениях тонического типа. Длительность быстрого одиночного сокращения (от начала до максимума) составляет 7 мс, а медленного 30 мс. Роль истинных тонических пучков неизвестна [50]. В медленной и быстрой фазах нистагма, вызываемого у кошки электрическим раздражением вестибулярного аппарата, участвуют медленные и быстрые мышечные волокна соответственно [547].

Отсутствие веретен в глазных мышцах многих животных показывает, что для измерения длины мышц могут служить и более простые рецепторы, например такие, как у кошки. Однако веретено, снабженное собственным двигательным аппаратом,— гораздо более эффективный инструмент для управления мышцей. Истинные мышечные веретена могут длительно поддерживать постоянную частоту разряда и повышать ее при воздействии фузимоторных импульсов, как статических (что несомненно), так, по-видимому, и динамических. Управляемые через гамма-петлю, они в свою очередь посылают управляющие сигналы через центральные пункты, на которые проецируются их афференты. Импульсы от наружных мышц глаза были зарегистрированы, например, в ядрах этих мышц, в мозжечковых путях, в верхних бугорках четверохолмия и в стволе мозга [219—221, 223]. Верхний бугор содержит точную соматотопическую проекцию сетчатки; это было впервые установлено Аптером [40] у кошки, а затем подтверждено на других животных (см. [983]). Афференты от вторичных окончаний в первых глазных мышц пока еще не выделены.

Рассмотрим сначала движения глаз при фиксации. Тремор наблюдается и у кошки, у которой нет мышечных веретен [813]; амплитуда его у кошки и у человека примерно одинакова. Таким образом, он в основе своей независим от типа проприоцепторов, хотя его частота у человека выше — от 30 до 90 [1009], а по данным Дичбёрна [270] — даже до 200 колебаний в 1 с, тогда как у кошки не более 40 в 1 с [813]. Высокая частота слияния одиночных сокращений в тетанус у мышц глаза и упомянутая выше нестабильность импульсации их мотонейронов, вероятно, достаточны для объяснения тремора. Весьма возможно, что у человека более высокой частоте тремора способствует нерегулярность разряда мышечных веретен при воздействии гамма-волокон, отмеченная Кукой и Даниелем [215].

Небольшие непроизвольные «рывки» и саккадические движения у кошки встречаются редко [813]. У человека они образуют характерный непроизвольный компонент моторики, связанный

фиксацией, и одинаковы у обоих глаз, что, вероятно, указывает на управление из одного центрального пункта. Саккадические движения изучали многие авторы в течение многих лет (см., например, сводку результатов у Ярбуса [1009]). Ярбус приводит график распределения амплитуд для 1000 непроизвольных горизонтальных саккадических движений. Максимум лежит в области между 2 и 13′. Продолжительность небольших движений этого типа (менее 1°) составляет около 10... 20 мс, а при амплитуде 20° может достигать 60... 70 мс. Для того чтобы какую-то роль в крупных саккадических движениях могли играть фузимоторные нейроны, требовалось бы точное сопряжение их активации с активацией альфа-нейронов. Упреждающий характер динамической реакции был бы весьма подходящим для таких быстрых двигательных актов. Корнсуит [232] утверждает, что при саккадических движениях для оценки смещения используется только зрительная информация, но это не служит доводом против той интерпретации роли фузимоторных волокон, которая будет дана ниже.

Саккадические движения, о которых шла речь, определяют как непроизвольные быстрые скачки (см., например, [1009], стр. 105), совершаемые обоими глазами одновременно, в одном направлении и на одинаковое расстояние. Как мы уже говорили, у приматов они редки; возможно, что и у обезьяны, у которой очень много веретен, они встречаются реже, чем у человека [453]. «Произвольные саккады», описанные Бицци [99] у ненаркотизированной обезьяны,— это уже движения иного рода. Данные Бицци о существовании в лобной глазодвигательной области двух типов нейронов, из которых одни активны при быстрых («произвольных саккадических») движениях, а другие — при медленных следящих движениях, представляют значительный интерес. Дифференциация волокон в глазных мышцах позволяет предполагать соответствующую специализацию управляющих ими центральных нервных механизмов (ср. [51]).

Третий вид непроизвольных движений глаз при фиксации — так называемый дрейф. В случае дрейфа корректирующий рефлекс с сетчатки на глазные мышцы должен быть достаточно быстрым, чтобы сигнал успел пройти по рефлекторной дуге, идущей через четверохолмие. По данным Ярбуса, у человека длительность дрейфа чаще всего составляет 300 мс. При столь значительном промежутке времени уже нет необходимости в коррекции, основанной на автоматизме веретен, активируемых гамма-волокнами, но это не значит, что участие веретен было бы бесполезным. Как известно, Риггс и сотр. [838] и Дичбёрн [269] независимо друг от друга показали, что если стабилизировать изображение на сетчатке, устранив непроизвольные движения глаз, то зрительный образ исчезает (ср. также [271]). Этот факт сам по себе убедительно показывает, насколько необходим для нормального

зрения тщательно регулируемый сенсо-моторный механизм. Сетчатка оценивает и передает on- и off-сигналы, возникающие при смещении изображений в результате работы такого механизма. Управляемые гамма-волокнами веретена кажутся идеальным приспособлением для повышения его эффективности, особенно тогда, когда он должен работать с предельной быстротой и точностью.

Производимое глазом систематическое «обследование» сложных картин, так хорошо проиллюстрированное Ярбусом, служит еще одним примером совместной работы сетчатки и двигательного аппарата, в которой играют роль механизмы как произвольного, так и непроизвольного управления. Сомнительно, чтобы глаз человека — существа относительно малоподвижного (по сравнению, например, с птицей) — мог строить зрительный образ путем столь детального сканирования видимой картины, как это показано на иллюстрациях Ярбуса, без регулирования чувствительности веретен.

С развитием наших знаний о физиологии веретен стало очевидным, что эти сенсо-моторные концевые органы служат автоматическими регулирующими приборами, способствующими эффективной работе наших мышц. Они не измеряют силу или положение и не создают того, что принято называть «Muskelempfindungen» (мышечными ощущениями). Их корковое представительство незначительно по сравнению с представительством рецепторов, находящихся в суставах или в коже. Мышцы глаза, вероятно, не составляют исключения из этого правила. Бриндли и Мертон [11] нашли, что человек не может заметить пассивных движений одного или обоих глаз после исключения зрительных признаков таких движений и кокаинизации конъюнктивального мешка. Таким образом, ни один вид мышечных рецепторов не участвует в восприятии положения глазного яблока.

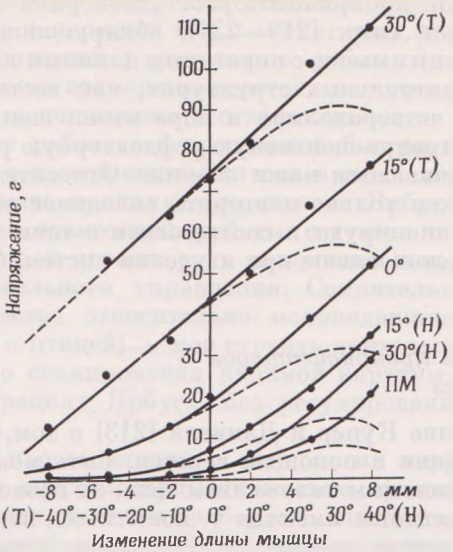
Одним из чудес природы в области моторики является быстрая и точная координация движений глаз при изменениях в положении головы, регулируемых вестибулярным аппаратом, мышцами шеи, другими тоническими мышцами и мозжечком. Эту координацию интенсивно изучали как в клинике, так и в физиологических лабораториях. Из всех известных в неврологии проявлений нервной интеграции наибольшее внимание исследователей привлекал, вероятно, нистагм. Но и здесь роль веретен наружных глазных мышц обычно игнорировали — несомненно, потому, что иначе пришлось бы работать на животных, обладающих этими органами, а все эти животные таковы, что использование их в экспериментах связано со значительными техническими трудностями. Многие исследователи неоднократно регистрировали и другие движения глаз, вызываемые раздражением вестибулярного аппарата (в последнее время — Б. Коэн и сотр. [193] у кошки, Аццена [6] и Манни и Десоль [713] — у морской свинки), но без анализа

ной роли проприоцепторов. Пионерами в этой области
ись Купер и сотр. [219—221], обнаружившие афферентные
налы от глазных мышц с коротким и длинным латентным перио-
в таких центральных структурах, как вестибулярное ядро,
бугры четверохолмия и ядра мышц шеи, что указывало
можную проприоцептивную рефлекторную регуляцию. Этим
и ограничиваются наши знания. Относительно мышечных
мы можем только повторить сказанное выше — что они,
ятно, функционируют в соответствии с теми же принципами,
были установлены при изучении систем, более доступных
ализа.

я роль проприоцепторов
ениях глаз

ложение Купер и Даниела [213] о том, что управление
мышцами с помощью веретен, быть может, необходимо
вертикальным положением тела, не позволяет объяснить,
и рецепторы имеются у копытных, например у козы.
вероятно, следует рассматривать в связи с решающей
мышц шеи как регуляторов движений головы (см. выше).
иннервированным мышцам конечностей (гл. VI), на-
мышцы глаза создают напряжение, пропорциональное
Коллинз и сотр. [196] (ср. также [841]) нашли, что у че-
коэффициент пропорциональности равен 5 г/мм; на фиг. 113
ряд кривых, полученных ими при различных началь-
определяемых направлением взгляда неоперирован-
Если бы управление осуществлялось одной лишь альфа-
эти кривые вряд ли были бы параллельными, поскольку
условиях мобилизация все большего числа альфа-мото-
обычно приводит к увеличению наклона (фиг. 86 и 87).
полосатых мышцах конечности можно получить сход-
параллельных кривых, изменяя уровень гамма-
фиг. 85). Эти результаты позволяют предполагать,
глазных мышц параллелизм кривых, приведенных
обусловлен действием какого-то механизма обратной

результаты можно было бы объяснить (по Мэтьюзу
участием сухожильных органов. По мере удлинения
веретен усиливается. Поэтому ее возбуж-
имела бы тенденцию увеличивать наклон
— напряжение при бо́льших удлинениях. А поскольку
на широком диапазоне длин сохраняется
линейная зависимость, приходится предположить,
эффекту с первичных окончаний веретен
тормозное действие сухожильных органов, опреде-



Фиг. 113. Кривые зависимости напряжения от длины для наружной мышцы глаза (m. rectus lateralis) человека в условиях частичной денервации [841].

Изменения длины по сравнению с первоначальной длиной даны в миллиметрах; указаны также соответствующие углы поворота глаза при радиусе глазного яблока 11,6 мм. Каждая кривая построена для некоторого постоянного усилия, соответствующего тому или иному фактическому отклонению неоперированного глаза в темпоральном (*Т*) или назальном (*Н*) направлении относительно исследуемого глаза. *ПМ* — кривая для пассивной мышцы. Сплошными линиями показаны «сглаженные» изменения суммарного напряжения, пунктирными — активное напряжение, найденное путем вычитания напряжения пассивной мышцы (т. е. ординат кривой *ПМ*).

ляемое суммарным напряжением при сокращении мышцы (гл. V). К этим рассуждениям можно было бы добавить, что в разгибателях, как показывают современные данные, вторичные окончания веретен создают торможение, зависимое от длины (гл. V). Возможно, что этот фактор тоже способствует сохранению линейности кривых длина — напряжение. Поэтому результаты Коллинза и его сотрудников, вероятно, следует объяснять на основе сходных механизмов проприоцептивного контроля. Для того чтобы в таких условиях могли действовать мышечные веретена, приходится предполагать активность фузимоторных нейронов.

Как только мы введем эти механизмы обратной связи в схему регуляции напряжения наружных глазных мышц, нам тотчас же придется заключить, что они служат для поддержания приблизительно равновесной длины при любом заданном направлении взгляда. В скелетных мышцах при этом происходят нерегулярные колебания около требуемой длины. У мышц глаза с их чрезвычайно «быстрыми» волокнами частота таких колебаний будет намного больше. Этому будет способствовать также малая дли-

тельность следовой гиперполяризации и отсутствие возвратного торможения. Кроме того, «быстрые» мотонейроны наружных глазных мышц, вероятно, обладают большим коэффициентом усиления. По данным Токизане и Симацу (фиг. 102), частота их разряда плохо стабилизирована. Без веретен, играющих роль детекторов рассогласования, стабилизация длины глазных мышц могла бы осуществляться с помощью обратной связи более простого типа — через рефлексы на растяжение с других рецепторов; однако добавление гамма-петли придает этому процессу гибкость и точность, обеспечивая возможность сбалансированной регуляции при любой заданной длине мышц (установке взгляда), необходимой зрительному аппарату. Иными словами, вполне возможно, что движения глаз действительно всецело определяются программой, «вычисляемой» на центральном уровне, но эта программа должна быть рассчитана на имеющиеся «исполнительные механизмы», к которым относятся и автоматизированные операции, выполняемые гамма-петлей.

Мы слишком мало знаем о том, какие задачи выполняют быстрые и медленные волокна глазных мышц, об их иннервации, двигательных единицах и механических свойствах, чтобы иметь возможность включить их в общую картину регуляции, осуществляемой веретенами. Медленные мышечные волокна, вероятно, используются при движениях, совершаемых с малой скоростью. У человека существуют, например, медленные движения конвергенции и дивергенции, которые, как полагают Олперн и Уолтер [18], обусловлены сокращением медленных волокон. Ямапака и сотр. [547, 1007] с помощью внутриклеточных электродов показали, что у кошки стационарный тонический разряд свойствен только медленным волокнам глазных мышц. Именно эти волокна активны во время медленных спонтанных движений глаз. Разряды в быстрых волокнах никогда не наблюдались при отсутствии движения и лишь редко наблюдались при движениях тонического характера. Сравнение скоростей проведения в n. abducens во время раздражения вестибулярных органов (электрическим током или давлением) показало, что медленные двигательные единицы (6... 40 м с) активны во время медленной фазы нистагма, а разряды в быстрых волокнах (41... 83 м/с) появлялись только к концу этой фазы. Дальнейшие подробности см. в указанных работах [547, 1007].

Роль компенсации нагрузок в работе наружных глазных мышц, снабженных веретенами, оценить трудно, так как она должна зависеть от относительных уровней реципрокной и нереципрокной активности в мышцах-антагонистах. Если предположить, что доминирует реципрокная активность, то сокращению одной из двух мышц-антагонистов должна будет противодействовать только возрастающая упругая сила, возникающая в тканях глазницы. У человека эта сила достигает около 0,5 г на 1°, или 2,5 г на 1 мм

удлинения мышцы [196], и она могла бы значительно повысить чувствительность к положению, противодействуя сокращению, протекающему под контролем статических фузиморторных волокон (если у человека в этом отношении дело обстоит так же, как у козы) [982].

В координации работы мышц глаза и мышц шеи при движениях головы, вероятно, участвуют медленные мышечные волокна. В опытах на свободно передвигающихся обезьянах, которые имели даже возможность лазать, Коэн [194] показал, что перерезка мест прикрепления глазных мышц почти не сказывается на управлении движениями головы. Напротив, блокада задних корешков С1, С2 и С3 анестезирующим веществом приводила к «тяжелым расстройствам равновесия, ориентировки и двигательной координации». Мак-Кауч и сотр. [703] установили, что рефлексы Магнуса — де Клейна возникают в результате раздражения сочленений и связок трех верхних шейных позвонков. В экспериментах Коэна нельзя было выяснить роль веретен, так как проприоцептивная афферентация устранялась полностью; опыты Мак-Кауча и его сотрудников также не позволяли исключить участие веретен.

В гл. II мы отмечали, что мышцы шеи — одни из самых богатых веретенами во всем теле. Длина этих мышц изменяется сравнительно мало, но точное измерение длины должно иметь здесь очень большое значение, так как узнавание внешних объектов и определение их локализации с помощью двух наших ведущих дистантных рецепторов — глаза и уха — требует чрезвычайно точной регуляции и стабилизации положения головы. Мышцы шеи, по-видимому, представляют собой исключительно интересный объект для исследований, касающихся регуляции длины на основе альфа-гамма-сопряжения (в частности, в связи с компенсаторными движениями глаз).

Вестибулоспинальные волокна имеют возбуждающие моносинаптические контакты со многими мотонейронами разгибателей шеи, находящимися в сегментах С2 — С3 [995]. Таким образом, отношения между этими волокнами и шейными мотонейронами гораздо более тесны и менее подвержены локальному контролю, чем их связи с мотонейронами мышц конечностей.

Тормозное действие на шейные мотонейроны могут также оказывать нисходящие волокна от ствола мозга; они идут от нейронов медиального вестибулярного ядра и производят торможение моносинаптическим путем [996]. Это показывает, что активность некоторых мотонейронов спинного мозга может регулироваться длинными тормозными волокнами, спускающимися с супраспинальных уровней. Пока еще нет никаких данных о вестибулярном моносинаптическом торможении мотонейронов, управляющих мышцами конечностей, однако недавно было обнаружено нисходящее

моносинаптическое торможение грудных мотонейронов, иннервирующих разгибательную мускулатуру спины, и есть данные о его вестибулярном происхождении (Уилсон и сотр., неопубликованные наблюдения).

Возбуждающие и тормозные волокна, идущие от вестибулярных ядер и образующие синапсы на шейных мотонейронах, служат для передачи импульсов от ушного лабиринта: при электрическом раздражении лабиринта в шейных мотонейронах возникают двусторонние дисинаптические возбудительные и тормозные потенциалы [997]. По-видимому, они обусловлены активацией тех афферентов от лабиринта, которые образуют синапсы в боковом и медиальном ядрах соответственно. Эти два прямых пути, действуя реципрокно, опосредуют тонкое регулирование работы шейной мускулатуры рецепторами лабиринта. Наличие столь тесных связей между лабиринтом и мотонейронами, иннервирующими мышцы шеи, не должно вызывать удивления, поскольку лабиринт играет важнейшую роль в регуляции положения головы.

ХОДЬБА

Роль проприоцепторов

В результате ряда новейших исследований, посвященных ходьбе, наметились возможности достаточно детального анализа проприоцептивной регуляции, и в частности роли гамма-петли. При каждом шаге происходит упорядоченная активация различных мышц конечности, начиная с области проксимального сустава и кончая стопой, и это влечет за собой цепь сложных изменений в величинах нагрузки и растяжения, что в свою очередь приводит к стимуляции мышечных проприоцепторов. Кое-что известно также о взаимодействии афферентных сигналов от мышц конечностей на уровне спинного мозга, и эти сведения можно использовать для объяснения последовательностей и фазовых изменений, связанных с ходьбой. Помимо всего прочего, ходьба, так же как и дыхание, представляет собой «естественный» комплекс движений, но, конечно, гораздо более сложный и поэтому позволяющий, вероятно, раскрыть новые аспекты проприоцептивного контроля.

Еще Грэхем Браун [403, 404] установил, что ходьба в принципе возможна и после деафферентации конечностей, но это не означает, что при таких условиях она во всех отношениях идентична нормальной ходьбе. Передвижение мезенцефалического препарата в тредбане, впервые изученное недавно группой московских исследователей (Северин, Шик и Орловский [880]), также нельзя считать вполне нормальным: как отмечает Лундберг [699], фик-

сация животного в станке, необходимая для регистрации разрядов в корешках спинномозговых нервов, искажает воздействие тяжести тела на поддерживающие его мышцы. Однако эти исследования [879, 880] представляют собой первую попытку зарегистрировать импульсы от веретен и сухожильных органов в задних корешках и двигательные импульсы в передних корешках (L7, у кошки) во время ходьбы, и ради этого стоило пожертвовать некоторыми аспектами нормальной локомоции.

В экспериментах Шика и его сотрудников стереотаксическое раздражение ствола мозга с частотой 30 имп/с у прекольликулярной кошки вызывало ходьбу, темп которой зависел от силы стимуляции и от скорости движения ленты тредбана. В соответствии с представлением об альфа-гамма-сопряжении частота разряда первичных окончаний веретен в разгибателях голеностопного сустава возрастала при опоре на данную конечность, а в сгибателях — при переносе конечности; однако в сгибателях разряд возникал также при их растяжении сокращающимися разгибателями. Сухожильные органы обнаруживали наибольшую активность во время сокращений их собственных мышц. Активность веретен разгибателя в этом случае не предшествовала альфа-активности, регистрируемой электромиографически, а появлялась при опоре на конечность и продолжалась еще некоторое время, несмотря на отсутствие альфа-импульсов. Весьма вероятно, что фузимоторные гамма-волокна, активируемые вместе с альфа-аксонами, были статическими, так как веретена разряжались во время укорочения мышцы. Как уже говорилось в гл. VIII и X, динамические и статические волокна обычно действуют одновременно, хотя фактические данные определенно указывают на то, что они находятся в принципе под независимым контролем. Вполне возможно, что в альфа-гамма-сопряжении при локомоторных движениях мезенцефалического животного участвовали и некоторые динамические фузимоторные нейроны. Участие гамма-волокон продемонстрировали Северин с соавторами [880].

Как видно из этих данных, ходьба находится под сильным проприоцептивным контролем. Вторичные окончания веретен не были изучены отдельно, но влияние статической фузимоторной активности вряд ли ограничивается первичными окончаниями. В разгибателях действие вторичных окончаний и сухожильных органов должно быть тормозным, а первичных окончаний — возбуждающим, причем влияние тех и других рецепторов веретен на мышцу-антагониста должно быть реципрокным. В сгибателях первичные и вторичные окончания должны вызывать аутогенное возбуждение и реципрокное торможение антагонистов, а сухожильные органы — аутогенное торможение (гл. V). В высшие центры передается информация о длине и напряжении, однако при изучении движений «информация» имеет ограниченную цен-

ность, если невозможно точно установить, для какого именно двигательного акта она важна. Такого рода сведения имеются пока только о мотонейронах, деполяризация которых представляет собой алгебраическую сумму положительных и отрицательных составляющих (гл. VI). Прежде при обсуждении роли мышечных веретен в управлении ходьбой казалось естественным рассматривать их как рецепторы растяжения, реагирующие только на пассивное удлинение мышцы. Очевидно, однако, что при локомоции (по аналогии с постуральными рефлексами и дыханием) альфа-гамма-сопряжение должно действовать главным образом как механизм, использующий рефлексы на растяжение во время активных мышечных сокращений. В сгибателях — по крайней мере в тех, которые были исследованы,— веретена функционируют не только при пассивном растяжении, но и при сокращении. Ниже мы попытаемся объяснить это наблюдение.

Шик и сотр. [890] отводили от перерезанных передних корешков поясничной области ритмическую двигательную активность, вызываемую раздражением среднего мозга; опыты проводили на 14 животных, которых затем кураризировали флакседилом. У такого препарата расслабление всех конечностей приводило к исчезновению ритмической активности, но если конечность, представленную в исследуемом корешке, двигали, имитируя шаг, то отчетливый ритмический разряд появлялся вновь — при условии, что одновременно с этим раздражали средний мозг. Пассивное движение конечности само по себе не вызывало такой реакции. В обычных условиях при ходьбе мезенцефалического животного деафферентированные задние конечности движутся вместе с передними (хотя и с некоторым запаздыванием), но когда передние конечности фиксируют, движение прекращается.

Эти два эксперимента хорошо иллюстрируют сложность центральной организации акта ходьбы: они показывают значение проприоцептивного входа, который действует как в сочетании с центральными командами, так и через длинные спинальные рефлекторные дуги совместно с центрами обеих пар конечностей.

Ходьба в условиях свободного передвижения

Лундберг [699] в своей недавней лекции о рефлекторной регуляции ходьбы, кратко изложив историю исследований в этой области, сделал обзор данных Энгберга [328] и Энгберга и Лундберга [329], а также некоторых еще не опубликованных результатов, полученных в опытах на свободно передвигающихся кошках. Главная цель этих исследований состояла в том, чтобы дополнить наши знания о проприоцептивном контроле данными о распределении афферентных проекций сенсорных окончаний в различных двигательных ядрах, участвующих в совершении шага.

Благодаря доминирующей роли центрального управления активация разгибателей происходит примерно за 5...10 мс до того, как конечность коснется земли. Это, так сказать, упреждающее действие, совершаемое по «центральной программе» и не зависящее от положения остальных конечностей, а также от рефлексов на растяжение. Лундберг полагает, что эта программа задает лишь простое чередование реципрокного возбуждения и торможения сгибателей и разгибателей (ср. [890]). В соответствии с этим он ставит своей задачей установить, в какой мере можно объяснить дифференциальную активацию мышц различных отделов конечности проприоцептивными рефлексами. Фаза переноса конечности начинается сгибанием, при котором движение бедра выносит ногу вперед, а затем происходит разгибание колена с целью сделать шаг. При опоре на конечность активны все разгибатели, и, несмотря на это, в середине этой фазы происходит временное сгибание ноги в коленном и голеностопном суставах под тяжестью тела. Разгибание в тазобедренном суставе продолжается в течение всего периода опоры. Сгибание под тяжестью тела сильнее выражено при галопе, чем при передвижении обычным шагом.

Удивительно то, что при этом вынужденном сгибании, составляющем важную особенность нормального шага, растяжению подвергаются именно те мышцы, управление которыми, как мы видели в предыдущем разделе, происходит на основе альфа-гамма-сопряжения. (Весьма вероятно, что такое сопряжение свойственно всем мышцам, но прямых данных о разгибателях бедра пока еще нет.) Это означает, что механизм компенсации нагрузок оказывается временно подавленным — вероятно, в результате какого-то тормозного воздействия. Источником такого торможения могли бы быть: 1) сухожильные органы сокращающихся разгибателей. 2) вторичные окончания веретен, активированные вместе с первичными окончаниями под действием статических фузимоторных волокон, или 3) центральные уровни (если мы откажемся принять весьма правдоподобное исходное положение Лундберга). Наиболее важный аргумент Лундберга, свидетельствующий в пользу торможения с сухожильных органов, опирается на то, что их афферентные проекции в спинном мозгу связывают между собой разгибатели коленного и голеностопного суставов и стопы. В целом, однако, компенсация нагрузок при опоре на конечность должна иметь большое значение: очевидно, что ходьба и бег, передвижение в гору или под уклон связаны с большими различиями в нагрузке на мышцы, поддерживающие тяжесть тела.

Еще один интересный момент — это длительный разряд веретен в сгибателях во время их растяжения внешней силой [879]. Такой разряд оказывает двоякое действие: он реципрокно тормозит сокращения разгибателей (эффект с первичных окончаний) и при достаточной силе поддерживает некоторое сокращение сгибателей.

что также (и даже, вероятно, в большей степени) должно противодействовать сокращению разгибателей. Для плавности движений, по-видимому, необходимо, чтобы сокращение мышц протекало на фоне некоторого ограничивающего тормозного воздействия. Дело обстоит так, как будто для наилучшего регулирования градаций в частоте разряда суммарная деполяризация мотонейрона должна содержать отрицательную составляющую. Мы знаем, что торможение способно удерживать разряд в пределах первичного диапазона, где действует закон алгебраической суммации.

На спинальных мотонейронах главного разгибателя тазобедренного сустава (m. adductor femoris) оканчиваются также афференты от первичных окончаний веретен, находящихся в разгибателях колена [302], поэтому при опоре на конечность, когда требуется высокая степень компенсации нагрузки (например, при подъеме в гору), m. adductor femoris может извлекать пользу из альфа-гамма-сопряжения в системе этих разгибателей. Лундберг [699] отмечает, что разгибатели бедра играют важную роль в продвижении тела вперед, и высказывает предположение, что для выполнения такой функции нужен значительный «фактор надежности», который и обеспечивается этим широким перекрытием проекций веретен в спинном мозгу.

Распределение проекций веретен и сухожильных органов между отдельными двигательными ядрами спинного мозга, по-видимому, представляет особый интерес для интерпретации роли двусуставных мышц, эффект сокращения которых зависит от последовательности движений, осуществляемых с их участием. Примером может служить такой сгибатель бедра, как портняжная мышца, которая производит также разгибание колена. Вначале сгибатели коленного сустава, активированные общей «сгибательной программой», оказываются достаточно сильными, чтобы воспрепятствовать разгибанию, но дальнейшее сгибание приведет в конце концов к растяжению двусуставной мышцы, и эта мышца, управляемая по принципу альфа-гамма-сопряжения, ответит интенсивным разрядом своих веретен. Этот разряд будет не только возбуждать мотонейроны сгибателей бедра, но и вызывать реципрокное торможение мотонейронов, принадлежащих сгибателям колена. Таким образом, в процессе выбрасывания ноги вперед сгибатели колена, активированные «общей программой», в конце концов будут испытывать тормозное влияние веретен двусуставной мышцы, и это будет способствовать переработке центрального сигнала в координированный локомоторный акт.

ГЛАВА XII

ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Предшествующие главы должны были подвести нас к ответам на ряд вопросов, имеющих биологический смысл, например: как мы используем наши мышечные веретена в процессе управления движениями и положением тела? И почему мы нуждаемся в этом мощном, высокодифференцированном аппарате, состоящем из веретен и фузиморных волокон? Эти вопросы следует рассматривать с позиций общей физиологии сенсорных систем. В области исследования зрения, например, можно перейти границу между вопросами «как?» и «почему?», выяснив значение того или иного физиологического механизма для акта видения, конечная цель которого состоит в том, чтобы живой организм мог отличить один объект от другого. В связи с нашей проблемой столь же разумным будет вопрос: каковы задачи мышечных веретен (или сухожильных органов)?

Мы можем сказать, что мышечные веретена измеряют длину мышцы, а сухожильные органы — ее натяжение, и это означает, что мы кое-что уже понимаем, хотя и на весьма элементарном уровне. Но этот ответ оставляет в стороне важный для нас аспект — управление, осуществляемое фузиморными волокнами; конечным критерием для истолкования роли фузиморных волокон может служить лишь координированный мышечный акт, точно так же как в области зрения окончательным критерием для интерпретации экспериментальных данных будет акт видения.

Тонус. Рефлекс на растяжение

Одной из ранних попыток объяснения тонуса была гипотеза Росси [848], о том, что постуральный тонус поддерживается импульсами интрафузальных волокон, вызывающими рефлекс

ражение (ср. также с теорией стабилизации Хультkранца [536]). Идея Росси была забыта — вероятно, потому, что она не была подкреплена экспериментальными данными. Она сама собой возродилась 25 лет спустя [427], на этот раз как вывод, основанный на эксперименте, и была сформулирована следующим образом: «Вполне возможно, что, когда накопится больше данных, представление о тонусе как постуральном рефлексе должно будет уступить место новой концепции, согласно которой постуральный рефлекс — это только последнее звено в системе, определяющей активность веретен» (стр. 156). Позже эта система подверглась экспериментальному изучению на основании всей совокупности полученных данных; по-видимому, можно сделать общий вывод, что для поддержания нормального тонуса и осуществления нормальных рефлексов позы необходима активность гамма-петли.

Большая роль в создании тонуса как такового (если мы будем различать его от постуральных рефлексов) принадлежит тонической активности фузимоторных гамма-волокон как во время бодрствования (гл. X), так и в период пробуждения (Гранит [408], стр. 264). В предшествующих главах (гл. IV, VII и X) мы неоднократно отмечали необходимость фузимоторной поддержки для осуществления рефлексов на растяжение. Мы подчеркиваем также, что такие рефлексы могут выполнять свою роль лишь в том случае, если их «общие конечные пути»— мотонейроны — находятся на уровне порога импульсного разряда или выше этого уровня.

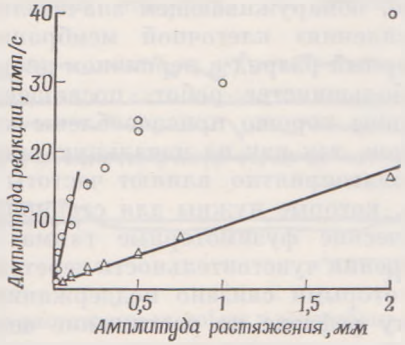
Теперь следует вспомнить о том, что существуют по меньшей мере три типа рефлексов на растяжение, соответствующих трем типам рецепторов (первичные окончания, вторичные окончания сухожильные органы); в свое время это подчеркивал автор ([408], стр. 267) и совсем недавно — Мэтьюз [728, 729]. Быть может, постуральные рефлексы на фузимоторные нейроны. Известно, что в передаче афферентации от сухожильных органов и от вторичных окончаний веретен участвуют полисинаптические пути, а выше было показано, что тоническая компонента первичных окончаний в рефлексе на растяжение модулируется вставочными нейронами. Полисинаптические пути являются конвергентными — в том смысле, что они могут быть «открыты» или «закрыты» в зависимости от центральных влияний, часто доступных для экспериментального контроля. Недавно Мэтьюз [729] высказал предположение, что действие вторичных окончаний веретен зависит от «переключателей», полностью меняющих знак, так что вместо торможения происходит возбуждение. Из возможных формулировок его гипотезы о том, что рефлекс на растяжение у децеребрированного животного хорошо выражен тормозное действие вторичных окончаний на мотонейроны-разгибатели становится возбуждающим (возможно, что в норме

этого не происходит). Гипотеза Мэтьюза опирается на тот факт, что вибрация определенной частоты и амплитуды способна мобилизовать все первичные окончания данной мышцы и все-таки не может вызвать такого изометрического напряжения (на 1 имп/с), какое возникает в результате естественного рефлекса на растяжение при гораздо меньшей интенсивности разряда (выраженной в импульсах на 1 мм удлинения). Вторичные окончания, также мобилизуемые при растяжении,— это единственные рецепторы, способные поднять рефлекторное напряжение выше того уровня, который могли бы обеспечить первичные окончания с их низкими частотами импульсации. В гл. VII мы уже высказали критические замечания по поводу этой гипотезы (стр. 194). Можно добавить, что для ее убедительного экспериментального подтверждения нужно было бы продемонстрировать сохранение возбудительного рефлекса на растяжение после блокады афферентов веретен группы Ia. В ряде экспериментов [406] с моносинаптическим испытанием после блокады, вызванной сдавливанием или охлаждением, наблюдалось только торможение мотонейронов разгибателей. Но так как эти опыты проводились при легком наркозе, их нельзя считать решающими в отношении данной проблемы.

Сложность состояния нервного баланса, получаемого после перерезок ствола головного мозга, хорошо известна. Автор [406] находит поразительным тот факт, что слабо выраженный рефлекс на растяжение у прекоколликулярной кошки может быть значительно усилен в результате «самооблегчения», вызванного быстрым повторением толчков, растягивающих сухожилие. Такое «облегченное» состояние сохранялось в течение длительного времени. Последующая интеркоколликулярная перерезка сопровождалась ригидностью, характерной для препаратов этого типа. Мэтьюз [406] подчеркивает необходимость экспериментов, направленных на раздельную количественную оценку роли каждого из трех типов рецепторов, участвующих в рефлексе на растяжение. Но такие данные представляли бы большой интерес для анализа этого рефлекса в условиях децеребрации (да и в любых других экспериментально созданных условиях), вполне возможно, что они сохраняли бы свое значение только для того «состояния нервного баланса», при котором они были получены. Кроме того, у «нормального» животного настройка центральных регуляторных механизмов, вероятно, будет иной и скорее всего более «нормальной», обеспечивая слияние движений и позы в хорошо координированные произвольные или «автоматические» акты.

Исследование резко аномального децеребрированного препарата представляет особый интерес потому, что состояние этого нервного баланса позволяет демонстрировать некоторые скрытые резервные ресурсы гамма-петли, а также ее поведение в одних определенных условиях нарушенного равновесия. Опыты с такими

привели к представлению о ригидности гамма-типа, позднее мы узнали о решающей роли статических гамма-волокон в характерном изменении разгибательного рефлекса на растяжение при децеребрации. Кроме того, на децеребрированном препарате было показано, что при изменении уровня статической фузимоторной активности получается семейство параллельных кривых напряжение — удлинение (фиг. 85), что наводит на мысль о существовании остроумного механизма, поддерживающего постоянство



Зависимость ответов одного первичного и одного вторичного (кружки и треугольники соответственно) от амплитуды растяжения мышцы [732].

Ответы записаны на децеребрированной кошке с интактными передними корешками при синусоидальном растяжении мышцы с периодом 1 с.

при изменяющейся длине. В случае чисто альфа-регулирования ту же операцию пришлось бы осуществить на основе кривых напряжение — удлинение с весьма различными наклонами, что требовало бы значительной «перетасовки» двигательных единиц.

Лидделл и Шеррингтон [673, 674] описали рефлекс на растяжение как обратную связь для поддержания одной определенной постоянной длины мышцы. Гамма-петля придает этой операции очень важную степень свободы, определяемую уровнем гамма-активности, необходимым организму для выполнения той или иной задачи.

Механизм поддержания постоянной длины с помощью заданной установки был выяснен в результате ряда проведенных Мэтьюзом экспериментов. Важную роль играет, в частности, то обстоятельство, что первичное окончание имеет большую чувствительность при малых изменениях длины, нежели при больших. На фиг. 114, где представлены данные Мэтьюза и Штейна [732], полученные при синусоидальном растяжении мышцы. Здесь показаны амплитуды ответов (имп/с) одного первичного и одного

вторичного окончания при разных амплитудах изменения длины. Очевидно, что первичное окончание наиболее чувствительно при малых амплитудах — таких, какие требуются для стабилизации некоторой длины с помощью обратной связи, приводимой в действие растяжением (ср. также [807]).

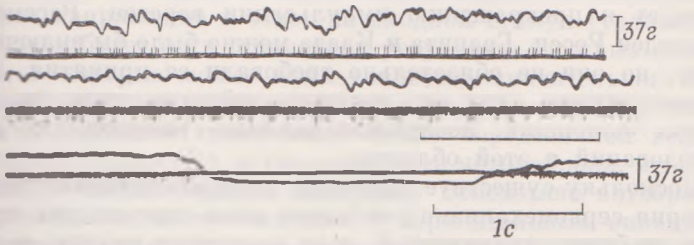
Большое значение в связи с этим имеют свойства мотонейронов, которые обычно не учитывают при обсуждении роли гамма-петли. В гл. VI было отмечено, что на внезапно начинающееся раздражение мотонейрон отвечает быстрым ритмическим разрядом во вторичном диапазоне, обнаруживающем значительно более высокий «коэффициент усиления» клеточной мембраны, чем «адаптированный» стационарный разряд в первичном диапазоне активности, исследуемый в большинстве работ, посвященных рефлексу на растяжение. Мышцы хорошо приспособлены к этой особенности своих мотонейронов, так как на начальную скорость сокращения (гл. I, стр. 33) благоприятно влияют частоты разряда, намного превышающие те, которые нужны для стационарного мышечного усилия. Динамические фузимоторные гамма- и альфа-волокна служат для повышения чувствительности веретен к малым быстрым удлинениям, с которыми связано поддержание любой заданной длины. Поскольку рефлекс на растяжение ведет к сокращению и тем самым — к укорочению мышцы, в основной «настройке» интрафузальной мускулатуры, контролирующей реактивность первичных окончаний, всегда должны участвовать статические гамма-волокна [663]. У децеребрированного животного как статические, так и динамические волокна, по-видимому, расторможены (гл. X). Было показано, что и в таком нормальном процессе, как дыхание, одновременно активируются и динамические, и статические волокна. Вероятно, так обстоит дело во всех случаях, когда перед нервной системой стоит задача поддержания некоторой заданной длины мышц.

Одним из следствий физиологических процессов, обеспечивающих поддержание постоянной длины мышцы, будет осциллирующая мышечная реакция. При децеребрационной ригидности она выражена в несколько преувеличенной форме. В этом состоянии ее легко продемонстрировать, увеличив чувствительность миографа (фиг. 115).

Мы уже неоднократно указывали на то, что регулирующие воздействия статических и динамических фузимоторных волокон в основе своей независимы друг от друга. Однако в нашем распоряжении мало экспериментальных данных о таких специфических случаях, когда моторный акт совершался бы под контролем волокон одного из этих двух типов. Единственный известный случай — это спинальное животное, у которого доминирует статическая фузимоторная активность динамического типа (гл. X). Работы, проведенные до разделения статических и динамических

ен (1962 год), касаются главным образом статического фузи-
ного действия.

В клинике рефлекс на растяжение раньше рассматривали
большинстве случаев как патологический признак, так как
ровых людей его трудно бывает вызвать в какой-либо иной
кроме как в форме ответа на удар по сухожилию. Главный
из новейших исследований на мотонейронах (гл. VI) состоит
что рефлекс на растяжение служит ведущим регуляторным
змом во время сокращения и слабо выражен при неактивном
ии двигательных нейронов. Он достигает значительной



Рефлекс на растяжение m. soleus у децеребрированной кошки [411].

рефлекс при удлинении на 6 мм (внизу — разряд веретена); *Б* — про-
записи, но внизу вместо разряда веретена приведена электромиограмма.
удлинении мышцы на 6 мм и соответствующая электромиограмма. В сере-
является торможение, вызванное медленным натягиванием сухожилия
terior; после освобождения сухожилия рефлекторное сокращение возоб-

мотонейроны находятся в состоянии импульсной актив-
на пороговом уровне. Фузимоторная компонента акти-
автоматически при альфа-гамма-сопряжении, когда мыш-
ствуют в функционально организованных движениях —
актах (гл. VII), дыхании (гл. VIII), ходьбе (гл. IX),
рных реакциях (гл. X) и т. п. «Бессмысленное» растя-
ышц приводит к несопряженному (пассивного типа)
ретен, при котором развитие рефлекса на растяжение
ется вспышкой главным образом моносинаптических
вающих «сухожильный» рефлекторный рывок. Если,
прекращением растяжения следует вспышка импуль-
ретен, можно предполагать, что последние находились
м воздействием динамических гамма-волокон.

...мехапизма

...ация роли мышечных веретен как сервомеханизма,
...ая Мертоном и его сотрудниками [479, 742, 743], внесла
...ь нечто новое по сравнению с концепцией Лидделла
...на [673, 674], в которой шла речь об отрицательной

обратной связи, противодействующей силе тяжести с помощью рефлекса на растяжение. В предыдущем разделе мы добавили в эту цепь обратной связи недоставшее фузимоторное звено. В теории сервомеханизма новым элементом явилось предположение о том, что гамма-мотонейроны регулируют длину мышцы по принципу «следящего устройства»; иными словами, длина, которую должна иметь работающая мышца, определяется сокращением интрафузальных мышечных волокон под воздействием гамма-эфферентов. Рефлекс на растяжение вынуждает экстрафузальную мускулатуру «подстраиваться» до тех пор, пока достигнутое функциональное соответствие между длинами экстра- и интрафузальных мышц не приведет к прекращению импульсации веретен. Рассмотренные выше идеи Росси, Гранита и Каада можно было бы включить в эту схему, но они не обязательно требовали ее принятия. Гипотеза сервомеханизма, хотя она касалась действия одних только первичных окончаний, послужила важным стимулом для развития исследований в этой области.

Поскольку существует три вида проприоцептивных рефлексов, а теория сервомеханизма учитывает лишь один из них, приложимость ее будет ограниченной, если не удастся развить ее с учетом положительных и отрицательных членов, обусловленных влиянием, оказываемым на мотонейроны сухожильными органами и вторичными окончаниями веретен. Одно принципиальное возражение — ссылка на то, что мотонейроны не могут быть активированы через гамма-петлю — было снято экспериментами, описанными в гл. V, которые показали, что мотонейроны способны отвечать разрядом на такого рода стимуляцию, преодолевая двойное сопротивление, обусловленное разгрузкой веретена и тормозным эффектом напряжения мышцы. Результаты ранних экспериментов Элдреда, Гранита и Мертона [319] были истолкованы на основе теории сервомеханизма (гл. VII, стр. 182), хотя первоначально цель их состояла в том, чтобы выяснить, нужна ли вообще «настройка» веретен гамма-импульсами для осуществления рефлекса на растяжение. По этой теории активность веретен должна «вести за собой» альфа-активность, и при рефлекторном действии часто, хотя и не всегда, дело обстоит именно так. Кажется вполне возможным, что при патологических состояниях, связанных с возбуждением мотонейронов и сильно выраженной фузимоторной активностью, серворегуляция длины играет решающую роль. Мы не должны исключать возможность такого рода серворегуляции и при нормальных движениях, пока не изучим регуляторную функцию веретен на более широком круге примеров. Критику гипотезы сервомеханизма читатель найдет в работах Ханта и Перла [544] и Мэтьюза [725, 728].

В этой критике один важный аргумент сводится к тому, что коэффициент усиления «сервосистемы» недостаточен для выполне-

ния задачи, приписываемой гамма-петле. Однако данные об этом коэффициенте, полученные в опытах с рефлексом на растяжение, относятся к весьма специфическому состоянию гипертонуса, в создании которого участвуют тонические мотонейроны, характеризуемые малым наклоном кривых (гл. VI; фиг. 74). Эти клетки подвержены возвратному торможению, не говоря уже о сложностях, связанных с одновременной активацией сухожильных органов и вторичных окончаний веретен. Мы уже указывали в гл. VI, что высокая степень стабилизации разряда этих мотонейронов искажает «истинную» величину входа. Хотя и можно в широком смысле говорить о «коэффициенте усиления» какого-либо рефлекса, связывающего напряжение в ответ на входной стимул (удлинение), речь при этом будет идти о конечном результате сложных взаимодействий, в которые может быть вовлечена значительная часть центральной первной системы. Когда мы ограничиваем смысл понятия «коэффициент усиления» вполне определенной величиной — наклоном кривой для того или иного мотонейрона, мы точно знаем, какой именно процесс измеряем. Вследствие алгебраической аддитивности положительных и отрицательных синаптических эффектов в мотонейроне частота его разряда будет в конечном счете определяться величиной наклона. У мелких тонических мотонейронов, участвующих в рефлексе на растяжение, длительный разряд никогда не может достичь большой частоты, и поэтому регуляция должна осуществляться путем рекрутирования новых мотонейронов из подпороговой каймы (или путем «дерекрутирования») — так, как это и происходит в организме. Ложные рефлексы на растяжение при альфа-формах ригидности основаны на дополнительном растормаживании фазических мотонейронов благодаря этому могут быть очень сильными. Когда у децеребрированного животного рефлексы на растяжение выходят за пределы нормы, всегда следует подозревать вовлечение альфа-нейронов, вызванное операцией.

Рассматривая локомоцию в общем плане, приходится иметь дело с мотонейронами, характеризуемыми бо́льшим наклоном кривых, чем у тонических альфа-нейронов. О таких мотонейронах можно сказать, что на уровне порога возбуждения или выше порога они отвечают на постсинаптические потенциалы увеличением частоты разряда на 2,28 имп/с на 1 мВ. Эта величина относится к стационарному разряду; она была бы значительно большей в момент инициации мышечного сокращения, когда наклон еще не уменьшился в результате «адаптации» мембраны. Но если даже ограничиться известной величиной коэффициента усиления — около 10 имп/с на 10 мВ. никак нельзя исключить того, что импульсы с веретен могут вызывать ВПСП этого порядка величины (ср. фиг. 71). Конечно, мы не знаем, при каких конкретных обстоятельствах увеличивается чувствительность веретен к положению

(чувствительность типа II); это увеличение, как сообщают, в глазных мышцах может примерно в 7 раз превысить соответствующую величину для состояния покоя (гл. XI). До сих пор изучены очень немногие типы нормальных движений, да и то лишь в отношении силы и скорости. Быстрые двигательные единицы, способные вызывать большие сокращения, вряд ли вообще подвергались исследованию при естественных движениях, а между тем именно с помощью «быстрых» мотонейронов достигается гибкость управления двигательными актами. При многих быстрых и сильных движениях, вероятно, преобладает альфа-управление. Диапазон силы и скорости мышечных движений весьма широк: достаточно сравнить, например, тяжелую физическую работу с игрой на тонких и сложных музыкальных инструментах. При максимальных усилиях импульсация мотонейронов будет переходить во вторичный диапазон, с очень большим увеличением коэффициента усиления (т. е. наклона). Эти соображения заставляют еще раз подчеркнуть, что серворегуляцию длины не следует окончательно исключать из списка возможных ресурсов взаимодействия фузиморных альфа- и гамма-систем, пока мы не будем располагать более определенными фактическими данными.

Однако самым обычным воздействием фузиморных волокон на веретена при тех сравнительно немногих «нормальных» движениях, которые были изучены, несомненно, остается поразительно точное совмещение активации веретен с активацией экстрафузальной мускулатуры — то, что мы для краткости назвали альфа-гамма-сопряжением. У амфибий такое совместное сокращение экстра- и интрафузальных мышечных волокон с неизбежностью вытекает из их общей иннервации: оба вида двигательных волокон представляют собой разветвления одного и того же аксона. Но если бы стереотипное альфа-гамма-сопряжение было уже достигнутым идеалом, то почему такая система не сохранила доминирующего положения у высших позвоночных? Очевидно, потому, что более гибкий механизм имеет биологическое преимущество. Он придал этому сопряжению добавочные степени свободы, основанные на принципиальной независимости измерительных устройств с их статическими и динамическими регуляторами (гл. X). Как и когда организм использует эти устройства независимым образом, мы знаем очень мало. Однако в регуляции тех нормальных движений, в которых изучено альфа-гамма-сопряжение, принцип сервомеханизма следует рассматривать как вспомогательный, а не основной механизм действия гамма-петли [728]. В большинстве случаев реакция веретен в этих движениях можно интуитивно понять и подвергнуть углубленному экспериментальному изучению, не прибегая к теории сервомеханизма. Исключение составляет демпфирующее действие производной обратной связи, при котором сокращение частично регулируется по принципу сервомеханизма.

Мертон [743] указывал, что реакция первичного окончания на скорость компенсирует задержку в цепи рефлекса на растяжение, действуя в этом отношении подобно производной обратной связи в процессе серворегуляции. Импульсы, вызванные растяжением, могут воздействовать на мышцы лишь после того, как они пройдут по цепи обратной связи. Поэтому сокращение мышцы будет несколько запаздывать, отставать по фазе от сигнала, и в системе возникнет тенденция к колебаниям, которой будет противодействовать реакция на скорость в виде вспышки импульсов, предшествующей сокращению, особенно в случае ускорения динамического эффекта под воздействием надлежащих фузимоторных альфа-волокон. Согласно теории Мэтьюза [725], динамические гамма-волокна действуют путем увеличения вязкости интрафузальной мускулатуры (ЯС-волокон, по современным данным), иными словами, фузимоторное демпфирование системы в конечном счете сводится к регуляции вязкости. Впоследствии Ленгмуир и Тоден [660] (см. фиг. 31) отделили «быструю» компоненту чувствительности к скорости от «медленной» скоростной компоненты, величина которой пропорциональна скорости. По-видимому, именно быстрая компонента при фузимоторной стимуляции в наибольшей степени способствует той упреждающей реакции, которая обусловливает опережение по фазе, необходимое для компенсации задержки в нервных путях. В каком отношении находятся эти две компоненты реакции на скорость к наблюдаемому увеличению вязкости, в настоящее время неизвестно. Их разделение указывает на то, что демпфирование не может быть единственной целью динамического фузимоторного воздействия. Кроме того, нужно еще учитывать альфа-фузимоторную составляющую. В связи с этим интересно вспомнить данные Хенача [483] о том, что после внутримозговой инъекции тубокурарина появляется тремор. Было показано, что в результате этой операции статическая активность начинает преобладать над динамической и таким образом демпфирование системы уменьшается.

Такие сложные образования, как мотонейроны, следует рассматривать не только с точки зрения их коэффициента усиления. Они должны также поддерживать постоянную активность. Мы уже говорили (гл. VI), что важную роль в этом отношении, возможно, играют медленные изменения дендритного синаптического потенциала. Они могли бы (как в некоторых других клетках) служить для поддержания равномерного деполяризующего «давления», когда разряжающаяся соматическая мембрана вынуждена колебаться между двумя крайними состояниями — потенциалом действия и следовой гиперполяризацией. Афферентация первичных окончаний, по крайней мере при тоническом действии, доходит до мотонейронов через вставочные клетки, а эти клетки часто образуют выходные синапсы на дендритах. Таким образом,

вполне возможно, что поддерживаемая гамма-волокнами активность веретен имеет большое значение для стабилизации возбудимости мотонейронов.

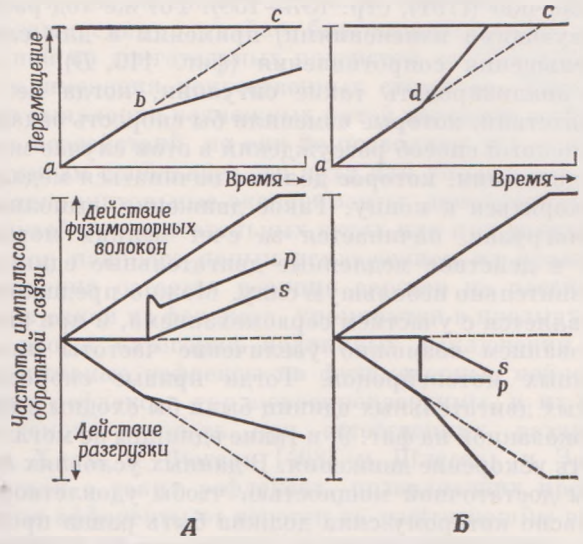
Надо полагать, что дополнительные данные о периферических механизмах веретен прольют свет и на вопросы управления моторикой. Предстоит еще определить жесткость и вязкость обоих видов интрафузальных волокон млекопитающих, как в пассивных, так и в активных веретенах. Возможно, что гамма-пластинки и гамма-кустовидные окончания влияют на эти величины различным образом и что это влияние зависит также от степени и характера «перекрывания» зон воздействия различных фузимоторных волокон. Кроме того, нам нужно было бы лучше знать способ прикрепления веретен к мышечным волокнам, выяснить, принадлежат ли эти волокна разным или же практически идентичным типам двигательных единиц. В первом случае задача веретен могла бы состоять в том, чтобы сглаживать различия в напряжении и в скорости его развития у двигательных единиц с неодинаковыми механическими свойствами (ср. [569]). Эту роль они в известной мере могли бы выполнять, даже находясь в пределах какой-то одной двигательной единицы (см. следующий раздел). Большинство биологических приспособлений предназначено для выполнения в организме различных задач, и у нас нет видимых оснований считать мышечные веретена исключением из этого правила.

Скорость движения

Роль мышечных веретен в двигательной системе организма обычно рассматривали в связи с источником силы, подлежащим регулированию, т. е. с напряжением мышц, в которых находятся веретена. Не меньшее значение при локомоции имеет и скорость, которую создает сила, порождаемая экстрафузальной мускулатурой. Кажется вероятным, что в конечностях для регулирования скорости в известной мере используется афферентация от суставов и связок. Вопрос о том, играют ли здесь какую-то роль и веретена, приходится пока рассматривать лишь в теоретическом плане. Самый простой случай — это мышечное сокращение, регулируемое альфа-гамма-сопряжением и совершаемое с постоянной скоростью, которое в какой-то момент должно преодолеть возникшее сопротивление, чтобы сохранить первоначальную скорость (заданную центральным уровнем). Для обсуждения этой ситуации не требуется вводить никаких новых представлений.

Филлипс [791] рассматривал такой случай на основе гипотетической схемы, показанной на фиг. 116. На фиг. 116. *А* представлено заданное движение из *a* в *c*, которое должно происходить с постоянной скоростью за счет параллельного рекрутирования альфа- и гамма-мотонейронов; последние должны проти-

ствовать разгрузке веретен. В точке *b* возникает неожиданное сопротивление. Оно уменьшает эффект разгрузки (график внизу) и таким образом приводит к возбуждению динамической и статической реакций веретен. Действие первичных (*p*) и вторичных (*s*)



115. Гипотетическая схема участия фузимоторной системы в осуществлении намеченного движения [791].

...ение от точки *a* к точке *c* должно совершаться с постоянной скоростью при ...ом рекрутировании альфа- и гамма-мотонейронов; фузимоторная активность ...ует аффект разгрузки веретен. В точке *b* неожиданное сопротивление уменьшает нагрузку и усиливает сигналы обратной связи от веретен. Усиление разряда первичных и вторичных окончаний, показанное кривыми *p* и *s* соответственно, ликвидирует ...движения от намеченной траектории, но лишь при условии, что афферентация ...х окончаний, так же как и от первичных, оказывает возбуждающее действие ...по крайней мере в отношении сгибателей). *Б*. Случай неожиданного уменьшения ...ивления (в точке *d*). Разряд веретен отражает теперь увеличение степени разгрузки, так как сокращение экстрафузальных волокон оказывается более сильным, чем ...для совершения намеченного движения. Импульсация первичных и вторичных ...уменьшается (кривые *p* и *s* соответственно), и это приводит к снижению возбудимости альфа-мотонейронов.

...ний, показанное соответствующими кривыми, направлено ...чтобы преодолеть препятствие; для этого они используют ...компенсации нагрузки, который осуществляет также ...цию скорости. «Быстрое увеличение силы в момент отклонения и ее дальнейшее нарастание будет сдержано только в том ...если движение по направлению к *c* снова войдет в заданный ...». (Компенсированные реакции на схеме не показаны.) Предполагается, что вторичные окончания тоже находятся под влиянием ...ских гамма-волокон и сигнализируют о возрастающем ...и между намеченным и фактическим движениями, но

в отличие от первичных окончаний они не передают никакой информации о скорости происходящего отклонения. Вторичные окончания не оказывают возбуждающего действия на мотонейроны, но вполне возможно, что их афферентация, так же как и сигналы первичных окончаний, имеет значение на уровне больших полушарий и мозжечка» ([791], стр. 157—158). Тот же ход рассуждений (с соответствующими изменениями) применим и для случая внезапного уменьшения сопротивления (фиг. 116, *Б*).

Труднее анализировать такие ситуации, когда нет никаких особых препятствий, которые изменяли бы скорость заданного движения. Возможный способ рассуждений в этом случае мы покажем на примере движения, которое должно начинаться медленно и постепенно ускоряться к концу. Такое движение, выполняемое при умеренной нагрузке, начинается за счет мелких мотонейронов, приводящих в действие медленные двигательные единицы и создающих сравнительно небольшую силу. Можно предположить, что оно осуществляется с участием сервомеханизма, и при этом наряду с рекрутированием возможно увеличение частоты импульсации активированных мотонейронов. Тогда кривые скорость — сила для медленных двигательных единиц были бы сходны с кривой для m. soleus, показанной на фиг. 9, и такие единицы не могли бы поэтому обеспечить ускорение движения. В данных условиях они не располагали бы достаточной мощностью, чтобы удовлетворить уравнению, согласно которому сила должна быть равна произведению массы на ускорение. Однако они все же смогли бы разгрузить быстрые двигательные единицы во время медленной фазы сокращения. Поэтому «быстрые» мотонейроны находились бы в состоянии относительной гиперполяризации или по крайней мере меньшей деполяризации. В сочетании с расслабленным состоянием разгруженных двигательных единиц это вызывало бы ускорение, протекающее рывками на каждом этапе рекрутирования, если бы не было какого-то процесса, сглаживающего различия в уровне активности двигательных единиц с различными механическими свойствами. Можно полагать, что при движении, в регуляции которого участвует сервомеханизм, перекрывающие друг друга центральные проекции мышечных веретен на различных мотонейронах служат именно для этой цели — облегчают плавный переход от медленного сокращения к быстрому. Экспериментальная проверка этих теорий не должна быть сопряжена со слишком большими трудностями.

Сопряженное и независимое действие

Пытаясь уяснить значение фузимоторной регуляции активности веретен, мы уделили особое внимание сопряженным альфа- и гамма-разрядам, однако не должно создаваться впечатление,

это единственный способ функционирования петли, проходящей через мышцы. Просто этот способ наиболее понятен и подвергнут наиболее систематическому изучению — очевидно, потому, что с ним постоянно встречались в экспериментальных исследованиях. Но именно поэтому нужна известная осторожность при оценке исключений из общего правила. Они могут означать, что условия раздражения случайно благоприятствовали активации какой-то одной из двигательных подсистем за счет другой просто вследствие применения искусственных стимулов. Такие стимулы полезны при выявлении возможных путей передачи возбуждающих и тормозных воздействий, но они не позволяют установить, каким образом организм использует эти пути для управления движениями. Нужны дополнительные эксперименты, демонстрирующие действие этих путей при двигательных актах или при регуляции позы.

До сих пор наиболее явным исключением из правила альфа-гамма-сопряжения остается реакция веретен на пассивное удлинение мышц в одной из фаз шага, упомянутая в предыдущей главе. Возможно, что к категории подлинных исключений относятся и проприоцептивные рефлексы на фузимоторные нейроны. Большинство этих рефлексов трудновоспроизводимы, и их не удается регулярно демонстрировать при естественных раздражителях. Недавно Хаазе и Фогель [468] и Шлегель и Зонтаг [869] также сообщили о таких рефлексах, позволяющих предполагать, что вторичные афференты от веретен m. gastrocnemius возбуждают помимо первичных окончаний в ипсилатеральных антагонистах и в контралатеральной гомологичной мышце. Роль этих рефлексов в регуляции движений и позы остается пока неясной.

Результаты, полученные на переднем крае какой-либо области исследований, могут оказаться еще не «созревшими» для синтеза такого рода, какой мы попытались предпринять в этой книге. Их роль состоит в том, чтобы указывать возможные направления будущих поисков. Мы упоминали о них именно с этой целью, а также для того, чтобы подчеркнуть, что за два коротких десятилетия экспериментальной работы в новой области могла быть разрешена лишь часть проблем, с которыми мы встретились при выяснении роли проприоцепторов в регуляции движений. В связи с этим следует еще отметить пробелы в наших сведениях о вторичных окончаниях веретен. Все сложности становятся, пожалуй, наиболее очевидными, когда мы пробуем использовать наши знания в клинике. Понимание двигательных расстройств, по-видимому, связано с нарушением баланса активности различных систем, с которыми иногда приходится иметь дело. В недалеком будущем с помощью техники регистрации разрядов в афферентах веретен (гл. VII) вероятно, получить новые сведения о причинах расстройств произвольных движений.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Adal M. N.*, *Barker D.*, Intramuscular branching of fusimotor fib... J. Physiol., **177**, 288—299 (1965).
2. *Adal M. N.*, *Barker D.*, Motor supply to hindlimb muscles of the cat a... rabbit, J. Anat. Lond., **99**, 918—919 (1965).
3. *Adal M. N.*, *Barker D.*, The fine structure of cat fusimotor endin... J. Physiol., **192**, 50—52P (1967).
4. *Adrian E. D.*, Afferent impulses in the vagus and their effect on res... tion, J. Physiol., **79**, 332—358 (1933).
5. *Adrian E. D.*, *Bronk D. W.*, The discharge of impulses in motor n... fibres. Part I. Impulses in single fibres of the phrenic nerve, J. Phys... **66**, 81—101 (1928).
6. *Adrian E. D.*, *Bronk D. W.*, The discharge of impulses in motor ... fibres. Part II. The frequency of discharge in reflex and voluntary ... tractions, J. Physiol., **67**, 119—151 (1929).
7. *Adrian E. D.*, *Moruzzi G.*, Impulses in the pyramidal tract, J. Phys... **97**, 153—199 (1940).
8. *Adrian H.*, *Holmgren B.*, Lea Plaza H., Paz R., Les influ... des noyaux du cervelet sur les fuseaux neuromusculaires, Rev. ... **98**, 700—708 (1958).
9. *Agnew R. F.*, *Preston J. B.*, Motor cortex-pyramidal effects on ... ankle flexor and extensor motoneurons of cat, Exp. Neurol., **12**, ... 398 (1965).
10. *Agnew R. F.*, *Preston J. B.*, Whitlock D. G., Patterns of ... cortex effects on ankle, flexor and extensor motoneurons in the ... midal» cat preparation, Exp. Neurol., **8**, 248—263 (1963).
11. *Aitken J. T.*, The effect of peripheral connexions on the matura... regenerating nerve fibres, J. Anat. Lond., **83**, 32—43 (1949).
12. *Aitken J. T.*, *Bridger J. E.*, Neuron size and neuron population ... in the lumbo-sacral region of the cat's spinal cord, J. Anat. L... 38—53 (1961).
13. *Albe-Fessard D.*, *Liebeskind J.*, Origine des messages somat... activant les cellules du cortex moteur chez le singe, Exp. Bra... **1**, 127—146 (1966).
14. *Alexandrowicz J. S.*, Muscle receptor organs in the abdomen of *H... vulgaris* and *Palinurus vulgaris*, Quart. J. Mucr. Sci., **92**, 163—19...

ФОТОГРАФИИ

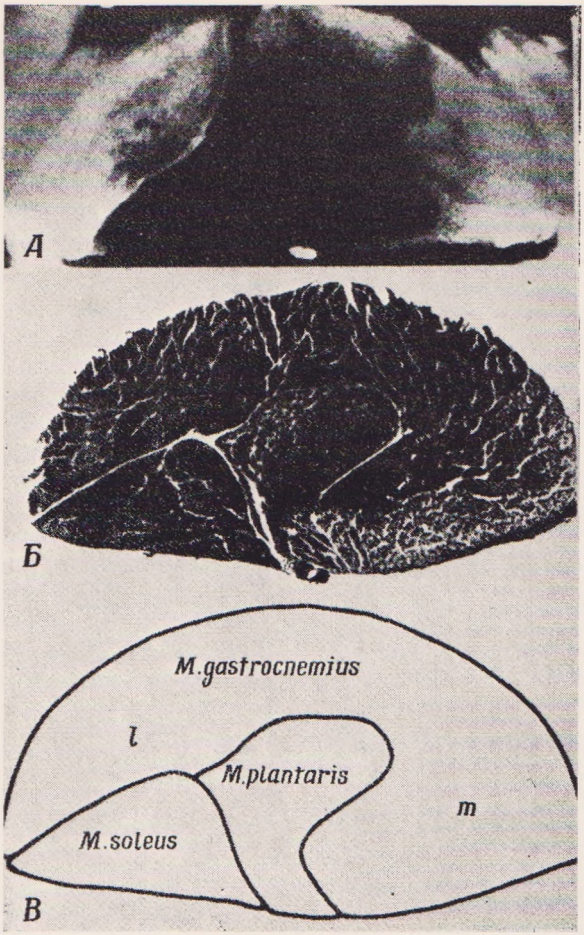
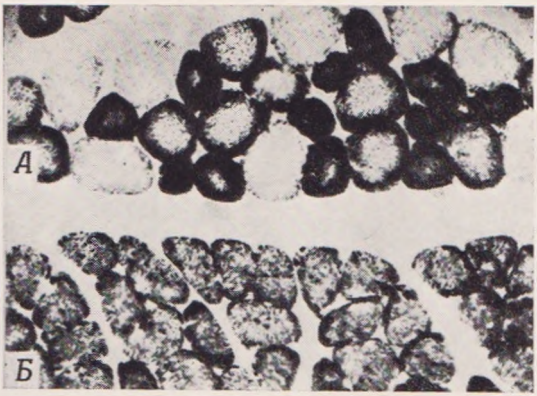


Фото I. Мышцы голени крысы [843].

А. Поверхность разреза блока, находящегося в спирту при —70 °С. Видны р... в степени окраски (красной) у разных мышц и у различных частей одной и той же ... Некоторые из более глубоких частей m. plantaris и обеих головок m. gastroc... расположенных ближе к апоневрозам у мест прикрепления, окрашены более инте... чем m. soleus. *Б*. Поперечный срез с поверхности блока, изображенного на фи... инкубированный с реактивом для выявления цитохромоксидазы. Видно хорош... ветствие между распределением волокон с высокой активностью цитохромокси... срезе и распределением красной окраски на поверхности блока. *В*. Схема рас... ния мышц на поверхности блока; *l* и *m* — латеральная и медиальная головки m. ... cnemius соответственно.



Мышечные волокна в латеральной головке m. gastrocnemius (*А*) крысы [843].

Препарат инкубирован для выявления сукцинатдегидрогеназы. В m. gastrocnemius видны
с более высокой, так и с более низкой активностью фермента, чем в m. soleus.

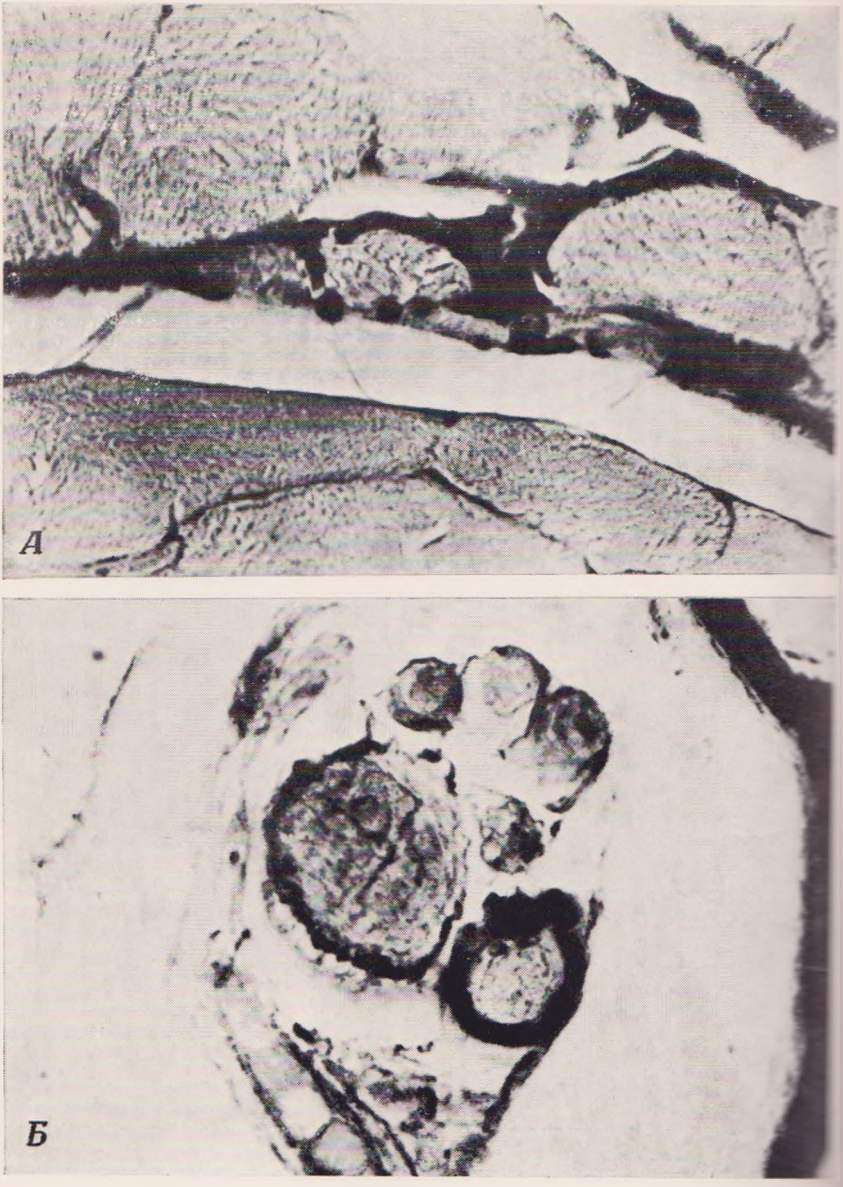


Фото III. Эластическая ткань (темноокрашенные участки) на срезах
из m. lumbricalis человека (фото С. Купер).

А — на интрафузальных волокнах за пределами капсулы и на капилляр
ЯС-волокнах у границы экваториальной области; *В* — на всех волокнах
экваториальной области (в небольшом количестве); *Г* — у поверхности экв
области (разбросанные пучки) и на ЯС-волокнах (в небольшом количест

B
F

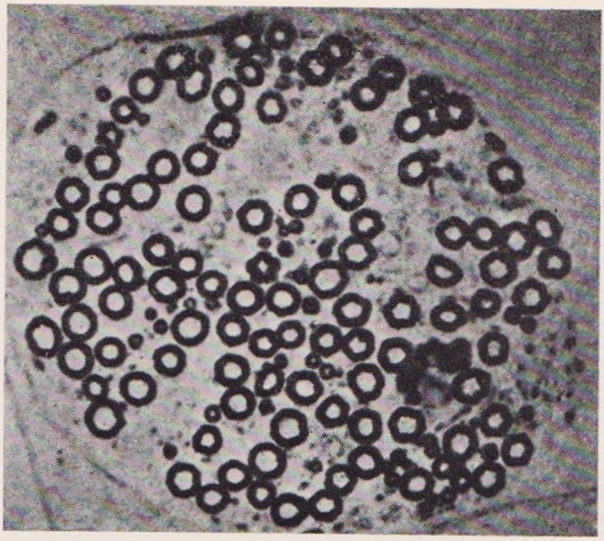
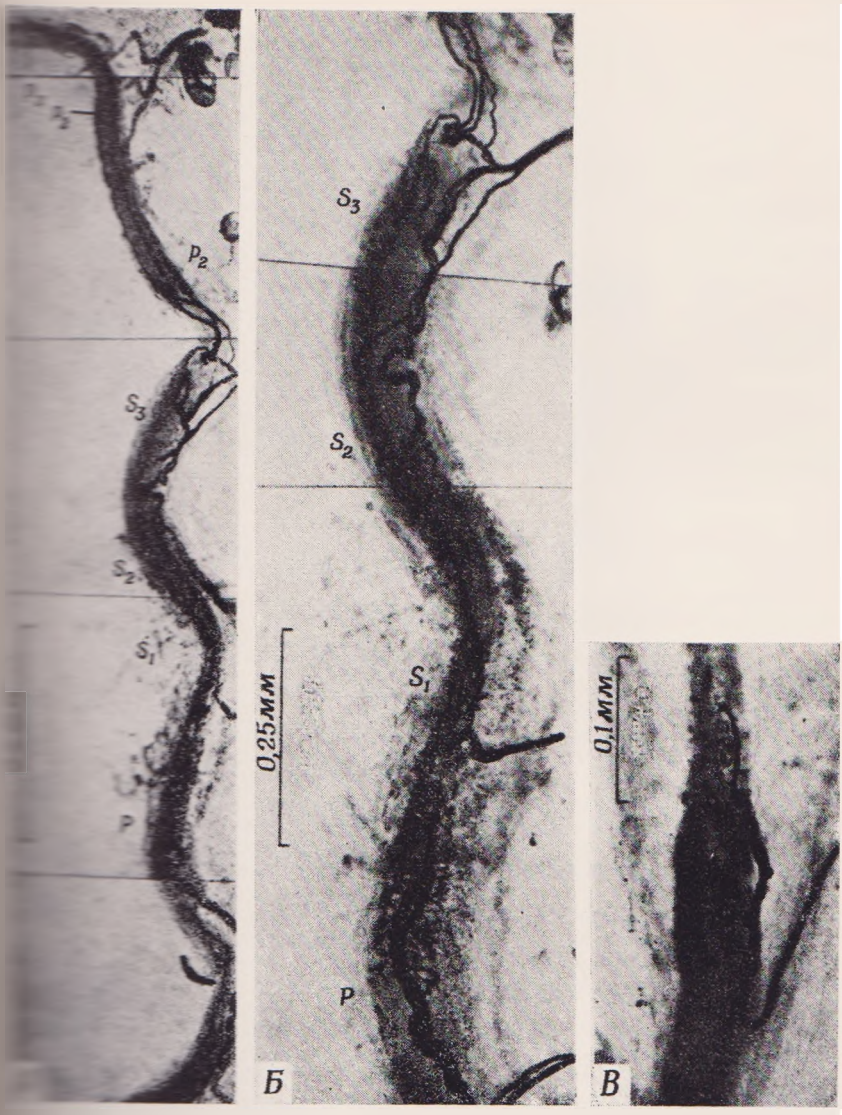


Фото IV. Поперечный срез ветви деафферентированного двигате[льного] нерва, идущей к латеральной головке m. gastrocnemius кошки [3[00]].

Можно видеть характерное различие между толстыми альфа-волокнами и тонкими [гамма-] волокнами.



V. Мышечные веретена кошки [62].

ичным и тремя вторичными окончаниями из нормальной мышцы
отметить четкость картины двигательной иннервации на этом
анном серебром. *Б*. Область сенсорной иннервации того же
виде. Вторичные окончания расположены главным образом
ые проходят в левой стороне веретена) и лишь в незначительной
В — вторичные гроздевидные окончания в деэфферентирован-
eus. *P* — первичное окончание: p_2 — двигательные концевые
— вторичные окончания.

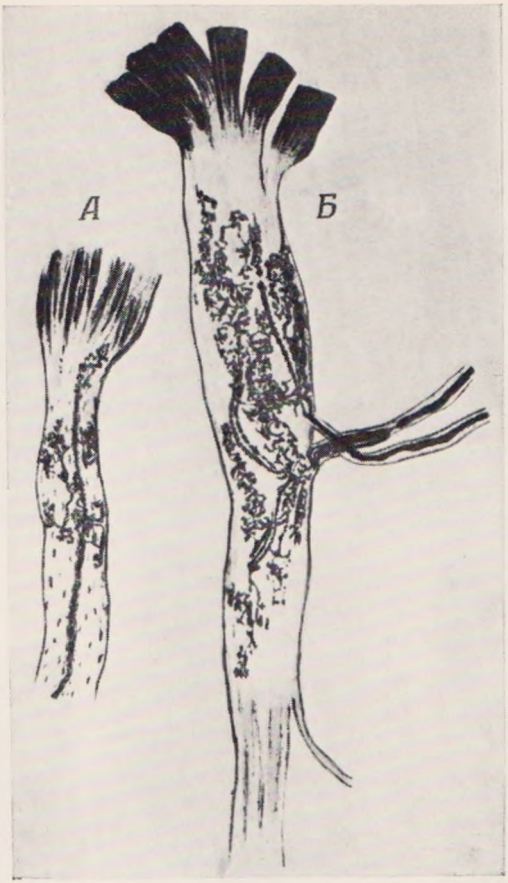


Фото VI. Рецепторные органы Гольджи [180].

А — из ахиллова сухожилия крысы (×98), *Б* — из ахиллова сухожилия (×147).

Alexandrowicz J. S., Receptor organs in thoracic and abdominal muscles of crustacea, Biol. Rev., **42**, 288—326 (1967).
Alnaes E., Static and dynamic properties of Golgi tendon organs in the exterior tibial and soleus muscles of the cat, Acta physiol. scand., **70**, 176—187 (1967).
Alnaes E., Jansen J. K. S., Rudjord T., Fusimotor activity in the spinal cat, Acta physiol. scand., **63**, 197—212 (1965).
Alpern M., Wolter J. R., The relation of horizontal saccadic and vergence movements, Arch. Ophthal., Chicago, **56**, 685—690 (1956).
Amassian V. E., Berlin L., Early cortical projection of Group I afferents in the forelimb muscles of cat, J. Physiol., **143**, 61P (1958).
Anastassjevic R., Anojčic M., Todorović B., Vučo J., The differential reflex excitability of alpha motoneurones of decerebrate cats caused by vibration applied to the tendon, Brain Res., **11**, 336—346 (1968).
Andersen P., Interhippocampal impulses II. Apical dendritic activation of CA1 neurons, Acta physiol. scand., **48**, 178—208 (1960).
Andersen P., Jansen J. K. S., Lφyning Y., Slow and fast muscle fibres in the Atlantic Hagfish, Acta physiol. scand., **57**, 167—179 (1963).
Andersen P., Limo T., Mode of activation of hippocampal pyramidal cells by excitatory synapses on dendrites, Exp. Brain Res., **2**, 247—260 (1966).
Andersen P., Sears T. A., The mechanical properties and innervation of fast and slow motor units in the intercostal muscles of the cat, J. Physiol., **172**, 114—129 (1964).
Anderson B. F., Lennerstrand G., Thoden U., Response characteristics of muscle spindle endings at constant length to variations in fusimotor activation. Acta physiol. scand., **74**, 301—318 (1968).
Anderson B. F., Lennerstrand G., Thoden U., Fusimotor effects on position and velocity sensitivity of spindle endings in the external intercostal muscle of the cat, Acta physiol. scand., **74**, 285—300 (1968).
Anderson S., Gernandt B. E., Ventral root discharge in response to vestibular and proprioceptive stimulation, J. Neurophysiol., **19**, 524—543 (1956).
Anderson S. A., Landgren S., Wolsk D., The thalamic relay and cortical projection of Group I muscle afferents from the forelimb of the cat, J. Physiol., **183**, 576—591 (1966).
Andrew B. L., Reflex activity in small motor fibres from the limbar spinal cord, J. Physiol., **148**, 28—29P (1959).
Appelberg B., Electrical stimulation of nucleus ruber on the gamma motor system, Acta physiol. scand., **55**, 150—159 (1962).
Appelberg B., The effect of electrical stimulation in nucleus ruber on the response to stretch in primary and secondary muscle spindle afferents, Acta physiol. scand., **56**, 140—151 (1962).
Appelberg B., A rubro-olivary pathway. II. Simultaneous action on dynamic fusimotor neurones and the activity of the posterior lobe cerebellar cortex, Exp. Brain Res., **3**, 382—390 (1967).
Appelberg B., Bessou P., Laporte Y., Effects of dynamic and static fusimotor fibres on the responses of primary and secondary endings belonging to the same spindle, J. Physiol., **177**, 29—30P (1965).
Appelberg B., Bessou P., Laporte Y., Action of static and dynamic fusimotor fibres on secondary endings of cat's spindles, J. Physiol., **185**, 160—175 (1966).
Appelberg B., Emonet-Dénand F., Central control of static and dynamic sensitivities of muscle spindle primary endings, Acta physiol. scand., **65**, 487—494 (1965).
Appelberg B., Emonet-Dénand F., Motor units of the first superficial lumbrical muscle of the cat, J. Neurophysiol., **30**, 154—160 (1967).

37. *Appelberg B., Jeneskog T.*, A dorso-lateral spinal pathway mediating information from the mesencephalon to dynamic fusimotor neurones, Acta physiol. scand., **77**, 159—171 (1969).
38. *Appelberg B., Kosary I. Z.*, Excitation of flexor fusimotor neurones by electrical stimulation in the red nucleus, Acta physiol. scand., **59**, 445—453 (1963).
39. *Appelberg B., Molander C. J.*, A rubro-olivary pathway. I. Identification of a descending system for control of the dynamic sensitivity of muscle spindles, Exp. Brain Res., **3**, 372—381 (1967).
40. *Apter J. T.*, Projection of the retina on superior colliculus of cats. J. Neurophysiol., 8, 123—134 (1945).
41. *Araki T., Otani T.*, Response of single motoneurons to direct stimulation in toad's spinal cord, J. Neurophysiol., **18**, 472—485 (1955).
42. *Araki T., Otani T.*, Accommodation and local response in motoneurone of toad's spinal cord, Jap. J. Physiol., **9**, 69—83 (1959).
43. *Armstrong D. M.*, Synaptic excitation and inhibition of Betz cells by antidromic pyramidal volleys, J. Physiol., **178**, 37P (1965).
44. *Asanuma H., Stoney S. D., Abzug C.*, Relationship between afferent input and motor outflow in cat motorsensory cortex, J. Neurophysiol., **31**, 670—681 (1968).
45. *Ascher P., Buser P.*, Modalités de mise en jeu de la voie pyramidale chez le chat anesthésié au chloralose, J. Physiol. Paris, **50**, 129—132 (1958).
46. *Ashworth B., Grimby L., Kugelberg E.*, Comparison of voluntary and reflex activation of motor units, J. Neurol. Neurosurg. Psychiat., **30**, 91—98 (1967).
47. *Atwood H. L., Dorai Raj B. S.*, Tension development and membrane response in phasic and tonic muscle fibers of a crab, J. cell. comp. Physiol., **64**, 55—72 (1964).
48. *Azzena G. B.*, Otolithic influences on the unitary discharge of the oculomotor nucleus, Brain Res., **2**, 218—232 (1966).
49. *Bach-y-Rita P.*, Extraocular proprioception, Acta neurol. Latinoam., **5**, 17—39 (1959).
50. *Bach-y-Rita P.*, Motor innervation of eye muscles, Trans. Pacific Coast Oto-Ophthal. Soc., pp. 79—87 (1967).
51. *Bach-y-Rita P.*, Neurophysiology of eye movements. In «Symposium on the Control of Eye Movements» (Bach-y-Rita P., ed.). In preparation, 1970.
52. *Bach-y-Rita P., Ito F.*, In vivo studies on fast and slow muscle fibers in cat extraocular muscles, J. gen. Physiol., **49**, 1177—1198 (1966).
53. *Bach-y-Rita P., Ito F.*, Properties of stretch receptors in cat extraocular muscles, J. Physiol., **186**, 663—688 (1966).
54. *Bach-y-Rita P., Murata K.*, Extraocular proprioceptive responses in the VI nerve of the cat, Quart. J. exp. Physiol., **49**, 408—416 (1964).
55. *Ballif L., Fulton J. F., Liddell E. G. T.*, Observations on spinal and decerebrate knee-jerks with special reference to their inhibition by single break-shocks, Proc. Roy. Soc. B., **98**, 589—607 (1925).
56. *Bard P.*, Studies on the cerebral cortex. I. Localized control of placing and hopping reactions in the cat and their normal management by small cortical remnants, Arch. neurol. psychiat., Chicago, **30**, 40—74 (1933).
57. *Barker D.*, The innervation of the muscle spindle, Quart. J. micr. Sci., **89**, 143—186 (1948).
58. *Barker D.*, Some results of quantitative histological investigation of stretch receptors in limb muscles of the cat., J. Physiol., **149**, 7—9P (1959).
59. *Barker D.* (ed.), Symposium on Muscle Receptors, Hong Kong, Hong Kong University Press, 1962.
60. *Barker D.*, The structure and distribution of muscle receptors. In «Symposium on Muscle Receptors» (Barker D., ed.), pp. 227—240, Hong Kong, Hong Kong University Press, 1962.

Barker D., The motor innervation of the mammalian muscle spindle. In «Muscular Afferents and Motor Control. Nobel Symposium I» (Granit R., ed.), pp. 51—58, Stockholm, Almqvist and Wiksell, 1966.

Barker D., The innervation of the mammalian skeletal muscle. In «Myotatic, Kinesthetic and Vestibular Mechanisms, Ciba Symposium» (de Reuck A.V.S. and Knight J., eds.), pp. 3—15, London, Churchill Ltd., 1967.

Barker D., Chin N. K., The number and distribution of muscle spindles in certain muscles of the cat, J. Anat. Lond., **94**, 473—486 (1960).

Barker D., Cope M., Tandem muscle spindles in the frog, J. Anat. Lond., **96**, 49—57 (1962).

Barker D., Cope M., The innervation of individual muscle fibres. In «Symposium on Muscle Receptors» (Barker D., ed.), pp. 263—269, Hong Kong. Hong Kong University Press, 1962.

Barker D., Cope M., Ip M. C., Tandem muscle spindles in the frog and cat. J. Physiol., **154**, 23—24P (1960).

Barker D., Gidumal J. L., Some observations on the morphology of the intrafusal muscle fibre, J. Physiol., **153**, 28—29P (1960).

Barker D., Hunt J. P., Mammalian intrafusal muscle fibres, Nature, **203**, 1193 (1964).

Barker D., Ip M. C., A study of single and tandem type of muscle spindle in the cat, Proc. Roy. Soc. B, **154**, 377—397 (1961).

Barker D., Ip M. C., A silver method for demonstrating the innervation of mammalian muscle in teased preparations, J. Physiol., **169**, 73—74P (1963).

Barker D., Ip M. C., The motor innervation of cat and rabbit muscle spindles. J. Physiol., **177**, 27—28P (1964).

Barker D., Ip M. C., Sprouting and degeneration of mammalian motor axons in normal and de-afferentated skeletal muscle, Proc. Roy. Soc. B, **163**, 538—554 (1966).

Barker D., Ip M. C., Adal M. N., A correlation between the receptor population of the cat's soleus muscle and the afferent fibrediameter spectrum of the nerve supplying it. In «Symposium on Muscle Receptors» (Barker D., ed.), pp. 257—261, Hong Kong, Hong Kong University Press, 1962.

Bessou P., Haase J., Heinrich W., Fusimotorische Alpha-Reflexe an proximalen Flexorenspindeln der Katze, Pflüg. Arch. ges. Physiol., **294**, 49—69 (1967).

Bessou P., Haase J., Heinrich W., Schlegel H.-J., Die Entaadungen deafferentierter Katzen-Flexor-Muskelspindeln mit fusimotorischer α-Innervation bei repetierender Reizung von Ventralwurzelfilamenten, Pflüg. Arch. ges. Physiol., **200**, 101—113 (1966).

Bourguignon J. V., Muscles Alive. Their Functions Revealed by Electromyography, Baltimore, Williams and Wilkins Co., 1962.

Brissaud C., Imbert M., Efferences corticifuges «non-pyramidales» au niveau du pedoncule cerebral, Arch. ital. Biol., **103**, 421—447 (1965).

Brooks C., Moruzzi G., Pompeiano O., Cerebellar release phenomena, Arch. ital. Biol., **95**, 71—95 (1957).

Bruce F. E., The muscle-spindle under pathological conditions, Brain, **20**, 158—179 (1897).

Cajal J., Beiträge zur Kenntnis der Muskelspindeln, Anat. Hefte, I Abt., **15**, 299—306 (1900).

Carpenter J., Grillner S., Monosynaptic control of static γ-motoneurones from the lower brain stem, Experimentia, **24**, 146—147 (1968).

Carpenter J., Grillner S., Changes in dynamic sensitivity of primary muscle spindle afferents induced by DOPA, Acta physiol. scand., **74**, 629—636 (1968).

83. *Bergmans J., Grillner S.*, Reciprocal control of spontaneous activity and reflex effects in static and dynamic flexor γ-motoneurones revealed by an injection of DOPA, Acta physiol. scand., **77**, 106—124 (1969).
84. *Bernhard C. G., Bohm E.*, Cortical representation and functional significance of the cortico-motoneuronal system, Arch. neurol. psychiat., Chicago, **72**, 473—502 (1954).
85. *Bernhard C. G., Bohm E., Petersen I.*, Investigations on the organization of the corticospinal system in monkeys, Acta physiol. scand., **29**, Suppl. **106**, 79—105 (1953).
86. *Bessou P., Emonet-Dénand F., Laporte Y.*, Relation entre la vitesse de conduction des fibres nerveuses motrices et le temps de contraction de leurs unites motrices, C. R. Acad. Sci., **256**, 5625—5627 (1963).
87. *Bessou P., Emonet-Dénand F., Laporte Y.*, Motor fibres innervating extrafusal and intrafusal muscle fibres in the cat, J. Physiol., **180**, 649—672 (1965).
88. *Bessou P., Laporte Y.*, Responses from primary and secondary endings of the same neuromuscular spindle of the tenuissimus muscle of the cat. In «Symposium on Muscle Receptors» (Barker D., ed.), pp. 105—115, Hong Kong, Hong Kong University Press, 1962.
89. *Bessou P., Laporte Y.*, Potentiels fusoriaux provoqués par la stimulation de fibres fusimotrices chez le chat, C.R. Acad. Sci., **260**, 4827—4830 (1965).
90. *Bessou P., Laporte Y.*, Observations on static fusimotor fibres. In «Muscular Afferents Motor Control. Nobel Symposium I» (Granit R., ed.), pp. 81—89, Stockholm, Almqvist and Wiksell, 1966.
91. *Bessou P., Laporte Y., Pagès B.*, Similitude des effets (statiques ou dynamiques) exercés par des fibres fusimotrices uniques sur les terminaisons primaires de plusieurs fuseaux chez le chat, J. Physiol. Paris, **58**, 31—37 (1966).
92. *Bessou P., Laporte Y., Pagès B.*, A method of analysing the response of spindle primary endings to fusimotor stimulation, J. Physiol., **196**, 37—45 (1968).
93. *Bessou P., Laporte Y., Pagès B.*, Frequencygrams of spindle primary endings elicited by stimulation of static and dynamic fusimotor fibres, J. Physiol., **196**, 47—63 (1968).
94. *Bessou P., Pagès B.*, Enregistrement de mouvements de fuseaux neuromusculaires partiellement disséqués consécutifs à la stimulation des fibres fusimotrices statiques chez le chat, C.R. Acad. Sci., **265**, 351—354 (1967).
95. *Bianconi R., Granit R., Reis D. J.*, The effects of extensor muscle spindle and tendon organs on homonymous motoneurones in relation to tetanus and curarization, Acta physiol. scand., **61**, 331—347 (1964).
96. *Bianconi R., Granit R., Reis D. J.*, The effects of flexor muscle spindle and tendon organs on homonymous motoneurones in relation to tetanus and curarization, Acta physiol. scand., **61**, 348—356 (1964).
97. *Bianconi R., van der Meulen J. P.*, The response to vibration of the end organs of mammalian muscle spindles, J. Neurophysiol., **26**, 177—190 (1963).
98. *Bishop P. O., Jeremy D., Lance J. W.*, Properties of pyramidal tract, J. Neurophysiol., **16**, 537—550 (1953).
99. *Bizzi E.*, Discharge of frontal eye field neurons during saccadic and following eye movements in unanesthetized monkeys, Exp. Brain Res., **6**, 69—80 (1968).
100. *Björk A., Kugelberg E.*, Motor unit activity in the human extrinsic muscles, Electroen. Neurophysiol., **5**, 271—278 (1953).
101. *Blix M.*, Die Länge und die Spannung des Muskels. IV. Abhandl., Skand. Arch. Physiol., **5**, 173—206 (1895).

Rosemark B., Some aspects on the crossed extensor reflex in relation to motoneurones supplying fast and slow contracting muscles. In «Muscular Afferents and Motor Control. Nobel Symposium I» (Granit R., ed.), pp. 261—268, Stockholm, Almqvist and Wiksell, 1966.

Boyd I. A., The histological structure of the receptors in the kneejoint of the cat correlated with their physiological response, J. Physiol., 124, 476—488 (1954).

Boyd I. A., The tenuissimus muscle of the cat, J. Physiol., **133**, 35P (1956).

Boyd I. A., The structure and innervation of the nuclear bag muscle fibre system and the nuclear chain muscle fibre system in mammalian muscle spindles. Phil. Trans. Ser. B, **245**, 81—136 (1962).

Boyd I. A., The behaviour of isolated mammalian muscle spindles with intact innervation, J. Physiol., **186**, 109—110P (1966).

Boyd I. A., The mechanical properties of mammalian intrafusal muscle fibres, J. Physiol., **187**, 10—12P (1966).

Boyd I. A., *Davey M. R.*, The groups of origin in the nerves to skeletal muscles of the γ_1 and γ_2 fusimotor fibres present close to, and within, mammalian muscle spindles. In «Symposium on Muscle Receptors» Barker D. ed.), pp. 191—198, Hong Kong, Hong Kong University Press, 1962.

Boyd I. A., *Davey M. R.*, The distribution of two types of small motor nerve fibre to different muscles in the hind limb of the cat, In «Muscular Afferents and Motor Control, Nobel Symposium I» (Granit R., ed.), pp. 59—68, Stockholm, Almqvist and Wiksell, 1966.

Boyd I. A., *Davey M. R.*, The composition of peripheral nerves. In «Control and Innervation of Skeletal Muscle» (Andrew B. L., ed.), pp. 35—52, Edinburgh, Livingstone Ltd., 1966.

Boyd I. A., *Davey M. R.*, Composition of Peripheral Nerves, Edinburgh, Livingstone Ltd., 1968.

Boyd I. A., *Roberts T. D. M.*, Proprioceptive discharges from stretch-receptors in the knee-joint of the cat, J. Physiol., **122**, 38—58 (1953).

Bradley K., *Easton D. M.*, *Eccles J. C.*, An investigation of primary or direct inhibition, J. Physiol., **122**, 474—488 (1953).

Bradley K., *Eccles J. C.*, Analysis of the fast afferent impulses from thigh muscles. J. Physiol., **122**, 462—473 (1953).

Bradley K., *Somjen G. G.*, Accommodation in motoneurones of the rat and the cat, J. Physiol., **156**, 75—92 (1961).

Bremer F., Contribution à l'étude de la physiologie du cervelet. La fonction inhibitrice du paléo-cerebellum, Arch. int. Physiol., **19**, 189—226 (1922).

Bremer F., *Titéca J.*, Du mécanisme de l'action de la novocaine sur le tissu musculaire, C.R. Soc. Biol., Paris, **105**, 873—875 (1930).

Brettauer C. F., *Shumpert E. E.*, *Eldred E.*, Insertions of intrafusal fibers in muscle spindles of the cat and other mammals, Anat. Rec., **164**, 391—401 (1969).

Brindley G. S., *Merton P. A.*, The absence of position sense in the human eye, J. Physiol., **153**, 127—130 (1960).

Brock L. G., *Coombs J. S.*, *Eccles J. C.*, The recording of potentials from motoneurones with an intracellular electrode, J. Physiol., **117**, 431—460 (1952).

Brock L. G., *Eccles J. C.*, *Rall W.*, Experimental investigations on the afferent fibres in muscle nerve, Proc. Roy. Soc., B, **138**, 453—475 (1951).

Brodal A., Some anatomical considerations of the corticospinal tract and corticobulbar fibres to the brain stem. In «Acute Hemiplegia in Childhood», pp. 28—120. The national Spastics Society Study Group, Clevedon,

123. *Brodal A., Pompeiano O., Walberg F.*, The Vestibular Nuclei and Their Connections, Anatomy and Functional Correlations, Edinburgh, Oliver and Boyd, 1962.
124. *Brodal A., Walberg F.*, Anatomical studies of some corticofugal connections to the brain stem. In «Structure and Function of the Cerebral Cortex» (Tower D. P. and Schadé J. P., eds.), pp. 116—123, Amsterdam, Elsevier, 1959.
125. *Bronk D. W., Ferguson L. K.*, The nervous control of intercostal respiration, Amer. J. Physiol., **110**, 700—707 (1934).
126. *Brookhart J. M.*, A study of cortico-spinal activation of motor neurons, Res .Publ. Ass. nerv. ment. Dis., **30**, 157—173 (1950).
127. *Brookhart J. M., Fadiga E.*, Potential fields initiated during monosynaptic activation of frog motoneurones, J. Physiol., **150**, 633—655 (1960).
128. *Brookhart J. M., Morris R. E.*, Antidromic potential recordings from the bulbar pyramid of the cat, J. Neurophysiol., **11**, 387—398 (1948).
129. *Brooks V. B., Asanuma H.*, Recurrent cortical effects following stimulation of medullary pyramid, Arch. ital. Biol., **103**, 247—278 (1965).
130. *Brooks V. B., Asanuma H.*, Pharmacological studies of recurrent cortical inhibition and facilitation, Amer. J. Physiol., **208**, 674—681 (1965).
131. *Brooks V. B., Kameda K., Nagel R.*, Recurrent inhibition in the cat's cerebral cortex. In «Inhibitory Neuronal Mechanisms» (Euler C. v., Skoglund S. and Söderberg U., eds.), pp. 327—331, London, Pergamon Press, 1968.
132. *Brooks V. B., Wilson V. J.*, Localization of stretch reflexes by recurrent inhibition, Science, **127**, 472—473 (1958).
133. *Brooks V. B., Wilson V. J.*, Recurrent inhibition in the cat's spinal cord, J. Physiol., **146**, 380—391 (1959).
134. *Brown M. C., Crowe A., Matthews P. B. C.*, Observations on the fusimotor fibres of the tibialis posterior muscle of the cat, J. Physiol., **177**, 140—159 (1965).
135. *Brown M. C., Engberg I., Matthews P. B. C.*, The relative sensitivity to vibration of muscle receptors of the cat, J. Physiol., **192**, 773—800 (1967).
136. *Brown M. C., Lawrence D. G., Matthews P. B. C.*, Antidromic inhibition of presumed fusimotor neurones by repetitive nerve stimulation of the ventral root in the decerebrate cat, Experientia, **24**, 1210—1211 (1968).
137. *Brown M. C., Lawrence D. G., Matthews P. B. C.*, Reflex inhibition by afferent input of spontaneously discharging motoneurones in the decerebrate cat, J. Physiol., **198**, 5—7P (1968).
138. *Brown M. C., Lawrence D. G., Matthews P. B.C.* Static fusimotor fibres and the position sensitivity of muscle spindle receptors, Brain Res., **16**, 173—187 (1969).
139. *Brown M. C., Matthews P. B. C.*, The effect on a muscle twitch of the background response of its motor nerve fibres, J. Physiol., **150**, 332—346 (1960).
140. *Brown M. C., Matthews P. B. C.*, An investigation into the possible existence of polyneuronal innervation of individual skeletal muscle fibres in certain hind-limb muscles of the cat, J. Physiol., **151**, 436—457 (1960).
141. *Brown M. C., Matthews P. B. C.*, On the sub-division of the efferent fibres to muscle spindles into static and dynamic fusimotor fibres. In «Control and Innervation of Skeletal Muscle» (Andrew B. L., ed.), pp. 17—31, Edinburgh, Livingstone Ltd., 1966.
142. *Browne K., Lee J., Ring P. A.*, The sensation of passive movement at the metatarso-phalangeal joint of the great toe in man, J. Physiol., **123**, 448—458 (1954).
143. *Brzezinski D. K., von*, Untersuchungen zur Histochemie der Muskelspindeln. II. Mitteilung. Zur Topochemie und Funktion des Spindelraumes und der Spindelkapsel, Acta histochem., **12**, 277—288 (1961).

Buchthal F., The mechanical properties of the single striated muscle fibre at rest and during contraction and their structural interpretation, Kgl. Danske Vidensk. Selskab Biol. Medd. B. 17, No. 2 (1942).
Buchthal F., The general concept of the motor unit, Res. Publ. Ass. nerv. ment. Dis., **38**, 1—30 (1961).
Buchthal F., Guld C., Rosenfalck P., Volume conduction of the spike of the motor unit potential investigated with a new type of multielectrode. Acta physiol. scand., **38**, 331—354 (1957).
Buchthal F., Guld C., Rosenfalck P., Multielectrode study of the territory of a motor unit, Acta physiol. scand., **39**, 83—104 (1957).
Buchthal F., Kaiser E., The rheology of the cross-striated muscle fibre, Kgl. Danske Vidensk. Selskab Biol. Medd., **21**, No. 7 (1951).
Buchwald J. S., Eldred E., Relations between gamma efferent discharge and cortical activity, Electroen. Neurophysiol., **13**, 243—247 (1961).
Buchwald J. S., Eldred E., Activity in musclespindle circuits during learning. In «Symposium on Muscle Reseptors» (Barker D., ed.), pp. 175—180. Hong Kong, Hong Kong University Press, 1962.
Buller A. J., Dornhorst A. C., Effects of some drugs on the human γ-efferent-spindle system, J. Physiol., **145**, 12P (1959).
Buller A. J., Eccles J. C., Eccles R. M., Differentiation of fast and slow muscles in the cat hind limb, J. Physiol., **150**, 399—416 (1960).
Buller A. J., Eccles J. C., Eccles R. M., Interactions between motoneurones and muscles in respect of the characteristic speeds of their responses. J. Physiol., **150**, 417—439 (1960).
Buller A. J., Lewis D. M., Factors affecting the differentiation of mammalian fast and slow muscle fibres. In «The Effect of Use and Disuse on Neuromuscular Functions» (Gutman E. and Hnik P., eds.), pp. 149—156. Amsterdam, Elsevier, 1963.
Buller A. J., Lewis D. M., The rate of tension development in isometric tetanic contractions of mammalian fast and slow skeletal muscle, J. Physiol., **176**, 337—354 (1965).
Buller A. J., Lewis D. M., Some observations on the effects of tenotomy in the rabbit, J. Physiol., **178**, 326—342 (1965).
Bullock T. H., Horridge G. A., Structure and Function in the Nervous Systems of Invertebrates, I, San Francisco, Freeman and Co., 1965.
Burgess P. R., Clark F. J., Characteristics of knee joint receptors in the cat. J. Physiol., **203**, 317—335 (1969).
Burke R. E., Composite nature of the monosynaptic excitatory postsynaptic potential, J. Neurophysiol., **30**, 1114—1137 (1967).
Burke R. E., Motor unit types of cat triceps surae muscle, J. Physiol., **193**, 141—160 (1967).
Burke R. E., Group Ia synaptic input to fast and slow twitch motor units of cat triceps surae, J. Physiol., **196**, 605—630 (1968).
Burke R. E., Firing patterns of gastrocnemius motor units in the decerebrate cat, J. Physiol., **196**, 631—654 (1968).
Burkhardt D., Die Sinnesorgane des Skelettmuskels und die nervöse Steuerung der Muskeltätigkeit, Ergebn. Biol., **20**, 27—66 (1958).
Burns B. D., Grafstein B., Olszewski J., Identification of neurons giving rise response in isolated cerebral cortex, J. Neurophysiol., **20**, 200—217 (1957).
Bruner P., Ascher P., Mise en jeu réflexe du système pyramidal chez le chat. Arch. ital. Biol., **98**, 123—164 (1960).
Bruner P., Ascher P., Bruner J., Jassik-Gerschenfeld D., Sindberg R., Aspects of sensorimotor reverberation to acoustic and visual stimuli. In «Brain Mechanisms» (Moruzzi G., Fessard A. and Jasper H. H., eds.), pp. 294—324, Amsterdam, Elsevier, 1963.

167. *Buser P., Imbert M.*, Sensory projections to the motor cortex in cats: a microelectrode study. In «Sensory Communication» (Rosenblith W. A., ed.), pp. 607—626, New York, John Wiley and Sons, 1961.
168. *Calma I., Kidd G. L.*, The action of the anterior lobe of the cerebellum on motoneurones, J. Physiol., **149**, 626—653 (1959).
169. *Campbell E. J. M., Howell J. B. L.*, Proprioceptive control of breathing In «Pulmonary Structure and Function. Ciba Symposium» (de Reuck A. V. S. and O'Connor M., eds.), pp. 29—45, London, J. and A. Churchill Ltd. 1962.
170. *Campbell E. J. M., Howell J. B. L.*, The sensation of breathlessness, Brit. Med. Bull., **19**, 36—40 (1963).
171. *Cardin A.*, Sul meccanismo della inibizione reciproca degli arti posteriori dell'animale decerebrato, Boll. Soc. ital. Biol. sper., **22**, 607—608 (1946).
172. *Cardin A.*, Influenza della deafferentazione di uno o piùarti sul tono posturale degli altri arti, nell'animale normale, Boll. Soc. ital. Biol. sper., **22**, 609—611 (1946).
173. *Carli G., Diete-Spiff K., Pompeiano O.*, Responses of the muscle spindles and of the extrafusal fibres in an extensor muscle to stimulation of the lateral vestibular nucleus in the cat, Arch. ital. Biol., **103**, 209—242 (1967).
174. *Carli G., Diete-Spiff K., Pompeiano O.*, Mechanisms of muscle spindle excitation, Arch. ital. Biol., **103**, 273—289 (1967).
175. *Cattaneo A.*, Organes nerveux terminaux musculo-tendineux, leur conditions normales et leur manière de se comporter après la section des racines nerveuses et des nerfs spinaux, Arch. ital. Biol., **10**, 337—357 (1888).
176. *Chang H.-T.*, Activation of internuncial neurons through collaterals of pyramidal fibres at cortical level, J. Neurophysiol., **18**, 452—471 (1955).
177. *Chang H.-T., Ruch T. C., Ward A. A.*, Jr., Topographical representation of muscles in motor cortex of monkeys, J. Neurophysiol., **10**, 39—56 (1947).
178. *Chin N. K., Cope M., Pang M.*, Number and distribution of spindle capsules in seven hindlimb muscles of the cat. In «Symposium on Muscle Receptors» (Barker D., ed.), pp. 241—248, Hong Kong, Hong Kong University Press, 1962.
179. *Christensen E.*, Topography of terminal motor innervation in striated muscles from stillborn infants, Amer. J. phys. med., **38**, 65—78 (1959).
180. *Ciaccio G. V.*, Intorno alle piastre nervose finali ne tendini de'vertebrati, Mem. Reale Accad. Sci., Bologna, Serie IV, **10**, 301—324 (1890).
181. *Cilimbaris P. A.*, Histologische Untersuchungen über die Muskelspindeln der Augenmuskeln, Arch. mikr. Anat., **75**, 692—747 (1910).
182. *Cipollone L. T.*, Nuove ricerche sul fuso neuro-muscolare, Ric. Lab. Anat. Univ. Roma, VI, 157—200 (1897—1898).
183. *Clark D. A.*, Muscle counts of motor units: a study in innervation ratios, Amer. J. Physiol., **96**, 296—304 (1931).
184. *Clarke A. M.*, The effect of stimulation of certain skin areas on the extensor motoneurons in the phasic reaction of a stretch reflex in normal human subjects, Electroen. Neurophysiol., **21**, 185—193 (1966).
185. *Close J. R., Maurer R. C., Poor P. M.*, Single motor unit action potentials, Clin. orthopaedics, **42**, 171—190 (1965).
186. *Close R.*, Dynamic properties of fast and slow skeletal muscles of the rat during development, J. Physiol., **173**, 74—95 (1964).
187. *Close R.*, Properties of motor units in fast and slow skeletal muscles of the rat, J. Physiol., **193**, 45—55 (1967).
188. *Clough J. F. M., Kernell D., Phillips C. G.*, The distribution of monosynaptic excitation from the pyramidal tract and from primary spindle afferents to motoneurones of the baboon's hand and forearm, J. Physiol., **198**, 145—166 (1968).

189. *Coërs C.*, Histochemical identification of motor nerve endings in muscle spindles. In «Symposium on Muscle Reseptors» (Barker D., ed.), pp. 221—226, Hong Kong, Hong Kong University Press, 1962.
190. *Coërs C.*, Structure and organization of the myoneural junction, Int. J. Cytol., **22**, 239—267 (1967).
191. *Coërs C., Durand J.*, Donnés morphologiques nouvelles sur l'innervation des fuseaux, neuromusculaires, Arch. Biol., Paris, **67**, 685—715 (1956).
192. *Coërs C., Woolf A. L.*, The Innervation of Muscle, Oxford, Blackwell, 1959.
193. *Cohen B., Suzuki J.-I., Bender M. B.*, Eye movements from semicircular canal nerve stimulation in the cat, Ann. otol. rhinol. laryngol, **73**, 153—169 (1964).
194. *Cohen L. A.*, Role of eye and neck proprioceptive mechanisms in body orientation and motor coordination, J. Neurophysiol., **24**, 1—11 (1961).
195. *Cohen M. J.*, Muscle fibres and efferent nerves in a crustacean receptor muscle, Quart. J. micr. Sci., **104**, 551—559 (1963).
196. *Collins C. G., Scott A. B., O'Meara D. M.*, Elements of the peripheral oculomotor apparatus, Amer. J. Optom., **46**, 510—515 (1969).
197. *Conradi S.*, Ultrastructure and distribution of neuronal and glial elements on the motoneuron surface in the lumbosacral spinal cord of the adult cat, Acta physiol. scand. Suppl., **332**, 5—48 (1969).
198. *Conradi S.*, Ultrastructure and distribution of neuronal and glial elements on the surface of the proximal part of a motoneuron dendrite, analyzed by serial sections, Acta physiol. scand. Suppl., **332**, 49—64 (1969).
199. *Conradi S.*, Observations on the ultrastructure of the axon hillock and initial axon segment of lumbosacral motoneurons in the cat, Acta physiol. scand. Suppl., **332**, 65—84 (1969).
200. *Conradi S.*, Ultrastructure of dorsal root boutons on limbosacral motoneurons of the adult cat, as revealed by dorsal root section, Acta physiol. scand. Suppl., **332**, 85—115 (1969).
201. *Coombs J. S., Curtis D. R., Eccles J. C.*, The interpretation of spike potentials of motoneurones, J. Physiol., **139**, 198—231 (1957).
202. *Coombs J. S., Curtis D. R., Eccles J. C.*, The generation of impulses in motoneurones, J. Physiol., **139**, 232—249 (1957).
203. *Coombs J. S., Eccles J. C., Fatt P.*, The electrical properties of the motoneurone membrane, J. Physiol., **130**, 291—325 (1955).
204. *Coombs J. S., Eccles J. C., Fatt P.*, The specificionic conductance and the ionic movements across the motoneuronal membrane that produces the inhibitory post-synaptic potential, J. Physiol., **130**, 326—373 (1955).
205. *Coombs J. S., Eccles J. C., Fatt P.*, Excitatory synaptic action in motoneurones, J. Physiol., **130**, 374—395 (1955).
206. *Cooper S.*, The secondary endings of muscle spindles, J. Physiol., **149**, [illegible]—39P (1959).
207. *Cooper S.*, Muscle spindles and other muscle receptors. In «Structure and Function of Muscle». Vol. I, Ch. IX (Bourne G. H., ed.), pp. 381—[illegible], New York, Academic Press, 1960.
208. *Cooper S.*, The responses of the primary and secondary endings of muscle spindles with intact motor innervation during applied stretch, Quart. J. exp. Physiol., **46**, 389—398 (1961).
209. *Cooper S.*, Muscle spindles and motor units. In «Control and Innervation of Skeletal Muscles» (Andrew B. L., ed.), pp. 9—16, Edinburgh, Livingstone Ltd., 1966.
210. *Cooper S.*, The small motor nerves to muscle spindles and to extrinsic eye muscles, J. Physiol., **186**, 28—29P (1966).
211. *Cooper S., Creed R. S.*, Reflex effects of active muscular contraction, J. Physiol., 62, 273—279 (1927).

212. *Cooper S., Creed R. S.*, More reflex effects of active muscular contraction. J. Physiol., **64**, 199—214 (1927).
213. *Cooper S., Daniel P. M.*, Muscle spindles in human extrinsic eye muscles. Brain, **72**, 1—24 (1949).
214. *Cooper S., Daniel P. M.*, Human muscle spindles, J. Physiol., **133**. 1P (1956).
215. *Cooper S., Daniel P. M.*, Responses from the stretch receptors of the goat's extrinsic eye muscle with an intact motor innervation, Quart. J. exp. Physiol., **42**, 222—231 (1957).
216. *Cooper S., Daniel P. M.*, Muscle spindles in man; their morphology in the lumbricals and the deep muscles of the neck, Brain, **86**, 563—58[illegible] (1963).
217. *Cooper S., Daniel P. M.*, Elastic tissue in muscle spindles of man and the rat, J. Physiol., **192**, 10—11P (1967).
218. *Cooper S., Daniel P. M., Whitteridge D.*, Afferent impulses in the oculomotor nerve, from the extrinsic eye muscles, J. Physiol., **113**, 463—47[illegible] (1951).
219. *Cooper S., Daniel P., Whitteridge D.*, Nerve impulses in the brainstem of the goat. Short latency response obtained by stretching the extrinsic eye muscles and jaw muscles, J. Physiol., **120**, 471—490 (1953).
220. *Cooper S., Daniel P. M., Whitteridge D.*, Nerve impulse in the brainstem of the goat. Responses with long latencies obtained by stretching the extrinsic eye muscles, J. Physiol., **120**, 491—513 (1953).
221. *Cooper S., Daniel P. M., Whitteridge D.*, Nerve impulses in the brainstem and cortex of the goat. Spontaneous discharges and responses to visual and other afferent stimuli, J. Physiol., **120**, 514—527 (1953).
222. *Cooper S., Daniel P. M., Whitteridge D.*, Afferent impulses from the muscle spindles of the extrinsic eye muscles and their course within the brainstem. Trans. Ophthalm. Soc. Lond., **74**, 435—440 (1954).
223. *Cooper S., Daniel P.M., Whitteridge D.*, Muscle spindles and other sensory endings in the extrinsic eye muscles: the physiology and anatomy of these receptors and of their connexions with the brain-stem, Brain, **78**, 564—583 (1955).
224. *Cooper S., Denny-Brown D. E.*, Responses to stimulation of the motor area of the cerebral cortex, Proc. Roy. Soc. B, **102**, 222—236 (192[illegible]
225. *Cooper S., Eccles J. C.*, The isometric responses of mammalian muscles, J. Physiol., **69**, 397—385 (1930).
226. *Cooper S., Fillenz M.*, Afferent discharges in response to stretch from the extraocular muscles of the cat and monkey and the innervation of these muscles, J. Physiol., **127**, 400—413 (1955).
227. *Cooper S., Sherrington C. S.*, Gower's tract and spinal border cells. Brain, **63**, 123—124 (1940).
228. *Coppin C. M. L., Jack J. J. B., McIntyre A. K.*, Properties of group I afferent fibres from semitendinosus muscle in the cat, J. Physiol. [illegible] 45—46P (1969).
229. *Corda M., Eklund G., Euler C. von*, External intercostal and phrenic motor responses to changes in respiratory load, Acta physiol. [illegible] **63**, 391—400 (1965).
230. *Corda M., Euler C. von, Lennerstrand G.*, Proprioceptive innervation of the diaphragm, J. Physiol., **178**, 161—177 (1965).
231. *Corda M., Euler C. von, Lennerstrand G.*, Reflex and cerebellar influences on α and on «rhythmic» and «tonic» γ activity in the intercostal [illegible] J. Physiol., **184**, 898—923 (1966).
232. *Cornsweet T. N.*, Determination of the stimuli for involuntary drifts and saccadic eye movements, J. opt. Soc. Amer., **46**, 987—993 (195[illegible]
233. *Corvaja N., Marinozzi V., Pompeiano O.*, Muscle spindles in the [illegible] muscle of the adult cat, Arch. ital. Biol., **107**, 365—543 (1969).

Cragg B. G., The density of synapses and neurones in the motor and visual areas of the cerebral cortex, J. Anat., **101**, 639—654 (1967).
Cragg B. G., Hamlyn L. H., Action potentials of the pyramidal neurones in the hippocampus of the rabbit, J. Physiol., **129**, 608—627 (1955).
Creed R. S., Denny-Brown D., Eccles J. C., Liddell E. G. T., Sherrington C. S., Reflex Activity of the Spinal Cord, Oxford, The Clarendon Press, 1932.
Creutzfeldt O. D., Lux H. D., Nacimiento A. C., Intrazellulare Reizung corticaler Nervenzellen, Pflüg. Arch. ges. Physiol., **281**, 129—151 (1964).
Creutzfeldt O. D., Lux H. D., Watanabe S., Electrophysiology of cortical nerve cells. In «The Thalamus» (Purpura D. R., Yahr M. D., eds.), pp. 209—235, New York, Columbia University Press, 1966.
Critchlow V., Euler C. von, Rhythmic control of intercostal muscle spindles, Experientia, **18**, 426—427 (1962).
Critchlow V., Euler C. von, Intercostal muscle spindle activity and its γ motor control, J. Physiol., **168**, 820—847 (1963).
Crowe A., Matthews P. B. C., The effects of stimulation of static and dynamic fusimotor fibres on the response to stretching of the primary endings of muscle spindles, J. Physiol., **174**, 109—131 (1964).
Crowe A., Matthews P. B. C., Further studies of static and dynamic fusimotor fibres, J. Physiol., **174**, 132—151 (1964).
Cuajunco F., Embryology of the neuromuscular spindle, Carnegie Inst. Contrib. Embryol., **19**, 45—93 (1927).
Cuajunco F., The plurisegmental innervation of neuromuscular spindles, J. comp. Anat., **54**, 205—236 (1932).
Curtis D. R., Eccles J. C., Synaptic action during and after repetitive stimulation, J. Physiol., **150**, 374—398 (1960).
Curtis D. R., Phillis J. W., Watkins J. C., Cholinergic and non-cholinergic transmission in the spinal cord, J. Physiol., **158**, 296—323 (1961).
Daniel P., Spinal nerve endings in the extrinsic eye muscles of man, J. Anat. Lond., **80**, 189—193 (1946).
Davey M. R., Taylor A., The activity of jaw muscle spindles recorded together with active jaw movement in the cat recovering from anaesthesia. J. Physiol., **190**, 8—9P (1967).
Davis J. N., Sears T. A., Stagg D., Taylor A., A quantitative method for determining the effect of increased airway resistance on the electrical activity of human respiratory muscles, J. Physiol., **178**, 33—34P (1965).
Decima E. E., Euler C. von, Excitability of phrenic motoneurones to afferent input from lower intercostal nerves in the spinal cat, Acta physiol. scand., **75**, 580—591 (1969).
Decima E. E., Euler C. von, Intercostal and cerebellar influences on efferent phrenic activity in the decerebrate cat, Acta physiol. scand., **76**, 148—158 (1969).
Decima E. E., Euler C. von, Thoden U., Intercostal-to-phrenic reflexes in the spinal cat, Acta physiol. scand., **75**, 568—579 (1969).
DeGail P., Lance J. W., Neilson P. D., Differential effects on tonic and phasic reflex mechanisms produced by vibration in man, J. Neurol. Neurosurg. Psychiat., **29**, 1—11 (1966).
Delgado J. M. R., Responses evoked in waking cat by electrical stimulation of motor cortex, Amer. J. Physiol., **171**, 436—446 (1952).
Dement W., The occurrence of low voltage, fast, electroencephalogram patterns during behavioral sleep in the cat, Electroen. Neurophysiol., **10**, 291—296 (1958).
Denny-Brown D., On inhibition as a reflex accompaniment of the tendon jerk and of other forms of active muscular response, Proc. Roy. Soc., B, **103**, 321—336 (1928).

257. *Denny-Brown D.*, On the nature of postural reflexes, Proc. Roy. Soc., B, **104**, 252—301 (1929).
258. *Denny-Brown D.*, The histological feature of striped muscle in relation to its functional activity, Proc. Roy. Soc., B, **104**, 371—411 (1929).
259. *Denny-Brown D.*, The Cerebral Control of Movement, Sherrington Lectures, Liverpool, Liverpool University Press, 1966.
260. *Denny-Brown D.*, The fundamental organization of motor behaviour. In «Neurophysiological Basis of Normal and Abnormal Motor Activities» (Yahr M. D., Purpura D. P., eds.), pp. 415—444, Hewlett, Raven Press, 1967.
261. *Devanandan M. S.*, *Eccles R. M.*, *Westerman R. A.*, Single motor units of mammalian muscle, J. Physiol., **178**, 359—367 (1965).
262. *Diamond J.*, The activation and distribution of GABA and L-glutamate receptors on goldfish Mauthner neurones: an analysis of dendritic remote inhibition, J. Physiol., **194**, 669—723 (1968).
263. *Diete-Spiff K.*, The discharge pattern of muscle spindles of the rabbit on activation of intrafusal muscle fibres, J. Physiol., **159**, 282—29[illegible] (1961).
264. *Diete-Spiff K.*, Slow contraction of intrafusal muscle fibres of lumbrical muscle of the dog, J. Physiol., **183**, 65—66P (1966).
265. *Diete-Spiff K.*, Time course of mammalian intrafusal muscle contraction as revealed by cine photography of isolated lumbrical muscle spindles of the dog, Arch. ital. Biol., **104**, 354—386 (1966).
266. *Diete-Spiff K.*, Tension development by isolated muscle spindles of the cat, J. Physiol., **193**, 31—43 (1967).
267. *Diete-Spiff K.*, *Carli G.*, *Pompeiano O.*, Comparison of the effects of stimulation of the VIIIth cranial nerve, the vestibular nuclei or the reticular formation on the gastrocnemius muscle and its spindles, Arch. ital. Biol., **103**, 243—272 (1967).
268. *Diete-Spiff K.*, *Dodsworth H.*, *Pascoe J. E.*, An analysis of the effect of ether and ethyl chloride on the discharge frequency of gastrocnemius fusimotor neurones in the rabbti. In «Symposium on Muscle Receptors» (Barker D. ed.), pp. 43—47, Hong Kong, Hong Kong University Press, 1962.
269. *Ditchburn R. W.*, Eye-movements in relation to retinal action, Optica Acta, **1**, 171—176 (1955).
270. *Ditchburn R. W.*, Physical methods applied to the study of visual perception, Bull. Inst. Physics, 121—125 (1959).
271. *Ditchburn R. W.*, *Fender D. H.*, *Mayne S.*, Vision with controlled movements of the retinal image, J. Physiol., **145**, 98—107 (1959).
272. *Dodt E.*, *Gohl D.*, Ein Fall fehlender Sehnenreflexe bei einem gesunden Menschen und seine neurophysiologische Untersuchung, Dt. Z. Nervenheilk., **168**, 30—34 (1952).
273. *Dow R. S.*, *Moruzzi G.*, The Physiology and Pathology of the Cerebellum, Minneapolis, University of Minnesota Press, 1958.
274. *Droz B.*, *Leblond C. P.*, Migration of proteins along the axons of the sciatic nerve, Science, **137**, 1047—1048 (1962).
275. *Dubowitz V.*, Cross-innervated mammalian skeletal muslce: histochemical, physiological and biochemical observations, J. Physiol., **193**, 481—[illegible] (1967).
276. *Dubowitz V.*, *Pearse A. G. E.*, A comparative histochemical study of oxidative enzyme and phosphorylase activity in skeletal muscle, Histochemie, **2**, 105—117 (1960).
277. *Eberstein A.*, *Goodgold J.*, Slow and fast twitch fibres in human skeletal muscle, Amer. J. Physiol., **215**, 535—541 (1968).
278. *Eccles J. C.*, The Neurophysiological Basis of Mind. The Principles of Neurophysiology, Waynflete Lectures, Oxford, The Clarendon Press, 1953.

Eccles J. C., The Physiology of Nerve Cells, Baltimore, John Hopkins Press, 1957.

Eccles J. C., Inhibitory controls on the flow of sensory information in the nervous system, Proc. XXII Int. Physiol. Congr., Leiden, Excerpta Med. Congr. Series, No. 49, 24—40 (1962).

Eccles J. C., The Physiology of the Synapses, Heidelberg, Springer Verlag, 1964. (Дж. Экклс, Физиология синапсов, М., изд-во «Мир», 1966.)

Eccles J. C., Presynaptic inhibition in the spinal cord. In «Physiology of Spinal Neurons» (Eccles J. C. and Schadé J. P., eds.), pp. 65—89, Amsterdam, Elsevier, 1964.

Eccles J. C., The dynamic loop hypothesis of movement control. In «Information Processing in the Nervous System» (Leibovic K. N., ed.) pp. 245—268, New York, Springer Verlag, 1969.

Eccles J. C., Eccles R. M., Iggo A., Ito M., Distribution of recurrent inhibition among motoneurones, J. Physiol., **159**, 479—499 (1961).

Eccles J. G., Eccles R. M., Iggo A., Lundberg A., Electrophysiological studies on gamma motoneurones, Acta physiol. scand., **50**, 32—40 (1960).

Eccles J. C., Eccles R. M., Iggo A., Lundberg A., Electrophysiological investigations on Renshaw cells, J. Physiol., **159**, 461—478 (1961).

Eccles J. C., Eccles R. M., Kozak W., Further investigations on the influence of motoneurones on the speed of muscle contraction, J. Physiol., **163**, 324—339 (1962).

Eccles J. C., Eccles R. M., Lundberg A., The convergence of monosynaptic excitatory afferents onto many different species of alpha motoneurones, J. Physiol., **137**, 22—50 (1957).

Eccles J. C., Eccles R. M., Lundberg A., Synaptic actions on motoneurones caused by impulses on Golgi tendon organ afferents, J. Physiol., **138**, 227—252 (1957).

Eccles J. C., Eccles R. M., Lundberg A., Action potentials of alpha motoneurones supplying fast and slow muscles, J. Physiol., **142**, 275—291 (1958).

Eccles J. C., Eccles R. M., Lundberg A., Types of neurone in and around the intermediate nucleus of the lumbosacral cord, J. Physiol., **154**, 89—108 (1960).

Eccles J. C., Fatt P., Koketsu K., Cholinergic and inhibitory synapses in a pathway from motor-axon collaterals to motoneurones, J. Physiol., **126**, 524—562 (1954).

Eccles J. C., Fatt P., Landgren S., Central pathway for direct inhibitory action of impulses in largest afferent nerve fibres to muscle, J. Neurophysiol., **19**, 75—98 (1956).

Eccles J. C., Hubbard J. I., Oscarsson O., Intracellular recording from cells of the ventral spino-cerebellar tract, J. Physiol., **158**, 486—516 (1961).

Eccles J. C., Ito M., Szentágothai J., The Cerebellum as a Neuronal Machine, Berlin, Springer Verlag, 1967.

Eccles J. C., Llinás R., Sasaki K., The excitatory action of climbing fibres on the Purkinje cells of the cerebellum, J. Physiol., **182**, 268—296 (1966).

Eccles J. C., Llinás R., Sasaki K., Intracellularly recorded responses of the cerebellar Purkinje cells, Exp. Brain Res., **1**, 161—183 (1966).

Eccles J. C., Provini L., Strata P., Táborikovâ H., Topographical investigations on the climbing fiber inputs from forelimb and hindlimb afferents to the cerebellar anterior lobe, Exp. Brain Res., **6**, 195—215 (1968).

Eccles J. C., Schmidt R. F., Willis W. D., Pharmacological studies on presynaptic inhibition, J. Physiol., **168**, 500—530 (1963).

300. *Eccles J. C., Sherrington C. S.*, Numbers and contraction-values of individual motor-units examined in some muscles of the limb, Proc. Roy. Soc., B, **106**, 326—357 (1930).
301. *Eccles R. M., Lundberg A.*, The synaptic linkage of «direct» inhibition, Acta physiol, scand., **43**, 204—215 (1958).
302. *Eccles R. M., Lundberg A.*, Integrative pattern of Ia synaptic actions on motoneurones of hip and ankle muscles, J. Physiol., **144**, 271—298 (1958).
303. *Eccles R. M., Lundberg A.*, Synaptic actions in motoneurones by afferents which may evoke the flexion reflex, Arch. ital. Biol., **97**, 199—221 (1959).
304. *Eccles R. M., Lundberg A.*, Supraspinal control of interneurones mediating spinal reflexes, J. Physiol., **147**, 565—584 (1959).
305. *Eccles R. M., Phillips C. G., Wu C. P.*, Motor innervation, motor unit organization and afferent innervation of m. extensor digitorum communis of the baboon's forearm, J. Physiol., **198**, 179—192 (1968).
306. *Eccles R. M., Sears T. A., Shealy C. N.*, Intra-cellular recording from respiratory motoneurones of the thoracic spinal cord of the cat. Nature, **193**, 844—846 (1962).
307. *Echlin F., Fessard A.*, Synchronized impulse discharges from receptors in the deep tissues in response to a vibrating stimulus, J. Physiol., **93**, 312—334 (1938).
308. *Edström L., Kugelberg E.*, Histochemical composition, distribution of fibres and fatigability of single motor units, J. Neurol. Neurosurg. Psychiat., **31**, 424—433 (1968).
309. *Edwards C., Ottoson D.*, The site of impulse initiation in a nerve cell of a crustacean stretch receptor, J. Physiol., **143**, 138—148 (1958).
310. *Eide E., Fedina L., Jansen J., Lundberg A., Vyklický L.*, Properties of Clarke's column neurones, Acta physiol. scand., **77**, 125—144 (1969).
311. *Eide E., Lundberg A., Voorhoeve P.*, Monosynaptically evoked inhibitory post-synaptic potentials in motoneurones, Acta Physiol. scand., **53**, 185—195 (1961).
312. *Eklund G., Euler C. von, Rutkowski S.*, Intercostal γ-motor activity, Acta physiol. scand., **57**, 481—482 (1963).
313. *Eklund G., Euler C. von, Rutkowski S.*, Spontaneous and reflex activity of intercostal gamma motoneurones, J. Physiol., **171**, 139—151 (1964).
314. *Eklund G., Hagbarth K.-E.*, Normal variability of tonic vibration reflexes in man, Exp. Neurol., **16**, 80—92 (1966).
315. *Ekstedt J.*, Human single muscle fiber action potentials. Acta physiol. scand., **61**, Suppl. 226 (1964).
316. *Eldred E.*, The dual sensory role of muscle spindles, J. Amer. Phys. Therap. Ass., **45**, 290—313 (1965).
317. *Eldred E., Bridgman C. F., Swett J. E., Eldred B.*, Quantitative comparisons of muscle receptors of the cat's medial gastrocnemius, soleus and extensor digitorum brevis muscles. In «Symposium on Muscle Receptors» (Barker D., ed.), pp. 207—213, Hong Kong, Hong Kong University Press, 1962.
318. *Eldred E., Fujimori B.*, Relations of the reticular formation to muscle spindle activation. In «Reticular Formation of the Brain» (Jasper H. H. ed.), pp. 275—283, Boston, Little, Brown and Co., 1958.
319. *Eldred E., Granit R., Merton P. A.*, Supraspinal control of the muscle spindles and its significance, J. Physiol., **122**, 498—565 (1953).
320. *Eldred E., Hagbarth K.-E.*, Facilitation and inhibition of gamma efferents by stimulation of certain skin areas, J. Neurophysiol., **17**, 59—65 (1954).
321. *Eldred E., Yellin H., Gabbois L., Sweeney S.*, Bibliography on muscle receptors; their morphology, pathology and physiology, Exp. Neurol. Suppl., 3 (1967).

322. *Ellaway P. H.*, Antidromic inhibition of fusimotor neurones, J. Physiol., 198, 39—40P (1968).
323. *Ellaway P. H., Pascoe J. E.*, Discharges of semitendinosus fusimotor neurones in the decerebrated and spinalized rabbit, J. Physiol., **181**, 200—213 (1965).
324. *Emonet-Dénand F., Laporte Y.*, Persistance de l'action dynamique des fibres motrices β sur les terminaisons primaires des fuseaux après curarisation des jonctions neuro-musculaires extra-fusales, C.R. Acad. Sci. Paris, **263**, 1405—1407 (1966).
325. *Emonet-Dénand F., Laporte Y.*, Frequencygrams of rabbit spindle primary endings elicited by stimulation of fusimotor fibres, J. Physiol., **201**, 673—684 (1969).
326. *Emonet-Dénand F., Laporte Y., Pagès B.*, Mise en évidence de fibres fusimotrices statiques chez le lapin, C.R. Acad. Sci. Paris, **259**, 2690—2693 (1964).
327. *Emonet-Dénand F., Laporte Y., Pagès B.*, Fibres fusimotrices statiques et fibres fusimotrices dynamiques, chez le lapin, Arch. ital. Biol., **104**, 195—213 (1966).
328. *Engberg I.*, Reflexes to foot muscles in the cat, Acta physiol. scand. Suppl., 325 (1964).
329. *Engberg I., Lundberg A.*, An electromyographic analysis of stepping in the cat. Experientia, **18**, 174 (1962).
330. *Erlanger J., Gasser H. S.*, Electrical Signs of Nervous Activity, Philadelphia, University of Pennsylvania Press, 1937.
331. *Errable C., Cenoz O. T.*, Inervacion afferente de los musculos estriados. In «Libro de Homenaje al Prof. Dr. Juli C. Garcia Otero», pp. 166—201, Montevideo, Rosgal, Ejido, 1962.
332. *Euler C. von*, The control of respiratory movement. In «Breathlessness» (Howell J.B.L. and Campbell E. J. M., eds.), pp. 19—32, 1966.
333. *Euler C. von*, Proprioceptive control in respiration. In «Muscular Afferents and Motor Control. Nobel Symposium I» (Granit R., ed.), pp. 197—207. Stockholm, Almqvist and Wiksell, 1966.
334. *Euler C. von, Fritts H. W.*, Quantitative aspects of respiratory reflexes from the lungs and chest walls of cats, Acta physiol. scand., **57**, 284—300 (1963).
335. *Euler C. von, Green J. D.*, Activity in single hippocampal pyramids, Acta physiol. sand., **48**, 95—109 (1960).
336. *Euler C. von, Green J. D.*, Excitation inhibition and rhythmical activity in hippocampal pyramidal cells in rabbit, Acta physiol. scand., **48**, 110—125 (1960).
337. *Euler C. von, Green J. D., Ricci G.*, The role of hippocampal dendrites in evoked responses and after-discharges, Acta physiol. scand., **42**, 87—111 (1958).
338. *Euler C. von, Peretti G.*, Dynamic and static contributions to the rhythmic activation of primary and secondary spindle endings in external intercostal muscles, J. Physiol., **187**, 501—516 (1966).
339. *Euler C. von, Söderberg U.*, The relation between gamma motor activity and the electroencephalogram, Experientia, **12**, 278 (1956).
340. *Euler C. von, Söderberg U.*, The influence of hypothalamic thermoceptive structures on the electroencephalogram, Electroen. Neurophysiol., **9**, 401—408 (1957).
341. *Evarts E. V.*, Relation of discharge frequency to conduction velocity in pyramidal tract neurons, J. Neurophysiol., **28**, 216—228 (1965).
342. *Evarts E. V.*, Pyramidal tract activity associated with a conditioned hand movement in the monkey, J. Neurophysiol., **29**, 1011—1027 (1966).
343. *Evarts E. V.*, Representation of movements and muscles by pyramidal tract neurons of the precentral motor cortex. In «Neurophysiological

Basis of Normal and Abnormal Motor Activities» (Yahr M.D. and Purpura D., eds.), pp. 215—251, New York, Raven Press, 1967.
344. *Eyzaguirre G.*, Functional organization of neuromuscular spindle in toad. J. Neurophysiol., **20**, 523—542 (1957).
345. *Eyzaguirre G.*, Modulation of sensory discharges by efferent spindle excitation, J. Neurophysiol., **21**, 465—480 (1958).
346. *Eyzaguirre G.*, The electrical activity of mammalian intrafusal fibres. J. Physiol., **150**, 169—185 (1960).
347. *Eyzaguirre G.*, Motor regulation of the vertebrate spindle. In «Symposium on Muscle Receptors» (Barker D., ed.), pp. 155—166, Hong Kong, Hong Kong University Press (1962).
348. *Eyzaguirre G., Kuffler S. W.*, Processes of excitation in the dendrites and in the soma of single isolated sensory nerve cells of the lobster and crayfish, J. gen. Physiol., **39**, 87—119 (1955).
349. *Fadiga E., Brookhart J. M.*, Monosynaptic activation of different portions of the motor neuron membrane, Amer. J. Physiol., **198**, 693—7[illegible] (1960).
350. *Fehr H.-U.*, Aktivität der Muskelspindel-Endigungen der Fasergruppen I und II als Funktion der Muskelelongation, Helv. Physiol. Pharmacol. Acta, **20**, 163—172 (1962).
351. *Fehr H.-U.*, Die Wirkung von Suxamethonium (Succinylcholin) auf die statische Aktivität primärer und sekundärer Endigungen derselben efferentierten Muskelspindel, Helv. Physiol. Pharmacol. Acta. **22**, C[illegible]—70 (1964).
352. *Feindel W.*, Anatomical overlap of motor units, J. comp. Neurol. **100**, 1—18 (1954).
353. *Feinstein B., Lindegard B., Nyman E., Wohlfart G.*, Morphologic studies of motor units in normal human muscles, Acta anat., **23**, 127—[illegible] (1955).
354. *Feng T. P., Jung H. W., Wu W. Y.*, The contrasting trophic changes of the anterior and posterior latissimus dorsi of the chick following denervation. In «The Effect of Uuse and Disuse on Neuromuscular Function» (Gutman E., Hnik P., eds.), pp. 431—441, Prague, Chechoslovak Acad. Sci., 1963.
355. *Fenn W. O., Marsh B. S.*, Muscular force at different speeds of shortening, J. Physiol., **85**, 277—297 (1935).
356. *Fernand V. S. V., Hess A.*, The occurence, structure and innervation of slow and twitch muscle fibres in the tensor tympani and stapedius of the cat, J. Physiol., **200**, 547—554 (1969).
357. *Fernand V. S. V., Young J. Z.*, The sizes of the nerve fibres of [illegible] nerves, Proc. Roy. Soc., B, **139**, 38—58 (1951).
358. *Fillenz M.*, Responses in the brainstem of the cat to stretch of extraocular muscles, J. Physiol. **128**, 182—199 (1955).
359. *Folkow B., Halicka H. D.*, A comparison between «red» and «white» muscle with respect to blood supply, capillary surface area and oxygen [illegible] during rest and exercise, Microvascular Res., **1**, 1—14 (1968).
360. *Frank K.*, Basic mechanisms of synaptic transmission in the central nervous system, IRE Trans. Med. Electronics ME-6, 85—88 (1959).
361. *Frank K., Fuortes M. G. F.*, Presynaptic and postsynaptic inhibition of monosynaptic reflexes, Fed. Proc., **16**, 39—40 (1957).
362. *Frank K. A., Fuortes M. G. F.*, Accommodation of spinal motoneurones of cats, Arch. ital. Biol., **98**, 165—170 (1960).
363. *Frankenhaeuser B.*, The hypothesis of saltatory conduction, Cold Spring Harb. Symp. quant. Biol., **17**, 27—32 (1952).
364. *Frankenhaeuser B.*, Inactivation of the sodium-carrying membrane in myelinated nerve fibres of Xenopus laevis, J. Physiol., [illegible] (1963).

365. *Frankenhaeuser B., Vallbo A. B.*, Accommodation in myelinated nerve fibres of Xenopus laevis as computed on the basis of voltage clamp data, Acta physiol. scand., **63**, 1—20 (1965).
366. *Fritsch G., Hitzig E.*, Ueber die elektrische Erregbarkeit des Grosshirns, Arch. Anat. Physiol., **37**, 300—302 (1870).
367. *Fulton J. F., Pi-Suñer J.*, A note concerning the probable function of various afferent end-organs in skeletal muscle, Amer. J. Physiol., **83**, 554—562 (1927—1928).
368. *Fuortes M. G. F., Frank K., Becker M. C.*, Steps in the production of motoneuron spikes, J. gen. Physiol., **40**, 735—752 (1957).
369. *Fuortes M. G. F., Mantegazzini F.*, Interpretation of repetitive firing of nerve cells, J. gen. Physiol., **45**, 1163—1179 (1962).
370. *Gassel M. M., Diamantopoulos E.*, The effect of procaine nerve block on neuromuscular reflex regulation in man, Brain, **87**, 729—742 (1964).
371. *Gasser H. S., Erlanger J.*, The rôle of fiber size in the establishment of a nerve block by pressure or cocaine, Amer. J. Physiol., **88**, 581—591 (1929).
372. *Gasser H. S., Graham H. T.*, Potentials produced in the spinal cord by stimulation of the dorsal roots, Amer. J. Physiol., **103**, 303—320 (1933).
373. *Gasser H. S., Grundfest H.*, Axon diameters in relation to the spike dimensions and the conduction velocity in mammalian A fibers, Amer. J. Physiol., **127**, 393—414 (1939).
374. *Gauthier G. F., Padykula H. A.*, Cytological studies of fiber types in skeletal muscle. A comparative study of the mammalian diaphragm, J. cell Biol., **28**, 333—354 (1966).
375. *Gelfan S., Carter S.*, Muscle sense in man, Exp. Neurol., **18**, 469—473 (1967).
376. *Gelfan S., Rapisarda A. F.*, Synaptic density on spinal neurons of normal dogs and dogs with experimental hind-limb rigidity, J. comp. Neurol., **123**, 73—96 (1964).
377. *Gellhorn E., Hyde J.*, Influence of proprioception on map of cortical responses, J. Physiol., **122**, 371—385 (1953).
378. *Gernandt B.*, Vestibular influence upon spinal reflex activity. In «Myotatic, Kinesthetic and Vestibular Mechanisms» (de Reuck A. V. S. and Knight J., eds.), pp. 170—183, London, Churchill, 1967.
379. *Gernandt B. E.*, Interactions between extraocular myotatic and ascending vestibular activities, Exp. Neurol., **20**, 120—134 (1968).
380. *Gernandt B. E., Thulin C.-A.*, Vestibular mechanisms of facilitation and inhibition of cord reflexes, Amer. J. Physiol., **172**, 653—660 (1953).
381. *Giaquinto S., Pompeiano O., Swett J. E.*, EEG and behavioral effects of fore- and hindlimb muscular afferent volleys in unrestrained cats, Arch. ital. Biol., **101**, 133—148 (1963).
382. *Gill P. K., Kuno M.*, Properties of phrenic motoneurones, J., Physiol., **168**, 258—273 (1963).
383. *Gill P. K., Kuno M.*, Excitatory and inhibitory actions on phrenic motoneurones, J. Physiol., **168**, 274—289 (1963).
384. *Gilman S.*, A crossed cerebellar influence on muscle spindle primaries, Brain Res., **8**, 216—219 (1968).
385. *Gilman S.*, Fusimotor fiber responses in the decerebrate cat, Brain Res., **14**, 218—221 (1969).
386. *Gilman S., McDonald W. I.*, Cerebellar facilitation of muscle spindle activity, J. Neurophysiol., **30**, 1494—1512 (1967).
387. *Gilman S., McDonald W. I.*, Relation of afferent fiber conduction velocity to reactivity of muscle spindle receptors after cerebellectomy, J. Neurophysiol., **30**, 1513—1522 (1967).
388. *Gilman S.*, van der *Meulen J. P.*, Cryogenic decerebration, Arch. Neurol., Chicago, **13**, 297—306 (1965).

389. *Ginsborg B. L.*, Spontaneous activity in muscle fibres of the chick, J. Physiol., **150**, 707—717 (1960).
390. *Ginsborg B. L.*, Some properties of avian muscle fibres with multiple neuromuscular junctions, J. Physiol., **154**, 581—598 (1960).
391. *Ginsborg B. L.*, *Mackay B.*, The latissimus dorsi muscles of the chick, J. Physiol., **153**, 19—20P (1960).
392. *Ginzell K. H.*, *Eldred E.*, Relief of decerebrate rigidity by viscero-somatic reflex action, Proc. Western Pharm. Soc., **12**, 41—44 (1969).
393. *Glaser G. H.*, *Higgins D. C.*, Motor stability, stretch responses and the cerebellum. In «Muscular Afferents and Motor Control. Nobel Symposium. I» (Granit R., ed.), pp. 121—138, Stockholm, Almqvist and Wiksell, 1966.
394. Глебовский В. Д., О сократительных свойствах дыхательных мышц у взрослых и новорожденных животных, Физиол. ж., **47**, 427—435 (1961).
395. Глебовский В. Д., О рецепторах растяжения диафрагмы, Физиол. ж., **48**, 545—553 (1962).
396. *Глебовский В. Д.* О рефлексах растяжения межреберных мышц, Физиол. ж., **51**, 1420—1428 (1965).
397. *Goldscheider A.*, Untersuchungen über den Muskelsinn, Arch. Anat. Physiol., Lpz., **13**, 369—502 (1889).
398. *Golgi C.*, Sui nervi dei tendini dell'uomo e di altri vertebrati e di un nuovo organo nervoso terminale musculo tendineo. In «Opera Omnia», Vol. I, pp. 171—198, Milano, Hoepli, 1903.
399. *Golgi C.*, La cellula nervosa motrice. In «Opera Omnia», Vol. II, pp. 540—541, Milano, Hoepli, 1903.
400. *Gordon G.*, *Holbourn A. H. S.*, The mechanical activity of single motor units in reflex contractions of skeletal muscle, J. Physiol., **110**, 26—35 (1949).
401. *Gordon G.*, *Phillips C. G.*, Slow and rapid components in a flexor muscle, Quart. J. exp. Physiol., **38**, 35—45 (1953).
402. *Gottlieb G. L.*, *Agarwal G. C.*, *Stark L.*, Stretch receptor models for single-efferent single-afferent innervation. IEE Trans on man-machine systems, **10**, 17—27 (1969).
403. *Graham Brown T.*, Studies in the physiology of the nervous system. II. Reflex terminal phenomena-rebound-rhythmic rebound and movements of progression, Quart. J. exp. Physiol., **4**, 331—397 (1911).
404. *Graham Brown T.*, On the nature of the fundamental activity of the nervous centres; together with an analysis of the conditioning of rhythmic activity in progression and a theory of the evolution of function in the nervous system, J. Physiol., **48**, 18—46 (1914).
405. *Grampp W.*, The impulse activity in different parts of the slowly adapting stretch receptor neuron of the lobster, Acta physiol. scand. Suppl., 262 (1966).
406. *Granit R.*, Reflex self-regulation of the muscle contraction and autogenetic inhibition, J. Neurophysiol., **13**, 351—372 (1950).
407. *Granit R.*, Reflexes to stretch and contraction of anatagonists around ankle joints, J. Neurophysiol., **15**, 269—279 (1952).
408. *Granit R.*, Receptors and Sensory Perception, New Haven, Yale University Press, 1955. (Р. Гранит, Электрофизиологическое исследование рецепции, М., ИЛ, 1957.)
409. *Granit R.*, Die Aktivierung der Muskelspindeln vom motorischen Cortex der Katze, Pflüg. Arch. ges. Physiol., **260**, 193—196 (1955).
410. *Granit R.*, Reflex rebound by post-tetanic potentiation. Temporal summation-spasticity, J. Physiol., **131**, 32—51 (1956).
411. *Granit R.*, Neuromuscular interaction in postural tone of the cat's isometric soleus muscle, J. Physiol., **143**, 387—402 (1958).

412. *Granit R.*, Some problems of muscle spindle physiology. In «Symposium on Muscle Receptors» (Barker D., ed.), pp. 1—12, Hong Kong, Hong Kong University Press, 1962.
413. *Granit R.*, Charles Scott Sherrington. An Appraisal, London, Nelson, 1966.
414. *Granit R.* (ed.), Muscular Afferents and Motor Control, Nobel Symposium, I, Stockholm, Almqvist and Wiksell, 1966.
415. *Granit R.*, The functional role of the muscle spindle's primary end organs, Sherrington Memorial Lecture, Proc. Roy. Soc. Med., **61**, 69—78 (1968).
416. *Granit R.* Self-activation of muscle spindles in the precollicular cat. In «Modern Neurology» (Locke S., ed.), pp. 115—120, Boston, Little, Brown and Co., 1969.
417. *Granit R.*, Mechanisms Regulating the Discharge of Motoneurons. The Sherrington Lectures XI. Liverpool, Liverpool University Press, 1970.
418. *Granit R., Haase J., Rutledge L. T.*, Recurrent inhibition in relation to frequency of firing and limitation of discharge rate of extensor motoneurones, J. Physiol., **154**, 308—328 (1960).
419. *Granit R., Henatsch H. D.*, Gamma control of dynamic properties of muscle spindles, J. Neurophysiol., **19**, 356—366 (1956).
420. *Granit R., Henatsch H.-D., Steg G.*, Tonic and phasic ventral horn cells differentiated by post-tetanic potentiation in cat extensors, Acta physiol. scand., **37**, 114—126 (1956).
421. *Granit R., Holmgren B.*, Two pathways from brain stem to gamma ventral horn cells, Acta physiol. scand., **35**, 93—108 (1955).
422. *Granit R., Holmgren B., Merton P. A.*, The two routes for excitation of muscle and their subservience to the cerebellum, J. Physiol., **130**, 213—224 (1955).
423. *Granit R., Homma S.*, The discharge to maintained stretch of spindles in slow and fast muscles of rabbit, Acta physiol. scand., **46**, 165—173 (1959).
424. *Granit R., Homma S., Matthews P. B. C.*, Prolonged changes in the discharge of mammalian muscle spindles following tendon taps or muscle twitches, Acta physiol. scand., **46**, 185—193 (1959).
425. *Granit R., Job C.*, Electromyographic and monosynaptic definition of reflex excitability during muscle stretch, J. Neurophysiol., **15**, 409—420 (1952).
426. *Granit R., Job C., Kaada B. R.*, Activation of muscle spindles in pinna reflex, Acta physiol. scand., **27**, 161—168 (1952).
427. *Granit R., Kaada B. R.*, Influence of stimulation of central nervous structures on muscle spindles in cat, Acta physiol. scand., **27**, 130—160 (1952).
428. *Granit R., Kellerth J.-O., Szumski A. J.*, Intracellular recording from extensor motoneurons activated across the gamma loop, J. Neurophysiol., **29**, 530—544 (1966).
429. *Granit R., Kellerth J.-O., Szumski A. J.*, Intracellular autogenetic effects of muscular contraction on extensor motoneurones. The silent period, J. Physiol., **182**, 484—503 (1966).
430. *Granit R., Kellerth J.-O., Williams T. D.*, Intracellular aspects of stimulating motoneurones by muscle stretch, J. Physiol., **174**, 435—452 (1964).
431. *Granit R., Kellerth J.-O., Williams T. D.*, «Adjacent» and «remote» postsynaptic inhibition in motoneurones stimulated by muscle stretch, J. Physiol., **174**, 453—472 (1964).
432. *Granit R., Kernell D., Lamarre Y.*, Algebraical summation in synaptic activation of motoneurones firing within the «primary range» to injected currents, J. Physiol., **187**, 379—399 (1966).
433 *Granit R., Kernell D., Lamarre Y.*, Synaptic stimulation superimposed on motoneurones firing in the «secondary range» to injected currents, J. Physiol., **187**, 401—415 (1966).

434. *Granit R., Kernell D., Shortess G. K.*, Quantitative aspects of repetitive firing of mammalian motoneurones, caused by injected currents, J. Physio., **168**, 911—931 (1963).
435. *Granit R., Kernell D., Shortess G. K.*, The behaviour of mammalian motoneurones during long-lasting orthodromic, antidromic and trans-membrane stimulation, J. Physiol., **169**, 743—754 (1963).
436. *Granit R., Kernell D., Smith R. S.*, Delayed depolarization and the repetitive response to intracellular stimulation of mammalian motoneurones, J. Physiol., **168**, 890—910 (1963).
437. *Granit R., Pascoe J. E., Steg G.*, The behaviour of tonic α and γ motoneurones during stimulation of recurrent collaterals, J. Physiol., **138**, 381—400 (1957).
438. *Granit R., Phillips C. G.*, Excitatory and inhibitory processes acting upon individual Purkinje cells of the cerebellum in cats, J. Physiol., **136**, 520—547 (1956).
439. *Granit R., Phillips C. G.*, Effects on Purkinje cells of surface stimulation of the cerebellum, J. Physiol., **135**, 73—92 (1957).
440. *Granit R., Phillips C. G., Skoglund S., Steg G.*, Differentiation of tonic from phasic alpha ventral born cells by stretch, pinna and crossed extensor reflexes, J. Neurophysiol., **20**, 470—481 (1957).
441. *Granit R., Pompeiano O., Waltman B.*, Fast supraspinal control of mammalian muscle spindles: extra- and intrafusal coactivation, J. Physiol., **147**, 385—398 (1959).
442. *Granit R., Pompeiano O., Waltman B.*, The early discharge of mammalian muscle spindles at onset of contraction, J. Physiol., **147**, 399—418 (1959).
443. *Granit R., Renkin B.*, Net depolarization and discharge rate of motoneurones, as measured by recurrent inhibition, J. Physiol., **158**, 461—477 (1961).
444. *Granit R., Rutledge L. T.*, Surplus excitation in reflex action of motoneurones as measured by recurrent inhibition, J. Physiol., **154**, 283—305 (1960).
445. *Granit R., Skoglund S., Thesleff S.*, Activation of muscle spindles by succinylcholine and decamethonium. The effects of curare, Acta physiol. scand., **28**, 134—151 (1953).
446. *Granit R., Ström G.*, Autogenetic modulation of excitability of single ventral horn cells, J. Neurophysiol., **14**, 113—132 (1951).
447. *Granit R.*, van der *Meulen J. P.*, The pause during contraction in the discharge of the spindle afferents from primary end organs in cat extensor muscles, Acta physiol. scand., **55**, 231—244 (1962).
448. *Gray E. G.*, The spindle and extrafusal innervation of a frog muscle, Proc. Roy. Soc., B, **146**, 416—430 (1956).
449. *Gray E. G.*, The structures of fast and slow muscle fibres in the frog, J. Anat. Lond., **92**, 559—562 (1958).
450. *Green D., Kellerth J.-O.*, Postsynaptic versus presynaptic inhibition in antagonistic stretch reflexes, Science, **152**, 1097—1099 (1966).
451. *Green D. G., Kellerth J.-O.*, Untracellular autogenetic and synergic effects of muscular contraction on flexor motoneurones, J. Physiol., **193**, 73—94 (1967).
452. *Green K. T., Pease D. C.*, Personal communication quoted in Terzuolo and Llinas, 1966.
453. *Greene T., Jampel K.*, Muscle spindles in the extraocular muscles of the macaque, J. comp. Neurol., **126**, 547—550 (1966).
454. *Grillner S.*, Supraspinal and segmental control of static and dynamic γ-motoneurones in the cat, Acta physiol. scand. Suppl., 327 (1969).
455. *Grillner S.*, The noradrenergic control of the resting actvity in γ-motoneurones and its relation to the tonic stretch reflex, Acta physiol. scand., **76**, 29A (1969).

Grillner S., The influence of DOPA on the static and dynamic fusimotor activity to the triceps surae of the spinal cat, Acta physiol. scand., **77**, 490—509 (1969).

Grillner S., Hongo T., Lund S., Monosynaptic excitation of spinal γ-motoneurones from the brain stem, Experientia, **22**, 691 (1966).

Grillner S., Hongo T., Lund S., Descending monosynaptic and reflex control of γ-motoneurones, Acta physiol. scand., **75**, 592—613 (1969).

Grillner S., Hongo T., Lundberg A., The effect of DOPA on the spinal cord. 7. Reflex activation of static γ-motoneurones from the flexor reflex afferents, Acta physiol. scand. **70**, 403—411 (1967).

Grillner S., Lund S., The origin of a descending pathway with monosynaptic action of flexor motoneurones, Acta physiol. scand., **76**, 274—284 (1968).

Grimby L., Hannerz J., Recruitment order of motor units on voluntary contraction: changes induced by proprioceptive afferent activity, J. Neurol. Neurosurg. Psychiat., **31**, 565—573 (1968).

Grimby L., Hannerz J., Differences in recruitment order of motor units in phasic and tonic flexion reflex in «spinal man», Exp. Neurol. (1970).

Grüsser O.-J., Thiele B., Reaktionen primärer und sekundärer Muskelspindelafferenzen auf sinusförmige mechanische Reizung. I. Variationen der Sinusfrequenz, Pflüg. Arch. ges. Physiol., **300**, 161—184 (1968).

Haase J., Die Transformation des Entladungsmusters der Renshaw-Zellen bei tetanischer antidromer Reizung, Pflüg, Arch. ges. Physiol., **276**, 471—480 (1963).

Haase J., Meuser P., Tan U., Die Konvergenz fusimotorischer α-Impulse auf de-efferentierte Flexorspindeln der Katze, Pflüg. Arch. ges. Physiol., **289**, 50—58 (1966).

Haase J., Ortgiese H.-J., Die Frequenz-Dehnungsbeziehungen von Katzen-Flexorenspindeln des fusimotorischen α- und γ-Typs bei dynamischer und konstanter Muskeldehnung, Pflüg. Arch. ges. Physiol., **291**, 28—42 (1966).

Haase J., van der *Meulen J. P.*, Effects of supraspinal stimulation on Renshaw cells belonging to extensor motoneurons, J. Neurophysiol., **24**, 510—520 (1961).

Haase J., Vogel B., Die reflektorische Aktivierung prätibialer Muskelspindeln durch Spindelafferenzen, Pflüg. Arch. ges. Physiol., **311**, 168—178 (1969).

Hagbarth K.-E., Excitatory and inhibitory skin areas for flexor and extensor motoneurones, Acta physiol. scand., **26**, Suppl. 94 (1952).

Hagbarth K.-E., Eklund G., Motor effects of vibratory muscle stimuli in man. In «Muscular Afferents and Motor Control. Nobel Symposium, I» (Granit R., ed.), pp. 177—186, Stockholm, Almqvist and Wiksell, 1966.

Hagbarth K.-E., Eklund G., Tonic vibration reflex (TVR) in spasticity, Brain Res., **2**, 201—203 (1966).

Hagbarth K.-E., Naess K., The autogenetic inhibition during stretch and contraction of the muscle, Acta physiol. scand., **21**, 41—53 (1950).

Hagbarth K.-E., Vallbo A. B., Mechanoreceptor activity recorded percutaneously with semi-microelectrodes in human peripheral nerves, Acta physiol. scand., **69**, 121—122 (1967).

Hagbarth K.-E., Vallbo A. B., Afferent response to mechanical stimulation of muscle receptors in man, Acta Soc. Med., Uppsala, **72**, 102—114 (1967).

Hagbarth K.-E., Vallbo A. B., Discharge characteristics of human muscular afferents during muscle stretch and contraction, Exp. Neurol., **22**, 674—694 (1968).

Hagbarth K.-E., Vallbo A. B., Single unit recordings from muscle nerves in human subjects, Acta physiol. scand., **76**, 321—334 (1960).

477. *Hagbarth K.-E., Wohlfart G.*, The number of muscle spindles in certain muscles in cat in relation to the composition of the muscle nerves, Acta Anat., **15**, 85—104 (1952).
478. *Hagiwara S., Bullock T. H.*, Intracellular potentials in pacemaker and integrative neurons of the lobster cardiac ganglion, J. cell. comp. Physiol., **50**, 25—47 (1957).
479. *Hammond P. H., Merton P. A., Sutton G. G.*, Nervous gradation of muscular contraction, Brit. Med. Bull., **12**, 214—218 (1956).
480. *Hariga J.*, Influences sur la motricité de la suppression des effects gamma par alcolisation des nerfs périphériques, These, Paris, Acta Med. Belg., Bruxelles, 1966.
481. *Harvey R. J., Matthews P. B. C.*, The response of de-efferented muscle spindle endings in the cat's soleus to slow extension of the muscle. J. Physiol., **157**, 370—392 (1961).
482. *Hay J.*, Red and pale muscle, Liverpool med.-chir. J., **21**, 431—45[illegible] (1901).
483. *Henatsch H. D.*, Spinal motor systems and dynamic-static properties of muscle spindles in experimantal tremor states of the cat. In «Muscular Afferents and Motor Control, Nobel Symposium, I» (Granit R., ed.), pp. 165—176, Stockholm, Almqvist and Wiksell, 1966.
484. *Henatsch H.-D., Ingvar D. H.*, Chlorpromazin und Spastizität, Arch. Psychiat. Zt. Neurol., **195**, 77—93 (1956).
485. *Henatsch H.-D., Manni E., Dow R. S.*, Effects of gamma loop interruption on cerebellar control of individual alpha motoneuron stretch reflexes, J. Neurophysiol., **27**, 193—209 (1964).
486. *Henatsch H.-D., Manni E., Wilson J. H., Dow R. S.*, Linked and independent responses of tonic alpha and gamma hind-limb motoneurons to deep cerebellar stimulation, J. Neurophysiol., **27**, 172—192 (1964).
487. *Henatsch H.-D., Schulte F. J.*, Einflüsse von Curare und Flaxedil auf die Muskelspindeln des Frosches, Arch. exp. Path. Pharmakol., **234**, 247—263 (1958).
488. *Henatsch H.-D., Schulte F. J., Busch G.*, Wandelbarkeit des tonisch-phasischen Reaktionstyps einzelner Extensor-Motoneurone bei Variation ihrer Antriebe, Pflüg. Arch. ges. Physiol., **270**, 161—173 (1959).
489. *Henneman E.*, Relation between size of neurons and their susceptibility to discharge, Science, **126**, 1345—1347 (1957).
490. *Henneman E., Olson C. B.*, Relations between structure and function in the design of skeletal muscles, J. Neurophysiol., **28**, 581—598 (1965).
491. *Henneman E., Somjen G., Carpenter D. O.*, Functional significance of cell size in spinal motoneurons, J. Neurophysiol., **28**, 560—580 (1965).
492. *Henneman E., Somjen G., Carpenter D. O.*, Excitability and inhibitability of motoneurons of different sizes, J. Neurophysiol., **28**, 599—620 (1965).
493. *Hern J. E. C., Landgren S., Phillips C. G., Porter R.*, Selective excitation of corticofugal neurones by surface-anodal stimulation of the baboon's motor cortex, J. Physiol., **161**, 73—90 (1962).
494. *Hess A.*, The structure of extrafusal muscle fibers in the frog and their innervation studied by the cholinesterase technique, Amer. J. Anat., **107**, 129—152 (1960).
495. *Hess A.*, Structural differences of fast and slow extrafusal muscle fibers and their nerve endings in chicken, J. Physiol., **157**, 221—236 (1961).
496. *Hess A.*, Two kinds of motor nerve endings on mammalian intrafusal muscle fibers revealed by the cholinesterase technique, Anat. Rec., **139**, 173—177 (1961).
497. *Hess A.*, The structure of slow and fast extrafusal muscle fibers in the extraocular muscles and their nerve endings in guinea pigs, J. cell. comp. Physiol., **58**, 63—79 (1961).

498. *Hess A., Pilar G.*, Slow fibres in extraocular muscles of the cat, J. Physiol., **169**, 780—798 (1963).
499. *Higgins D. C., Glaser G. H.*, Stretch responses during chronic cerebellar ablation. A study of reflex instability, J., Neurophysiol., **27**, 49—62 (1964).
500. *Higgins D. C., Partridge L. P., Glaser G. H.*, A transient cerebellar influence on stretch responses, J. Neurophysiol., **25**, 684—692 (1962).
501. *Hill A. V.*, Mechanics of the contractile element of muscle, Nature, **166**, 415 (1950).
502. *Hill S., Polkey C. E., Williams T. D.*, Some aspects of synaptic noise in motoneurones. In «Muscular Afferents and Motor Control. Nobel Symposium, I» (Granit R., ed.), pp. 363—372, Stockholm, Almqvist and Wiksell, 1966.
503. *Hines M.*, Nerve and muscle, Quart. Rev. Biol., **2**, 149—180 (1927).
504. *Hines M., Tower S. S.*, Studies on the innervation of skeletal muscles. II. Of muscle spindles in certain muscles of the kitten, Bull. Johns Hopkins Hosp., **42**, 264—308 (1928).
505. *Hinsey J. C.*, Some observations on the innervation of skeletal muscle of the cat, J. comp. Neurol., **44**, 87—195 (1927—1928).
506. *Hinsey J. C.*, The innervation of skeletal muscle, Physiol. Rev., **14**, 514—585 (1934).
507. *Hinsey J. C., Hare K., Phillips R. A.*, Sensory components of the phrenic nerve of the cat, Proc. Soc. exp. Biol. (N.Y.), **41**, 411—414 (1939).
508. *Hník P., Jirmanova I., Vyklický L., Zelená J.*, Fast and slow muscles of the chick after nerve cross section, J. Physiol., **193**, 309—325 (1967).
509. *Hodgkin A. L., Huxley A. F.*, The dual effects of membrane potential on sodium conductance in the giant axon of *Loligo*, J. Physiol., **116**, 497—506 (1952).
510. *Hoff E. C., Hoff H. E.*, Spinal terminations of the projection fibres from the motor cortex of primates, Brain, **57**, 454—474 (1934).
511. *Hoffman P.*, Demonstration eines Hemmungsreflexes im menschlichen Rückenmark, Z. Biol., **70**, 515—524 (1919—1920).
512. *Hoffman P.*, Untersuchungen über die Eigenreflexe (Sehnenreflexe) menschlicher Muskeln, Berlin, Springer, 1922.
513. *Holmgren B., Merton P. A.*, Local feedback control of motoneurones, J. Physiol., **123**, 47—48P (1954).
514. *Holmqvist (Bosemark) B.*, Crossed spinal reflex actions evoked by volleys in somatic afferents, Acta physiol. scand., **52**, Suppl., 181 (1961).
515. *Holmqvist B., Lundberg A.*, On the organization of the supraspinal inhibitory control of interneurones of various spinal reflex arcs, Arch. ital. Biol., **97**, 340—356 (1959).
516. *Holmqvist B., Lundberg A.*, Differential supraspinal control of synaptic actions evoked by volleys in the flexion reflex afferents in alpha motoneurones, Acta physiol. scand., **54**, Suppl. 186, 1—51 (1961).
517. *Holmqvist B., Lundberg A., Oscarsson O.*, Supraspinal inhibitory control of transmission to three ascending spinal pathways influenced by the flexion reflex afferents, Arch. ital. Biol., **98**, 60—80 (1960).
518. *Homma S.*, Phasic stretch of muscle and afferent impulse transmission in tonic and phasic motoneurones, Jap. J. Physiol., **13**, 351—365 (1963).
519. *Homma S.*, Firing of the cat motoneurone and summation of the excitatory postsynaptic potential. In «Muscular Afferents and Motor Control. Nobel Symposium, I» (Granit R., ed.), pp. 235—244, Stockholm, Almqvist and Wiksell, 1966.
520. *Homma S., Ishikawa K., Watanabe S.*, Optimal frequency of muscle vibration for motoneurone firing, J. Chiba Med. Soc., **43**, 190—196 (1967).
521. *Homma S., Seki Y.*, Muscle spindles in phasic and tonic muscle, Tohoku J. exp. Med., **83**, 391—397 (1964).

522. *Hencke P.*, Investigations on the structure and function of living, isolated, cross-striated muscle fibres of mammals, Dissertation, Aarhus, 1947.
523. *Hongo T., Jankowska E.*, Effects from the sensorimotor cortex on the spinal cord in cats with transected pyramids, Exp. Brain Res., **3**, 117—134 (1967).
524. *Hongo T., Jankowska E., Lundberg A.*, The rubrospinal tract. I. Effects on alpha-motoneurones innervating hindlimb muscles cats, Brain Res., **7**, 344—364 (1969).
525. *Hongo T., Jankowska E., Lundberg A.*, The rubrospinal tract. II. Facilitation of interneuronal transmission in reflex paths to motoneurones, Brain Res., **7**, 365—391 (1969).
526. *Hongo T., Kubota K., Shimazu H.*, EEG spindle and depression of gamma motor activity, J. Neurophysiol., **26**, 568—580 (1963).
527. *Hongo T., Shimazu H.*, Centrifugal modifications of discharge rates of primary and secondary endings of muscle spindles in the hind limb of the cat, J. Neurophysiol., **28**, 724—741 (1965).
528. *Houk J., Henneman E.*, Responses of Golgi tendon organs to active contraction of the soleus muscle in the cat, J. Neurophysiol., **30**, 466—481 (1967).
529. *Howland B., Lettvin J. Y., McCulloch W. S., Pitts W., Wall P. D.*, Reflex inhibition by dorsal root interaction, J. Neurophysiol., **18**, 1—17 (1955).
530. *Huber G. C.*, Sensory nerve terminations in the tendons of the extrinsic eye-muscles of the cat, J. comp. Neurol., **10**, 152—158 (1900).
531. *Huber G. C., DeWitt L. M. A.*, A contribution of the motor nerve-endings and on the nerve-endings in the muscle spindles, J. comp. Neurol., **7**, 169—230 (1897).
532. *Huber G. C., DeWitt L. M.*, A contribution on the nerve terminations in neuro-tendinous endorgans, J. comp. Neurol., **10**, 159—208 (1900).
533. *Hufschmidt H.-J.*, The stretch reflex in man and rabbit, J. Physiol., **185**, 26—27P (1966).
534. *Hultborn H., Jankowska E., Lindström S.*, Distribution of recurrent inhibition of Ia IPSPs in motoneurones, Acta physiol. scand., **74**, 17—18A (1968).
535. *Hultborn H., Jankowska E., Lindström S.*, Recurrent inhibition from motor axon collaterals in interneurones monosynaptically activated from Ia afferents, Brain Res., **9**, 367—369 (1968).
536. *Hultkrantz J. W.*, Das Problem der Stabilisierung des Körpers, Z. Neur. Psychiat., **135**, 49—82 (1931).
537. *Hunt C. C.*, The reflex activity of mammalian small-nerve fibres, J. Physiol., **115**, 456—469 (1951).
538. *Hunt C. C.*, The effect of stretch receptors from muscle on the discharge of motoneurones, J. Physiol., **117**, 359—379 (1952).
539. *Hunt C. C.*, Relation of function to diameter in afferent fibers of muscle nerves, J. gen. Physiol., **38**, 117—131 (1954).
540. *Hunt C. C., Kufler S. W.*, Further study of efferent smallnerve fibres to mammalian muscle spindles. Multiple spindle innervation and activity during contraction, J. Physiol., **113**, 283—297 (1951).
541. *Hunt C. C., Kuffler S. W.*, Stretch receptor discharges during muscle contraction, J. Physiol., **113**, 298—315 (1951).
542. *Hunt C. C., McIntyre A. K.*, Characteristics of responses from receptors from the flexor longus digitorum muscle and the adjoining interosseous region of the cat. J. Physiol., **153**, 74—87 (1960).
543. *Hunt C. C., Paintal A. S.*, Spinal reflex regulation of fusimotor neurones, J. Physiol., **143**, 195—212 (1958).
544. *Hunt C. C., Perl E. R.*, Spinal reflex mechanisms concerned with skeletal muscle, Physiol. Rev., **40**, 538—579 (1960).

545. *Huxley A. F.*, Skeletal muscle. In «Muscle as a Tissue» (Rodahl K. and Horvath S. M., eds.), pp. 3—19, New York, McGraw-Hill, 1962.
546. *Ip M. C.*, The Number and Variety of Proprioceptors in Certain Muscles of the Cat, M. Sc. thesis, University of Hong Kong, 1961.
547. *Ito F.*, *Bach-y-Rita P.*, *Yamanaka Y.*, Extraocular muscle intracellular and motor nerve responses to semicircular stimulation, Exp. Neurol., **24**, 438—449 (1969).
548. *Ito M.*, *Obata K.*, *Ochi R.*, The origin of cerebellar-evoked inhibition of Deiters neurones. II. Temporal correlation between transsynaptic activation of Purkinje cells and the inhibition of Deiters neurones, Exp. Brain Res., **2**, 350—364 (1966).
549. *Ito M.*, *Yoshida M.*, The cerebellar-evoked monosynaptic inhibition of Deiters neurones, Experimentia, **20**, 515—516 (1964).
550. *Jahn S. A.*, Spontaneous intrafusal contractions and spontaneous afferent discharges as a tool in the analysis of muscle spindles. In «Muscular Afferents and Motor Control. Nobel Symposium, I» (Granit R., ed.), pp. 453—456, Stockholm, Almqvist and Wiksell, 1966.
551. *Jahn S. A.*, Static elasticity of isolated muscle spindles of the frog and tension development of their intrafusal fibres, Acta physiol. scand., **74**, 384—393 (1968).
552. *Jahn S. A.*, Response of the isolated frog muscle spindle as related to structure and elastic properties. Thesis, University of Copenhagen, 1968.
553. *Jahn U.*, Morphological observations on living neuromuscular spindles, Acta anat., **39**, 341—350 (1959).
554. *Jankowska E.*, *Jukes M. G. M.*, *Lund S.*, *Lundberg A.*, Reciprocal innervation through interneuronal inhibition, Nature, **206**, 198—199 (1965).
555. *Jankowska E.*, *Jukes M. G. M.*, *Lund S.*, *Lundberg A.*, The effect of DOPA on the the spinal cord. 5. Reciprocal organization of pathways transmitting excitatory action to alpha motoneurones of flexors and extensors, Acta physiol. scand., **70**, 369—388 (1967).
556. *Jansen J.*, *Brodal A.*, Aspects of Cerebellar Anatomy, Oslo, 1954.
557. *Jansen J. K. S.*, On fusimotor reflex activity. In «Muscular Afferents and Motor Control. Nobel Symposium, I» (Granit R., ed.), pp. 91—105, Stockholm, Almqvist and Wiksell, 1966.
558. *Jansen J. K. S.*, *Matthews P. B. C.*, The central control of the dynamic response of muscle spindle receptors, J. Physiol., **161**, 357—378 (1962).
559. *Jansen J. K. S.*, *Matthews P. B. C.*, The effects of fusimotor activity on the static responsiveness of primary and secondary endings of muscle spindles in the decerebrate cat, Acta physiol. scand., **55**, 376—386 (1962).
560. *Jansen J. K. S.*, *Nicolaysen K.*, *Rudjord T.*, Discharge pattern of neurons of the dorsal spinocerebellar tract activated by static extension of primary endings of muscle spindles, J. Neurophysiol., **29**, 1061—1086 (1966).
561. *Jansen J. K. S.*, *Nicolaysen K.*, *Rudjord T.*, On the firing pattern of spinal neurones activated from the secondary endings of muscle spindles, Acta physiol. scand., **70**, 188—193 (1967).
562. *Jansen J. K. S.*, *Nicolaysen K.*, *Wallöe L.*, The firing pattern of dorsal spinocerebellar tract neurones during inhibition, Acta physiol. scand., **77**, 68—84 (1969).
563. *Jansen J. K. S.*, *Rudjord T.*, On the silent period and Golgi tendon organs of the soleus muscle of the cat, Acta physiol. scand., **62**, 364—379 (1964).
564. *Jansen J. K. S.*, *Rudjord T.*, Fusimotor activity in a flexor muscle of the decerebrate cat, Acta physiol. scand., **63**, 236—246 (1965).
565. *Jansen J. K. S.*, *Wallöe L.*, Transmission of signals from muscle stretch receptors to the dorsal spinocerebellar tract. In «The Cerebellum in Health and Disease» (Fields W. S., and Willis W. D., Jr., eds.), pp. 143—171, St. Louis, W. H. Green, Inc., 1970.

566. *Jasper H., Ballem G.*, Unipolar electromyograms of normal and denervated human muscle, J. Neurophysiol., **12**, 231—244 (1949).
567. *Job C.*, Ueber autogene Inhibition und Reflexumkehr bei spinalisierten und decerebrierten Katzen, Pflüg. Arch. ges. Physiol., **256**, 406—418 (1953).
568. *Jones E. G.*, The innervation of muscle spindles in the Australian opossum. *Trichosurus vulpecula*, with special reference to the motor nerve endings. J. Anat., **100**, 733—759 (1966).
569. *Jones R. W.*, Control theory in biology. In «Bioelectronics» (Schwan H. P., ed.), New York, McGraw-Hill, 1969.
570. *Jouvet M.*, Recherches sur les structures nerveuses et les mécanismes responsables des différentes phases du sommeil physiologique, Arch. ital. Biol., **100**, 125—206 (1962).
571. *Kaada B. R.*, Site of the action of myanesin (mephenesin, tolserol). J. Neurophysiol., **13**, 89—104 (1950).
572. *Kameda K., Nagel R., Brooks V. B.*, Some quantitative aspects of pyramidal collateral inhibition, J. Neurophysiol., **32**, 540—553 (1969).
573. *Kandel E. R., Spencer W. A.*, Electrophysiology of hippocampal neurons. II. Afterpotentials and repetitive firing, J. Neurophysiol., **24**, 243—259 (1961).
574. *Karlsson U., Andersson-Cedergren E., Ottoson D.*, Cellular organization of the frog muscle spindle as revealed by serial sections for electron microscopy, J. Ultr. Res., **14**, 1—35 (1966).
575. *Karpati G., Engel W. K.*, Transformation of the histochemical profile of skeletal muscle by «foreign» innervation Nature, **215**, 1509—1511 (1967).
576. *Kato M., Takamura H., Fujimori B.*, Studies on effects of pyramidal stimulation upon flexor and extensor motoneurones and gamma motoneurones, Jap. J. Physiol., **14**, 34—44 (1964).
577. *Katz B.*, The efferent regulation of the muscle spindle in the frog. J. exp. Biol., **26**, 201—217 (1949).
578. *Katz B.*, Action potentials from a sensory nerve ending, J. Physiol., **111**, 248—260 (1950).
579. *Katz B.*, Depolarization of sensory terminals and the initiation of impulses in the muscle spindle, J. Physiol., **111**, 261—282 (1950).
580. *Katz B.*, Microphysiology of the neuro-muscular junction. A physiological «quantum of action» at the myoneural junction, Bull. Johns Hopkins Hosp., **102**, 275—295 (1958).
581. *Katz B.*, The terminations of the afferent nerve fibre in the muscle spindle of the frog, Phil. Trans. Roy. Soc. (London), B, **243**, 221—240 (1960).
582. *Katz B.*, The transmission of impulses from nerve to muscle, and the subcellular unit of synaptic action, Proc. Roy. Soc., B, **155**, 455—477 (1962).
583. *Katz B., Miledi R.*, A study of spontaneous miniature potentials in spinal motoneurones, J. Physiol., **168**, 389—422 (1963).
584. *Keene M. F. L.*, Muscle spindles in human laryngeal muscles. J. Anat., **95**, 25—29 (1961).
585. *Kellerth J.-O.*, A strychnine-resistant postsynaptic inhibition in the spinal cord, Acta physiol. scand., **63**, 469—471 (1965).
586. *Kellerth J.-O., Szumski A. J.*, Two types of stretch-activated postsynaptic inhibitions in spinal motoneurones as differentiated by strychnine, Acta physiol. scand., **66**, 133—145 (1966).
587. *Kellerth J.-O., Szumski A. J.*, Effects of picrotoxin on stretch activated post-synaptic inhibitions in spinal motoneurones, Acta physiol. scand., **66**, 146—156 (1966).
588. *Kernell D.*, Delayed depolarization in cat and rat motoneurones. In «Physiology of Spinal Neurons» (Eccles J. C. and Schadé J. P., eds.), pp. 42—55, Amsterdam, Elsevier, 1964.

589. *Kernell D.*, The adaptation and the relation between discharge frequency and current strength of cat lumbosacral motoneurones stimulated by long-lasting injected currents, Acta physiol. scand., **65**, 65—73 (1965).
590. *Kernell D.*, H i g h-frequency repetitive firing of cat lumbosacral motoneurones stimulated by long-lasting injected currents, Acta physiol. scand., **65**, 74—86 (1965).
591. *Kernell D.*, The limits of firing frequency in cat lumbosacral motoneurones possessing different time course of afterhyperpolarization, Acta physiol., scand., **65**, 87—100 (1965).
592. *Kernell D.*, Synaptic influence on the repetitive activity elicited in cat lumbosacral motoneurones by long-lasting injected currents, Acta physiol. scand., **63**, 409—410 (1965).
593. *Kernell D.*, The repetitive discharge of motoneurones. In «Muscular Afferents and Motor Control. Nobel Symposium, I» (Granit R., ed.), pp. 351—362, Stockholm, Almqvist and Wiksell, 1966.
594. *Kernell D.*, Input resistance, electrical excitability and size of ventral horn cells in the cat spinal cord, Science, **152**, 1637—1640 (1966). (Copyright 1966 by the American Association for the Advancement of Sci.)
595. *Kernell D.*, The repetitive impulse discharge of a simple neurone model compared to that of spinal motoneurones, Brain Res., **11**, 685—687 (1968).
596. *Kernell D., Wu C.-P.*, Responses of the pyramidal tract to stimulation of the baboon's motor cortex, J. Physiol., **191**, 653—672 (1967).
597. *Kernell D., Wu C.-P.*, Post-synaptic effects of cortical stimulation on forelimb motoneurones in the baboon, J. Physiol., **191**, 673—690 (1967).
598. *Kerschner L.*, Beitrag zur Kenntnis der sensiblen Endorgane, Anat. Anz., **3**, 288—296 (1883).
599. *Kerschner L.*, Ueber die Fortschritte in der Erkenntnis der Muskelspindeln, Ann. Anz., 8, 449—458 (1893).
600. *Kidd G. L.*, Excitation of primary muscle spindle endings by β-axon stimulation, Nature, **203**, 1248—1251 (1964).
601. *Klee M. R.*, Different effects of the membrane potential of motor cortex units after thalamic and reticular stimulation. In «The Thalamus» (Purpura D. R. and Yahr M. D., eds.), pp. 287—322, New York, Columbia University Press, 1967.
602. *Klee M. R., Wagner A., Brooks B. A.*, Differences between monosynaptic and polysynaptic excitatory post-synaptic potentials of cat motoneurons, Brain Res., **3**, 387—391 (1966—1967).
603. *Kobayashi Y., Oshima K., Tasaki I.*, Analysis of afferent and efferent systems in the muscle nerve of the toad and cat, J. Physiol., **117**, 152—171 (1952).
604. *Koella W. P., Nakao H., Evans R. L., Wada J.*, Interaction of vestibular and proprioceptive reflexes in the decerebrate cat, Amer. J. Physiol., **185**, 607—613 (1956).
605. *Koeze T. H.*, The independence of corticomotoneuronal and fusimotor pathways in the production of muscle contraction by motor cortex stimulation, J. Physiol., **197**, 87—105 (1968).
606. *Koeze T. H.*, The response to stretch of muscle spindle afferents of baboon's tibialis anticus and the effect of fusimotor stimulation, J. Physiol., **197**, 107—121 (1968).
607. *Koeze T. H., Phillips C. G., Sheridan J. D.*, Thresholds of cortical activation of muscle spindles and α motoneurones of the baboon's hand, J. Physiol., **195**, 419—449 (1968).
608. *Koizumi K., Ushiyama J., Brooks C. McC.*, Alpha and gamma fibre responses to peripheral nerve and reticular formation stimulation, Amer. J. Physiol., **200**, 694—698 (1961).

609. *Kölliker A.*, Untersuchungen über die letzten Endigungen der Nerven, Z. Univ. Zool., **12**, 149—164 (1863).
610. *Kolmodin G. M.*, Integrative processes in single spinal interneurones with proprioceptive connections, Acta physiol. scand., **40**, Suppl. 139 (1957).
611. *Kolmodin G. M.*, *Skoglund C. R.*, Slow membrane potential changes accompanying, excitation and inhibition in spinal moto- and interneurons in the cat during natural activation, Acta physiol. scand., **44**, 11—54 (1958).
612. *Костюк П. Г.*, *Василенко Д. А.*, Transformation of cortical motor signals in spinal cord, Proc. IEEE, **56**, 1049—1058 (1968).
613. *Krnjević K.*, *Miledi R.*, Motor units in the rat diaphragm, J. Physiol., **140**, 427—439 (1958).
614. *Krüger P.*, Tetanus und Tonus der quergestreiften Skelettmuskeln der Wirbeltiere und des Menschen, Leipzig, Geest and Portig, 1952.
615. *Krüger P.*, *Günther P. G.*, Innervation und pharmakologisches Verhalten des M. Gastrocnemius und M. Pectoralis maior der Vögel, Acta anat., **33**, 325—338 (1958).
616. *Kubota K.*, *Brookhart J. M.*, Recurrent facilitation of frog motoneurons, J. Neurophysiol., **26**, 877—893 (1963).
617. *Kubota K.*, *Oshima T.*, Effects of gamma blocking on muscularactivity and their relation to myasthenic state, Neurol. medico-chirurg., **1**, 171—179 (1959).
618. *Kubota K.*, *Sakata H.*, *Takahashi K.*, *Uno M.*, Location of recurrent inhibitory synapse on cat pyramidal tract cell, Proc. Jap. Acad., **41**, 195—197 (1965).
619. *Kubota K.*, *Takahashi K.*, Recurrent facilitatory pathway of the pyramidal tract cell, Proc. Jap. Acad., **41**, 191—194 (1965).
620. *Kubota K.*, *Tanaka R.*, The fusimotor activity and natural sleep in the cat, Brain Res., **3**, 198—201 (1966).
621. *Kubota K.*, *Tanaka R.*, *Tsuzuki N.*, Muscle spindle activity and natural sleep in the cat, Jap. J. Physiol., **17**, 613—626 (1967).
622. *Kuffler S. W.*, Synaptic inhibitory mechanisms. Properties of dendrites and problems of excitation in isolated sensory nerve cells, Exp. Cell Res. Suppl., **5**, 493—519 (1958).
623. *Kuffler S. W.*, *Gerard R. W.*, The small-nerve motor system to skeletal muscle, J. Neurophysiol., **10**, 383—394 (1947).
624. *Kuffler S. W.*, *Hunt C. C.*, *Quilliam J. P.*, Function of medullated small nerve fibers in mammalian ventral roots: efferent muscle spindle innervation, J. Neurophysiol., **14**, 29—54 (1951).
625. *Kuffler S. W.*, Vaughan *Williams E. M.*, Small-nerve junctional potentials. The distribution of small motor nerves to frog skeletal muscle and the membrane characteristics of the fibres they innervate, J. Physiol., **121**, 289—317 (1953).
626. *Kuffler S. W.*, *Vaughan Williams E. M.*, Properties of the «slow» skeletal muscle fibres of the frog, J. Physiol., **121**, 318—340 (1953).
627. *Kugelberg E.*, *Edström L.*, Differential histochemical effects of muscle contractions on phosphorylase and glycogen in various types of fibres: relation to fatigue, J. neurol. neurosurg. psychiat., **31**, 415—423 (1968).
628. *Kühne W.*, Ueber die Endigung der Nerven in den Muskeln, Virchow's Arch. path. Anat., **27**, 508—533 (1863).
629. *Kühne W.*, Die Muskelspindeln, Virchow's Arch. path. Anat., **28**, 528—538 (1863).
630. *Kuno M.*, Excitability following antidromic activation in spinal motoneurones supplying red muscles, J. Physiol., **149**, 374—393 (1959).
631. *Kuno M.*, Quantal components of excitatory synaptic potentials in spinal motoneurones, J. Physiol., **175**, 81—99 (1964).

632. *Kuno M.*, Mechanism of facilitation and depression of the excitatory synaptic potential in spinal motoneurones, J., Physiol., **175**, 100—112 (1964).
633. *Kuno M.*, *Miyahara J. T.*, Analysis of synaptic efficacy in spinal motoneurones from «quantum» aspects, J. Physiol., **201**, 479—493 (1969).
634. *Kuypers H. G. J. M.*, Some projections from the pericentral cortex to the pons and lower brain stem in monkey and chimpanzee, J. comp. neurol., **110**, 221—255 (1958).
635. *Kuypers H. G. J. M.*, Central cortical projections to motor and somatosensory cell groups, Brain, 83, 161-184 (1960).
636. *Kuypers H. G. J. M.*, The descending pathways to the spinal cord, their anatomy and function. In «Organization of the Spinal Cord» (Eccles J. C. and Schadé J. P., eds.), pp. 178—202, Amsterdam, Elsevier, 1964.
637. *Lance J. W.*, Pyramidal tract in spinal cord of cat, J. Neurophysiol., **17**, 253—270 (1954).
638. *Lance J. W.*, Behaviour of pyramidal axons following section, Brain, **77**, 314—324 (1954).
639. *Lancet J. W.*, *de Gail P.*, *Neilson R. D.*, Tonic and phasic spinal cord mechanisms in man, J. neurol. neurosurg. psychiat., **29**, 535—544 (1966).
640. *Lance J. W.*, *Manning R. L.*, Origin of the pyramidal tract in the cat, J. Physiol., **124**, 385—399 (1954).
641. *Laudau B. R.*, *Akert K.*, *Roberts T. S.*, Studies on the innervation of the diaphragm, J. comp. Neurol., **119**, 1—10 (1962).
642. *Landgren S.*, *Phillips C. G.*, *Porter R.*, Minimal synaptic actions of pyramidal impulses on some alpha motoneurones of the baboon's hand and forearm, J. Physiol., **161**, 91—111 (1962).
643. *Landgren S.*, *Phillips C. G.*, *Porter R.*, Cortical fields of origin of the monosynaptic pyramidal pathways to some alpha motoneurones of the baboon's hand and forearm, J. Physiol., **161**, 112—125 (1962).
644. *Landon D. N.*, Electron microscopy of muscle spindles. In «Control and Innervation of Skeletal Muscle» (Andrew B. L., ed.), pp. 96—111, Edinburgh, Livingstone Ltd., 1966.
645. *Lännergren J.*, *Smith R. S.*, Types of muscle fibres in toad skeletal muscle, Acta physiol. scand., **68**, 263—274 (1966).
646. *Laporte Y.*, *Bessou P.*, Etude des sous-groupes lent et rapide du Groupe I (fibres afférentes d'origine musculaire de grand diamètre) chez le chat, J. Physiol. (Paris), **49**, 1025—1037 (1957).
647. *Laporte Y.*, *Bessou P.*, Modifications d'excitabilité de motoneurons homonymes provoquées par l'activation physiologique de fibres afférentes d'origine musculaire du Groupe II, J. Physiol. (Paris), **51**, 897—908 (1959).
648. *Laporte Y.*, *Bessou P.*, *Buisset S.*, Action réflexe des différents types de fibres afférentes d'origine musculaire sur la pression sanguine, Arch. ital. Biol., **98**, 206—221 (1960).
649. *Laporte Y.*, *Lloyd D. P. C.*, Nature and significance of the reflex connections established by large afferent fibers of muscular origin, Amer. J. Physiol., **169**, 609—621 (1952).
650. *Laporte Y.*, *Lundberg A.*, *Oscarsson O.*, Functional organization of the dorsal spino-cerebellar tract in the cat. II. Single fibre recording in Flechsig's fasciculus on electrical stimulation of various peripheral nerves, Acta physiol. scand., **36**, 188—203 (1956).
651. *Larrabee M. G.*, *Bronk D. W.*, Prolonged facilitation of synaptic excitation in sympathetic ganglion, J. Neurophysiol., **10**, 139—154 (1947).
652. *Lassek A. M.*, Inactivation of voluntary motor function following rhizotomy, J. Neuropath. exp. Neurol., **12**, 83—87 (1953).
653. *Lassek A. M.*, The Pyramidal Tract. Its Status in Medicine, Springfield, Thomas, 1954.

654. *Laursen A. M.*, *Wiesendanger M.*, Motor deficits after transection of a bulbar pyramid in the cat, Acta physiol. scand., **68**, 118—126 (1966).
655. *Lawrence D. G.*, *Kuypers H. G. J. M.*, Pyramidal and nonpyramidal pathways in monkeys: anatomical and functional correlation, Science, **148**, 973—975 (1965).
656. *Leksell L.*, The action potential and excitatory effects of the small ventral root fibres to skeletal muscle, Acta physiol. scand., **10**, Suppl. 31 (1945).
657. *Lennerstrand G.*, Dynamic analysis of muscle spindles in the cat, Thesis, Karolinska Institutet, Stockholm, 1968.
658. *Lennerstrand G.*, Position and velocity sensitivity of muscle spindles in the cat. I. Primary and secondary endings deprived of fusimotor activation, Acta physiol. scand., **73**, 281—299 (1968).
659. *Lennerstrand G.*, Position and velocity sensitivity of muscle spindles in the cat. IV. Interaction between two fusimotor fibres converging on the same spindle ending, Acta physiol. scand., **74**, 257—273 (1968).
660. *Lennerstrand G.*, *Thoden U.*, Dynamic analysis of muscle spindle endings in the cat using length changes of different length-time relations, Acta physiol. scand., **73**, 234—250 (1968).
661. *Lennerstrand G.*, *Thoden U.*, Position and velocity sensitivity of muscle spindles in the cat. II. Dynamic fusimotor single-fibre activation of primary endings, Acta physiol. scand., **74**, 16—29 (1968).
662. *Lennerstrand G.*, *Thoden U.*, Position and velocity sensitivity of muscle spindles in the cat. III. Static fusimotor single-fibre activation of primary and secondary endings, Acta physiol. scand., **74**, 30—49 (1968).
663. *Lennerstrand G.*, *Thoden U.*, Muscle spindle responses to concomitant variations in length and in fusimotor activation, Acta physiol. scand., **74**, 153—165 (1968).
664. *Levin P. M.*, *Bradford F. K.*, The exact origin of the corticospinal tract in the monkey, J. comp. Neurol., **68**, 411—422 (1938).
665. *Lewis R.*, *Brindley G. S.*, The extrapyramidal cortical motor map, Brain, **88**, 397—406 (1965).
666. *Lewis D. M.*, *Luck J. C.*, Effect of initial length on the tension developed by motor units in flexor hallucis longus muscle of the cat, J. Physiol., **197**, 42—43P (1968).
667. *Libet B.*, *Tosaka T.*, Slow inhibitory and excitatory postsynaptic responses single cells of mammalian sympathetic ganglia, J. Neurophysiol., **32**, 43—50 (1969).
668. *Liddell E. G. T.*, *Olmsted J. M. D.*, The effect on the responses of the soleus muscle of an alcohol block on the sciatic nerve, J. Physiol., **67**, 33—48 (1929).
669. *Liddell E. G. T.*, *Phillips C. G.*, Pyramidal section in the cat, Brain, **67**, 1—9 (1944).
670. *Liddell E. G. T.*, *Phillips C. G.*, Thresholds of cortical representation, Brain, **73**, 125—140 (1950).
671. *Liddell E. G. T.*, *Phillips C. G.*, Overlapping areas in the motor cortex of the baboon, J. Physiol., **112**, 392—399 (1951).
672. *Liddell E. G. T.*, *Phillips C. G.*, The cortical representation of motor units, Brain, **75**, 510—525 (1952).
673. *Liddell E. G. T.*, *Sherrington C. S.*, Reflexes in response to stretch (Myotatic reflexes), Proc. Roy. Soc., B, **96**, 212—242 (1924).
674. *Liddell E. G. T.*, *Sherrington C. S.*, Further observations on myotatic reflexes, Proc. Roy. Soc., B, **97**, 267—283 (1925).
675. *Liljestrand G.*, *Magnus R.*, Über die Wirkung des Novokains auf den normalen und den tetanusstarren Skelettmuskel und über die Entstehung der lokalen Muskelstarre beim Wundstaukrampf, Pflüg. Arch. ges. Physiol., **176**, 168—208 (1919).

676. *Lippold O. C. J., Nicholls J. G., Redfearn J. W. T.*, Electrical and mechanical factors in the adaptation of a mammalian muscle spindle, J. Physiol., **153**, 200—217 (1960).
677. *Lippold O. C. J., Redfearn J. W. T., Vučo J.*, The effect of sinusoidal stretching upon the activity of stretch receptors in voluntary muscle and their reflex responses, J. Physiol., **144**, 373—386 (1958).
678. *Liu C. N., Chambers W. W.*, Experimental study of anatomical organization of frog's spinal cord, Anat. Rec., **127**, 326 (1957).
679. *Llinas R.*, Mechanisms of supraspinal actions upon spinal cord activities. Differences between reticular and cerebellar inhibitory actions upon alpha extensor motoneurons, J. Neurophysiol., **27**, 1117—1126 (1964).
680. *Llinás R., Terzuolo C. A.*, Mechanisms of supraspinal actions upon spinal cord activities. Reticular inhibitory mechanisms on alpha-extensor motoneurons, J. Neurophysiol., **27**, 579—591 (1964).
681. *Llinas R., Terzuolo C. A.*, Mechanisms of supraspinal actions upon spinal cord activities. Reticular inhibitory mechanisms upon flexor motoneurons, J. Neurophysiol., **28**, 413—422 (1965).
682. *Lloyd D. P. C.*, A direct central inhibitory action of chronically conducted impulses, J. Neurophysiol., **4**, 184—190 (1941).
683. *Lloyd D. P. C.*, The spinal mechanism of the pyramidal system in cats, J. Neurophysiol., **4**, 525—540 (1941).
684. *Lloyd D. P. C.*, Stimulation of peripheral nerve terminations by active muscle, J. Neurophysiol., **5**, 153—165 (1942).
685. *Lloyd D. P. C.*, Neuron patterns controlling transmission of ipsilateral hind limb reflexes in cat, J. Neurophysiol., **6**, 293—314 (1943).
686. *Lloyd D. P. C.*, Conduction and synaptic transmission of reflex response to stretch in spinal cat, J. Neurophysiol., **6**, 317—326 (1943).
687. *Lloyd D. P. C.*, Facilitation and inhibition of spinal motoneurons, J. Neurophysiol., **9**, 421—438 (1946).
688. *Lloyd D. P. C.*, Integrative pattern of excitation and inhibition in two-neuron reflex arc, J. Neurophysiol., **9**, 439—444 (1946).
689. *Lloyd D. P. C.*, Post-tetanic potentiation of response in monosynaptic reflex pathways of the spinal cord, J. gen. Physiol., **33**, 147—170 (1949).
690. *Lloyd D. P. C., McIntyre A. K.*, Monosynaptic reflex responses of individual motoneurons, J. gen. Physiol., **38**, 771—787 (1955).
691. *Loewenstein W. R., Rathkamp R.*, Sites for mechano-electrical conversion in Pacinian corpuscle, J. gen. Physiol., **41**, 1245—1265 (1958).
692. *Loewenstein W. R., Terzuolo C. A., Washizu Y.*, Separation of transducer and impulse-generating processes, Science, **142**, 1180—1181 (1963).
693. *Lorente de No R., Condouris G. A.*, Decremental conduction in peripheral nerve integration of stimuli in the neuron, Proc. Nat. Acad. Sci., **45**, 592—617 (1959).
694. *Lorenzini* (1678), as quoted on p. 32 in Krüger (1952).
695. *Lund S., Pompeiano O.*, Monosynaptic excitation of alpha motoneurones from supraspinal structures in the cat, Acta physiol. scand., **73**, 1—21 (1968).
696. *Lundberg A.*, Supraspinal control of transmission in reflex paths to motoneurones and primary afferents. In «Physiology of Spinal Neurons» (Eccles J. C. and Schadé J. P., eds.), pp. 197—219, Amsterdam, Elsevier, 1964.
697. *Lundberg A.*, Integration in reflex pathway. In «Muscular Afferents and Motor Control. Nobel Symposium, I» (Granit R., ed.), pp. 275—305, Stockholm, Almqvist and Wiksell, 1966.
698. *Lundberg A.*, The supraspinal control of transmission in spinal reflex pathways. In «Recent Advances in Clinical Neurophysiology» (Widén L., ed.), pp. 35—46, Electroen, Neurophysiol., Suppl. 25 (1967).

699. *Lundberg A.*, Reflex Control of Stepping. Nensen Memorial Lecture V. Oslo, Univ. Forlaget, 1969.
700. *Lundberg A., Norrsell U., Voorhoeve P.*, Pyramidal effects on lumbo-sacral interneurones activated by somatic afferents, Acta physiol. scand., **56**, 220—229 (1962).
701. *Lundberg A., Voorhoeve P.*, Effects from the pyramidal tract on spinal reflex arcs, Acta physiol. scand., **56**, 201—219 (1962).
702. *Lundberg A., Winsbury G.*, Selective adequate activation of large afferents from muscle spindles and Golgi tendon organs, Acta physiol. scand., **49**, 155—164 (1060).
703. *McCouch G. P., Deering I. D., Ling T. H.*, Location of receptors for tonic neck reflexes, J. Neurophysiol., **14**, 191—195 (1951).
704. *McCouch G. P., Deering I. D., Stewart W. B.*, Inhibition of knee jerk from tendon spindles of crureus, J. Neurophysiol., **13**, 343—350 (1950).
705. *McIntyre A. K.*, Cortical projection of afferent impulses in muscle nerves, Proc. Univ. Otago Med. School, **31**, 5—6 (1953).
706. *McPhedran A. M., Wuerker R. B., Henneman E.*, Properties of motor units in a homogeneous red muscle (soleus) of the cat, J. Neurophysiol., **28**, 71—84 (1965).
707. *Machne X., Fadiga E., Brookhart J. M.*, Antidromic and synaptic activation of frog motor neurons, J. Neurophysiol., **22**, 483—503 (1959).
708. *Maffei L., Pompeiano O.*, Cerebellar control of flexor motoneurones, Arch. ital. Biol., **100**, 476—509 (1962).
709. *Magladery J. W., McDougal D. B.*, Electrophysiological studies of nerve and reflex activity in normal man, I. Identification of certain reflexes in the electromyogram and the conduction velocity of peripheral nerve fibres, Bull. Johns Hopkins Hosp., **86**, 205—290 (1950).
710. *Magnus R.*, Körperstellung, Berlin, Springer Verlag, 1924.
711. *Magoun H. W.*, The Waking Brain, Springfield, Thomas, 1958. (Г. Мэгун, «Бодрствующий мозг», ИЛ, М., 1961.)
712. *Magoun H. W., Rhines R.*, An inhibitory mechanism in the bulbar reticular formation, J. Neurophysiol., **9**, 165—171 (1946).
713. *Manni E., Desole C.*, Responses of oculomotor units to stimulation of single semicircular canals, Exp. Neurol., **15**, 206—219 (1966).
714. *Manni E., Henatsch H. D., Henatsch E.-M., Dow R. S.*, Localization of facilitatory and inhibitory sites in and around the cerebellar nuclei affecting limb posture, alpha and gamma motoneurons, J. Neurophysiol., **27**, 210—228 (1964).
715. *Marschall C.*, Experimental lesions of the pyramidal tract, Arch. neurol. psychiat, Chicago, **32**, 778—796 (1934).
716. *Massion J.*, Contribution à l'étude de la régulation cérébeleuse du système extrapyramidal, Paris, Masson et Cie, 1961.
717. *Massion J.*, The mammalian red nucleus, Physiol. Rev., **47**, 383—436 (1967).
718. *Matsushita A., Yanagisawa N., Shimazu H.*, A study of ataxia and muscle spindle depression produced in mammals by a new unsymmetrical bismethonium compound, J. Pharmac. exp. Ther., **147**, 343—349 (1965).
719. *Matthews B. H. C.*, Nerve endings in mammalian muscle, J. Physiol., **78**, 1—33 (1933).
720. *Matthews P. B. C.*, The effect of the local application of procaine on the stretch reflex of the soleus muscle of the catdecerebrated by anaemia, J. Physiol., **140**, 408—420 (1958).
721. *Matthews P. B. C.*, The dependence of tension upon extension in the stretch reflex of the soleus muscle of the decerebrate cat, J. Physiol., **147**, 521—546 (1959).
722. *Matthews P. B. C.*, A study of certain factors influencing the stretch reflex of the decerebrate cat, J. Physiol., **147**, 547—564 (1959).

723. *Matthews P. B. C.*, The differentiation of two types of fusimotor fibre their effects on the dynamic response of muscle primary endings, Quart. J. exp. Physiol., **47**, 324—333 (1962).
724. *Matthews P. B. C.*, The response of de-efferented muscle spindle receptors to stretching at different velocities, J. Physiol., **168**, 660—678 (1963).
725. *Matthews P. B. C.*, Muscle spindles and their motor control, Physiol. Rev., **44**, 219—288 (1964).
726. *Matthews P. B. C.*, The reflex excitation of the soleus muscle of the decerebrate cat caused by vibration to its tendon, J. Physiol., **184**, 450—472 (1966).
727. *Matthews P. B. C.*, Vibration and the stretch reflex. In «Myotatic Kinesthetic and Vestibular Mechanisms, Ciba Symposium» (de Reuck A. V. S. and Knight J., eds.), pp. 40—50, London, Churchill, 1966.
728. *Matthews P. B. C.*, Evidence that the secondary as well as the primary endings of the muscle spindles may be responsible for the tonic stretch reflex of the decerebrate cat, J. Physiol., **204**, 365—393 (1969).
729. *Matthews P. B. C.*, The origin and functional significance of the stretch reflex. In «Excitatory Synaptic Mechanisms» (Andersen P. and Jansen J. K. S., eds.), pp. 301—315, Oslo, Universitets forlaget, 1970.
730. *Matthews P. B. C.*, *Rushworth G.*, The selective effect of procaine on the stretch reflex and tendon jerk of soleus muscle when applied to its nerve J. Physiol., **135**, 246—262 (1957).
731. *Matthews P. B. C.*, *Rushworth G.*, The discharge from muscle spindle as an indicator of γ-efferent paralysis by procaine, J. Physiol., **140**, 421-426 (1958).
732. *Matthews P. B. C.*, *Stein R. B.*, The sensitivity of muscle spindle afferents to small sinusoidal changes, J. Physiol., **200**, 723—743 (1969).
733. *Matthews P. B. C.*, *Westbury D. R.*, Some effects of fast and slow motor fibres on muscle spindles of the frog, J. Physiol., **178**, 178—192 (1965).
734. *Матюшкин Д. П.*, О наличии фазных и тонических нейромоторных единиц в глазодвигательном аппарате кролика, Сеченовский физиол. ж., **47**, 960 (1961).
735. *Матюшкин Д. П.*, Motor innervation of tonic muscle fibers of the oculomotor system., Fed. Proc., **22**, T 729 (1963).
736. *Матюшкин Д. П.*, Varieties of tonic muscle fibers in the oculomotor apparatus of the rabbit, Bull. exp. biol. med., **55**, 235—238 (1964).
737. *Mazzoni V.*, Corpuscoli terminali dei tendini dell'homo, Mem. R. Acad. Sci. Bologna, **5/1**, 401—408 (1890).
738. *Mellström A.*, *Skoglund S.*, Calibre spectra of afferent and efferent fibres in muscle nerves of the albino rat's hind limb, Acta morph. neerlando-scandinavica, **6**, 135—145 (1965).
739. *Merrillees N. C. R.*, The fine structure of muscle spindles in the lumbrical muscles of the rat, J. biophys. biochem. cytol., **7**, 725—742 (1960).
740. *Merrillees N. C. R.*, Some observations on the fine structure of a Golgi tendon organ of a rat. In «Symposium on Muscle Receptors» (Barker D., ed.). pp. 199—206, Hong Kong, Hong Kong University Press, 1962.
741. *Merrillees N. C. R.*, *Sunderland S.*, *Hayhow W.*, Neuromuscular spindles in the extraocular muscles in man, Anat. Rec., **108**, 23—30 (1950).
742. *Merton P. A.*, The silent period in a muscle of the human hand, J. Physiol., **114**, 183—198 (1951).
743. *Merton P. A.*, Speculations on the servo-control of movement. In «The Spinal Cord. Ciba Symposium», pp. 247—260, London, Churchill, 1953.
744. *Merton P. A.*, Slowly conducting muscle spindle afferents, Acta physiol. scand., **29**, 87—88 (1953).
745. *Merton P. A.*, Human position sense and sense of effort, Soc. exp. Biol., **18**, 387—400 (1964).

746. *Mettler F. A.*, Muscular tone and movement: their cerebral control in primates. In «Neurosciences Research» (Ehrenpreis S. and Solnitzky O. C., eds.), pp. 175—250, New York, Academic Press, 1968.
747. *Meulders M., Massion J., Colle J.*, Influence du lobe antérieur du cervelet sur l'activité tonique et respiratoire des muscles intercostaux, Arch. ital. Biol., 98, 430—440 (1960).
748. *Mortimer E. M., Akert K.*, Cortical control and representation of fusimotor neurons, Amer. J. Phys. Med., 40, 228—248 (1961).
749. *Moruzzi G.*, Paleocerebellar inhibition of vasomotor and respiratory carotid sinus reflexes, J. Neurophysiol., 3, 20—32 (1940).
750. *Moruzzi G., Magoun H. W.*, Brain stem reticular formation and activation of the EEG. Electroen. Neurophysiol., 1, 455—473 (1949).
751. *Moruzzi G., Pompeiano O.*, Inhibitory mechanisms underlying the collapse of decerebrate rigidity after unilateral fastigial lesions, J. comp. Neurol., 107, 1—25 (1957).
752. *Mountcastle V. B., Powell T. P. S.*, Central nervous mechanisms subserving position sense and kinesthesis, Bull. Johns Hopkins Hosp., 105, 173—200 (1959).
753. *Nachmias V. T., Padykula H. A.*, A histochemical study of normal and denervated red and white muscles of the rat, J. biophys. biochem. Cytol., 4, 47—54 (1958).
754. *Nacimiento A. C., Lux H. D., Creutzfeldt O. D.*, Postsynaptische Potentiale von Nervenzellen des motorischen Cortex nach elektrischer Reizung spezifischer und unspezifischer Thalamuskerne, Pflüg. Arch. ges. Physiol., 281, 152—169 (1964).
755. *Nathan P. W., Sears T. A.*, Effects of posterior root section on the activity of some muscles in man, J. Neurol. Psychiat., 23, 10—22 (1960).
756. *Needham D. M.*, Red and white muscle, Physiol. Rev., 6, 1—27 (1926).
757. *Nelson P. G., Burke R. E.*, Delayed depolarization in cat spinal motoneurons, Exp. Neurol., 17, 16—26 (1967).
758. *Nelson P. G., Frank K.*, Extracellular potential fields of single spinal motoneurons, J. Neurophysiol., 27, 913—927 (1964).
759. *Nelson P. G., Frank K.*, Orthodromically produced changes in motoneuronal extracellular fields, J. Neurophysiol., 27, 928—941 (1964).
760. *Nelson P. G., Frank K.*, Anomalous rectification in cat spinal motoneurons and effect of polarizing currents on excitatory postsynaptic potential, J. Neurophysiol., 30, 1097—1113 (1967).
761. *Nyberg-Hansen R.*, Do cat spinal motoneurons receive direct supraspinal fibre connections? A supplementary silver study, Arch. ital. Biol., 107, 54—66 (1969).
762. *Nyberg-Hansen R., Brodal A.*, Sites of termination of corticospinal fibers in the cat. An experimental study with silver impregnation methods, J. comp. Neurol., 120, 369—391 (1963).
763. *Nyberg-Hansen R., Brodal A.*, Sites and mode of termination of rubrospinal fibres in the cat, J. Anat. Lond., 98, 235—253 (1964).
764. *Nyström B.*, Muscle-spindle histochemistry, Science, 155, 1424—1426 (1967).
765. *Ogata T., Mori M.*, Histochemical demonstration of the three types of intrafusal fibres of muscle spindles, a study of oxidative enzymes, Acta med. Okayama, 16, 347—350 (1962).
766. *Ogata T., Mori M.*, Histochemical study of oxidative enzymes in vertebrate muscles, J. histochem. cytochem., 12, 171—182 (1964).
767. *Olsson C. B., Swett C. P.*, A functional and histochemical characterization of motor units in a heterogeneous muscle (flexor digitorum longus of the cat, J. comp. Neurol., 128, 475—497 (1966).
768. *Onanoff M. I.*, Sur la nature des faisceaux neuro-musculaires, C. R. Soc. Biol., Paris, 42, 393—412 (1890).

769. *Oscarsson O.*, Functional organization of the spino- and cuneocerebellar tracts, Physiol. Rev., **45**, 495—522 (1965).
770. *Oscarsson O.*, The projection of Group I muscle afferents to the cat cerebral cortex. In «Muscular Afferents and Motor Control. Nobel Symposium I» (Granit R., ed.), pp. 307—316, Stockholm, Almqvist and Wiksell, 1966.
771. *Oscarsson O., Rosén I.*, Projection to cerebral cortex of large muscle spindle afferents in forelimb nerves of the cat, J. Physiol., **169**, 924—945 (1963).
772. *Oscarsson O., Rosén I., Sulg I.*, Organization of neurones in the cat cerebral cortex that are influenced from Group I muscle afferents, I. Physiol., **183**, 189—210 (1966).
773. *Paillard J.*, Réflexes et régulations d'origine proprioceptive chez l'homme. Étude neurophysiologique et psychophysiologique, Paris, Libraire Arnette, 1955.
774. *Paintal A. S.*, Functional analysis of Group III afferent fibres of mammalian muscles, J. Physiol., **152**, 250—270 (1960).
775. *Pallot G.*, Contribution à l'étude des terminaisons nerveuses dans le muscle strié: Recherches cytologiques sur les fuseaux du type Kühne, Bull. Histol. Tech. micro., **11**, 337—364 (1934). Quoted from Cooper and Daniel (1949).
776. *Pascoe J. E.*, Fusimotor neurones of the semitendinosus muscle of the rabbit, J. Physiol., **167**, 34—35P (1963).
777. *Patton H. D., Amassian V. E.*, Single- and multiple-unit analysis of cortical stage of pyramidal tract activation, J. Neurophysiol., **17**, 345—363 (1954).
778. *Patton H. D., Amassian V. E.*, The pyramidal tract: its excitation and functions. In «Handbook of Physiology». Section 1, Neurophysiology, vol. 2, pp. 837—861, Washington, American Physiological Society, 1960.
779. *Peachey L. D.*, Structure and function of slow striated muscles. In «Biophysics of Physiological and Pharmacological Action» (Shanes A., ed.), pp. 391—411, Amer. Ass. Adv. Sci., 1961.
780. *Peachey L. D.*, Structure of the extraocular muscles of mammals. In «Symposium on the Control of Eye Movements (Bach-y-Rita P., ed.), 1970.
781. *Peachey L., Huxley A. F.*, Structural identification of twitch and slow striated muscle fibers of the frog, J. cell. Biol., **13**, 177—180 (1962).
782. *Penfield W., Rasmussen Th.*, The Cerebral Cortex of Man, New York, Macmillan, 1950.
783. *Perl E. R.*, Crossed reflex effects evoked by activity in myelinated afferent fibres of muscle, J. Neurophysiol., **21**, 101—112 (1958).
784. *Perl E. R.*, Effects of muscle stretch on excitability of contralateral motoneurones, J. Physiol., **145**, 193—203 (1959).
785. *Person R. S.*, Studies of human movements when elaborating motor habits, III Int. Conf. Med. Electron. Proc. London, pp. 206—208, 1960.
786. *Phillips C. G.*, Intracellular records from Betz cells in the cat, Quart. J. exp. Physiol., **41**, 58—69 (1956).
787. *Phillips C. G.*, Cortical motor threshold and the thresholds and distribution of excited Betz cells in the cat, Quart. J. exp. Physiol., **41**, 70—84 (1956).
788. *Phillips C. G.*, Actions of antidromic pyramidal volleys on single Betz cells in the cat, Quart. J. exp. Physiol., **44**, 1—25 (1959).
789. *Phillips C. G.*, Changing concepts of the precentral motor area. In «Brain and Conscious Experience» (Eccles J. C., ed.), pp. 389—421, Berlin, Springer Verlag, 1966.
790. *Phillips C. G.*, Corticomotoneuronal organization, Arch. Neurol., Chicago, **17**, 188—195 (1967).

791. *Phillips C. G.*, Motor apparatus of the baboon's hand. The Ferrier Lecture, Proc. Roy. Soc., B, **173**, 141—174 (1969).
792. *Phillips C. G., Porter R.*, The pyramidal projection to motoneurones of some muscle groups of the baboon's forelimb. In «Physiology of Spinal Neurons» (Eccles J. C. and Schadé J. P., eds.), pp. 222—245, Amsterdam Elsevier, 1964.
793. *Pilar G.*, Further study of the electrical and mechanical responses of slow fibers in cat extraocular muscles, J. gen. Physiol., 50, 2289—2300 (1967).
794. *Pitts R. F.*, The basis for repetitive activity in phrenic motoneurons, J. Neurophysiol., **6**, 439—454 (1943).
795. *Poláček P.*, Receptors of the joint, Acta Facult. Med. Univ. Brno, **23**, 107 (1966).
796. *Polkey C. E.*, A study of the activity in motor neurones during the stretch reflex, Thesis, University of Bristol, 1968.
797. *Pollock L. J., Davis L.*, Muscle tone, I. Extensibility of muscles in decerebrate rigidity, Arch. neurol. psychiat., Chicago, **21**, 19—35 (1929).
798. *Pollock L.J., Davis L.*, The reflex activities of a decerebrate animal. J. comp. Neurol., 50, 377—411 (1930).
799. *Pollock L. J., Davis L.*, Studies in decerebration. VI. The effect of deafferentation upon decerebrate rigidity, Amer. J. Physiol., **98**, 47—4[illegible] (1931).
800. *Pompeiano O.*, Analisi degli effetti della stimolazione elettrica del nucleo rosso nel gatto decerebrato, Rend. Acad. Lincei, **22**, 100—103 (1957).
801. *Pompeiano O.*, Alpha types of «release» studied in tension-extension diagrams from cat's forelimb triceps muscle, Arch. ital. Biol., **98**, 92—117 (1960).
802. *Pompeiano O.*, Muscular afferents and motor control during sleep. In «Muscular Afferents and Motor Control. Nobel Symposium, I» (Granit R., ed.), pp. 415—436, Stockholm, Almqvist and Wiksell, 1966.
803. *Pompeiano O.*, Sensory inhibition during motor activity in sleep. In «Neurophysiological Basis of Normal and Abnormal Motor Activities» (Yahr M. D. and Purpura D. P., eds.), pp. 323—375, New York, Raven Press, 1967.
804. *Pompeiano O.*, Functional organization of the cerebellar projection to the spinal cord. In «The Cerebellum (Fox C. A. and Snider R. S., eds.), pp. 282—321, Amsterdam, Elsevier, 1967.
805. *Pompeiano O., Brodal A.*, The origin of vestibulospinal fibres in the cat. Arch. ital. Biol., **95**, 166—195 (1957).
806. *Pompeiano O., Brodal A.*, Experimental demonstration of a somatotopical origin of rubrospinal fibers in the cat, J. comp. Neurol., **108**, 225—2[illegible] (1957).
807. *Poppele R. E., Terzuolo C. A.*, The myotatic reflex: its inputoutput relationship, Science, **159**, 743—745 (1968).
808. *Porter R.*, Antidromic conduction of volleys in pyramidal tract, J. Neurophysiol., **18**, 138—150 (1955).
809. *Poryako O., Smith R. S.*, Morphology of muscle spindles in the rat. Experientia, **24**, 588—589 (1968).
810. *Preston J. B., Whitlock D. G.*, Precentral facilitation and inhibition of spinal motoneurons, J. Neurophysiol., **23**, 154—170 (1960).
811. *Preston J. B., Whitlock D. G.*, Intracellular potentials recorded from motoneurons following precentral gyrus stimulation in primate, J. Neurophysiol., **24**, 91—100 (1961).
812. *Preston J. B., Whitlock D. G.*, A comparison of motor cortex effects on slow and fast muscle innervations in the monkey, Exp. Neurol., **7**, [illegible]—341 (1963).
813. *Pritchard R. M., Heron W.*, Small eye movements of the cat. Can. J. Pshychol., **14**, 131—137 (1960).

814. *Provins K. A.*, The effect of peripheral nerve block on the appreciation and execution of finger movements, J. Physiol., **143**, 55—67 (1958).
815. *Purpura D. P.*, *McMurthy J. G.*, Intracellular activities and evoked potential changes during polarization of motor cortex, J. Neurophysiol., **28**, 166—185 (1965).
816. *Rack P. M. H.*, *Westbury D. R.*, The effects of suxamethonium and acetylcholine on the behaviour of cat muscle spindles during dynamic stretching and during fusimotor stimulation., J. Physiol., **186**, 698—713 (1966).
817. *Rall W.*, Branching dendritic trees and motoneuron membrane resistivity, Exp. Neurol., **1**, 491—527 (1959).
818. *Rall W.*, Membrane potential transients and membrane time constant of motoneurons, Exp. Neurol., **2**, 503—532 (1960).
819. *Rall W.*, Distinguishing theoretical synaptic potentials computed for different soma-dendritic distributions of synaptic input, J. Neurophysiol., **30**, 1138—1168 (1967).
820. *Rall W.*, *Burke R. E.*, *Smith T. G.*, *Nelson P. G.*, *Frank K.*, Dendritic location of synapses and possible mechanisms for the monosynaptic EPSP in motoneurons, J. Neurophysiol., **30**, 1169—1193 (1967).
821. *Ramón y Cajal S.*, Histologie du système nerveux. Vols I and II, Paris, Trans. L., Azoulay, 1911.
822. *Ramón y Cajal S.*, Histologie du système nerveux de l'homme et des vertébrés, Madrid, Instituto Ramón y Cajal, 1952.
823. *Ranvier L.*, De quelques faits relatifs a l'histologie et à la physiologie des muscles striés, Arch. Physiol. norm. pathol., **6**, 1—15 (1874).
824. *Ranvier L.*, Note sur les vaisseaux sanguins et la circulation dans les muscles rouges, Arch. Physiol. norm. pathol., **6**, 446—449 (1874).
825. *Ranvier L.*, Leçons d'anatomie générale sur le système musculaire, Paris, Delahaye and Co., 1880.
826. *Redman S. J.*, *Lampard D. G.*, Monosynaptic stochastic stimulation of cat spinal motoneurons, I. Response of motoneurons to sustained stimulation, J. Neurophysiol., **31**, 485—498 (1968).
827. *Regaud C.*, *Favre M.*, Les terminaisons nerveuses et les organes nerveux sensitifs de l'appareil locomoteur, I. Les terminaisons nerveuses et les organes nerveux sensitifs des muscles tries squelettaux, Rev. gém. d'histol., **1**, 1—140 (1904).
828. *Reid G.*, The rate of discharge of the extraocular motoneurones, J. Physiol., **110**, 217—225 (1949).
829. *Reii D. J.*, *Wooten G. F.*, *Hollenberg M.*, Differences in nutrient blood flow of red and white skeletal muscle in the cat, Amer. J. Physiol., **213**, 592—596 (1967).
830. *Renkin B. Z.*, *Vallbo A. B.*, Simultaneous responses of group I and II cat muscle spindle afferents to muscle position and movement, J. Neurophysiol., **27**, 429—450 (1964).
831. *Renshaw B.*, Activity in the simplest reflex pathway, J. Neurophysiol., **3**, 373—387 (1940).
832. *Renshaw B.*, Influence of the discharge of motoneurons upon excitation of neighboring motoneurons, J. Neurophysiol., **4**, 167—183 (1941).
833. *Renshaw B.*, Central effects of centripetal impulses in axons of spinal ventral roots, J. Neurophysiol., **9**, 191—204 (1946).
834. *Rexed B.*, Contributions to the knowledge of the post-natal development of the peripheral nervous system in man, Acta psychiat. neurol. Suppl., 33 (1944).
835. *Rexed B.*, A cytoarchitectonic atlas of the spinal cord in the cat, J. comp. Neurol., **100**, 297—379 (1954).
836. *Rexed B.*, *Therman P. O.*, Calibre spectra of motor and sensory nervefibres to flexor and extensor muscles, J. Neurophysiol., **11**, 133—140 (1948).

837. *Rhines R., Magoun H. W.*, Brain stem facilitation of cortical motor response, J. Neurophysiol., **9**, 219—229 (1946).
838. *Riggs L. A., Ratliff F., Cornsweet J. C., Cornsweet T. N.*, The disappearance of steadily fixated visual test objects, J. Opt. Soc. Amer., **43**, 495—501 (1953).
839. *Ritchie J. M., Wilkie D. R.*, Dynamics of muscular contraction, J. Physiol., **143**, 104—113 (1958).
840. *Robertson J. D.*, Electron microscopy of the motor end-plate and the neuromuscular spindle, Amer. J. Phys. Med., **39**, 1—43 (1960).
841. *Robinson D. A., O'Meara D. M., Scott A. B., Collins C. C.*, Mechanical components of human eye movements, J. appl. Physiol., **26**, 548—553 (1969).
842. *Romanes G. J.*, The motor cell columns of the lumbosacral spinal cord of the cat, J. comp. Neurol., **94**, 313—363 (1951).
843. *Romanul F. C. A.*, Enzymes in muscle. I. Histochemical studies of enzymes in individual muscle fibers, Arch. Neurol., **11**, 355—368 (1964).
844. *Romanul F. C. A.*, Capillary supply and metabolism of muscle fibers, Arch. Neurol., **12**, 497—509 (1965).
845. *Romanul F. C. A., Hogan E. L.*, Enzymatic changes in denervated muscle. I. Histochemical studies, Arch. Neurol., **13**, 263—273 (1965).
846. *Romanul F. C. A., van der Meulen J. P.*, Reversal of the enzyme profiles of muscle fibres in fast and slow muscles by cross-innervation, Nature, **212**, 1369—1370 (1966).
847. *Romanul F. C. A., van der Meulen J. P.*, Slow and fast muscles after cross innervation, Arch. Neurol., **17**, 387—402 (1967).
848. *Rossi G.*, Asimmetrice toniche posturale, ed asimmetrie motorie, Arch. Fisiol., **25**, 146—157 (1927).
849. *Ruch T. C.*, Evidences of the non-segmental character of spinal reflexes from an analysis of the cephalad effects of spinal transection (Schiff-Sherrington phenomenon), Amer. J. Physiol., **114**, 457—467 (1936).
850. *Ruch T. C., Watts J. W.*, Reciprocal changes in reflex activity of the fore limbs induced by post-brachial «cold-block» of the spinal cord, Amer. J. Physiol., **170**, 362—375 (1934).
851. *Ruffini A.*, Di un nuovo organo nevroso terminale e sulla presenza dei corpuscoli Golgi-Mazzoni nel connettivo sottocutaneo dei polpastrelli della dita dell'uomo, Real. Accad. Naz. di Lincei, 1890.
852. *Ruffini A.*, Sulla terminazione nervosa nei fusi muscolari e sul loro significato fisiologico, Real. Accad. Naz. di Lincei, **7**, 398—409 (1891).
853. *Ruffini A.*, Observations on sensory nerve-endings in voluntary muscles, Brain, **20**, 368—374 (1897).
854. *Ruffini A.*, Sopra dei speciali modi d'innervazione degli organi di Golgi, Ric. Lab. Anat. Univ. Roma, **6**, 231—253 (1897—1898).
855. *Ruffini A.*, On the minute anatomy of the neuro-muscular spindles of the cat, and on their physiological significance, J. Physiol., **23**, 190—208 (1898—1899).
856. *Rushworth G.*, Spasticity and rigidity: an experimental study and review, J. Neurol. Neurosurg. Psychiat., **23**, 99—118 (1960).
857. *Rushworth G., Young R. R.*, The effect of vibration on tonic and phasic reflexes in man, J. Physiol., **185**, 63P (1966).
858. *Rutledge L. T., Haase J.*, Flexor muscle spindles and reflex firing of early discharging units, J. Neurophysiol., **24**, 182—192 (1961).
859. *Salmons S., Vrbová G.*, Changes in the speed of mammalian fast muscle following long-term stimulation, J. Physiol., **192**, 39—40P (1967).
860. *Sasaki K.*, Electrophysiological studies on oculomotor neurons of the cat, Jap. J. Physiol., **13**, 287—302 (1967).
861. *Sasaki K., Namikawa A., Hashiramoto S.*, Effect of midbrain stimulation upon alpha motoneurones in lumbar spinal cord of cat, Jap. J. Physiol., **10**, 303—316 (1960).

862. *Sasaki K., Namikawa A., Matsunaga M.*, Effects of stimulations of the pyramidal tract and striate body upon spinal motoneurones, Jap. J. Physiol., **10**, 403—413 (1960).
863. *Sasaki K., Otans T.*, Accommodation in spinal motoneurones of the cat, Jap. J. Physiol., **11**, 443—456 (1961).
864. *Sasaki K., Tanaka T.*, Effects of stimulation of cerebellar and thalamic nuclei upon spinal alpha motoneurons of the cat, Jap. J. Physiol., **13**, 64—83 (1963).
865. *Schäfer S. S.*, The acceleration response of a primary muscle spindle ending to ramp stretch of the extrafusal muscle, Experientia, **23**, 1026—1027 (1967).
866. *Schäfer S. S., Henatsch H.-D.*, Dehnungsantworten der primären Muskelspindel-Afferenz bei elektrischer Reizung und natürlicher Innervation der beiden fusimotorischen Fasertypen, Exp. Brain Res., **4**, 275—291 (1968).
867. *Scheibel M. E., Scheibel A. B.*, Spinal motoneurons, interneurons and Renshaw cells. A Golgi study, Arch. ital. Biol., **104**, 328—353 (1966).
868. *Scheibel M. E., Scheibel A. B.*, Terminal axonal patterns in the cat spinal cord, I: the lateral corticospinal tract, Brain Res., **2**, 333—350 (1966).
869. *Schlegel H.-J., Sontag K.-H.*, Aktivitätssteigerungen in primären Flexor-Muskelspindelafferenzen der Katze bei tetanischer Reizung von Streckreflexafferenzen, Pflüg. Arch. ges. Physiol., **311**, 159—167 (1969).
870. *Schmidt R. F.*, The pharmacology of presynaptic inhibition. In «Physiology of Spinal Neurons» (Eccles J. C. and Schadé J. P., eds.), pp. 119—131, Amsterdam, Elsevier, 1964.
871. *Schomburg E. D.*, Fusimotorische Förderung und Hemmung bei Pinna-Reizung in Abhängigkeit vom zentralnervösen Zustand, Pflüg. Arch. ges. Physiol., **304**, 164—182 (1968).
872. *Schomburg E. D., Henatsch H. D.*, Aktivierung lumbaler Extensor-Fusimotoneurone durch mechanische und elektrische Pinna-Reizung an decerebrierten Katzen, Pflüg. Arch. ges. Physiol., **304**, 152—163 (1968).
873. *Schilze M. L.*, Die absolute und relative Zahl der Muskelspindeln in den kurzen Daumenmuskeln des Menschen, Anat. Anz., **102**, 290—291 (1955—1956).
874. *Sears T. A.*, The fibre calibre spectra of sensory and motor fibres in the intercostal nerves of the cat, J. Physiol., **172**, 150—161 (1964).
875. *Sears T. A.*, Efferent discharges in alpha and fusimotor fibres of intercostal nerves of the cat, J. Physiol., **174**, 295—315 (1964).
876. *Sears T. A.*, Some properties and reflex connexions of respiratory motoneurones of the cat's thoracic spinal cord, J. Physiol., **175**, 386—403 (1964).
877. *Sears T. A.*, The slow potentials of thoracic respiratory motoneurones and their relation to breathing, J. Physiol., **175**, 404—424 (1964).
878. *Sears T. A.*, Investigations on respiratory motoneurones of the thoracic spinal cord. In «Physiology of Spinal Neurons» (Eccles J. C. and Schade J. P., eds.), pp. 259—273, Amsterdam, Elsevier, 1964.
879. *Северин Ф. В., Орловский Г. Н., Шик М. Л.*, Работа мышечных рецепторов при управляемой локомоции, Биофизика **3**, 502—511 (1967).
880. *Северин Ф. В., Шик М. Л., Орловский Г. Н.*, Работа мышц и одиночных мотонейронов при управляемой локомоции, Биофизика, **12**, 660—668 (1967).
881. *Шаповалов А. И.*, Множественные разряды и ритмическая активность нейронов спинного мозга при раздражении через внутриклеточный электрод, Физиол. *ж.*, **50**, 444—456 (1964).
882. *Шаповалов А. И.*, Excitation and inhibition of spinal neurons during supraspinal stimulation. In «Muscular Afferents and Motor Control.

Nobel Symposium, I» (Granit R., ed.), pp. 331—348, Stockholm, Almqvist and Wiksell, 1966.
883. *Шаповалов А. И., Аруханян Э. Б.*, Влияние стимуляции мозжечка на активность двигательных и промежуточных нейронов спинного мозга при внутриклеточном отведении, Бюлл. эксп. биол. мед., **55**, № 11, 3—10 (1963).
884. *Шаповалов А. И., Карамьян О. А.*, Интерстициальные синаптические влияния на альфа-мотонейроны, Бюлл. эксп. биол. мед., **66**, № 12, 3—7 (1968).
885. *Шаповалов А. И., Курчавый Г. Г., Строганова М. П.*, Синаптические механизмы вестибуло-спинальных влияний на α-мотонейроны. Физиол. ж., **52**, 1401—1409 (1966).
886. *Sherrington C. S.*, On the anatomical constitution of nerves of skeletal muscles; with remarks on recurrent fibres in the ventral spinal nerve-root, J. Physiol., **17**, 211—258 (1894).
887. *Sherrington C. S.*, Decerebrate rigidity and reflex coordination of movements, J. Physiol., **22**, 319—332 (1898).
888. *Sherrington C. S.*, The Integrative Action of the Nervous System, New Haven, Yale University Press, 1906.
889. *Sherrington C. S.*, Reflexes elicitable from the pinna, vibrissae and jaws in the cat, J. Physiol., **51**, 404—431 (1917).
890. *Шик М. Л., Орловский Г. Н., Северин Ф. В.*, Организация локомоторного синергизма, Биофизика, **11**, 879—886 (1966).
891. *Shimazu H., Hongo T., Kubota K.*, Two types of central influences on gamma motor system, J. Neurophysiol., **25**, 309—323 (1962).
892. *Skoglund S.*, Anatomical and physiological studies of knee joint innervation in the cat, Acta physiol. scand., **36**, Suppl. 124 (1956).
893. *Skoglund S.*, On the postnatal development of postural reflexes as revealed by electromyography and myography in decerebrate kittens, Acta physiol. scand., **49**, 299—317 (1960).
894. *Skoglund S.*, The activity of muscle receptors in the kitten. Acta physiol. scand., **50**, 203—221 (1960).
895. *Skoglund S.*, Muscle afferents and motor control in the kitten. In «Muscular Afferents and Motor Control. Nobel Symposium, I» (Granit R., ed.), pp. 245—259, Stockholm, Almqvist and Wiksell, 1966.
896. *Smith R. S.*, Activity of intrafusal muscle fibres in muscle spindles of *Xenopus laevis*, Acta physiol. scand., **60**, 223—239 (1964).
897. *Smith R. S.*, Contraction in intrafusal muscle fibres of *Xenopus laevis* following stimulation of their motor nerves, Acta physiol. scand., **62**, 195—208 (1964).
898. *Smith R. S.*, Properties of intrafusal muscle fibres. In «Muscular Afferents and Motor Control. Nobel Symposium, I» (Granit R., ed.), pp. 69—88, Stockholm, Almqvist and Wiksell, 1966.
899. *Smith R. S., Lännergren J.*, Types of motor units in the skeletal muscles of *Xenopus laevis*, Nature, **217**, 281—283 (1968).
900. *Smith T. G., Wuerker R. B., Frank K.*, Membrane impedance changes during synaptic transmission in cat spinal motoneurons, J. Neurophysiol., **30**, 1072—1193 (1967).
901. *Somjen G., Carpenter D. O., Henneman E.*, Responses of motoneurons of different sizes to graded stimulation of supraspinal centres of the brain, J. Neurophysiol., **28**, 958—965 (1965).
902. *Sommerkamp H.*, Das Substrat der Dauerverkürzung am Froschmuskel, Arch. exp. Path. Pharm., **128**, 99—115 (1928).
903. *Spencer W. A., Kandel E. R.*, Electrophysiology of hippocampal neurons. IV. Fast prepotentials, J. Neurophysiol., **24**, 272—285 (1961).
904. *Sprague J. M.*, Spinal «border cells» and their role in postural mechanisms (Schiff-Sherrington phenomenon), J. Neurophysiol., **16**, 464—474 (1953).

905. *Sprague J. M., Chambres W. W.*, Regulation of posture in intact and decerebrate cat. I. Cerebellum, reticular formation, vestibular nuclei, J. Neurophysiol., **16**, 451—463 (1953).
906. *Stacey M. J.*, Free nerve endings in skeletal muscle of the cat, J. Anat., Lond., **105**, 231—254 (1969).
907. *Stalberg E.*, Propagation velocity in human muscle fibers in situ, Acta physiol. scand., **70**, Suppl. 287 (1966).
908. *Starzl T. E., Taylor C. W., Magoun H. W.*, Collateral afferent excitation of the reticular formation of the brain stem, J. Neurophysiol., **14**, 479—496 (1951).
909. *Stefanis C., Jasper H.*, Intracellular microelectrode studies of antidromic responses in cortical pyramidal tract neurons, J. Neurophysiol., **27**, 828—854 (1964).
910. *Stefanis C., Jasper H.*, Recurrent collateral inhibition in pyrimidal tract neurons, J. Neurophysiol., **27**, 855—877 (1964).
911. *Steg G.*, The function of muscle spindles in spasticity and regidity, Acta neurol. scand., **38**, 53—59 (1962).
912. *Steg G.*, Efferent muscle innervation and rigidity, Acta physiol. scand., **61**, Suppl. 225 (1964).
913. *Stein J. M., Padykula H. A.*, Histochemical classification of individual skeletal muscle fibers of the rat, Amer. J. Anat., **110**, 103—124 (1962).
914. *Stilwell D. L.*, The innervation of tendons and aponeuroses, Amer. J. Anat., **100**, 289—317 (1957).
915. *Stilwell D. L.*, The innervation of deep structures of the hand, Amer. J. Anat., **101**, 75—99 (1957).
916. *Stilwell D. L.*, The innervation of deep structures of the foot, Amer. J. Anat., **101**, 59—73 (1957).
917. *Stilwell D. L.*, Regional variations in the innervation of deep fasciae and aponeuroses, Anat. Rec., **127**, 635—653 (1957).
918. *Stuart D., Ott K., Ishikawa K., Eldred E.*, Muscle receptor responses to sinusoidal stretch, Exp. Neurol., **13**, 82—95 (1965).
919. *Sumi T.*, Spinal respiratory neurons and their reactions to stimulation of intercostal nerves, Pflüg. Arch. ges. Physiol., **278**, 172—180 (1963).
920. *Suzuki H., Tukahara Y.*, Recurrent inhibition of the Betz cells, Jap. J. Physiol., **13**, 386—398 (1963).
921. *Swett J. E., Bourassa C. M.*, Short latency activation of pyramidal tract cells by Group I afferent volleys in the cat, J. Physiol., **189**, 101—109 (1967).
922. *Swett J. E., Eldred E.*, Distribution and numbers of stretch receptors in medial gastrocnemius and soleus muscles of the cat, Anat. Rec., **137**, 453—460 (1960).
923. *Swett J. E., Eldred E.*, **137**, Comparisons in structure of stretch receptors in medial gastrocnemius and soleus muscles of the cat, Anat. Rec., **137**, 461—473 (1960).
924. *Szentágothai J.*, At The Purkinje Symposium, Prague, 1969.
925. *Szentágothai J., Rajkovits K.*, Über den Ursprung der Kletterfasern des Kleinhirns, Z. Anat. Ent. Gesch., **121**, 130—141 (1959).
926. *Takahashi K.*, Slow and fast groups of pyramidal tract cells and their respective membrane properties, J. Neurophysiol., **28**, 908—924 (1965).
927. *Takano K.*, On intrafusal muscle activity following stimulation of the ventral roots. Chiba Igakkai Zasshi, **40**, 330—337 (1964).
928. *Takano K., Homma S.*, Muscle spindle responses to vibratory stimuli at certain frequencies, Jap. J. Physiol., **18**, 145—156 (1968).
929. *Tamaki T.*, Muscle spindle and tendon organ discharges during phasic muscle stretching, J. Chiba Med. Soc., **43**, 35—36 (1967).
930. *Tasaki I., Kano H.*, Isolation of slow motor fiber, Jap. J. Med. Sci. III, Biophys., **9**, No. 2 (1942).

931. *Tasaki I., Mizutani K.*, Comparative studies on the activities of the muscle evoked by two kinds of motor nerve fibres. Part I. Myographic studies, Jap. J. Med. Sci. III, Biophys., **10**, 237—244 (1944).
932. *Tasaki I., Tsukagoshi M.*, Comparative studies on the activities of the muscle evoked by two kinds of motor nerve fibres. Part II. The electromyogram, Jap. J. Med. Sci. III, Biophys., **10**, No. 2 (1944).
933. *Terzuolo C. A.*, Cerebellar inhibitory and excitatory action upon spinal extensor motoneurones, Arch. ital. Biol., **97**, 316—339 (1959).
934. *Terzuolo C. A., Araki T.*, An analysis of intra-versus extracellular potential changes associated with activity of single spinal motoneurons, Ann. N.Y. Acad. Sci., **96**, 547—558 (1961).
935. *Terzuolo C. A., Llinás R.*, Distribution of synaptic inputs in the spinal motoneurone and its functional significance. In «Muscular afferents and Motor Control. Nobel Symposium, I» (Granit R., ed.), pp. 373—384, Stockholm, Almqvist and Wiksell, 1966.
936. *Terzuolo C. A., Llinás R., Green K. T.*, Mechanisms of supraspinal actions upon spinal cord activities, Arch. ital. Biol., **103**, 635—651 (1965).
937. *Thulin C. A.*, Electrophysiological studies of peripheral nerve regeneration with special reference to the small diameter (gamma) fibres, Exp. Neurol., **2**, 598—612 (1960).
938. *Thulin C. A.*, Effects of electrical stimulation of the red nucleus on the alpha motor system, Exp. Neurol., **7**, 464—480 (1963).
939. *Tiegs O. W.*, Innervation of voluntary muscle, Physiol. Rev., **33**, 90—144 (1953).
940. *Tokizane T., Murao M, Ogata T., Kondo T.*, Electromyographic studies on tonic neck, lumbar and labyrinthine reflexes in normal persons. Jap. J. Physiol., **2**, 130—146 (1951).
941. *Tokizane T., Shimazu H.*, Functional Differentiation of Human Skeletal Muscle, Tokyo, University of Tokyo Press, 1964.
942. *Towe A. L., Patton H. D., Kennedy T. T.*, Response properties of neurons in the pericruciate cortex of the cat following electrical stimulation of the appendages, Exp. Neurol., **10**, 325—344 (1964).
943. *Tower S. I.*, Extrapyramidal action from the cat's cerebral cortex: motor and inhibitory, Brain, **59**, 408—444 (1936).
944. *Tschiriew S.*, Sur les terminaisons nerveuses dans les muscles striés, Arch. physiol. norm. pathol., 2sér, **6**, 89—116 (1879).
945. *Tsukahara N., Fuller D. R. G., Brooks V. B.*, Collateral pyramidal influences on the corticorubrospinal system, J. Neurophysiol., **31**, 467—484 (1968).
946. *Tsukahara N., Ohye C.*, Polysynaptic activation of extensor motoneurones from Group Ia fibres in the cat spinal cord, Experientia, **20**, 628—629 (1964).
947. *Tsukahara N., Toyama K., Kosaka K.*, Intracellularly recorded responses of red nucleus neurones during antidromic and orthodromic activation. Experientia, **20**, 632—633 (1964).
948. *Twitchell T. E.*, Sensory factors in purposive movement, J. Neurophysiol., **17**, 239—252 (1954).
949. *Uemura K., Preston J. B.*, Comparison of motor cortex influences upon various hind-limb motoneurons in pyramidal cats and primates. J. Neurophysiol., **28**, 398—412 (1965).
950. *Vallbo Å. B.*, Accommodation related to inactivation of the sodium permeability in single myelinated nerve fibres from *Xenopus laevis*, Acta physiol. scand., **61**, 429—444 (1964).
951. *Vallbo Å. B.*, Slowly adapting muscle receptors in man, Acta physiol. scand., **78**, 315—333 (1970).

952. *Vallbo Å. B., Hagbarth K.-E.*, Activity from skin mechanoreceptors recorded percutaneously in awake human subjects, Exp. Neurol., **21**, 270—289 (1968).
953. *Van der Meulen J. P., Gilman S.*, Recovery of muscle spindle activity in cats after cerebellar ablation, J. Neurophysiol., **28**, 943—957 (1965).
954. *Van der Meulen J. P., Gilman S., Denny-Brown D.*, Muscle spindle activity in animals with chronic lesions of the central nervous system. In «Muscular Afferents and Motor Control. Nobel Symposium, I» (Granit R., ed.), pp. 139—149, Stockholm, Almqvist and Wiksell, 1966.
955. *Vedel J.-P.*, Mise en évidence d'un controle cortical de l'activité des fibres fusimotrices dynamiques chez le chat par la voie pyramidale, C. R. Acad. Sci., Paris, **262**, 908—911 (1966).
956. *Verhey B. A., Voorhoeve P. E.*, Activation of group IA and group II muscle spindle afferents by succinylcholine and other cholinergic drugs, Acta Physiol. Pharmacol. Neerl., **12**, 23—29 (1963).
957. *Voorhoeve P. E.*, Autochtonous activity of fusimotor neurones in the cat, Acta physiol. scand., **9**, 1—43 (1960).
958. *Voorhoeve P. E., Kanten R. W.* v., Reflex behaviour of fusimotor neurones of the cat upon electrical stimulation of various afferent fibres, Acta Physiol. Pharmacol. Neerl., **10**, 391—407 (1962).
959. *Voss H.*, Untersuchungen über Zahl, Anordnung und Länge der Muskelspindeln in den Lumbricalmuskeln des Menschen und einiger Tiere, Z. mikr.-anat. Forsch., **42**, 509—524 (1937).
960. *Voss H.*, Zahl und Anordnung der Muskelspindeln im M. pronator quadratus, Anat. Anz., **103**, 85—88 (1956).
961. *Voss H.*, Tabelle der Muskelgewichte des Mannes, berechnet und zusammengestellt nach den Untersuchungen von W. Thiel (1884), Anat. Anz., **103**, 356—360 (1956).
962. *Voss H.*, Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der Augenmuskeln des Menschen (Faserdicke, Muskelspindeln, Ringbinden), Anat. Anz., **104**, 345—355 (1957).
963. *Voss H.*, Zahl und Anordnung der Muskelspindeln in den unteren Zungenbeinmuskeln, den M. Sternocleidomastoideus und den Bauch- und tiefen Nackenmuskeln, Anat. Anz., **105**, 265—275 (1958).
964. *Voss H.*, Weitere Untersuchungen über die absolute und relative Zahl der Muskelspindeln in verschiedenen Muskelgruppen (Hüft-, Oberschenkel- und Unterarmmuskeln) des Menschen, Anat. Anz., **107**, 190—197 (1959).
965. *Voss H.*, Sonderformen der Muskelspindeln des Menschen, Anat. Anz., **110**, 420—424 (1962).
966. *Voss H.*, Untersuchungen über die absolute und relative Zahl der Muskelspindeln in weiteren Muskelgruppen (Mm. Scaleni und Rückenmuskeln) des Menschen, Anat. Anz., **112**, 276—279 (1963).
967. *Vrbová G.*, The effect of motoneurone activity on the speed of contraction of striated muscle, J. Physiol., **169**, 513—526 (1964).
968. *Walker E., Richter H.*, Section of the cerebral peduncle in the monkey, Arch. Neurol., **14**, 231—240 (1966).
969. *Walker L. B., Jr.*, Diameter spectrum of intrafusal muscle fibers in muscle spindles of the dog, Anat. Rec., **130**, 385 (1958).
970. *Wall P. D.*, Excitability changes in afferent fibre terminations and their relation to slow potentials, J. Physiol., **142**, 1—21 (1958).
971. *Wall P. D.*, Presynaptic control of impulses at the first central synapse in the cutaneous pathway. In «Physiology of Spinal Neurons» (Eccles J. C. and Schadé J. P., eds.), pp. 92—114, Amsterdam, Elsevier, 1964.
972. *Ward J. W.*, The influence of posture on responses elicitable from the cortex cerebri of cats, J. Neurophysiol., **1**, 463—475 (1938).

973. *Weddell G., Harpman J. A.*, The neurohistological basis for the sensation of pain provoked from deep fascia, tendon and periosteum, J. Neurol. Psychiat., Chicago, **3**, 319—328 (1940).
974. *Weismann A.*, Ueber das Wachsen der quergestreiften Muskeln nach Beobachtungen am Frosch, Z. rat. Med. III, **10**, 263—284 (1861).
975. *Weiss G., Dutil A.*, Sur le fuseau neuro-musculaire, Arch. Physiol. norm. path., **28**, 368—379 (1896).
976. *Weiss P.*, The concept of perpetual neuronal growth and proximodistal substance convection. In «Regional Neurochemistry» (Kety S. S. and Elkes J., eds.), pp. 220—242, London, Pergamon Press, 1961.
977. *Weiss P., Edds M. V., Cavanaugh M.*, The effect of terminal connections on the caliber of nerve fibers, Anat. Rec., **92** , 215—233 (1945).
978. *Weiss P., Wang H., Taylor A. C., Edds M. V.*, Proximo-distal fluid convection in the endoneurial spaces of peripheral nerves, demonstrated by colored and radioactive (isotope) tracers, Amer.J. Physiol., **143**, 521—540 (1945).
979. *Wells J. B.*, Comparison of mechanical properties between slow and fast mammalian muscles, J. Physiol., **178**, 252—269 (1965).
980. *Welt C., Aschoff J. C., Kameda K., Brooks V. B.*, Intracortical organization of cat's motorsensory cortex. In «Neurophysiological Basis of Normal and Abnormal Motor Activities» (Yahr M. D. and Purpura D.P., eds.), pp. 255—293, New York, Raven Press (1967).
981. *Whitteridge D.*, Separate afferent nerve supply from the extraocular muscles of goats, Quart. J. exp. Physiol., **40**, 331—336 (1955).
982. *Whitteridge D.*, The effect of stimulation of intrafusal muscle fibres on sensitivity to stretch of extraocular muscle spindles, Quart. J. exp. Physiol., **44**, 385—393 (1959).
983. *Whitteridge D.*, Central control of eye movements. In «Handbook of Physiology. Section I: Neurophysiology», vol. 2, pp. 1089—1109, Washington, American Physiological Society, 1960.
984. *Widdicombe J. G.*, Respiratory reflexes excited by inflation of the lungs. J. Physiol., **123**, 105—115 (1954).
985. *Wiersma C. A. G., Furshpan E., Florey E.*, Physiological and pharmacological observations on muscle receptor organs of the crayfish, Cambarus Clarkii-Girard, J. exp. Biol., **30**, 136—150 (1953).
986. *Willis W. D.*, Presynaptic inhibition of muscle afferent pathways, Thesis. Canberra, Australian National University, 1962.
987. *Willis W. D., Thompson W. M., Willis J. C., Jones W. C.*, A descending pathway which is monosynaptically excitatory to motoneurones, Nature. **211**, 1182—1183 (1966).
988. *Wilson V. J.*, Ipsilateral excitation of extensor motoneurones, Nature. **198**, 290—291 (1963).
989. *Wilson V. J.*, Regulation and function of Renshaw cell descharge. In «Muscular Afferents and Motor Control. Nobel Symposium, I» (Granit R., ed.), pp. 317—329, Stockholm, Almqvist and Wiksell, 1966.
990. *Wilson V. J., Burgess P. R.*, Disinhibition in the cat spinal cord, J. Neurophysiol., **25**, 392—404 (1962).
991. *Wilson V. J., Kato M.*, Excitation of extensor motoneurons by Group II afferent fibers in ipsilateral muscle nerves, J., Neurophysiol., **28**, 545—554 (1965).
992. *Wilson V. J., Talbot W. H., Diecke F. P. J.*, Distribution of recurrent facilitation and inhibition in the spinal cord, J. Neurophysiol., **23**. 144—153 (1960).
993. *Wilson V. J., Talbot W. H., Kato M.*, Inhibitory convergence upon Renshaw cells, J. Neurophysiol., **27**, 1063—1079 (1964).
994. *Wilson V. J., Yoshida M.*, Vestibulospinal and reticulospinal effects on hindlimb, forelimb and neck alpha motoneurons of the cat, Proc. Nat. Acad. Sci., **60**, 836—840 (1968).

995. *Wilson V. J.*, *Yoshida M.*, Comparison of effects of stimulation of Deiters, nucleus and medial longitudinal fasciculus on neck, forelimb and hindlimb motoneurons, J. Neurophysiol., **32**, 743—758 (1969).
996. *Wilson V. J.*, *Yoshida M.*, Monosynaptic inhibition of neck motoneurons by the medial vestibular nucleus, Exp. Brain Res., 9, 365—380 (1969).
997. *Wilson V. J.*, *Yoshida M.*, Bilateral connections between labyrinths and neck motoneurons, Brain Res., **13**, 603—607 (1969).
998. *Wirsén C.*, Histochemical heterogeneity of muscle spindle fibres, J. histochem., **12**, 308—309 (1969).
999. *Wirsén C.*, *Larsson K. S.*, Histochemical differentiation of skeletal muscle in foetal and newborn mice, J. Embryol., **12**, 759—767 (1964).
1000. *Wohlfart G.*, *Henriksson K. G.*, Observations on the distribution, number and innervation of Golgi musculo-tendinous organs, Acta Anat., **41**, 192—204 (1960).
1001. *Woolsey C. N.*, Patterns of localization in sensory and motor areas of the cerebral cortex, Biol. Mental Health Dis., pp. 193—206, New York, Paul B. Hober Inc, 1952.
1002. *Woolsey C. N.*, *Chang H.-T.*, Activation of the cerebral cortex by antidromic volleys in the pyramidal tract, Res. Publ. Ass. nerv. ment. Dis., **27**, 146—161 (1947).
1003. *Wrete M.*, Uber die Innervation der Muskelsehnen, Acta Univ. Upsaliensis, **2**, 1—28 (1956).
1004. *Wuerker R. B.*, *McPhedran A. M.*, *Henneman E.*, Properties of motor units in a heterogeneous pale muscle (M. gastrocnemius) of the cat, J. Neurophysiol., **28**, 85—99 (1965).
1005. *Wyckoff R. W. G.*, *Young J. Z.*, The motoneuron surface, Proc. Roy. Soc., B, **144**, 440—450 (1955).
1006. *Yamanaka T.*, Effect of high frequency vibration on muscle spindle in the human body, J. Chiba Med. Soc., **40**, 337—346 (1964).
1007. *Yamanaka Y.*, *Bach-y-Rita P.*, Conduction velocities in the abducens nerve correlated with vestibular nystagmus in the cat, Exp. Neurol., **20**, 143—155 (1968).
1008. *Yanagisawa N.*, *Narabayashi H.*, *Shimazu H.*, Thalamic influences on the gamma motor system, Neurology, **9**, 348—357 (1963).
1009. *Yarbus A. L.*, Eye Movements and Vision, New York, Plenum Press, 1967.
1010. *Yasargil G. M.*, Proprioceptive Afferenzen im N. phrenicus der Katze, Helv. Physiol. Acta, **20**, 39—58 (1962).
1011. *Yeh Y.*, *Huang S. K.*, *Feng T. P.*, Apparent transformation from Felderstruktur to Fibrillenstruktur with stretch and the converse change with shortening in certain muscles of the chick, Sci. Sinica, **12**, 1242—1243 (1963).
1012. *Yellin H.*, Neural regulation of enzymes in muscle fibers of red and white muscle, Exp. Neurol., **19**, 92—103 (1967).
1013. *Yokota T.*, Pyramidal control of fusimotor neurons in cat, Thesis, University of Amsterdam, 1969.
1014. *Young J. Z.*, The determination of the characteristics of nerve fibers. In «Genetic Neurology» (Weiss P., ed.), pp. 92—104, Chicago, Chicago University Press, 1950.
1015. *Zenker W.*, *Anzenbacher H.*, On the different forms of myoneural junction in two types of muscle fiber from the external ocular muscles of the Rhesus monkey. J. cell. comp. Physiol., **63**, 273—285 (1964).
1016. *Zotterman Y.*, Touch, pain and tickling: an electrophysiological investigation on cutaneous sensory nerves, J. Physiol., **95**, 1—28 (1939).

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

Аденозинтрифосфат в мышцах 13
Аденозинтрифосфатаза в интрафузальных волокнах 43
Адиодохокинез 189
Активационный шум 143—145
Аксон(ы), альфа- 23, 48
— гамма- 48, 49
— двигательный 31
— красных мышц конечностей 31
— одиночные 23
— проведение импульса 167, 169
— — — скорость 29
— регенерация 190
— толщина 20
Аксонный холмик 139
Алгебраическая суммация 157—166
Альфа-волокна 26, 48, 52, 103
— блокада 121
— группы II Уилсона — Като 183
— медленные 109
— при кураризации 108
— — ритмическом раздражении 119
— сопряженное действие с гамма-волокнами 241
— у млекопитающих 110
Альфа-гамма-активность сопряженная 205
Альфа-гамма-действие 262
Альфа-гамма-ответы на первах мышц голени 263
Альфа-гамма-сопряжение 185—188, 195, 249, 284, 298, 300
— в мозжечковой регуляции 268—272
— — рефлексе на растяжение 295
— — системе разгибателей 289
— — управлении межреберными мышцами 207—215
— нарушение 188
— при произвольных моторных актах 233
Альфа- и гамма-системы, взаимоотношения 263
Альфа-клетки при альфа-гамма-сопряжении 185
— — раздражении пирамид 252
Альфа-мотонейроны 122, 182, 197, 295; см. также Мотонейроны
Альфа-активация 203, 257
— — ритмическая 232
— влияние фузимоторных нейронов 250
— межреберных мышц 217
— мелкие 228
— — тоническая система 204
— наружных мышц глаза 277
— порог возбуждения 208
— при сне 257
— пути 252, 253, 260
— — из коры 223
— следовые потенциалы 21
— супраспинальные, моносинаптические воздействия 253
— тонические 162, 163
— фазические 163
Альфа-нейроны 169, 236; см. также Альфа-мотонейроны
— активация 260
— антидромное торможение гамма-нейронов 172
— в рефлексе на растяжение 297
— передних рогов 21
Альфа-пластинки 48, 104, 105
Альфа-пул, вставочные нейроны 210
Альфа-система 220
— быстрая, способ действия 233
Альфа-управление 298
Антидромная стимуляция 170
Антидромное раздражение 234
Антидромный импульс 119
— тетанус 171
Атаксия локомоторная 190
Афферентные синаптические эффекты 22
Афференты группы I и сонные вертена 255
— — — проекции в коре 241
— — Ia 195, 229
— — — возбуждение 262
— — — проекции 244
— — — реципрокное торможение 148, 170
— Iв 126
— группы II 123
— — — действие диоксифенилаланина 252

Афференты одиночные от рецепторов растяжения 188
— разряд 255
— сгибательных рефлексов 267
— сегментарные 235
Ацетилхолин 16

Базальные ганглии 255
Барбитурат 192
Барбитуратовый наркоз 263
Бледный шар, электрическое раздражение 254
Блокада нервов 184
Блуждающий(е) нерв(ы) 208
— — в регуляции дыхания 207
— — раздражение 217
М-бляшки 179
Р-бляшки 179
Бодрствование 254—258
Бойда γ_2-сеть 50
Большие полушария, влияние на веретена и гамма-волокна 88, 89
Боковые столбы лягушки, проекция 146
Бульбарный тормозной участок, раздражение 249
Бульбоспинальная корреляционная система 253

Варолиев мост 253
Вентральный спино-мозжечковый тракт 267
Вестибулярные воздействия на нижнюю конечность 253
— ядра 257, 281, 285
Вестибулярный орган, раздражение 263
Вестибулоспинальные волокна 284
Вестибулоспинальный путь 252
Вибратор Гудмена 76
Вибрационная чувствительность веретен 43, 76—78, 101, 102
Вибрационное раздражение 191, 196
Вибрационный рефлекс 195
Вибрация, передача с сухожилия 102
— реакция вторичных окончаний 76, 77, 102
Внеклеточная регистрация, опыты Гранита и Реникна 160
Внеклеточное отведение 116, 157, 169, 184, 234
Внутриклеточное отведение 227, 261
Внутриклеточные (микро)электроды 25, 115, 129, 136, 180, 184, 227, 261
— — при исследовании импульсного разряда 152
Возбудительно-тормозной шум смешанный 144
Возбудительные постсинаптические потенциалы; см. ВПСП
Возбуждение, квантовый характер 143
— механика 88
— постсинаптическое 244
— тангенциальное, распространение 227
Возвратное торможение 128, 249, 277
— — в сенсо-моторной коре 227, 228
— — при тонической импульсации 157
— — функция 170, 171, 228
Возвратные коллатерали 169, 170, 227
— — в поясничном отделе спинного мозга 228
— связи 170
Возвратный ответ 80, 109, 130
ВПСП 140—142, 146, 244
— зависимость от мембранного потенциала 148
— миниатюрные 149
— моносинаптический 148, 250
— от волокон Ia 147, 148, 151
— постсинаптические влияния 141
— типы 150
Вставочные клетки 299
Вставочный(е) нейрон(ы) 116, 128, 132, 177, 190, 192, 226, 232, 235, 236, 251, 262, 291
— — передача воздействия от красного ядра 260, 261
— — при раздражении периферических нервов 261
— — реакции на супраспинальные раздражители 243
— — сегментарные 139, 237
— — у кошки 117
Вторичные окончания 47, 56, 116, 194, 267, 301
— — в межреберных мышцах 215, 216
— — — разгибателях 282
— — — рефлексе на растяжение 194
— — — сгибателях 131
— — влияние динамических и статических волокон 93
— — — на мотонейроны 122, 123, 132
— — — сукцинилхолина 68
— — гроздевидные 54
— — динамическая фаза при растяжении 73, 75, 85

Вторичные окончания иннервация 57
— — миотрубки 94
— — пассивные, растяжение 72—76
— — при активации мотонейронов через гамма-петлю 121
— — — вибрации 191
— — — раздражении ядра Дейтерса 252
— — — расслаблении мышцы 132
— — — растяжении 194, 291, 292
— — — реакции на положение и скорость 87
— — — сне и бодрствовании 255, 256
— — — ходьбе 286
— — — экстрафузальном сокращении 79
— — растяжение 72—76
— — роль в чувствительности к напряжению 199
— — структура 58
— — у кошки 58, 61, 123
— — — — спинальной 259
— — чувствительность к скорости и положению 105
Вторичный диапазон 154, 157, 164—166, 294
Вязкость мышцы 34, 43, 299

Галламинтриэтиодид 108
Гамма-активность, включение 190
— в глазных мышцах 276
— депрессия 189
Гамма-волокна 26, 188
— А-группы 48
— активация и торможение 248, 250
— влияние головного мозга 88, 89
— — на первичные окончания 101
— во время треугольного растяжения 95—97
— диафрагмы 218
— динамические и статические 90
— дифференцированность 181
— избирательное выключение 184
— кокаинизация 198
— Лекселла 48
— механизм действия 102—105
— новокаиновая блокада 193
— при кураризации 120
— раздражение 98, 99
— — ритмическое 88, 119
— разряд 252, 253
— при ходьбе 286
— роль в рефлексе на растяжение 182—185
— — — создании тонуса 291
Гамма-сопряженное действие с альфа-волокнами 241
— стимуляция 90
— у млекопитающих 110
— — спинального животного 259
— чувствительность к положению 277
Гамма-двигательная система, торможение красным ядром 262
Гамма-мотонейроны 233, 235, 239
— активация 257
— в регуляции дыхания 207
— — тоническом рефлексе у децеребрированного животного 259
— диафрагмы 218
— и теория сервомеханизма 296
— импульсация, частоты 169
— поясничнo-крестцовой области 252
— при альфа-гамма-сопряжении 185
— — сне 257
— пути из коры 223
— торможение антидромное альфа-мотонейронами 172
— — возвратное 173
— фузиморные 181
— — межреберных мышц 208
— — порог возбуждения 208
— — у децеребрированной кошки 199
Гамма-петля 173, 183, 185, 203, 248, 249, 255
— активация мотонейронов 121, 122
— в движениях глаз 282
— — рефлексе на растяжение 182, 293
— действие 298
— и поддержание тонуса 291
— — теория сервомеханизма 297
— рефлекторная активация 259
— роль 206
— — при ходьбе 285
Гамма-пластинки 49, 50, 52, 55, 300
Гамма-пути, активация 235
Гипервентиляция 209
Гиперполяризация 127, 156; см. также Следовая гиперполяризация
— тормозная 132
Гипертонус 297
Гипотеза Мэтьюза 292
— Росси 290
Глаза, движения 273—285; см. также Мышцы глазные

Двигательная(ые) единица(ы) 14, 19. 174, 244
— — быстрые 298

— — — напряжение при тетанусе 23
— — — управление 253
— — в межреберных мышцах 216, 217
— — выделение 25
— — дифференцирование 28
— — медленные 80, 253, 283
— — разряд при произвольном сокращении 244
— — распределение в мышце 20
— — типы 15
— — утомляемость 222
— — A, B, C 197
— — m. lumbricalis кошки 24
— — — soleus 27
— — — tibials anterior 197
— — — triceps surae кошки 30
— концевая(ые) пластинка(и) 47, 143
— — — моторные волокна 47
Двигательная точка 226
Движения глаз 273—285
— головы 284
— кисти 239
— конечностей 188, 243
— пассивные 243
— плавность 289
— произвольные 231
— — глаз 275
— — механизм регуляции 188
— — роль корковых нейронов 236—239
— регуляция, нервно-мышечный механизм 34
— — с помощью веретен 180—204
— скорость 300—302
Деэфферентация интрафузальных волокон 39
— конечностей 285
Дегенерация 47, 49
— синаптических бляшек 226
Дендритные проекции, локализация 145
Дендритный генераторный потенциал 139
— синаптический потенциал 299
Дендриты 136, 254
— активность 145, 146, 148
— апикальные, гиперполяризация 228
— дистальные участки 152
— синапсы 139, 299
Деполяризационный ток 151
Деполяризация 127
— запаздывающая 150, 151
— поздняя 168
Дерекрутирование 297
Децеребрационная ригидность 183, 189, 199, 200, 205, 294
— — гамма-типа 203
— — подавление 184, 264
Децеребрация 180, 183, 194
— анемическая 143
— ишемическая 188, 190
— прекол лику лярная 200
Децеребрированная кошка, выключение гамма-активности 190
— — рефлекс на растяжение m. soleus 198
— — тонический вибрационный рефлекс 195
Децеребрированные животные 182, 220, 257, 259—263, 294
— — мотонейроны сгибателей 123, 124
— — раздражение мозжечка 188
— — рефлексы на растяжение 118, 291, 297
— — — — — m. soleus 194, 203
— — ригидность 190
— — фузимоторные гамма-волокна 199
Децеребрированный препарат клетки Пуркинье 266
— — ригидность гамма-типа 292, 293
Диафрагма 217—221
— кошки, рецепторы 218
— — иннервация 19
— мышечные волокна 27, 218
Диафрагмальный нерв 208, 220
— — мотонейроны 169
— — проприоцептивные афференты 218
Дивергенция 283
Диоксифенилаланин 252
— влияние на спинальное животное 259, 260
Дисметрия 189
Дрейф 273, 279
Дыхание, регуляция, роль веретен 206—221
— ритмическое 213
— у человека 206
Дыхательная мускулатура, тип сокращений 221
Дыхательные мышцы 98
— — фузимоторная иннервация 216
Дыхательные центры 215
Дыхательный объем 206, 207

Избыток возбуждения 113
Импеданс 150

Импульсация тоническая 195
— — возвратное отведение 157
Импульсы, инактивация генерирующего механизма 156
Инактивационный ответ 265
Индекс импульсной реакции 114
— чувствительности веретен 271
Иннервационное отношение 20
Интрафузальные волокна 11, 72
— — альфа-иннервация 105—111
— — амфибий 42, 44
— — влияние вязкости 34
— — — сукцинилхолина 68, 69
— — жесткость 102
— — иннервация 21, 50
— — — двигательная 47
— — — полинейронная 181
— — медленные 43, 44
— — млекопитающих 39, 44
— — — типы 39
— — одиночное сокращение 45
— — потенциалы 51
— — ретикулярная зона 42
— — сокращение 88, 104
— — строение 36
— — типы 35, 39, 55
— — толщина 36
Ипсилатеральная деафферентация 201
Ипсилатеральный передний канатик 252

Кайма 225
Карты Вулси 225
— стереотаксические Элдрена и Фудзимори 249
K-единицы 245
Клетки Беца, пороговое возбуждение 228
— Гольджи 266
— краевой зоны 200
— Пуркинье 189
— — в децеребрированном препарате 266
— — инактивация механизма, генерирующего импульсы 156
— — роль 264
— — число 265
Клетки-зерна мозжечка 264
— Реншоу 169, 170, 227
— — тормозное действие 171
Клеточная мембрана 162
— — активация синапсов 115
— — коэффициент усиления 294
— — усиление сигнала 162
Кожные афференты 267
Кокаин 263
— эффект Мэтьюза и Рашуорта 183
Кокаинизация фузимоторных гамма-волокон 198, 200
Компенсация нагрузки 205, 212, 231
Конвергенция 283
Контрактуры 104
Концевые аппараты двигательные, типы 52
Концевые органы 50
— пластинки 17, 19
— — замещение 53
— — P_1 110
Концепция колоний 225, 228—234, 246
Кора, входные и выходные сигналы 240—243
— двигательная (моторная) зона 225, 238
— — электростимуляция 222, 240
— раздражение 241
— — реципрокные эффекты 237
— связи с мотонейронами 226
— сенсо-моторная 222—247, 260—261
— тонические нейроны 234, 235
— фазические нейроны 234, 235
Корзинчатые клетки 265, 266
Корковые поля 225
— проекции 239
— пути примата 233
— регуляторы частоты 246
— сенсорные зоны 224
Кортикоспинальный путь 232
Коэффициент усиления 162, 163
Красное ядро 234, 260—263
Кривые длина — напряжение 196—198, 200, 282
— — для фазических волокон 105
— напряжение — удлинение при децеребрации 293
— растяжение — частота 96, 97
— сила — скорость 34, 205
— спада активного состояния 34
— тетанического напряжения 33
— частота — напряжение для пассивных волокон 82
— частота — сила тока 152—156; см. также Кривые $f — I$
— $f — I$ 164—166, 173, 249
K-кривые 245
T-кривые 245
Кровяное давление, влияние мышечных афферентов 135
Круральные мышечные волокна 219
Крюгера схема 18
Кунеоцеребеллярный тракт 267
Кураре 106

Кураризация флакседилом 108, 120, 209
Кураризированные мышцы 44
— препараты 50

Лазящие волокна 265, 266
Лигнокаин 207, 209
Лидокаин 197
Лимфатическое пространство 36

Маутнеровская клетка золотой рыбки 145
Мезэнцефалический препарат, передвижение в тредбане 285
Мезэнцефалическое животное 286, 287
Мембранные(й) потенциал(ы) 141, 143, 151, 163, 243
— — и ВПСП 148
— — стабилизация 162
Метод внутриклеточных отведений 135, 262
— одиночных волокон 267
— Пайера 257
— прямой регистрации разряда в афферентах мышечных волокон 205
— Стено 47
— Токизане 244—246
Мианезин 190
Микроэлектрод 142, 150, 154, 161
Миниатюрные потенциалы 143, 147
Миоглобин 12, 14
Миография 112
Миотатический придаток 130
Миотрубка(и) 36, 54, 75, 94
Модель Кернелла 162
— Ролла 145—150
Мозжечок 241, 263—272
— влияние на веретена и гамма-волокна 88, 89
— действие на мотонейроны 266
— у децеребрированной кошки 188, 189
— удаление 189, 201, 268, 271
— управление межреберными мышцами 213
Мотонейронная иннервация 19
Моносинаптическая дуга 114
Моносинаптические возбудительные потенциалы 117
Моносинаптические постсинаптические потенциалы, вызванные с коры 229
— пути 252, 253
— спайки 233
Моносинаптические (й) рефлекс(ы) 117, 193, 257
Моносинаптическое возбуждение 267
— испытание 114, 132, 133, 253, 292
— — синхронное 182
Мотонейрон(ы), аккомодация 137
— активация через гамма-петлю 121, 296
— — синаптический шум 144
— альфа; см. Альфа-мотонейроны
— антагонист, торможение 116
— антидромный спайк 150
— афферентная стимуляция 143
— быстрые 302
— — наружных глазных мышц, коэффициент усиления 283
— возбуждение 129, 200
— — механизм 115
— — через гамма-петлю 118
— возбудимость 21, 31, 112, 162
— — внутриклеточные показатели 141—145
— — стабилизация 300
— возвратные коллатерали 169, 170
— глазных мышц 277
— грудные 284
— действие вторичных окончаний 132
— — мозжечка 266
— — мышечных рецепторов 112
— — руброспинального тракта 261
— деполяризация 142, 148, 152, 243, 289
— диафрагмального нерва 170
— зона генерации импульса 151—162
— — с низким порогом возбуждения импульсов 136
— IS-зона Экклса 137
— импульсация тоническая 200
— — частоты 112
— импульсирующий(е) 150—156
— — супраспинальное торможение 166
— — ответ на растяжение мышцы 184
— — тонически у децеребрированной кошки 117
— инактивация 156
— кошки 163, 169
— крысы 152, 153, 169
— лягушки 148
— мелкие красных мышц, сопротивление мембраны 23
— — тоническая возбудимость 21
— — — реакция на вибрацию 195
— — тонические 172
— — — следовая гиперполяризация 168

Мотонейрон(ы), мембранные потенциалы 122, 129
— модель 137, 146, 299
— мышц конечностей кошки 167
— облегчающее воздействие 169
— облегчение 131
— одиночный импульс, порог 122
— ответ на раздражение 294
— поле потенциала 151
— пояснично-крестцовые кошки 154
— поясничные 122
— проекции 226, 229, 244
— разгибателей 173, 284
— разряд 22
— — импульсный 137
— — организованные 136—179
— — частота 167
— рекрутирование 112, 197
— рецептивная зона 138
— с низким коэффициентом усиления 195
— сгибательные 126
— следовая гиперполяризация 169
— сома 146, 148
— сопротивление мембраны 21, 22
— спайки 145
— спинного мозга 284
— стимуляция при растяжении мышц 115—126
— — трансмембранная 152, 153
— — экстрафузальными сокращениями 126—135
— супраспинальный контроль 243
— тонические 195, 246, 297
— — возвратное торможение 173
— — ритмически импульсирующие 122
— — создание гипертонуса 297
— — тормозные воздействия 166
— торможение 114, 169, 170, 232
— у человека 118
— фазические 173, 195
— шейные 285
— m. soleus 122
Моховидные волокна 264, 266
Мышечная ткань, оптическая плотность 13
Мышечные афференты 240, 247
— волокна быстрые 274
— — — сократительные свойства 31—34
— — — состав 11
— — — структура 18
— — интрафузальные; см. Интрафузальные волокна
— — медленные 11, 31—34, 274, 284
— — — тонические 18
Мышечные волокна медленные фазические 274, 278
— — одиночные 14
— — с ядерной сумкой 35; см. также ЯС-волокна
— — — — цепочкой 37, 72; см. также АЦ-волокна
— — светлые 13
— — темные 13
— — типы 13
— — тонические 17
— — тонкие амфибий 17
— — типы 20
— — толщина 40
— — фазические 14, 15, 31—34
— веретена 267; см. также Интрафузальные волокна
— — активация 92—111, 222
— — активность, регуляция 204, 302
— — амфибий 35
— — афференты при вибрации 78
— — в диафрагме 218—220
— — — мышцах глаза 273, 275, 276
— — — — кошки 61
— — — — межреберных 216
— — — регуляции позы 180—204
— — — рефлексе на растяжение 294
— — — сгибателях 131
— — вибрационная чувствительность 43, 76—78, 101—102
— — влияние головного мозга 88, 89
— — — красного ядра 262
— — гамма-моторная стимуляция 99—101
— — гамма-настройка 174
— — деэфферентированные 69
— — дифференциация 52, 53
— — длиннопаузные 80
— — иннервация 52, 81, 92
— — капсулы 62, 65
— — короткопаузные 80
— — кошки 56, 57, 104
— — кролика 48, 50
— — лягушки 42, 70
— — моторная организация 99
— — пассивные 67—87, 188, 189
— — — роль сухожильных органов 126
— — пауза 129
— — периферические механизмы 300
— — при альфа-гамма-сопряжении 185
— — — сне 258

Мышечные веретена при постуральных рефлексах 182
— — — произвольном сокращении 186, 277
— — проекции в спинном мозге 289
— — — на мотонейронах 302
— — промежуточные 56
— — простые 56
— — разряд 233, 251, 255
— — — длительный 288
— — — массовый 186
— — — несопряженный 295
— — — ранний 105, 106
— — — частота 111
— — распределение 59
— — растяжение, механическая теория 71
— — — случайное 108—110
— — роль в регуляции дыхания 206—221
— — — — — позы и движений 180—204
— — — — управлении ходьбой 287
— — сенсорные окончания 76—78
— — сложные 57
— — соединение с сухожильными органами 66
— — — — экстрафузальной мускулатурой 67
— — строение 36, 37, 54
— — тандемные 39, 59, 80
— — тонические воздействия 214
— — у децеребрированного животного 188
— — — птиц 41
— — управляемые гамма-системой 275
— — функция 47, 61, 241, 243, 280
— — — моторные аспекты 88—90, 181
— — человека 62
— — чувствительность 70, 242, 297, 298
— — m. tenuissimus кошки 45
— ощущения 280
Мышца(ы), активное состояние 34
— антагонисты 141, 257
— беспозвоночных 19
— бледные 11, 20—23
— быстрые 82
— — динамические свойства 32
— — инверсия свойств 23
— вибрационное давление 76—78
— влияние на аксоны 31
— вязкость 299
— глазные, афферентные сигналы 281
Мышца(ы) глазные, измерение длины 278
— — компенсация нагрузок 283
— — кошки 273, 274
— — — мотонейроны 170
— — — типы волокон 17
— — — тонические пучки 18
— — кролика 273
— — макаки 273
— — наружные 273—277
— — овцы 276
— — после перерезки двигательных волокон 276
— — стабилизация длины 283
— — сухожильное веретено 65
— — типы и число волокон 274, 276
— — функции 277
— двусуставные 289
— деафферентация 200
— дистальное управление 229
— длина 67, 188
— — и напряжение 268
— — покоя 33
— дыхательные, иннервация 216
— жесткость 102
— заторможенная 196
— иннервация 57
— — сенсорная 54—66
— интрафузальные 35—53, 212, 299
— капиллярная сеть 12, 13
— конечностей 19, 30, 48, 50, 61, 73, 92, 249
— кошки 58
— — толщина интрафузальных волокон 39
— красные 11, 12
— кровоток 12
— лягушки, кураризация 108
— медленные 23, 32, 33, 82, 163
— межреберные 205—221
— — волокна 51
— — треугольная стимуляция 85
— млекопитающих 13, 18, 55
— митохондрии 13, 27
— напряжение, зависимость от длины 196—205
— нормальная длина 33
— пассивное растягивание 144
— пластичность 198, 199
— плеча, число веретен 63
— проекции на синапсах 143
— разгибатели 289
— — при раздражении ствола мозга 250
— расслабление 106, 132
— растяжение 67, 91, 92, 143, 200; см. также Рефлекс на растяжение

Мышца(ы) растяжение влияние скорости 70
— — полисинаптический потенциал 157
— — разряд 150
— — статическое напряжение 196
— — стимуляция мотонейронов 115—126
— синергисты 141, 245, 265
— сократительные свойства 20
— стимуляция 31
— таза и бедра, число веретен 63
— трехглавая голени, гистохимия 12
— удлинение 199
— утомляемость 30
— ферменты 13
— человека, нервные окончания 50
— шеи (шейные) 42, 284
— экстрафузальные 17, 50, 212

НАД·Н-тетразолийредуктаза в интрафузальных волокнах 43
Надпороговый импульс 114
Наркоз 159, 186, 192, 255
Наркотизированные животные 249
Начальный сегмент 137
— спайк 156
Нейрон(ы) в лобной глазодвигательной области 279
— вставочные; см. Вставочные нейроны
— гамма 239; см. также Гамма-мотонейроны
— — пояснично-крестцовой области 252
— — фузимоторные 181
— — — межреберных мышц 208
— — — порог возбуждения 208
— — — у децеребрированной кошки 199
— дорсального спино-мозжечкового тракта 267
— звездчатые 266
— импульсация 175
— Кларка 155, 161
— корковые 236—239
— передних рогов 18
— пластичность 237
— полимодальность 240
— ритмический разряд 141
— сердечного ганглия омара 152
— число синапсов 23
— тоническая активность 31
— тонические 234
— фазическая активность 31
— фазические 234
Нейрон(ы) фузимоторная активность 198, 234 235
— фузимоторные 282
— — активация 233
— — влияние на альфа-мотонейроны 250
— — мозжечковая регуляция 271
— — реципрокные воздействия 257
— — стимуляция 248
Нерв(ы) быстрые 52
— двигательные 48, 49
— межреберные 211, 220
— регенерация 190
Нижняя олива 266
Нистагм 278, 280, 283
Новокаин 189
Новокаиновая блокада 193, 194

Облегчение 143
— возвратное 175, 227, 228
— перекрестное 269
— снятие 127, 143
Обратная связь 173, 188, 242, 281, 298, 299
Обучение 238
Окклюзия 113
Окончания аннулоспиральные 47, 54
— в глазных мышцах 273
— вторичные; см. Вторичные окончания
— гамма-кустовидные 50, 55, 103—105, 300
— — гроздевидного типа 51, 52
— гиперполяризация 72
— гроздевидные 47, 51, 54
— — двигательные 16, 17
— диффузные 50
— кутовидные 50, 51, 57, 99, 104
— миотрубки 54, 55
— пластинчатые у кролика 99
— простые спиральные 276
— распределение 52
— свободные 135
— сенсорные, вибрационная чувствительность 76, 78
— — в суставах 224
— — параллельное и последовательное включение 274
— — третьего типа 47
— типы 52, 67
— у спинальной кошки 258
Орган Гольджи; см. также Сухожильный орган Гольджи
— — у кошки и у человека, размеры 65
Органы Руффини 65

Ортодромный(е) стимул(ы), алгебраическая суммация 161
— — высокочастотный 158
— — постоянный 164

ПАД 176—179
Парадоксальный сон 255, 257
Параллельные окончания 274
Пачиниподобные окончания (тельца) 65, 66
— — в мышцах кошки 58
— — при растяжении 69
Пентобарбитал 122, 143, 160
Пентобарбиталовый наркоз 256, 257
Первичная афферентная деполяризация (ПАД) 176—179
Первичные окончания 47, 54, 267
— — в мышцах кошки 58, 61
— — — пассивных веретенах, растяжение 70—72; см. также Рефлекс на растяжение
— — — рефлексе на растяжение 291, 293, 299
— — — сгибателях 131
— — веретен, активация и торможение 248
— — — блокада 189—190
— — — в межреберных мышцах 215, 216
— — — — мышцах голеностопного сустава, частота разряда 286
— — — импульсация 174
— — — кортикализация сигналов 241
— — влияние динамических волокон 93
— — — мозжечка 268, 271
— — — на мотонейроны 116
— — — сукцинилхолина 68, 69
— — воспроизведение ритма 97
— — отрицательная обратная связь 134, 135
— — передней конечности, церебральная проекция 241
— — при фузиморной активации 129
— — разряд массовый 186
— — — покоя 256
— — — при согревании мозга 254
— — при растяжении мышц 115—122
— — — треугольном растяжении 85
— — — ходьбе 286
— — — экстрафузальном сокращении 79
Первичные окончания растяжение в пассивных веретенах 70—72
— — — динамическая фаза 70, 75
— — реакция на вибрацию 76, 77
— — — — положение и скорость 87
— — — — синусоидальное изменение длины 85
— — у млекопитающих, активация через альфа-волокна 109
— — фузиморная активация 191
— — частота статического разряда 82
— — чувствительность к скорости и положению 105
Первичный диапазон 157—164
— — верхняя граница частот 166
— — импульсации 154
Передние конечности управления 241, 267
Перекрестная реиннервация быстрой и медленной мышцы 51
Перекрестное сшивание медленной и быстрой мышц 23, 30
Перекрывающиеся поля 237
Перерезка блуждающих нервов 208
— задних столбов серого вещества 239
— интерколликулярная 258
— ипсилатерального бокового канатика спинного мозга 255
— корешков спинномозговых нервов 206
— — задних 182, 213, 239
— — Моруцци 166
— — передних 114, 183, 258
— нервных структур 233
— ножки мозга у обезьян 234
— пирамидного тракта 236, 240
— — — у бабуина 233
— спинного мозга 217
— ствола головного мозга 292
Периаксиальное пространство 36
Перикруциальная область коры 240
Перимизий 41
Период молчания 129—131
Периферический нерв, инактивация механизма, генерирующего импульсы 156
Пикротоксин 178, 179
Пирамидная кошка 236
— обезьяна 235
Пирамидное животное 235
Пирамидные аксоны, пункты назначения 235
— клетки (коры) 21, 234, 242
— — алгебраическая суммация 161

Пирамидные возвратное торможение 171, 227
— — гипокампа 145, 156
— — количество 227
— — колония 229
— — синапсы 227
— — электрические свойства 227
— нейроны реакция на сигналы с кожных первов 242
— разряды тонические 234
Пирамидный выход 232
— контроль 265
— тракт, анатомия 225, 226
— — альфа-пути 226
— — антидромная стимуляция 225
— — нейроны 169, 242: см. также Пирамидные клетки (коры)
— — — быстрые и медленные 234
— — — проекция 233
— — тонические и фазические единицы 246
Пирамиды продолговатого мозга 252
Пластинки (Руффини) 47
Пластины по Рекседу 260
Подкорковые связи у примата 233
Подпороговая возбудимость 115
— деполяризация 141
— кайма 112, 114, 203, 297
— — мобилизация нейронов 198
Подпороговый импульс 114
Полисинаптические пути 253, 254
— рефлексы 190, 191
— соединения 226
— цепи 291
— эффекты 233
Порог рефлекса 22
— стационарного состояния 168
— стационарной импульсации 163
— тормозного эффекта 175
Портняжная мышца 289
Постбрахиальная перерезка 200
Постцентральная извилина 224
Постуральные рефлексы 182, 192, 195, 263, 291
Потенциал(ы) генераторный(е) в рецепторе растяжения речного рака 138, 139
— — при растяжении первичных окончаний 70
— двигательные 216, 217
— действия 21, 22
— — место возникновения 139
— — нераспространяющиеся 51, 72
— — распространяющиеся 51
— постсинаптические одиночные 163
— — тормозные 166: см. также ТПСП
Потенциал (ы) спинномозговой, Р-волна 178
— типы 146
Потенциация постсинаптическая 21, 116, 131, 174, 195
Пояснично-крестцовая область, гамма-нейроны 252
Преколликулярная кошка 286, 292
Пробуждение, механизм 259, 260
— реакции 254
Продолговатый мозг, пирамиды 252
Произвольные саккады 279: см. также Саккадические движения
Промежуточные концевые органы 87
Пронаторы 63
Проприоцепторы в диафрагме 219
— глазных мышц кошки 274
— роль в движениях глаз 281—285
Прямая электрическая стимуляция 44
Прямое отведение от афферентов веретен 207
Псевдорефлекс 196, 200, 201, 205

Разгибание 236
Разгибатели веретена 52
— влияние красного ядра 261
— вторичные, окончания веретен 282
— голеностопного сустава 80, 106, 116
— — — разряд веретен 286
— — — растяжение 119, 120
— — — — синусоидальное 269
— — — треугольная стимуляция 85
— коленного сустава, скорость проведения 116
— моносинаптические пути 253
— мотонейроны 123
— реакции на скорость 95
— при ходьбе 134, 288
— синергисты 199
— торможение мотонейронов 194
— у децеребрированных животных 198, 258
Разгибательная мускулатура спины 285
Раздражение одиночное 15
— ортодромное 159
Разряд в волокнах передних корешков 48
— импульсный 152
— первичного окончания при сокращении мышцы 68
— при трансмембранной стимуляции 150
— ранний 80, 106, 130
— ритмический 122, 150

Разряд сенсорный 46
— статический 82
— суммарный 201
— тонический 21, 249
— частота 152
— — регуляция 167—175
— — стабилизация 244—247
— — суммация 137
Растормаживание 143
Растяжение аутогенное 142
— динамическая фаза 70, 73, 75, 91, 259
Реакция(и) деполяризации 243
— на скорость 85, 95, 96
— — — и положение 83—87
— — растяжение 84
— пробуждения 259
— регулирования позы 273
— удлинения 196—199
Рекрутирование 196—199, 200, 205, 297
Ретикулоспинальный тракт 252
Ретикулярная формация 249, 252, 254
Ретроградная дегенерация 226
Рефлекс(ы) Геринга — Брайера 217
— кашлевые 220
— кожные 186
— — на конечности 260
— коленный 130
— — торможение 124
— компенсирующий нагрузку 212
— коэффициент усиления 297
— Магнуса — Де Клейна 192, 284
— на вибрацию 191—196
— — растяжение 192—196, 290—295, 297
— — — дуга 122
— — — и возвратное торможение 173
— — — как обратная связь 293
— — — ложные 297
— — — межреберных мышц 212
— — — мышцы-разгибателя 112
— — — потенциал действия 22
— — — роль гамма-волокон 182—185
— — — следовая гиперполяризация 151
— — — статическое 184
— — — типы 291
— — — тонический 22, 191
— — — in. soleus 197, 198
— ноцицептивные 135
— перекрестные 135
— перекрестный разгибательный 135
— позы 33
— понятие 259
Рефлекс(ы) постуральные 182, 192, 195, 263, 291
— проприоцептивные 296
— — на фузиморные нейроны 303
— с конечностей на веретена межреберных мышц 214
— — ушной раковины 260
— сгибательный 123, 235, 267
— сегментарные 235
— сопряженные 186
— сухожильные 182, 192, 257
— фазические, рекрутирование 197
— Хабгарта 240
Рецептивные поля кожные 240
Рецепторы; см. также Вторичные окончания и Первичные окончания
— болевые 135
— веретеноподобные 274
— давления в диафрагме 218, 219
— длины 129
— — и напряжения 134
— кожные 190
— мышечные 112, 222
— напряжения 129
— плотность расположения 61
— промежуточного типа 216
— растяжения, классификация 67—70
— — одиночные афференты 188
— — речного рака 138, 156
— суставов 224, 239
B-рецепторы 123
Реципрокные механизмы сегментарные 237
— эффекты при раздражении коры 237
Ригидность 188, 190; см. также Децеребрационная ригидность
— альфа-формы 198, 200—203, 297
— гамма-типа 183, 293
— церебрального происхождения 184
Руброспинальный тракт 252, 261

Саккадические движения 273, 278, 279
Самооблегчение 292
Сгибание, кортикоспинальные реакции 235
— шеи 214
Сенсорные пути 267
Сервомеханизм 203, 295—300
Серворегуляция длины 298
Сетчатка, саматотопическая проекция 278

Сгибатели 199
— активация 253
— альфа-фузимоторная активность 108
— веретена 52
— влияние красного ядра 261
— голеностопного сустава 68, 106, 124, 286
— — — кошки 81
— и разгибатели 134
— мотонейроны 123
— пауза веретен 131
— при ходьбе 134, 288
— сухожильные органы 131
— треугольная стимуляция 85
Сгибательные движения 235
γ_2-Сеть Бойда 50
off-Сигналы 280
on-Сигналы 280
Синапсы активация 115
— активность 143
— афферентов (афферентных волокон) Ia 147, 232
— — — у кошки 143
— — Ib 231, 232
— возбудительные дистальные 150
— миниатюрные потенциалы 143
— мионевральные мотонейронов лягушки 143
— нейронов, число 23
— отдаленные 148
— плотность расположения 137
— соматические 148
— — сегментарные входы 139
— стратегические позиции 139, 150
— тормозные 132, 148
Синаптическая стимуляция 155
Синаптические взаимодействия 156
— контакты клеток коры с мотонейронами 226
— соединения 131
— токи 136, 161
Синусоидальное растяжение 125, 293
— — влияние мозжечка 269
Синусоидальный стимул 84
Синхронное накопление 242
Следовая гиперполяризация 150, 151, 156, 162, 169, 234, 246
— — альфа-мотонейронов межреберных мышц 217
— — накопление 167
Слуховой нерв, стимуляция 263
Сокращение изометрическое 67
— изотоническое 67
— интрафузальных волокон 88
— мышцы 12, 14, 30, 67, 126, 157, 184, 193
— — и сухожильные органы 127
— — измерители длины 128
— — кратковременное, раннее облегчение 108
— — скорость и сила 33
— одиночное 130
— слияние 32
— произвольное, разряд двигательной единицы 244
— стационарное, регуляция 203
— типы 51
— экстрафузальных волокон 78—82
Сон 254—258
— десинхронизированный, возбудимость мотонейронов 257
— с быстрыми движениями глаз 255
Сонные веретена 254
Сохранения позы 196
Спайк(и) раннего разряда 106
— на внутренних записях активности мотонейронов 145
— пороговые 227
— ранние 80, 110
— — латентный период 107, 108
— распространяющиеся 18
A-спайк 137
SD-спайк 151
Спастические парезы 195
Спастичность 184
Специфические сигналы 243
Спинализация 260
Спинальные животные 183, 190, 220, 258—263
— регуляторы частоты 246
Спинной мозг 193
— — верхние сегменты 254
— — двигательные ядра 170
— — как место альфа-гамма-сопряжения 186
— — пресинаптическое торможение 176
Спино-мозжечковые пути 267, 268
Спиртовая блокада 184
Статическая импульсация 70
— фаза при растяжении 70
— чувствительность 78
Статические волокна, воспроизведение ритма 99
— — действие красного ядра 262
— — — на мышечное веретено 102
— — раздражение 98
Ствол мозга 278
— — влияние на веретена и гамма-волокна 88, 89
— — раздражение 249—254
— — — ритмическое 162
— — — стереотаксическое 286

Стереотипные сигналы 243
Стояние 134
Стрихнин 178
Судан 12
Сукцинатдегидрогеназа в мышцах 13, 15
Сукцинилхолин 68, 105, 218
Супинаторы веретена 63
Супраспинальные входы 139
Супраспинальные стимулы 151
— дыхательные центры 209
— эффекты 183
Суставные высокопороговые афференты 267
Суставы, сенсорные окончания 224
Сухожилие, вибрационное воздействие 76, 77
Сухожилия, иннервация 54—66
Сухожильная единица 124, 125
Сухожильное веретено 65
Сухожильные органы 57, 64—66, 116, 133, 267
— — в глазных мышцах 276
— — — мышцах кошки 58
— — возбуждение 124
— — движения глаз 281
— — динамическая чувствительность 126
— — добавочные волокна 66
— — капсула 65
— — отрицательная обратная связь 135
— — при растяжении мышц 123—126
— — — ходьбе 286, 288
— — птиц и млекопитающих 65
— — разряды 126
— — регуляция напряжения 196
— — руброспинальная регуляция 261
— — соединение с экстрафузальной мускулатурой 67
— — тормозное действие 129, 131
Substantia gelatinosa 177

Тактильная реакция с опоры 240
Тактическое переключение 242
Тальмус 255, 260
Тельца Гольджи — Маццони 65, 66
— Пачини 65
Тетанизация мышечных афферентов 135
— нерва 194
Тетаническое антидромное раздражение 158, 169, 194, 196
— сокращение 125, 130
Тетанус(ы) 15, 80
— асинхронные 32
— глазных мышц 278
— короткий 51
Тонические единицы, виды 197
— пучки 16, 274
— — лягушки 103
Тонус 203, 213, 233, 290—295
Торможение 143
— возвратное; см. Возвратное торможение
— гиперполяризующий эффект 165, 166
— запаздывающее 132
— квантовый характер 143
— мотонейронов 169, 170
— отдаленное 141
— постсинаптическое истинное 127
— пресинаптическое 126, 131, 141, 176—178
— ретикулярное 148
— реципрокное 262
— синаптическое дистальное 150
— супраспинальное 164
— тонических рефлексов фазическими разгибательными рефлексами 173
— тоническое 203
— Шиффа — Шеррингтона 166, 200
Тормозная гиперполяризация 132
Тормозной шум 143
Тормозные постсинаптические потенциалы 140, 166; см. также ТПСП
— эффекты сопряженные 262
ТПСП 146; см. также Тормозные постсинаптические потенциалы
— при деполяризации мотонейрона 148
Трансмембранная активация 141
— гиперполяризация мотонейронов лягушки 146
— деполяризация 145
— стимуляция, разряд 150
Трансмембранные электрические импульсы 234
Трансмембранный ток 141, 144, 151, 152, 157
— эффект 146
Трахея, перекрытие 212
Тремор 273, 278, 299
Треугольная стимуляция 85, 95, 98
Треугольное растяжение 95, 216
Триада Руффини 65
Тубокурарин 299

Уоллеровская дегенарация передних корешков 47
Ушной лабиринт 285

Фазический разряд 21, 22
Флакседил 108, 110, 120, 209, 287
Фокальная зона 225
Фузимоторная активация 249
— активность у кошки 193
— регуляция движений 190
— стимуляция 181
— — ЯС-волокна 90
Фузимоторные волокна 46, 51, 91, 188, 213, 223, 294
— — активация 241
— — быстрые 81
— — в рефлексе на растяжение 294
— — влияние мозжечка 271
— — воздействие на веретена 298
— — действие 102, 103, 299
— — отделенные от мышц 272
— — после интеркольликулярной перерезки 258
— — при альфа-гамма-сопряжении 186
— — — треугольной стимуляции 97
— — раздражение 82, 94, 96
— — рефлексы с кожи 259
— — роль в тонических рефлексах 190
— — у спинального животного 259
— нервы 50
Функциональная деафферентация 196
— изоляция 21

Хвостатое ядро, электрическое раздражение 254
Хлоридный тест 131
Хлорпромазин 190
Ходьба 134, 285—287
Холинэстераза 49

Четверохолмие 278, 281
Чувствительность к положению 97, 98
Чувствительные окончания 56

Шейные рефлексы 186, 188
Шеррингтоновская реакция на удлинение 189

Экстрапирамидные пути 233, 234, 246
Экстрафузальные волокна 11, 16, 188
— — в глазных мышцах человека 275
— — иннервация 52
— — лягушки 51
— — млекопитающих 19
— сокращения, действие на пассивные веретена 78—82
— — стимуляция мотонейронов 126—135
— — при рефлексе на растяжение 195
— тонические пучки амфибий 18
Экстрафузальный мышечный аппарат 212
Эластические волокна 43, 102
Электрическое раздражение мышечных волокон 15, 16
Электрод кортикальный 237
Электростимуляция 193, 249
Электромиограмма 190
Электромиографический ответ 237
Электромиография 112, 210, 157
Электроэнцефалограмма (ЭЭГ) 242, 254, 255
Эндомизий 41
Эстераза в мышцах 13
Эфаптические спайки 106
Эффект «складного ножа» 199

Ядерная(ые) сумка(и) 35, 36, 39, 42, 44, 71, 90
— — стимуляция окончаний 93, 94
Ядра внутримозжечковые 266
Ядро Дейтерса 106, 252, 253, 263, 266
— оливы 262
ЯС-волокна 36, 39, 42, 45, 71, 89, 90, 104, 105, 299
— в динамическом моторном эффекте 93
— — мышечных веретенах 39
— иннервация 50
— миотрубки, вторичные окончания 75, 76
— окончания 56, 57
— сокращение 103
— тетаническое раздражение 45, 121
— чувствительные элементы 103
ЯС-окончания 134
ЯЦ-волокна 39, 59, 75, 89, 104, 105
— в реакции на растяжение 78
— иннервация 50
— кошки 101, 102
— окончания 57
— при фузимоторной стимуляции 90
— сокращение 103
— участки S_1—S_3 75

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие редактора русского издания (5)
Предисловие автора к русскому изданию (7)
Из предисловия автора к английскому изданию (9)

ГЛАВА I

Мышца 11

ИНТРАФУЗАЛЬНЫЕ ВОЛОКНА (11). Состав медленных и быстрых волокон (11). Иннервация (19). Сократительные свойства мышц и толщина аксонов (20). Сравнение сократительных свойств медленных и быстрых фазических волокон (31). Интрафузальные мышцы (35). Типы интрафузальных волокон (35). Сократительные и механические свойства (43). Проблемы двигательной иннервации (47).

ГЛАВА II

Сенсорная иннервация мышц и сухожилий 54

МЫШЕЧНОЕ ВЕРЕТЕНО (54). Общее описание (54). Тандемные веретена (59). Проблемы распределения веретен (59). Число и плотность расположения капсул (62).

СУХОЖИЛЬНЫЕ ОРГАНЫ (64).

ГЛАВА III

Физиологические свойства пассивных мышечных веретен 67

Классификация рецепторов растяжения (67). Растяжение первичных окончаний в пассивных веретенах (70). Растяжение пассивных вторичных окончаний (72). Вибрационная чувствительность сенсорных окончаний веретен (76). Действие экстрафузального сокращения на пассивные веретена (78). Кривые зависимости частоты от напряжения для пассивных веретен (82). Анализ реакций на скорость и положение (83).

ГЛАВА IV

Мышечные веретена, активируемые собственными двигательными волокнами 88

Общая проблема моторного управления функцией веретен (88). Динамические и статические двигательные волокна (90). Раздражение гамма-волокон во время «треугольного» растяжения (95). Одновременное раздражение двух гамма-волокон (98).

Воспроизведение ритма («драйвинг») (99). Вибрационная чувствительность (101). Механизм действия фузимоторных гамма-волокон (102). Альфа-иннервация интрафузальных волокон (105).

ГЛАВА V

Влияние мышечных рецепторов на мотонейроны 112

Методы исследования (112). Стимуляция мотонейронов при растяжении мышц (115). Стимуляция мотонейронов экстрафузальными сокращениями (126).

ГЛАВА VI

Организованные разряды мотонейронов 136

ВОЗБУДИМОСТЬ (136). Факторы организации (136). Внутриклеточные показатели возбудимости (141). Эксперименты, связанные с моделью Ролла (145). Импульсирующий мотонейрон (150).
ПЕРВИЧНЫЙ ДИАПАЗОН (АЛГЕБРАИЧЕСКАЯ СУММАЦИЯ) (157).
ВТОРИЧНЫЙ ДИАПАЗОН (164).
РЕГУЛЯЦИЯ ЧАСТОТЫ РАЗРЯДА (167).
ПРЕСИНАПТИЧЕСКОЕ ТОРМОЖЕНИЕ (176).

ГЛАВА VII

Общие особенности регуляции позы и движений с помощью веретен 180

Введение (180). Данные об активной роли гамма-волокон в рефлексе на растяжение (182). Альфа-гамма-сопряжение (185). Нарушение альфа-гамма-сопряжения (188). Рефлекс, вызываемый вибрационным раздражением (191).
РЕГУЛЯЦИЯ ЗАВИСИМОСТИ НАПРЯЖЕНИЯ ОТ ДЛИНЫ (196). Рекрутирование. Реакция удлинения (196). Альфа-формы регидности (200). Заключительные замечания (203).

ГЛАВА VIII

Межреберные мышцы и диафрагма (роль веретен в регуляции дыхания) 206

Введение (206). Альфа-гамма-сопряжение в управлении межреберными мышцами (207). Первичные и вторичные окончания веретен в межреберных мышцах. Динамические и статические фузимоторные волокна (215). Организация двигательных единиц в межреберных мышцах (216). Диафрагма (217).

ГЛАВА IX

Сенсо-моторная кора 222

ПОСТАНОВКА ПРОБЛЕМЫ (222). Некоторые основные факты (225). Возвратное торможение (227). Разработка концепции колоний (228). Тонические и фазические нейроны коры (234). Кортико-

спинальные реакции сгибания и разгибания (235). Роль корковых нейронов в произвольных движениях (236). Информация, поступающая в сенсо-моторную кору (239). Входные и выходные сигналы коры и мышечные афференты (240). Стереотипные и специфические сигналы (243). Кортико-спинальная стабилизация частоты разряда (244).

ГЛАВА X

Ствол головного мозга, спинной мозг и мозжечок 248

ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ (248).

ЭКСПЕРИМЕНТЫ С РАЗДРАЖЕНИЕМ СТВОЛА МОЗГА (249).

СОН И БОДРСТВОВАНИЕ (254).

СРАВНЕНИЕ ДЕЦЕРЕБРИРОВАННЫХ И СПИНАЛЬНЫХ ЖИВОТНЫХ (258). Красное ядро (260). Мозжечок (263). Общие замечания (263). Внутримозжечковые нейронные цепи (264). Спиномозжечковые пути (267). Роль альфа-гамма сопряжения в мозжечковой регуляции (268).

ГЛАВА XI

Движения глаз. Ходьба 273

ДВИЖЕНИЯ ГЛАЗ (273). Наружные мышцы глаза (273). Функции глазных мышц (277). Возможная роль проприоцепторов в движениях глаз (281).

ХОДЬБА (285). Роль проприоцепторов (285). Ходьба в условиях свободного передвижения (287).

ГЛАВА XII

Заключительные замечания 290

Тонус. Рефлекс на растяжение (290). Гипотеза сервомеханизма (295). Скорость движения (300). Сопряженное и независимое действия (302).

Литература 304

Предметный указатель 350

УВАЖАЕМЫЙ ЧИТАТЕЛЬ!

Ваши замечания о содержании книги, ее оформлении, качестве перевода и другие просим присылать по адресу:

129820, Москва, И—110, ГСП
1-й Рижский пер., д. 2
издательство «Мир»

ОСНОВЫ РЕГУЛЯЦИИ ДВИЖЕНИЙ

Редактор Р. Яновская Художник Л. Муратова Художественный редактор Ю. Максимов
Технический редактор А. Резоухова

Сдано в набор 2/X 1972 г. Подписано к печати 24/XI 1972 г. Бумага № 1 60×90 1/16 =
=11,75 бум. л. печ. л. 23,5, в т/ч вкл. 4 Уч.-изд. л. 25,61 Изд. № 4/6420
Цена 2 р. 81 к. Зак. 0710

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР»
Москва, 1-й Рижский пер., 2

Ордена Трудового Красного знамени Московская типография № 7 «Искра революции» «Союзполиграфпрома» при Государственном комитете Совета Министров СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли
Москва, К-1 Трехпрудный пер., 9