

# KONTROLLEN AV MOTORIKEN, SÄRSKILT TONUS OCH SPASTICITET

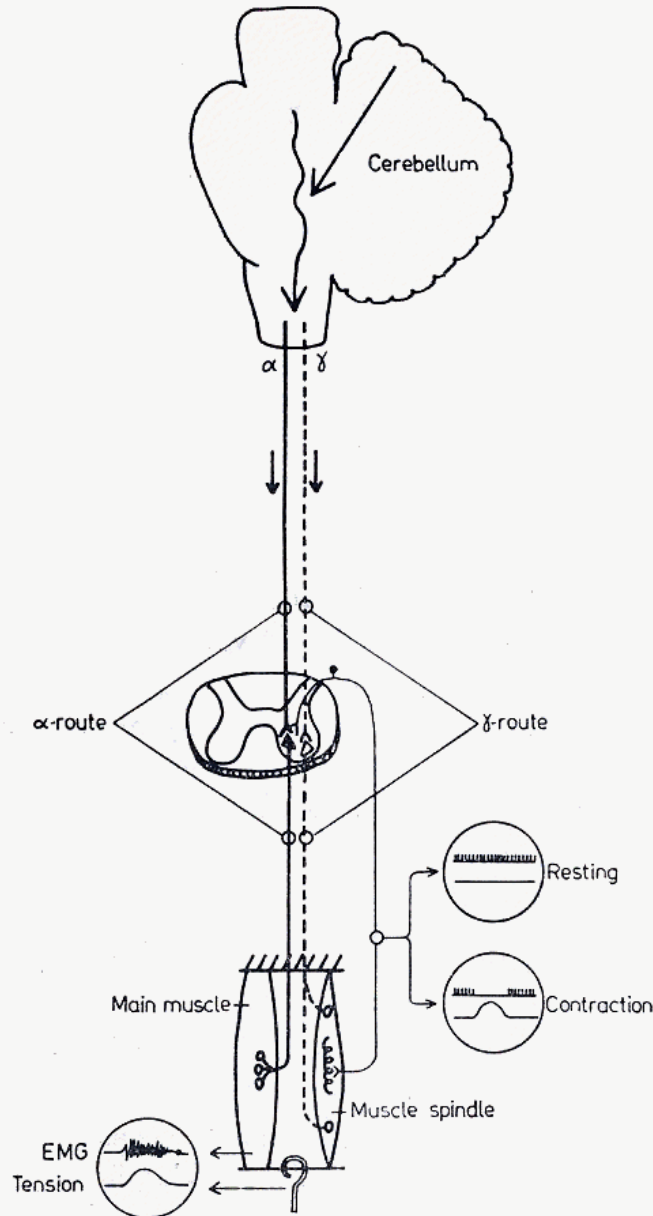
AV RAGNAR GRANIT

Experiment från de senaste åren har lett till en omvärdering av våra synpunkter på den motoriska kontrollen av de ventrala horncellerna, varöver på uppmaning av tidskriftens redaktion här nedan skall lämnas en sammanfattande redogörelse. Det har visat sig att det dels finns olika ventrala hornceller för utlösning av fasiska och toniska reflexer från musklerna, dels att styrningen av muskelsinnets känslighet genom särskilda neuroner, gamma-systemet, är av avgörande betydelse för det reflektoriska skeendet, särskilt i den mån det gäller s.k. toniska reflexer. Därmed kommer även motorikens kontroll och hela spasticitetsproblemet i ny belysning och sålunda får frågorna kliniskt intresse.

Inledningen till denna utveckling går tillbaka på LEKSELLS arbete av år 1945, vilket visade att de små neuronerna i ventralroten, som utsänder fina trådar till musklerna, icke, såsom ECCLES & SHERRINGTON<sup>4</sup> på sin tid trodde, är avsedda för små men i övrigt vanliga motoriska enheter (små knippen av muskelfibrer) utan projicerar på muskelns sinnesorgan, de s.k. muskelspolarna. Försök av MATTHEWS<sup>23</sup> tydde redan härpå. När man<sup>22</sup> retar dessa nervtrådar selektivt, så uppträder icke ordinära muskelkontraktioner utan enbart kontraktioner i muskelspolarnas muskulära element, varvid det mellan dem inneslutna sinnesorganet retas till urladdning och utsänder impulser till de ventrala horncellerna. Det underlättar förståelsen av det följande, om dessa neuroner betecknas som gamma-celler och de ordinära motoriska neuronerna som alfa-celler. Termerna grundar sig på deras olika ledningshastighet i Erlanger-Gasser-skemat,

snabbt ledande alfa- och långsamt ledande gamma-trådar. De sistnämndas ledningshastighet uppmättes av LEKSELL. Dennes pionjärinsats bearbetades i detalj i vackra undersökningar på enskilda trådar med i övrigt standardteknik av KUFFLER & al.<sup>21</sup> i Baltimore, som stannade för uppfattningen att gamma-systemet hade till uppgift att ställa in sinnesorganets känslighet på dess optimala nivå när muskeln förkortades eller förlängdes. Sinnesorganet ligger nämligen, såsom MATTHEWS<sup>23</sup> visat, parallellt med muskeltrådarna (se fig. 1). Om nu alfa-neuroner aktiverar muskeln så att den förkortas, så avlastas spänningen på muskelpolen och sinnesorganet tystnar, för den händelse gamma-systemet icke samtidigt aktiveras så att sinnesorganets speciella muskelvävnad bringas till motsvarande grad av kontraktion. Då kan de ånyo fungera.

En annan och delvis motsatt uppfattning framställde ELDRED & al.<sup>5</sup> på basen av sina experiment (se nedan). Enligt oss var muskelpolen det sensori-motoriska instrument genom vilket gamma-systemet indirekt genom sin slinga över sinnesorganet påverkade alfa-horncellerna till att ställa in muskelns längd på den nivå som bestämdes av spolens urladdning, vilken ju som schemat (fig. 1) visar projicerar på alfa-cellerna. I en översiktsartikel har detta väl uttryckts av HAMMOND & al.<sup>17</sup> med formuleringen att muskelpolarnas roll är »to monitor the performance of the muscles themselves». Det är alltså icke muskelns grad av sträckning som ställer in spolen utan spolens grad av sträckning som ställer in muskeln. Först när muskelns tension blir mycket hög, utlöses en inhibitorisk effekt från denna på gamma-cellerna<sup>15, 19</sup>. Dessa upphör då att sända kontraherande impulser till spolen, som i sin tur avbryter sin effekt på alfa-cellerna, vilka därför tystnar och bereder muskeln möjlighet till avslappning inför den hotande risken av överspänning. Denna inhibitoriska reflex, som har karaktären av ett slags »säkerhetsventil», är den enda man känner från muskelsinnet på gamma-systemet och redan därför synes det mer än osannolikt att muskeln skulle ställa in gamma-systemet så att spolen alltid vore i balans med det för ögonblicket föreliggande kontraktions-tillståndet. För en sådan teori vore det nödvändigt att kunna påvisa några sinnesorgan med vilka muskeln kunde ställa in gamma-systemet.



*Fig. 1. Schema över alfa- och gamma-systemen enligt GRANIT & KAADA. Muskeln och muskelspolens parallella anordning är skematiskt återgiven. Impulsurladdningen i vila och dess upphörande vid ren alfa-kontraktion till höger. Spolen projicerar på alfa-cellerna och dess poler innerveras av gamma-trådar.*

Vid detta laget är bevisen för gamma-systemets roll som aktiv kontrollant av muskelns längd tre: 1) om genom de-afferentering de av gamma-systemet från spolen utlösta impulserna förhindras att nå alfa-neuronerna, så försvinner det decerebrerade djurets reflexer, d.v.s. alfa-neuronerna tystnar, ehuru gamma-neuronerna fortfarande underhål-

ler spol-kontraktion<sup>5</sup>. 2) Om gamma-systemets aktivitet nedsättes med klorpromazin försvinner sträck-reflexerna<sup>18</sup>. 3) Gamma-trådarna kan selektivt blockeras med kokainlösning runt nerven<sup>22, 25</sup>. Därvid försvinner också sträckreflexerna, innan varken det sensoriska eller (alfa-)motoriska systemet påverkats, såsom i vackra försök visats av MATTHEWS & RUSHWORTH<sup>24</sup>, bekräftande ELDRED & al.<sup>5</sup>. Här nedan skall ges en fullständigare bild av innebörden av dessa fakta.

Resultaten betyder att muskelspolen är muskelns privata längdmätningssinstrument, som registrerar skillnaden mellan muskelns längd och spolens längd. Om gamma-systemet genom sin aktivitet förkortar spolen, utövas dragning på sinnesorganet, vilket ligger i en säck mellan dess två muskulära poler, och impulser utgår till alfa-cellerna (fig. 1) som retas till aktivitet, varvid muskeln tvingas sammandraga sig till spolens längd.

Härigenom blir mekanismerna för styrningen av spolen genom gamma-systemet också de fundamentala mekanismerna för toniska reflexer. Med sådana inledes muskelrörelse. Vi har möjlighet att ställa in spolen på den för olika ändamål nödvändiga känsligheten. Gäller det violinspel i ena fallet och viktlyftning i det andra, så måste muskelspolen i båda fallen vara rätt inställd för att icke muskelrörelsen skall förlora den för uppgiften nödiga kontrollen från sitt sinnesorgan. Å andra sidan finns det säkert snabba rörelser, som äger rum utan spolkontroll<sup>9</sup>.

Sålunda blir det gamma-systemets egenskaper, som i första hand skall studeras i syfte att klargöra hur det går till när de toniska reflexerna skötas över slingan genom muskelspolen. Dess första viktiga egenskap är att vara tonisk, d.v.s. gamma-impulser utskickas permanent till spolen<sup>20, 21, 15</sup>. I sin tur innebär detta att spolen toniskt eller permanent urladdar sig på de ventrala alfa-horncellerna. Skäres gamma-slingan av genom de-efferentering, så kräves betydligt starkare dragning i muskeln för att få spolen att urladda sig. I fig. 2, C och D (i fortsättning) registreras en muskeldragning, som leder till urladdning av spolen, vilken är tyst ända tills den kraftiga dragningen inleds. I A och B är samma dragning utförd med intakt gamma-slinga. Där är nu en kraftig sträckreflex adderad till drag-

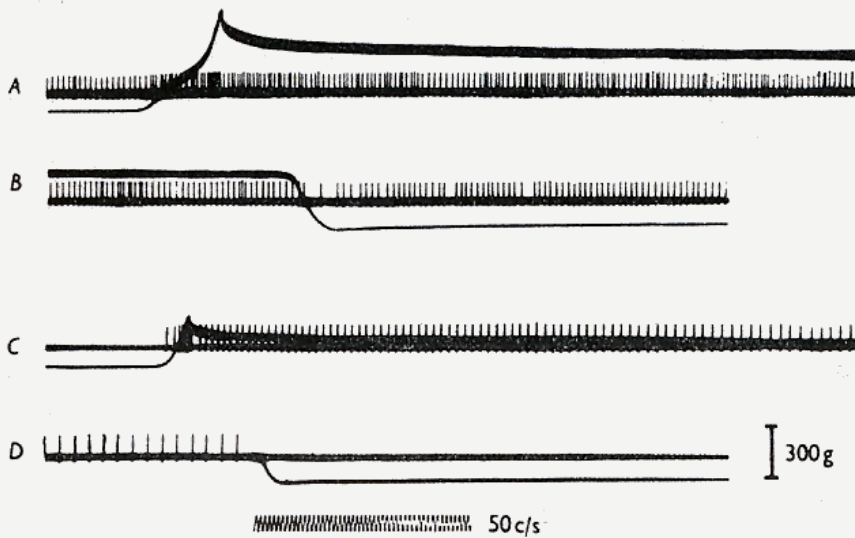


Fig. 2. Aktiviteten i enskild gastrocnemius-muskelspole hos decerebrerad katt med 20 mg kloralos per kg. A med B i fortsättning. Muskelsträckning och sträckreflex. C och D, samma sträckning, sedan muskeln de-efferenterats. I båda fallen utgångstension = 0 och 10 mm sträckning. 10 sek. utskurna mellan A och B, 32 sek. mellan C och D. Jämför impulsmönstret i A och B med C och D, som återger muskelspolens rent perifer egenskaper, sedan gamma-systemet urkopplats<sup>5</sup>.

ningen såsom sådan (i C och D), och spolen urladdar sig dessutom i initialläget av praktiskt taget 0-tension före och efter dragningen. Karakteristiska är de små oregelbundenheterna i urladdningen, som beror på små variationer i gamma-impulsernas frekvens.

I hjärnstammen och i lilla hjärnan finns viktiga centra för reglering av toniska kontraktioner. En frisättning av hjärnstammens centra sker t.ex. vid decerebrering enligt SHERRINGTON med intrakollikulärt snitt. GRANIT & KAADA<sup>15</sup> visade att hjärnstammens centra vid retning (med Horsley-Clarke-teknik för införelse av retningselektroder) både kan starta och hämma gamma-systemet, en egenskap som dessa centra även befanns dela med andra orter i hjärnan, från vilka motoriska effekter kunde utlösas, inklusive den motoriska hjärnbarken. Spasticiteten hos Sherrington-preparatet, lemmarnas karakteristiska styvhet och överdrivna sträckreflexer, fann de bero på excessiv urladdning av gamma-impulser från hjärnstammen. Redan vid sekelskiftet hade SHERRINGTON sett, att detta patologiska tillstånd försvann vid avskärning av dorsalerötterna. Genom

våra<sup>5</sup> experiment med rotavskärningar erhöles nu förklaringen härtill; den låg i bortfall av muskelspolarnas av gamma-systemet underhållna excessiva impulsurladdning. Den kliniska betydelsen av dessa försök är att de ger en förklaring på en form av spasticitet. Förutom denna »gamma-spasticitet» genom slingan till muskeln finns det också en ren alfa-spasticitet, t.ex. hos lillhjärnsrigiditeter, hos vilka gamma-systemets aktivitet befanns vara nedsatt<sup>14</sup>. Sannolikt är dock hos människor blandade typer och gamma-typer av indirekt spasticitet genom slingan till muskeln vanligare.

Nyligen bekräftades dessa försök av MATTHEWS & RUSHWORTH<sup>24</sup>, som med kokain selektivt blockerade gamma-trådarna hos Sherrington-preparatet. Därvid försvann de toniska sträckreflexerna. Spasticitet är ju definitions-mässigt stegrade sträckreflexer. På en lillhjärnsrigiditet gick det inte att genomföra försöket. Rigiditeten kvarstod efter gamma-blockering. HENATSCH & INGVAR<sup>18</sup> angrep problemet från den centrala ändan genom att ge djuren klorpromazin. Detta ämne visade sig hos Sherrington-preparatet kraftigt nedsätta gamma-systemets aktivitet, varvid de patologiskt stegrade sträckreflexerna försvann. På lillhjärnsrigiditet hade klorpromazin ingen effekt.

Om gamma-systemet skall kunna spela denna viktiga roll så måste det retas och hämmas parallellt med alfa-systemet, d.v.s. de båda systemen måste vara sammankopplade. Alla undersökare har funnit detta<sup>6, 9</sup>. I själva verket börjar toniska muskelreflexer icke med alfa-impulser, utan först aktiveras gamma-systemet, och dess impulser når trots omvägen över slingan de ventrala alfa-horncellerna snabbare än den direkta vägen, förutsatt att det gäller rörelser av ordinär snabbhet, vilka utföras med tonisk inställning av musklerna för uppgiften i fråga. Detta gäller för både perifera reflexer och innervation från hjärnstammen. Man kan fråga sig hur detta är möjligt, särskilt med hänsyn till den långa ledningssträckan från hjärnbasen. Svaret gavs av GRANIT & HOLMGREN<sup>13</sup> i ett arbete vari de visade att det från hjärnstammen utgick en mycket snabb gamma-bana ner till ventralhornet. Vid sidan därav fanns ett långsamt system. Det förra kunde lätt överskärnas i sidosträngarna, men det senare var utomordentligt resistent

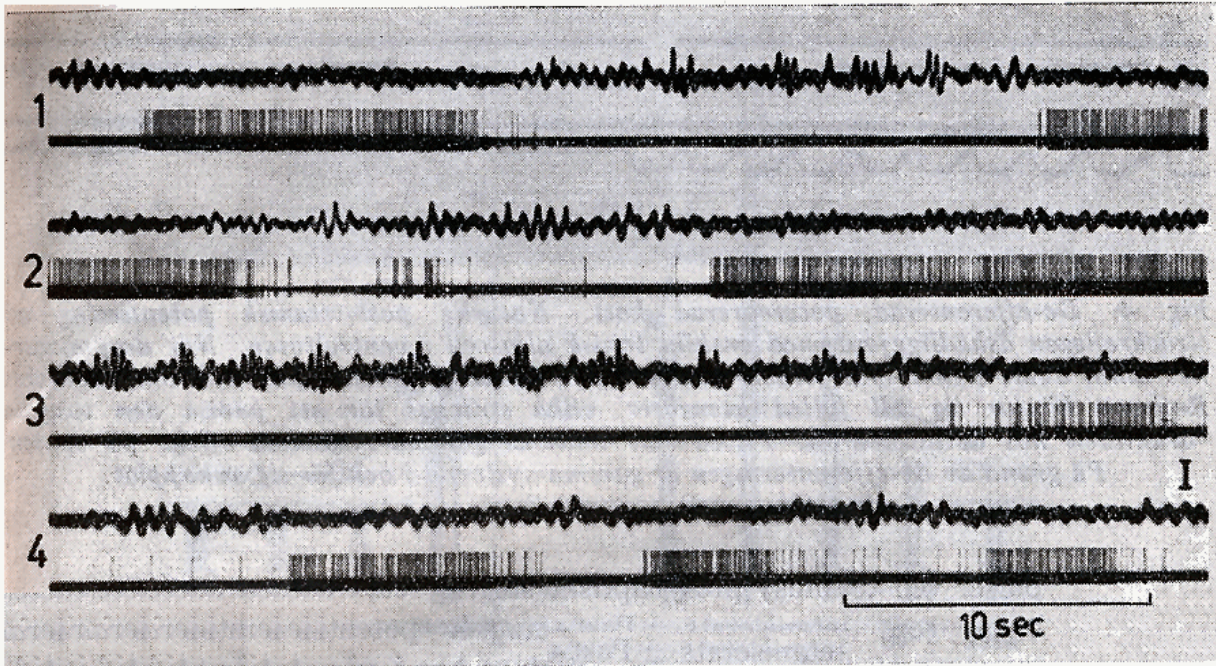


Fig. 3. Varje par kurvor återger hos kloralos-uretan-katt, upptill elektroencefalogrammet, nedtill aktiviteten i enskild gastrocnemius-muskelspole. Observera att aktivitet i spolen sammanfaller med desynkroniserat aktivitetselektroencefalogram, medan tystnad sammanfaller med långsamma stor-vågiga sömn-»spindles» i eeg<sup>7</sup>.

mot ryggmärgssnitt, så att säga anlagt med stor säkerhetsmarginal för att tjäna permanent tonus.

Intressant är att hjärnstammens aktiveringscentrum (MAGOUNS *reticular activating system*) har dessa starka gamma-effekter<sup>15</sup>. I och för sig är det dock lätt att förstå att om ett djur skall aktiveras, så måste muskeltonus komma i gång. Hur livligt gamma-systemet spelar med i alla växlingar av vakenhetsgraden framgick ur försök av VON EULER & SÖDERBERG<sup>7, 8</sup>, där samtidigt elektroencefalogram och gamma-aktivitet registrerades (över spolen). När elektroencefalogrammet övergick i sömntyp, minskade eller tystnade urladdningarna från muskelspolen, medan livlig urladdning åter vidtog, då djuret vaknade (fig. 3).

Man frågar sig nu på vilket sätt muskelspolen påverkad av gamma-systemet kan åstadkomma spasticitet, d.v.s. stegrade sträckreflexer. Förmodande att förklaringen stod att söka i vad som kallas post-tetanisk potentiering inledde vi<sup>10</sup> en serie undersökningar häröver. Med post-tetanisk potentiering förstår man ett sedan slutet av föregående sekel i princip bekant faktum, nämligen att en räkka im-

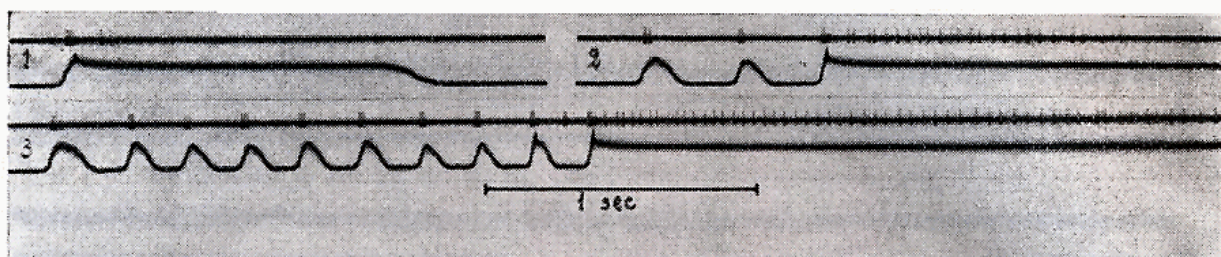


Fig. 4. De-efferenterad, decerebrerad katt. Naturlig post-tetanisk potentiering av sträckreflexen åskådliggjord med enskild tonisk alfa-cell i ventralroten. När dragningarnas antal ökar, potentiernas sträckreflexen i den enskilda cellens axon och blir »tonisk». Reflexen hänför sig till fotleds extensorer, vilka sträckas för att påvisa den toniska karaktären hos detta neuron. På så sätt imiteras gamma-systemets effekt på spolen. På grund av de-efferenteringen är gamma-systemet i och för sig avkopplat. (GRANIT, PASCOE och STEG, 1957.)

pulser (en tetanus) presynaptiskt stegrar retbarheten i den bana, som tetaniserats. Post-tetanisk potentiering vid synapser efter elektriska impulssalvor har i vår tid intresserat flera forskare, som t.ex. BRONK och hans elever i sympatikusganglier, LLOYD i synapsen från muskelspolens afferenter, ECCLES, FENG och KATZ och deras olika medarbetare i de motoriska ändplattorna, som ju kan betraktas som modellen för transmissionssynapser. Här saknas anledning ingå på de föreställningar man gör sig om arten av detta fenomen. Vi har nu blott användning för själva principen, post-tetanisk potentiering, och orsaken härtill är dels att gamma-systemet vid intrakollikulär spasticitet forcerar fram högfrekventa impulssalvor genom muskelspolarna, dels att processens presynaptiska karaktär innebär en märkning (labelling) av en specifik bana, såsom i vårt fall de storrådiga muskelafferenternas. Det är genom dessa som den på gamma-aktivitet grundade spasticiteten drives fram.

Det gällde först att bevisa att processen var normal. d.v.s. att potentiering kunde utlösas med muskelsträckningar (som aktiverar spolen, ju mera dess starkare gamma-systemet håller den kontraherad) och icke blott med frekventa elektriska synkronretningar. Den uppfattningen har nämligen rätt<sup>4</sup>, att potentiering av nämnvärd grad icke kan fås fram genom naturliga retningar, såsom t.ex. i vårt fall, upprepade muskeldragningar. I en serie arbeten<sup>10, 12, 16</sup> visades denna uppfattning vara oriktig. Utan långa förklaringar kan slutresultatet enkelt ses i fig. 4.

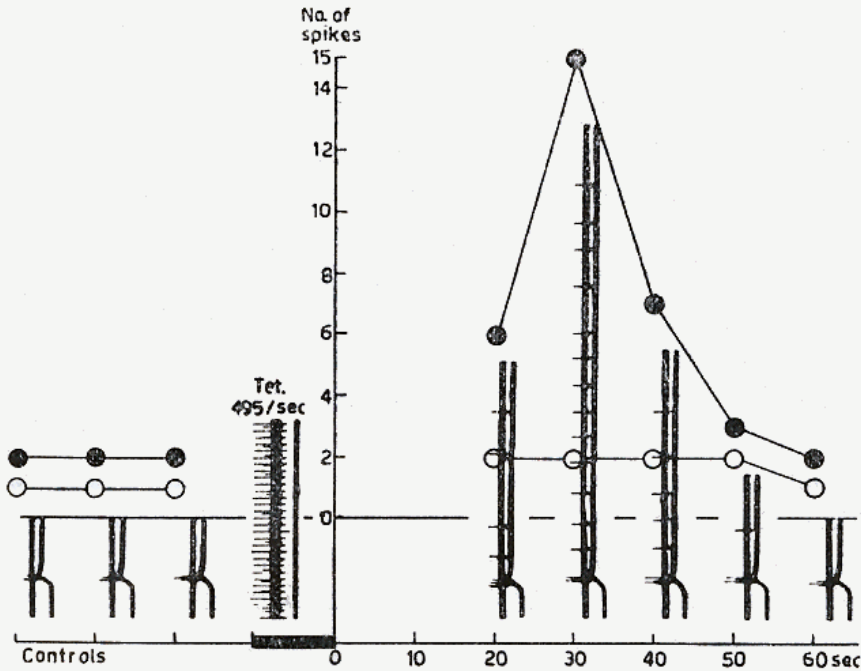


Fig. 5. De-efferenterad, decerebrerad katt. Två ventrala alfa-cellers reflektoriska urladdning isolerad i roten. Först testas med 10 mm sträckning av fotleds extensorerna. Sedan tetaniseras den afferenta nerven 10 sek. Efteråt kvarblir post-tetanisk potentiering. Vid förnyad testning svarar nu den lilla impulsen toniskt, medan den stora fortfarande blott ger fasiska reflex-svar på dragning. Dragningarnas myogram är införda i diagrammet.<sup>12</sup>

Djuret är de-efferenterat, varför gamma-kretsen är avbruten. Såsom framgår av det sagda, är det under sådana förhållanden svårt att få fram toniska sträck-reflexer. Vi registrerar (fig. 4) från en enskild tråd i ventralroten vilken genom en sträckning av muskeln aktiveras till ett fasiskt svar. När man drar två gånger i muskeln och sedan vidmakthåller dragning, så framträder redan ett mera toniskt svar. När man drar nio gånger och därpå håller muskeln sträckt så följer, som fig. 4 visar, en lång kraftig tonisk urladdning. Med dessa snabba dragningar har vi imiterat de effekter som gamma-systemet kan åstadkomma, nämligen post-tetanisk potentiering genom högfrekventa urladdningar från muskeln. Samma effekt kan fås till stånd genom att potentiera systemet elektriskt med högfrekvent retning av de stora muskelafferenterna. Vi har med andra ord genom post-tetanisk potentiering framkallat ett tillstånd av spasticitet, som varar flera minuter. Detta till-

stånd har åstadkommits uteslutande genom de muskelafferenter, som ligger under gamma-kontroll.

Inför detta resultat ställer man sig frågan om alla ventrala alfa-hornceller på detta sätt kan tvingas till tonisk urladdning eller om det är speciella celler i ventralroten som har denna egenskap. GRANIT & al.<sup>12</sup> gjorde en studie av 100 ventralrotceller och fann att det verkligen var speciella alfa-celler som betedde sig toniskt. De andra alfacellerna kunde endast svara fasiskt på muskelsträckning hur de än potentierades. Fig. 5 återger detta resultat. I figuren har potentieringen åstadkommits på elektrisk väg genom att tetanisera de stora muskelafferenterna. Före och efter tetaniseringen har testning skett genom muskeldragning på sätt som figuren redovisar i detalj. I övrigt överensstämmer experimentet med fig. 4. Det intressanta i resultatet var icke blott att endast bestämda alfa-neuroner kunde fås att reagera toniskt på sträckning efter tetanisering utan också att dessa neuroner gav större impulser än de toniska och således hade större ledningshastighet. De toniska alfa-ventralhorncellerna är sannolikt därför också mindre än de fasiska, ty man får antaga att den utgående axonens storlek bestämmas av cell-storleken. Båda är naturligtvis avsevärt större än gamma-cellerna.

Slutresultatet av de experiment som här i stark förkortning redovisats är sålunda, att gamma-systemet genom muskelslingan driver särskilda alfa-celler fasiskt och andra toniskt. Det är speciellt de sistnämnda, som låter sig så starkt potentieras, vilket tyder på att de skulle vara särskilt rikligt försedda med stora muskelafferenter. Denna hypotes har nyligen bekräftats<sup>3</sup> med direkt registrering intracellulärt från alfa-hornceller. Därvid kan de direkt identifieras och samtidigt kan ledningshastigheten för deras axoner bestämmas. De långsamt ledande alfa-cellerna visade sig ha särskilt starka projektioner från muskelafferenterna. De hade också andra egenskaper, som väl passade in på den generella slutsatsen att de toniska ventrala horncellerna är ett system för sig<sup>16</sup>.

Principiellt är därmed den nya aspekten på muskeltonus i sina huvuddrag utredd. Det grundar sig på tonisk innervation från gamma-systemets kontrollerande centra i hjärnan, särskilt i hjärnstammen. Gamma-systemet sätter ge-

nom slingan till muskeln upp toniska urladdningar över detta egendomliga sensori-motoriska instrument, muskelspolen, som dirigerar muskelns anpassning med hänsyn till längd. I sin tur går de exciterande muskelafferenterna med särskilt starka projektioner på speciella alfa-celler i ventralhornet, vilka tillhör de mindre alfa-cellerna, och genom post-tetanisk potentiering hållas vid tonisk beredskap. Såvitt vi kan se<sup>2</sup> är det, åtminstone hos katten, särskilt till röda, långsamma muskeltrådar som dessa cellers axoner gå. Patologisk frisättning av gamma-spol-kretsen är en väsentlig faktor i spasticitet.

Det har här varit nödvändigt att presentera resultaten i en förkortning, som icke ger någon uttömmande bild av arbetet på gamma-systemets fysiologi. Upp till 1955 finns detta arbete sammanfattat<sup>9</sup>, men den slutliga utvecklingen av de motoriska aspekterna, vilka måhända för klinikern är de intressantaste, har ännu icke erhållit någon sammanfattande framställning. En kort sådan har influerat i förhandlingarna för ett symposium vid den kongress som under sommaren anordnades i Brüssel av neurologer, neurokirurger och kliniska neurofysiologer<sup>11</sup>. Konsekvensen av dessa arbeten är att motoriken nu måste byggas upp fysiologiskt i dessa nya termer, gamma, fasisk alfa och tonisk alfa, vilket i beaktande av problemens tekniska svårighetsgrad kommer att kräva många år.

#### LITTERATUR:

1. ECCLES, J. C.: The neurophysiological basis of mind. The principles of neurophysiology. Waynflete lectures. Clarendon Press, Oxford 1953. Pp. 314. — 2. ECCLES, J. C., ECCLES, R. M. & LUNDBERG, A.: Nature 1957a:179:866. — 3. ECCLES, J. C., ECCLES, R. M. & LUNDBERG, A.: J.Physiol. 1957b:137:22. — 4. ECCLES, J. C. & SHERRINGTON, C. S.: Proc.Roy. Soc., London, s.B. 1930:106:326. — 5. ELDRED, E., GRANIT, R. & MERTON, P. A.: J.Physiol. 1953:122:498. — 6. ELDRED, E. & HAGBARTH, K.-E.: J.Neurophysiol. 1954:17:59. — 7. VON EULER, C. & SÖDERBERG, U.: Experientia 1956:12:278. — 8. VON EULER, C. & SÖDERBERG, U.: Electroencephalog. & Clin. Neurophysiol. 1957. Under tryckning. — 9. GRANIT, R.: Receptors and sensory perception. Silliman lectures. Yale Univ. Press, New Haven 1955. Pp. 369. — 10. GRANIT, R.: J.Physiol. 1956:131:32. — 11. GRANIT, R.: Proc.I.Int.Congr.Neurol.Sci.Brüssel, 1957. S. 63. — 12. GRANIT, R., HENATSCH, H. D. & STEG, G.: Acta physiol.scandinav. 1956:37:114. — 13. GRANIT, R. & HOLMGREN, B.: Acta physiol.scandinav. 1955:35:93. — 14. GRANIT, R., HOLMGREN, B. & MERTON, P. A.: J.Physiol. 1955:130:213. — 15. GRANIT, R. & KAADA, B. R.: Acta physiol.scandinav. 1952:27:130. — 16. GRANIT, R., PHILLIPS, C. G., SKOGLUND, S. & STEG, G.: J.Neurophysiol. 1957. Under tryckning. — 17. HAMMOND, P. H., MERTON, P. A. & SUTTON, G. G.: Brit.M.Bull. 1956:12:214. — 18. HENATSCH, H. D. & INGVAR, D. H.: Arch.Psychiat.Zt.Neurol.

1956:195:77. — 19. HUNT, C. C.: *J.Physiol.* 1951:115:456. — 20. KOBAYASHI, Y., OSHIMA, K. & TASAKI, I.: *J.Physiol.* 1952:117:152. — 21. KUFFLER, S. W., HUNT, C. C. & QUILLIAM, J. P.: *J. Neurophysiol.* 1951:14:29. — 22. LEKSELL, L.: *Acta physiol. scand.* 1945:10: suppl. 31. — 23. MATTHEWS, B. H. C.: *J.Physiol.* 1933:73:1. — 24. MATTHEWS, P. B. C. & RUSHWORTH, G.: *J. Physiol.* 1957a:135:245. — 25. MATTHEWS, P. B. C. & RUSHWORTH, G.: *J.Physiol.* 1957b:135:263.

## MOTOR CONTROL WITH SPECIAL REFERENCE TO TONUS AND SPASTICITY

By RAGNAR GRANIT

Recent work in this field is outlined. The evidence presented shows that the postural or tonic reflex control is run by the gamma ventral horn cells over a loop through the muscle spindles back to the ventral horns, where the spindle afferents project onto the alpha or ordinary motor cells. These projections are particularly dense on the alpha cells in the smaller range which are tonic, i.e., capable of maintaining a sustained stretch reflex. The large alpha ventral horn cells are phasic in terms of muscular afferents.

This re-orientation in our ideas of motor control makes it necessary to go over the ground again in terms of the three new systems: the gamma, the tonic alpha and the phasic alpha cells.

(Nobelinstitutet för neurofysiologi, Karolinska institutet, Stockholm 60; Head: R. GRANIT.)

26.IV.1957.