

ГЛАВА II

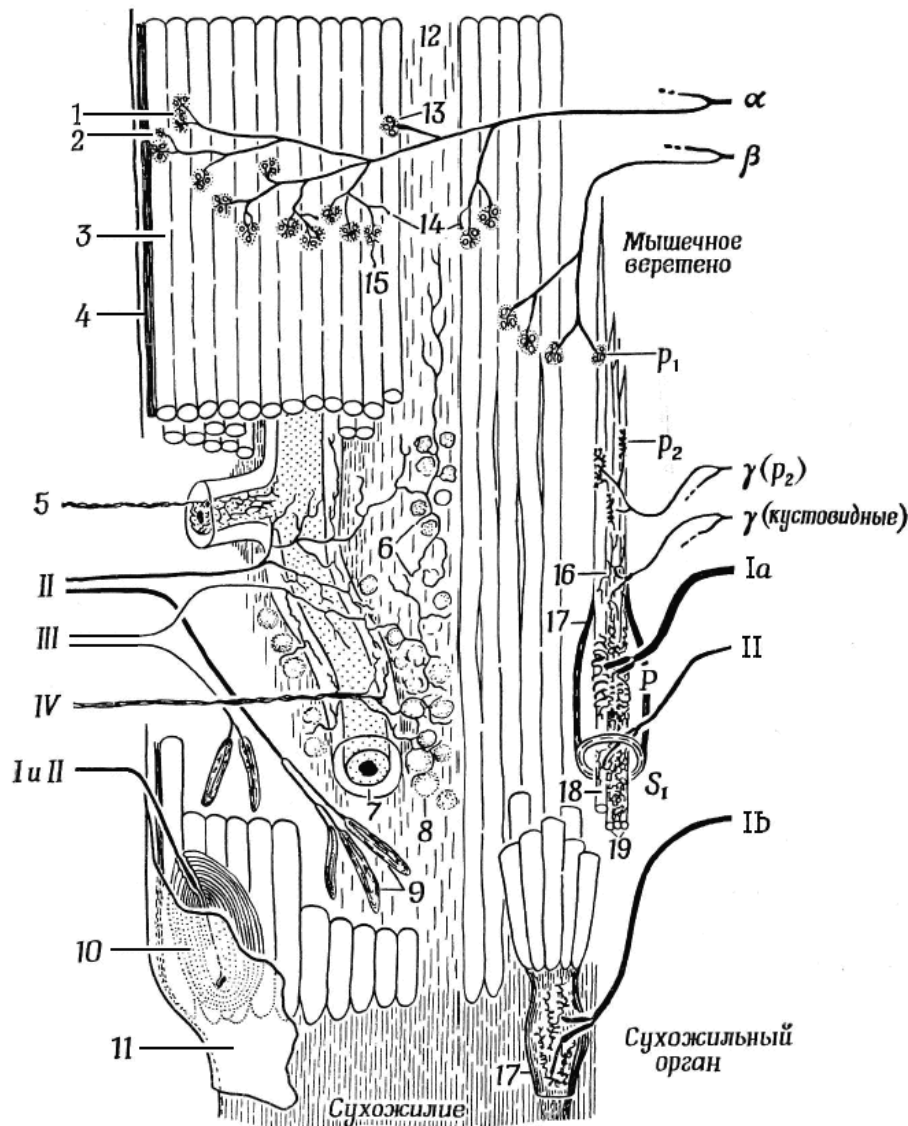
СЕНСОРНАЯ ИННЕРВАЦИЯ МЫШЦ И СУХОЖИЛИЙ

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

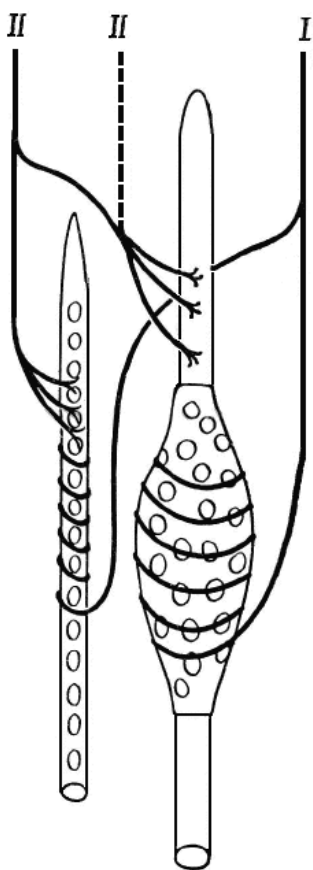


Фиг. 16. Схема иннервации скелетной мышцы млекопитающего (по данным исследований, проведенных на кошке) [62].

Справа — нервные волокна, иннервирующие только мышцу; слева — волокна, участвующие также и в иннервации других тканей. Римскими цифрами обозначены группы миелинизированных (I, II, III) и немиелинизированных (IV) сенсорных волокон. Греческими буквами указаны двигательные волокна. Проявления регенеративного роста и дегенерации нервных окончаний в веретенах на схеме не представлены.

1 — двойная двигательная пластинка; 2 — вновь формирующаяся двигательная пластинка («добавочное окончание»); 3 — экстрафузальное мышечное волокно; 4 — эпимизий; 5 — вазомоторные волокна; 6 — свободные окончания; 7 — кровеносный сосуд; 8 — жир; 9 — пачиниподобное тельце; 10 — тельце Пачини; 11 — фасция; 12 — перимизий; 13 — дегенерирующая концевая пластинка; 14 — узелки регенерации; 15 — ультра-терминальные узелки регенерации; 16 — кустовидные окончания; 17 — капсула; 18 — интрафузальное мышечное волокно с ядерной сумкой (ЯС-волокно); 19 — интрафузальное волокно с ядерной цепочкой (ЯЦ-волокно). p_1 , p_2 — интрафузальные концевые пластинки двух типов; P — первичное окончание; S_1 — вторичное окончание.

миотрубки», что, по-видимому, подходит только для частного случая веретен, в которых все интрафузальные волокна принадлежат к типу ЯС. Это, однако, важный случай, так как — по крайней мере у кролика — концевые гамма-пластинки и гамма-кустовидные 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.

стей 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.

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, что 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

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 [114] эти волокна обозначают 1a в отличие от волокон 1b, иннервирующих сухожильные органы Гольджи. Афференты вторичных окончаний принадлежат к группе II. Волокно 1a 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 P), «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 веретена могут иметь до 5 (Бойд) или до 4 (Баркер и Ип [69]) вторичных окончаний, каждое из которых занимает на волокне участок длиной 300...550 мкм. Бойд говорит об участке P, занятом первичным окончанием, и о нескольких участках S длиной около 300 мкм каждый, расположенных с обеих сторон от него. Вторичные окончания находятся на участках S_1 — S_3 , большинство в области S_1 и S_2 , но некоторые — явно за пределами цепочки ядер, так далеко от первичных, что оказываются в области S_3 . Промежуток от S_1 до S_3 характеризуется возрастающей поперечной исчерченностью, так что вторичные окончания на участке S_3 , сильно удаленные 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 Вольфартом и Хенриксоном [1000] на веретенах мышцы). В мышцах, исследованных Бойдом (m. m. soleus, tenuissimus и interosseus) 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 Руффи; Баркер [58] называет веретена с одним первичным и одним вторичным окончанием (P + S) промежуточными, т. е. употребляет первоначальный термин Руффи.

Бойд обсуждал возможность того, что гроздевидные окончания Руффи, имевшие на его собственных препаратах вид черных точек, 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 аннулоspirальные вторичные окончания встречаются примерно вдвое чаще, чем гроздевидные. В веретенах с вторичной иннервацией от первичного окончания обычно идет более толстое волокно типа Ia, 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. Аfferентные 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				
						II : Vт		II : CO		
		II	Vт	CO	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 : 1	
M. soleus	3	164	130	92	6	(1,0...1,4) : 1	1,3 : 1	(1,7...1,9) : 1	1,8 : 1	
M. semitendinosus	3	411	489	257	10	(0,7...1,0) : 1	0,85 : 1	(1,2...1,85) : 1	1,6 : 1	
Средняя головка m. flexor digitorum longus	1	51	47	17	2	—	1,1 : 1	—	3,0 : 1	
M. interosseus V стопы	4	108	64	99	34	(1,3...2,3) : 1	1,7 : 1	(0,9...1,6) : 1	1,1 : 1	
M. intercostalis IV (int. et ext.)	1	49	67	17	10	—	0,7 : 1	—	2,9 : 1	

1) II — первичные окончания; Vт — вторичные окончания; CO — сухожильные органы; ПТ — пачиниподобные тельца.

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

Тандемные веретена

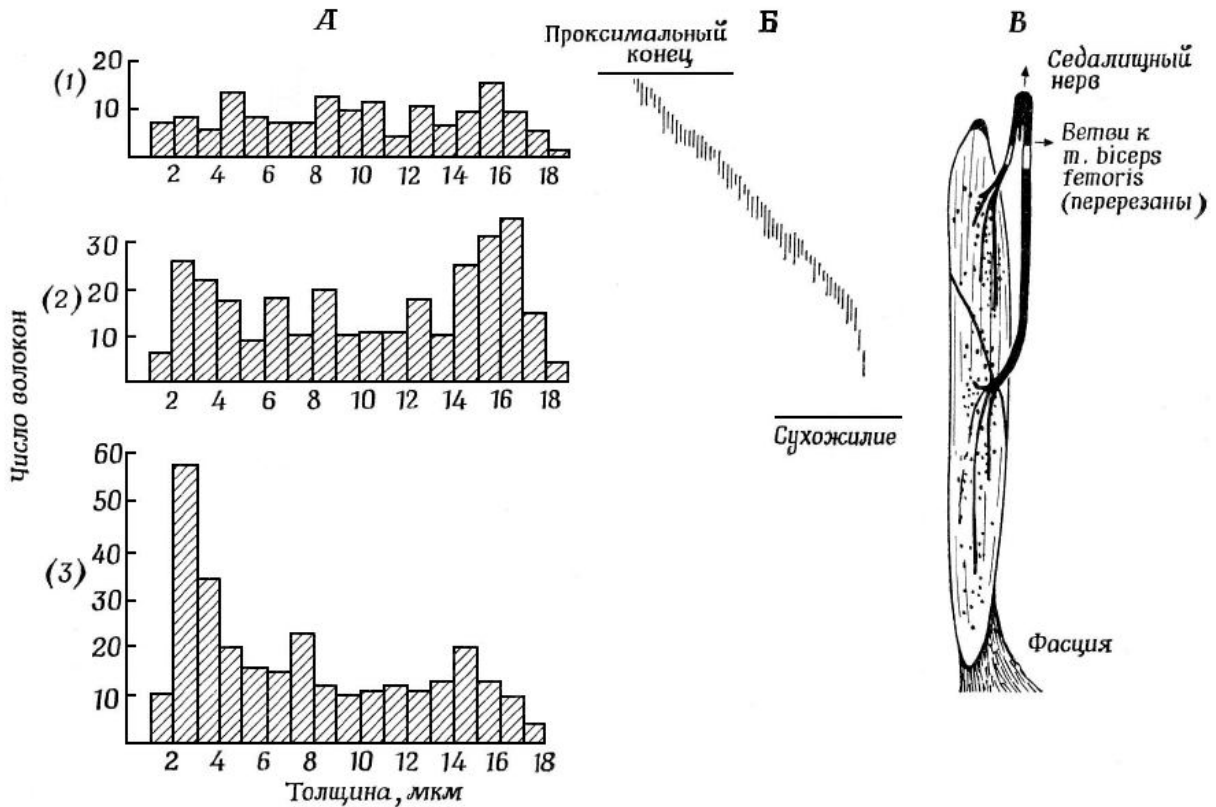
Между различными авторами, описывавшими тандемные веретена млекопитающих, нет существенных разногласий относительно их структурной организации [60, 66, 105, 214, 216, 922, 965]. Через весь тандем должно проходить хотя бы одно или два волокна ЯС-типа; в противном случае следует говорить не об истинной 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 независимую иннервацию, однако Купер и Даниель сообщают, что толстое «сквозное» ЯС-волокно может быть иннервировано лишь в области одной из капсул, так что сокращение передается отсюда к следующему элементу тандема. Обычно первая капсула в этой цепи — сложная, а остальные могут быть простыми [105]. Баркер, резюмируя работу Коупа и Ипа, говорит, что у кошки первая капсула тандемного веретена, более широкая, содержит 10...12 мышечных 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. Светт и Элдред [922] находили у кошки 31...44% тандемных веретен в медиальной головке *m. gastrocnemius* и 11...21% в *m. soleus*. По данным Баркера и соотр. [66], 88% тандемных веретен *m. rectus femoris* у кошки были двойными, 9% — тройными и 3% — пятерными.

Тандемные веретена в мышцах конечностей явно не настолько редки, чтобы не иметь функционального значения, хотя Фосс [965] обнаружил в *m.m. lumbricales* всего лишь 6% таких веретен. Светт и Элдред отмечают, что в коротких мышцах кошки тандемное веретено иногда тянется от проксимального сухожилия до дистального; они приходят к выводу, что подобные веретена служат для измерения средней длины мышцы или ее значительной части.

Проблемы распределения веретен

Ввиду существования в скелетных мышцах экстрафузальных волокон, сильно различающихся по скорости сокращения, некоторые авторы [521, 923] пытались найти систематические различия в организации рецепторов веретен в медленных и быстрых мышцах. До сих пор 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, 477, 922].

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 неизвестной 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 можно было учитывать лишь такие общие факторы, как плотность расположения рецепторов (число капсул на 1 г ткани), размещение их вдоль нервных стволов и преимущественно в мясистой

Таблица 4
ЧИСЛО И ПЛОТНОСТЬ РАСПОЛОЖЕНИЯ КАПСУЛ ВЕРЕТЕН
В МЫШЦАХ КОШКИ [178]

Мышца	Средняя масса, г	Число капсул		
		диапазон вариаций и крайние значения	среднее значение и стандартное отклонение	Число капсул на 1 г ткани
Латеральная головка <i>M. gastrocnemius</i>	7,61	21 (25...45)	35±7	5
Медиальная головка <i>M. gastrocnemius</i>	7,34	35 (46...80)	62±9	9
<i>M. rectus femoris</i> ¹⁾	8,36	56 (77...132)	104±14	12
<i>M. tibialis anterior</i> ¹⁾	4,57	38 (52...89)	71±9	15
<i>M. semitendinosus</i>	6,41	62 (80...141)	114±14	18
<i>M. soleus</i>	2,49	31 (40...70)	56±7	23
<i>M. flexor digitorum longus</i> (наружная головка)	3,25	34 (58...91)	75±8	23
<i>M. tibialis posterior</i>	0,78	19 (21...39)	31±4	39
<i>M. flexor digitorum longus</i> (средняя головка)	1,06	24 (36...59)	48±6	45
<i>M. interosseus V</i> (задняя конечность) ²⁾	0,33	12 (22...33)	29	88
<i>M. interosseus V</i> (передняя конечность) ¹⁾	0,21	11 (21...31)	25±2	119

1) По [63].

2) Исследованы 4 мышцы [548].

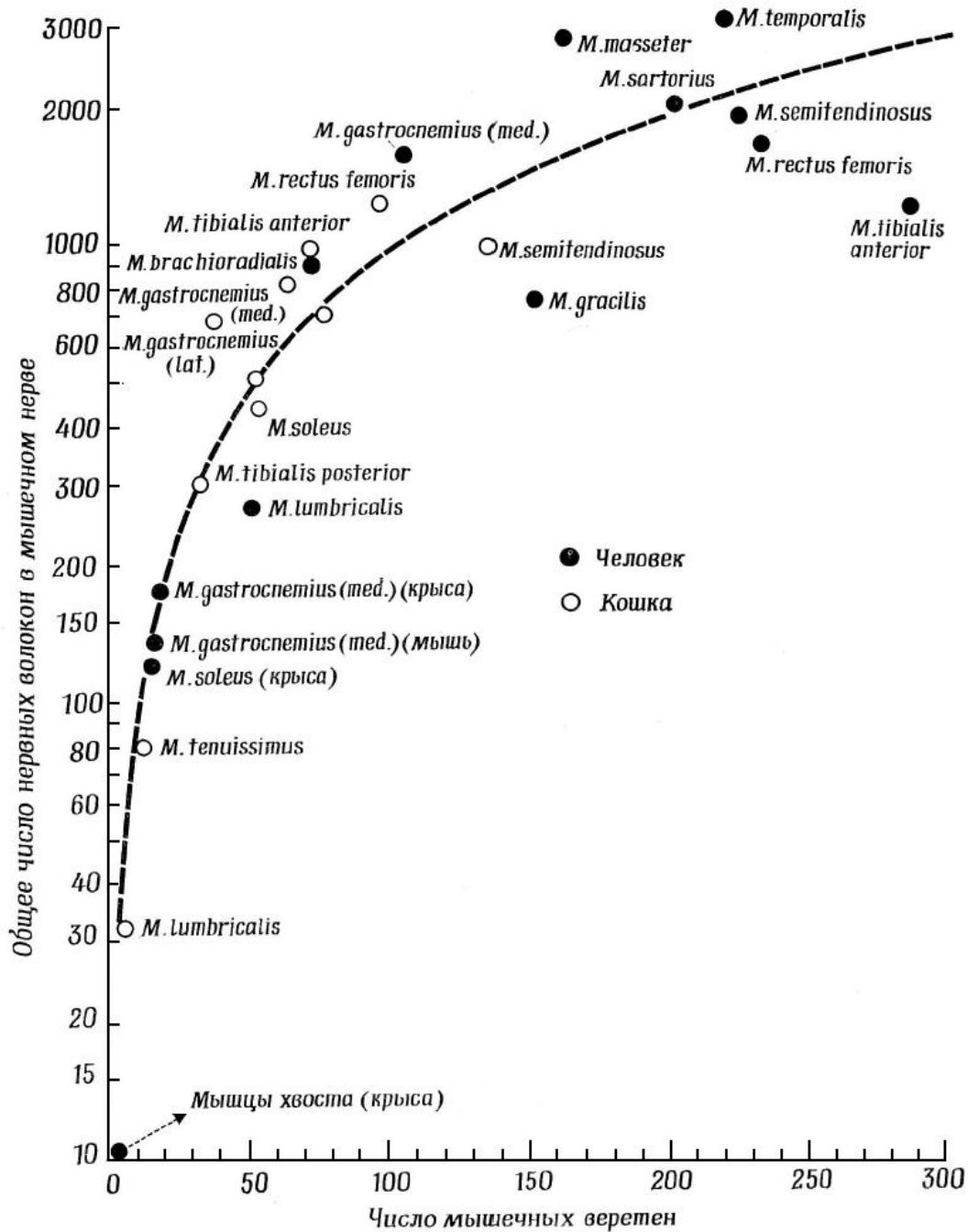
части мышцы, а также корреляцию с толщиной афферентного волокна (скоростью проведения импульсов). Некоторые типичные особенности распределения веретен в мышцах задних конечностей кошки показаны на фиг. 18. В табл. 4 приведены данные о плотности расположения веретен в некоторых мышцах того же животного,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



Фиг. 19. Соотношение между общим числом миелинизированных нервных волокон, идущих к мышце, и числом веретен в этой мышце (данные для мышц человека, кошки, крысы и мыши) [209].

Пунктирная линия проведена через точки, абсциссы которых составляют 10% от ординаты. На этой линии лежат точки для многих мышц. Некоторое смещение точек (для мышц, бедных веретенами, — влево, для мышц, насыщенных ими, — вправо) можно считать естественным, но большое отклонение от линии говорит о возможной ошибке в подсчете.

денных Фоссом величин: мышцы таза и бедра — индекс меньше 5,0; мышцы плеча — всего лишь 0,6; *m. brachioradialis* (предплечье) — 1,03; пронаторы и супинаторы — от 5,0 до 10,0; к последним близки *m.m. lumbricales*. Таблица найденных величин 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 Файнштейна и сотр. [353] и Христенсена [179] — для человека, Бойда и Дэйви [108, 111] — для кошки, Мельстрёма и Скоглунда [738] — для крысы. Используя 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* мышцы, указывают, что сухожильные органы занимают подобное положение у обоих концов мышцы, так что их нельзя избирательно парализовать, кокаинизируя один лишь ее дистальный конец. Результаты исследований Гольджи были подтверждены и дополнены многими гистологами, из которых можно упомянуть Каттанео [175], Чаччо [180], Маццони [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. Меррилиз [740] впервые осуществил электронно-микроскопическое исследование сухожильных органов Гольджи у крысы.

Стилуэлл [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. Итальянские гистологи, начиная с Гольджи (например, Руффини [851]), описывают эти образования как пачиниподобные окончания или тельца Гольджи — Маццони и указывают, что некоторые из них имеют внутри «колбу», типичную для телец Пачини, другие же снабжены сложной сетью, не слишком отличающейся от концевых разветвлений, характерных для истинного органа Гольджи. Последний изображен на рисунках Чаччо (фото VI), представляющих собой изящные 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 $0,5 \times 1$ мм, и каждый из них соединен последовательно примерно с 10 экстрафузальными мышечными волокнами [62]. Эти волокна принадлежат различным двигательным единицам.

Сухожильные органы находили и изучали у представителей всех групп позвоночных. У птиц и млекопитающих они заключены в капсулу. Сложность их у высших форм возрастает вследствие увеличения числа миелинизированных веточек сенсорного нерва, образующих соответственно большее число «кустиков» из голых концевых разветвлений, которые, по-видимому, охватывают один или несколько тонких пучков фибрилл в сухожильных волокнах. Согласно Меррилизу [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 рецептор часто имеет веретенообразную форму, и, очевидно, по этой причине его называют иногда сухожильным веретеном; в некоторых случаях форма его может быть цилиндрической, что типично, 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 рефлексорных 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.