

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 [755] использовали представления Элдреда, Гранита и Мертонна [319] 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 еще может быть обнаружен при пороговой величине 0,6 см вод. ст. 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-петлю «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).

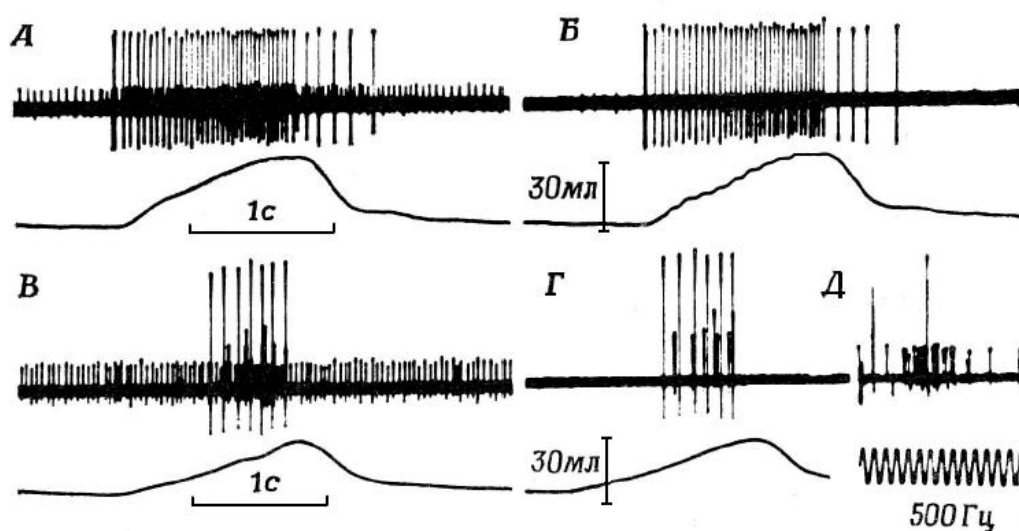
Альфа-гамма-сопряжение в управлении межреберными мышцами

Экспериментальную работу с межреберными нервами почти одновременно начали фон Эйлер в Стокгольме [332, 333] и Сирс в Канберре [878]. Разработанные ими методы прямого отведения от афферентов 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 естественные 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 [240, 312, 313, 875, 877]: 1) ритмическая совместная альфа- и гамма-активация при спокойном дыхании и 2) устойчивая тоническая импульсация гамма-мотонейронов. Отправляясь от этих двух основных фактов, исследование шло различными путями.

На фиг. 88, *A* приведена одновременная запись активности альфа-волокон и фузимоторных гамма-волокон в нерве одной из наружных (инспираторных) межреберных мышц; *B* — запись в условиях, когда фузимоторная компонента выключена с помощью лигнокаина; *B* — еще одна запись, сходная с *A*; *Г* — то же после воздействия лигнокаином; *Д* — 15 наложенных друг на друга

записей рефлекторного ответа на раздражение кожного нерва. В последнем случае ясно видно, что порог возбуждения фузимоторного 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], фузимоторные 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



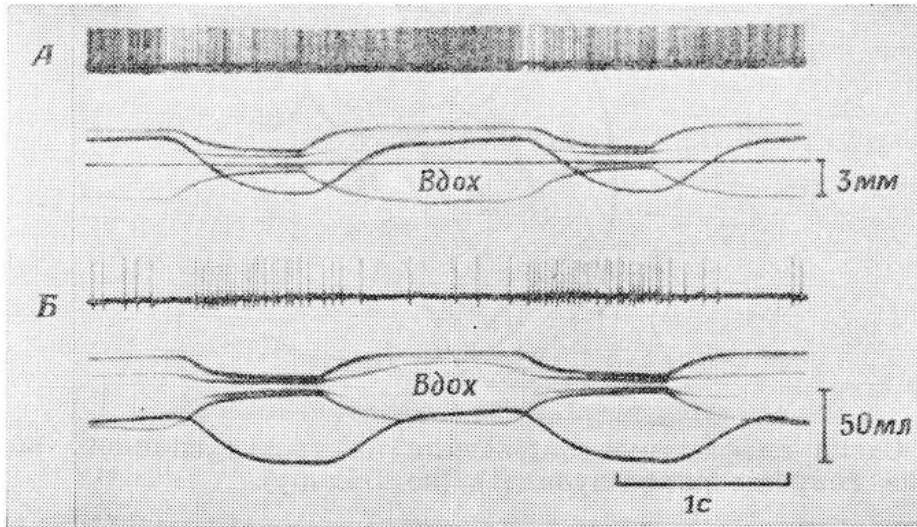
Фиг. 88. Эфферентная активность, отведенная от двух различных ветвей (*A*, *B* — одна ветвь, *C*, *D* — другая), наружных межреберных нервов кошки [313].

A — разряды в одном альфа-волокне и одном «ритмическом» гамма-волокне, которое позже (запись *B*) было избирательно блокировано 0,125%-ным лигнокаином. *C* — разряды в трех альфа-волокнах и одном «стационарном» гамма-волокне (со скоростью проведения 25 м/с), которое позже (запись *D*) было избирательно блокировано тем же способом. *D* — 15 совмещенных записей реакции на одиночный электрический импульс, приложенный к боковому кожному нерву того же сегмента. Рефлекторный ответ давало только гамма-волокно. Нижние записи отражают дыхательный объем. Здесь и на последующих записях отклонение вверх соответствует вдоху.

известные из этих рефлексов были изучены путем выделения одиночных эфферентных волокон диафрагмального нерва (см., например, [4, 5, 984]); они проявляются в изменениях частоты дыхания и длительности вдоха, и стимулом для них служит главным образом раздувание легких. О дальнейших наблюдениях сообщают Эйлер и Фриттс [334] и Сирс [876, 877]. В экспериментах, которые мы рассмотрим ниже, афферентация блуждающего нерва была выключена, кроме тех случаев, когда именно рефлексы с этого нерва были предметом изучения. Вторая предосторожность состоит в том, что наряду с активностью эфферентов регистри-

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

Как видно из фиг. 89, А, фюзимоторная 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,

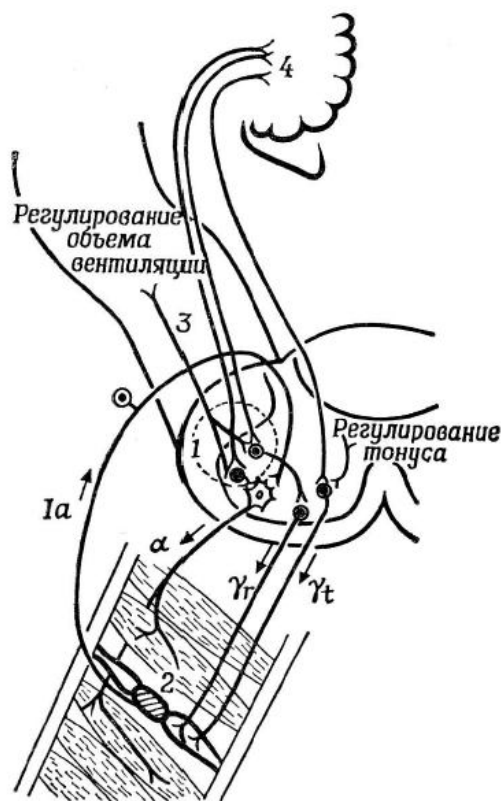


Фиг. 89. Афферентный разряд от веретена инспираторной мышцы, находящейся в 5-м межреберном промежутке, при спонтанном дыхании (кошка) [239].

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-волоконками оказалось нормальным, различие между А и Б должно быть обусловлено блокадой гамма-волокон. Запись на переменном токе с амплитудной модуляцией отражает изменения ширины межреберных промежутков, а одиночная запись внизу — дыхательный объем.

приводящем к растяжению веретен, в их разряде наступает временная пауза. Так же как и в мышцах конечностей (см. гл. VII) и 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 фюзимоторных 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 гипервентиляция выключает ее, и тогда остается только тонический разряд [313, 875]. Очевидно, супраспинальные дыхательные центры вырабатывают для альфа-мотонейронов и для фюзимоторных гам-

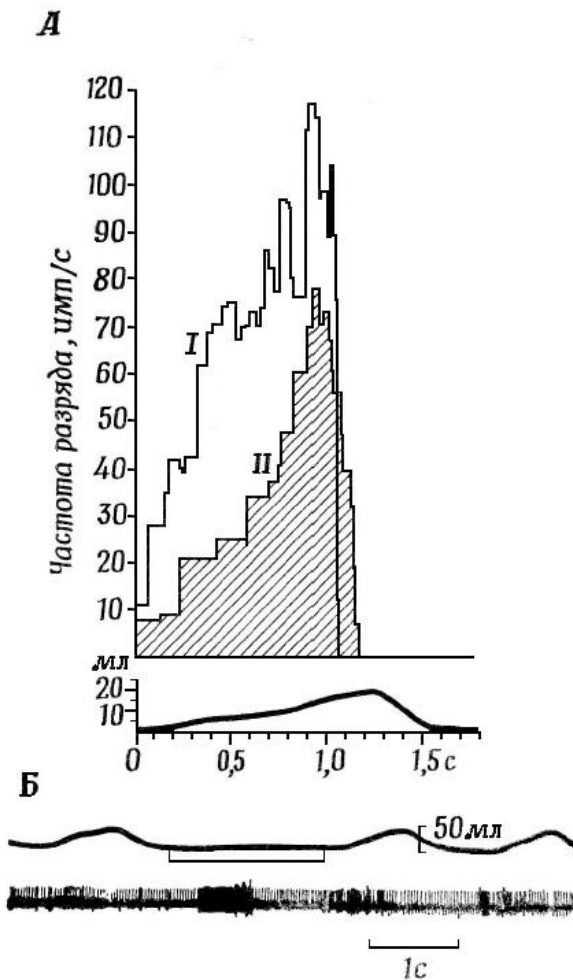


Фиг. 90. Схема альфа-гамма-сопряжения на уровне спинного мозга через вставочные нейроны альфа-пула (1) (по Эйлеру).

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

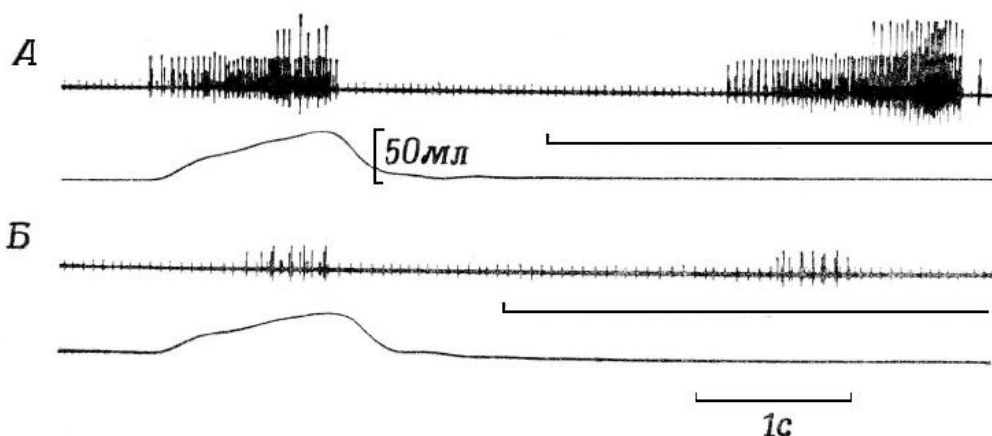
ма-нейронов почти идентичные инструкции. Эта спаренная система гибко следует за изменениями частоты дыхания, регулируемой блуждающим нервом. Обе группы исследователей — в Канберре и в Стокгольме — полагают, что сопряжение между альфа- и гамма-системами осуществляется на спинальном уровне; Эйлер [332] 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 Хауэлла на людях. Критчлоу и Эйлер [240] и Корда и сотр. [229] производили такие опыты и обнаружили при этом значительное учащение разряда первичных окончаний в веретенах дыхательных мышц (фиг. 91, А) 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, представ-



Фиг. 91. Разряды в волокнах межреберных нервов кошки [229].

А. Кривые частоты разряда для суммарной активности эфферентных альфа-волокон в одной веточке наружного межреберного нерва; I — во время ничем не затрудненного самопроизвольного дыхания, II — при первом усилии сделать вдох после закрытия дыхательных путей. Под графиком — запись изменения объема воздуха в легких (в том же масштабе времени). Б. Аfferентный разряд от веретена, находящегося в наружной (инспираторной) межреберной мускулатуре (более крупные спайки). Реакция на закрытие трахеи (период закрытия указан горизонтальным отрезком над записью). Сверху — запись дыхательного объема.



Фиг. 92. Активность инспираторных эфферентов из веточки нерва, идущего к наружным межреберным мышцам, при закрытии трахеи (показано горизонтальной линией) у кошки [229].

А — реакция при интактных задних корешках; Б — после перерезки ипсилатеральных задних корешков T4—8 и контралатеральных T5—8. На нижних записях — дыхательный объем.

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 посылаются 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 вынуждает ее достигнуть этой длины, как это казалось вероятным в случае постуральных рефлексов конечности у децеребрирован-

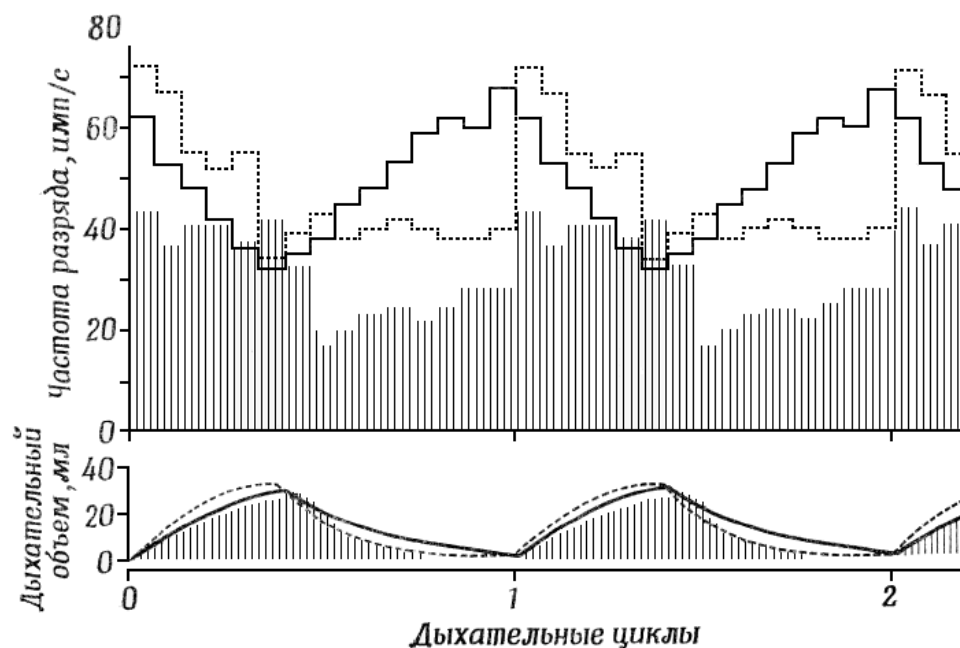
ного животного, которые «не получают» после деафферентации [319, 730, 731]. При ритмическом дыхании, однако, альфа-активность не может быть выключена путем перерезки задних корешков, хотя она и ослабевает (фиг. 98) [334, 875]. Поэтому вероятнее, что в регуляции дыхания веретена служат детекторами ошибок, 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 последствия 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 Морucci [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 таких экспериментах тонические воздействия на веретена исходят от тонически разряжающихся фузимоторных гамма-нейронов. Такого рода фузимоторный разряд отмечали Критчлоу и Эйлер [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 составляющую в управлении межреберными мышцами. При этом активность веретен инспираторной и экспираторной мускулатуры часто изменяется в одном и том же направлении, тогда как для ритмического механизма, рассмотренного выше [875], характерно реципрокное действие с относительно слабым эффектом в отношении экспираторных мышц. Область мозжечка, управляющая этими эффектами, перекрывается с областью, регулирующей тонус передних конечностей (так же как это было в экспериментах Морucci [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 рефлексy 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 рефлексорных эффектах. Мейлдерс и сотр. [747] регистрировали некоторые из этих рефлексов электромиографическим методом. Связь между тоническим воздействием на веретена и альфа-разрядом 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 мышце 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 обуславливает 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 возобновления разряда после паузы, наступающей при экстрафузальном сокращении. Как мы уже отмечали (гл. III), в начале расслабления 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 и Перетти показали, что вторичные окончания большинства веретен, наименее чувствительных к вибрации, ритмически активируются 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 65 до 100 мс при средней величине около 90 мс — примерно такой же, как и у мотонейронов сгибателей ноги (см. гл. VI). Глебовский [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 нет никакой корреляции; длительность следовой гиперполяризации также не обнаруживает связи с этими свойствами. Спектры калибров нервных волокон опубликовал Сирс [874].

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

Диафрагма

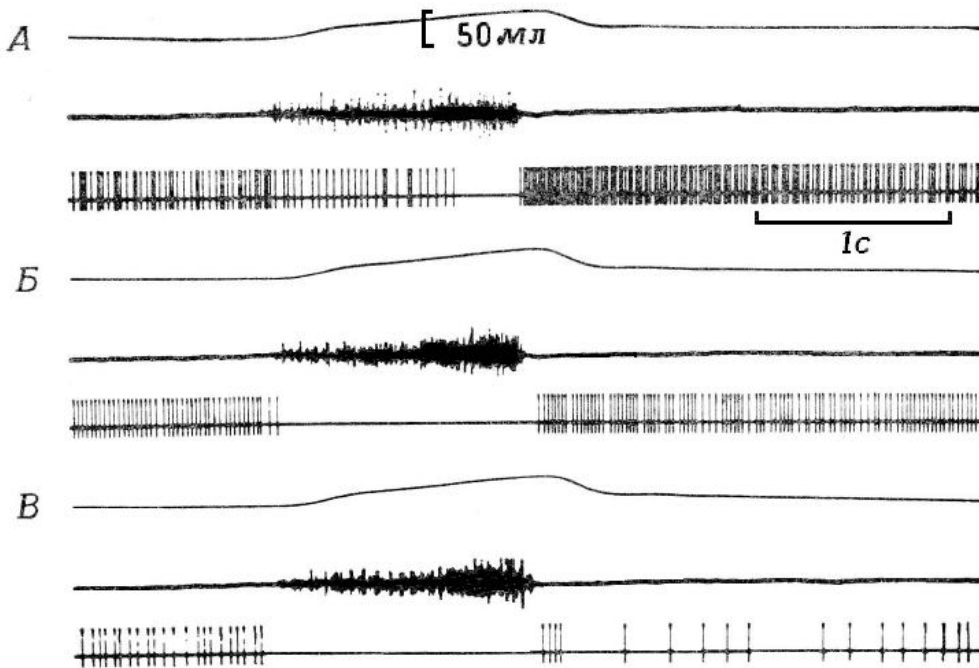
Если в межреберных мышцах и мышцах конечностей, хотя они и различаются рядом важных особенностей альфа-системы, механизм регуляции через гамма-петлю в принципе одинаков, то в диаф-

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 (*сига*) 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 биок cyberнетической точки зрения такого рода организация малоприспособна 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) имели толщину более 5 мкм, хорошо согласуется с данными Корда и его

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 С5 с одновременной записью дыхательного объема (вверху; отклонение вверх соответствует вдоху) и электромиограммы диафрагмы (в середине) [230].

Спонтанное дыхание. А — контроль; В — через 3 мин и В — через 4,5 мин после начала воздействия 0,4%-ным раствором лигнокаина на диафрагмальный нерв. Блокада фузиготорных 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 проприоцепторами. 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 фузиготорную поддержку, которая исчезает при блокаде гамма-волокон лигнокаином (В), 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 фюзимоторную поддержку, чтобы увеличивать частоту импulsации 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 фюзимоторных 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 [4040], 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 фюзимоторных 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 рефлексорных 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 бесполезно 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.