

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 фюзимоторных 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 фюзимоторными волокнами; конечным критерием для истолкования роли фюзимоторных 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 сокращениями интрафузальных волокон, вызывающими рефлекс на

растяжение (ср. также с теорией стабилизации Хульткранца [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 интенсивному 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.

Важная роль в создании тонуса как такового (если мы будем отличать 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 рефлексy могут выполнять свою роль лишь в том случае, если их «общие конечные пути» — мотонейроны — находятся на уровне порога импульсного разряда или выше этого уровня.

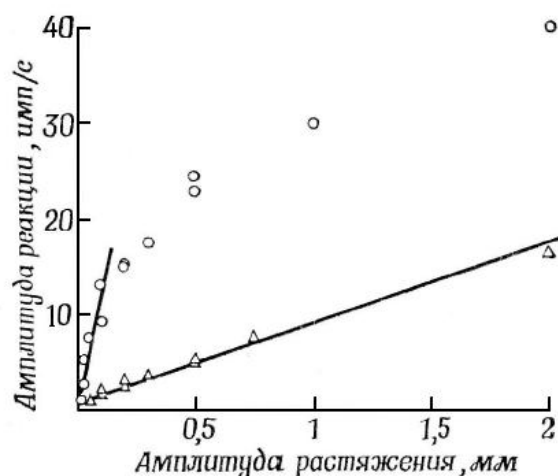
Теперь следует вспомнить о том, что существуют по меньшей мере три типа рефлексов на растяжение, соответствующих трем типам рецепторов (первичные окончания, вторичные окончания и сухожильные органы); в свое время это подчеркивал автор ([408], стр. 249) и совсем недавно — Мэтьюз [728, 729]. Быть может, есть также постуральные рефлексy на фузимоторные нейроны. Давно известно, что в передаче афферентации от сухожильных органов и от вторичных окончаний веретен участвуют полисинаптические цепи, а выше было показано, что тоническая компонента действия первичных окончаний в рефлексe на растяжение модулируется вставочными нейронами. Полисинаптические пути являются факультативными — в том смысле, что они могут быть «открыты» или «закрыты», в зависимости от центральных влияний, часто недоступных для экспериментального контроля. Недавно Мэтьюз [728, 729] высказал предположение, что действие вторичных окончаний веретен зависит от «переключателей», полностью меняющих его знак, так что вместо торможения происходит возбуждение. Это одна из возможных формулировок его гипотезы о том, что в рефлексe на растяжение у децеребрированного животного хорошо известное тормозное действие вторичных окончаний на мотонейроны разгибателей 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 рефлексорное 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 [416] находит поразительным тот факт, что слабо выраженный рефлекс на растяжение у преколликкулярной кошки может быть значительно усилен в результате «самооблегчения», вызванного быстрым повторением толчков, растягивающих сухожилие. Такое «облегченное» состояние сохранялось в течение длительного времени. Последующая интерколликкулярная перерезка сопровождалась ригидностью, характерной для препаратов этого типа. Мэтьюз [728] подчеркивает необходимость экспериментов, направленных на отдельную количественную оценку роли каждого из трех типов рецепторов, участвующих в рефлексе на растяжение. Но хотя 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 его нервного баланса позволяет демонстрировать некоторые внутренние ресурсы гамма-петли, а также ее поведение в одних определенных условиях нарушенного равновесия. Опыты с таким пре-

паратом привели к представлению о ригидности гамма-типа, а 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 фазимоторной активности получается семейство параллельных кривых напряжение — удлинение (фиг. 85), что наводит на мысль о существовании остроумного механизма, поддерживающего постоянство



Фиг. 114. Зависимость ответов одного первичного и одного вторичного окончания (кружки и треугольники соответственно) от амплитуды растяжения мышцы [732].

Измерения сделаны на децеребрированной кошке с интактными передними корешками при синусоидальном растяжении мышцы с периодом 1 с.

напряжения при изменяющейся длине. В случае чисто альфамоторного регулирования ту же операцию пришлось бы осуществлять 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 еще одну важную степень свободы, определяемую уровнем гамма-активности, необходимым организму для выполнения той или иной задачи.

Механизм поддержания постоянной длины с помощью заданной гамма-настройки был выяснен в результате ряда проведенных недавно экспериментов. Важную роль играет, в частности, то обстоятельство, что первичное окончание имеет большую чувствительность при малых изменениях длины, нежели при больших. Это видно из 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]).

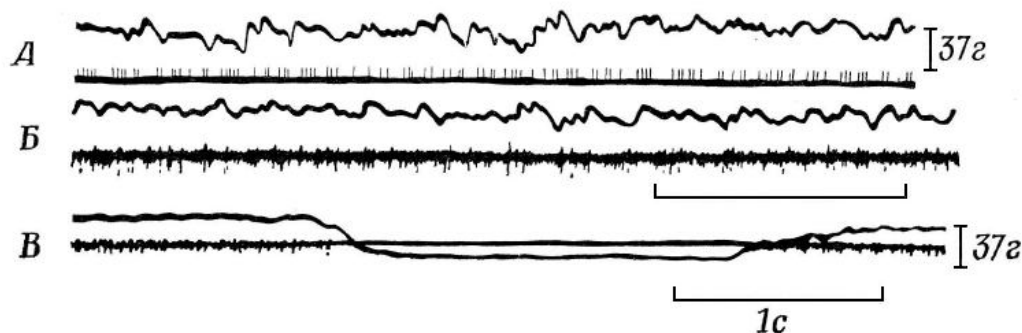
Большое значение в связи с этим имеют свойства мотонейронов, которые обычно не учитывают при обсуждении роли гамма-петли. В гл. VI было отмечено, что на внезапно начинающееся раздражение мотонейрон отвечает быстрым ритмическим разрядом во вторичном диапазоне, обнаруживающем значительно более высокий «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 фюзимоторные 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 фюзимоторных 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 спонтанная фюзимоторная активность динамического типа (гл. X). Работы, проведенные до разделения статических и динамических

волокон (1962 год), касаются главным образом статического фуззимо-моторного действия.

В клинике рефлекс на растяжение раньше рассматривали в большинстве случаев как патологический признак, так как у здоровых людей его трудно бывает вызвать в какой-либо иной форме, кроме как в форме ответа на удар по сухожилию. Главный вывод из новейших исследований на мотонейронах (гл. VI) состоит в том, что рефлекс на растяжение служит ведущим регуляторным механизмом во время сокращения и слабо выражен при неактивном состоянии двигательных нейронов. Он достигает значительной



Фиг. 115. Рефлекс на растяжение *m. soleus* у децеребрированной кошки [411].

А — сильный рефлекс при удлинении на 6 мм (внизу — разряд веретена); Б — продолжение той же записи, но внизу вместо разряда веретена приведена электромиограмма. В. Рефлекс при удлинении мышцы на 6 мм и соответствующая электромиограмма. В середине записи проявляется торможение, вызванное медленным натягиванием сухожилия *m. tibialis anterior*; после освобождения сухожилия рефлекторное сокращение возобновляется.

силы, когда мотонейроны находятся в состоянии импульсной активности или на пороговом уровне. Фуззимо-моторная компонента активируется автоматически при альфа-гамма-сопряжении, когда мышцы участвуют в функционально организованных движениях — произвольных актах (гл. VII), дыхании (гл. VIII), ходьбе (гл. IX), вестибулярных реакциях (гл. X) и т. п. «Бессмысленное» растягивание мышц приводит к несопряженному (пассивного типа) разряду веретен, при котором развитие рефлекса на растяжение ограничивается вспышкой главным образом моносинаптических спайков, вызывающих «сухожильный» рефлекторный рывок. Если, однако, за прекращением растяжения следует вспышка импульсации веретен, можно предполагать, что последние находились под некоторым воздействием динамических гамма-волокон.

Гипотеза сервомеханизма

Интерпретация роли мышечных веретен как сервомеханизма, разработанная Мертоном и его сотрудниками [479, 742, 743], внесла в эту область нечто новое по сравнению с концепцией Лидделла и Шеррингтона [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 недостававшее 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 рефлексорном 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, характеризующиеся 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 маскирует «истинную» величину входа. Хотя и можно в широком смысле говорить о «коэффициенте усиления» какого-либо рефлекса, создающего 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 нервной 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 итоге 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 рефлекссы на растяжение при альфа-формам ригидности основаны на дополнительном растормаживании фазических мотонейронов и благодаря этому могут быть очень сильными. Когда у децеребрированного животного рефлекссы на растяжение выходят за пределы нормы, всегда следует подозревать вовлечение альфа-нейронов, вызванное операцией.

Рассматривая локомоцию в общем плане, приходится иметь дело с мотонейронами, характеризующимися большим наклоном кривых, чем у тонических альфа-нейронов. О таких мотонейронах мы знаем, 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 23 имп на 10 мВ, никак нельзя исключить того, что импульсы с веретен могут вызывать ВПСП этого порядка величины (ср. фиг. 71). К сожалению, мы не знаем, при каких конкретных обстоятельствах резко 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 фузимоторных альфа- и гамма-систем, пока мы не будем располагать более определенными фактическими данными.

Однако самым обычным воздействием фузимоторных 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 роль 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 ответа под воздействием надлежащих фузимоторных альфа-гамма-волокон. Согласно теории Мэтьюза [725], динамические гамма-волокна действуют путем увеличения вязкости интрафузальной мускулатуры (ЯС-волокон, по современным данным), т. е., иными словами, фузимоторное демпфирование системы в конечном счете сводится к регуляции вязкости. Впоследствии Леннерстранд 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 обуславливает 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 отмечали (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», тогда как 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.

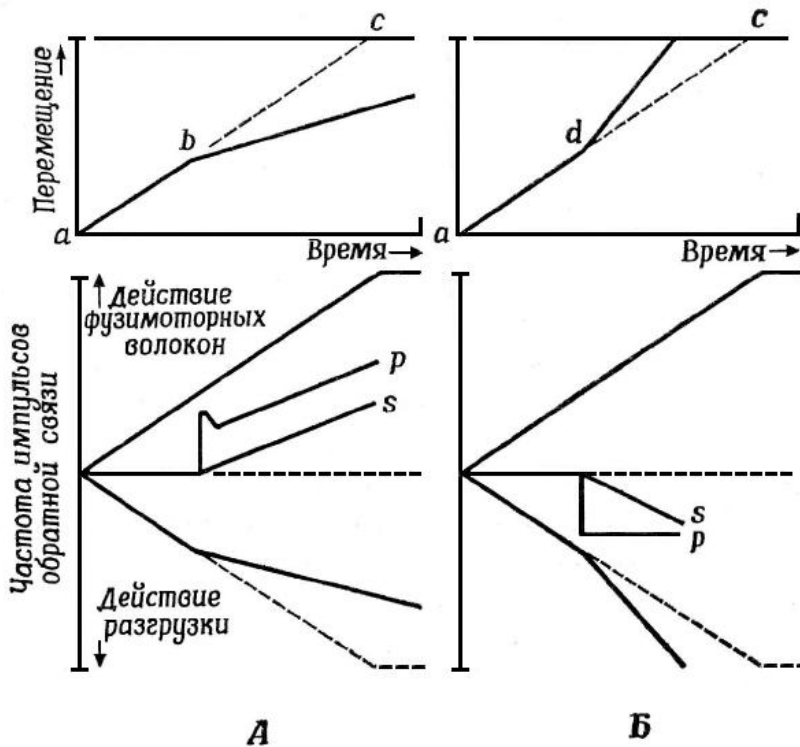
Надо полагать, что дополнительные данные о периферических механизмах веретен прольют свет и на вопросы управления моторикой. Предстоит еще определить жесткость и вязкость обоих видов интрафузальных волокон млекопитающих, как в пассивных, так и в активных веретенах. Возможно, что гамма-пластинки и гамма-кустовидные 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 также 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 протекать с постоянной скоростью за счет параллельного рекрутирования альфа- и гамма-мотонейронов; последние должны противодей-

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*)



Фиг. 116. Гипотетическая схема участия фузимоторной системы в осуществлении намеченного движения [791].

А. Движение от точки *a* к точке *c* должно совершаться с постоянной скоростью при параллельном рекрутировании альфа- и гамма-мотонейронов; фузимоторная активность компенсирует эффект разгрузки веретен. В точке *b* неожиданное сопротивление уменьшает разгрузку и усиливает сигналы обратной связи от веретен. Усиление разряда первичных и вторичных окончаний, показанное кривыми *p* и *s* соответственно, ликвидирует отклонение движения от намеченной траектории, но лишь при условии, что афферентация от вторичных окончаний, так же как и от первичных, оказывает возбуждающее действие (это верно по крайней мере в отношении сгибателей). Б. Случай неожиданного уменьшения сопротивления (в точке *d*). Разряд веретен отражает теперь увеличение степени разгрузки, так как сокращение экстрафузальных волокон оказывается более сильным, чем это нужно для совершения намеченного движения. Импульсация первичных и вторичных окончаний уменьшается (кривые *p* и *s* соответственно), и это приводит к снижению возбудимости альфа-мотонейронов.

окончаний, показанное соответствующими кривыми, направлено на то, чтобы преодолеть препятствие; для этого они используют механизм компенсации нагрузки, который осуществляет также компенсацию скорости. «Быстрое увеличение силы в момент отклонения и ее дальнейшее нарастание будет сдержано только в том случае, если движение по направлению к *c* снова войдет в заданный график. (Компенсированные реакции на схеме не показаны.) Предполагается, что вторичные окончания тоже находятся под влиянием статических гамма-волокон и сигнализируют о возрастающем расхождении 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 деполаризации. 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 фюзимоторной регуляции активности веретен, мы уделили особое внимание сопряженным альфа- и гамма-разрядам, однако не должно создаваться впечатление,

что 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 рефлексy на фyзимоторные нейроны. Большинство этих рефлексов трудновоспроизводимы, и их не удастся регулярно демонстрировать при естественных раздражителях.

Недавно Хаазе и Фогель [468] и Шлегель и Зонтаг [869] снова сообщили о таких рефлексax, позволяющих предполагать, что первичные афференты от веретен *m. gastrocnemius* возбуждают реакцию 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 того 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 нужно 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 вопросами баланса активности различных систем, с которыми здесь приходится иметь дело. В недалеком будущем с помощью прямой регистрации разрядов в афферентах веретен (гл. VII) удастся, вероятно, получить новые сведения о причинах расстройств регуляции движений.