ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՌ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱՅԻ ՏԵՂԵԿԱԳԻՐ
ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР
Բիոլոգիական գիտ. XVII, № 4, 1964 Биологические науки

Л. С. ГАМБАРЯН

СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О СТРУКТУРЕ ДВИГАТЕЛЬНОГО АНАЛИЗАТОРА

Термин двигательный анализатор введен в неврологическую литературу И. П. Павловым для обозначения афферентного (чувствительного) нервного прибора, информирующего мозг о текущем рабочем состоянии мышечно-суставного аппарата. В отличие от внешних анализаторов (оптического, акустического, кожно-тактильного и др.), имеющих отношение к явлениям внешнего мира, двигательный анализатор относится к числу внутренних, осуществляющих анализ и синтез того, что происходит внутри самого организма.

Первые сведения о чувствительности мышц и ее значении в механизмах двигательных реакций были сообщены британским ученым Ч. Беллом [14]. На основании ряда наблюдений он высказал мысль, что мышечная система представляет собой не только рабочий, эффекторный аппарат, но и является своеобразным органом чувств. Благодаря двусторонней (афферентной и эфферентной) нервной связи между мозгом и мышцами создается замкнутый круг, в котором центробежные импульсы приводят в движение мышечный аппарат, а центростремительные, возникающие в самих мышцах, информируют мозг о текущем состоянии этого рабочего органа и дают возможность точно управлять движениями. Без этой обратной сигнализации, оцениваемой как «мышечное чувство», не может осуществляться координированный моторный акт. И. М. Сеченов [10, 11], В. М. Бехтерев [3], И. П. Павлов [9], Клод Бернар [15], Шеррингтон [45], Руффини [43] и др. описали ряд физиологических и клинических фактов, доказывающих наличие и важное значение мышечного чувства в механизмах двигательных реакций.

И. М. Сеченов [11] придавал существенное значение «темному» мышечному чувству в формировании элементов мысли. Он указывал, что из этого чувства рождаются представления о весе, скорости движений, об отношениях предметов в пространстве и времени.

Методом дегенерации Шеррингтон [44] показал, что мышечные веретена, открытые Хассолом [27] и детально описанные Кюне [32], представляют собой окончания афферентных нервов.

Исследования Гольджи [25] привели к открытию чувствительных окончаний в сухожилиях мышц, получивших название «рецепторов Гольджи».

Шеррингтон [45] показал, что воспринимающие нервные окончания мышечно-суставного аппарата, названные им проприоцепторами, играют важную роль в механизмах согласованной деятельности мышц-антагонистов (принцип реципрокной иннервации).

Морфофизиологические исследования В. М. Бехтерева [3] привели к установлению путей прохождения проприоцептивной сигнализации в ц. н. с., а исследования школы И. П. Павлова определили пункты назначения и распределения этой сигнализации в коре головного мозга. В лаборатории И. П. Павлова Н. И. Красногорский методом условных рефлексов в сочетании с экстирпацией мозговой ткани показал, что так называемая моторная область коры головного мозга является центральным адресатом проприоцептивной сигнализации, где происходит высший анализ и синтез двигательных реакций.

Таким образом, было показано, что двигательный анализатор, как и любой другой, состоит из цепи нервных клеток, начинающихся соответствующими рецепторами и кончающихся сенсорными клетками коры.

Первый нейрон этой цепи располагается в межпозвоночных узлах. В составе периферических нервов дендриты клеток этих узлов направляются к проприоцепторам, а аксоны через задние корешки входят в спинной мозг.

Рецепторный аппарат мышц (мышечное веретено) имеет сложную структуру и функцию. Каждое веретено состоит из 4—6 поперечноисчерченных интрафузальных волокон, отличающихся в ряде отношений от истинных моторных экстрафузальных мышечных волокон. Интрафузальное волокно состоит из несократимой ядерной сумки и двух сократимых поперечноисчерченных полярных частей. Чувствительный аппарат интрафузального волокна образует две системы, одна из которых начинается в ядерной сумке, а другая в примыкающих к ней областях (области миотрубки).

Благодаря работам Меттьюса [34, 35, 36], Хэнта [28, 29, 30], Хэнта и Каффлера [31], Гранита [24] и др. получены данные, проливающие свет на некоторые стороны физиологических свойств мышечных рецепторов. Показано, что в веретенах возникают импульсы при растяжении мышц, и, наоборот, импульсация прекращается во время сокращения экстрафузальных (моторных) волокон. Последнее обусловливается тем, что снимается нагрузка с интрафузальных волокон, расположенных параллельно экстрафузальным. Однако если в условиях сокращения мышц вызвать спазм интрафузальных волокон и тем самым создать условия натяжения ядерной сумки, то в афферентах веретен вновь появятся нервные разряды. Лекселем [33] показано, что спазм интрафузальных волокон вызывается активацией тонких эфферентных нервов (гамма-эфференты), иннервирующих сократимые зоны этих волокон. Возникающие в ядерных сумках импульсы в свою очередь поддерживают активность альфа-мотонейронов, иннервирующих экстрафузальные волокна. Благодаря такому взаимодействию альфа- и гамма-эфферентных систем, опосредованных афферентной импульсацией из веретен, поддерживается длительное тоническое сокращение мышц.

Сухожильные рецепторы дают разряды как во время сокращения мышц, так и в период их расслабления. Иными словами, если веретена

являются «регистраторами длины» мышц, то рецепторы Гольджи оказываются измерителями их напряжения [24].

Возникающие в этих рецепторах импульсы поступают в спинной мозг и по задним столбам (fasciculus cuneatus et fasciculus gracilis) достигают продолговатого мозга. Здесь в ядрах нежного и клиновидного пучков располагается второй нейрон. Выходящие из этих ядер волокна направляются к средней линии и переходят на противоположную сторону, образуя чувствующий перекрест (decussatio lemniscorum). После перекрещивания волокна в составе медиальной петли (lemniscus medialis) поднимаются до зрительного бугра. В латеральном ядре последнего располагается третий нейрон, волокна которого достигают рецепторных клеток моторной зоны коры. Однако по представлениям И. П. Павлова рецепторные клетки двигательного анализатора не только расположены в ядерных зонах коркового отдела двигательного анализатора (двигательная область), но и рассеяны по всей коре головного мозга.

Еще недавно считалось, что задние столбы спинного мозга и лемнисковая система являются единственными интрацентральными проводниками двигательного анализатора [6]. Однако нейрофизиологические и морфологические исследования последних лет внесли существенные изменения в это представление. Прежде всего показано, что помимо задних столбов в спинном мозгу существуют и другие пути, по которым нервные импульсы от мышечно-суставного аппарата могут достигать коры головного мозга. Электрофизиологическими исследованиями (Л. С. Гамбарян [4, 5]; Гарднер и Ноер [21]; Гарднер и Хаддед [23]; Гарднер и Морин [22]) показано, что импульсы от раздражаемых мышечных нервов конечностей достигают сенсомоторных отделов коры обоих полушарий и в том случае, когда перерезаны все отделы спинного мозга, кроме одного вентро-латерального. В работах Брудала и Каада [17], Тоуве и Джабора [49], а недавно и Бейтсела [13] представлены электрофизиологические доказательства о наличии в пирамидных трактах восходящих путей экстеро- и проприоцептивной сигнализаций, ранее установленных морфологически (Брудал и Вальберг [16]). Исследованиями ряда авторов, (Морин [38], Морин и Гарднер [40] Морин и Хаддед [39], Хаддед [26]; Морин, Линдер и Каталано [41]) показано, что дополнительные проприоцептивные пути проецируются также в среднем мозгу и в передней доле мозжечка. Иными словами, установлено, что помимо классического лемнискового пути в стволе мозга имеются и другие каналы передачи проприоцептивной сигнализации—через ретикулярную формацию ствола мозга и мозжечок.

Уже давно было известно, что по спино-мозжечковым путям Флегсига и Говерса, а также от ядер пучков Голля и Бурдаха мозжечок получает афферентную информацию от мышечно-суставного аппарата. Электрофизиологическими исследованиями (Доу [19], Эдриан [12], Доу и Моруцци [20], Снайдер [47]) установлено, что импульсы от опорно-двигательного аппарата не только достигают мозжечка, но и имеют здесь определенную локализацию. Раздражением различных отделов мотор-

ной зоны коры больших полушарий Эдриан обнаружил в мозжечке топографически очерченные проекции, соответствующие корковым представительствам лица, верхней и нижней конечностей. Эти проекционные зоны оказались совпадающими с теми, которые были получены при раздражении нервов конечностей. Макинтайр [37] пришел к заключению, что афферентные волокна от миотрубки интрафузального волокна проецируются в коре головного мозга, а от ядерной сумки—в мозжечке.

Приведенные данные убеждают в том, что мозжечок действительно является органом, в котором представлены афферентные пути мышечно-суставного аппарата. Благодаря наличию мозжечковой системы проприоцептивной сигнализации информация от мышечно-суставного аппарата достигает коры головного мозга через две проекционные системы: через ствол мозга и через мозжечок. Соуквист и Уайнстайн [46] показали, что перерезка у обезьян lemniscus medialis не вызывает длительной потери выработанных проприоцептивных навыков (различение тяжести). Первичная перерезка верхней ножки мозжечка также не вызывает серьезного изменения этого навыка. Однако комбинированное повреждение обеих проводящих систем приводит к стационарной утрате выработанного проприоцептивного навыка. Следовательно, пока существует одна из упомянутых проекционных систем (через ствол мозга или через мозжечок) кора головного мозга может обеспечивать осуществление проприоцептивного навыка. Перерыв обоих путей приводит к распаду сложившейся интеграции.

Данные лаборатории Ю. М. Конорского также подтверждают правильность этой точки зрения. В опытах С. Тарнецкого [48] показано, что билатеральное повреждение lemniscus medialis у кошек не препятствует осуществлению ранее выработанного инструментального условного рефлекса в форме почесывания уха задней ногой.

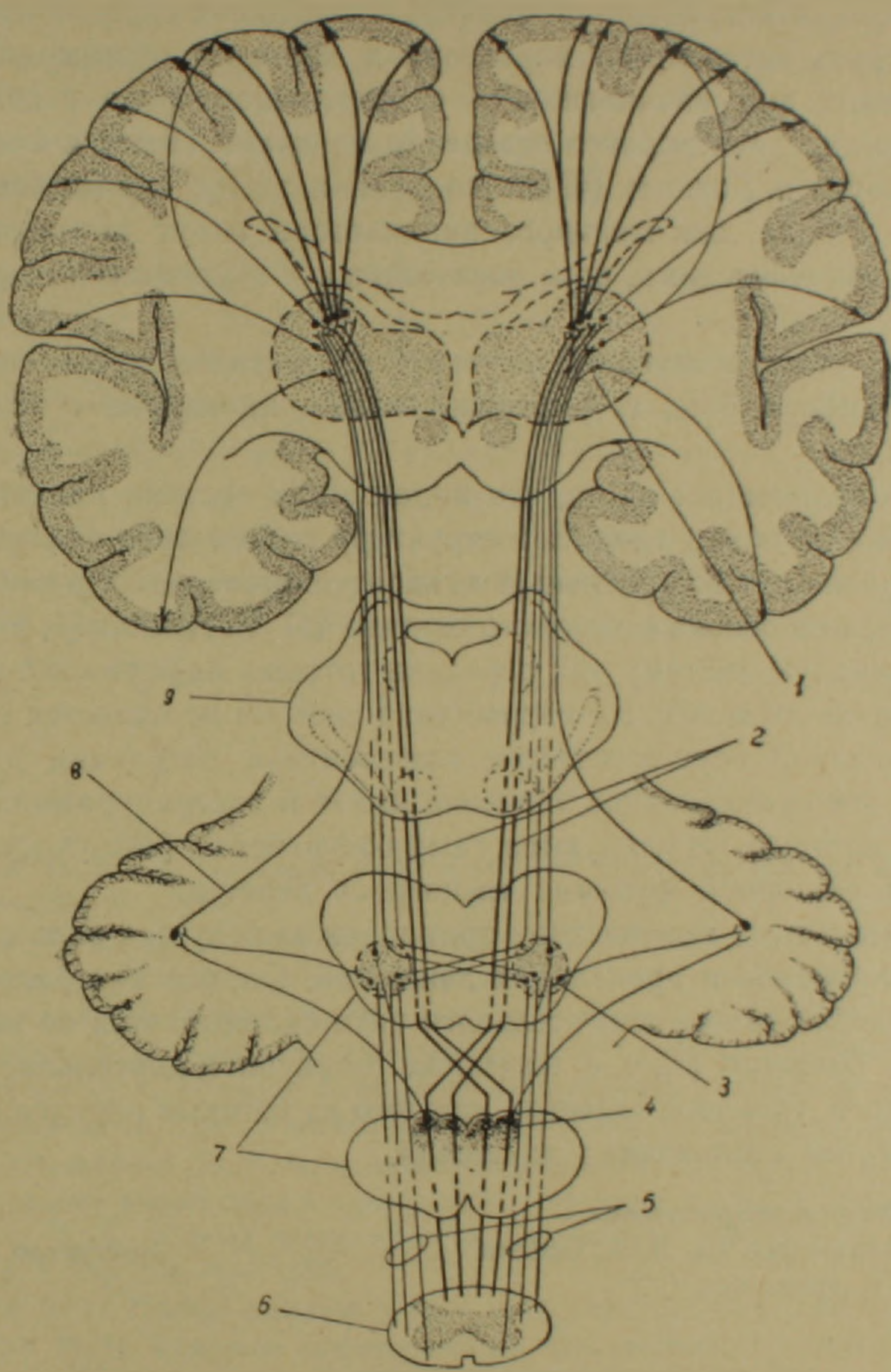
Результаты нейрофизиологических исследований позволяют заключить, что мозжечок является одним из существенных звеньев внешних и внутренних анализаторов и прежде всего двигательного анализатора [5], где осуществляется переработка и синтез поступающих информаций. Выпадение этого звена из морфофизиологической структуры центральной интеграции двигательного акта приводит к нарушению взаимодействия альфа и гамма-эффективных систем [24]. Вследствие этого децеребеллированные животные не могут нормально использовать свои «измерительные приборы» в веретенах.

Изменение нормальной функции этих приборов приводит к дисметрии, нарушению регуляции тонуса мышц и т. д.

На основании изложенных данных структура двигательного анализатора представляется в том виде, как она изображена на приведенной схеме. Из схемы видно, что в анатомическую структуру двигательного анализатора помимо задних столбов входят как дополнительные пути проприоцептивной сигнализации, представленные в боковых и передних столбах спинного мозга, так и мозжечок. Ретикулярная формация в

данной схеме является одним из передаточных пунктов проприоцептивной сигнализации [22, 38, 47].

Вопреки представлениям И. П. Павлова и его школы, некоторые авторы (Е. П. Кононова [6], Л. А. Кукуев [8]) в структуру двигательного



Схематическое изображение структуры двигательного анализатора. 1 — thalamus; 2 — lemniscus medialis; 3 — formatio reticularis; 4 — ядра задних столбов (nucleus funiculi gracilis et nucleus funiculi cuneati); 5 — проприоцептивные пути боковых и передних столбов; 6 — medulla spinalis; 7 — medulla oblongata; 8 — мозжечковый путь проприоцептивной сигнализации; 9 — mesencephalon (по Л. С. Гамбаряну [5]).

анализатора включают также пирамидную систему. С позиций учения И. П. Павлова об анализаторах такое понимание структуры двигательного анализатора следует признать неправильным. Пирамидную систему нельзя рассматривать как структурный элемент двигательного анали-

затора. Эта система является эффекторной, исполнительной, тогда как двигательный анализатор относится к сенсорной системе, которой принадлежит творческая роль в аналитико-синтетической деятельности мозга (И. П. Павлов [9]).

По определению Шеррингтона [45], пирамидная система представляет собой путь вставочного характера и является общим для многих рефлекторных дуг, начинающихся от различного рода рецепторов. С помощью микроэлектродного отведения показано (Бюзе и Имберт [18]; Паттон, Тоуве и Кеннеди [42]), что одни и те же пирамидные клетки коркового отдела двигательного анализатора могут активизироваться не только соматическими, но и оптическими и акустическими раздражениями.

В силу этого отмеченные клетки Беца названы «полисенсорными» (Бюзе и Имберт [18]), т. е. реагирующими на многие сенсорные модальности.

Все это указывает на то, что пирамидная система является обслуживающей и не может входить в структуру какого-либо анализатора.

Центральный интегративный аппарат двигательных реакций, складывающийся на основе сенсорного синтеза (П. К. Анохин [1, 2]), использует пирамидную систему для передачи готовых информаций моторным клеткам спинного мозга. Но пирамидная система не является единственной, по которой осуществляется эфферентная регуляция движений*. Наряду с ней существенное значение имеет и экстрапирамидная система, через которую регулируются гамма-эфференты [24], участвующие в регуляции сенсорной функции мышечных веретен.

Двигательному анализатору принадлежит ведущая роль в механизмах формирования и проявления движений. Однако центральная интеграция приобретенного двигательного акта складывается по полианализаторному принципу [5], т. е. на основе совокупной деятельности многих анализаторов, удельное значение каждого из которых определяется формой и стадией становления движения.

Лаборатория нейробионики
Института физиологии им. Л. А. Орбели
АН Армянской ССР

Поступило 20.II 1964 г.

Լ. Ս. ՂԱՄԲԱՐՅԱՆ

ԺԱՄԱՆԱԿԱԿԻՑ ՊԱՏԿԵՐԱՅՈՒՄՆԵՐԸ ՇԱՐԺԻՉ ԱՆԱԼԻԶԱՏՈՐԻ ԿԱՌՈՒՑՎԱԾՔԻ ՄԱՍԻՆ

Ամփոփում

Դեռևս վերջերս ընդունված էր, որ ողնուղեղի հետին սյուները և ժապավենային (լեմնիսկային) սիստեմը հանդիսանում են շարժողական անալիզա-

* Опыты показывают (Л. С. Гамбарян и А. А. Гарибян), что перерезка пирамид продолговатого мозга не препятствует выработке и осуществлению локальных электрооборонительных условных рефлексов у собак.

տորի միակ ինտրացենտրալ հաղորդիչները։ Սակայն վերջին տարիների նեյրոֆիզիոլոգիական և մորֆոլոգիական հետազոտություններն զգալի փոփոխություններ մտցրին այդ պատկերացումների մեջ։ Պարզված է, որ, բացի հետին սյուներից, ողնուղեղում գոյություն ունեն նաև այլ ուղիներ, որոնց միջոցով մկանահոդային ապարատից եկող նյարդային գրգիռները հասնում են գլխուղեղի առաջային և կողմնային սյուներին։ Առավել ևս որոշված է, որ, բացի կլասիկ ժապավենային (լեմնիսկային) ուղուց, ուղեղի բնում կան նաև պրոպրիոցեպտիվ ազդարարության (սիգնալիզացիայի) այլ կանալներ ռետիկուլյար ֆորմացիայի (ցանցավոր կազմություն) և ուղեղիկի միջոցով (տես սխեման)։

Ի տարբերություն Ի. Պ. Պավլովի և նրա դպրոցի պատկերացումների, ըստ որոշ հեղինակների (Ե. Պ. Կոնոնովա [6], Լ. Ա. Կուկուև [8]) շարժողական անալիզատորի կազմի մեջ է մտնում նաև պիրամիդային սիստեմը։ Ի. Պ. Պավլովի ուսմունքի տեսակետից շարժողական անալիզատորի կառուցվածքի այդպիսի հասկացողությունը պետք է, իհարկե, սխալ համարել։

Բրգային սիստեմը չի կարելի դիտել որպես շարժողական անալիզատորի կառուցվածքային մի էլեմենտ։ Այդ սիստեմը էֆեկտային, կատարողական է, իսկ շարժողական անալիզատորը պատկանում է զգայարանային սիստեմին և ստեղծագործական դեր է խաղում ուղեղի անալիտիկ-սինթետիկ գործունեության մեջ։

ЛИТЕРАТУРА

1. Анохин П. К. Сб. Проблемы высшей нервной деятельности. Изд. АМН СССР, стр. 9—120, М., 1949.
2. Анохин П. К. Сб. Высшая нервная деятельность. Совместная павловская конференция Нью-Йоркской академии наук и АМН СССР, стр. 86—121, Медгиз, 1963.
3. Бехтерев В. М. Основы учения о функциях мозга. Вып. III, СПб., 1905.
4. Гамбарян Л. С. Физиологический журнал СССР, т. 46, 9, стр. 1098—1104, 1960.
5. Гамбарян Л. С. Вопросы физиологии двигательного анализатора. М., 1962.
6. Кононова Е. П. В кн.: Руководство по неврологии. т. I, кн. 2, стр. 175, М., 1957.
7. Красногорский Н. И. О процессе задерживания и о локализации кожного и двигательного анализатора в коре больших полушарий у собаки. Дисс. СПб., 1911.
8. Кукуев Л. А. Журнал невропатологии и психиатрии имени С. С. Корсакова, т. 55, в. 2, стр. 890—895, 1955.
9. Павлов И. П. Полное собрание трудов, т. III, Изд. АН СССР, М.—Л., 1949.
10. Сеченов И. М. Рефлексы головного мозга. Мед. вестник, 47, 1863.
11. Сеченов И. М. Элементы мысли. СПб., 1878. Избранные труды, стр. 167, М., 1935.
12. Adrian E. D. Brain, vol. 66, part 4, pp. 289—315, 1943.
13. Batsel H. L. Experimental Neurology. Vol. 7. pp. 394—403, 1963.
14. Bell Ch. Philos. Trans. Pt. 2, pp. 163—173, 1826.
15. Bernard C. Лекции физиологии и патологии нервной системы, т. 1, СПб., 1866.
16. Brodal A. a. Walberg F. Arch. Neurol. Psychiat. Chicago, Vol. 68, 6. pp. 755—775, 1952.
17. Brodal A. a. Kaada B. R. J. Neurophysiol. Vol. 16, pp. 567—586, 1953.
18. Buser P. a. Imbert M. Sensory Communication. Published jointly by the M. I. T. Press, Massachusetts Institute of Technology, and John Wiley a. Sons, Jnc. New York a. London, pp. 607—626, 1961.
19. Dow R. S. J. Neurophysiol., vol. 5, pp. 543—555, 1942.

20. Dow R. S. a. Moruzzi G. The physiology and pathology of the cerebellum. Minneapolis, 1958.
21. Gardner E. a. Noer R. Am. J. Physiol., vol. 168, 2, pp. 437—441, 1952.
22. Gardner E. a. Morin F. Am. J. Physiol., vol 174, 1, pp. 149—154, 1953.
23. Gardner E. a. Hadded B. Am. J. Physiol., vol. 172, 2, pp. 475—482, 1953.
24. Granit R. Электрофизиологическое исследование рецепции. М., 1957.
25. Golgi C. Opera Omnia. Ulrico Hoepli, Milano, 2d ed., vol. 1, pp. 171—198, 1903.
26. Hadded B. Am. J. Physiol, vol. 172, 2, pp. 511—514, 1953.
27. Hassall A. H. Цит. по Granit, 1957.
28. Hunt C. C. J. Physiol., vol. 115, pp. 456—469, 1951.
29. Hunt C. C. Physiol., vol. 117, pp. 359—379, 1952.
30. Hunt C. C. Proc. XIX Int. Physiol. Congr,, Montreal, pp. 485—486, 1953.
31. Hunt C. C. a. Kuffler S. W. J. Physiol., vol. 113, pp. 298—315, 1951.
32. Kühne W. Virchows Arch., Bd. 27, S. 528—538, 1863.
33. Leksell L. Acta physiol., Scand., vol. 10, Suppl. 31, 1945.
34. Matthews B. H. C. J. Physiol., vol. 67, pp. 169—170, 1929.
35. Matthews B. H C. J. Physiol., vol. 71, pp. 64—110, 1931.
36. Matthews B. H. C. J. Physiol., vol. 72, pp 153—174, 1931.
37. McIntyre A. K. Proc. Univ. Otago Med. Sch., vol. 31, pp. 5—6, 1953.
38. Morin F. Am. J. Physiol., Vol. 172, 2, pp. 483—496, 1953.
39. Morin F. a. Hadded B. E. Am. J. Physiol., vol. 172, 2, pp. 497—510. 1953.
40. Morin F. a. Gardner E. Am. J. Physiol., vol. 174, 1, pp. 155—161, 1953.
41. Morin F., Lindner D. a Catalano J. Am. J. Physiol., Vol. 188, 2, pp. 257—262, 1957.
42 Patton H. D., Towe A. L. and Kennedy T. T. J. Neurophysiol. Vol. 25 pp. 501—514, 1962.
43. Ruffini A. Brain, vol 20, pp. 368—374, 1897.
44. Sherrington Ch. S. J. Physiol., vol. 17, pp. 211—258, 1894.
45. Sherrington Ch. S. The integrative action of the nervous system. Silliman Memorial Lectures. Yale Univ. Press, New Haven, Constable, London, 1906.
46. Slöquist O. a. Weinstein E. A. J. Neurophysiol., vol 5, № 1, pp. 69—74, 1942.
47. Snider R. S. Arch. Neurol. Psychiat., vol. 64. 2, pp. 196—219, 1950.
48. Tarnecki R. Acta Biologiae Experimentalis. vol. 22, 3, pp. 147—156, 1962.
49. Towe A. L. a. Jabbur S. J. Science, vol. 129, 3364, pp. 1676—1678, 1959.