

Л. С. ГАМБАРЯН, Д. А. САРКИСЯН

СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О СТРОЕНИИ И ФУНКЦИЯХ МЫШЕЧНЫХ ВЕРЕТЕН

Одним из необходимых условий нормальной мышечной деятельности является получение информации о степени сокращения или растяжения каждой из мышц и о положении тела в пространстве. Эта информация поступает в центральную нервную систему по многим анализаторам: двигательному, кожному, зрительному и вестибулярному. Роль и удельное значение каждого из них в полианализаторном механизме [1, 14] управления движением определяется моторной дифференцированностью и сложностью двигательного акта. Особо важное значение в управлении движением приобретает афферентная сигнализация от мышечно-суставного аппарата. Об этом говорит и тот факт, что 30—50% волокон в любом нерве, подходящем к мышце, являются афферентными, несущими импульсацию от рецепторов мышц и суставов в центральную нервную систему.

В скелетных мышцах различают несколько типов рецепторов: мышечные веретена, сухожильные рецепторы Гольджи и рецепторы давления (паччиниевы тельца). Эти специализированные окончания и составляют рецепторный аппарат двигательного анализатора.

Ниже мы рассмотрим современные представления о структуре и функциях мышечных веретен.

Структура мышечных веретен

Мышечное веретено представляет собой пучок из нескольких интрафузальных волокон, заключенных внутри соединительнотканной капсулы [2, 4, 9, 12, 17]. Каждое интрафузальное волокно состоит из двух поперечнополосатых (сократимых) частей, разделенных несократимой экваториальной частью. Мышечное веретено содержит два типа интрафузальных волокон, отличающихся друг от друга рядом свойств: размерами, распределением ядер в экваториальной части, иннервацией и т. д. Один тип интрафузальных волокон с плотной упаковкой ядер в экваториальной части (ядерной сумкой) называют ядерно-сумковыми волокнами (nuclear bag fibres). Длина их в мышцах кошек равна 7—8 мм, диаметр экваториальной части—25 м. Второй тип интрафузальных волокон с расположением ядер в цепочку вдоль длины волокна называют ядерно-цепочечными волокнами (nuclear chain fibres). Их размеры вдвое меньше размеров ядерно-сумковых волокон: длина 4 мм, диаметр 12 м, поэтому иногда ядерно-сумковые и ядерно-цепочечные волокна на-

зывают соответственно большими и малыми интрафузальными волокнами.

Иннервация мышечных веретен

1. Афферентная иннервация. Чувствительный аппарат мышечных веретен состоит из двух систем: первичного, или аннулоспирального окончания, и вторичного, или гроздевидного окончания (рис. 1).

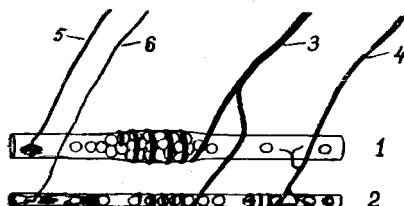


Рис. 1. Упрощенная схема центральной области мышечного веретена. 1—ядерно-сумковое волокно, 2—ядерно-цепочечное волокно, 3—афферент группы Ia, 4—афферент группы II, 5—гамма₁-волокно, 6—гамма₂-волокно (по Бойду).

От мышечного веретена отходит толстое афферентное волокно, которое является концевой частью афферента группы I а. Терминали этого афферентного волокна в виде спиралей окружают экваториальную область. Афферентные нервные волокна первичных окончаний являются наиболее крупными из всех известных в организме млекопитающих; в нерве их диаметр достигает 20 μ , скорость проведения—более 72 м/сек.

С мышечными веретенами связаны также тонкие афферентные волокна, которые являются концевой частью афферента группы II. Терминали афферента группы II образуют вторичное окончание на ядерно-цепочечных волокнах. Вторичное окончание расположено рядом с первичным; иногда ответвление афферента группы II образует вторичное окончание на ядерно-сумковых волокнах. Число афферентов группы II, входящих в одно веретено, варьирует от 0 до 5; веретена, не имеющие вторичных окончаний, называют простыми, а веретена, содержащие и первичное и вторичное окончания,— сложными.

Мышечные веретена расположены параллельно основным мышечным волокнам. При активном сокращении мышцы веретена расслабляются (из-за несократимой экваториальной части), при расслаблении ранее сокращенной мышцы или при ее растяжении они растягиваются.

Возникновение импульсации в афферентах веретена в ответ на растяжение мышцы, в которой расположено веретено, происходит, по-видимому, в следующей последовательности: растяжение мышцы — растяжение мышечного веретена — растяжение экваториальной части веретена, на которой расположены чувствительные окончания,— деформация чувствительных окончаний — деполяризация чувствительных терминалей—возникновение потенциала действия—импульсация в афферентах [17].

Ответ мышечного веретена на растяжение состоит из двух компонентов: динамического и статического (рис. 2). Динамический компонент возникает в фазе растяжения мышцы и зависит от скорости удлинения ее. Статический компонент определяется поддерживаемой длиной мышцы [12, 17].

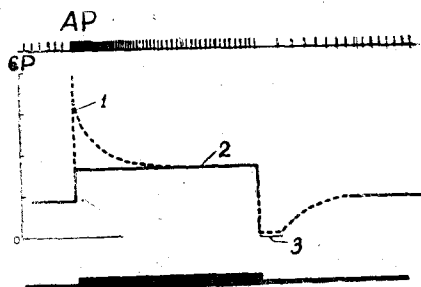


Рис. 2. Схематическое изображение ответа первичного окончания мышечного веретена на внезапное, поддерживаемое растяжение. 1—динамический компонент ответа (пунктирная линия), 2—статический компонент ответа (сплошная линия), 3—пауза после растяжения.

АР—афферентный разряд, СР—скорость разряда [12].

Наличие двух компонентов в ответе мышечного веретена можно объяснить структурой интрафузальных волокон. Как было отмечено выше, интрафузальное волокно состоит из экваториальной части и двух полярных сократимых частей. В экваториальной части, особенно ядерно-сумковых волокон, где расположены ядра, значительно меньше миофибрилл, чем в полярных частях; следовательно, они обладают соответственно разными вязкостно-эластичными свойствами. Полярные части имеют большую вязкость, чем экваториальная часть. Если это так, то под действием растяжения в первую очередь должна удлиниться экваториальная часть, которая затем частично укорачивается из-за преодоления вязкостной сопротивляемости полярных частей. По-видимому, динамический компонент ответа соответствует процессу удлинения экваториальной части, а статический компонент—установившемуся состоянию.

Ответы первичного и вторичного окончаний на растяжение мышцы различны. Первичное окончание имеет более высокую динамическую чувствительность, чем вторичное. Частота разряда к концу процесса удлинения мышцы у первичного окончания значительно выше частоты статического компонента. У вторичного окончания это превышение частоты выражено слабее, а может и вообще отсутствовать.

На рис. 3 показаны ответы первичного и вторичного окончаний на различные стимулы. Различие в поведении первичного и вторичного окончаний можно объяснить их расположением на интрафузальных волокнах. Большой динамический ответ первичного окончания вызван его расположением на менее вязкой экваториальной области интрафузальных волокон. Малый динамический ответ вторичного окончания вызван его расположением в более вязкой части интрафузальных волокон [12, 17].

Сразу после прекращения растяжения мышцы частота импульсации в афферентах падает, особенно в течение первых 0,5 сек, и в дальнейшем при фиксированной длине мышцы уменьшается очень медленно. Полная адаптация до частоты, соответствующей данной длине мышцы, требует $\cong 30$ сек. Время полной адаптации зависит от величины предварительного растяжения мышцы.

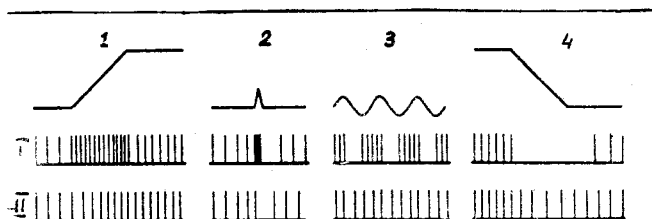


Рис. 3. Сравнение ответов первичного и вторичного окончаний мышечного веретена на различные стимулы: 1—ответы первичного окончания, II—ответы вторичного окончания. Стимулы: 1—линейное растяжение, 2—удар, 3—синусоидальное растяжение, 4—расслабление [16].

Мюттюз [10, 17] ввел понятие «динамического индекса», определяемого как разность между частотой разряда в конце динамической фазы растяжения и частотой разряда через 0,5 сек. после прекращения растяжения. Динамический индекс первичного окончания значительно выше динамического индекса вторичного окончания.

В статическом состоянии различие в поведении первичного и вторичного окончаний выражено слабее. Статический компонент ответа, измеряемый обычно частотой импульсации через 0,5 сек после прекращения изменения длины мышцы, длится десятки секунд. Частота его тем выше, чем больше растянута мышца [2, 11, 17].

Таким образом, первичное окончание сигнализирует как о скорости изменения длины мышцы (динамический компонент ответа), так и о длине ее (статический компонент ответа); вторичное окончание сигнализирует главным образом о длине мышцы (статический компонент ответа). Следовательно, мышечные веретена можно рассматривать как рецепторы длины.

Сигналы от мышечных веретен поступают в центральную нервную систему по афферентам группы Ia и группы II (классификация по Ллойд и Чанг). Афференты группы Ia (от первичного окончания, расположенного на ядерно-сумковых и ядерно-цепочечных волокнах) оказывают моносинаптическое облегчающее влияние на мотонейроны своей мышцы, в меньшей степени—на мотонейроны мышц-синергистов и дисинаптическое тормозное влияние на мотонейроны антагонистов. Афференты группы II (от вторичного окончания, расположенного на ядерно-цепочечных волокнах) оказывают полисинаптическое облегчающее влияние на мотонейроны сгибателей, почти независимо от того, в какой мышце они расположены. На мотонейроны разгибателей афференты группы II оказывают тормозное действие [3].

2. Эфферентная иннервация. Сократимые участки интрафузальных

волокон иннервированы тонкими волокнами, которые являются аксонами гамма-мотонейронов, расположенных в спинном мозге между альфа-мотонейронами (рис. 4). Аксоны гамма-мотонейронов тоньше аксонов альфа-мотонейронов, и скорость проведения по ним соответственно ниже.

Как было отмечено выше, импульсация в мышечных веретенах возникает при расслаблении ранее сокращенной мышцы или ее растяжении; при сокращении мышцы веретена «разгружаются» (их натяжение ослабевает) и частота импульсации в афферентах снижается. Это уменьшение частоты импульсации в афферентах веретена при мышечном сокращении называют паузой. Однако, если в условиях сокращения мыш-

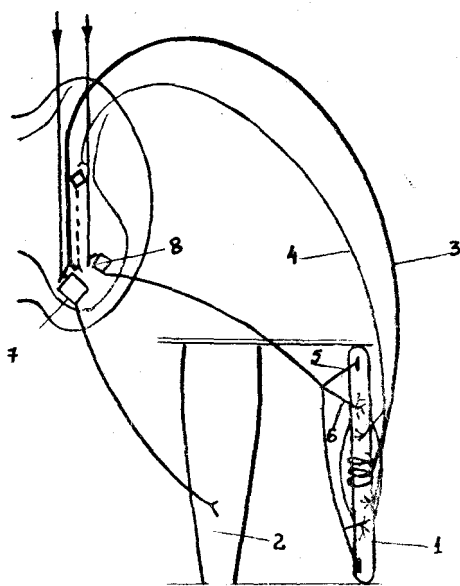


Рис. 4. Положение мышечного веретена относительно основной мышцы. 1 — мышечное веретено, 2 — основная мышца, 3 — афферент группы Ia, 4 — афферент группы II, 5 — „gamma-plate fibres“, 6 — „gamma-trail fibres“, 8 — альфа-мотонейрон, 8 — гамма-мотонейрон.

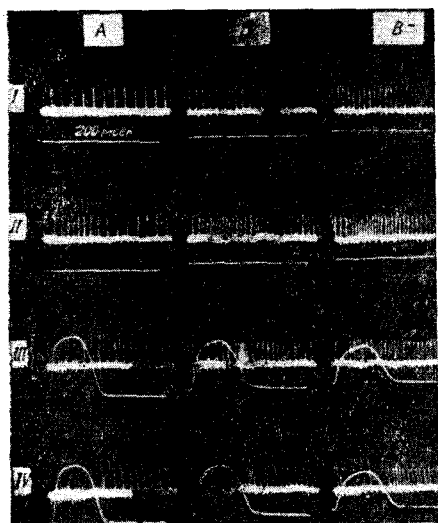


Рис. 5. Импульсация мышечного веретена при различной степени растяжения мышцы. I — фондовый разряд; II — раздражение изолированного гамма-волокна; влияние на разряд в афферентном волокне повышается с ростом мышечного напряжения, мышечного сокращения не было; IV — такое же раздражение части переднего корешка, не содержащей гамма-волокон; разряд прекращается во время сокращения — пауза; III — одновременное раздражение гамма-волокна, как в II, и толстых альфа-волокон, как в IV; раздражение гамма-волокна вызывает заполнение паузы [2].

цы вызвать спазм интрафузальных волокон и тем самым создать условия для натяжения экваториальной части веретена, то в афферентах веретена вновь появится импульсация. Лексел [16] показал, что спазм интрафузальных волокон вызывается активацией гамма-эфферентов, и это приводит к заполнению паузы (рис. 5).

Морфологические исследования Бойда [7, 9] привели его к заклю-

чению, что существует два типа гамма-волокон—гамма₁ и гамма₂, отличающиеся друг от друга рядом свойств. Гамма₁-волокна образуют дискретные концевые пластины—«end plates»—на ядерно-сумковых волокнах; гамма₂-волокна образуют сеть диффузных окончаний—«network»—на ядерно-цепочечных волокнах.

Однако исследования Баркера показали, что гамма₁- и гамма₂-волокна являются разветвлениями одного и того же нервного волокна, причем оба типа гамма-волокон оканчиваются как на ядерно-сумковых, так и на ядерно-цепочечных волокнах. Баркер так же обнаружил два типа окончаний гамма-волокон, которые он назвал пластинчатыми—«plate endings» и стелющимися—«trail endings» [4, 5, 6, 7].

В связи с изложенным, на Первом Нобелевском симпозиуме «Мышечные афференты и моторный контроль», состоявшемся в 1965 г., было принято гамма-волокна, иннервирующие мышечное веретено, именовать «gamma-plate fibres» и «gamma-trail fibres» в зависимости от вида их окончаний. Однако вопрос об их распределении на интрафузальных волокнах остается пока спорным [6, 7].

Помимо гамма-волокон, в иннервации мышечных веретен (по крайней мере, некоторых) принимают участие бета-волокна, представляющие собой коллатерали аксонов альфа-мотонейронов. Эти волокна образуют на интрафузальном волокне пластинчатые окончания (скорость проведения по бета-волокнам выше, чем по гамма-волокнам) [7, 8].

Мотонейроны (и гамма, и альфа), принимающие участие в иннервации веретен, называют фузимоторными. Влияние фузимоторных волокон на ответ веретена различно. Мэттьюс [10, 17] классифицирует гамма-волокна как динамические, увеличивающие динамическую чувствительность веретен, и статические, которые значительно увеличивают ответ первичного окончания при постоянной длине мышцы. Возбуждение динамического волокна увеличивает вязкость интрафузального волокна, статическое волокно не изменяет его вязкости.

По данным Бессу и Лапорта [8], стимуляция динамических фузимоторных волокон вызывает локальный, нераспространяющийся ответ вблизи экваториальной области веретена. Возбуждение статических волокон вызывает спайковый, распространяющийся потенциал действия, направленный к концам полярных частей веретена. На рис. 6 показано распределение эфферентных волокон в мышечном веретене. Было сделано предположение, что «gamma-plate fibres» соответствуют статическим волокнам, а «gamma-trail fibres»—динамическим волокнам [7].

Структура типичного мышечного веретена кошки по Бойду [9, 17] такова: мышечное веретено содержит два ядерно-сумковых волокна, имеющих диаметр 26 μ и длину 7,5 мм, и четыре ядерно-цепочечных волокна, имеющих диаметр 12 μ и длину 4 мм. Первичное окончание в виде спирали охватывает центральные 300 μ всех шести интрафузальных волокон. Вторичное окончание расположено в основном на ядерно-цепочечных волокнах, но посылает несколько ответвлений на ядерно-сумковые волокна. Вторичное окончание занимает около 400 μ непосредствен-

но рядом с первичным окончанием. Эфферентные «gamma-plate fibres» оканчиваются в виде 8 дискретных пластин на полярных частях ядерно-сумковых волокон, по 2 на полярную область каждого ядерно-сумкового волокна; «gamma-trail fibres» в виде 24 диффузных окончаний расположены на ядерно-цепочечных волокнах, по 6 окончаний на каждом ядерно-цепочечном волокне. Диффузные окончания покрывают центральные части каждого ядерно-цепочечного волокна, кроме области, где расположены чувствительные окончания.

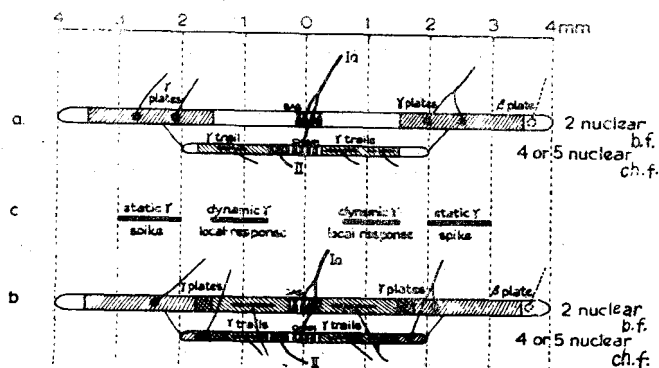


Рис. 6. Схема эфферентной иннервации мышечного веретена. а.— Расположение «gamma-plate» и «gamma-trail» окончаний, по Бойду. б.— по Баркеру. в.— Области, в которых Лапорт регистрировал локальные ответы при стимуляции динамических гамма-волокон, и спайковые ответы при стимуляции статических гамма-волокон [7].

Области центральной нервной системы, стимуляция которых влияет на гамма-мотонейроны, включают ретикулярную формацию, двигательную область коры, пирамидный тракт, базальные ганглии, таламус, красные ядра, мозжечок, миндалины и гипоталамус [17].

Некоторые представления о функциях мышечных веретен

Мышечные веретена относятся к числу медленно адаптирующихся рецепторов: длительное постоянное раздражение очень незначительно снижает со временем их импульсацию [2]. Благодаря этой особенности мышечные веретена способны непрерывно информировать центральную нервную систему о состоянии мышц. Шеррингтон называл мышечные веретена «регистраторами длины». Частота разряда первичного окончания приблизительно пропорциональна длине интрафузального волокна [2, 11].

При постоянном мышечном напряжении афферентный разряд, возникающий в веретене, возрастает с повышением степени возбуждения в гамма-системе. Мышечное веретено в состоянии отвечать на активацию гамма-системы импульсацией частотой до 300—400 имп/сек. Ответ первичного окончания на гамма-стимуляцию достаточно мощный для воздействия на альфа-мотонейрон, несмотря на тормозящее влияние на альфа-мотонейрон со стороны вторичного окончания и рецептора Гольджи. Это говорит о том, что гамма-система является очень мощным инструментом моторного контроля [15].

В опытах Элдреда, Гранита и Мертонa [11] почти всегда первой включалась гамма-система (гамма-мотонейроны имеют более низкий порог возбуждения, чем альфа-мотонейроны), затем следовало облегчающее влияние на соответствующие альфа-мотонейроны со стороны афферентов группы Ia, а непосредственная активация альфа-мотонейронов наблюдалась вслед за гамма-активностью или одновременно с ней. Таким образом, гамма-система не только обеспечивает более совершенную работу мышечного веретена, но и используется в качестве «запального механизма» для начала движения [2].

Прямая активация альфа-системы, по-видимому, используется при совершении внезапных и быстрых движений, причем в таких случаях при повышении быстродействия уменьшается точность управления, которая обеспечивается более медленной гамма-системой.

Мышечные веретена играют важную роль в регуляции тонуса мышечной системы [2, 17]. Сократимые участки веретен постоянно находятся в состоянии некоторого тонуса, так как по гамма-эфферентам к ним непрерывно поступают импульсы из центральной нервной системы. Это влечет за собой афферентную импульсацию от первичных окончаний веретен, которая в свою очередь тонизирует альфа-мотонейроны, что является одной из причин мышечного тонуса. Мышечные веретена можно рассматривать как часть системы, посредством которой управляемая мышца стремится сохранить свою длину постоянной несмотря на действие внешних сил [11, 13, 17]. Работу этой системы можно представить следующим образом: напряжение на мышце—растяжение мышцы—растяжение мышечного веретена—возбуждение первичного окончания—моносинаптическое возбуждение альфа—мотонейрона—сокращение мышцы—напряжение в мышце.

Кроме того, мышечные веретена образуют часть «следящей системы управления по длине follow-up length servo, посредством которой длина мышцы может рефлекторно устанавливаться на любую желаемую величину. Это предположение было высказано Мертоном в 1951 г. Фузимоторные сигналы вызывают сокращение полярных частей веретена на определенную требуемую величину, что приводит к увеличению разряда первичного окончания. Это рефлекторно вызывает сокращение мышцы, продолжающееся до тех пор, пока частота разряда первичного окончания будет приведена к своему прежнему значению.

Последние опыты Р. Гранита и его коллег [15], исследовавших влияние частоты разряда первичного окончания веретена на альфа-мотонейрон, в значительной степени подтверждают гипотезу Мертонa.

1. Ս. ՂԱՄԲԱՐՅԱՆ, 2. Ա. ՍԱՐԳՍՅԱՆ

ԺԱՄԱՆԱԿԱԿԻՑ ՊԱՏԿԵՐԱՑՈՒՄՆԵՐ ՄԿԱՆԱՅԻՆ ԻՐԻԿԻ ԿԱՌՈՒՅՎԱԾՔԻ
ԵՎ ՖՈՒՆԿՑԻԱՆԵՐԻ ՄԱՍԻՆ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Հոդվածում դիտարկվում են մկանային իրիկի կառուցվածքը, աֆերենտ և էֆերենտ նյարդավորումը, հատկապես դամա համակարգի ազդեցությունը մկանային իրիկի վրա: Դիտարկվում են մկանային իրիկի ֆունկցիաները, ենթադրվում է, որ մկանային իրիկը մասնակցում է մկանային տոնուսի կարգավորմանը, և, բացի այդ, մկանային իրիկի միջոցով կարգավորվում է մկանի երկարությունը:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Гамбарян Л. С. Вопросы физиологии двигательного анализатора.
2. Гранит Р. Электрофизиологическое исследование рецепции. М., ИЛ., 1957.
3. Экклс Дж. Физиология нервных клеток. М., ИЛ., 1959.
4. Barker D. In Symp. on Muscle Receptors, ed. Barker D., pp. 237—240, 1962.
5. Barker D. and Cope. In Symp. on Muscle Receptors, ed. Barker D., pp. 263—269, 1962.
6. Barker D. In Nobel Symp. I, Muscular Afferents and Motor Control, ed. Granit R., pp. 51—58, 1966.
7. Barker D and Boyd I. A. In Nobel Symp. I, Muscular Afferents and Motor Control, ed. Granit R., pp. 115—119, 1966.
8. Bessou P. and Laporte Y. In Nobel Symp. I, Muscular Afferents and Motor Control, ed. Granit, 1966.
9. Boyd I. A. In Symp. on Muscle Receptors, ed. Barker D., pp. 185—190, 1962.
10. Brown M. C. and Matthews P. B. C. In Control and Innervation of Skeletal Muscle, ed. Andrew, pp. 18—31, 1966.
11. Eldred E., Granit R. and Merton P. A. J. Physiol. (Lond.); 122, pp. 458—523, 1953.
12. Eldred E. Amer. Jour. of Physical Medicine, v. 46, 1, pp. 69—87, 1967.
13. Eldred E. Amer. Jour. of Physical Medicine, v. 46, 1, pp. 129—140, 1967.
14. Gambarjan L. S. Acta biol. med. germ. Band 20, Seite 457—472 (1968).
15. Granit R. Proceedings of the Royal Society of Medicine, v. 61, 1, pp. 69—78, 1968.
16. Leksell L. Acta Physiol. Scand, vol. 10, Suppl. 31, 1945.
17. Matthews P. B. C. Muscle spindles and their motor control. Physiol. Rev., 44 219—288, 1964.