

Д. А. САРКИСЯН, Л. С. ГАМБАРЯН

МЫШЕЧНОЕ ВЕРЕТЕНО КАК ЭЛЕМЕНТ СИСТЕМЫ УПРАВЛЕНИЯ МОТОРИКОЙ

В предыдущей статье [1] были рассмотрены современные представления о строении и функциях мышечных веретен. Данные, изложенные в ней, позволили высказать предположение о роли мышечных веретен в регуляции нервно-мышечной системы.

Мышечное веретено [1, 4, 9, 14] представляет собой пучок из нескольких интрафузальных волокон с сократимыми полярными частями и несократимой экваториальной частью. Различают два типа интрафузальных волокон: ядерно-сумковые, с плотной упаковкой ядер в экваториальной части и ядерно-цепочечные, с ядрами, расположенными в цепочку вдоль волокна. На экваториальной части мышечного веретена расположено два типа чувствительных окончаний: аннуло-спиральные окончания, которые являются концевой частью афферентов группы Ia и охватывают ядерно-сумковые и ядерно-цепочечные волокна; гроздевидные окончания, являющиеся концевой частью афферента группы II и охватывают в основном ядерно-цепочечные волокна. Сигналы афферентов группы Ia оказывают облегчающее влияние на альфа-мотонейроны собственной мышцы, образуя быстродействующую моносинаптическую рефлекторную дугу. Сигналы афферентов группы II распространяются более медленно и участвуют в организации полисинаптических связей.

Мышечные веретена расположены параллельно основным экстрафузальным мышечным волокнам, и, следовательно, растягиваются при растяжении мышцы. Это вызывает механическую деформацию чувствительных окончаний, приводящую к генерации импульсов, частота которых прямо пропорциональна приложенному усилению. Сокращение мышцы приводит к уменьшению натяжения мышечных веретен, в результате чего уменьшается частота импульсации в афферентах веретен.

Частоту импульсации в афферентах веретена можно изменять и независимо от работы мышцы, с помощью гамма-эфферентной иннервации, вызывающей сокращение полярных частей веретена. Гамма-эфференты образуют два типа окончаний на интрафузальных волокнах: стеблиющиеся — trail endings и пластинчатые — plate endings [9, 14].

Сравнение некоторых данных относительно окончаний гамма-волокон позволяет высказать предположение об их роли в работе мышечного веретена.

Trail endings расположены рядом с экваториальной частью веретена и занимают примерно в 20 раз больше места, чем plate endings, направленные в основном к концам полярных частей. Лапорт и Бессу [14] регистрировали нераспространяющийся, локальный ответ при возбуждении trail endings, в то время как возбуждение plate endings вызывало спайковый, распространяющийся ответ, направленный к концам полярных частей веретена.

Исследования Меттьюса [15], проведенные на лягушках, демонстрируют, что их экстрафузальные волокна делятся на два типа: фазные (быстрые) и тонические (медленные) мышечные волокна. На фазных волокнах толстые, быстропроводящие аксоны образуют локализованные концевые пластинки, а на тонических волокнах тонкие, медленнопроводящие аксоны образуют терминали стелющегося типа. Одиночный импульс в толстом аксоне вызывает распространяющийся потенциал действия в снабжаемых им мышечных волокнах. Тонкие аксоны вызывают локальную деполяризацию тонических волокон.

Исследования Жукова и др. [6, 7] также показали, что электрическая реакция тонических волокон на нервные импульсы представляет собой локальную волну деполяризации в отличие от распространяющегося потенциала действия, характерного для фазных волокон. В тоническом волокне «рецептивная субстанция» — особая зона волокна, способная возбуждаться и сокращаться под влиянием ацетилхолина — распространена по всей поверхности волокна. В фазном же волокне эта зона ограничена областью нервно-мышечного синапса.

Учитывая упомянутое выше, можно предположить, что иннервация, распределенная по поверхности волокна, а также нераспространяющийся, локальный ответ, амплитуда которого регулируется частотой последовательных нервных импульсов, характерны для тонической активности мышечных волокон, в то время как локализованная пластинчатая иннервация и спайковый, распространяющийся потенциал действия присущи фазной активности мышечных волокон.

Гранит и др. [4, 8] показали, что гамма-регуляция осуществляется покровкой среднего мозга по двум путям: быстропроводящему и медленнопроводящему. В первом случае гамма-разряды вызываются в ответ на раздражение одиночным ударом тока; предполагается, что этот путь обеспечивает взаимодействие гамма-эфферентов с веретенами во время быстрых движений. Медленнопроводящий путь отвечает только на прерывистое раздражение ствола мозга, причем его ответ носит характер реакции вовлечения, предполагается, что он обеспечивает регуляцию общих тонических реакций.

Следовательно, можно полагать, что одной из функций trail endings является проведение импульсов, поступающих из центральной нервной системы по медленнопроводящему пути, обеспечивающему регуляцию тонических реакций веретена, тогда как одна из функций plate endings заключается в проведении импульсов, поступающих по быстропроводящему пути и принимающих участие в осуществлении произвольных

движений. Следует, однако, указать на существующие разногласия относительно эфферентной иннервации мышечных веретен [13]. Исследования Бойда [10] показали, что существует два типа гамма-волокон, γ_1 и γ_2 . γ_1 —волокна, оканчиваются на ядерно-сумковых волокнах и образуют *plate endings*; а γ_2 —волокна, оканчиваются на ядерно-цепочечных волокнах и образуют *trail endings* (рис. 1А).

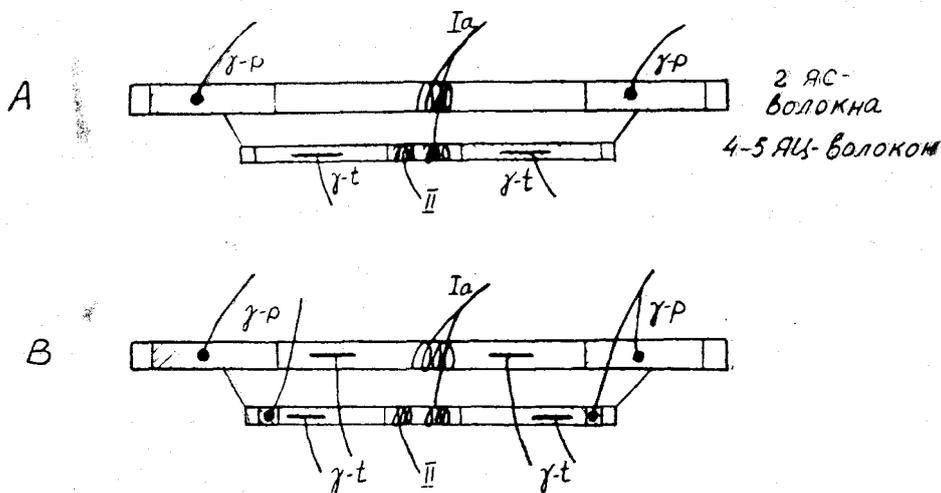


Рис. 1. Схема эфферентной иннервации мышечного веретена. А — расположение гамма-окончаний по Бойду, В — по Баркеру. ЯС — ядерно-сумковое волокно; ЯЦ — ядерно-цепочечное волокно. γ -P — *gamma-plate endings*, γ -t — *gamma-trail endings*.

Баркер [9] же считает, что гамма-волокна представляют собой разветвления аксона одного и того же гамма-мотонейрона, причем они образуют оба типа окончаний как на ядерно-сумковых, так и на ядерно-цепочечных волокнах.

Следовательно, импульсы, идущие из центральной нервной системы на гамма-мотонейрон, поступают затем и на *plate endings*, и на *trail endings* (рис. 1В).

При рассмотрении схемы Бойда возникает вопрос, к каким мотонейронам следует отнести γ_1 - и γ_2 -волокна. Но в то же время предложенная Бойдом классификация интрафузальных волокон, в которой ядерно-цепочечные волокна рассматриваются как тонические, а ядерно-сумковые — как фазовые, возможно, служит подтверждением высказанной нами гипотезы о функциях окончаний гамма-волокон. По-видимому, импульсы, поступающие из центральной нервной системы по медленнопроводящему пути, через *trail endings* осуществляют регуляцию тонических реакций ядерно-цепочечных волокон, которые Бойд [10] классифицирует как тонические волокна, а импульсы, поступающие по быстропроводящему пути через *plate endings* вызывают фазовую активацию ядерно-сумковых волокон, которые Бойд классифицирует как фазовые.

В отношении схемы Баркера возникает вопрос о сосуществовании различных видов моторных окончаний на одном и том же мышечном волокне. Однако, как было отмечено выше, возбуждение trail endings вызывает локальный, нераспространяющийся ответ интрафузального волокна. Так как он возникает при действии подпороговой силы раздражения, то можно предположить, что импульсы, поступающие по медленнопроводящему пути возбуждают интрафузальное волокно только через trail endings. Следовательно, эти импульсы осуществляют регуляцию тонических реакций как ядерно-сумковых, так и ядерно-цепочечных волокон.

Исследование моделей, основанных на схемах Бойда и Баркера, возможно, позволит отдать предпочтение одной из них.

Роль мышечных веретен в регуляции позы. Изложенные выше предположения о функциях гамма-волокон позволяют несколько уточнить функции мышечных веретен в управлении позой и произвольными движениями [11—15].

На рис. 2 показана упрощенная блок-схема нервно-мышечной системы, основанная на данных Бойда, на рис. 3—блок-схема, основанная

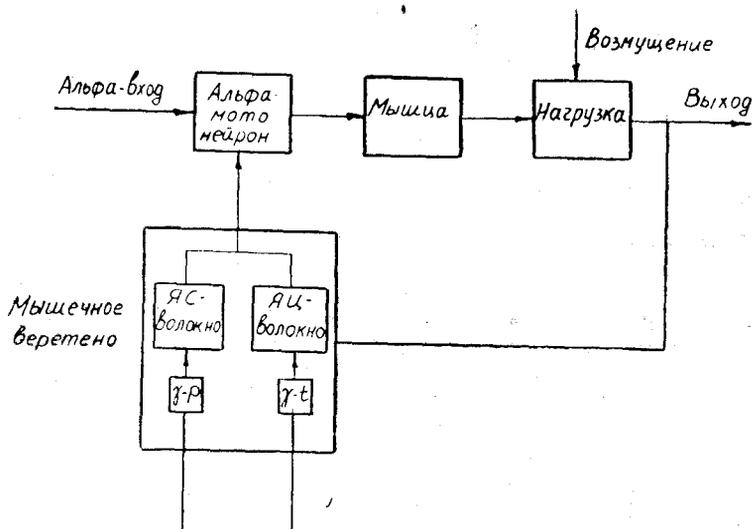


Рис. 2. Блок-схема нервно-мышечной системы, основанная на данных Бойда.

на данных Баркера. Рассматриваемая нервно-мышечная система представляет собой систему с отрицательной обратной связью, которая контролирует длину мышцы. Кроме входа, образуемого афферентом группы Ia, альфа-мотонейрон имеет ряд возбуждающих и тормозящих входов, которые в приведенных схемах условно объединены в один вход (назовем его альфа-входом). Нагрузка рассматривается как контролируемая система, положение которой регулируется с помощью мышцы, длина которой определяет положение нагрузки и является выходом рассматриваемой системы.



Вулдридж [3] предполагал, что двигательная команда, поступающая из центральной нервной системы, не действует непосредственно на эфференты основной мышцы, а, по-видимому, устанавливает «нулевую» точку рецептора растяжения (мышечного веретена) соответствующей мышцы таким образом, чтобы частота его импульсации была минимальной, когда мышца достигает требуемой длины.

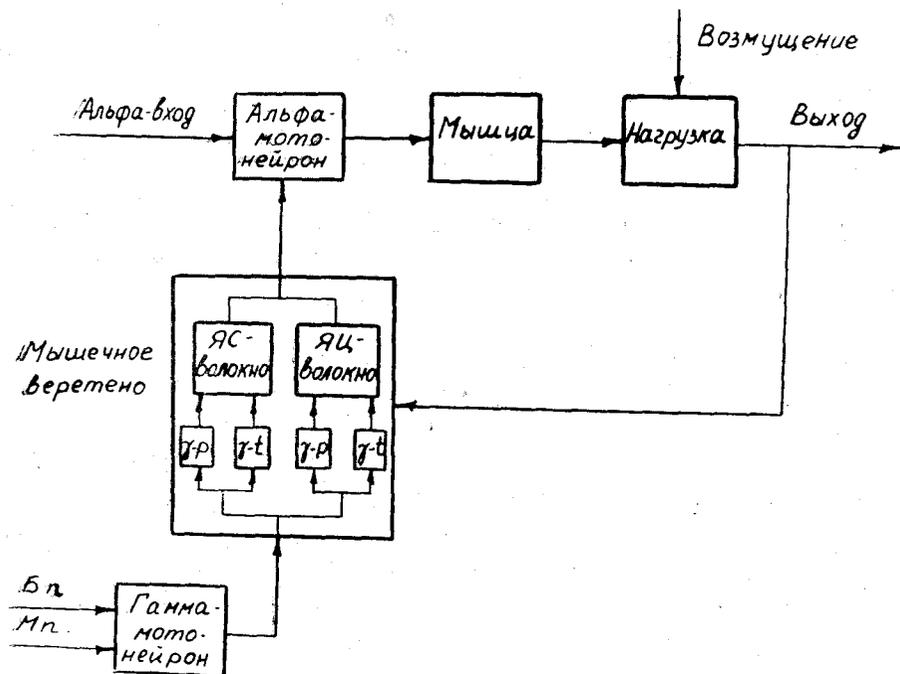


Рис. 3. Блок-схема нервно-мышечной системы, основанная на данных Баркера, Бп — быстропроводящий гамма-путь, Мп — медленнопроводящий гамма-путь.

Учитывая высказанное выше предположение относительно функций trail endings, можно допустить, что именно импульсы, поступающие на мышечное веретено через trail endings, устанавливают «нулевую» точку рецептора: они вызывают сокращение интрафузальных волокон вблизи экваториальной части и тем самым устанавливают в афферентах веретена некоторую минимальную частоту разряда f_1 , соответствующую требуемой длине мышцы L_1 .

При действии возмущения нагрузка переходит в новое положение и, следовательно, происходит удлинение мышцы. Мышечные веретена, расположенные параллельно экстрафузальным волокнам, растягиваются и вызывают сигнал обратной связи, частоту которого обозначим через $f(L)$. При постоянном альфа-входе частота импульсации альфа-мотонейрона увеличивается на величину

$$\Delta F(L) = f(L) - f_1$$

Это вызывает сокращение мышцы, и, следовательно, противодействие возмущению. Система стремится вернуть нагрузку к прежнему

положению и мышцу—к прежней длине. При этом натяжение мышечных веретен уменьшается. Процесс продолжается до тех пор, пока частота разряда в афферентах веретена приблизится к величине f_1 .

Таким образом, мышечные веретена играют важную роль в регуляции позы; они представляют собой часть системы, посредством которой мышца стремится сохранить длину несмотря на действие внешних сил.

Роль мышечных веретен в управлении произвольными движениями.

Описанная выше система поддерживает длину мышцы на постоянном уровне, однако при соответствующем воздействии с помощью мышечных веретен можно устанавливать любую требуемую длину мышцы.

Установление требуемой длины, по-видимому, происходит в следующей последовательности.

Допустим, что в момент времени t_1 длина экстрафузального волокна равна L_1 , длина экваториальной части мышечного веретена равна l_1 , а частота разряда первичного окончания— f_1 . Пусть, далее, в момент времени t_2 из центральной нервной системы поступают сигналы об укорочении экстрафузального волокна на определенную величину ΔL . Эти сигналы поступают по альфа-пути на альфа-мотонейроны и по быстропроводящему гамма-пути на гамма-мотонейроны. Но так как порог возбуждения гамма-мотонейронов ниже, то первыми включаются они. В результате этого возбуждаются plate endings и вызывают сокращение полярных частей веретена, вследствие чего растягивается экваториальная часть (длина ее становится равной $l_2 > l_1$); соответственно увеличивается частота импульсации в афферентах веретена $f_2 > f_1$. Увеличение частоты импульсации первичного окончания приводит к еще большему возбуждению альфа-мотонейрона, в результате чего мышца сокращается. Длина экстрафузального волокна уменьшается до тех пор, пока частота разряда в афферентах веретена вернется к своему прежнему значению, f_1 .

Следовательно, изменяя степень сокращения полярных частей веретена посредством гамма-эфферентации, можно менять длину мышцы.

Таким образом, можно допустить, что мышечное веретено принимает участие в регуляции позы (благодаря медленнопроводящему гамма-пути и trail endings и в управлении произвольным движением (благодаря быстропроводящему пути и plate endings).

Предлагаемая блок-схема в некоторой степени может служить подтверждением предположения Винера [3] о том, что нервно-мышечная система должна содержать по меньшей мере два вида обратной связи: обратную связь, регулирующую позу, которая способствует общему поддержанию тонуса мышечной системы, и обратную связь произвольного движения, при помощи которой регулируется выполнение двигательной задачи.

Ձ. Ա. ՍԱՐԳՍՅԱՆ, Լ. Ս. ՂՍՄԲԱՐՅԱՆ

ՄԿԱՆԱՅԻՆ ԻՐԻԿԸ ՈՐՊԵՍ ՇԱՐԺՈՒՄԸ ԿԱՐԳԱՎՈՐՈՂ ՍԻՍՏԵՄԻ ԷԼԵՄԵՆՏ

Ա մ փ ո փ ու մ

Հոդվածում դիտարկվում են մկանային իրիկի ֆունկցիաները: Ուսումնասիրվում է գամմա-էֆերենտ նյարդավորումը, նրա ազդեցությունը մկանային իրիկի ֆունկցիաների վրա: Ենթադրվում է, որ գամմա-էֆերենտ նյարդավորման շնորհիվ մկանային իրիկը կատարում է երկու ֆունկցիա՝ մասնակցում է մկանային տոնուսի կարգավորմանը և կարգավորում է համապատասխան մկանի երկարությունը:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Գամբարյան Լ. Ս., Տարկիսյան Դ. Ա. Биологический журнал Армении, т. XXII, 11, 1969.
2. Винер Н. Кибернетика М., 1968.
3. Вулдридж Д. Механизмы мозга. М., 1965.
4. Гранит Р. Электрофизиологическое исследование рецепции. М., ИЛ., 1957.
5. Гординз Ф. Теория регулирования и биологические системы. М., 1966.
6. Жуков Е. К. Журнал эволюционной биохимии и физиологии, т. 3, 5, 1967.
7. Жуков Е. К. Очерки по нервно-мышечной физиологии. Л., 1969.
8. Мегун Г. Бодрствующий мозг. М., 1965.
9. Barker D. Ed., Symp. On Muscle Receptors, 1962.
10. Boyd I. A. In Symp, on Muscle Receptor, ed. Barker D., pp. 18—190, 1962.
11. Brown M. C. and Matthews P. B. C. In Control and Innervation of Skeletal Muscle, ed. Andrew, pp. 18—31, 1966.
12. Eldred E., Granit R. and Merton P. A. J. Physiol. (Lond.), 122, pp. 458—523, 1953.
13. Granit R. Proceedings of the Royal Society of Medicine, v. 61, 1, pp. 69—78, 1968.
14. Granit R. Ed. Nobel. Symp. J. Muscular Afferents and Motor Control, 1966.
15. Houk and Henneman E. Brain Research, 5, 433—451, 1967.
16. Matthews P. B. C. Muscle spindles and their motor Control, Physiol. Rev., 44, pp. 219—288, 1964.