

Р. Гранит

ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ
ИССЛЕДОВАНИЕ
РЕЦЕПЦИИ

И * Л

**Издательство
иностранной
литературы**

RECEPTORS AND SENSORY PERCEPTION

A DISCUSSION OF AIMS, MEANS, AND RESULTS OF
ELECTROPHYSIOLOGICAL RESEARCH INTO THE PROCESS
OF RECEPTION

by

RAGNAR GRANIT

Director of the Nobel Institute for Neurophysiology
and Professor of Neurophysiology, Karolinska Institutet,
Stockholm

1956

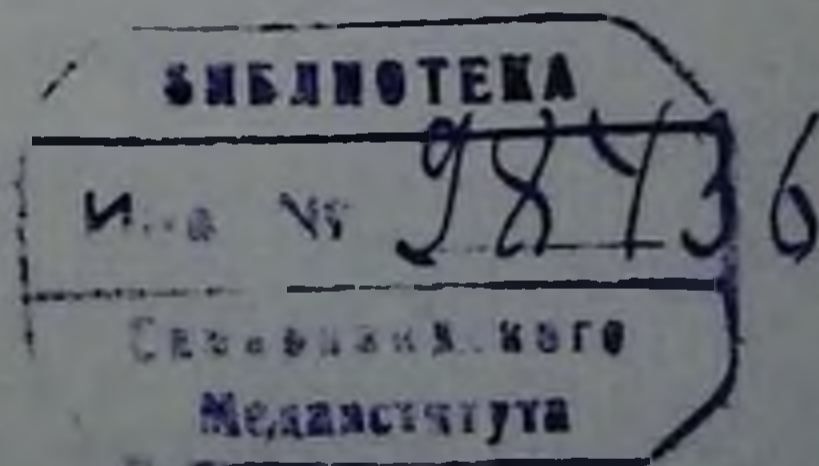
NEW HAVEN

612
Г- 77

Р. ГРАНИТ

ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ РЕЦЕПЦИИ

Перевод с английского
А. Л. БЫЗОВА и Д. А. САХАРОВА
Под редакцией и с предисловием
Г. Д. СМЕРНОВА



ИЗДАТЕЛЬСТВО
ИНОСТРАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ
Москва — 1957

нрх

АННОТАЦИЯ

Книга принадлежит перу выдающегося шведского физиолога. Она представляет собой обзор современных данных по вопросу о восприятии внешних раздражений организмом и о роли в этом процессе рецепторов и нервной системы в целом.

Предназначена для физиологов, биофизиков и научных работников в области медицины.

Редакция биологической литературы.
Заведующий — проф. А. А. НИЧИПОРОВИЧ.

ПРЕДИСЛОВИЕ К РУССКОМУ ИЗДАНИЮ

Книга выдающегося шведского физиолога Р. Гранита принадлежит к тем трудам, которые с особой ясностью показывают развитие науки в одной из наиболее сложных областей познания жизненных процессов. Книга посвящена проблеме, в которой физиология тесно соприкасается с психологией, поскольку речь идет о процессах, лежащих в основе высшей нервной деятельности, и с биофизикой, изучающей механизмы превращения энергии внешнего раздражения в нервный процесс. Само собой понятно значение этой проблемы и для философии. Недаром автор избрал эпиграфом к своему труду слова Джона Локка, выражающие основную идею сенсуалистического учения о чувственном происхождении всех категорий мышления.

Однако большое значение книги определяется не только важностью темы, а главным образом тем, что ее автор — один из тех ученых, которые открыли новую страницу в изучении органов чувств. Основные исследования автора, которые были справедливо оценены как выдающийся вклад в физиологию, изложены им в монографии «Сензорные механизмы сетчатки», вышедшей в 1947 г. Уже в этой монографии ярко выразилось стремление Гранита, наряду с глубоким анализом функции сетчатки при помощи созданной им методики электрофизиологического исследования ее отдельных функциональных элементов, рассматривать сетчатку как часть нервной системы, обладающую не только специальными функциями, но и свойствами, общими с другими нервными структурами.

Это направление Гранита нашло еще более полное выражение в рассматриваемой книге. По существу книга посвящена общим принципам организации и деятельности различных рецепторов, рассматриваемой на основе доведенного до исключительного совершенства физиологического анализа деятельности сетчатки и в несколько меньшей мере — рецепторов мышц и кожной чувствительности. Автор не рассматривает подробно слуха, ссылаясь на отсутствие собственного исследовательского опыта; однако он неоднократно обращается к слуху, проводя сравнение деятельности различных органов чувств.

Метод исследования, позволяющий, по мнению Гранита, с наибольшей полнотой познавать и сравнивать закономерности деятельности различных рецепторов, состоит в изучении электрических явлений, сопровождающих возбуждение, — тех колебаний потенциала, которые, протекая с различной скоростью и частотой, отражают динамику возбуждения в различных звеньях анализатора. При этом, как специально отмечает автор, электрофизиологические методы непременно должны сочетаться с действием адекватных раздражителей. Представленный в монографии обширный материал подтверждает ценность электрофизиологического метода в установлении общих закономерностей деятельности различных органов чувств.

Автор добавляет к известным представлениям Эдриана о механизме нервной сигнализации новые данные, позволяющие в частоте импульсов и конфигурации разряда в отдельном волокне видеть дополнительные способы «кодирования» передаваемой по ним информации. Интересно указание на работы Вирсма, обнаружившего, например, что импульсы разной частоты могут давать разный эффект в мышце клешни краба. Вместе с тем автор справедливо, по нашему мнению, полагает, что в основе специфики вызываемого периферическими импульсами центрального процесса лежит принцип анатомической локализации и возникающая в определенной нейронной системе сложная и динамичная конфигурация возбуждения.

Гранит часто пользуется «удобной» кибернетической терминологией (сервоконтроль, обратная связь, информация), но вместе с тем справедливо предостерегает от распространившихся в последнее время поверхностных физических аналогий и моделей и указывает, что теоретические представления должны основываться только на биологических фактах. Более того, по его мнению, многие факты «... легко представить в виде отрицательной и положительной обратной связи в серво-механизмах. Однако в действительности ни одно из многочисленных новых открытий не было сделано, исходя из приведенных соображений; все они явились результатом биологических экспериментальных исследований в их классической форме» (стр. 275). Такое предостережение чрезмерного увлечения кибернетикой и электронными моделями в физиологии со стороны одного из наиболее крупных специалистов-электрофизиологов заслуживает самого серьезного внимания.

Автор избегает гипотез и обобщений, которые не основываются на четких экспериментальных данных. Стремясь к максимальному фактическому обоснованию, он, пожалуй, несколько перегрузил изложение цитатами, а иногда мало существенными подробностями и фактами, заслоняющими идею или проблему. В разделах, касающихся интеграции чувствительности, особенно видна полная неосведомленность автора в отношении созданного И. П. Павловым учения о высшей нервной деятельности. Между тем в настоящее время невозможно, игнорируя это учение, пра-

вильно отразить основные закономерности физиологических процессов, создающих основу для возникновения ощущения.

Не менее важным в подобной работе является четкое философское осмысливание принципиальных положений в отношении деятельности органов чувств. Автор посвящает этому несколько мало удачных страниц, показывающих слабую компетентность в вопросах философии (впрочем, он и сам в этом признается). Из высказываний Гранита следует, что он далек от ясного, правильного материалистического решения вопроса о соотношении материи и сознания и стоит на позициях то прагматизма, то логического позитивизма, который, как известно, является развитием агностического учения Маха. Гранит солидаризируется с этим учением, считая, что «в конечном счете реальность является организованным опытом, основанным на наших чувствах» (стр. 295). Вряд ли следует подробно останавливаться на этих взглядах, так как в них нет ничего оригинального и нового, а в этом виде они уже были почти полвека назад критически рассмотрены В. И. Лениным в его книге «Материализм и эмпириокритицизм».

Вместе с тем при всей поверхности и ошибочности философских взглядов Гранита крайне показателен его вывод о том, что «прошло время, когда физиолог мог излагать наивные взгляды на природу знаний, «мозг и сознание», реальность и видимость и тому подобные понятия, не вникая подробно в философскую сторону этих вопросов» (стр. 295).

Философские взгляды Гранита, являющиеся данью буржуазной университетской философии, несколько не уменьшают значения «физиологического» содержания книги, представляющего основной интерес для советского читателя.

На русском языке нет обзорных работ по вопросам, затрагиваемым в книге, а количество экспериментальных исследований сравнительно невелико и не соответствует большому значению этой области физиологии.

Этим и вызвано стремление издать настоящую книгу в русском переводе, выполненном квалифицированными физиологами А. Л. Бызовым и Д. А. Сахаровым. Большую помощь и пользу в подготовке перевода к печати оказал Д. А. Сонкин. Трудность перевода определялась тем, что в книге было обнаружено много неточностей, которые мы, в тех случаях, когда могли их заметить, исправляли на основании сверки с оригинальными работами.

Многие термины, употребляющиеся в книге, еще не вошли в обиход нашей физиологической литературы, и мы попытались, может быть не во всех случаях удачно, дать им эквивалентное русское название, допуская иногда известную вольность перевода.

Мы уверены, что книга Гранита привлечет внимание нашей научной общественности, в первую очередь физиологов, и послужит стимулом к развитию исследований, значение которых она столь прекрасно иллюстрирует.

Г. Д. Смирнов

ИЗ ПРЕДИСЛОВИЯ АВТОРА

Название и тема этих лекций были предложены мне моим другом и коллегой Джоном Фултоном, и они сразу увлекли меня, поскольку мне казалось интересным обсудить достижения последней четверти века в области исследования специальных чувств, полученные при помощи электронной методики. Было ясно, что нужна книга не типа ежегодников или учебника с широким охватом материала. Кроме того, полное изложение физиологии специальных чувств, помимо опасности быть слишком претенциозным, может оказаться слишком общим для специалиста и вместе с тем слишком специальным для широкого круга читателей.

Таким образом, я считал необходимым рассмотреть подробно лишь те области, в которых я хорошо разбираюсь, с тем, чтобы, установив общие принципы, найти их приложение в смежных областях; это соответствовало также моим естественным наклонностям. Мне казалось, что мы как экспериментаторы имеем своей целью лабораторный опыт и что, следовательно, мои многочисленные упущения могут быть компенсированы, если я введу главы, посвященные разбору данных, полученных в эксперименте. Разделы, касающиеся глаза, мышечных рецепторов и их рефлексов, а также эфферентной регуляции органов чувств, служат именно этой цели.

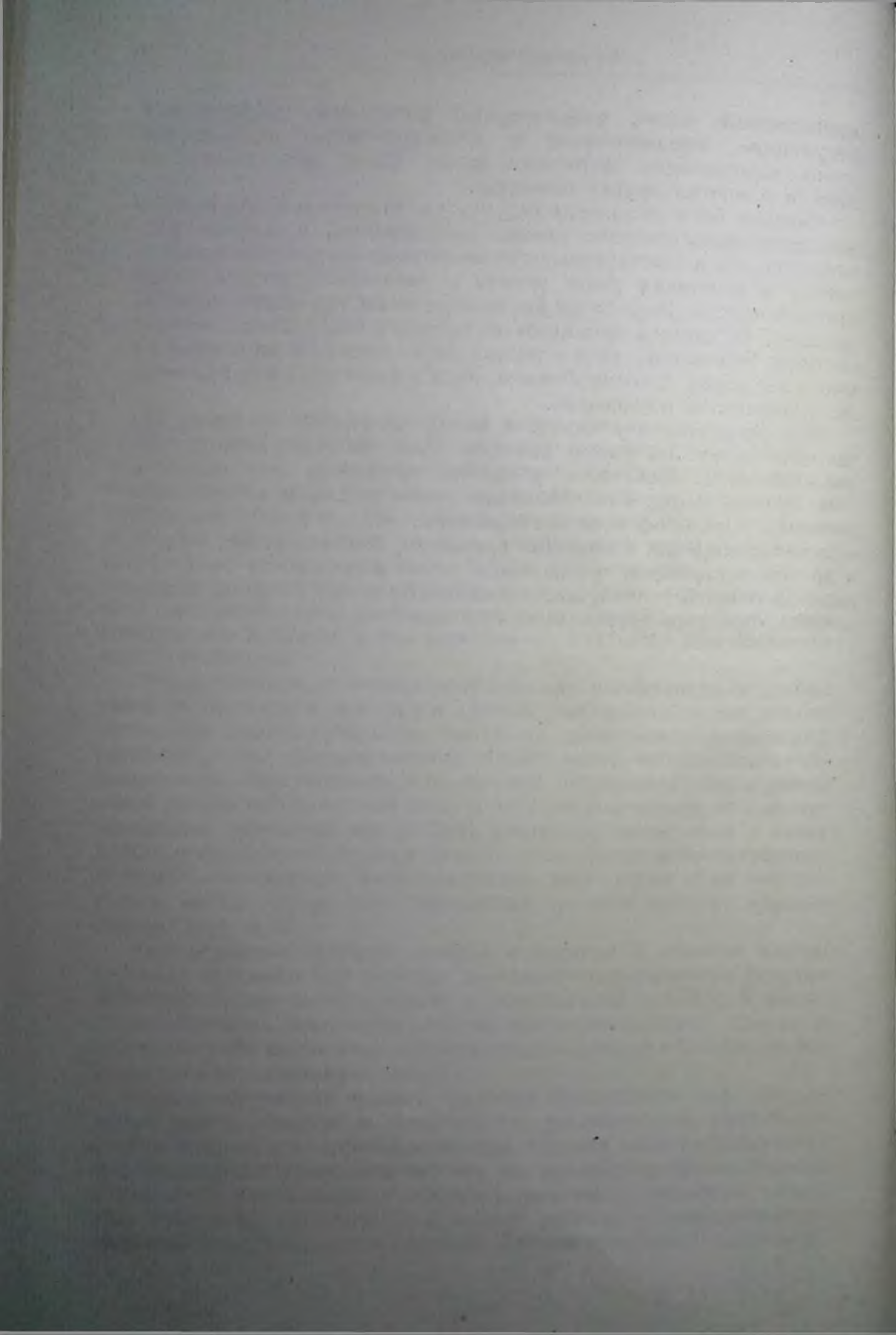
Мои основные пробелы знания относятся к области слуха, изучение которого при помощи электрофизиологических методов так превосходно ведется рядом исследователей в США. Я попытаюсь изложить некоторые работы, касающиеся слуха, однако я не считаю себя достаточно компетентным в данной области, чтобы посвятить ей отдельную главу.

Почему настоящий момент является подходящим для обсуждения целей, средств и результатов исследования различных сторон восприятия, проведенного при помощи электрофизиологических методов? В основном потому, что мы действительно пришли к выводу о необходимости уточнить некоторые основные понятия, поскольку ежегодно появляются работы, основывающиеся на самых различных точках зрения. Такими понятиями являются

«рецептивные поля», «генераторный потенциал», «эфферентная регуляция», «специфические и неспецифические афферентные пути», «организация частотного кода». Ниже речь пойдет об этих и о многих других понятиях.

Сколько бы я не излагал результаты, полученные при помощи электрофизиологического метода исследования, я должен подчеркнуть, что в действительности мое сокровенное желание заключается в сочетании этого метода с адекватным раздражением органов чувств. Я не вижу другого пути исследования, который позволил бы понять принципы организации центральной нервной системы. Эта мысль, хотя и несколько по-иному, была высказана много лет назад Джоном Локком. Мозг в конечном счете является «истолкователем ощущения».

Подготавливая эту книгу, я часто испытывал опасение, что затраченное на нее время полезнее было бы использовать для экспериментов. Некоторое утешение приносила мне мысль о том, что студенты, оканчивающие университеты и начинающие работать в этой области исследования, найдут книгу полезной в качестве введения в основные принципы. Временами же, будучи в другом настроении, я радовался самой возможности писать, в надежде создать то, что, по выражению Вальтера Кеннона, можно назвать «прочным результатом бранных лет».



«Если спросят, когда же человек начинает иметь идеи, то верный ответ, на мой взгляд, будет: когда он получает первое сщущение. Так как в душе не бывает признака идеи до сообщения их чувствами, то я понимаю, что идеи в разуме одновременны сщущению, т. е. такому впечатлению или движению в какой-нибудь части нашего тела, которое производит в разуме некоторое восприятие. На эти-то впечатления, произведенные на наши чувства внешними объектами, впервые, кажется, направляется душа в таких деятельности, как «восприятие, воспоминание, размышление» и. т. д.»

Джон Локк. «Опыт о человеческом разуме», 1898 г., стр. 93.

Глава I

ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ПОДХОД К ИЗУЧЕНИЮ ПЕРВИЧНЫХ ПРОЦЕССОВ

1. Введение

В ту эпоху, когда психофизиологическое направление в изучении чувствительности столкнулось с необходимостью применения электрофизиологического анализа, Крис в своей «Общей физиологии органов чувств» (1923) дал прекрасный обзор основных принципов, созданных в последнюю эпоху исследования, а также рассмотрел психологические и теоретические основы психофизиологии. Для того чтобы показать, насколько созрели в то время условия для открытия Эдриана, касающегося изменения частоты импульсов в одиночных афферентных нервных волокнах, я приведу следующие слова из книги Криса (стр. 51—52):

«В отношении скелетных мышц ритмическую природу влияний двигательных нервов можно считать установленной. В этом состоит одна из их наиболее важных особенностей; поэтому исследование частоты этого ритма явилось предметом интенсивного изучения. Возникает чрезвычайно важный вопрос, носит ли активность чувствительных нервов также ритмический характер. В отношении этого в настоящее время нельзя сказать ничего определенного. Фрёлих наблюдал токи действия с очень правильным ритмом в некоторых чувствительных нервах головоногих моллюсков. В афферентных нервах высших животных наличие подобного явления еще не установлено. Тем не менее Фрёлих склонен принять ритмическую природу активности для всех чувствительных нервов; он предполагает, что этот характер активности у высших животных не улавливается вследствие относительно высокой частоты импульсов, которую не в состоянии зарегистрировать струнный гальванометр.»

Далее, обсуждая закон «все или ничего» в отношении нервных импульсов, Крис пишет: «Если перенести это понятие, которое

по крайней мере для моторных нервов кажется вероятным, на чувствительные нервы, то следует принять, что сильное раздражение даст более частое, а слабое раздражение — более редкое повторение одного и того же процесса» (т. е. тока действия).

Проведя разграничение (как обычно в таких случаях, несколько искусственно) между эпохой главным образом психофизических исследований чувствительности и современной эпохой, в которой господствует электрофизиология, я должен рассмотреть вкратце историю последней, для того чтобы показать ее своеобразие. Эдриан в своей лекции (1953) дал некоторое представление об обстановке, существовавшей в начале 20-х годов: «Все, кто в то время интересовались электрофизиологией, не могли не сознавать, какое значение имеет для их собственной работы преодоление первоначальных трудностей. Появившиеся тогда же работы Форбса, а также Гассера и Ньюкамера² показали, что эти трудности успешно преодолеваются. Конечно, нелегко было понять применявшуюся этими авторами аппаратуру; она состояла из незнакомых составных частей, батарей высокого напряжения, конденсаторов и сопротивлений — тех электрических деталей, которые теперь можно купить в любом магазине, а в то время изготовляли в лаборатории вручную. Однако эту аппаратуру можно было использовать в физиологических целях. Она позволяла усиливать те очень небольшие электрические изменения, которые нельзя было зарегистрировать нашими приборами. Ее применение обещало дать прямые сведения о явлениях, которые ранее могли быть исследованы лишь косвенно.

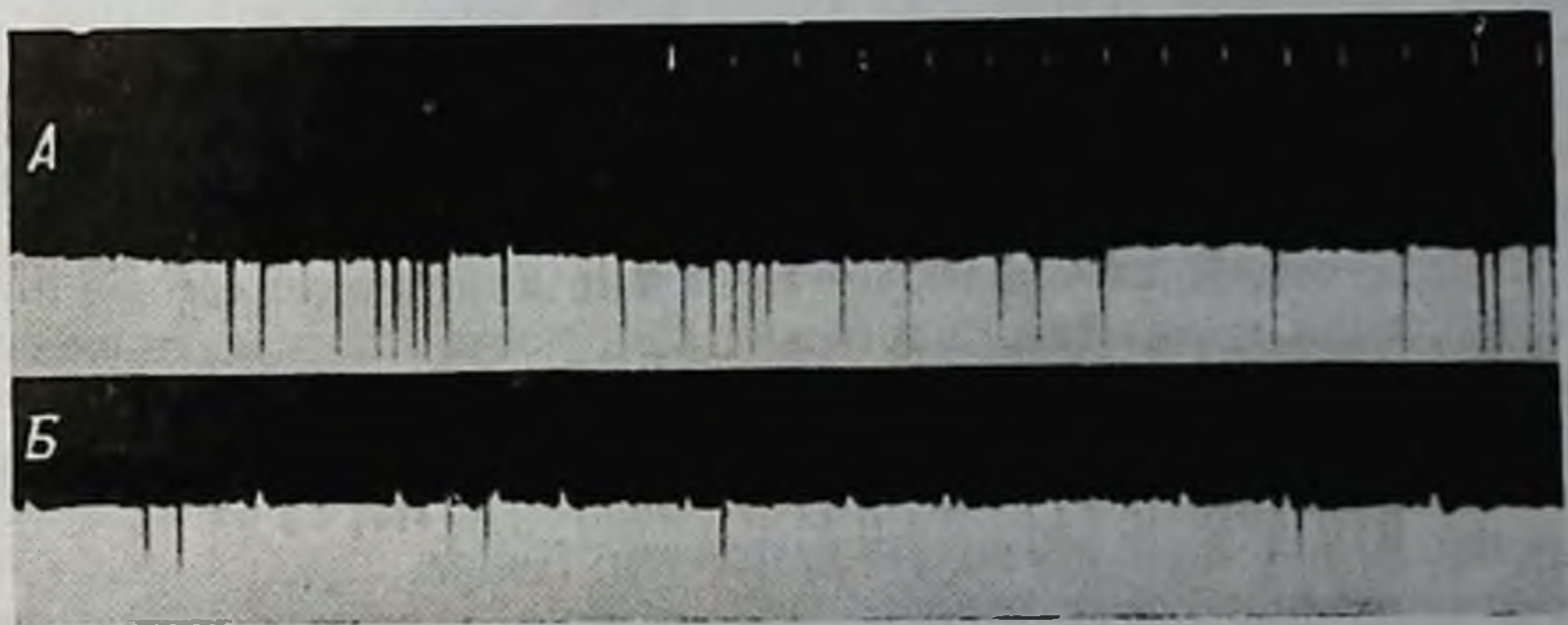
Читая некоторые ранние работы того времени, нельзя не вспомнить, как приятно было выяснить, что большая часть данных, полученных косвенным путем, оказалась правильной. Импульсы, возникающие в органах чувств или в нервных клетках, сопровождаются потенциалами действия, такими же, как при раздражении нервного ствола электрическим током. Они подчиняются закону «все или ничего», выведенному Кейтом Люкасом³ на основании опытов на спинной кожной мышце лягушки. Они появляются там и тогда, где и когда у нас есть основания их ожидать, т. е. в чувствительных и двигательных нервах. Для объяснения природы нервной связи нет необходимости принимать какие-то дополнительные гипотезы: она осуществляется

¹ Психофизика рассматривается автором как область, трактующая взаимоотношения между физической характеристикой раздражения, физиологическими процессами и ощущением. Хотя объективно материалы, представленные в книге, расширяют и углубляют материалистическое понимание трансформации энергии внешнего раздражения в нервное возбуждение и в дальнейшем в ощущение, автор далек от четкой постановки этой важнейшей проблемы и, по существу, стоит на позиции психофизического параллелизма. — *Прим. ред.*

² Очевидно, имеются в виду работы Форбса и Течера (1920) и Гассера и Ньюкамера (1921).

³ Люкас (1917).

при помощи импульсов обычного типа». Я хорошо помню, как, интересуясь органами чувств и, следовательно, психофизикой, я был глубоко взволнован появлением первых работ Эдриана (1926, 1926—1927; см. также его сводку 1928 и 1932b). Неожиданно выяснилось, что как органы чувств, так и нейроны (см. Денни-Броун, 1929) посылают многократные серии коротких электрических импульсов, так называемых пиков, одинаковой высоты, частота которых, однако, возрастает с увеличением интенсивности раздражения. На фиг. 1 показаны такие пики, возникающие в ответ на прикосновение (А) и болевое раздражение (Б). Таким образом, передача сигналов в отдельных нервных волокнах имеет характер простого частотного кода! Самым поразительным был тот факт, что этот код нервных импульсов можно было слышать через репродуктор во время самой сигнала-



Ф и г. 1. Импульсы в спинном кожном нерве лягушки (Эдриан, 1932b).

А — при прикосновении к коже; Б — при нанесении на кожу 2-процентного раствора уксусной кислоты.

лизации (Эдриан и Бронк, 1928). Открывалось огромное поле для исследования. Необходимо было изучить этот код в разных органах чувств. Сетчатка и кортиев орган казались особенно интересными. В отношении этих органов существовало много сведений психофизического характера, которые давали направление дальнейшим исследованиям, проводимым при помощи нового метода. Эдриан сразу же показал, что частота импульсов при длительном раздражении уменьшается; тем самым он дал основу для понимания явления адаптации к раздражению. Кроме того, стало очевидным, что при помощи такого точного показателя, как частота импульсов, могут быть обнаружены новые чувствительные образования. Эти ожидания полностью оправдались. До настоящего времени единственная неудача при применении методики была в работе с очень тонкими нервами некоторых рецепторов насекомых, тщетно исследуемых такими опытными экспериментаторами, как Гартлайн и Уотерман (личное сообщение).

Другим поводом для воодушевления явились работы Эрлангера и Гассера (см., например, их сводку, 1937). Они дали ясную картину свойств нервного импульса, установив связь скорости проведения импульса с диаметром волокна, и заложили, таким образом, основу для точного анализа электрических явлений, который играет столь важную роль в современных исследованиях. В физиологии органов чувств общее значение этих исследований становится совершенно очевидным при изучении первичных механизмов возбуждения, возникновения импульсов и различной чувствительности.

Форбс с сотрудниками (1937) для изучения реакции нейрона стали применять микроэлектроды. Опубликовано большое число работ по новому методу, однако наиболее полное его описание дали Реншоу, Форбс и Морисон (1940). В их статье можно найти полное описание физических основ микроэлектродного отведения от объемного проводника.

Еще раньше, в 1934 г., Бухталь использовал микроэлектроды для электрофизиологического исследования на одиночных мышечных волокнах.

Микроэлектроды явились существенным дополнением к методу расщепления нерва (см. Эдриан, 1928), достигшему технического совершенства в работе Гартлайна (1938a) на одиночных волокнах сетчатки лягушки. Применяя микроэлектродную методику, исследовали сначала сетчатку (см. сводки Гранита, 1947, 1950b,) а затем и кортиев орган (Галамбос и Девис, 1943, 1944, 1948). Было получено очень много новых данных. Основное преимущество этой методики состояло в том, что она делала доступными для анализа глаз и ухо, а также некоторые нервные центры млекопитающих. Большая часть наших знаний относительно деталей элементарных свойств чувствительных концевых органов и нейронов была получена в результате последующего усовершенствования микроэлектродной методики.

Уивер и Брей (1930) открыли явление, которое теперь называют микрофонным эффектом улитки. Хотя вначале оно не было правильно понято, о нем следует упомянуть, так как это явление вызвало большой интерес и послужило отправной точкой для многих важных исследований.

Вновь открытые Бергером (1929) электрические потенциалы мозга, основные результаты его ранних работ, последующий скептицизм в отношении ценности предложенного им суммарного анализа и, наконец, оправдание такого подхода — все это также нашло отзвук в изучении органов чувств (исторический обзор см. Ф. Дж.иббс и Е. Дж.иббс, 1948). Эти вопросы будут подробно разобраны при обсуждении корковой проекции чувствительности, а также специфических и неспецифических афферентных путей. Эдриан в Англии, Бремер в Бельгии и Бард и Фултон в США предприняли изучение чувствительной и двигательной областей, начав тем самым важную работу, продолжаемую и

в настоящее время. Хорошо известно, что современные методы хирургического лечения психических заболеваний, методы, начало которым было положено фронтальной лоботомией, возникли в результате экспериментальной работы Якобсена и Фултона в Иельском университете (см. обзор Фултона, 1949а, б; 1951).

Я вспоминаю эти события, поскольку такое описание может представлять определенный исторический интерес. Оглядываясь назад, я вижу, что они оказали влияние на формирование моих взглядов. В то время электрофизиология органов чувств как область исследования не была столь популярна, как сейчас. Одной из причин оживления интереса к ней явилось, по-видимому, применение микроэлектродной методики с ее возможностями исследовать общие принципы деятельности клетки. Это позволило заняться исследованием легко доступных возбудимых структур, где бы они ни находились. Особенно удобны в этом отношении органы чувств, так как они легко доступны как для адекватного, так и для электрического раздражения.

Я хотел бы также отметить, что общее значение рецепторов было подчеркнуто такими событиями, как открытие Ж. Геймансом и К. Геймансом (1927) хеморецепторной регуляции дыхания с каротидного клубочка, открытие Верни (1947) в стволе мозга структур, чувствительных к осмотическому давлению, открытие Рансоном (см., например, 1940) в гипоталамусе структур, чувствительных к теплу. Позднее Эйлер и Зёдерберг (1952а, б) показали, что область продолговатого мозга, чувствительная к углекислоте, обладает всеми рецепторными свойствами, описанными ниже. В этом столетии было установлено, что в организме содержится значительное число внутренних измерительных приборов, которые Шеррингтон (1906) обычно называл интероцепторами в противоположность экстероцепторам. Электрофизиологический метод привел к более глубокому анализу их деятельности и заставил физиолога и, в частности, нейрофизиолога выйти за пределы своей ограниченной области исследования и вторгнуться в соседние области. Так, например, специалист по сердцу должен быть осведомлен о рецепторах, поскольку очень многими исследователями было показано значение импульсов, идущих от сердца, в рефлекторной саморегуляции сосудистой системы (см., например, Аман и Шефер, 1943; Яриш и Цоттерман, 1948; Уиттеридж, 1948; Дикинсон, 1950; Шефер, 1950; Пейнталь, 1953b). В последнее время исследования в этой области были предприняты Яришем (1940, 1941) на примере известного рефлекса Бецоляда.

2. Область исследования

Органы чувств являются нашими «личными» измерительными приборами и, подобно другим приборам, характеризуются такими свойствами, как чувствительность, пределы измерения, подвижность и разрешающая способность. Изучением этих свойств

занимаются как психофизики, так и электрофизиологи. Большое число экспериментальных работ посвящено определению восприятия внешнего мира. Анализ первичных процессов в органах чувств при помощи электрофизиологических методов, являясь частью этого вопроса, представляет в то же время раздел общей нейрофизиологии.

Здесь уместно напомнить, что органы чувств развивались в процессе эволюции в тесной связи с движением животного по отношению к внешним объектам. Этот принцип организации сохранился в рефлекторных дугах у человека и у всех животных. Действительно, такие в высшей степени важные рецепторы, как вестибулярные, поддерживают положение равновесия при помощи рефлексов позы, которые, согласно большинству авторов, не ощущаются. Возбуждение одних органов чувств вызывает появление того особого состояния, связанного с участием сознания, которое называют ощущением, возбуждение же других — не вызывает его. Мы не ощущаем движений зрачка, хотя афферентные пути зрачкового рефлекса являются афферентными путями восприятия света. Все это имеет большое значение, так как один из самых крупных вкладов эпохи электроники в понимание основных принципов деятельности органов чувств состоит в анализе функции рецепторов, не имеющих эквивалента в виде ощущения. В этом ее существенное отличие от предшествовавшей эпохи, которая была эпохой крупных открытий в области психофизики.

В области зрения я могу упомянуть лишь об одном крупном психофизическом открытии за этот период, а именно о «дирекциональном эффекте» (Стайлс и Кроуфорд, 1933; Стайлс, 1939), который означает, что действие света, падающего на колбочки, зависит от угла его падения. Несомненно, были и другие блестящие работы в области физиологии органов чувств, выполненные при помощи методов, мало или совсем не использующих электронику. Мне бы хотелось отметить открытие «ультразвукового радара» у летучих мышей (Гриффин и Галамбос, 1941; Галамбос и Гриффин, 1942; Галамбос, 1942), существование которого следовало допустить на основании более ранних работ Хартриджа (1920), замечательные результаты опытов Фриша (1946, 1949, 1950) по ориентации пчел, точный анализ поляризационных свойств глаза *Limulus*, выполненный Уотерманом (1950), и изучение Детьером (1953) вкусовых рецепторов на ногах у мух. О некоторых других исследованиях будет упомянуто ниже при рассмотрении соответствующих вопросов.

Во многих случаях результатам электрофизиологических исследований чрезвычайно трудно подыскать эквиваленты психологического порядка. Я вернусь к этому вопросу в гл. VIII при обсуждении работ с микрорассечением и микроэлектродами.

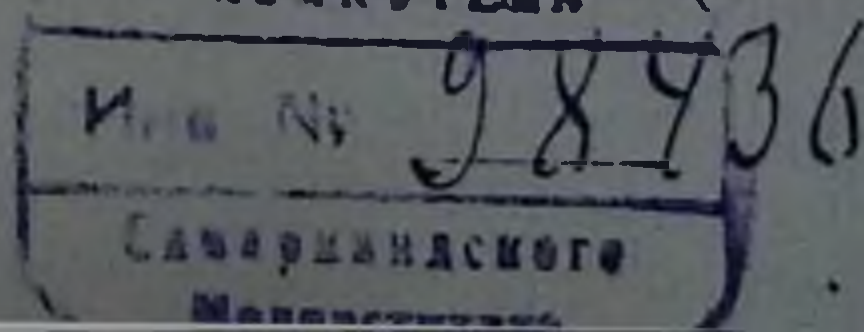
Я имею в виду не проблемы, которые по самому своему определению являются чисто физико-химическими, например перенос

ионов при возникновении импульса, а проблемы, касающиеся организации чувствительной сигнализации. У нас есть основания полагать, что ощущения, как правило, определяются не частотным кодом в одиночных афферентных волокнах, а скорее модулированными комплексами импульсов во многих нервных волокнах, трансформируемыми на пути к конечным воспринимающим центрам в мозге. Наш экспериментальный выбор при помощи микроэлектродов отдельных важных деталей не всегда может соответствовать тому выбору, который делается этим «воспринимающим экраном» после одной или нескольких стадий того, что по терминологии, принятой в телевидении, можно было бы назвать «повышением четкости изображения». Мы также не всегда знаем, почему в процессе сигнализации одни ее стороны усиливаются, а другие подавляются. Сетчатка является в высшей степени удобным объектом для изучения подобных явлений трансформации, поскольку процессы, происходящие в рецепторах, немедленно подвергаются обработке в самой же сетчатке — в специфических нервных структурах, выдвинутых на периферию, и мы можем прикладывать электроды к зрительному нерву уже позади них.

В электрофизиологическом изучении органов чувств мы в настоящее время достигли той стадии, когда стало возможным еще на периферии анализировать явления, связанные с передачей сигналов. Действительно, имеется достаточно данных для того, чтобы сделать некоторые обоснованные обобщения относительно частотного кодирования. Неизвестной для нас областью является центральная нервная система. Однако как подойти к ней, если не с точки зрения чувствительной сигнализации? Таким образом наша задача состоит в выяснении механизма чувствительной интеграции и различения. Раз мы не можем понять, как частотный код расшифровывается, то тем самым нужно признать, что мы не понимаем и основной функции мозга, состоящей в интерпретации той информации, которая передается этим кодом.

Встречаясь с подобными проблемами, нередко считают удобным и полезным обращаться к более простым соотношениям между сигналом и конечной реакцией, как это имеет место при тех раздражениях органов чувств, которые сопровождаются (через различные рефлекторные дуги) двигательным эффектом. В этом состоит другой путь к пониманию нервной сигнализации и ее интерпретации. Принципы организации, обеспечивающие использование наших «личных» измерительных приборов в целях измерения, существенно не изменятся, если дополнительные связи приведут к возникновению ощущения в соответствующих структурах, связанных с сознанием.

Шеррингтон сказал однажды: «Простые рефлекторные акты... не отличаются высшей и тончайшей координацией. Вследствие этого в них очень точно обнаруживаются некоторые основные элементы, которые являются общими для ~~всех~~ ~~каждой~~ координации...»



С биологической точки зрения целесообразность рефлекса является как бы критерием поведения; вследствие этого биологическое исследование стремится выяснить конечный смысл каждого рефлекса, являющегося действием животного» (см. Крид и др., 1932).

Движение имеет еще и то преимущество, что часто дает ясную картину свойств и значения торможения, к которому обычно трудно подойти с точки зрения ощущения. К счастью, у высших животных торможение двигательных актов осуществляется исключительно в центральной нервной системе в отличие от некоторых членистоногих, у которых существует дополнительный тормозной механизм в самих мышцах (Бидерман, 1895; Мармонт и Вирсма, 1938; Каффлер и Катц, 1946; Фет и Катц, 1952b). Таким образом, импульсы в эфферентной части рефлекторной дуги или движение самой мышцы можно использовать для проникновения в механизмы центрального торможения. Известно, что тонкая согласованность движения осуществляется благодаря взаимодействию торможения и возбуждения. То же самое справедливо для многих случаев чувствительного различения. Действительно, в сетчатке было открыто торможение, возникающее при действии света (см., например, сводку Гранита, 1952b). Однако двигательные акты часто легче анализировать, чем чувствительные.

Во многих случаях, например при физико-химическом исследовании первичных процессов, мы можем пренебречь телеологическими аспектами чувствительной сигнализации и общей проблемы центральной расшифровки импульсного кода. Я хочу, однако, подчеркнуть, что научное исследование в области специальных чувств отличается от исследований во многих других областях физиологии тем, что оно в качестве одной из своих целей предполагает выяснение биологического смысла процессов, будь то движение или ощущение. Не обращать внимания на эту сторону физиологии органов чувств — значит пренебречь биологическими, психологическими и философскими выводами, которые могут быть получены в этой области естествознания и могут дать представление о значении определенного круга явлений.

3. Психофизический подход и закон Фехнера

Для изучения наших «личных» измерительных приборов, т. е. органов чувств, мы используем обычные измерительные приборы различного рода, которые преодолевают ограниченность нашего чувственного опыта. Взвешивание, например, можно произвести лишь в ограниченных пределах при помощи наших ощущений прикосновения, веса и давления. Однако достаточно обратиться к понятию длины волны или частоты колебаний в оптике, чтобы представить, как сильно расширяются очень ограниченные пределы восприятия нашего глаза и какое количество новых сведений мы можем получить при помощи измерений, основанных на этом понятии. Адаптация органов чувств делает наши личные измери-

тельные приборы обманчивыми (хотя это, конечно, имеет определенный биологический смысл). Выработав единицы измерения, мы приобрели способность обнаруживать обман и создавать понятия, например, о постоянстве раздражения или постоянстве какого-либо другого явления такого же рода (см. гл. VIII).

Может показаться удивительным, что нам удалось создать представление о постоянстве при наличии чувствительной адаптации. Уголь при ярком солнечном свете отражает больше лучей, чем снег вечером, и все-таки уголь всегда ощущается как черный, а снег — как белый (Геринг, 1925). Куда бы я ни двигался, например по аудитории, вы всегда будете видеть меня как человека постоянных размеров, хотя изображение на сетчатке изменяется с изменением расстояния от наблюдателя. Это правильно поняли художники эпохи Возрождения, открывшие перспективу. Подобным же образом движение, цвет и форма объектов остаются постоянными при изменении их физических показателей в широких пределах. Следовательно, можно сказать, что бессознательные процессы чувствительной интеграции (к которым я еще вернусь в гл. VIII) дают нам возможность ощущать предметы постоянными в изменяющейся обстановке. Если бы их не существовало, то смогли ли бы мы создать представление о постоянстве? Ответ состоит в том, что все возможные ситуации и изменения обстановки как бы находятся внутри нас; это присущие нам наследственные реакции на информацию от органов чувств, вырабатывающиеся в филогенезе с целесообразным постоянством (ср. Лоуренс, 1949; Хилгард, 1951).

Серьезное систематическое исследование наших личных измерительных приборов при помощи обычных измерительных приборов началось сравнительно поздно. Новая наука, названная затем психофизикой (Фехнер, 1862), пыталась применить к анализу ощущений систему единиц CGS (сантиметр, грамм, секунда). При определении ощущения в единицах CGS (так называемых стимулов) пришлось перескочить через промежуточные звенья процесса, являющиеся предметом настоящего изложения. Образовался как бы порочный круг, когда сначала единицы CGS выводят из чувственного опыта, а затем изучают этот опыт при помощи тех же самых единиц. Однако определение стимулов таким способом не более «порочно», чем любое другое применение этого или другого условного правила для установления системы отношений. Наука прагматична, как сказали бы в стране Пирса и Джемса¹. Она имеет определенные правила для того, что сделано,

¹ Здесь, как и в других местах книги, находит свое отражение философское мировоззрение автора, стоящего на позициях то прагматизма, то логического позитивизма. Избегая четкого решения вопроса о соотношении материи и сознания, эти философские системы, как известно, трактуют ее как «псевдопроблему», утверждая голый эмпиризм и считая, что правильность концепции определяется лишь в процессе опыта. — Прим. ред.

и для того, что еще не сделано, и так же, как в обществе, ее нормы являются условностью, которую нельзя нарушать. Вознаграждением служит возможность предсказания поведения.

Психофизик, например, говорит, что большинство людей видит желтый цвет, когда раздражитель излучает или отражает лучи с длиной волны 580 мμ. Гипотетически это приписывают определенным явлениям, которые предполагают отсутствующими или ненормальными, если человек видит не так, как предсказано. На этой общей основе в психофизике было сделано несколько важных выводов. Они были вызваны открытиями, которые в свою очередь привели к новым открытиям, причем наиболее известные из них, возможно, относятся к области зрения и слуха. Я не буду перечислять достижения Томаса Юнга, Гельмгольца, Максвелла, Геринга и многих других. Однако при изучении возникновения импульсов в органах чувств в качестве введения следует упомянуть о классическом обобщении Фехнера. Я попытаюсь объяснить его смысл особенно при сопоставлении с электрофизиологическими данными.

Вебер (1834) опубликовал ряд опытов, в которых он пытался измерить разностный порог для веса, звуковых тонов и оценки длины. Опыты с весом проводились двумя способами. В одних Вебер использовал то, что считал чистым ощущением давления, когда рука лежала на поверхности стола и на нее клались различные гири. Он пришел к заключению, что одна из двух гирь ощущается как более тяжелая, когда отношение весов обеих гирь равно 29 : 30. В другой серии опытов также использовалось мышечное чувство, так как поднимались гири, прикрытые материей. Разностный порог составлял при этом 39 : 40 (Вебер, 1846).

Фехнер (1862) пришел к заключению, что отношение порогового прироста ΔR к стимулу R есть величина постоянная, и провел несколько серий опытов, чтобы установить правильность этого закона. Саму постоянную он рассматривал как минимальную единицу чувствительности ΔS . Затем он в качестве выражения основного закона (или закона Вебера) предложил формулу:

$$\Delta R/R = k \cdot \Delta S, \quad (1)$$

где k — коэффициент пропорциональности.

Следующим его шагом было смелое допущение, что эта зависимость остается справедливой и для сколь угодно малых значений ΔR и ΔS , т. е. что можно заменить ΔR и ΔS на dR и dS , согласно известному правилу дифференциального исчисления, и уравнение (1) можно написать как элементарное дифференциальное уравнение

$$dS/dR = 1/kR, \quad (2)$$

откуда интегрированием получаем

$$S = a \lg R + b, \quad (3)$$

где постоянная a включает также коэффициент преобразования в десятичный логарифм, а b — постоянная интегрирования.

Это и есть закон Фехнера, который он вывел также и другими способами. Закон утверждает, что какая-то сторона ощущения, которую можно назвать его количеством S , пропорциональна логарифму стимула R .

Существует огромная литература, посвященная закону Фехнера: проверке его правильности, критике основных предпосылок (которые с математической стороны действительно уязвимы), попыткам подыскать ему лучшее выражение и т. п. (ср. Крис, 1923). Если тщательно проверить собственные данные Фехнера, то окажется, что их также нужно принимать с осторожностью, поскольку отношение Вебера часто варьирует. Слабость этих положений обнаруживается и многими другими фактами. Тем не менее, несмотря на справедливость большей части направленной против него критики, закон Фехнера не утратил своего значения. Психофизики до сих пор сохраняют его в своем арсенале как удобное правило, основанное на опыте, чтобы применять его, когда речь идет о разностных порогах.

С исторической точки зрения было бы неправильным рассматривать знаменитый закон Фехнера как математическое выражение, которое нельзя улучшить. Здесь снова возникает прагматический вопрос: дает ли оно что-либо существенное? Закон Фехнера показывает, что при увеличении силы раздражения R в геометрической прогрессии какая-то сторона ощущения, которую мы называли его количеством S , увеличивается в арифметической прогрессии. Полезен ли этот закон в той же мере, что и другие ограниченно применимые закономерности, например известное простое соотношение между объемом и давлением газа? Лишь очень немногие законы, если такие вообще существуют, имеют абсолютное значение, и многие полезные законы ограничены в своем применении.

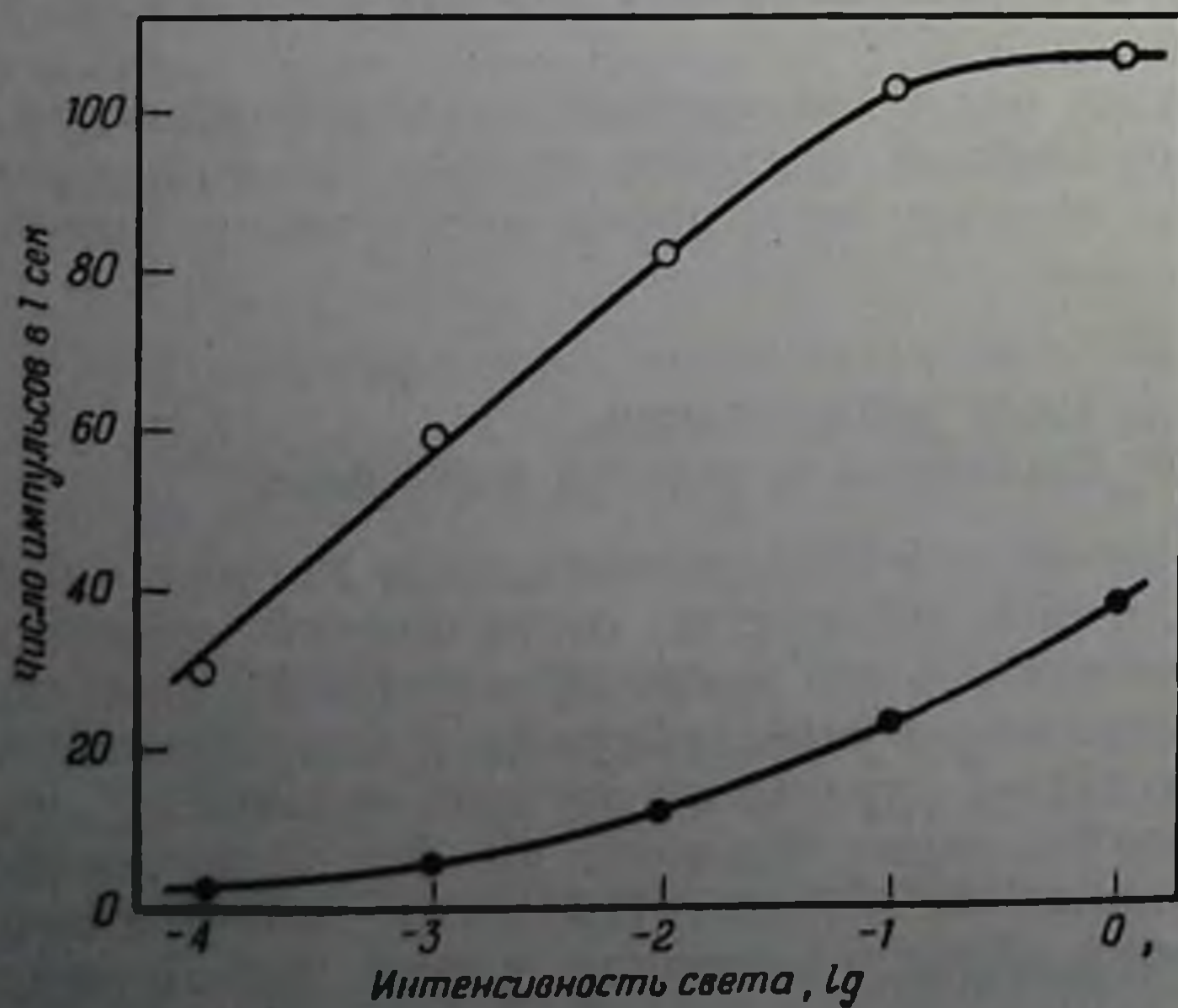
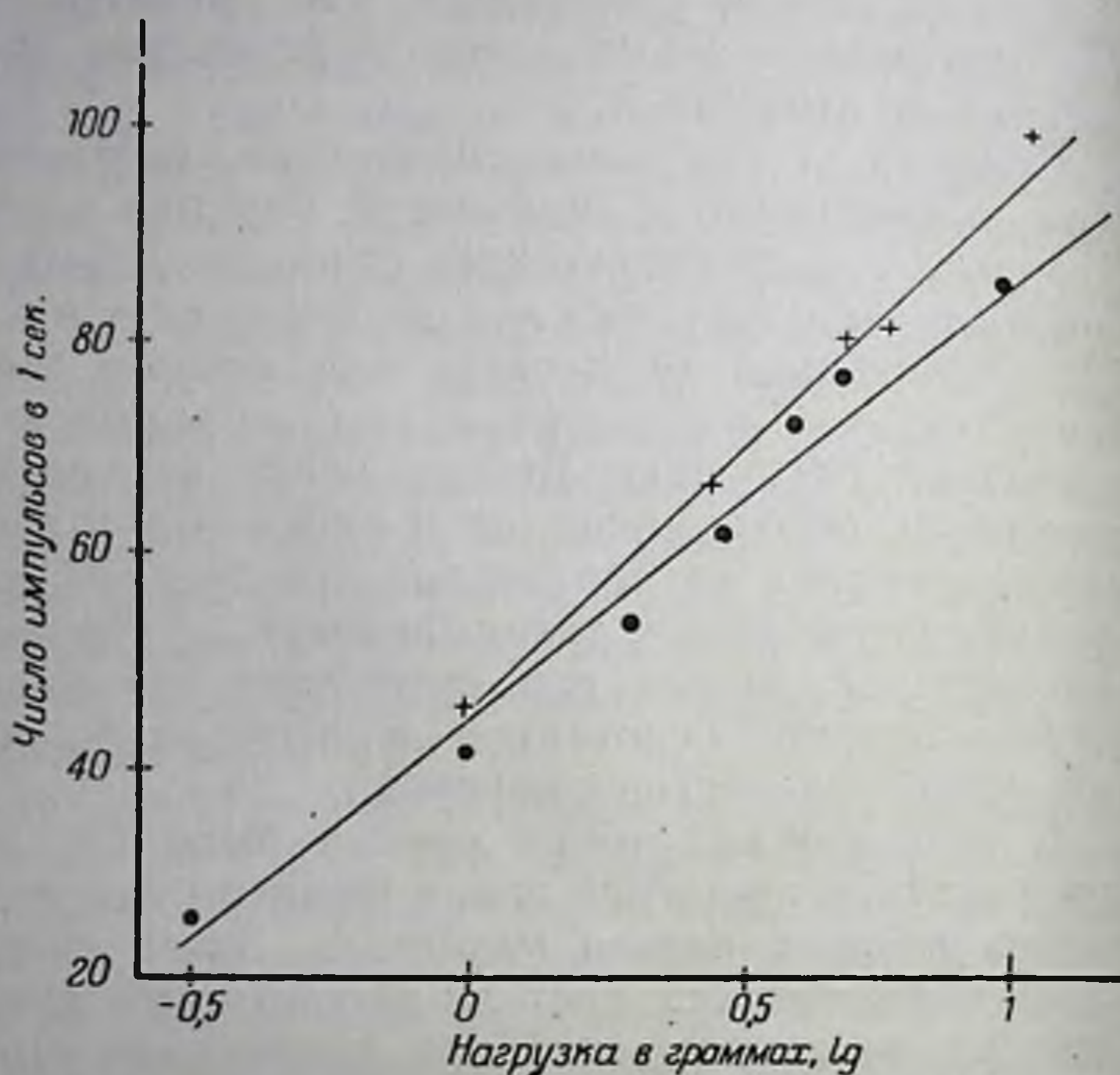
Сказанное возвращает нас к современной электрофизиологии, поскольку Фехнер, принеший большую пользу психофизике, поставил также много важных задач перед электрофизиологией органов чувств.

4. Сила раздражения, генераторный потенциал и частота импульсов

Обратимся к количественной стороне ощущения. Мы говорим о звуковых тонах различной громкости, свете разной яркости, более или менее интенсивной боли. Когда Эдриан (1926) показал, что интенсивность раздражения регистрируется в виде изменения частоты нервных импульсов, идущих от органов чувств, возник удобный случай проверить закон Фехнера. На фиг. 2 представлены кривые, записанные Меттьюсом (1931a) в лаборатории Эдриана. Они относятся к области мышечного чувства (ср. Леувен,

Фиг. 2. Импульсы в мышечном веретене лягушки при различных нагрузках (Меттьюс, 1931a).

● опыт 101; x опыт 118. Частоту импульсов измеряли спустя 1 сек. после приложения нагрузки. Температура 15°.



Фиг. 3. Зависимость частоты импульсов в зрительном волокне *Limulus* от интенсивности раздражающего света (Гартлайн и Грэхэм, 1932).

○ частота начального разряда; ● частота разряда спустя 3,5 сек. после начала освещения. Интенсивность света дана в произвольных единицах (1 единица = 630 000 лк).

1949), в данном случае к одиночному концевому органу небольшой мышцы — разгибателя на верхнебоковой стороне среднего пальца задней ноги лягушки. Показана зависимость частоты импульсов от логарифма нагрузки (в граммах). Видно, что частота импульсов, как и предполагается законом Фехнера, пропорциональна логарифму интенсивности раздражения.

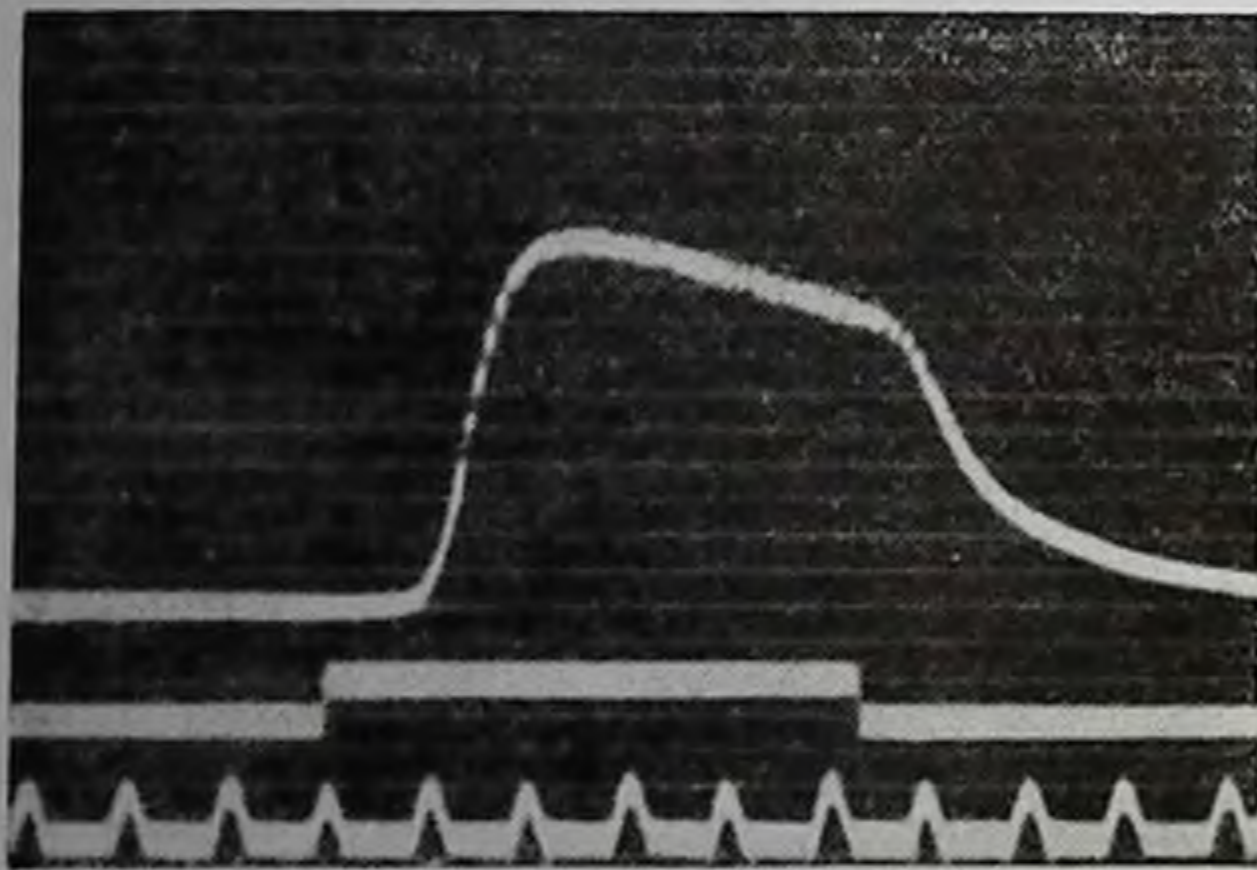
Конечно, определить интенсивность раздражения мышечного рецептора с большой точностью не очень легко. В основе его должна лежать механическая деформация, вызываемая растяжением; можно показать, что главным фактором здесь является скорее изменение длины, чем сила нагрузки. Согласно закону Гука изменение длины должно быть пропорционально натяжению, но мышца не точно следует этому закону (Бухталь, 1942; Хилл, 1953).

Более подходящим примером является концевой зрительный орган мечехвоста *Limulus polyphemus*, для которого интенсивность раздражения может быть определена с большей точностью. Глаз этого животного состоит из омматидиев — чувствительных единиц, крупное нервное волокно которых, берущее начало, как полагают, от так называемой эксцентрической клетки (Гартлайн, Вагнер и Мак-Николь, 1952), можно легко изолировать. Гартлайн и Грэхэм (1932) получили на этом препарате кривые, представленные на фиг. 3. Здесь частота импульсов также пропорциональна логарифму интенсивности раздражения. Число подобных примеров можно увеличить (ср., например, одиночные волокна слухового нерва; Галамбос и Дэвис, 1943).

Можно, по-видимому, сделать заключение, что Фехнер пришел к правильному обобщению, основа которого заложена где-то в самом рецепторном механизме.

При этом сейчас же встает вопрос: если это справедливо, то как возникает логарифмическая зависимость? Очевидно, должен существовать какой-то генераторный механизм, вызывающий разряд импульсов в нерве; этому механизму, по-видимому, предшествует, по меньшей мере, еще один механизм, обеспечивающий специфическую чувствительность концевых органов к адекватному раздражителю. С этим вопросом связана вся проблема возникновения импульсов в органах чувств (ср. Гранит, 1947). Мы имеем некоторые сведения об этом механизме, однако специальные механизмы, за исключением некоторых случаев, изучены слабо. Их высокая специфичность указывает, что они различны для разных рецепторов; в то же время мы сталкиваемся во всех случаях с одной и той же проблемой генерации импульсов в нервных окончаниях, основанной во всех рецепторах, по-видимому, на сходных принципах. Далее, эти принципы, по-видимому, нам уже известны из исследований, проведенных на периферических нервах. В работе на простых глазах, т. е. глазах, не усложненных наличием ганглиозных структур в самой сетчатке, как, например, в глазах головоногих моллюсков, изученных Фрели-

хом (1914, 1921), было обнаружено существование длительного потенциала деполяризации в чувствительных клетках во время освещения. Учитывая все сказанное, можно предположить, что разряд импульсов первоначально возникает и поддерживается генераторным потенциалом деполяризации, который либо непосредственно, либо путем электротонической передачи вдоль тонких нервных окончаний деполяризует нерв и вызывает возникновение импульсов. Обзор данных в пользу этого предположения дан Гранитом (1947). Вряд ли есть необходимость их повторять; следует только упомянуть, что деполяризационный потенциал



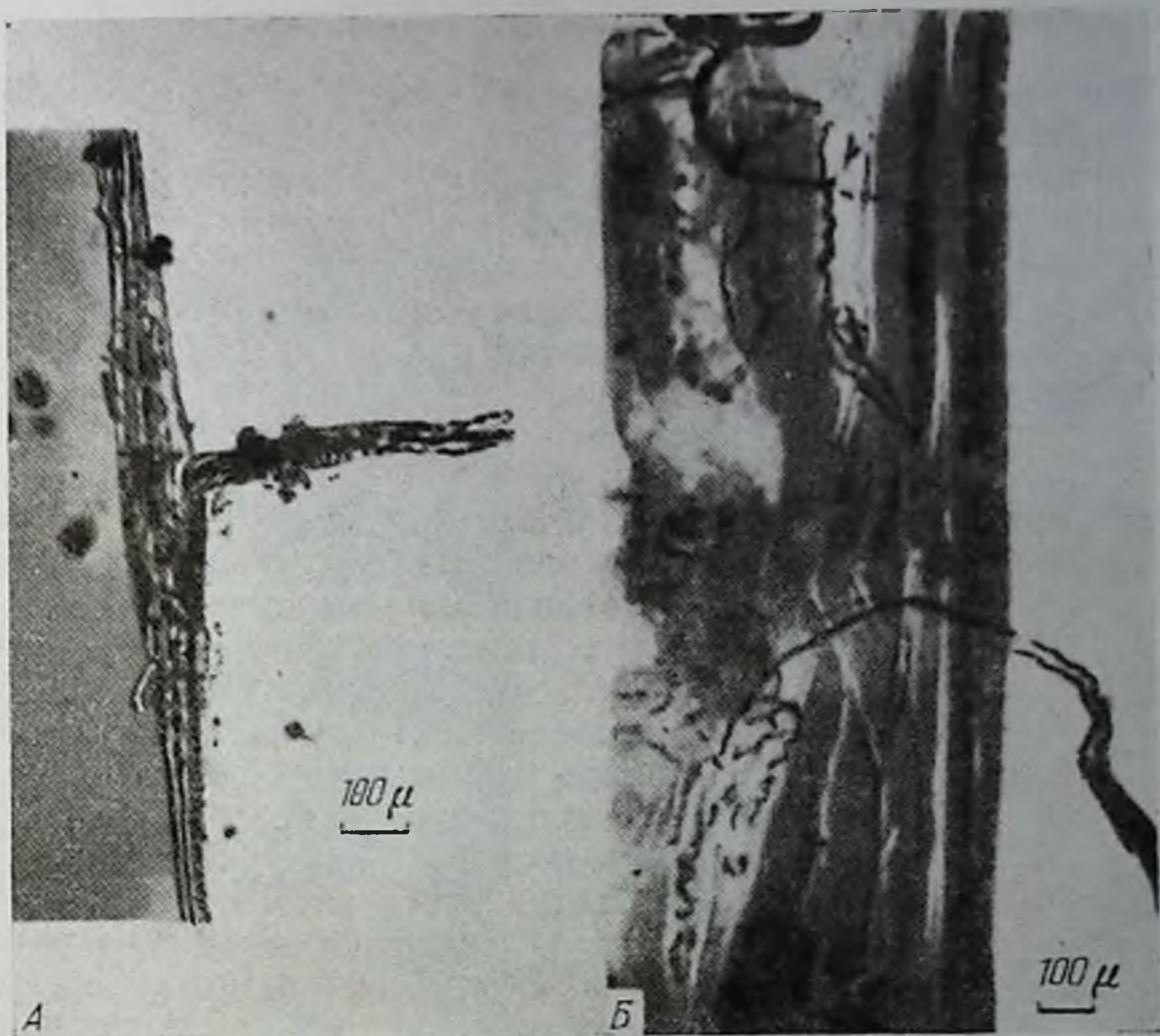
Ф и г. 4. Электроретинограмма *Eledone moschata* (Фрёлих, 1921).

Отметка времени 0,2 сек.

простых зрительных рецепторов, таких, как у головоногих моллюсков и некоторых членистоногих, был зарегистрирован уже в самом начале электрофизиологического изучения зрения. Классическая запись деполяризации в зрительных клетках глаз головоногих моллюсков, полученная Фрёлихом (1921), приведена на фиг. 4. Аутрум и сотрудники (1951, 1952) систематически изучали у насекомых деполяризацию рецепторов, исполь-

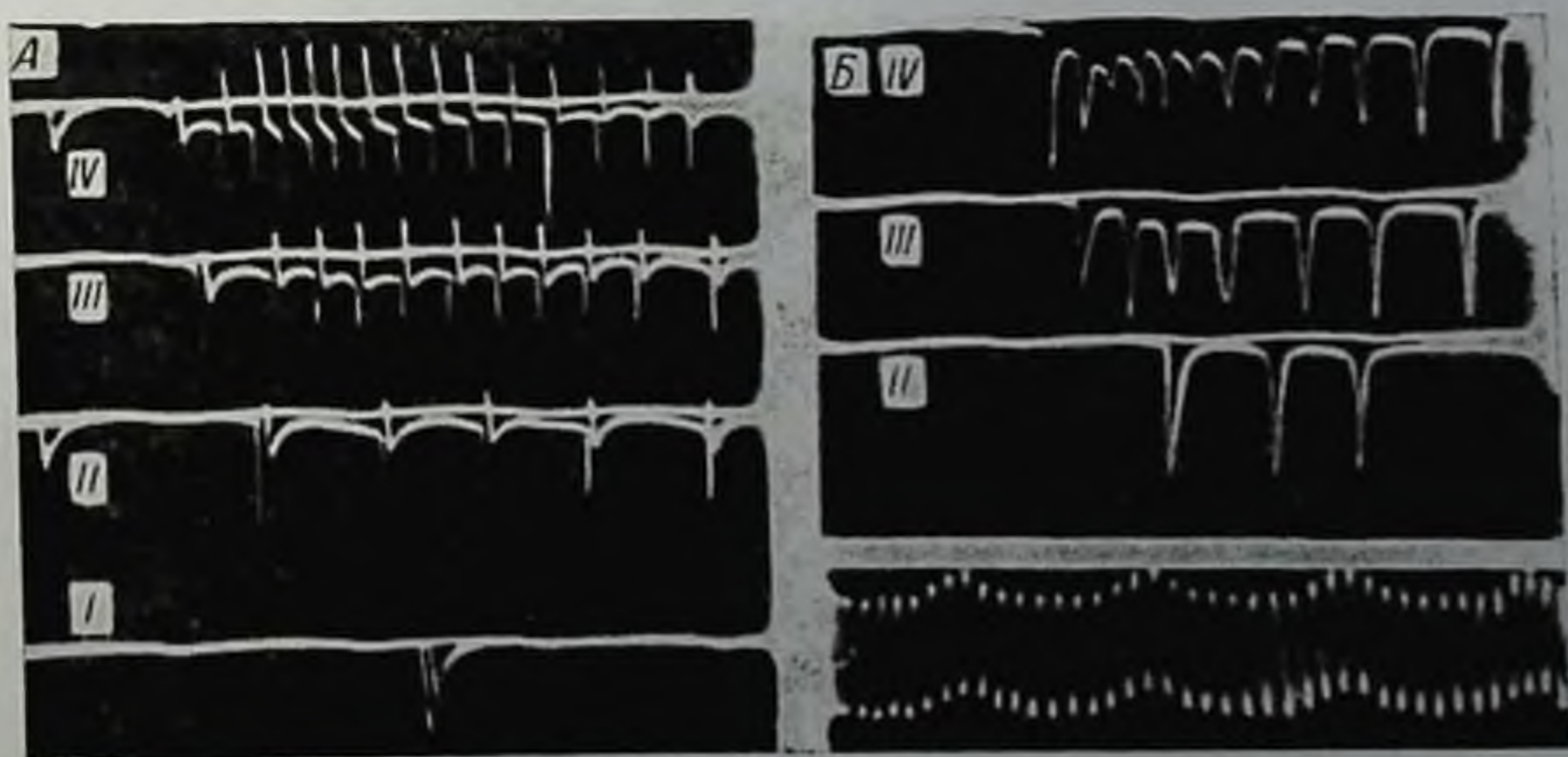
зуя глаза, в которых рецепторы и нервные структуры отделены друг от друга. Электрический ответ глаза беспозвоночного на освещение впервые наблюдали Дьюар и Мак-Кендрик (1873a,b). Вслед за этим появились работы Шатена (1880), Бека (1899), Пипера (1904) и Фрёлиха (1914, 1921). Позднее Гартлайн (1928) исследовал глаза ряда насекомых; у некоторых из них глаза были сложными и давали соответственно сложные реакции. Наконец, Гартлайн нашел, что глаз у *Limulus* представляет упоминавшийся выше относительно простой препарат, удобный для исследования. К этому я еще вернусь ниже.

Поскольку данные, касающиеся закона Фехнера, были получены при работе с мышечными рецепторами, интересно проследить эту линию исследований дальше. Недавно Катц (1949, 1950a, b) на лягушке зарегистрировал электрические изменения в афферентных нервных окончаниях разгибателя 4-го пальца, возникающие при растяжении мышцы. На фиг. 5 приведена микрофотография этого препарата; следует обратить особое внимание на расщепление одиночного афферентного волокна на ряд тонких окончаний (Б). Такое ветвление, по-видимому, характерно для



Ф и г. 5. Микрофотография мышечного веретена лягушки (Катц, 1950а).

А — изолированное живое веретено, помещенное в раствор Рингера: видны капсула, мышечные волокна и подходящие нервные волокна: нерв содержал чувствительный и двигательный аксоны (последний был отрезан). Б — окрашенный осмиевой кислотой препарат мышцы с двумя чувствительными аксонами, один из которых перерезан: мышца перед фиксацией была зажата между стеклами.

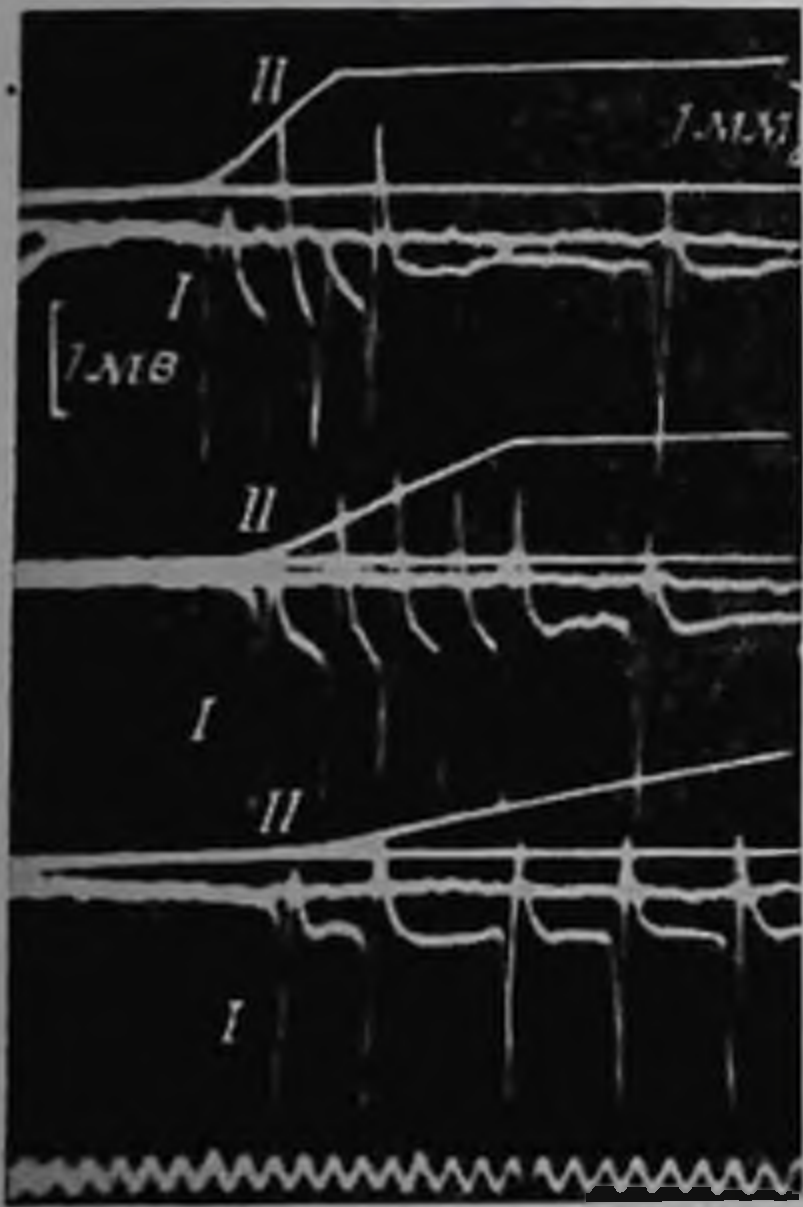


Ф и г. 6. Изменения потенциала в чувствительном аксоне при кратковременном растяжении разгибателя 4-го пальца, вызываемом сокращением портняжной мышцы (Катц, 1950b).

Отметка времени 500 пер/сек. Объяснение см. в тексте.

большинства чувствительных нервных волокон. Его физиологическое значение мы рассмотрим ниже.

На фиг. 6 и 7 представлены кривые, записанные при растяжении мышцы с ее чувствительными образованиями (веретенами). На кривой I (фиг. 6, А) виден спонтанный разряд в покое; на кривых II—IV растяжение возрастающей силы вызывает не только импульсы (быстрые отклонения), но также и медленные изменения потенциала, сдвигающие основную линию вниз. (Все записи читаются слева направо и «негативность веретен», т. е.



Ф и г. 7. Электрическая реакция (I) на механическое растяжение (II), создаваемое с тремя разными скоростями (Катц, 1949).

Реакция состоит из пиков и медленной местной деполяризации, которая зависит от скорости и амплитуды растяжения. Отметка времени 500 пер/сек.

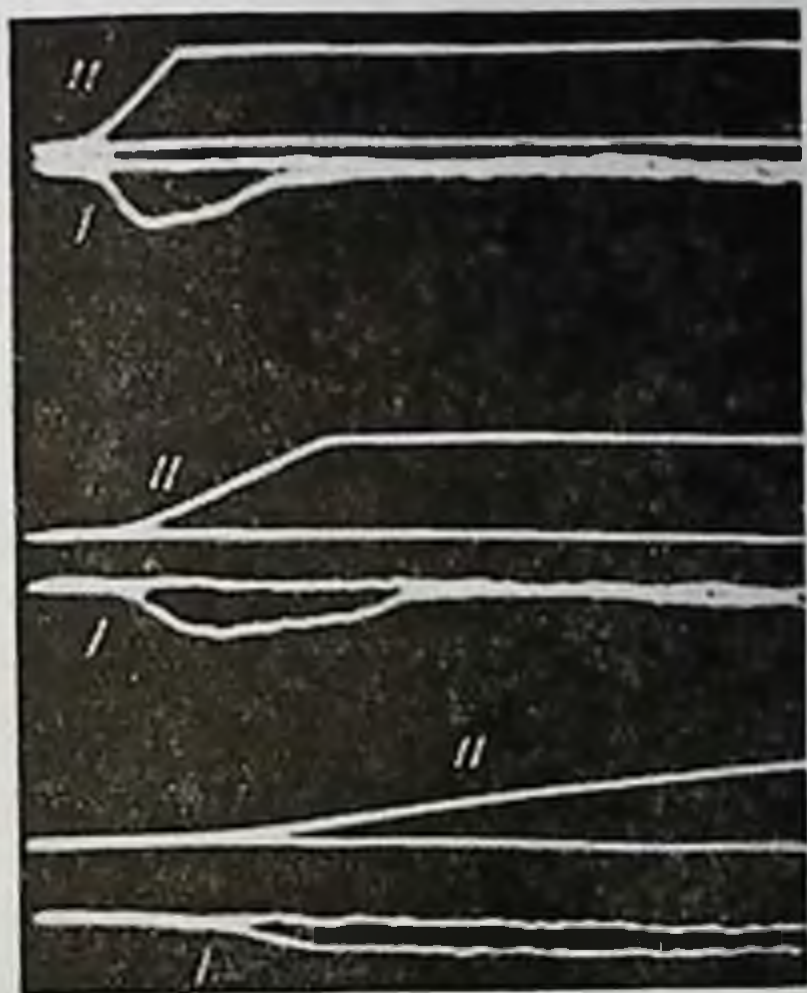
положительная разность потенциалов между электродами, показана как отклонение книзу; колебания величины пиков, например кривая II, по-видимому, обусловлены возникновением импульсов попеременно в разных ветвях аксона.) На фиг. 6, Б подобные кривые записаны монофазно после разрушения центральной части аксона (на этом препарате аксон разделялся на две ветви перед местом вхождения в мышцу). Медленное изменение потенциала, по-видимому, возникает в самом чувствительном концевом образовании и электротонически проводится вдоль нервных окончаний до отводящих электродов¹. Во время интенсивной деполяризации, вызванной растяжением (фиг. 6, Б, IV), величина пика уменьшается. Это обусловлено местной деполяризацией, а не проведением возбуждения во время рефрактерного периода. На двухфазной кривой (фиг. 6, А, IV) подобный эффект отсутствует, что означает, что на несколько миллиметров в сторону, за пределами электротонического распространения из окончаний, импульсы восстанавливаются до полной

величины. Пики и потенциалы деполяризации в окончаниях при разных скоростях растяжения показаны на фиг. 7.

После приложения прокаина импульсы исчезают, однако медленные изменения потенциала сохраняются и, таким образом, их можно исследовать изолированно. На фиг. 8 показан этот

¹ Позднее Каффлер отводил потенциалы непосредственно от рецепторного окончания мышечного веретена дорзальных хвостовых мышц рака. Результаты Катца, полученные при отведении от нервных окончаний, подтвердились со всех точек зрения, как это видно из обзора, помещенного в этой главе.

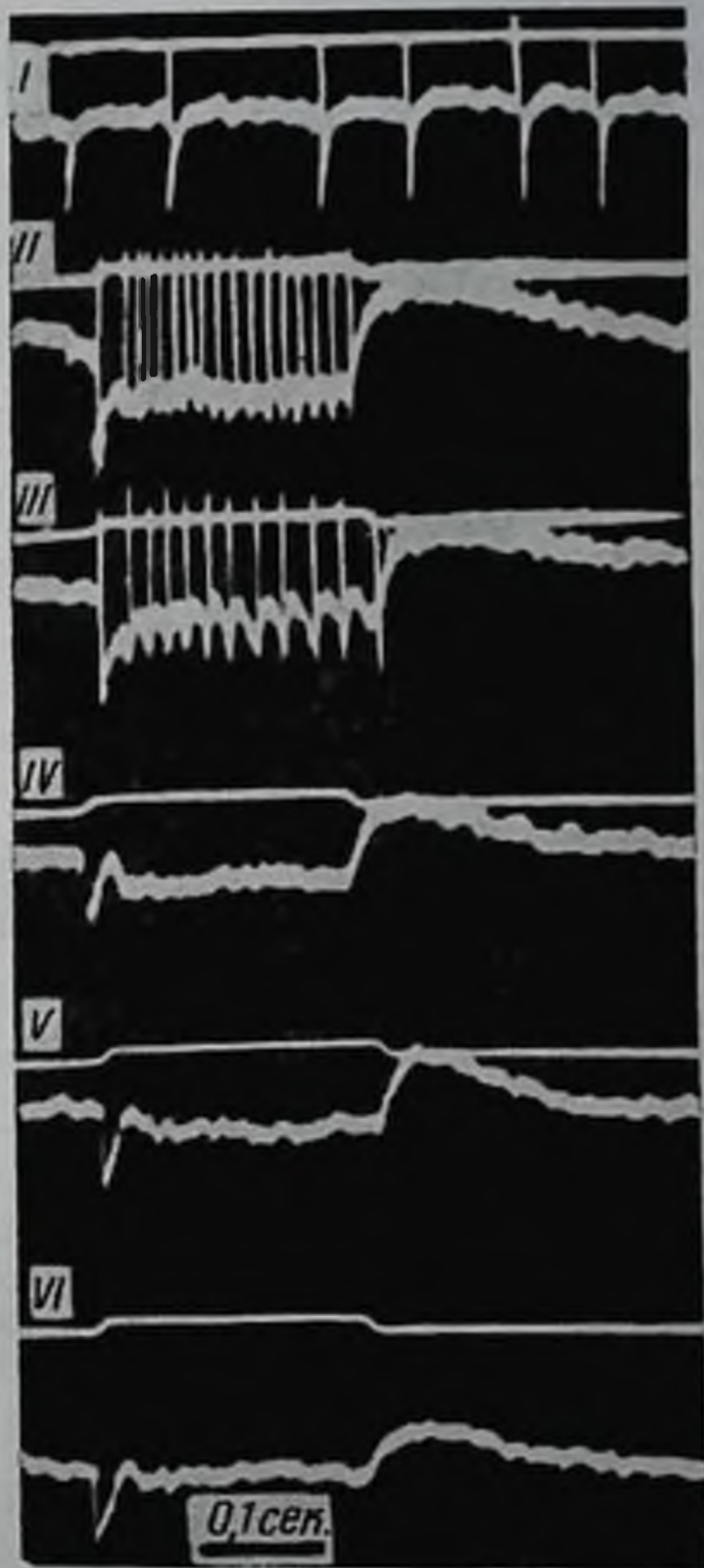
эффект при растяжении с разной скоростью (подъем линии вверх). Вначале наблюдается относительно быстрое отклонение, которое Катц назвал динамическим эффектом и за которым следует дли-



Ф и г. 8. То же, что на фиг. 7, но после приложения 0,5-процентного раствора прокаина. Импульсы исчезли и остались только медленные изменения потенциала (Катц, 1950b).

тельный статический эффект. При прекращении растяжения возникает динамическое колебание в противоположном, позитивном, направлении, перекрывающее исходный уровень, — гиперполяризация (фиг. 9); ясно, что афферентный аксон в это время не реагирует.

Прежде чем рассматривать медленные изменения потенциала, сопровождающие возбуждение в окончаниях, интересно обратиться к фиг. 10, показывающей соотношение между частотой импульсов и величиной длительной местной деполяризации. Как видно, зависимость прямо пропорциональна. Из опытов, результаты которых отображены на фиг. 2, следует, что частота импульсов мышечного веретена лягушки пропорциональна логарифму нагрузки. В связи с этим мы ставили вопрос, в какой части ре-



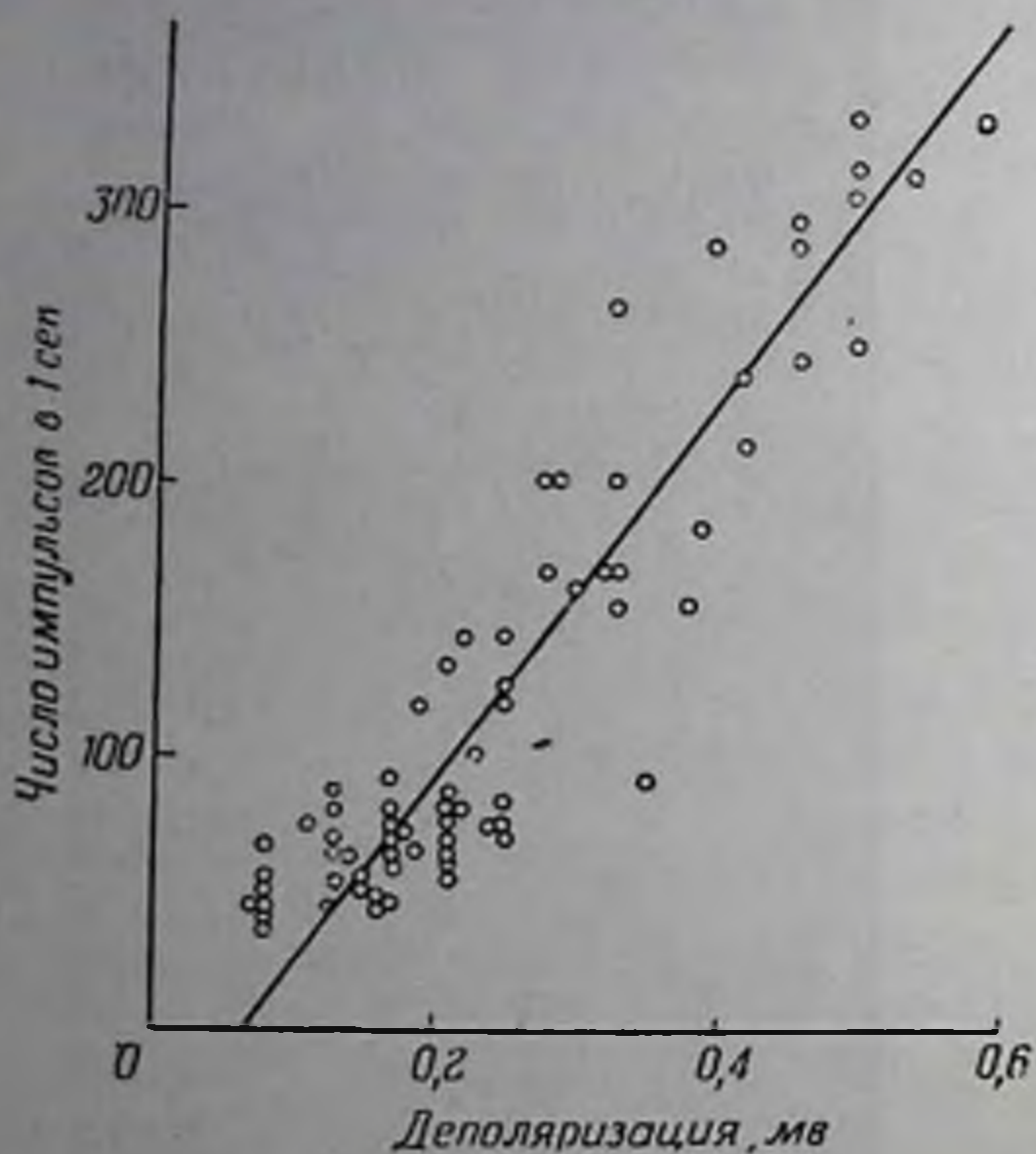
Ф и г. 9. «Эффект выключения» в конце периода растяжения. (Катц, 1950b).

I — спонтанные разряды в покое; II—VI — разряды при растяжении на 1,8 мм. I—III — нормальный препарат (начальная длина препарата в случае кривой III несколько меньше, чем в случае кривых I и II); IV—V — после приложения 0,15-процентного раствора прокаина (начальный пик есть, но он не виден на фотографии); VI — после приложения 0,3-процентного раствора прокаина. Начальная длина препарата 15—16 мм

цептивного механизма возникает эта логарифмическая зависимость; ясно, что она возникает не между генераторным потенциалом и разрядом импульсов, так как величина генераторного потенциала непосредственно определяет частоту импульсов. Эта зависимость должна возникать в цепи процессов где-то раньше, однако опыты Катца не представляют каких-либо данных относи-

тельно того, как энергия механического растяжения превращается в местную деполяризацию.

В настоящее время, вероятно, еще слишком рано делать какие-либо выводы из выделения в деполяризационном потенциале динамической и статической компонент. Однако положительное колебание мембранного потенциала (гиперполяризация) при прекращении раздражения представляет, по-видимому, чрезвычайно интересный факт и может оказаться общим явлением, поскольку, как мы увидим ниже, имеются данные об уменьшении частоты афферентных импульсов после возбуждения (поствозбудительное торможение) во многих чувствительных образованиях, отличных от мышечного веретена лягушки.

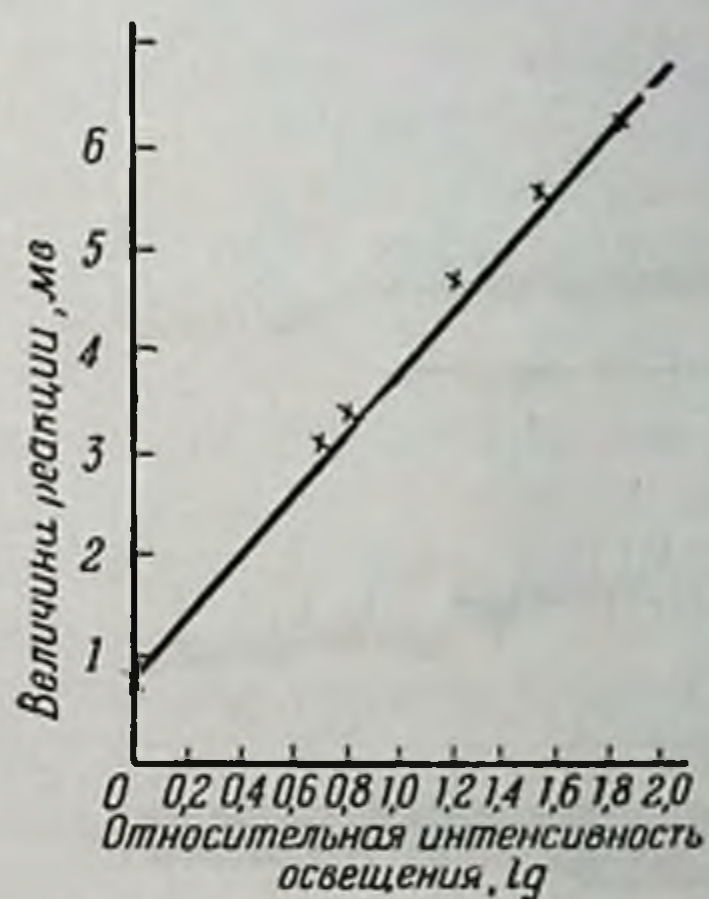


Ф и г. 10. Соотношение между местной деполяризацией и частотой импульсов в мышечном веретене лягушки (Катц, 1950b).

Результаты 91 пары опытов.

Катц не выразил свои данные графически, так чтобы их можно было непосредственно сравнить с фиг. 2, иллюстрирующей отношение между частотой импульсов и логарифмом нагрузки. Поэтому я обращусь к зрительным клеткам глаз, в которых реакцию можно зарегистрировать, если не в чистом виде, то все же без примеси потенциала от нервных центров, находящихся в тесном контакте с рецепторным слоем. Можно ожидать, что генераторный потенциал будет приблизительно пропорционален логарифму интенсивности раздражения. Кривая на фиг. 11 показывает, что в глазе головоногого моллюска это действительно так. Для сравнения я привожу фиг. 12, на которой представлена кривая, относящаяся к начальной фазе электрической реакции такого сложного глаза, как глаз кошки, что будет обсуждаться в гл. V (ср. Гранит, 1947). Учитывая все эти результаты, мы имеем некоторые основания утверждать, что, несмотря на многие возражения, выдвигаемые против его закона, Фехнеру удалось обнаружить

какие-то основные свойства. Длительный генераторный потенциал связан логарифмической зависимостью с интенсивностью раздражения, хотя, как я уже говорил, когда будут получены полные данные на различных одиночных концевых органах, другие формулы, вероятно, окажутся более подходящими. Кривая в общем имеет тенденцию к *S*-образной форме. Я поднял этот вопрос в связи с классическим законом; в конце концов нужно быть благодарным за работу, которая оставила в качестве наследства такое глубокое понимание проблемы.



Ф и г. 11. Величина электрической реакции глаза головного моллюска на освещение (Фрёлих, 1921).



Ф и г. 12. То же, что и на фиг. 11, в отношении величины волны *b* темноадаптированного глаза кошки.

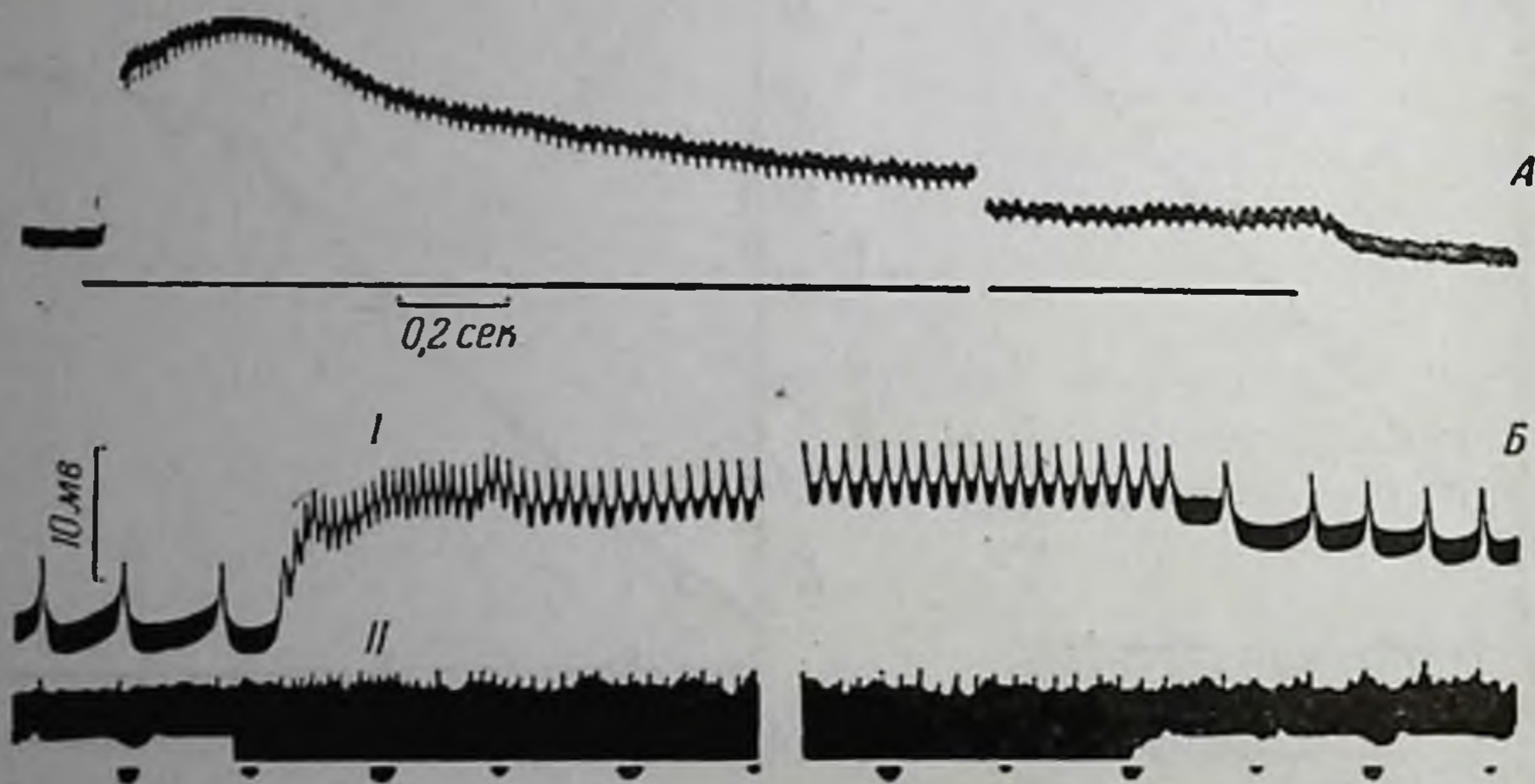
В месте, где кривая приближается к асимптоте (отмечено стрелкой), скорость нарастания волны *b* продолжает повышаться с увеличением интенсивности света (ср. с фиг. 75).

Дальнейшие успехи этого направления исследований, касающихся генераторного потенциала, были в значительной мере связаны с методикой внутриклеточных капиллярных микроэлектродов, развивавшейся в частности Грэхэмом и Джерардом (1946) и Лингом и Джерардом (1949). В их работах электродами служили тонкие микропипетки, которые можно было вводить внутрь отдельных клеток.

Для прямого измерения мембранного потенциала как в покое, так и во время активности Ходкин и Гексли (1939), а также Кэртис и Коль (1940) вводили микроэлектроды в гигантское нервное волокно кальмара со стороны перерезанного волокна. Среди других результатов в этих работах был открыт тот важный факт, что пик потенциала действия превосходит мембранный потенциал. Микроэлектроды не должны быть очень тонкими, поскольку гигантские нервные волокна имеют в диаметре около 0,5 мм. Кончики капиллярных микропипеток Джерарда, Грэхэма и Линга имели менее 0,5 μ в диаметре, и при введении их в клетку

ее мембрана облегла капилляр, препятствуя тем самым свободному обмену ионов через отверстие. Электроды можно оставить в клетке на довольно значительное время. При помощи этой методики Брок, Кумбс и Экклс (1951, 1952) выполнили важные работы на клетках передних рогов спинного мозга.

Гартлайн и сотрудники опубликовали недавно некоторые предварительные результаты работы, проводимой при помощи этой методики на изолированном омматидии глаза *Limulus* (Гартлайн, Вагнер и Мак-Николь, 1952). Кривая на фиг. 13, А (взятая для сравнения) получена на одиночном омматидии и его



Ф и г. 13. Потенциал действия изолированного омматидия глаза *Limulus* (Гартлайн, Вагнер и Мак-Николь, 1952).

А. Потенциал действия омматидия и его нерва, возникающий в ответ на длительное постоянное освещение. Отклонение вверх означает увеличение негативности роговицы по отношению к перерезанному концу нерва. Линия над отметкой времени показывает период освещения (запись прерывали приблизительно на 8 сек.). Усилитель постоянного тока. Б. Одновременная регистрация потенциалов, возникающих внутри омматидия (I) и в нервном пучке, связанном с омматидием (II), в ответ на длительное освещение. Черная полоса под кривой II показывает длительность освещения. Активность омматидия регистрировали по изменению потенциала между микроэлектродом (с диаметром на конце 1 μ), вводимым в него, и индифферентным электродом, находящимся в растворе, покрывающем глаз. Усилитель постоянного тока; потенциал покоя компенсирован при помощи потенциометра. Для регистрации потенциалов с нерва использовали фитильковые электроды и усилитель переменного тока. Отметка времени 0,2 сек.

нервном волокне обычным способом, т. е. в тех условиях, когда обе эти структуры расположены между электродами. Кривая показывает, что импульсы возникают во время подъема потенциала деполяризации омматидия и их частота уменьшается при снижении электрической реакции омматидия. Однако соотношение между величиной потенциала и частотой импульсов не такое простое, как в нервных окончаниях мышечного веретена лягушки. Авторы предполагают, что здесь имеется по крайней мере два источника потенциала — омматидий и нервная сеть: «Сама нервная сеть принимает, по-видимому, большое участие в возникновении градиента потенциала, регистрируемого таким способом. Это можно видеть непосредственно на некоторых препаратах, в особенности на тех,

которые слегка повреждены, в результате чего отсутствует серия разрядов нервных импульсов. В тех случаях, когда в нервной сети наблюдаются такие медленные колебания потенциала (отчасти электротонические, похожие на те, которые измерял Катц), их изменения во времени очень сходны с возрастанием и уменьшением частоты импульсов на неповрежденных препаратах... хотя точного количественного сравнения еще не проводили» (стр. 135).

Представление об электротонической волне как раздражителе нервных окончаний является частью теории «генераторного потенциала» (см. Гранит, 1947). Электротонические потенциалы в зрительном нерве лягушки были описаны Гранитом и Терманом (1938) и измерены в нашей лаборатории Бернхардом (1942) на *Dytiscus*. Электротоническую волну в зрительном нерве *Limulus* можно также видеть на ранних кривых Гартлайна и Грэхэма (1932).

Кривая I на фиг. 13, Б была получена при помощи микроэлектрода. Поскольку эти опыты еще не опубликованы полностью, я приведу их в описании самих авторов (Гартлайн, Вагнер и Мак-Николь, 1952): «Для получения реакции, показанной на кривой, необходимо втыкать капилляр много раз, несмотря на то, что вся группа клеток ретинулы всегда составляет значительную часть объема омматидия. Это, по-видимому, подтверждает наше предположение, что именно эксцентрическая клетка дает разряд нервных импульсов. В опыте (из которого взята фиг. 13)... последнее удачное втыкание отрицательного микроэлектрода вызвало внезапное изменение его потенциала, причем разность потенциалов между отрицательным и индифферентным электродами увеличилась по крайней мере на 50 мв. В то же время в нервном пучке, отходящем от омматидия, внезапно появились спонтанные импульсы, и синхронно с каждым нервным импульсом микроэлектрод отводил пикоподобные положительные отклонения (как видно на фиг. 13)... Чем выше интенсивность раздражающего света, тем больше потенциал микроэлектрода, тем сильнее возрастает частота импульсов» (стр. 136—137). Далее авторы пишут: «Наш опыт работы с этим препаратом слишком ограничен, чтобы обсуждать соотношение между величиной потенциала и частотой нервного разряда или связывать изменения потенциала, отводимые микроэлектродом, с медленными потенциалами действия, отводимыми наружными электродами (фиг. 13, А) от омматидия или нервного пучка» (стр. 137). Дальнейшие опыты на этом препарате, несомненно, предоставят вскоре недостающие данные¹. В отно-

¹ Уже после того как это было написано, Гартлайн и сотрудники (личное сообщение) действительно показали, что в омматидии, так же, как в мышечных веретенах, частота импульсов прямо пропорциональна полустационарной (статической) фазе генераторного потенциала, отводимого от самого омматидия. Этот потенциал пропорционален логарифму интенсивности света.

шении сетчатки позвоночных в этом вопросе еще не достигнуто такой ясности (см. гл. V).

Недавно двум группам исследователей (Альваре-Буилья и Рамирес де Арельяно, 1953; Грей и Сато, 1953а, б) удалось зарегистрировать генераторный потенциал тельца Пачини (гистологию этого органа см. ниже на стр. 47). Таким образом, еще на одном примере подтверждается теория раздражения при помощи генераторного потенциала. Применения этой теории к деятельности органа слуха обсуждалось Дэвисом, Тасаки и Гольдштейном (1952), а также Тасаки и Фернандесом (1952). Используя внутренние вибрирующие микроэлектроды, Бекеш (1952b) в своей блестящей работе показал, что микрофонный потенциал улитки, по-видимому, возникает в чувствительных волосковых клетках, сидящих на основной мембране. Таким образом, микрофонный эффект улитки, который одно время считали сопутствующим явлением, теперь снова рассматривают как генераторный потенциал механорецепторов уха. Цоттерман (1943) 11 лет назад при помощи одного из моих платиновых микроэлектродов и микроманипулятора исследовал распределение микрофонного потенциала над большим *sacculus* щуки, так же, как это делают на сетчатке, и с очевидностью показал, что микрофонный потенциал возникает в чувствительной макулярной области этого органа. Отведение от нерва выявило, что пики возникают на вершине волны микрофонного потенциала. С того времени, как я имел удовольствие видеть эти опыты, я ждал, когда физиологи в области слуха возвратятся к представлению о том, что микрофонный эффект улитки может быть генераторным потенциалом кортиевого органа. Работы Бекеш (1952а, б), выполненные при помощи микроэлектродов, содержат также важный анализ распределения электрических потенциалов в этом органе.

Все эти данные о генераторном потенциале, конечно, не исключают возможности, что в некоторых концевых органах основное значение имеет химический механизм, а генераторный потенциал не имеет никакого значения или играет лишь небольшую роль как промежуточное звено.

5. Адаптация и аккомодация

Наиболее известным электрофизиологическим эквивалентом чувствительной адаптации является уменьшение в одиночном афферентном волокне частоты импульсов, идущих от концевого органа, при постоянном раздражении. Это явление уже иллюстрировалось многими приводившимися выше кривыми. Со времени ранней работы Эдриана (1928) известно, что существуют концевые органы с медленной и быстрой адаптацией. В качестве примеров этих двух групп можно взять быстро адаптирующиеся тактильные рецепторы и медленно адаптирующиеся мышечные веретена (см. гл. VI). Довольно полное изложение вопроса об

адаптации с точки зрения представления о механизме действия органов чувств, как о возникновении генераторного потенциала, раздражающего нервные окончания, дано в другой моей книге (Грант, 1947). В то время еще было необходимо обращаться к таким аналогиям, как раздражение периферического нерва медленно возрастающим постоянным током. В предыдущем разделе было показано, что в настоящее время генераторный потенциал исследуют непосредственно в месте возникновения пиков при помощи микроэлектродов. В этом, несомненно, состоит основной путь дальнейших исследований. Представление о генераторном потенциале как о промежуточном звене в процессе образования чувствительного разряда, какова бы ни была его конечная судьба, является полезной теорией, направляющей дальнейшее изучение действительного механизма возникновения импульсов.

Концевой орган состоит по крайней мере из двух тесно связанных механизмов: одного, обуславливающего его специфическую чувствительность (например, светочувствительное вещество в случае глаза), и другого, например генераторного потенциала, обуславливающего превращение специфических изменений в такую форму энергии, которая способна вызвать разряд импульсов в нервных окончаниях. Оба механизма могут адаптироваться к раздражителю, однако поскольку разряд вызывается именно генераторным потенциалом, уменьшение частоты импульсов указывает на адаптацию последнего механизма. Следовательно, начальный подход к проблеме адаптации состоит в изучении генераторного потенциала и его связи с частотой пиков (см. выше). Для такого исследования удобны мотонейроны. Бронк, Кумбс и Экклс (1951, 1952) вводили микроэлектрод в мотонейроны и отводили непосредственно их генераторный потенциал — характерную деполяризацию клетки, которая, как они полагали, зависит от химического медиатора. В глазу химическим медиатором, скорее всего, следует считать светочувствительные вещества. В некоторых двигательных концевых пластинках мышц генераторным потенциалом, как показали Экклс и О'Коннор (1939), Экклс, Катц и Каффлер (1941) и Каффлер (1942, 1949), является потенциал концевых пластинок, наблюдавшийся впервые Гёпфертом и Шефером (1938). Наконец, Фет и Катц (1951) при помощи внутриклеточного отведения наглядно показали, что освобождение ацетилхолина приводит к возникновению потенциала концевой пластинки, который в свою очередь вызывает разряд. Таким образом, классическая ацетилхолиновая теория передачи возбуждения Дейла (1952) была объединена с электрической теорией.

В связи с этим возникает общий вопрос, принимает ли химический медиатор также участие в превращении механической деформации рецепторов, например при прикосновении или растяжении, в генераторный потенциал. Броун и Грей (1948), а также Дуглас и Грей (1953) зарегистрировали чувствительные разряды импульсов, идущие от кожи и брыжейки в ответ на введение

ацетилхолина в артерию. Подобные же результаты на афферентных волокнах терморецепторов получили Додт, Скоуби и Цоттерман (1953) (ср. психофизические тесты Бинга и Скоуби, 1950). Из этого еще не следует, что данное вещество играет роль в нормальной передаче; не считают этого и упомянутые выше авторы. Действительно, Броун, Дуглас и Грей приводят данные, противоречащие этой точке зрения. Хэнт (1952b) сообщает, что ацетилхолин вызывает разряд импульсов в афферентных спиральных волокнах мышечного веретена, однако его данные указывают, что это влияние ацетилхолина не прямое и обусловлено деполяризующим действием этого вещества на двигательные концевые пластинки эфферентных γ -волокон, вызывающих сокращение мышечного веретена (см. гл. VI). По отношению к ацетилхолину концевые пластинки γ -волокон ведут себя так же, как обычные двигательные концевые пластинки α -волокон. Гранит, Скоглунд и Теслаф (1953) обнаружили, что в тех же афферентных волокнах, идущих от веретена, импульсы возникают и при очень малых дозах сукцинилхолина; однако в этом случае имеются данные также и о его прямом действии на само чувствительное образование. Сукцинилхолин вызывает также разряды импульсов в хеморецепторах каротидного клубочка (Ландгрэн, Лильестранд и Цоттерман, 1952), в котором отсутствует мышечный аппарат, связанный с чувствительным образованием и осложняющий анализ. Это дает представление о состоянии вопроса в настоящее время¹. Для разрешения данной проблемы необходимо провести очень четкие исследования с применением микрометодов. Химическая передача, как таковая, по-видимому, не является необходимой для механорецепторов (ср. Грей и Малькольм, 1950; Дуглас и Грей, 1953). Механическое раздражение нерва было продемонстрировано и изучалось Тигерштедтом еще в 1880 г. Механорецепторы уха имеют латентный период, слишком короткий для какого-либо иного воздействия, кроме прямой механической стимуляции: 0,15 мсек при сильном раздражении (Девис, Тасаки и Гольдштейн, 1952).

Аккомодация нерва по отношению к генераторному потенциалу рецептора может явиться существенным фактором адаптации, хотя в то же время из ранних работ Эдриана, Кеттла и Хогленда (1931), а также Кеттла и Хогленда (1931) известно, что рецепторы кожи можно адаптировать до нулевой возбудимости без возникновения в них импульсов. Следовательно, одной лишь аккомодацией нерва нельзя полностью объяснить адаптацию рецепторов.

Что же такое явление аккомодации? В настоящее время мы располагаем чисто формальным описанием того факта, что в нерве после каждого импульса происходит процесс восстановления, который противодействует возникновению нового импульса.

¹ Лильестранд (1954) опубликовал обзор по вопросу о химической передаче, обращая особое внимание на хеморецепторы.

Некоторые наиболее известные примеры математической обработки результатов, полученных при изучении этого явления, были даны Монье (1934), Хиллом (1935—1936) и Катцем (1939). Обсуждение вопроса в отношении органов чувств дано у Гранита (1947). До настоящего времени явление аккомодации еще не заняло своего окончательного места в современных физико-химических теориях возбуждения, хотя Ходкин и Гексли (1952) высказывали некоторые предположения, основанные на экспериментальных данных. Для целей настоящей работы достаточно понять, что возбуждению противодействуют какие-то противоположные процессы, которые мы называем «аккомодацией». Необходимо, следовательно, выяснить, могут ли подобные процессы в рецепторах противодействовать длительному раздражению генераторным потенциалом. Если это так, то они могли бы участвовать в адаптации, определяемой по уменьшению частоты импульсов во время длительного раздражения.

Классический метод определения аккомодации, предложенный Крисом (1884), состоит в раздражении нерва медленно нарастающим током. При этом наблюдают, может ли нерв реагировать на раздражение, когда ток нарастает очень медленно, т. е. в условиях наибольшего развития аккомодационных процессов, препятствующих возбуждению. Люкас (1907) обнаружил, что имеется «минимальный градиент тока» или его критическая крутизна, ниже которой ток просто не способен вызывать возбуждение. Это и есть «предельная крутизна» французских исследователей (см., например, Монье, 1934). Предельная крутизна является выражением аккомодации и может быть использована для ее измерения. Учитывая современные методы исследования, необходимо установить то же самое на одиночном нервном волокне и одиночном перехвате Ранвье, раздражаемом током, имеющим направление изнутри кнаружи. Соседние перехваты должны быть кокаинизированы. Тасаки (1950, 1953а) и Франкенхейзер (1952) повторили опыты, именно при этих условиях, и пришли к одному и тому же выводу, что для возбуждения нерва лягушки необходим некоторый минимальный градиент тока. Франкенхейзер, однако, утверждает, что можно наблюдать повторные разряды импульсов, если не кокаинизировать следующий перехват Ранвье, для того чтобы процессы, связанные с возбуждением, могли его достигать.

Означает ли это, что генераторный потенциал в рецепторах может вызывать импульсы лишь благодаря электротоническому распространению на ряд перехватов Ранвье? В связи с этим следует ли считать, что рецепторы растяжения дают импульсы в течение длительного времени с частотой, пропорциональной величине генераторного потенциала (см. фиг. 10), или что одиночные чувствительные волокна позвоночных ведут себя в значительной мере подобным же образом при раздражении их медленно нарастающим током (см., например, Гранит и Скоглунд, 1943; Кацуки и Йошино, 1952)? По вопросу о возникновении серий импульсов

в нерве имеется много работ (см., например, Бидерман, 1895; Фессар, 1936; Скоглунд, 1942; Кугельберг, 1944; Лаже и Лундберг, 1949; Сато, 1952, а также работы французских исследователей (см. ниже), которые особенно много сделали в этой области).

Мой ответ на поставленный вопрос заключается в следующем: в настоящее время мы еще не располагаем достаточными сведениями, чтобы окончательно объяснить, каким образом генераторный потенциал в чувствительных образованиях может поддерживать длительное время состояние раздражения их нервных волокон при наличии аккомодации. Кривые, представленные на фиг. 125, показывают, что одиночный рецептор растяжения в разгибателе ноги у децеребрированной кошки дает импульсы в течение значительного времени с частотой до 300 имп/сек. Иннервацию мышцы сохраняли неповрежденной, раздражителем служило растяжение, а для отведения брали лишь тонкую веточку заднего корешка спинного мозга. Следовательно, условия опыта были вполне физиологическими. Каким же образом возникает такой длительный и интенсивный разряд импульсов?

Можно предложить следующие, не обязательно исключающие друг друга объяснения.

1. Известно, что в нервных волокнах с сильно выраженной аккомодацией можно вызвать ритмическую импульсацию и утрату аккомодации, например при помощи агентов, вызывающих декальцинацию (см., например, Фессар, 1936; Соландт, 1935—1936; Бринк и Бронк, 1937; Монье и Копе, 1939). Многие чувствительные нервы в нормальных условиях могут находиться в состоянии, близком к возникновению импульсов, и обладать свойством, которое Л. Лапик и М. Лапик (1937, 1938) называли авторитмичностью и которое Монье и Копе (1939) характеризовали как специфический феномен резонанса. А. Монье (1952) дал сводку своих последних работ, касающихся этого явления в нервах. Роль явления резонанса в специфических афферентных нервных волокнах еще неизвестна; ввиду важности вопроса это явление следует изучать в связи с генераторным потенциалом, частотой импульсов и адаптацией.

2. Весьма вероятно, что тонкие амиелиновые нервные окончания, характерные для большинства органов чувств (см. фиг. 5, Б), специально приспособлены, чтобы в них не возникала аккомодация при воздействии потенциала рецептора. Так, Катц (1950а, б) показал, что в тонких нервных окончаниях мышечного веретена, даже при отсутствии какого-либо раздражения, могут возникать небольшие нераспространяющиеся пиковые потенциалы, которые перерастают в распространяющиеся импульсы, если несколько таких потенциалов одновременно достигают места слияния отдельных веточек в одно волокно (см. также Беллер, Никольс и Штрём, 1953). Такое спонтанное возникновение импульсов является почти решающим доводом против наличия аккомодации. Я коснусь этих опытов более подробно в связи с

вопросом о механизме спонтанного возникновения импульсов в органах чувств (гл. III). Даже если бы в отдельных нервных окончаниях существовала некоторая аккомодация, наличие большого числа этих окончаний обеспечило бы раздражение на «статистической основе» при слиянии этих веточек в общий нерв. Эта гипотеза имеет еще и то преимущество, что делает понятными характерные черты морфологического строения органов чувств. Если я правильно понял Кацуки и других (1951), их мысль развивается в том же направлении.

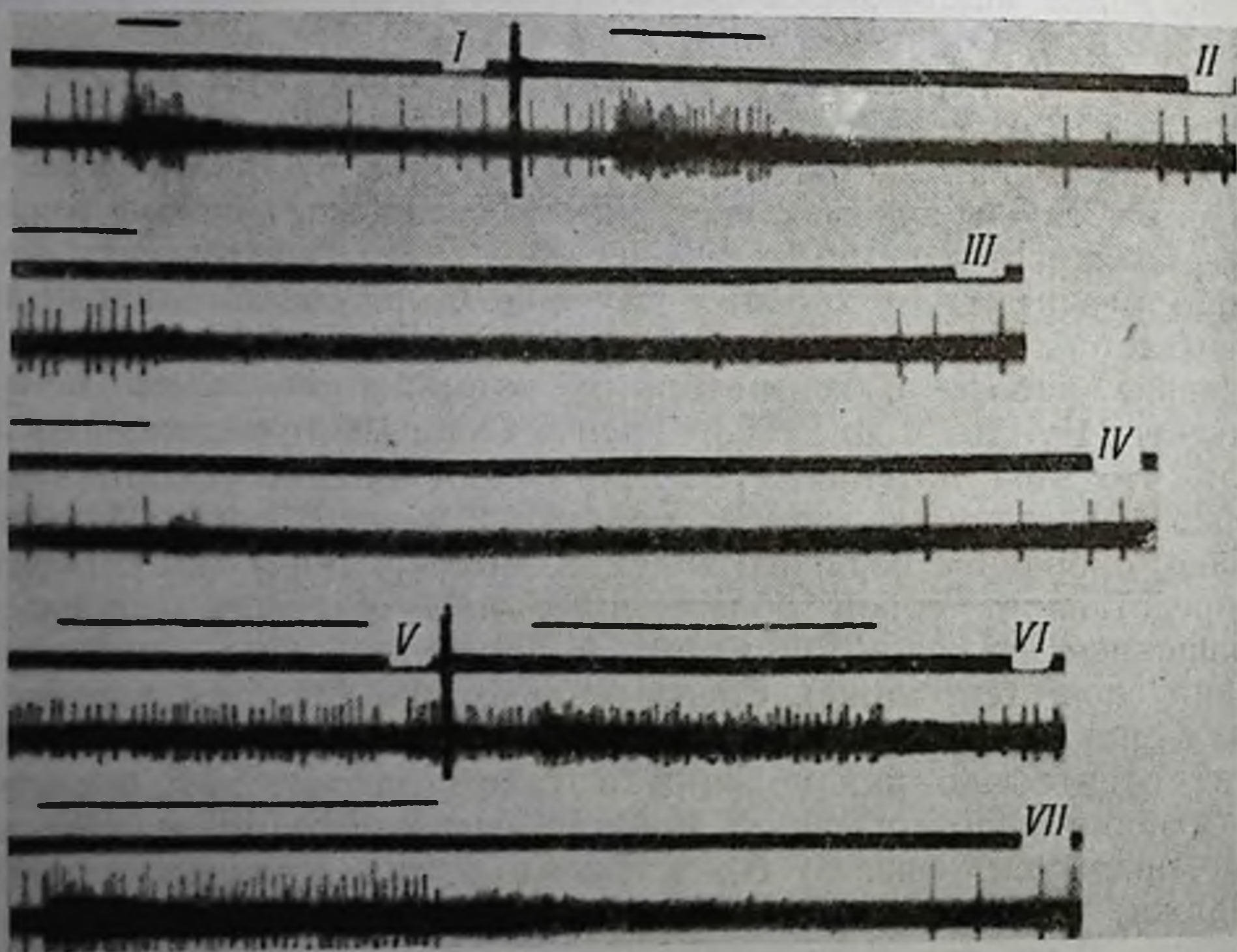
3. Наконец, аккомодации может противодействовать электротоническое распространение потенциала рецептора.

Величина аккомодации рецепторного конца любого нервного волокна, как выяснили Гранит и Скоглунд (1943), приспособлена, по-видимому, к особенностям данного органа чувств. Грей и Меттьюс (1951) сравнили аккомодацию отдельных телец Пачини брыжейки кошки к равномерно нарастающему механическому раздражителю с аккомодацией их афферентных волокон к равномерно нарастающему электрическому току. «Критическая крутизна» раздражения в обоих случаях была очень близка, что указывает на какую-то связь между адаптацией и аккомодацией. Недавние работы с генераторным потенциалом телец Пачини (Альварес-Буилья и др., 1953; Грей и Сато, 1953) также показывают, что этот потенциал быстро падает по экспоненциальной кривой с постоянной времени порядка 2 мсек. В тельце Пачини, однако, окончание нервного волокна имеет редкий тип строения и представляет собой образование, напоминающее стебель с утолщением на конце, окруженный большим числом концентрических слоев (см. ниже). Следовательно, его быстрая аккомодация к равномерно возрастающему раздражителю не противоречит отсутствию аккомодации в таком органе, как рецептор растяжения с его обычным типично расщепляющимся нервным окончанием (см. фиг. 5, Б), а также в сухожильных тельцах Гольджи, мышечных веретенах, «цилиндрических окончаниях» Руффини (Гольджи-Маццони), концевых колбах Краузе, неорганизованных «четковидных» окончаниях, воспринимающих боль, нервной сети, окружающей волоски, и колбочках сетчатки (я упоминаю лишь те структуры, о которых буду говорить ниже).

6. Гиперполяризация чувствительных образований

Говоря об адаптации органов чувств, я не рассмотрел возможности того, что в некоторых концевых органах деполяризующий генераторный потенциал при прекращении раздражения может смениться противоположным процессом гиперполяризации, которая препятствует следовому разряду. Для сетчатки я счел необходимым постулировать процесс «поствозбудительного торможения», чтобы объяснить полученные кривые, представленные на фиг. 14. Эти кривые записаны с одиночных элементов

глаза морской свинки при помощи микроэлектрода. Кривые *I*, *II* и *III* записаны при увеличивающейся длительности раздражения, причем на кривой *III* показан лишь конец периода освещения продолжительностью 5 сек. С увеличением длительности раздражения пауза в разряде импульсов после прекращения освещения увеличивается. Кривые *V*, *VI* и *VII* показывают, что увеличение интенсивности раздражения также приводит к удлинению паузы. Кривые получены на одиночных элементах, реагирующих лишь на включение света (ср. гл. II) и обычных для палочкового глаза этого животного.



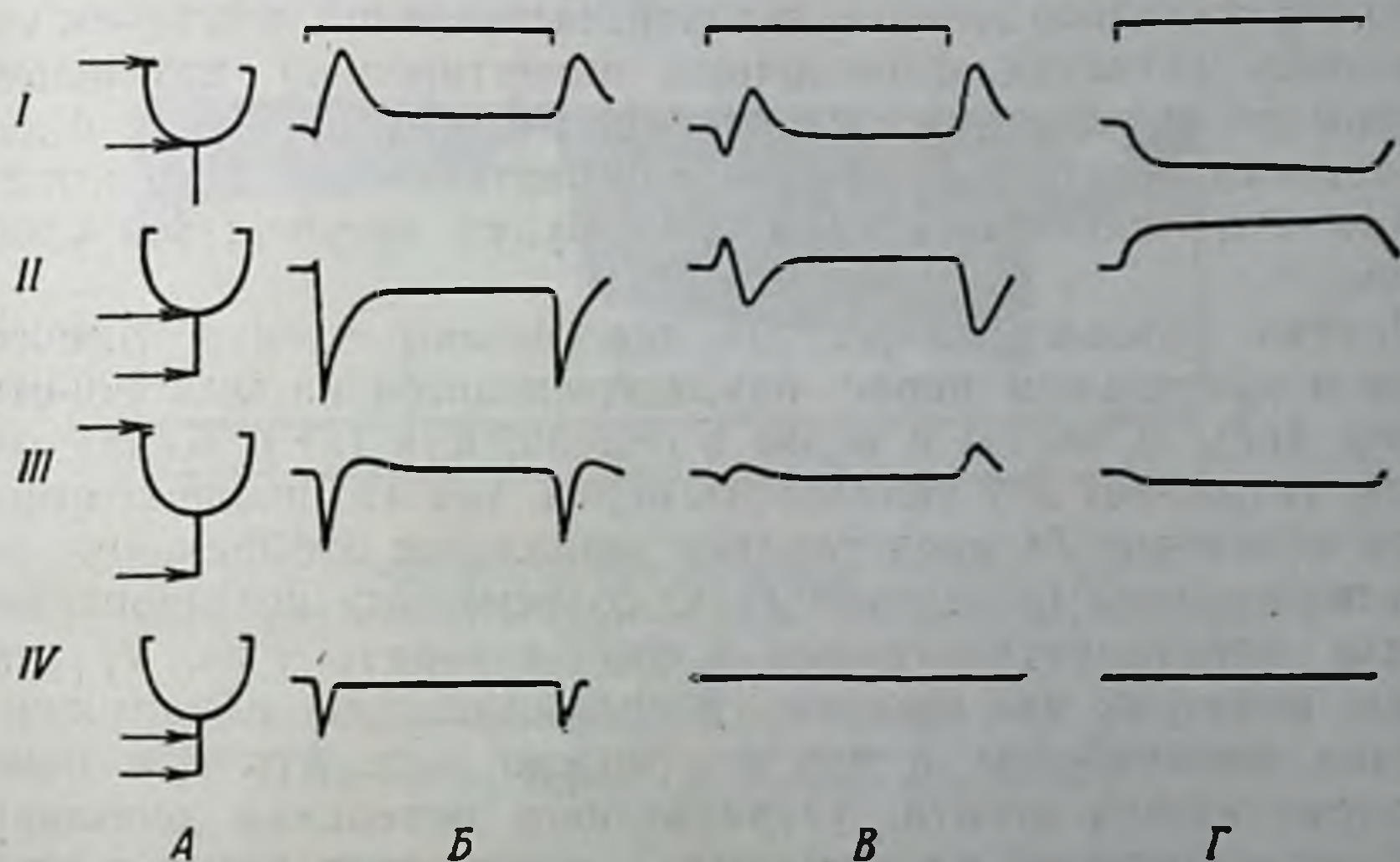
Ф и г. 14. Поствозбудительное торможение в глазе морской свинки (Гранит, 1945а).

I—IV — влияние длительности раздражения в 600 лк: *I* — около 0,5 сек., *II* — 1 сек., *III* — конец периода освещения длительностью 5 сек., *IV* — конец периода освещения длительностью 20 сек.; *V—VII* — влияние интенсивности раздражения: *V* — 20 лк, *VI* — 150 лк, *VII* — 500 лк.

Приведенные кривые, записанные с сетчатки, относятся к третьему нейрону, однако подобное же поствозбудительное торможение описано и для многих простых органов чувств, например терморецепторов (Хензел и Цоттерман, 1951а, б, с; Додт, 1952а, б).

Меттьюс (1933) описал прекращение разряда импульсов от мышечных веретен после окончания растяжения (см. гл. VII, фиг. 122, *I* и *II*). В этом случае, как указывает автор, часть эффекта можно, по-видимому, отнести за счет сил вязкости и эластичности

мышцы, так как в течение некоторого времени при изменении соотношения между напряжением и длиной веретена оказываются ненагруженными. Этим, однако, нельзя объяснить явление в целом, поскольку данные Катца, полученные на нервных окончаниях мышечных веретен лягушки и уже приводившиеся выше (см. фиг. 9), ясно показывают наступающую после прекращения растяжения гиперполяризацию, во время которой мышечное веретено неактивно. Будущее покажет, удастся ли при помощи микроэлектродов выявить такую же поствозбудительную или *вторичную* гиперполяризацию в других чувствительных образованиях и объяснить, таким образом, общее явление поствозбудительной депрессии.



Фиг. 15. Влияние хлористого калия на электроретинограмму лягушки при различных отведениях (Гранит и Терман, 1938).

А — схема отведения; Б — нормальная реакция; В — вскоре после воздействия калием; Г — спустя длительное время после воздействия калием. Отклонение вверх означает позитивность верхнего электрода.

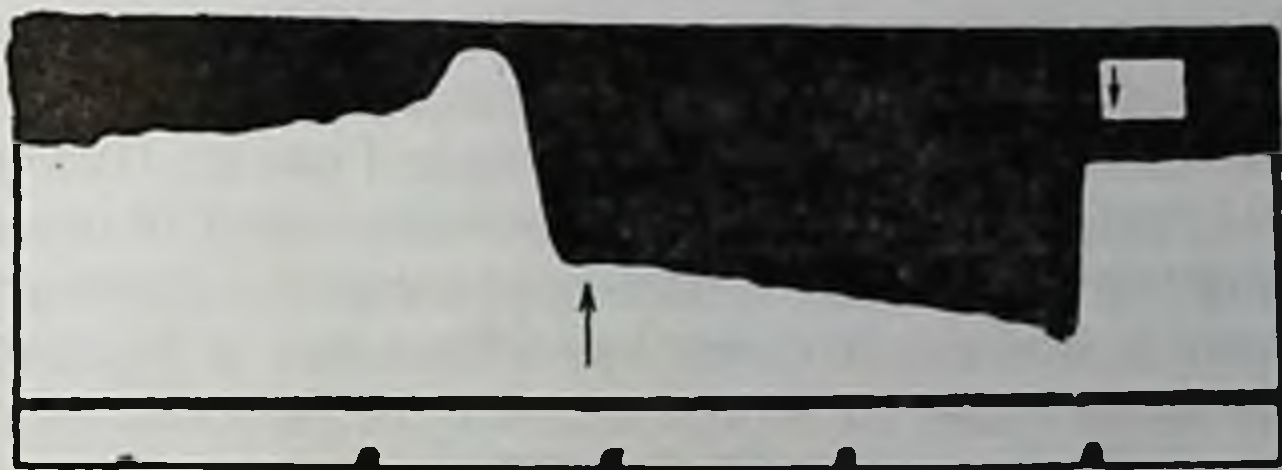
Имеются ли какие-нибудь указания на *первичную* гиперполяризацию в органах чувств при адекватном раздражении? Первые данные в этом направлении опять-таки относятся к сетчатке. Как мы увидим ниже, сетчатка является сложным органом, и у позвоночных она инвертирована. Поэтому принятый знак потенциалов электроретинограммы, регистрируемой при стандартном отведении, т. е. от роговицы и задней поверхности глаза, по-видимому, соответствует противоположному знаку потенциалов внутри самой структуры. На фиг. 15 схематически изображена электроретинограмма глаза лягушки при освещении единичной вспышкой света (Гранит и Терман, 1938). Использовали четыре способа отведения (I, II, III и IV), из которых I является стандартным отведением электроретинограммы. Верхний электрод на фиг. 15, А всегда положителен и, следовательно, при стандарт-

ном отведении I роговичный электрод положителен. При этом отведении нормальная ретинограмма состоит из негативно-позитивной реакции на включение света и позитивного эффекта выключения при прекращении раздражения (фиг. 15, Б). Негативная реакция является так называемой волной *a*, позитивная — волной *b*. Капля раствора калия, помещенная в глазной бокал, сначала увеличивает начальную негативную фазу (волну *a*) негативно-позитивного комплекса (фиг. 15, В), а затем спустя некоторое время, не меняя продолжительности латентного периода ретинограммы, делает ее целиком негативной (фиг. 15, Г). Известно, что калий является деполяризующим агентом. Следовательно оставшаяся негативная реакция в ответ на освещение не может являться деполяризацией, вызываемой действием света. Поскольку сетчатка позвоночных инвертирована, изменение ее потенциала, негативное в стандартном отведении, будет в действительности позитивным при учете ориентации структур сетчатки. Однако эти условные обозначения будут применяться нами и дальше.

Другие кривые на фиг. 15 показывают электротонические волны в зрительном нерве, накладывающиеся на электроретинограмму (II), и волны в нерве в отдельности (IV). Калий очень быстро устраняет эту активность нерва, так что после его приложения отведение II представляет зеркальное отображение электроретинограммы (отведение I). О современных исследованиях в области электроретинографии я буду говорить в гл. V; сейчас я лишь повторю, что процесс гиперполяризации обнаружен на сетчатке позвоночных и что его можно выделить при помощи деполяризующего агента, устраняющего потенциал деполяризации (положительный на роговице — отклонение вверх в отведении I при нормальной реакции). Полное обсуждение этих данных дано у Гранита (1947, 1952b).

Четкие данные в пользу первичной гиперполяризации чувствительного образования получены Парри (1947) на глазке саранчи — по-видимому, простейшем зрительном рецепторе. Этот орган реагирует на освещение увеличением поляризации. Изменения мембранного потенциала можно, зарегистрировать от приподнятого нерва в виде положительного электротонического потенциала подобно тому, как Катц (см. стр. 24) регистрировал гиперполяризационный потенциал от афферентных волокон рецепторов растяжения при прекращении раздражения. Однако в работе Парри единственной реакцией на освещение, как показано на фиг. 16, является этот положительный потенциал. При прекращении освещения потенциал изменяется в обратном направлении: в глазке происходит деполяризация, перекрывающая исходный уровень в сторону негативности. Таким образом, негативный деполяризационный потенциал является эффектом выключения. Ни включение, ни выключение света не вызывают импульсов в волокне зрительного нерва, которое у саранчи до-

вольно толстое ($25\ \mu$), но имеет в длину только 1 мм. Было, однако, обнаружено, что по достижении негативной электротонической волной клеток окологлоточного ганглия последние дают разряд импульсов в ответ на отрицательное колебание при выключении и, таким образом, ведут себя подобно другим клеткам при деполяризации. Следовательно, здесь мы имеем такой же механизм разряда импульсов на выключение при изменениях потенциала, какой был вначале принят для сетчатки позвоночных (Гранит, 1933, 1947, 1952b). До сего времени такой глазок является единственной одиночной чувствительной клеткой, для которой ясно доказано, что свет вызывает в ней гиперполяризацию вместо деполяризации. Глаз *Limulus*, как мы уже видели, деполяризу-



Ф и г. 16. Электрическая реакция глазка, регистрируемая в виде электротонической волны в нерве глазка (Парри, 1947).

Стрелками отмечено включение и выключение света. Эффект включения — 0,27 мв. Отметка времени 0,1 сек. Кривую читать справа налево. Объяснение см. в тексте.

ется светом так же, как и все другие упоминавшиеся выше (см. раздел 4) простые зрительные рецепторы, у которых ганглиозные слои отсутствуют или были удалены. Светихин (1954a), основываясь на своей работе с микроэлектродами на сетчатке рыб, утверждает, что их колбочки реагируют разрядом импульсов в ответ на гиперполяризацию, но его данные кажутся мне неубедительными (они будут обсуждены в гл. V). Реакция сетчатки, характеризующаяся потенциалами противоположного знака, регистрировалась на протяжении всей истории электроретинографии, начиная от 1865 г. и до настоящего времени (Гранит, 1947). Однако, как уже упоминалось выше, в клетках передних рогов спинного мозга Брок, Кумбс и Экклс (1951, 1952) при помощи внутриклеточных микроэлектродов зарегистрировали деполяризацию мембраны при возбуждении и гиперполяризацию при торможении клетки. Этот результат ясно показывает связь возбуждения с деполяризацией, а торможения — с гиперполяризацией. Следовательно, нельзя согласиться с тем, что гиперполяризация вызывает разряд импульсов, поскольку этому противоречат исключительно четкие и определенные экспериментальные данные.

7. Система с эффектом включения—выключения

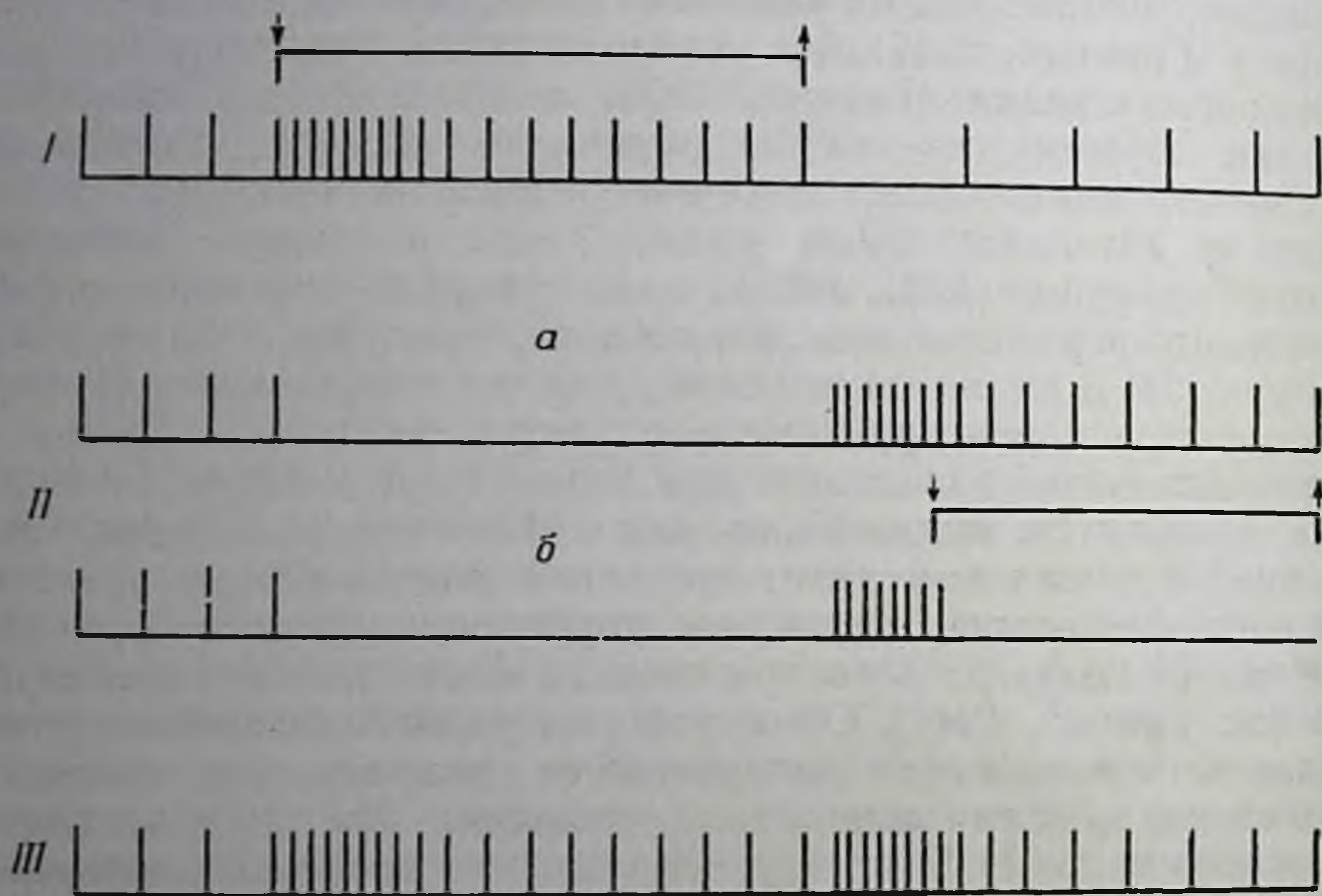
Краткое изложение этой особенности чувствительной организации следует дать уже сейчас, поскольку она свойственна как зрительным, так и слуховым реакциям и, таким образом, играет чрезвычайно важную роль. Наиболее проста система с эффектом включения—выключения у двустворчатого моллюска *Pecten* («морской гребешок»), в глазе которого имеются два слоя зрительных клеток; клетки одного слоя дают импульсы на включение света, клетки другого слоя — на его выключение (Гартлайн, 1938b). Клетки обоих типов необходимо исследовать при помощи внутриклеточных микроэлектродов. Кое-что можно выяснить также при помощи поляризующего тока противоположных направлений, поскольку на сетчатке позвоночных он оказывает противоположное влияние на элементы сетчатки в зависимости от того, реагирует ли данный элемент преимущественно на включение или выключение света (Джернанд и Гранит, 1947).

В глазе *Limulus* эффект выключения отсутствует, однако его можно получить на отдельных нервных волокнах с центральной стороны от зрительного ганглия (Вильска и Гартлайн, 1941). То же самое имеет место в органе слуха млекопитающих, где эффект выключения возникает лишь по достижении разрядом импульсов медиального коленчатого тела (Галамбос, 1952). Впервые этот эффект был зарегистрирован Эком и Эйлером (1943) в слуховых путях лягушки и Бремером (1943) в коре кошки. Очевидно, разряд импульсов в ответ на выключение, подобно так называемому рефлексу отдачи (Шеррингтон, 1906), может возникать в результате взаимодействия центральных структур, оказывающих на один и тот же нейрон противоположное влияние. Нет оснований предполагать, что механизмы взаимодействия в периферических и центральных структурах должны быть обязательно различными. В обоих случаях происходит деполяризация и гиперполяризация. Единственной, обнаруженной до настоящего времени, общей чертой всех систем, обладающих эффектом включения—выключения, является наличие двух противоположных процессов. Поскольку в омматидии *Limulus* возникает лишь деполяризационный потенциал, здесь нельзя ожидать и наличия эффекта выключения. Однако, если мысленно соединить омматидии Гартлайна с глазком Парри (в первом свет вызывает деполяризацию, во втором — гиперполяризацию) в один воображаемый двухклеточный глаз, мы получили бы в результате систему, подобную сетчатке *Pecten* или сложному глазу позвоночных, обладающих эффектом включения—выключения. Возникающие при действии света потенциалы противоположных направлений, один из которых обуславливает возбуждение, а другой — торможение, в комбинации друг с другом могли бы вызвать реакцию на включение, реакцию на выключение или даже эффект включения—выключения, т. е. то же, что происходит в сетчатке позвоночных.

Именно по этому пути, изложенному здесь в легко доступной для понимания форме, шло развитие мысли и экспериментирования в отношении сетчатки позвоночных (см. Гранит, 1947, 1952b). Отклонения кривой электроретинограммы при включении и выключении света, показанные на фиг. 15, были известны уже с самого начала электроретинографических исследований. Эдриан и Меттьюс (1927a, b, 1928) впервые при помощи современных методов записали соответствующие разряды импульсов в зрительном нерве (о более ранних попытках этого рода см. в историческом обзоре у Гранита, 1947). На основе анализа электроретинограммы млекопитающих (Гранит, 1933) я предположил наличие в сетчатке торможения, чтобы объяснить эффект выключения; это действительно было показано в работе, проведенной совместно с Терманом (1934, 1935). Затем появились известные работы Гартлайна (1935, 1938a) с микропрепарированием волокон зрительного нерва лягушки, показавшие, что существуют волокна, реагирующие или на включение, или на выключение света, а также волокна, реагирующие и на то, и на другое. Теперь их обычно называют волокнами или элементами с эффектом включения, с эффектом выключения или с эффектом включения—выключения, понимая при этом, что такое разграничение представляет собой некоторое чрезмерное упрощение. Данные Гартлайна были вскоре подтверждены при помощи методики с микроэлектродами (см. Гранит, 1947). Обнаруженное нами торможение светом оказалось торможением интенсивного разряда импульсов на выключение во время повторного освещения. На своем препарате одиночного волокна Гартлайн показал, что повторное освещение подавляет разряд импульсов в отдельных элементах с эффектом выключения. Таким образом, эти элементы тормозятся светом и как бы растормаживаются при действии темноты.

Полученные результаты схематически изображены на фиг. 17. Существует три типа волокон, обладающих спонтанной активностью. Эта активность служит как бы фоном для проявления тормозного эффекта, а также поствозбудительного торможения, которые без этого не были бы видны; об этом сказано в другой работе (Гранит, 1945a). Волокно типа I дает разряд импульсов при включении освещения и не реагирует на его выключение (фиг. 17, I). У волокна типа II спонтанная импульсация тормозится светом, и это волокно дает разряд при прекращении освещения (фиг. 17, II, a). Если данное волокно повторно раздражают освещением во время разряда на выключение, то этот разряд тормозится (фиг. 17, II, б). На примере реакции волокна типа III видно, как при помощи одной лишь комбинации возбуждения и торможения возникает как эффект включения, так и эффект выключения (фиг. 17, III). Действительно, такие типы волокон являются, по-видимому, наиболее распространенными. Все виды реакции, схематически показанные на фиг. 17, действительно наблюдались в опытах на элементах сетчатки.

В этом кратком описании системы с эффектом включения—выключения есть, однако, один гипотетический момент. Он заключается в том, что при условии чистоты типа элемент с эффектом включения *всегда* возбуждается при включении и тормозится при выключении, а элемент с эффектом выключения *всегда* тормозится при включении и возбуждается при выключении. Наличие противоположных по знаку потенциалов сетчатки, с которых



Ф и г. 17. Схематическое изображение спонтанных импульсов и реакции на освещение в волокнах трех типов, существующих в зрительном нерве.

Стрелками отмечено включение и выключение света. Объяснение см. в тексте.

началось изучение процессов торможения, вполне укладывается в эту схему, во всяком случае в той мере, в какой этого можно ожидать для такой сложной структуры. Возникновение торможения в возможно более чистом виде при повторном освещении, даваемом на максимуме эффекта выключения, совпадает с началом отрицательного колебания (см. фиг. 15) (Гранит и Терман, 1935; Гранит и Хелм, 1939), в то время как возбуждение связано с положительным потенциалом (Гранит, 1947, 1952b; ср. Нель, 1953). В свое время именно это явилось указанием, что возбуждение и торможение в чувствительных образованиях характеризуются противоположными изменениями потенциала. Более полно этот вопрос обсуждался в других работах Гранита (1947, 1952b).

Г л а в а II

ПРИНЦИПЫ ПЕРИФЕРИЧЕСКОЙ ОРГАНИЗАЦИИ НА ПРИМЕРЕ КОЖНЫХ РЕЦЕПТОРОВ И СЕТЧАТКИ. РАЗМЕР ВОЛОКНА. РЕЦЕПТИВНЫЕ ПОЛЯ. ДУБЛИРОВАНИЕ РЕЦЕПТОРОВ В МОЗГЕ

1. Введение. История электрофизиологических исследований

Значительная часть чувствительной поверхности тела обращена к внешнему миру, и из этого большого примитивного органа чувств в процессе эволюции развились сгруппированные в определенных местах структуры, приспособленные для специальных целей. К ним принадлежат также некоторые органы, направленные на восприятие пространства, например достигшие высшей степени развития рецепторы сетчатки, которые способны воспринимать астрономические расстояния; изучавшиеся Фитцджеральдом (1940) вибриссы некоторых хищников, воспринимающие прикосновение предметов несколько дальше от поверхности тела, чем волосы обычной длины, и, наконец, температурные рецепторы, развивающиеся у некоторых змей в своего рода специальный глаз, воспринимающий инфракрасные лучи. Импульсы от этих чувствительных к теплу структур изучались недавно Беллоком и сотрудниками (1952, 1953).

Принцип группирования в сочетании со специализацией получил большое развитие в классической психофизике в связи с открытием Бликсом (1882—1883, 1884), работавшим в Лунде, точечного представительства ощущения холода, тепла и давления. Изучение осязательных, болевых точек и тому подобных стало с тех пор признанной частью физиологии кожи, так же, как волоски Фрея и различного рода альгезиметры стали входить в стандартный набор оборудования физиологических лабораторий большинства учебных заведений. Фрей (1895) высказал мнение о том, что концевые колбы Краузе (1860) являются холодовыми рецепторами, а цилиндрические окончания Руффини (1891—1892, 1894), возможно, служат тепловыми рецепторами. Многие другие концевые органы связывали со специфической чувствительностью того или иного рода, однако здесь совершенно не следует повторять сведения о чувствительных аппаратах кожи, которые можно найти в любом учебнике (см. также классические работы Фрея, 1894а, б, 1895, 1910). Я упомянул о восприятии тепла и

холода, поскольку эти примеры будут служить нам моделями при последующем обсуждении вопроса о специфичности различных видов кожной чувствительности и о трудностях их идентификации. В настоящее время интерес к установлению связи между чувствительными точками и определенными структурами ослабел. Причины этого лежат в современных тенденциях развития физиологии и поэтому заслуживают некоторого внимания.

Еще в ранних исследованиях встречались трудности идентификации различных видов кожной чувствительности. В то время «ощущение» часто рассматривали как нечто простое и отличное от «восприятия», которое считали в значительной мере результатом обработки первичных данных, получаемых от органов чувств. Такое разграничение, по-видимому, обоснованно, поскольку чувствительное восприятие может быть развито в большей или меньшей степени в зависимости от важности для организма получаемой информации. В целом, однако, разделение между ощущением и восприятием потеряло свое значение (ср. Грэхэм, 1951); из гл. VIII настоящей книги, если не раньше, станет ясным, что ощущение представляет собой в высшей степени сложный процесс. Поэтому старый вопрос о том, каким структурам соответствует то или иное ощущение, часто оказывается лишенным смысла, за исключением тех случаев, когда речь идет о высокоспециализированных структурах или когда проблема ставится в самом общем плане.

Базет с сотрудниками (1932) пытались по возможности полно определить число различных ощущений, получаемых с определенного участка кожи (*praerisium*), который затем гистологически исследовали. Авторы не смогли выделить более 4 типов ощущений (тепла, холода, осязания и боли), хотя участок содержал 7 отчетливо различаемых видов окончаний.

Еще в 1905 г. Руффини писал: «С 1891 г. до настоящего времени благодаря применению более избирательных методов с хлористым золотом и метиленовым синим число известных видов окончаний значительно увеличилось, так что, по-видимому, не будет преувеличением сказать, что кожа как на своей поверхности, так и в толще буквально заполнена нервными окончаниями. И если до этого времени число известных функций было значительно больше числа структур, то в настоящее время, напротив, последние оказались более многочисленными» (стр. 422).

Это служит примером одного из многих положений в биологии, когда крайний рационалист ожидает получить не то, что эмпирик. Первый мог бы сослаться на известный афоризм Оккама («бритву» Оккама): *entia non sunt multiplicanda praeter necessitatem* («сущности не преумножаются без нужды»). Однако позиция биолога более скромна. Он должен допустить, что недостаточно хорошо знает природу, чтобы понять ее потребности или «нужды». Именно поэтому он и экспериментирует. Некоторые гистологические «сущности», возможно, существуют для того, чтобы облегчить

различение, обеспечивая большую изменчивость реакции. Так, одни осязательные рецепторы адаптируются быстро, как, например, рецепторы, первоначально описанные Эдрианом и Цоттерманом (1926b), другие — очень медленно, как рецепторы, обнаруженные Франкенгейзером (1949) у кролика и представляющие собой неорганизованные окончания, разбросанные в коже. Некоторые рецепторы, возможно, не связаны с тем, что мы называем восприятием (что является психологическим понятием). Многие из этих трудностей связаны с различным толкованием и не обесценивают сути электрофизиологических исследований.

Находя изолированное тельце Пачини (это достаточно легко сделать на внутренней поверхности сухожилий; (Эдриан и Умрат, 1929) и в особенности на брыжейке, где они видны в виде небольших прозрачных овалов, выделяющихся на еще более прозрачном фоне), электрофизиолог может показать, что оно дает разряд импульсов при легком прикосновении или натяжении. Гаммон и Бронк (1935) обнаружили, что эти быстро адаптирующиеся органы достаточно чувствительны, чтобы реагировать на пульсацию сосудов брыжейки (ср. Джернанд и Цоттерман, 1946), и очень похожи в этом отношении на медленно адаптирующиеся прессорецепторы стенки каротидного синуса (Бронк и Стелла, 1932, 1935; Эйлер, Лильестранд и Цоттерман, 1941).

Тельца Пачини видны невооруженным глазом, имея в длину до 2 мм. Они состоят из концентрических слоев, располагающихся вокруг столбика с расширением на конце, и, таким образом, превосходно приспособлены к восприятию локальных изменений давления. Импульсы, возникающие в них при действии давления, впервые были зарегистрированы Эдрианом и Умратом (1929) на нерве, иннервирующем подошвенную фасцию задней ноги кошки (о более поздних работах, посвященных генераторному потенциалу в тельцах Пачини, см. гл. I, раздел 3). На основании подобных опытов можно сделать вывод, что эти структуры, где бы они ни находились, обладают одинаковой специфичностью, как это и предполагали для тельца Пачини, например Раубер (1867), Шумахер (1911) и Шеррингтон (1900b). Последний писал: «Расположение телец Пачини в мышце благоприятствует их сдавливанию, особенно когда они находятся в глубине угла, образуемого соединительнотканной перегородкой или апоневрозом и косо идущим мышечным пучком» (стр. 1010). Шумахер, показавший, что базальный конец тельца Пачини васкуляризован, указывает также, что эти тельца тесно связаны с сосудами брыжейки и поэтому должны реагировать на изменения кровяного давления (ср. Шихан, 1933). Обзор старой литературы относительно телец Пачини и их открытия дан у Грея и Малькольма (1950).

Можно упомянуть и о других затруднениях. Ощущение как понятие, доступное измерению, психофизически оценивается в единицах CGS, однако точная оценка ощущения органов, скрытых

в глубине кожи, затруднительна. Ощущение так же, как и импульсы, возникающие в ответ на прикосновение и давление, вызывается деформацией кожи; причем распределение сил деформации во круг чувствительных образований неизвестно. Тепло и холод распространяются с определенным градиентом во всех направлениях. Следовательно, определение ощущения в единицах системы CGS может ввести в заблуждение. Точечное раздражение часто является лишь абстракцией. Далее, некоторые качества ощущения могут быть не столь «основными», какими их обычно считают¹. Мне, например, представляется, что между модальностями «прикосновения» и «давления» есть лишь количественная разница в интенсивности. Практически оба эти ощущения отличаются друг от друга меньше, чем качества «красный» и «зеленый». Зуд или ощущение щекотки кажутся мне самостоятельными качествами, однако по достаточно веским как электрофизиологическим (Цоттерман, 1939), так и клиническим данным (ср. Причард, 1932; Уолш, 1948) они являются результатом сочетания активности рецепторов осязания и боли, а возможно и одних только слабо раздражаемых болевых рецепторов.

Определение специфичности при помощи электрофизиологии имеет свои ограничения (оно, например, невозможно в случае зуда). Однако, чтобы отнести какое-нибудь периферическое афферентное волокно к температурной, тактильной или к какой-либо другой рецепции, необходимо выбрать адекватное раздражение при помощи данного чувствительного механизма, воспринимающего определенное качество независимо от того, заключается ли специфичность в форме рецептора, различаемой под микроскопом, или в чем-либо ином. Нетрудно подыскать примеры собственной нервной ткани чувствительности к специфическим агентам. Имеется огромное количество работ по химическому раздражению нервных волокон. Хорошо известно также механическое раздражение (Тигерштедт, 1880). В нашей лаборатории значительное внимание было обращено на большую чувствительность самих нервных волокон к изменениям температуры (Бернхард и Гранит, 1946; Эйлер, 1947; Гранит и Лундберг, 1947; Лундберг, 1948). Эйлер обнаружил, что тонкие афферентные волокна специфически дают разряд импульсов на повышение температуры всего лишь на несколько градусов по сравнению с нормальным уровнем, тогда как толстые волокна реагируют на понижение температуры. Эти эффекты чрезвычайно избирательны, и переход от тепловой реакции к холодовой наблюдается при диаметре волокон около 5—6 μ . Тонкие эфферентные волокна не реагируют на изменения температуры (Эйлер). Недавно Додт (1953) показал, что волокна диаметром менее 5—6 μ реагируют также

¹ Говорят о «модальностях», например слухе, зрении, ощущении боли и температуры, осязании, и в пределах каждой модальности различают «качества», например цвет, тон и т. д.

на охлаждение и не реагируют на нагревание. В его работе приводятся и другие данные наблюдений относительно температурной чувствительности нервных волокон. Таким образом, здесь имеется своего рода специфичность, возможно, примитивная по сравнению со специфичностью чувств, но явно достаточная для того, чтобы уже при незначительном развитии в определенную сторону она могла дать два вида температурных концевых органов, по внешнему виду не похожих ни на концевые колбы Краузе, ни на цилиндрические окончания Руффини.

Выражением крайней степени специализации являются рецепторы сетчатки, воспринимающие свет интенсивностью в несколько квантов (Крис и Эйстер, 1907; Гехт, Шлер и Пирен, 1942; Боуман и Вандервельден, 1947; Баумгардт, 1950; Пирен, 1953), и не менее замечательные механорецепторы кортиева органа, которые реагируют на колебания, равные по амплитуде долям диаметра атома водорода (Бекеш и Розенблит, 1951). Специфичность этих образований настолько исключительна, что и структурно они должны обладать большим своеобразием.

Меньшая степень специфичности обнаруживается в неорганизованных окончаниях. Веддел и сотрудники (Хаген и др., 1953; Синклер и др., 1952) определяли число осязательных, болевых, холодовых и тепловых точек на единицу кожной поверхности уха, предплечья и кончиков пальцев (безымянный палец правой руки). Разница в количестве таких точек в различных участках оказалась очень небольшой, причем везде имелись все четыре вида чувствительности. Кожа уха оказалась хорошо иннервированной, хотя там отсутствуют такие организованные окончания, как концевые колбы Краузе, цилиндрические окончания Руффини или осязательные тельца Мейснера; но холод, тепло и давление все же воспринимаются. Хрящ не содержит нервных элементов, кроме волокон, сопровождающих кровеносные сосуды. В кончике пальца содержатся как свободные, так и организованные окончания. О последних Веддел и сотрудники пишут:

«Среди тонких ветвящихся окончаний не удалось найти каких-либо определенных различий; в группе же организованных окончаний, по-видимому, существуют непрерывные и постепенные переходы концевых органов от наиболее простых до самых сложных, от поверхностных, слабо инкапсулированных, до в высшей степени сложных чувствительных телец, заключенных в толстую капсулу. Если бы не желание строго классифицировать каждое найденное окончание, мы были бы вынужденными признать, что никакая обоснованная классификация невозможна. Один вид окончания незаметно переходит в другой благодаря существованию многих промежуточных форм. Следовательно, наши гистологические данные подтверждают обычно игнорируемое утверждение Руффини¹, который отмечал существование промежуточных форм

¹ Руффини (1905).

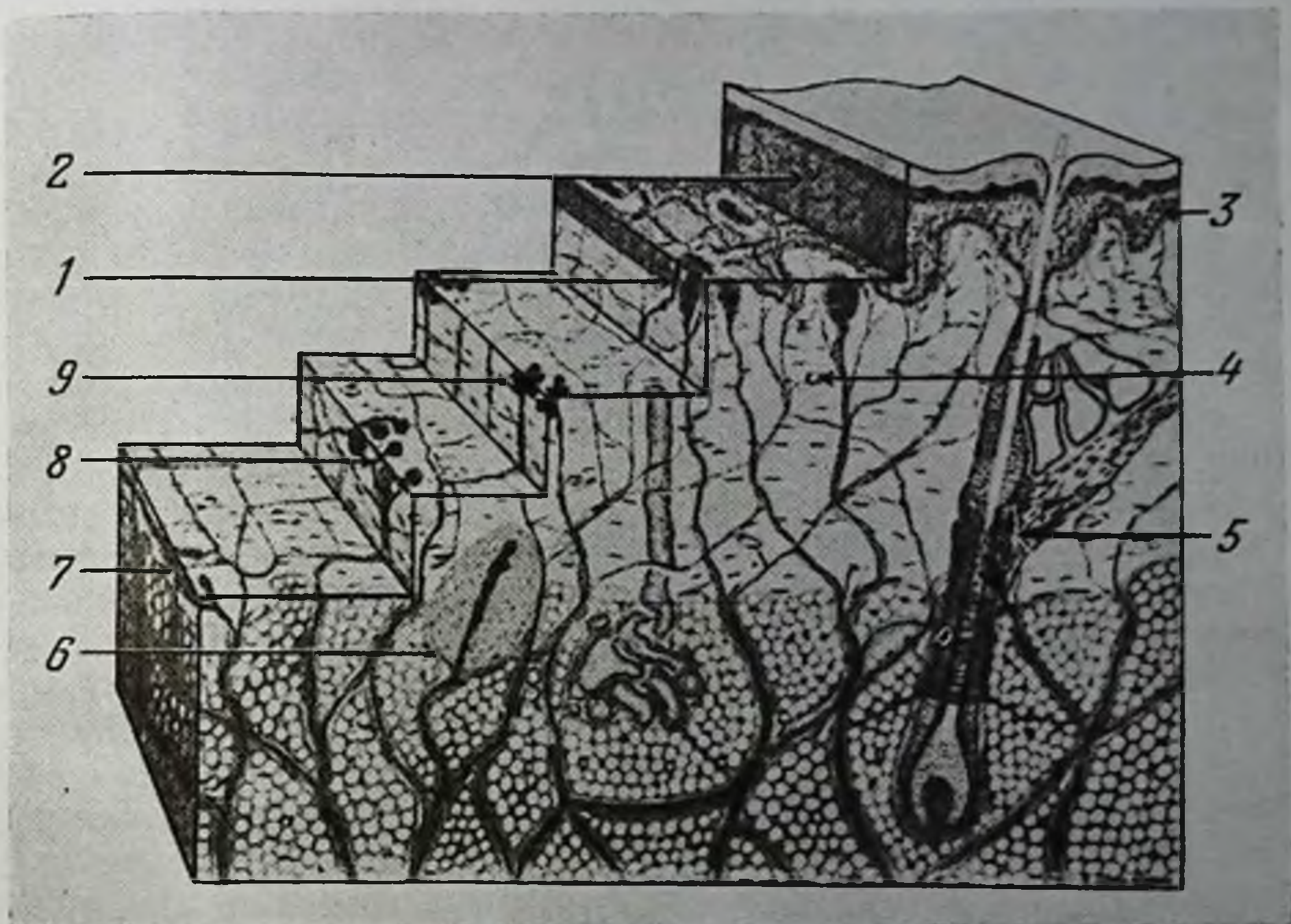
и указывал на бесполезность строгой классификации». Можно добавить, что многие другие гистологи (см., например, Штёр, 1928), а также психологи (Нейф, 1942; Морган, 1951; Дженкинс, 1951) придерживаются этой же точки зрения.

Пятьдесят лет назад Шеррингтон (1900a), описывая кожное восприятие, 20 страниц посвятил «обычным чувствам», таким, как щекотка, дрожь, половое чувство и. т. д. Можно с некоторым основанием предположить, что многие из этих высоко дифференцированных ощущений связаны с небольшими вариациями периферических структур, различные комбинации которых создают сигнализацию, соответствующим образом расшифровываемую центрами мозга.

С точки зрения электрофизиологии, как мы увидим ниже, эта проблема представляется в несколько ином свете. Специфичность определяется по раздражителю, для которого порог возникающего разряда в данном нервном волокне наиболее низок. Идентификация специфического концевых органа имеет своей конечной целью анализ его физико-химических свойств при помощи микрометодов. (Последние, однако, до сих пор еще не применяли в отношении кожных органов.) Поскольку афферентные нервы должны иметь какие-то окончания, вполне естественно, что в коже существует множество точечных рецепторов разных видов. Это было превосходно показано предшествовавшими исследователями, несмотря на многочисленные затруднения, о которых речь шла выше. Естественным отправным пунктом электрофизиологических исследований является гистология кожной иннервации. В коже имеются организованные окончания, расположенные в разных местах, а также интересные сплетения, похожие на мотки пряжи и описанные еще в конце прошлого века (лучшее для того времени описание дано Ретциусом, 1892). Позднее Вуллард (1935—1940), введя прижизненную окраску метиленовым синим, снова обратил внимание на эти сплетения. После смерти Вулларда работа была продолжена его бывшим сотрудником Ведделом (1945). Преимущество данного метода заключается в том, что он позволяет проследивать как волокна, так и их окончания. Необходимо признать, что в настоящее время гистология далеко опередила физиологию, а электронный микроскоп увеличивает этот разрыв еще на несколько сот лет.

Из работы Вулларда и Веддела следует, что кожное нервное сплетение состоит из двух слоев дихотомически ветвящихся нервных волокон, образующих сеть, от которой к эпидермису, а также к волоскам отходят четковидные оконечные волокна (см. фиг. 18). На фиг. 19 воспроизведены некоторые из рисунков Ретциуса. Разветвления каждого волокна контактируют с разветвлениями соседних волокон, и одно волокно иннервирует участок, размеры которого, по-видимому, соответствуют области, занимаемой всеми разветвлениями данного волокна. Наличие нервных сетей двух видов было известно уже Фрею (1894b), который

писал: «В настоящее время невозможно решить, что означает эта двойная иннервация с физиологической точки зрения, если нижняя сеть служит для восприятия давления, а другая — возможно, для восприятия боли» (стр. 296). Уотерстон (1933) показал, что эпителий вместе с его нервными окончаниями можно срезать,

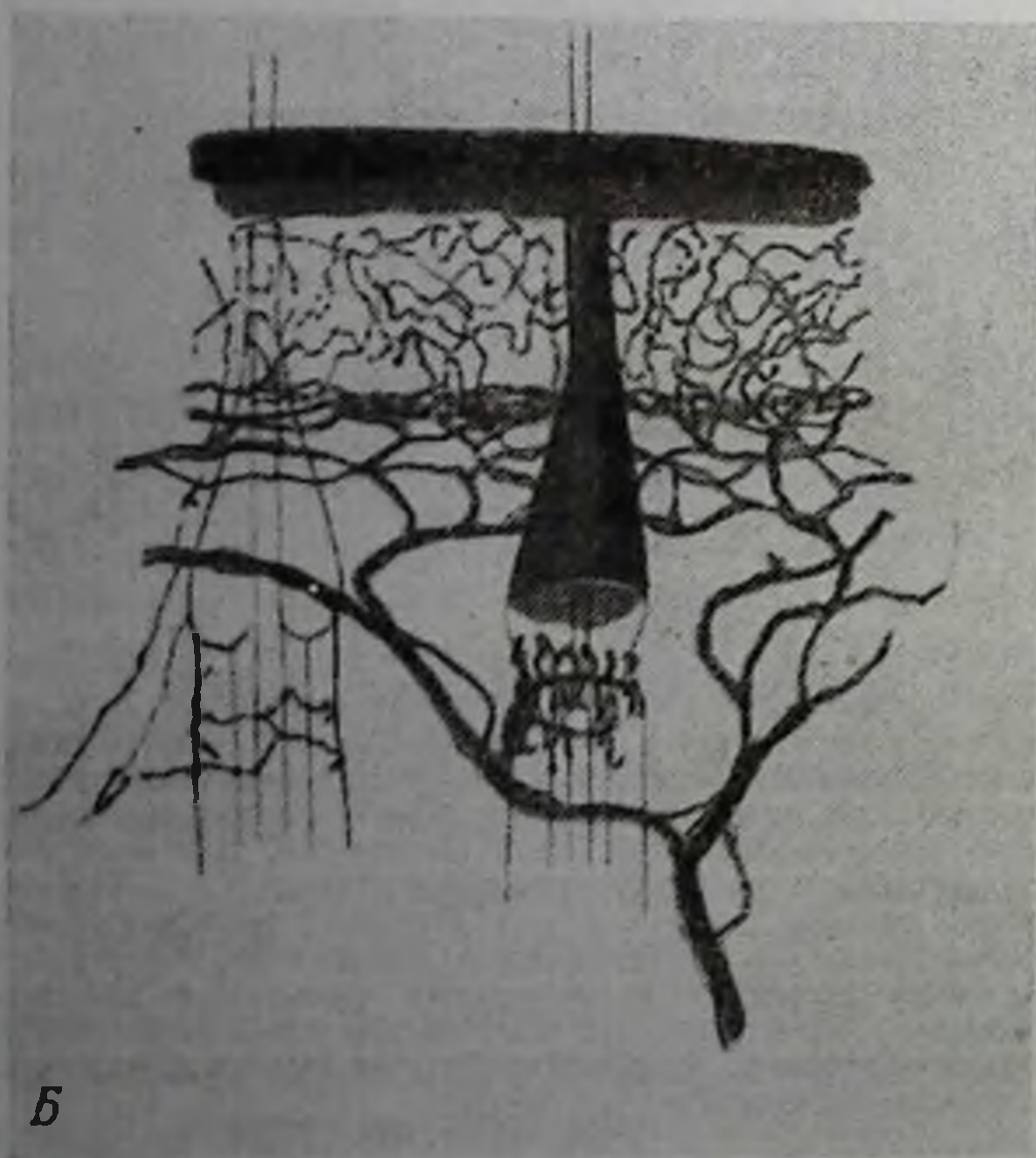


Ф и г. 18. Схема кожной иннервации по Ведделу (1945).

1 — группы телец Мейснера, служащих для восприятия прикосновения; 2 — четковидная нервная сеть, служащая для восприятия боли (вероятно, быстро возникающего ощущения боли); 3 — тельца Меркеля, воспринимающие прикосновение; 4 — четковидные нервные волокна, отходящие от нервной сети, воспринимающей боль (вероятно, дают медленно возникающее ощущение боли), и связанные с кровеносными сосудами; 5 — нервные окончания, лежащие вокруг влагалища волоса; 6 — тельце Пачини, воспринимающее давление; 7 — группа окончаний Руффини, воспринимающих тепло; 8, 9 — группы концевых колб Краузе, воспринимающих холод (эти окончания лежат на различной глубине под поверхностью кожи). Следует отметить, что организованные окончания во всех случаях сопровождаются тонкими четковидными нервными волокнами, воспринимающими боль.

не вызвав никаких других ощущений, кроме ощущения прикосновения. Эти результаты были подтверждены Вуллардом (1936—1937), который утверждал, что нервные окончания в эпидермисе человека редки и их можно рассматривать как дополнительный орган осязания. Субэпидермальная нервная сеть, по достоверным данным, служит для восприятия боли (Вуллард, Веддел и Гарпман, 1940). Одно нервное волокно делится на определенное количество веточек, подходящих к нескольким концевым органам одиночного типа, а также к многочисленным и перекрывающим друг друга иннервационным аппаратам волосков. Так, например, число

групп волосяных сумок, снабжаемых веточками одного нервного волокна, составляет около 300, причем в каждой группе волосяных сумок может содержаться до 10 волосков. Оконечные разветвления каждого основного нервного волокна, как оказалось, остаются независимыми от разветвлений других волокон; однако каждая



Ф и г. 19. Иннервация кожи по Ретциусу (1892).

А — вертикальный разрез через эпителий мягкого нёба плода человека (видны нервы Н, переходящие в свободные четковидные окончания); Б — иннервация корня волоска на щеке.

группа волосяных сумок снабжается веточками по крайней мере от двух основных нервных волокон. То же самое относится и к отдельным волоскам, так что одиночный волосок может иннервироваться 15 конечными разветвлениями (Веддел, 1945). Интересно отметить, что Фрей (1894а) нашел вокруг ствола волоска до 15 точек, чувствительных к давлению.

Инкапсулированные или организованные другим образом окончания обычно также располагаются группами (тельца Мейсснера, Пачини и Меркеля). Множественная иннервация

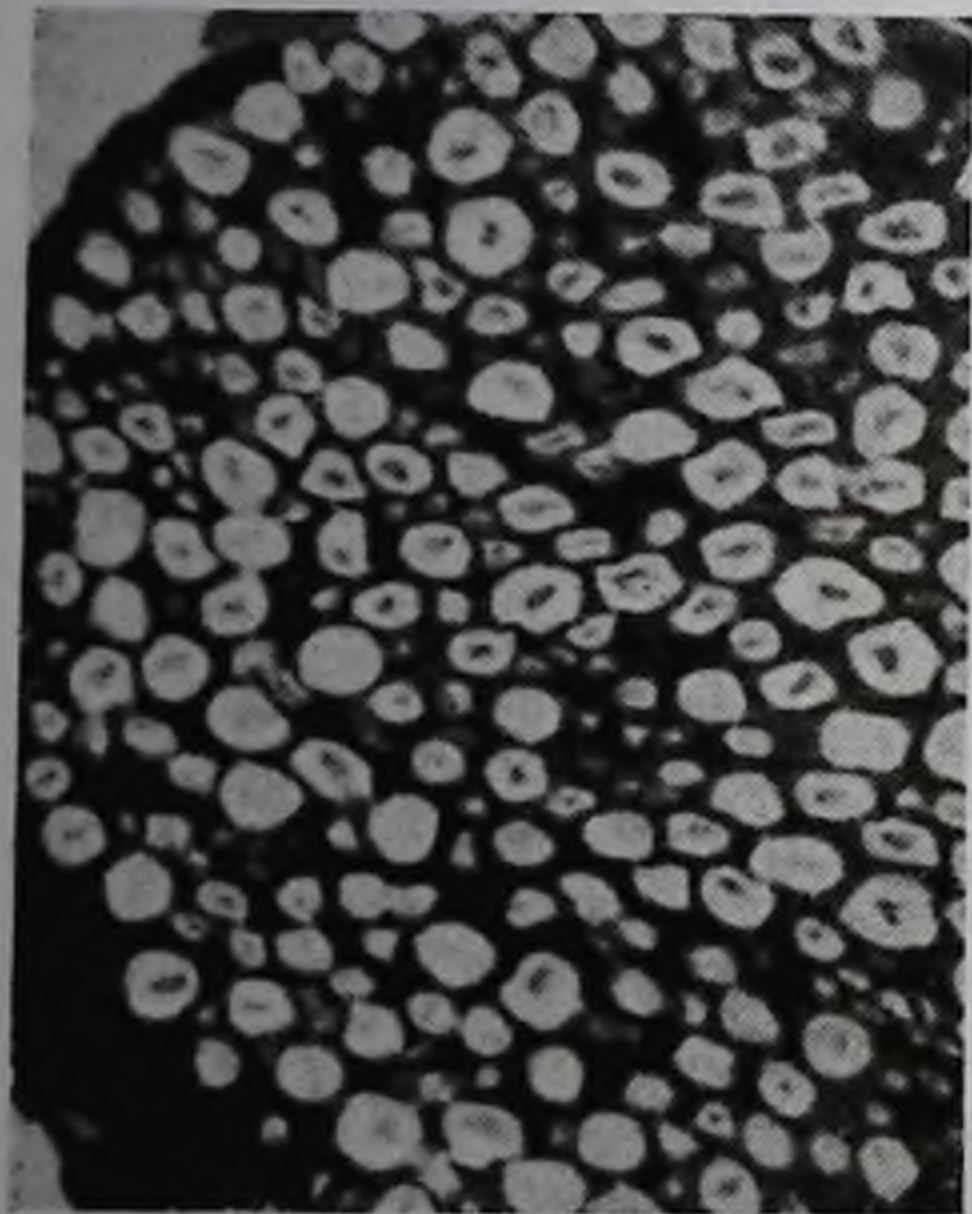
обнаружена лишь у волосков; однако несколько соседних инкапсулированных окончаний одного и того же типа могут быть иннервированы каждое в отдельности или веточками одного и того же нервного волокна. Получены данные, указывающие на связь телец Мейсснера с осязанием и концевых колб Краузе (когда они имеются) с ощущением холода (см. сводку, Хензел, 1953). Интересно, что хорошо известная иннервация волосков и инкапсулированных окончаний добавочным волокном, на которую обратило внимание большое число авторов (для ссылок см. Вуллард, Веддел и Гарпман, 1940), описана также и для нервной сети, воспринимающей боль. Как указывали Вуллард (1936), Веддел (1945) и Ле-Гро-Кларк (1947), это дает простое объяснение тому наблюдавшемуся Фреем (1894а) факту, что любой специфический стимул, если он достаточно интенсивен, вызывает боль. Если пороговое давление (прикосновение) составляет около $2-3 \text{ г/мм}^2$, то для возникновения в той же самой осязательной точке ощущения боли нужно приложить силу 200 г/мм^2 (Фрей, 1894а).

С электрофизиологической точки зрения в разрешении проблемы кожной иннервации, как и других органов чувств, существуют четыре основных направления: 1) изучение специфической реакции на адекватное раздражение (прикосновение, давление, температуру и т. д.), описание и изучение чувствительных окончаний с целью идентифицировать их микроскопически при помощи микрометодов; 2) анализ реакции с точки зрения общих принципов организации (одним из таких главных принципов является организация рецепторов одинакового типа в рецептивные поля); 3) исследование важного вопроса о значении размера нервных волокон; 4) наконец, выяснение при помощи электрофизиологических средств роли добавочных нервных волокон.

2. Общие данные об афферентных нервных окончаниях в коже

При регистрации в достаточно тонкой веточке смешанного нерва импульсов, пробегающих по миелиновым волокнам разного размера, обращает на себя внимание различная высота пиков. Было обнаружено (Эрлангер и Гассер, 1937; Гассер и Грундфест, 1939), что относительная величина пиков в А-волокнах различного диаметра пропорциональна скорости проведения возбуждения, которая в свою очередь пропорциональна диаметру волокна (Харш, 1939а, б; Тасаки, 1953). Недавно Раштон (1951) свел все наблюдения Гассера, Эрлангера, их сотрудников и других авторов, касающиеся скорости проведения возбуждения и диаметра волокон, в теоретическую схему, в основу которой положено расстояние между соседними перехватами Ранвье. Для целей настоящего изложения достаточно понять, что в очень тонких пучках нерва при наличии разницы в высоте пиков обычно можно сказать, что эти пики возникают в афферентных волокнах, проводящих возбуждение с разной скоростью (об исключениях из этого правила

см. Пейнтал, 1953). Таким образом, не расщепляя нервный пучок на отдельные волокна, их можно раздифференцировать при том, однако, условии, что нерв содержит волокна различного размера. Поперечный срез кожного нерва, приведенный на фиг. 20, показывает, что это действительно имеет место. Следовательно, как высота пиков, так и скорость проведения возбуждения, связанные с размером волокна, являются важными показателями при анализе



Ф и г. 20. Поперечный разрез п. sapheus кошки.

Окрашивание по методу Альцгеймера—Манна.

специфической чувствительности, о чем в дальнейшем будет упомянуто неоднократно. Эрлангер (1927) первый показал, что различным видам специфической чувствительности часто соответствуют эфферентные волокна разного диаметра.

В 1934 г. Гассер дал сводку ранних и более поздних работ, в которых пытались связать специфическую чувствительность кожи и других рецепторов конечностей с различными волокнами. Эти попытки состояли в сдавливании нерва, действующем и непосредственно как давление, и через вызываемую сдавливанием асфиксию (ср. Франкенхейзер, 1949), и в опытах с местной анестезией. Полученные при помощи электрофизиологического определения размеров волокна результаты показывали, что при сдавли-

вании первыми поражаются толстые волокна, а местная анестезия действует сначала на тонкие волокна (Гассер и Эрлангер, 1929). Однако между результатами, полученными разными авторами, существовали значительные различия. Позже Франкенхейзер (1949) провел опыты, в которых показал, что быстро и медленно адаптирующиеся нервные волокна в коже кролика имеют одну и ту же скорость проведения возбуждения, хотя первые переносят сдавливание значительно лучше, чем вторые. Эти данные не отрицают возможности подобного анализа при помощи сдавливания на том основании, что толстые волокна повреждаются раньше тонких, однако ясно, что такой метод не может быть точным. Уже в то время существовало много электрофизиологических исследований на препаратах одиночных нервных волокон, отходящих от различных рецепторов, а в дальнейшем число подобных наблюдений возросло. Полная сводка соответствующих данных была сделана Хензелом (1952). Я в дальнейшем упомяну о конкретных данных при переходе к описанию

окончаний афферентных волокон в коже. Они подтверждают вывод Гассера, повторенный им в 1943 г., «что нервные волокна, относящиеся к разным модальностям, должны иметь различные размеры».

Это утверждение не следует понимать в том смысле, что существует полное распределение кожной чувствительности соответственно волокнам разного диаметра. Холод и тепло, как мы увидим ниже, воспринимаются лишь тонкими волокнами и целиком «перекрываются» болевыми волокнами. Пейнтал (1953а), исследуя афферентные волокна блуждающего нерва, обнаружил, что средняя скорость проведения возбуждения в волокнах медленно адаптирующихся рецепторов растяжения легкого составляет 36 м/сек, быстро адаптирующихся рецепторов — 25 м/сек, депрессорных рецепторов — 33 м/сек, рецепторов правого предсердия — 20 м/сек, хеморецепторов — 10 м/сек, рецепторов, реагирующих на инъекцию фенилдигуанида, — 6 м/сек. Сведения о других рецепторах приведены у Хензела (1952).

В отношении боли до настоящего времени сохраняет свою ценность вывод Гассера (1943), что значительное большинство болевых волокон должно относиться к амиелиновым волокнам, обладающим наименьшим диаметром и проводящим возбуждение со скоростью менее 2 м/сек. Они дают характерное массивное ощущение жжения, длительную или «вторичную боль», в то время как «быстрые» волокна, проводящие возбуждение со скоростью 15—20 м/сек или более, по-видимому, ответственны за начальную или «первичную боль» (булавочный укол), которая ощущается слишком быстро после раздражения, чтобы ее можно было объяснить участием амиелиновых волокон. К приведенному четко сформулированному Гассером положению добавить нечего. В качестве руководящих ссылок для изучения данных, относящихся к этому вопросу, можно рекомендовать ряд статей (Рансон и Биллингсли, 1916; Эдриан, 1931а; Цоттерман, 1933; Хейнбеккер, Бишоп и О'Лири, 1933; Хейнбеккер, О'Лири и Бишоп, 1934; Кларк, Хьюгс и Гассер, 1935; Цоттерман, 1936, 1939; Вуллард, Веддел и Гарпман, 1940; Джернанд и Цоттерман, 1946; Мару-хаши и др., 1952). Особенно интересны ранние опыты Рансона и Биллингсли, выполненные в ту эпоху исследований, когда еще не применяли электроники. Используя то обстоятельство, что у кошки тонкие волокна входят в латеральную часть корешков обособленно, они избирательно перерезали их, делая небольшой надрез в спинном мозге; после этого характерные для боли рефлексy исчезали. К сожалению, у человека подобное расположение проводящих путей не обнаружено. Лишь в области, иннервируемой тройничным нервом, имеются тонкие волокна, которые можно отделить от остальных. На этой особенности строения основана операция Шёквиста (1938) — перерезка бульбоспинального тракта тройничного нерва, приводящая к полной потере болевой чувствительности лица и подтверждающая,

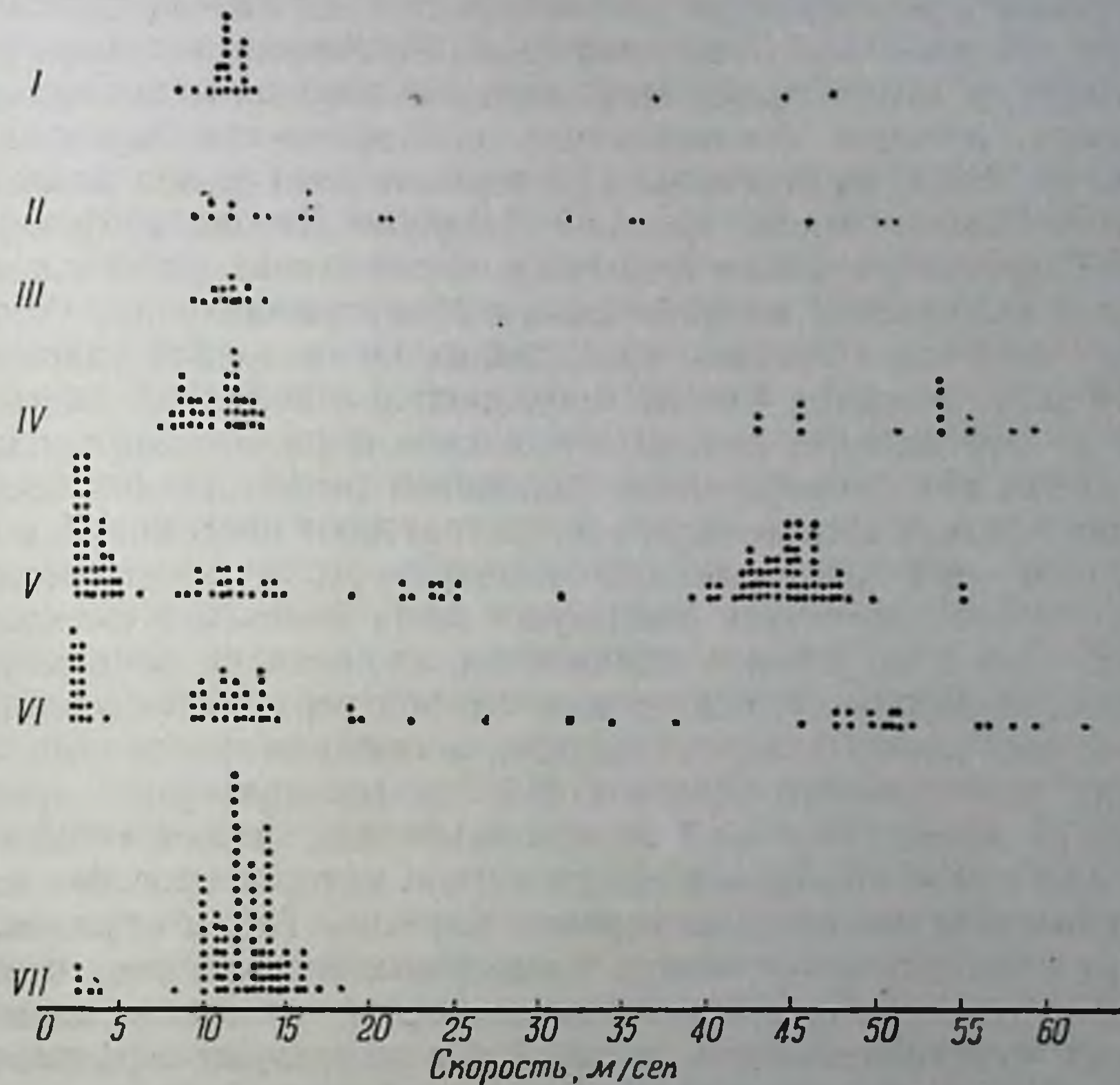
таким образом, данные электрофизиологии (ср. Цоттерман, 1933, 1936).

Тактильные волокна, по-видимому, особенно варьируют по величине, так что самые толстые из них проводят возбуждение со скоростью 90 м/сек, а самые тонкие — со скоростью 2—20 м/сек. Этого и следовало ожидать, учитывая, что тактильные волокна берут начало от таких различных структур, как чувствительные окончания вокруг волосков и инкапсулированные окончания, такие, как тельца Мейснера, Пачини и Меркеля (см., например, Вуллард, 1936; Веддел, 1945). Для детальной разработки этого вопроса необходимо локальное отведение при помощи микро-электрода (Эдриан и Цоттерман, 1926b; Эдриан, 1928, 1932b; Цоттерман, 1939; Марухаши и др., 1952; Хензел, 1952). Большая часть ранних работ (после работ Эдриана) была выполнена на коже лягушки (Дан и Финли, 1938; Эдриан, Кеттел и Хогленд, 1931; Кеттел и Хогленд, 1931; Талаат, 1933; Хог, 1935; Эхлин и Проппер, 1937; Фессар и Зегерс, 1943).

Стремления экспериментаторов обычно направлены в сторону изоляции одиночных волокон. Однако с точки зрения ощущения, а также для понимания того, какой эффект может оказывать простой раздражитель, не меньший интерес представляют данные, полученные на тонких пучках нервных волокон, отходящих от данной области кожи. Такие исследования провел Цоттерман (1939); из его работы взята фиг. 21, на которой показано распределение скоростей проведения импульсов в ответ на различные раздражители. В некоторых случаях величины получены путем прямого измерения, в других — они вычислены, исходя из высоты пиков.

Легкий удар по шерсти кошки (фиг. 21, I) возбуждает как медленные, так и быстрые волокна; очень легкое прикосновение (III и VII) возбуждает волокна, проводящие импульсы со скоростью около 2 м/сек и перекрывающие, таким образом, болевые волокна. Данные Уотерстона (1933) показывают, что по крайней мере у человека возбуждение, возникающее в ответ на легкое прикосновение, также проводится очень тонкими волокнами. Следует отметить, что импульсы самых тонких амиелиновых волокон отводятся обычно суммарно в виде реакции многих волокон. Цоттерман получил четкие данные о том, что боль (ожог) возбуждает именно эти волокна. Ниже будет показано, что возбуждение самых тонких миелиновых (а также, вероятно, и амиелиновых) волокон возникает в ответ на такие различные раздражители, как сильный удар и очень легкое прикосновение. На оригинальных осциллограммах видно, что это возбуждение появляется с запозданием обычно в виде следового разряда, когда раздражение уже кончилось, даже в том случае, если это было только движение нескольких волосков. Цоттерман связывает эти разряды с ощущением щекотания или зуда, поскольку он обнаружил, что эти ощущения отсутствуют в соответствующей области

лица у больных, подвергшихся операции Шёквиста. В таком случае ощущение щекотания является сочетанием ощущений прикосновения и боли. Наличие упоминавшихся выше добавочных болевых волокон, подходящих к волоскам, также является



Ф и г. 21. Частота распределения скоростей проведения импульсов, регистрируемых в ответ на различные раздражители (Цоттерман, 1939).

I — лёгкий удар; II — подергивание нескольких волосков; III — очень легкое прикосновение; IV — очень легкий удар; V — укол иглой; VI — сильный удар; VII — очень легкое прикосновение. II, III, V, VI и VII получены на одном и том же препарате нерва. Данные для V — VII вычислены, исходя из высоты пиков.

подтверждением этой точки зрения. Возможны два предположения: наличие двойной специфичности (см. ниже) — осязательной и болевой или, кроме того, взаимодействие между осязательным и болевым восприятием в нервной сети под эпидермисом. Поскольку в этой сети может происходить переплетение осязательных волокон с болевыми, взаимодействие вполне вероятно как при действии давления (Гранит, Лексел и Скоглунд, 1944), так и без него (Арванитакис, 1940). Мы видим, что имеется обширное поле для исследований кожных рецепторов и их афферентных волокон при помощи микрораздражения. Каковы бы ни были причины выраженности реакции в опыте Цоттермана, он показывает, что простое раздражение вызывает сложный комплекс реакций, и подчеркивает также необходимость при изучении ощущения

выйти за пределы анализа активности одиночных нервных волокон. На это указывал также Эдриан в одной из своих ранних работ (1928).

До сих пор в качестве основы для объяснения мы молчаливо принимали представление о специфичности. Это представление есть не что иное, как известный закон Мюллера о «специфических энергиях» в его современном виде, а именно: специфичность концевых органов соответствует специфичности центральных структур. Есть ли причины критиковать этот закон с электрофизиологической точки зрения? Недавно Хензел и Цоттерман (1951b) зарегистрировали в язычном нерве кошки два типа афферентных импульсов, возникающих в ответ на давление: больших пиков «обычного типа», проходящих в волокнах диаметром 12—15 μ , и меньших пиков, проходящих в волокнах диаметром 8—10 μ . Эти волокна реагируют также на охлаждение; однако, в то время как специфические холодовые рецепторы (от которых отходят волокна еще меньшего диаметра) дают постоянный разряд импульсов при определенной температуре, чувствительные к холоду прессорецепторы реагируют лишь в течение нескольких секунд. При этом прямое влияние охлаждения на сами нервные волокна, по-видимому, исключено, что подтверждается удовлетворительными контрольными опытами, а также результатами более поздних исследований Додта (1953) по температурной чувствительности нерва. Большой «прессорный» пик может возникнуть лишь при таком холодовом раздражении, которое способно возбудить непосредственно само нервное волокно. Таким образом, эти волокна отличаются от тонких прессорных волокон тем, что они обладают специфической чувствительностью только к давлению. Высокая чувствительность к холоду в некоторых афферентных волокнах скорее определяется тончайшими нервными окончаниями, чем самими концевыми органами.

Недавно Беллок и Фаульштик (1953) сообщили, что одиночные афферентные волокна лицевой ямки гремучей змеи, специфически чувствительные к инфракрасному излучению, участвуют также в восприятии прикосновения. Цоттерман и Хензел не касались закона Мюллера. Они полагали, что сочетанные прессо-холодовые рецепторы обладают тем, что я назвал двойной специфичностью вследствие наличия некоторых общих основных принципов деятельности термо- и механорецепторов. О другом возможном объяснении этого явления уже упоминалось выше. Кроме того, нужно учитывать высвобождение в нервной сети веществ, обладающих возбуждающим действием (Эхлин и Проппер, 1937; Фенг, 1933; Хог, 1935), что очень убедительно показал Хэбгуд (1950).

В настоящее время, однако, двойная специфичность в том смысле, что оба «прибора» имеют относительно низкие пороги возбуждения, по-видимому, является исключением. Обычно же афферентное волокно связано с одним или несколькими рецепто-

рами, реагирующими на один определенный, так называемый адекватный, раздражитель с гораздо большей легкостью, (т. е. с самым низким порогом возбуждения), чем на все остальные раздражители. Следовательно, относительная величина пика и скорость проведения импульсов в сочетании с определением адекватного раздражителя в современной практике до сих пор являются двумя способами электрофизиологической характеристики рецептора.

Какова роль размеров волокна в связи с вопросом о центральной расшифровке частотного кода? Гассер (1943) указывал, что значение большей скорости проведения возбуждения состоит в способности импульсов в толстых волокнах вызывать или облегчать те процессы, которые затем продолжают развиваться под влиянием импульсов в тонких волокнах. Он также обратил внимание на большую длительность пиков в тонких волокнах. Следовательно, определенные центральные системы для своей деятельности могут нуждаться в пиках большей длительности. В значительной части работ Гассера (см., например, Эрлангер и Гассер, 1937) показано, что в волокнах разного типа существуют значительные различия в отношении медленного, так называемого следового, потенциала, следующего за пиком. Неизвестно, играют ли эти различия какую-либо существенную роль в тонких окончаниях. Сам Гассер подчеркивал значение временных отношений. «Чем больше наблюдаешь, с какой исключительной точностью развиваются процессы в центральной нервной системе, тем больше это поражает. Чем больше становится ясным значение представления о временных отношениях, тем в большей степени оно определяет направление будущих исследований. Различная скорость проведения возбуждения по аксонам должна играть роль в механизме нервной деятельности. Даже если только в этом состоит роль упомянутых различий в процессе интеграции, эта роль все же значительна» (Гассер, 1946, стр. 141).

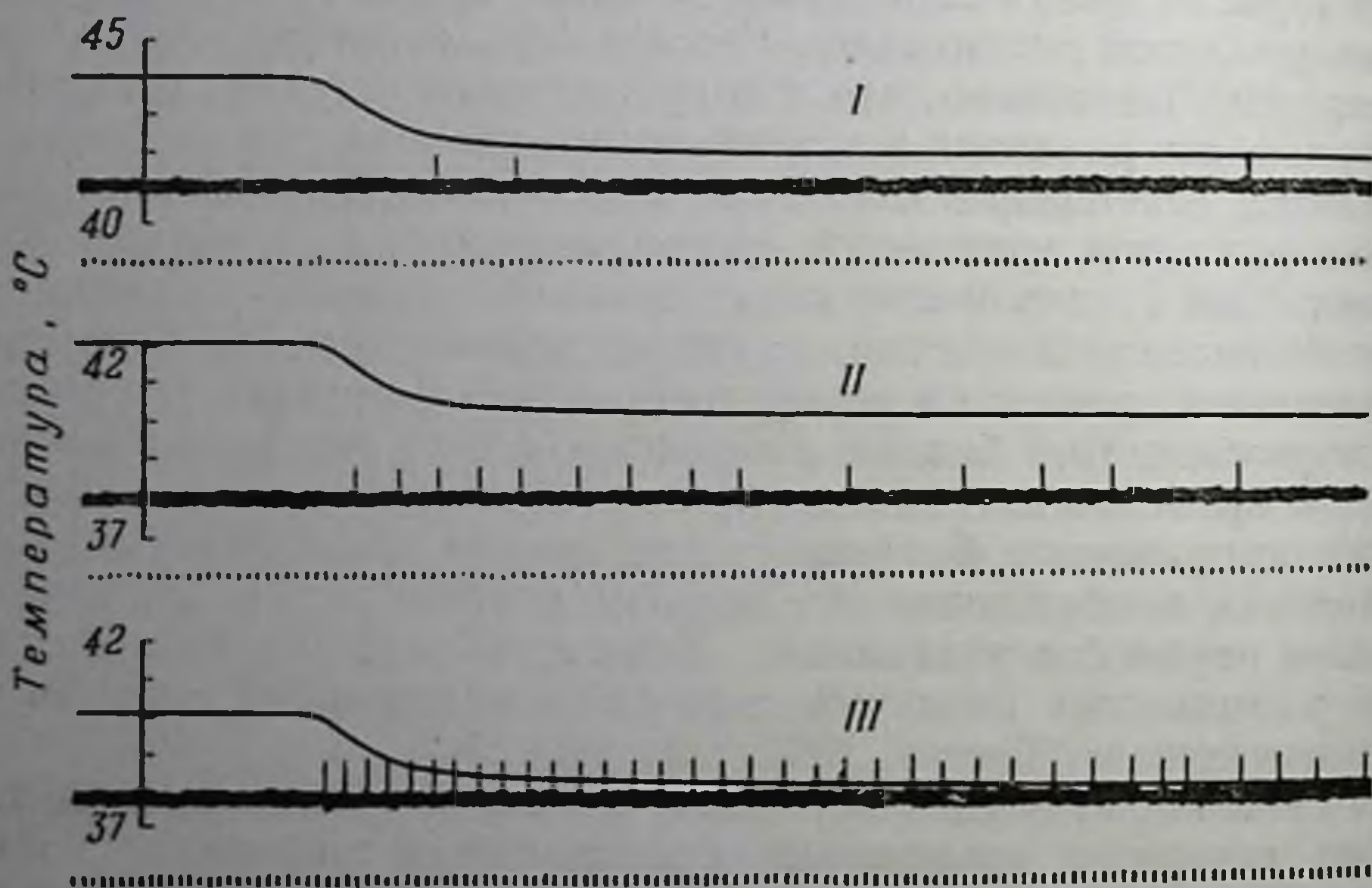
К сказанному можно добавить, что размер волокон, вероятно, как-то связан с «приемными станциями» в различных частях мозга. Почему, например, число таких волокон в ипсилатеральном зрительном тракте значительно больше, чем в контралатеральном (Бишоп, Джереми и Лансе, 1953; подтверждено также Гранитом)? Как мы увидим дальше, органы чувств имеют проекционные зоны, отличные от хорошо известных специфических зон.

3. Терморецепторы как пример специфичности.

Дублирование в центрах

Среди кожных чувств особый интерес представляет восприятие температуры. Отчасти это объясняется большим количеством и сложностью психофизических теорий (обзор см. Хензел, 1952). Между тем эти теории относительно просто проверить, регистрируя потенциалы действия, а также сравнивая полученные при

этом данные с результатами прямого термического раздражения периферического нерва. Как правило, холодовые и тепловые рецепторы в высшей степени специфичны (Цоттерман, 1935, 1936), причем возбуждение от обоих видов раздражения проводится по относительно тонким волокнам (4—6 μ). В языке кошки тепловые волокна дают по величине большие пики, чем холодовые волокна, что вновь было подтверждено Додтом и Цоттерманом (1952a). Благодаря психофизическим опытам Хензела (1952), разработавшего прекрасное приспособление для раздражения, и электрофизиологическим опытам Хензела и Цоттермана, а также Додта и Цоттермана, мы в настоящее время знаем о температурных рецепторах больше, чем о любых других кожных органах чувств. Именно поэтому результаты этих опытов заслуживают самостоятельного рассмотрения в связи с проблемой специфичности, в том виде как она представляется в свете двух хорошо изученных видов кожной чувствительности.

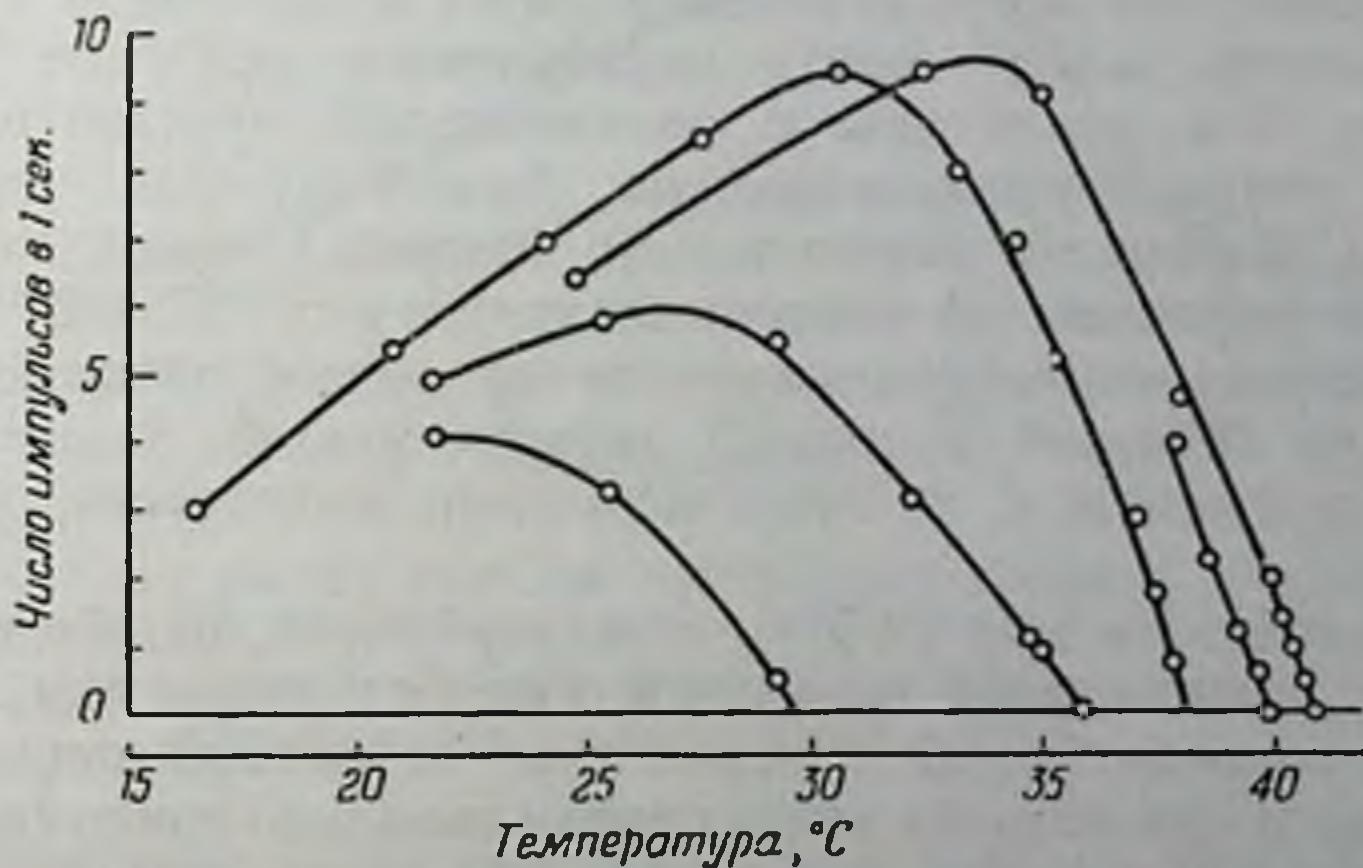


Ф и г. 22. Импульсы в одиночных холодových волокнах язычного нерва кошки, возникающие в ответ на резкое понижение температуры на 2° (Хензел и Цоттерман, 1951a)

I — при изменении температуры с 44 до 42°; II — при изменении температуры с 42 до 40°; III — при изменении температуры с 40 до 38°. Отметка времени 0.02 сек.

Как и следовало ожидать, эти органы ведут себя так, как другие плохо адаптирующиеся рецепторы. На резкое раздражение они отвечают начальным высокочастотным разрядом импульсов, постепенно переходящим в редкую постоянную импульсацию. На фиг. 22 показана реакция такого рецептора при понижении температуры на 2°, начиная с трех разных уровней: 44, 42 и 40°. Наиболее эффективна реакция в последнем случае (фиг. 22, III). При достаточно низких температурах редкие им-

пульсы продолжают неопределенно долгое время; в этом смысле каждый холодовой рецептор ведет себя как термометр, способный давать сведения о действительной температуре в окружающей среде. Некоторые зрительные рецепторы и рецепторы растяжения ведут себя таким же образом по отношению к их адекватным раздражителям. С этими рецепторами, а также с большинством других концевых органов (Эдриан и Цоттерман, 1926а, б) холодовые рецепторы имеют еще то общее свойство, что реагируют на градиент интенсивности раздражения во времени. Быстрое охлаждение вызывает более сильный начальный разряд импульсов, чем медленное охлаждение. Обе эти особенности реакции были обнаружены в раннюю эпоху психофизических исследований (сводку см. Хензел, 1952), однако электрофизиологический анализ внес в этот вопрос такую ясность, что дальнейшие обсуждения не нужны.



Ф и г. 23. Зависимость частоты постоянного разряда импульсов в разных изолированных холодовых волокнах язычного нерва кошки от температуры языка (Хензел и Цоттерман, 1951а).

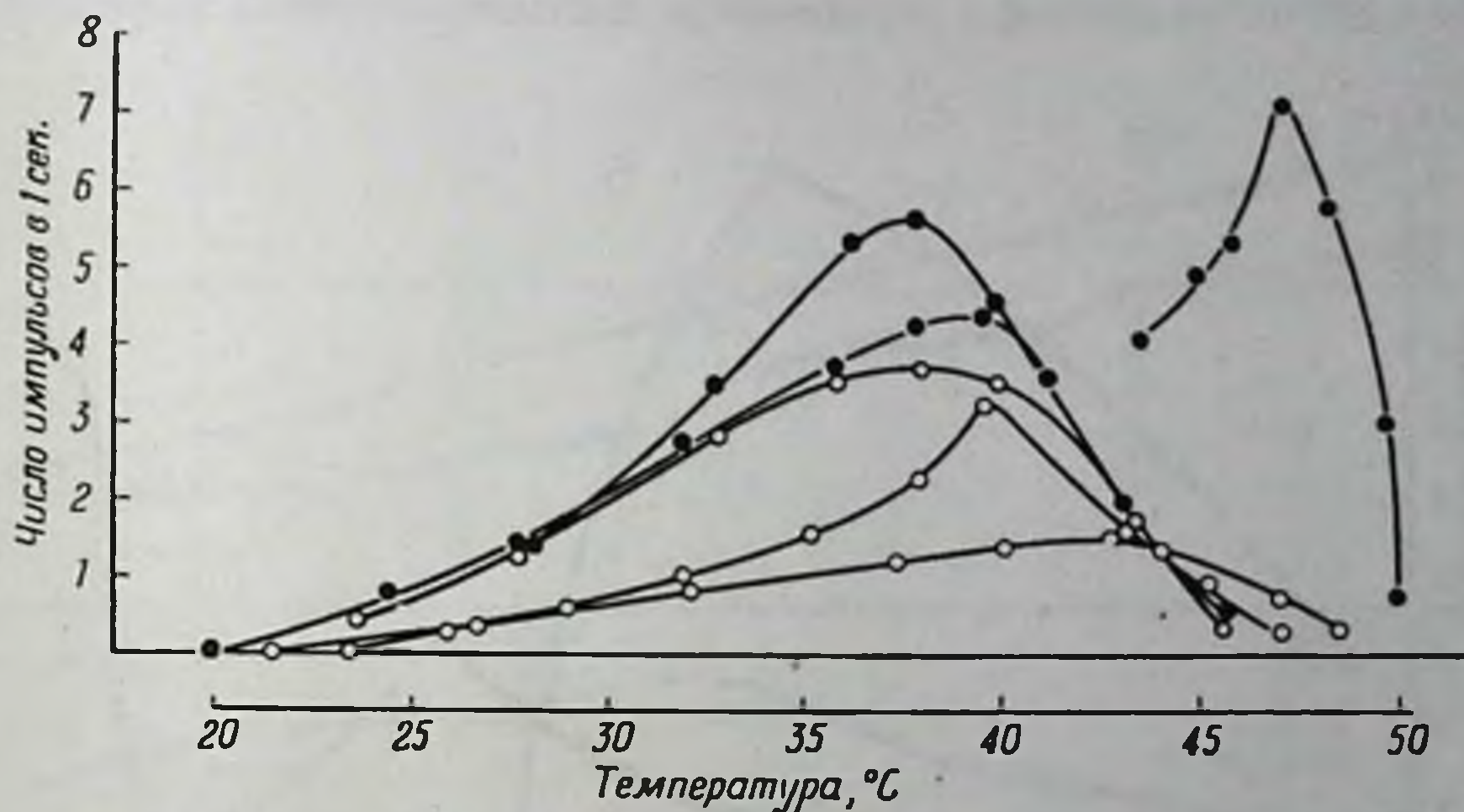
Я думаю, что существование оптимума чувствительности холодовых рецепторов, как ясно видно из фиг. 22, является наиболее интересной особенностью механизма восприятия холода. На фиг. 23 показаны результаты такого исследования на нескольких холодовых рецепторах. Кривые зависимости частоты конечного постоянного разряда импульсов от температуры имеют наибольший подъем при температурах, различных для разных рецепторов. В области оптимума изменение температуры на 1° вызывает разряд с частотой 2 имп/сек или 20% от максимальной частоты. Поскольку рецепторы можно рассматривать как органы, реагирующие на нарушения химического равновесия, вызываемые изменениями температуры, специализация их в определенных температурных пределах, несомненно, является лучшим решением проблемы специфичности, чем равномерная чувствительность

органа по всему воспринимаемому диапазону. У некоторых рыб имеется такой орган — ампулы Лоренцини, который на повышение температуры реагирует учащением, а на ее снижение — замедлением спонтанных разрядов импульсов (Занд, 1938). Чувствительная к теплу лицевая ямка гремучей змеи также принадлежит к органам этого типа (Беллок и др., 1953). У млекопитающих, по-видимому, имеется большая дифференциация. Концевые колбы Краузе, ответственные за ощущение холода, также сильно варьируют по форме, как показал Белоножкин (1933) на препаратах из области соска человека, где эти рецепторы представлены особенно густо и где сильно развита чувствительность к холоду. При одновременном действии многих дифференциально чувствительных к холоду концевых колб они перекрывают диапазон от 40 до 20° с приблизительно линейным увеличением *общей* частоты разряда. Заманчиво предположить, что такое дробное подразделение всего диапазона имеет и некоторые свои цели. Оно, например, может иметь определенное значение в терморегуляции; так, рецепторы с максимальной чувствительностью к низким температурам, возможно, более активно, чем другие рецепторы, вызывают определенные компенсаторные терморегуляционные рефлексy. В настоящее время это, однако, остается лишь предположением, основанным на общем представлении о значительно большей важности терморегуляции у млекопитающих по сравнению с пойкилотермными животными, например рыбами.

Хензел и Цоттерман (1951с), а также Хензел, Штрём и Цоттерман (1951), прикладывая термоды к обеим сторонам языка кошки, измерили температурный градиент и латентный период появления пиков и при помощи этого сумели довольно точно (до 0,2 мм) локализовать холодовые рецепторы на определенной глубине. Однако на основании гистологических данных (окрашивание серебром по Пальмгрену) они сделали вывод только о том, что холодовые рецепторы расположены субэпителиально, отчасти в папиллах (главным образом в их основании или несколько глубже). Во всяком случае, язык богато снабжен концевыми колбами Краузе (Краузе, 1860, стр. 112—139; Гейрнс, 1953).

Тепловые рецепторы (Додт и Цоттерман, 1952а) реагируют на нагревание так же, как холодовые рецепторы на охлаждение. Область, в которой наблюдается их реакция, показана на фиг. 24. Среди тепловых рецепторов также имеется дифференциация в отношении положения оптимума чувствительности, однако по сравнению с фиг. 23 вся группа кривых сдвинута вправо. Тем не менее кривые настолько перекрывают друг друга, что различить устойчиво тепловые рецепторы от устойчиво холодовых в одном и том же участке кожи было бы трудной задачей, если бы не было вторичных признаков. Такие признаки существуют. Холодовые рецепторы дают разряды с постоянной частотой импульсов, тепловые же рецепторы реагируют нерегулярными группами

импульсов, и их частота значительно ниже, чем у холодových рецепторов. Размеры волокон представляют собой еще один признак. Как мы увидим дальше, когда речь идет о различении, ведущим принципом всегда являются различия в конфигурации возбуждения, что, по-видимому, достигается статистическим распределением чувствительности отдельных рецептивных единиц (см. фиг. 23 и 24).



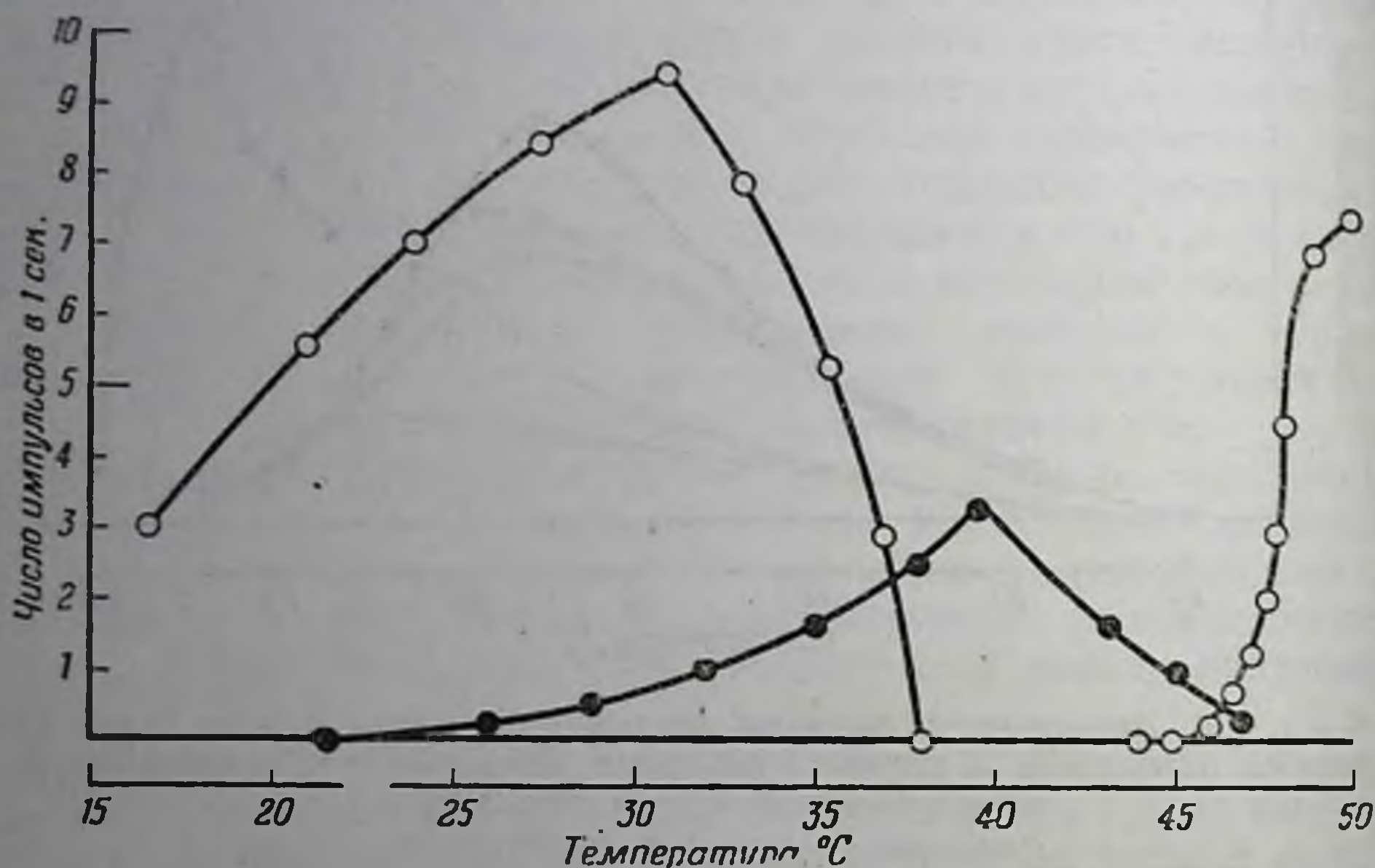
Ф и г. 24. Зависимость частоты постоянного разряда импульсов в разных одиночных и парных тепловых волокнах от температуры языка (Додт и Цоттерман, 1952а).

○ одиночные волокна : ● парные волокна.

Холодовые рецепторы имеют высокую степень специфичности. Это, возможно, лучше всего иллюстрируется известным явлением парадоксального ощущения холода, открытым независимо друг от друга Леманом (1892) и Фреем (1895, 1910), т. е. явлением ощущения холода в ответ на раздражение теплом от 45° и выше. Додту и Цоттерману (1952b) удалось показать, что при высоких температурах в холодových рецепторах возникает соответствующий разряд импульсов, чему соответствует вторичный подъем кривой зависимости частоты импульсов от температуры (фиг. 25); для сравнения дана аналогичная кривая для типичного теплового рецептора (Додт и Цоттерман, 1952а). При этом раздражаются также и болевые волокна (Цоттерман, 1939); поскольку порог болевой чувствительности для нагревания находится около 47—48° (Скоуби, 1952), своеобразная острота парадоксального ощущения холода может объясняться примесью болевого ощущения (ср. Цоттерман, 1953). Функцию холодových и тепловых рецепторов при крайних температурах исследовал далее Додт (1952b). Изолированные холодových волокна изучали также Марухаши, Мицугучи и Тасаки (1952). Волокна были взяты из абдоминального

кожного и подошвенного нервов кошки (диаметром 1,5—3 μ), которые являются более тонкими среди миелиновых волокон.

До сих пор нет физико-химического объяснения высокой специфичности температурных рецепторов. Наблюдения, касающиеся тепловой и холодовой чувствительности нервных волокон (ср. в особенности работы Эйлера, 1947, Лундберга, 1948 и Додта, 1953), указывают на интересный косвенный подход к этому вопросу при помощи исследования колебания мембранного потенциала нервных волокон под влиянием температурных изменений.

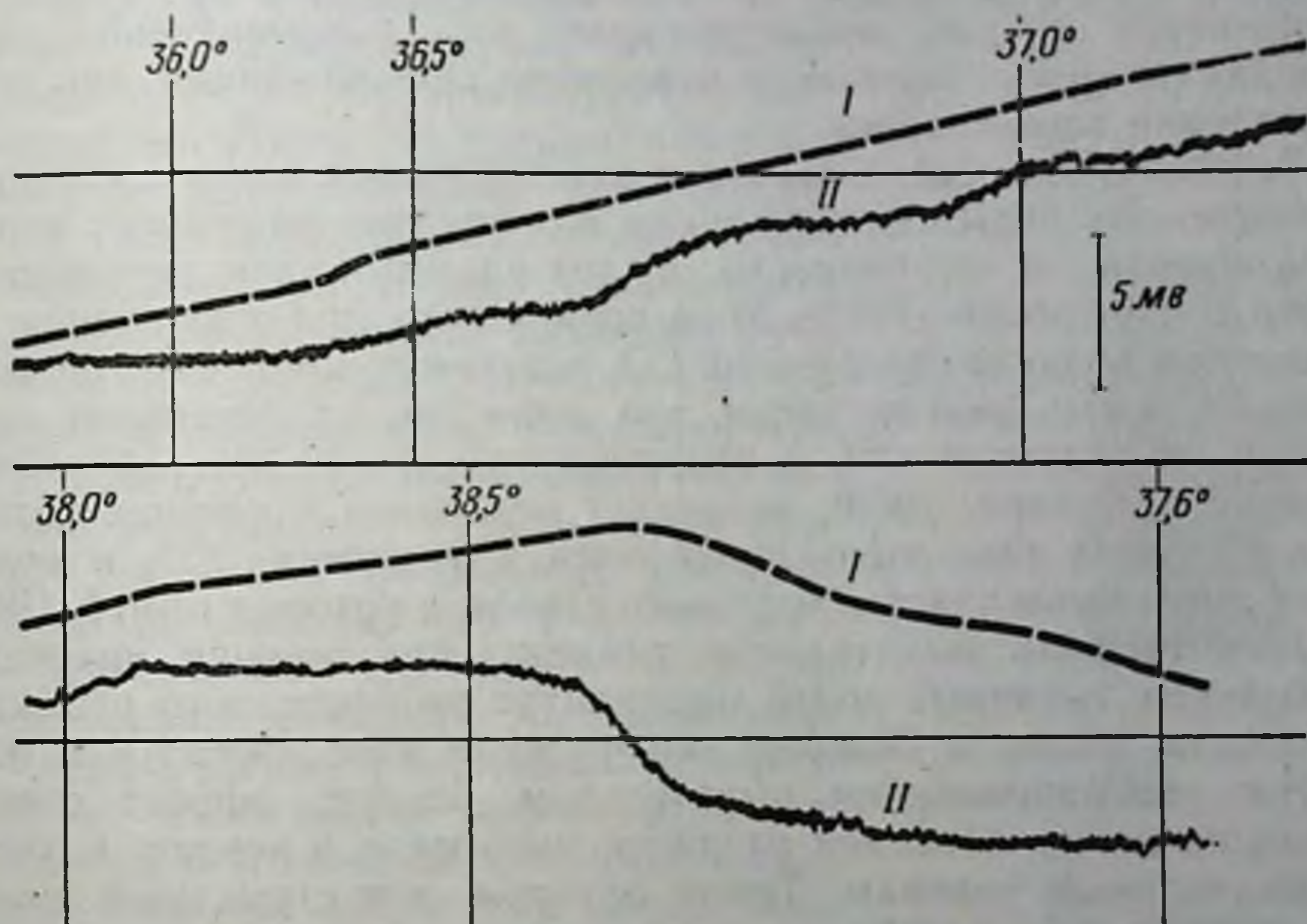


Ф и г. 25. Зависимость частоты постоянного разряда импульсов в типичных одиночных холодном и тепловом волокнах (Додт и Цоттерман, 1952а). ○ холодное волокно (вторичный подъем кривой соответствует парадоксальному разряду импульсов в холодном волокне при высоких температурах); ● тепловое волокно.

Наблюдения над температурными рецепторами показали, что они дают постоянную импульсацию при любых температурах, при которых обычно находится организм. Это свойство, по-видимому, особенно важно в связи с их ролью в терморегуляции, для осуществления которой требуется постоянная информация от этих рецепторов. В данном случае рецепторы работают совместно с терморегуляционным центром гипоталамуса, который изучается в течение многих лет в ряде лабораторий. По этому вопросу можно сослаться на сводки Тауэра (1939), Рансона и Мэгуна (1939), Рансона (1940), Штоля (1943), Гранта (1951), Хензела (1952) и Цоттермана (1953). Несколько новых экспериментальных работ было опубликовано Увнэсом и его сотрудниками Стрёмом и Фолковым (Фолков, Стрём и Увнэс, 1949а, б; Стрём, 1950а, б, с), использовавшими в качестве показателя расширение сосудов. С нашей точки зрения главная проблема состоит в существовании

терморецепторов в самом мозге. В соответствии с первоначальными наблюдениями школы Рансона (Мэгуи и др., 1938; Битон и др., 1941; Хемингуэй и др., 1940) Фолков, Увизс и Стрём (в особенности см. Стрём, 1950а) нашли также, что передний отдел гипоталамуса чувствителен к локальному нагреванию точечной диатермической иглой, но не чувствителен к охлаждению.

Другой новый подход к рассматриваемому вопросу дал Эйлер (1950), который заметил, что местное нагревание области гипоталамуса вызывает появление локального медленного потенциала.



Ф и г. 26. Одновременная запись температуры (I) ствола мозга и температурного потенциала (II) точки, лежащей на 0,3 мм кпереди от переднего края хиазмы, на 0,5 мм латеральнее третьего желудочка мозга и на 1,5 мм кзади от вентральной границы мозга (Эйлер, 1950).

Кошка под уретановым наркозом. Нижняя часть кривых является прямым продолжением верхней. При данном положении электрода не наблюдаются изменения потенциала, связанные с изменением кровяного давления или дыхания. Температурный потенциал следует за изменениями температуры лишь в ограниченном участке. Запись прерывали каждые 30 сек. Ретушировано.

Этот медленный потенциал, который можно получить лишь в пределах очень ограниченного участка переднего отдела гипоталамуса, показан на фиг. 26. Он соответствует терморегуляционному рефлексу нагревания и является наиболее чувствительным из всех известных показателей. Следовательно, эта центральная реакция чрезвычайно специфична. Действительно, в наиболее удачных случаях Эйлер получал изменения потенциала на 1 мВ при изменении температуры на 0,1°. Однако подобный эффект в ответ на охлаждение нигде в мозге не наблюдался. Эйлер предполагает, что этот «тепловой» потенциал является генераторным

потенциалом для регуляторных рефлексов одышки, потоотделения, расширения сосудов и т. д. Следовательно, местная реакция в гипоталамусе на нагревание означает, что тепловые рецепторы представлены также и в мозге.

Тепловые рецепторы гипоталамуса особенно важны ввиду относительного недостатка периферических тепловых рецепторов по сравнению с холодowymi рецепторами (ср. Кёниг, 1943, 1944). Рефлексы с последних могли бы легко привести к перепроизводству тепла и задержке его отдачи вследствие сокращения сосудов кожи. Тепловые рецепторы мозга, реагирующие на температуру крови, предотвращают это. Следовательно, они выполняют роль тормоза в механизме саморегуляции при осуществлении гомеостаза.

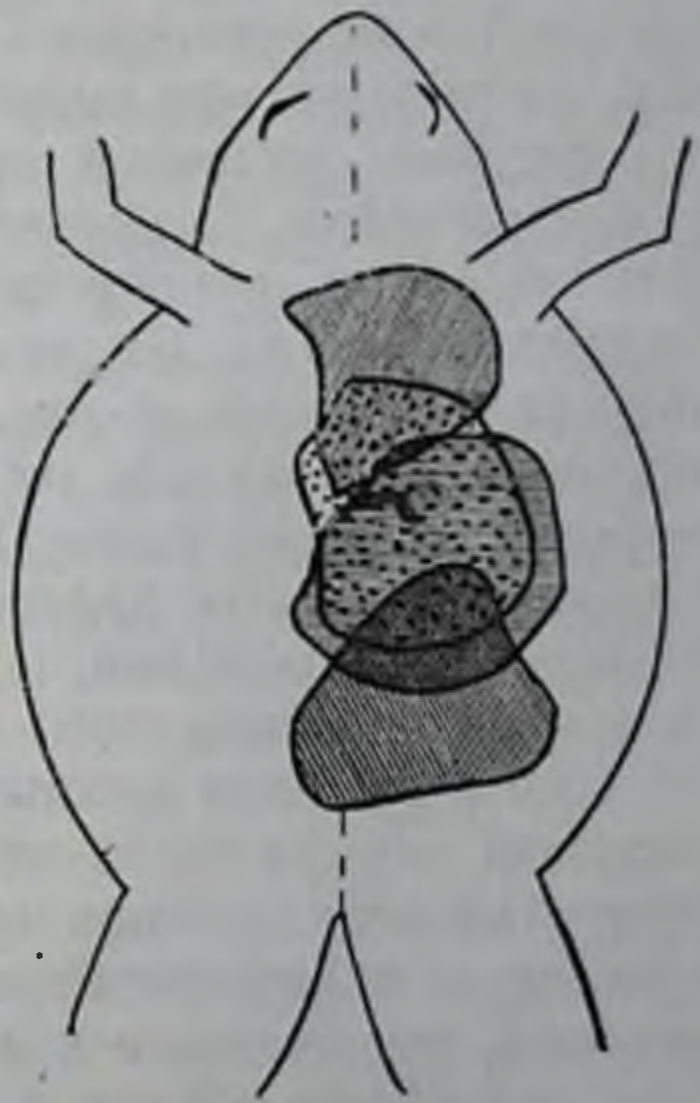
Тот факт, что рецепторы могут дублироваться в мозге, улучшая определенные виды саморегуляции в организме, открывает новые возможности, в особенности в деятельности хеморецепторов. Эйлер и Зёдерберг (1952а, б) выяснили, что при увеличении во вдыхаемом воздухе содержания CO_2 в дыхательном центре продолговатого мозга, реагирующем, как известно, на изменения парциального давления CO_2 в артериальной крови (см., например, Гейманс и Букерт, 1939), возникает медленное изменение потенциала. Эффект был очень специфичен в отношении CO_2 и получался лишь в том участке мозгового ствола, в котором Комрё (1943) удалось вызвать дыхательную реакцию при помощи инъекции нескольких тысячных долей миллилитра забуференного раствора карбоната. Эйлер и Зёдеберг обнаружили этот эффект и в полностью денервированном дыхательном центре; эффект сопровождался возникновением разрядов импульсов в нервах, идущих к дыхательным мышцам. Таким образом, эти структуры имеют все характерные свойства рецепторов: специфическую химическую чувствительность, генераторный потенциал и разряды импульсов.

Как известно, Верни (1947) пришел к заключению, что в области разветвлений внутренней ветви общей сонной артерии существуют рецепторы, специфически чувствительные к изменению осмотического давления. Инъекция гипертонического солевого раствора тормозит диурез, оказывая действие на антидиуретический гормон задней доли гипофиза. Андерсону (1952, 1953) удалось вызвать сильную жажду у коз, вводя им в паравентрикулярные ядра 0,1 мл 1,5—2-процентного раствора NaCl . Эйлер (1953) получил в этой области мозга медленные локальные изменения потенциала порядка 1 мв при таких же инъекциях в сонную артерию, как это делал Верни. Все эти наблюдения над имеющимися в мозге рецепторами открывают новую важную область исследований в физиологии органов чувств. Не будет удивительным, если окажется, что и многие другие составные части крови влияют на рецепторы, связанные с функциями, регулируемые через гипофиз.

4. Рецептивные поля.

Другие особенности организации кожных рецепторов

Согласно первоначальному определению Эдриана и его сотрудников, относящемуся к кожным рецепторам лягушки (Эдриан, Кеттел и Хогленд, 1931; Эдриан, 1932), «рецептивным полем» называют поверхность, иннервируемую одиночным афферентным волокном. Таким образом, по крайней мере у лягушки, рецептивное поле — это не только физиологическая или функциональная единица, но и определенная анатомическая величина. Анатомический критерий в случае подобного определения не является простым повторением. Ниже мы увидим, что значительно более сложные рецептивные поля глаза позвоночных, будучи анатомически постоянными, варьируют по размерам вследствие различной степени взаимодействия противоположных эффектов внутри поля. Показано, что тактильные поля, определяемые посредством перемещений тонкой струи воздуха по коже, чрезвычайно разнообразны по размерам (от 4 до 100 мм²) и перекрывают друг друга так, как это показано на фиг. 27. Оба эти фактора — перекрывание и вариабельность размеров — свойственны также глазу и уху (см. ниже). Перекрывание обусловлено разветвлением одного или нескольких афферентных волокон в одном и том же участке кожи. Ясно, и это вполне понимал Эдриан, что все эти особенности являются составными частями механизма различения, свойственного совершенно особого рода приемнику — центральной нервной системе. Из работы Эдриана с рецептивными полями лапы кошки и кожи морской свинки видно также, что соседние рецептивные поля могут отличаться друг от друга по своей проекции в мозге, поскольку импульсы из них передаются по волокнам самых различных размеров (Эдриан, 1931a, 1932b). Тоуэр (1940), измеряя площадь рецептивных полей на роговице, нашел, что они распространяются на очень большие участки от 50 до 200 мм². По-видимому, еще не совсем ясно, служат ли эти рецепторы для восприятия одной боли или боли и прикосновения одновременно, как в других случаях двойной специфичности. Большинство авторов (например, Фрей, 1894a, b; Нейф и Вагонер, 1937) полагает, что роговица чувствительна лишь к боли (см. обсуждение у



Ф и г. 27. Участки кожи лягушки, снабжаемые тактильными окончаниями различных нервов (Эдриан, Кеттел и Хогленд, 1931; Эдриан, 1932a).

Видно значительное перекрывание на периферии.

Тоуэра, 1940, а также недавние работы Ялависто, Орма и Таваста, 1951, по ощущению прикосновения на роговице). Как показали недавние опыты Б. Рекседа и У. Рекседа (1951; см. также приведенную в этой работе литературу), свободные окончания в роговице широко разветвляются. Тоуэр нашел, что рецептивные поля наиболее чувствительны в центре. В глазе это свойство поля особенно ярко выражено (см. ниже).

Тасаки и сотрудники (Марухаши и др., 1952) исследовали рецептивные поля различных кожных рецепторов и нашли, что поля волокон, воспринимающих давление, имеют точечные размеры ($1-2 \text{ мм}^2$); на лапах кошки ноцицептивные поля подошвенной подушечки также невелики (до $3 \times 3 \text{ мм}$), а размеры полей заросших волосами участков подошвы примерно в 10 раз больше. Наиболее интересным является то, что они нашли специальные волокна с чрезвычайно большими рецептивными полями (до $50 \times 90 \text{ мм}$). Эти волокна реагировали на легкое прикосновение и имели диаметр $2-5 \mu$; их много имелось во всех изученных кожных нервах. Специально исследовали рецептивные поля афферентных волокон, отходящих от корней волосков. В пределах поля размером $20 \times 25 \text{ мм}$ можно получить ответ, сгибая каждый отдельный волосок или даже касаясь его кончика. В работе отмечены также афферентные волокна, по-видимому, специфически чувствительные только к чесыванию.

Суммируя эти данные, я прихожу к выводу, что на чувствительной поверхности кожи, которую можно рассматривать как прототип всех органов чувств, хорошо видны многие элементарные принципы периферической организации чувствительности. Раздражители, называемые прикосновением, давлением и болевым агентом, вызывают общую и локальную реакции. Общая информация основана на реакции очень больших рецептивных полей, тогда как локальная — осуществляется меньшими рецептивными полями вплоть до точечных. Рецептивные поля очень сильно перекрывают друг друга. Эти принципы организации повторяются и в других органах (например, глаз и ухо), построенных как чувствительные поверхности. Вполне вероятно, что между степенью специфичности концевой органа и количеством разветвлений чувствительного нерва существует обратная зависимость.

Различение на этой основе и общие принципы декодирования частотного кода будут рассмотрены в гл. VIII.

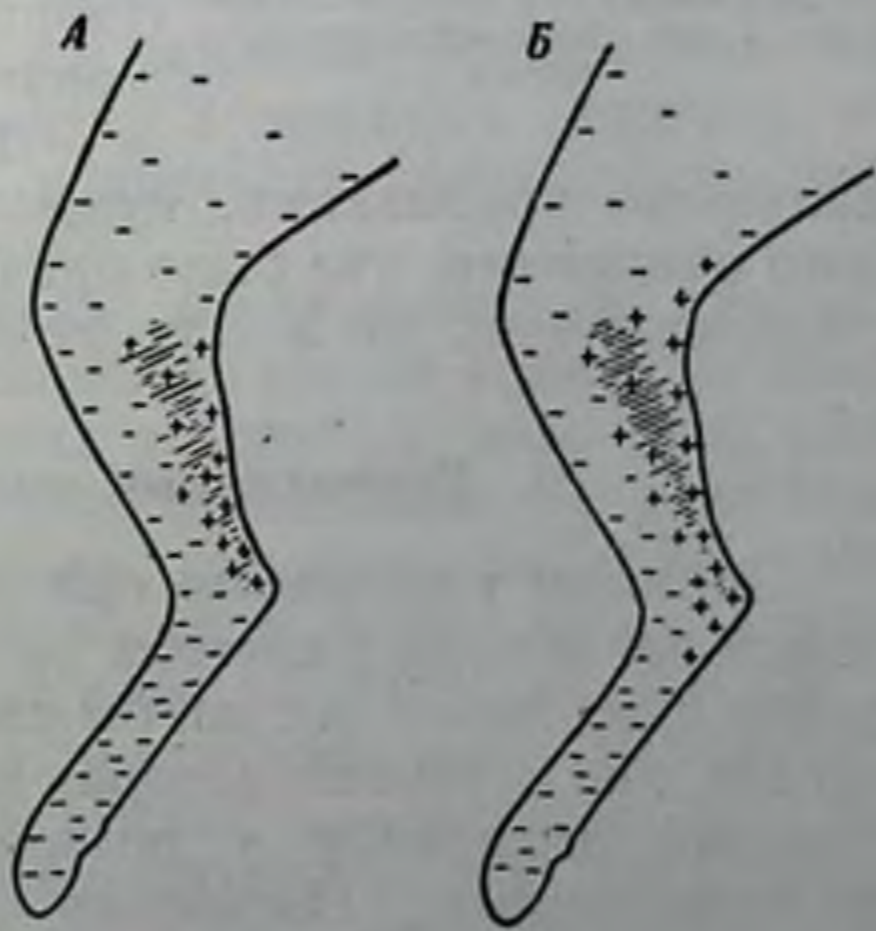
Относительно видов кожной иннервации, известных большинству физиологов и нейрологов под названием «протопатической» и «эпикритической» чувствительности (Хед, Риверс и Шеррен, 1905; Риверс и Хед, 1908), писали много. Трудно, однако, что-либо добавить к справедливой критике этих положений Уолшем (1948).

Рецепторы могут быть функционально связаны друг с другом не только на основе принципов рецептивного поля. В зрении, например, восприятие пространства и расстояния достигается

путем интегрирования корреспондирующих точек на обеих сетчатках. Это изучали главным образом при помощи психофизических методов и совсем не исследовали электрофизиологически. В одном и том же участке кожи рецептивные поля для большинства видов чувствительности создают такое же интегрированное ощущение локализации. Я приведу лишь один пример такой интеграции, относящийся к коже; он выбран мною потому, что, насколько мне известно, это единственный случай, хорошо изученный электрофизиологически (Хагбарт, 1952). Исторически этот пример является развитием представления Шеррингтона (1906, 1910) о рецептивном поле рефлекса. Шеррингтон, конечно, употреблял термин «рецептивное поле» в другом, более широком смысле, обозначая им участок кожи, с которого можно было вызвать рефлекс определенного типа. Таким образом, специфический рефлекторный эффект является признаком, характеризующим чувствительность данного участка кожи.

Хорошо известно, что из ипсилатеральных рефлексов в ответ на раздражение какого-либо нерва легче всего вызвать сгибательные рефлексы, которые могут быть или ноцицептивными или рефлексами позы (Шеррингтон, 1910). Последними при популярном изложении обычно пренебрегают и часто изображают рефлекс ипсилатерального сгибания как целиком ноцицептивный. Однако

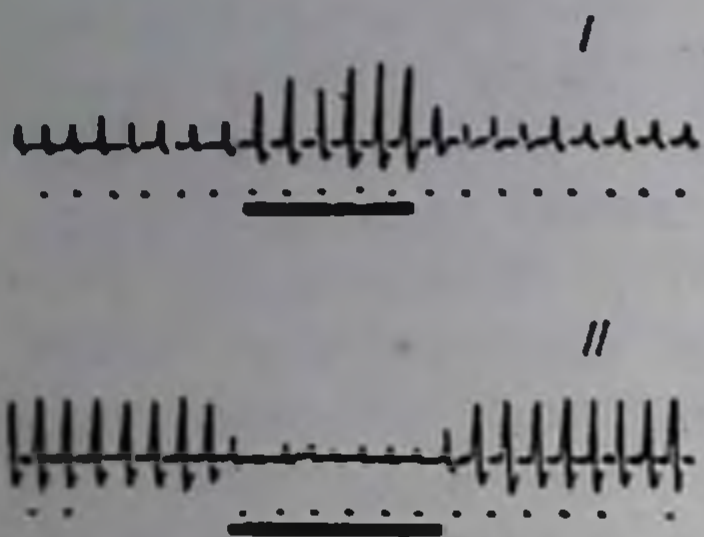
можно обнаружить также и разгибательные сокращения, замаскированные общей сгибательной активностью (см., например, Шеррингтон и Соутон, 1910—1911). Скрытый разгибательный рефлекс, который так трудно вызвать и исследовать, был назван Денни-Броуном (см. Крид и др., 1932) «остаточным ипсилатеральным разгибанием». Хагбарт (1952) внес ясность в этот вопрос, показав, что между мышцей и покрывающим ее участком кожи, существует определенная функциональная связь. Установленное Хагбартом правило очень просто: кожа и мышца функционально связаны друг с другом, так что мышца возбуждается стимулами, исходящими из соответствующего ей участка кожи; раздражение соседних участков кожи может оказывать тормозной эффект. Это справедливо как для сгибателей, так и для разгибателей. Таким путем ранее незамеченный



Ф и г. 28. Схема расположения тормозных (—) и возбуждательных (+) участков кожи для разгибателей стопы.

Результаты, полученные на двух спинальных кошках. А — возбуждательный участок необычно мал; Б — возбуждательный участок относительно велик. Штриховка показывает местоположение изучаемых мышц. О силе ответа можно судить по густоте отметок.

ипсилатеральный экстензорный рефлекс может быть легко обнаружен. Участки кожи, с которых для разгибателей стопы получают возбуждательный и тормозной эффекты, схематически показаны на фиг. 28. На фиг. 29 представлены кривые, по-



Фиг. 29. Моносинаптическая реакция, отводимая от переднего корешка S_1 при раздражении нерва разгибателей стопы (Хартбарт, 1952).

I — пощипывание кожи на наружной поверхности ноги; *II* — пощипывание кожи на внутренней поверхности ноги. Возбудимость мотонейров изменяется различно в зависимости от места раздражения кожи. Отметка времени 1 сек. Децеребрированная кошка.

лученные при пощипывании кожи над этой областью. Испытание производили на примере моносинаптической передачи возбуждения (методика подробно описана в гл. VI). Для понимания результатов, представленных на фиг. 29, нужно только знать, что величина моносинаптического залпа увеличивается во время облегчения (кривая *I*) и уменьшается во время торможения (кривая *II*). Тот же результат можно получить электромиографически, а также регистрируя мышечные сокращения. Подобное же испытание, проведенное на деэферентированной конечности, показывает, что этот эффект прямой, а не вторичный и не зависит от процессов, вызываемых рефлексорно из афферентной зоны регистрируемой мышцы или ее антагониста.

Таким образом, кожа обладает локальными признаками, существенными не только для сознательного ощущения, что было практически известно с самого начала рефлексологии, но и для рефлексорной деятельности.

5. Рецептивные поля сетчатки позвоночных

Принцип различения при помощи перекрывающихся друг друга полей различных размеров действительно должен быть важным, иначе вряд ли он достиг бы столь высокого совершенства в таком органе, как сетчатка, которая является наиболее сложным чувствительным аппаратом у позвоночных и, по-видимому, у многих беспозвоночных. Поскольку развились такие мельчайшие по величине органы, как палочки и колбочки, можно было бы думать, что смысл этого тончайшего зерна (по аналогии с фотографической пластинкой) состоит лишь в воспроизведении деталей и, следовательно, между чувствительными клетками и нервными волокнами вплоть до самой центральной нервной системы должно быть соотношение 1 : 1. Однако этого не может быть, поскольку у глубоководных рыб (Бейлисс, Литго и Тенсли, 1936) с чрезвычайно тонкими удлинненными палочками количественное отношение между палочками и волокнами зрительного нерва особенно велико. В общем, колбочки как органы, приспособленные к большой остроте зрения и дневному свету, несколько толще,

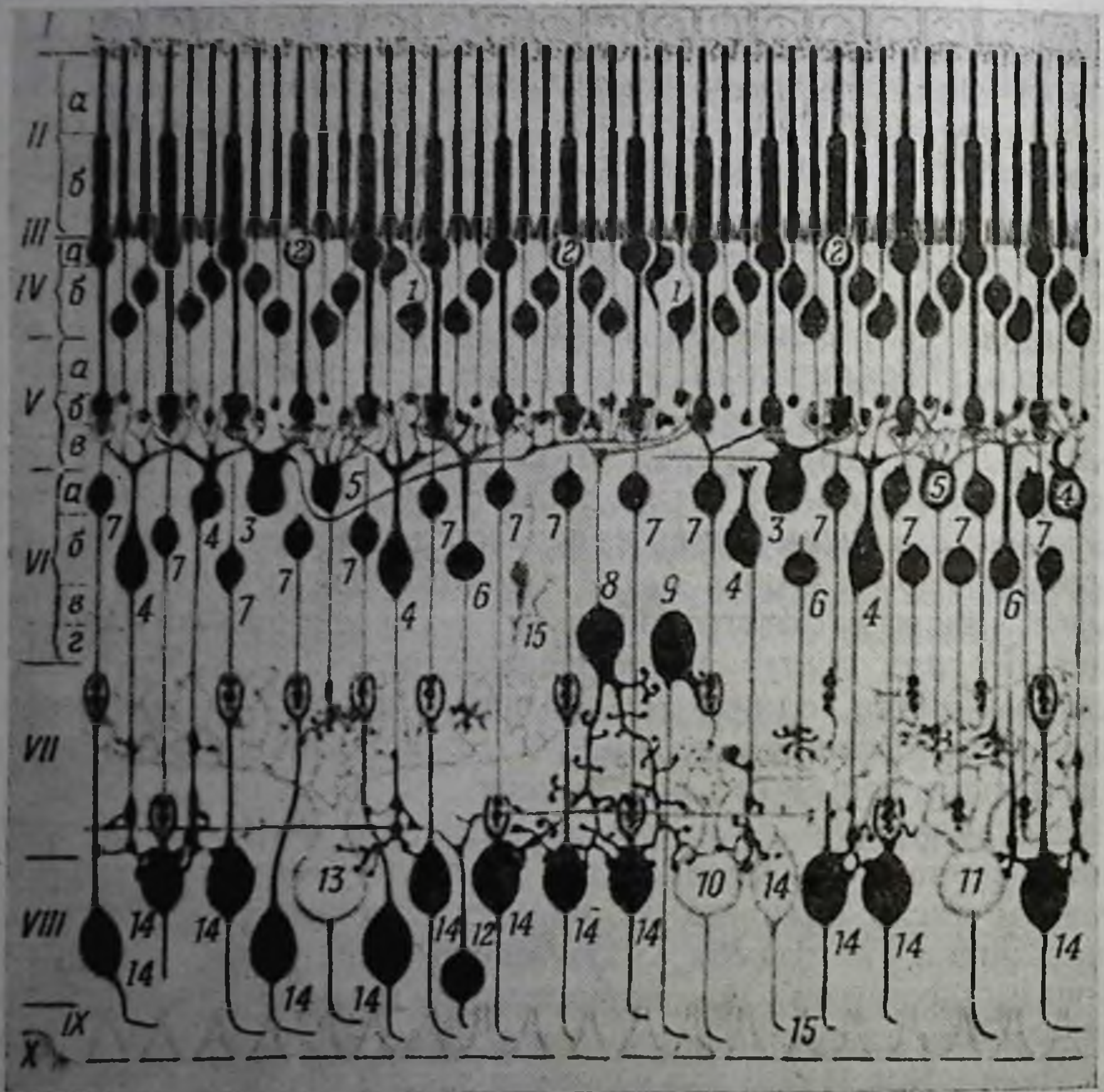
чем палочки, воспринимающие свет при помощи больших, сильно конвергирующих единиц, в которых на нервное волокно приходятся сотни или тысячи рецепторов. Лишь у сравнительно немногих видов с хорошо развитой центральной ямкой фовеальные колбочки становятся тонкими и похожими по виду на палочки. Если предположить, что чувствительный к свету зрительный пурпур локализован в наружной части рецепторов (Гранит, Холмберг и Цевн, 1938; Литго, 1940), то весьма вероятно, что одно из значений «тонкости зерна» заключается в увеличении поверхности (Бейлисс и др., 1936). С другой стороны, нельзя отрицать, по аналогии с фотографической эмульсией, что воспроизведение деталей требует дисперсных единиц (зерна) с определенным минимальным размером, определяемым в конце концов совершенством оптической системы глаза (хрусталика, роговицы).

Этот вопрос (на который мое внимание впервые обратил в 1922 г. проф. Гельб из Франкфурта-на-Майне) относится к старому спору между Гельмгольцем и Герингом. Гельмгольц заявил, что если бы оптик дал ему такую плохую линзу, как та, которая имеется в глазу, то он вернул бы ее назад. Геринг возразил Гельмгольцу, что, возможно, оставил бы ее, если бы знал, какие изумительные компенсирующие приспособления имеются в глазу для улучшения изображения (в первую очередь контраста). С того времени линзы и фотографические эмульсии значительно улучшились, а глаз с его несовершенной оптикой остался тем же самым, выполняя, однако, свою задачу в широких пределах от сумеречного освещения до яркого солнечного света лучше, чем любой имитирующий его инструмент.

Представление о том, что хорошее воспроизведение требует тонкости зерна, с несомненностью подтверждается сравнительным изучением числа оптических нервных волокон у животных различных видов. У голубя, у которого в сетчатке преобладают колбочки, несмотря на значительно меньшие размеры глаз, имеется почти такое же число зрительных волокон, как и у человека. Бреш и Эри (1942) для человека дают 1 010 000, для голубя — 988 000, а для такого животного с преимущественно палочковой сетчаткой, как кошка, — только 119 000 зрительных волокон. Поляк (1941) для человека установил 800 000—1 100 000 и более. У кошки нервные волокна особенно толстые, хотя глаз по величине не намного меньше, чем глаз человека. Таким образом, размеры зерен (с точки зрения нашей аналогии с фотографической эмульсией) должны будут определяться размерами рецептивного поля одиночного волокна зрительного нерва.

Итак, мы приходим к выводу, что, хотя конвергенция от рецепторов до волокон зрительного нерва в среднем очень велика, предположим порядка 100 : 1, тем не менее поверхность сетчатки способна к довольно хорошему различению на основе тех же самых принципов, которые справедливы и в отношении кожи, т. е. при помощи перекрывающихся друг друга рецептивных полей

разной величины, от очень больших до очень маленьких. Последние, по-видимому, более многочисленны в колбочковых глазах, имеющих высокую остроту зрения. Наличие вслед за рецепторами двух слоев клеток, имеющих общее происхождение с центральной нервной системой, приводит к дальнейшей обработке сигнализации, прежде чем она поступает в волокна зрительного нерва.

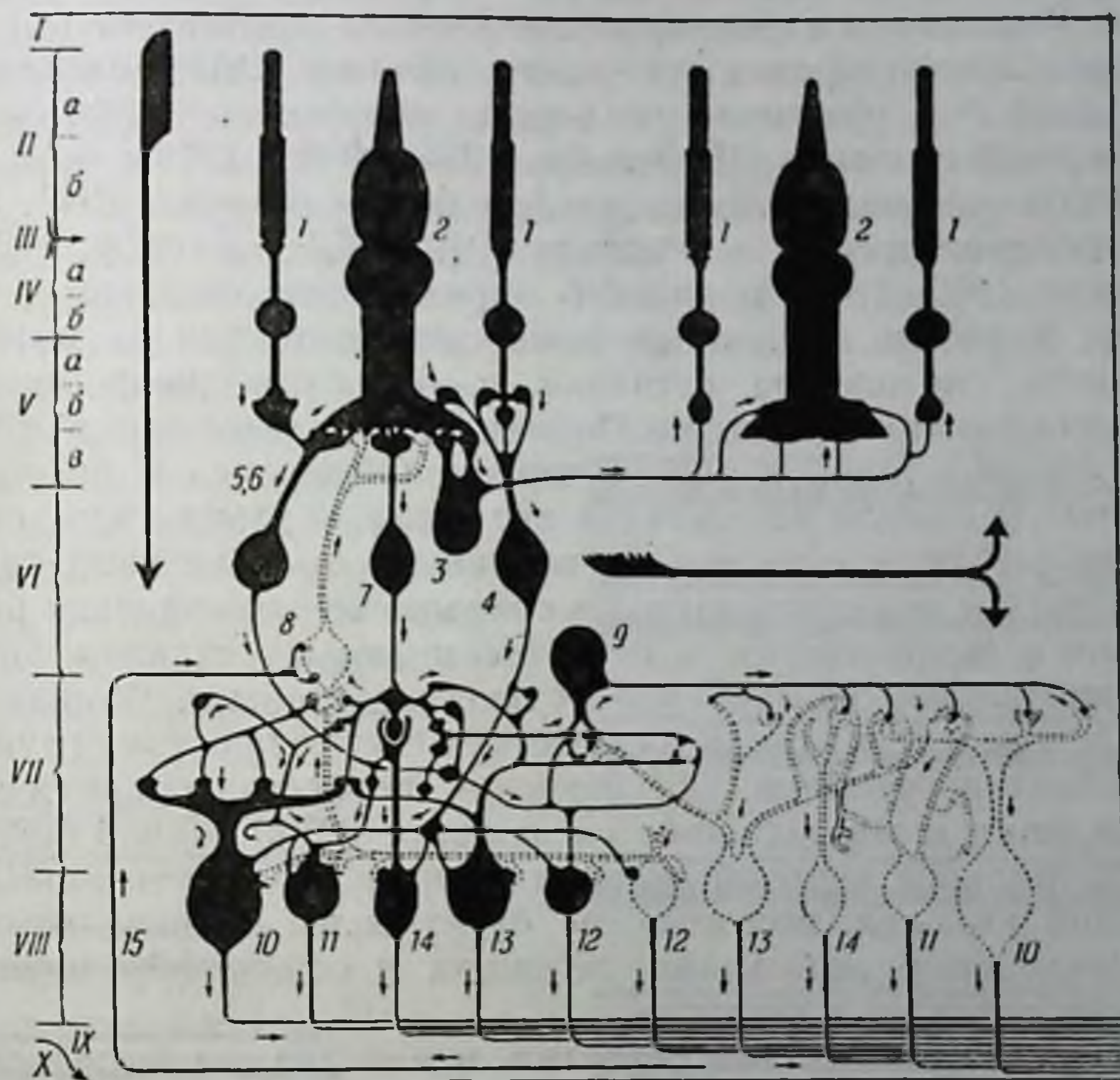


Ф и г. 30. Схема строения сетчатки приматов, основанная на результатах, полученных при помощи метода Гольджи (Поляк, 1941).

I — пигментный слой; II — слой палочек и колбочек (a — наружная зона, б — внутренняя зона); III — наружная пограничная мембрана; IV — наружный ядерный слой (a — наружная зона, б — внутренняя зона); V — наружный сетчатый слой (a — наружная зона, б — средняя зона, в — внутренняя зона); VI — внутренний ядерный слой (a, б, в, г — его четыре зоны); VII — внутренний сетчатый слой; VIII — слой ганглиозных клеток; IX — слой зрительных волокон; X — внутренняя пограничная мембрана. 1 — палочки; 2 — колбочки; 3 — горизонтальные клетки; 4, 5, 6, 7 — биполярные клетки; 8, 9 — амакриновые клетки; 10, 11, 12, 13, 14 — ганглиозные клетки; 15 — радиальные волокна Мюллера.

Это делает сетчатку особенно интересной как модель того, что может происходить в центрах мозга. Так, ограничение количества рецептивных полей числом путей (волокон зрительного нерва), передающих код импульсов, по-видимому, не обязательно должно приводить к ухудшению информации, если только сами переда-

ваемые сигналы достаточно обработаны и модулируются достаточным числом маленьких рецептивных полей. Таким образом, зрительное восприятие является динамическим актом, поддерживаемым постоянными изменениями частоты импульсов, а не статической картиной, подобной изображению на фотографической пластинке.



Ф и г. 31. Схема строения сетчатки приматов (Поляк, 1941).

Показано распространение импульсов от фоторецепторов к другим элементам сетчатки и к мозгу, а также от мозга назад к сетчатке (направление указано стрелками). Обозначение слоев и зон то же, что и на фиг. 30.

1, 2 — палочки и колбочки или фоторецепторы, в которых нервные импульсы возникают при действии света (на схеме раздражается светом лишь левая группа рецепторов); 3 — горизонтальные клетки, при помощи которых импульсы передаются окружающим палочкам и колбочкам; 4, 5, 6, 7 — афферентные биполярные клетки: шваброобразные, щетковидные, плоские и карликовые, передающие импульсы от фоторецепторов к ганглиозным клеткам, а также биполяры, служащие анализаторами; 8 — биполярная клетка, разновидность амакриновых клеток, которая, вероятно, получает импульсы от афферентных биполяров, от ганглиозных клеток, а также от мозга посредством эфферентных волокон (15) и передает их фоторецепторам (1, 2); 9 — амакриновая клетка, которая, возможно, «перехватывает» часть импульсов от биполяров и распространяет их в окружающие участки; 10, 11, 12, 13, 14 — ганглиозные клетки, получающие импульсы от афферентных биполяров и посылающие их в мозг по своим аксонам, называемым «волоконнами зрительного нерва».

На фиг. 30 и 31, взятых из работы Поляка (1941) по сетчатке приматов, показаны оба дополнительных нейрона, расположенных после рецепторов и называемых биполярными и ганглиозными клетками. Показаны также, боковые связи с одной стороны, при помощи горизонтальных клеток, расположенных на

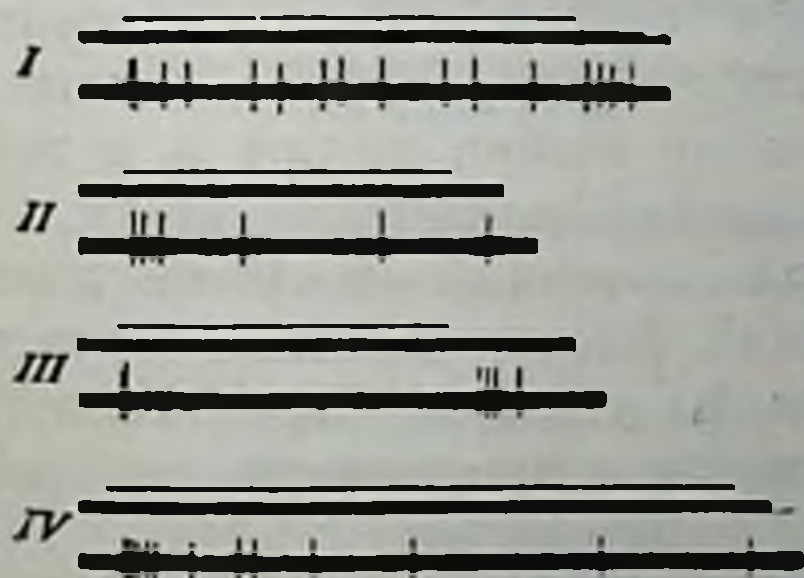
уровне ножек палочек и колбочек, с другой — при помощи амакриновых клеток, расположенных перед ганглиозными клетками. Имеются также и эфферентные элементы, о функции которых мало что известно (см. гл. III, раздел 5). На фиг. 30 число нервных элементов сильно уменьшено, однако характерные черты каждой разновидности клеток сохранены (расположение их тел, размеры, форма, распространение дендритов и осевых цилиндров); правильно передано и строение синаптических контактов.

Кроме электрофизиологического анализа сигнализации, поступающей по зрительному нерву, выполненного при помощи микропрепарирования (Гартлайн, 1935, 1938а, 1940а, б, с; Томсон, 1953) или микроэлектродов (сводку см. Гранит, 1947, 1950б; более поздние работы — Раштон, 1949, 1953; Барлоу, 1953а, б; Каффлер, 1952, 1953) и давшего определенные сведения с точки зрения полей и медленных изменений потенциала, интересно разобратить гистологию сетчатки с большими подробностями, пользуясь схемами Кахала и Поляка. В настоящее время объяснение возможно лишь в общих чертах. Обращаясь в прошлое, к тому, что мы знали два десятка лет назад, я думаю, что вся трудоемкая работа с одиночными волокнами была не напрасна. Мы знаем, хотя и недостаточно, но все же многое относительно распространения возбуждения в сетчатке и можем ставить вопросы со значительно большей четкостью, чем раньше. Может быть верно также и то, что, если и существуют более простые структуры, чем сетчатка, удобные для изучения процессов синаптического возбуждения и торможения, это понимание принципов организации центральной нервной системы и передачи чувствительной информации никогда, вероятно, не будет более полным, чем наше представление о принципах, лежащих в основе образования и передачи сигналов в сетчатке.

В основе организации сетчатки лежат два последовательных слоя наложенных друг на друга рецептивных полей: рецепторы, конвергирующие на биполяры, и биполяры, конвергирующие на ганглиозные клетки. Об их активности мы судим по частоте импульсов, отводимых при помощи микроэлектродов. По крайней мере у приматов и птиц существуют карликовые биполяры (см. фиг. 30 и 31), которые в принципе способны передавать точечную информацию на основе отношения 1 : 1 (от одиночной колбочки до волокна зрительного нерва, отходящего от ганглиозной клетки), но и эта информация также зависит от взаимодействия с соседними структурами, как это схематически показано на фиг. 30. Гистологическая картина ясно показывает перекрывание рецептивных полей, о чем свидетельствует также и функциональный анализ (Гартлайн, 1938а, 1940а, б). Имеется огромное количество возможностей для взаимодействия. Функционально взаимодействие было впервые показано Эдрианом и Меттьюс (1928). Таким образом, совместная работа перекрывающих друг друга рецептивных полей в данном случае значительно сложнее, чем в случае

кожной чувствительности, при которой тормозные процессы появляются лишь на уровне спинного мозга.

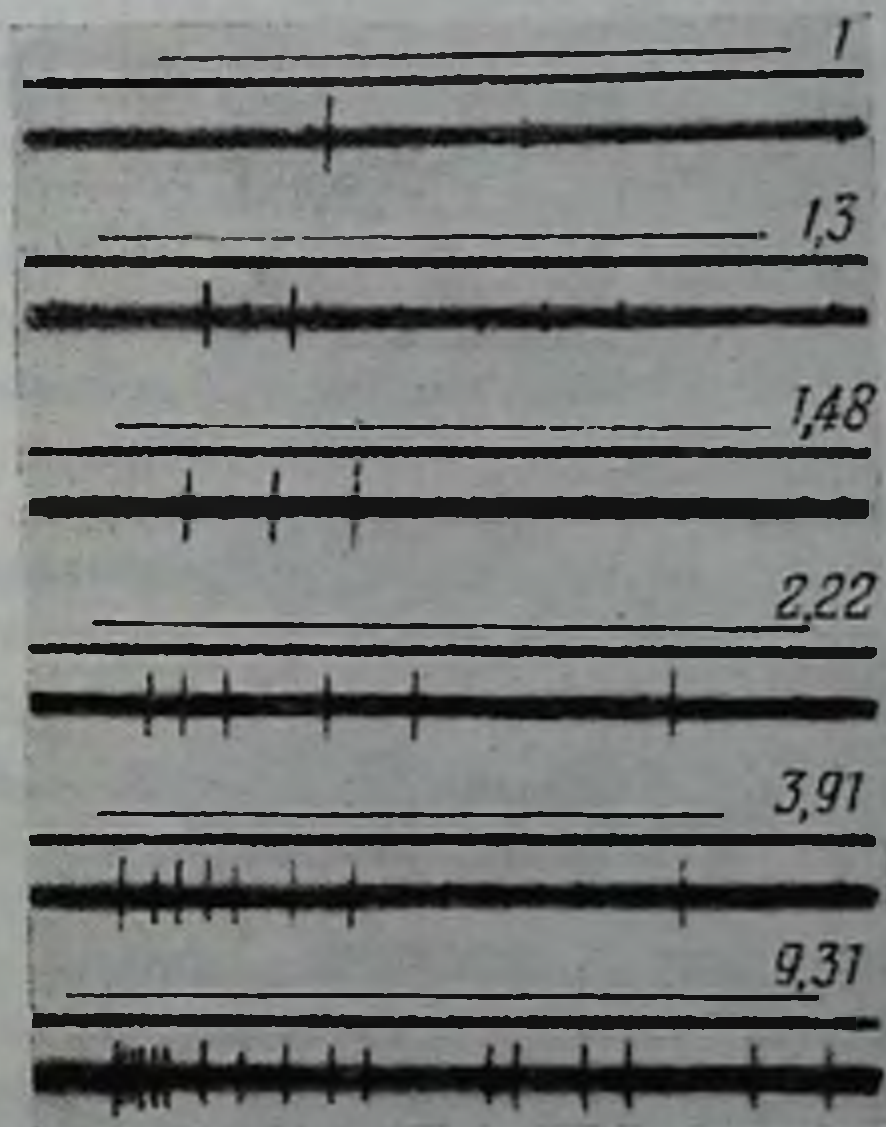
Как уже говорилось выше (гл. I, раздел 7), Гартлайн (1938а) впервые показал, что характерные разряды импульсов в ответ на начало и прекращение освещения (эффект включения и эффект выключения) в волокнах зрительного нерва распределены по-разному. Существуют элементы с эффектом включения, элементы с эффектом выключения и элементы с эффектом включения — выключения, причем под термином «элемент» понимают одиночное волокно или ганглиозную клетку, активность которой регистрируется. Схематически реакция этих элементов показана на фиг. 17. Некоторые характерные записи разрядов импульсов приведены на фиг. 32 и 33. Волокна, реагирующие на прекращение освещения, тормозятся светом (см. гл. I). Во всех типах глаз, изучавшихся до сих пор, элементы, реагирующие и на начало и на прекращение освещения, находятся в большинстве. Что касается толстых волокон, исключение составляет палочковый глаз морской свинки. Он содержит главным образом элементы с эффектом включения (Гранит, 1942а, б).



Фиг. 32. Влияние различных раздражений на характер реакции одиночного элемента сетчатки кошки (Гранит, 1943с).

I — раздражение светом с энергией 6,3 (в относительных единицах) и длиной волны 620 мμ; II — раздражение светом той же длины волны и с энергией 2,3; III — раздражение светом с энергией 2,5 и длиной волны 460 мμ; IV — раздражение светом с длиной волны 500 мμ.

Отметка времени 0,02 сек.



Фиг. 33. Влияние увеличения интенсивности раздражения на реакцию изолированного элемента сетчатки морской свинки (Гранит, 1942а).

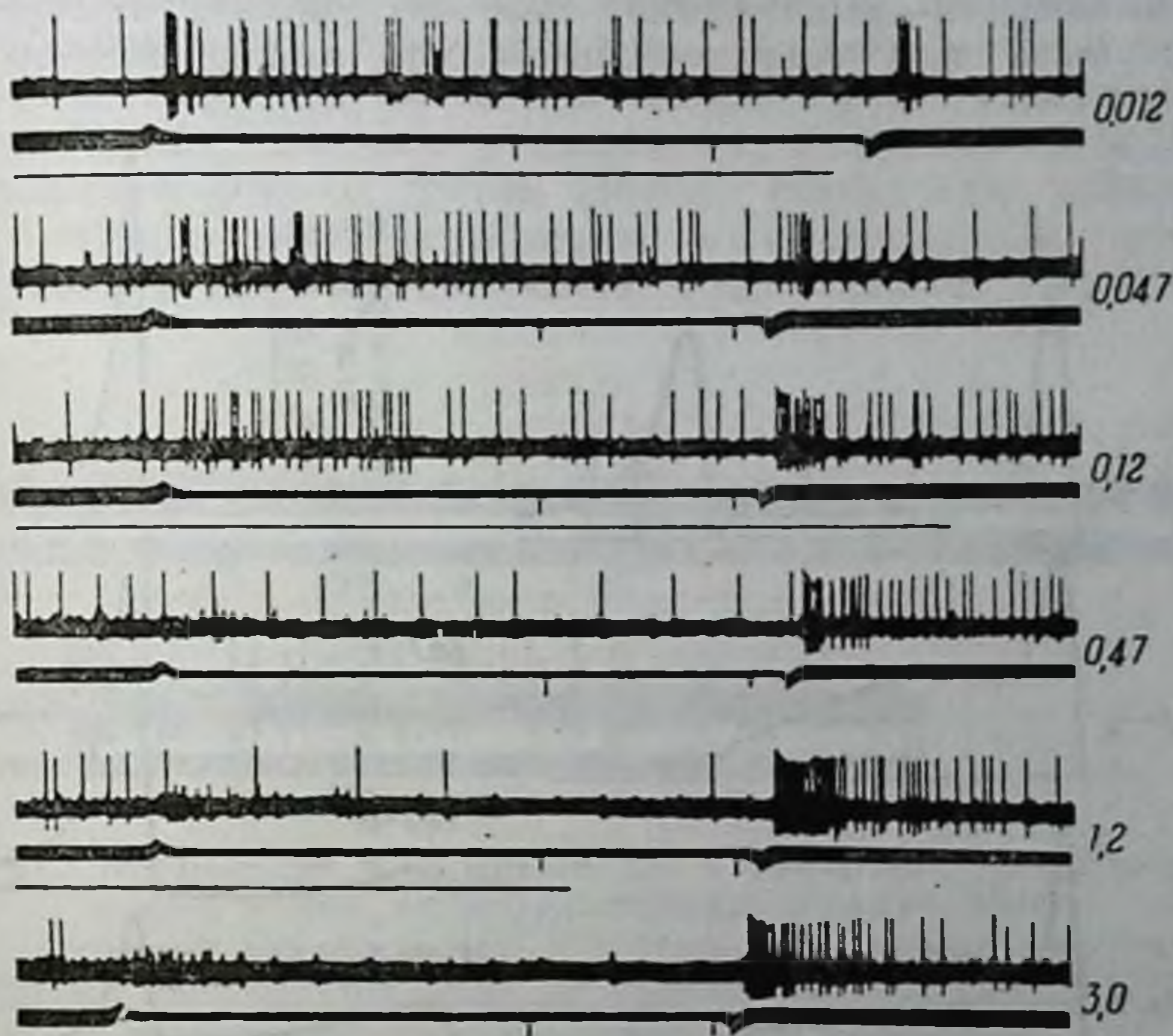
Указаны относительные величины энергии раздражения (для верхней кривой — пороговая). Длина волны света 530 мμ; отметка времени 0,02 сек.

В нашей оценке этих характерных особенностей организации элементов сетчатки постепенно произошли некоторые изменения (см. Гранит, 1950b). 15 лет назад типы реакции считали относительно стабильными в том смысле, что каждое волокно специали-

зировано на определенный тип реакции. Это, возможно, остается справедливым для некоторых типов сетчаток, таких, как сетчатки лягушки и голубя (Доннер, 1953). У элементов сетчатки кошки, однако, существует очень большая изменчивость соотношения между эффектом включения и эффектом выключения (выявляемая по величине порога и частоте импульсов) в зависимости от уровня интенсивности света, длины волны и состояния адаптации (Гранит, 1944, Гранит и Тенсли, 1948; Джернанд, 1948b). Все это приводит к заключению, что изменчивость соотношения между реакцией на начало и реакцией на прекращение освещения является одним из главных показателей взаимодействия в сетчатке, что было подтверждено в дальнейшем исследованиями с применением поляризующего тока (о результатах этих опытов см. Гранит, 1950b). Действительно, пропуская слабый поляризующий ток через сетчатку, можно подавить или усилить реакцию на включение или реакцию на выключение при постоянном световом раздражении (Гранит, 1948). Наконец, Каффлер (1952) при помощи точечного светового раздражения глаза кошки показал, что в пределах рецептивного поля одиночного волокна одни места дают реакцию на выключение, другие — на включение и что, сочетая два раздражения в разных местах поля, можно получить различные соотношения между обеими реакциями. Следовательно, весьма вероятно, что большинство элементов является элементами с эффектом включения—выключения просто потому, что это наиболее вероятное состояние соотношения между компонентами включения и выключения. Эффект включения—выключения преобладает в сетчатке кошки также и в тех случаях, если регистрировать не большие одиночные пики, а пользоваться в качестве показателя групповыми разрядами маленьких пиков (Бом и Джернанд, 1950). Взаимодействие создает пластичность реакции, причем одним из главных показателей, выражающих эту пластичность, является изменчивость соотношения эффекта включения и эффекта выключения.

Следующим шагом, по крайней мере в моем собственном понимании организации сетчатки, явилась наблюдавшаяся на глазе кошки тенденция к взаимному исключению компонент включения и выключения (фиг. 34), так что при изменении интенсивности раздражения эффект выключения уменьшается, тогда как эффект включения увеличивается, или наоборот (Гранит, 1944). Это хорошо показано также на фиг. 35, взятой из работы Доннера и Уилмера (1950). Существуют ли между ними антагонистические отношения? Этот вопрос впервые систематически изучали посредством поляризации сетчатки слабым электрическим током при помощи электродов, расположенных по обеим сторонам глазного яблока. Для понимания полученных результатов необходимо учесть, что, хотя соотношение эффекта включения и эффекта выключения изменчиво, все же даже в сетчатке млекопитающих можно различить описанные Гартлайном типы реакции, если

исследовать достаточно большое число элементов в одинаковых условиях (в нашем случае — на темноадаптированных животных при освещении всей сетчатки). Найдено, что одни элементы реагируют как чистые элементы с эффектом включения, другие — как чистые элементы с эффектом выключения, хотя большинство их отвечает как на начало, так и на прекращение освещения.

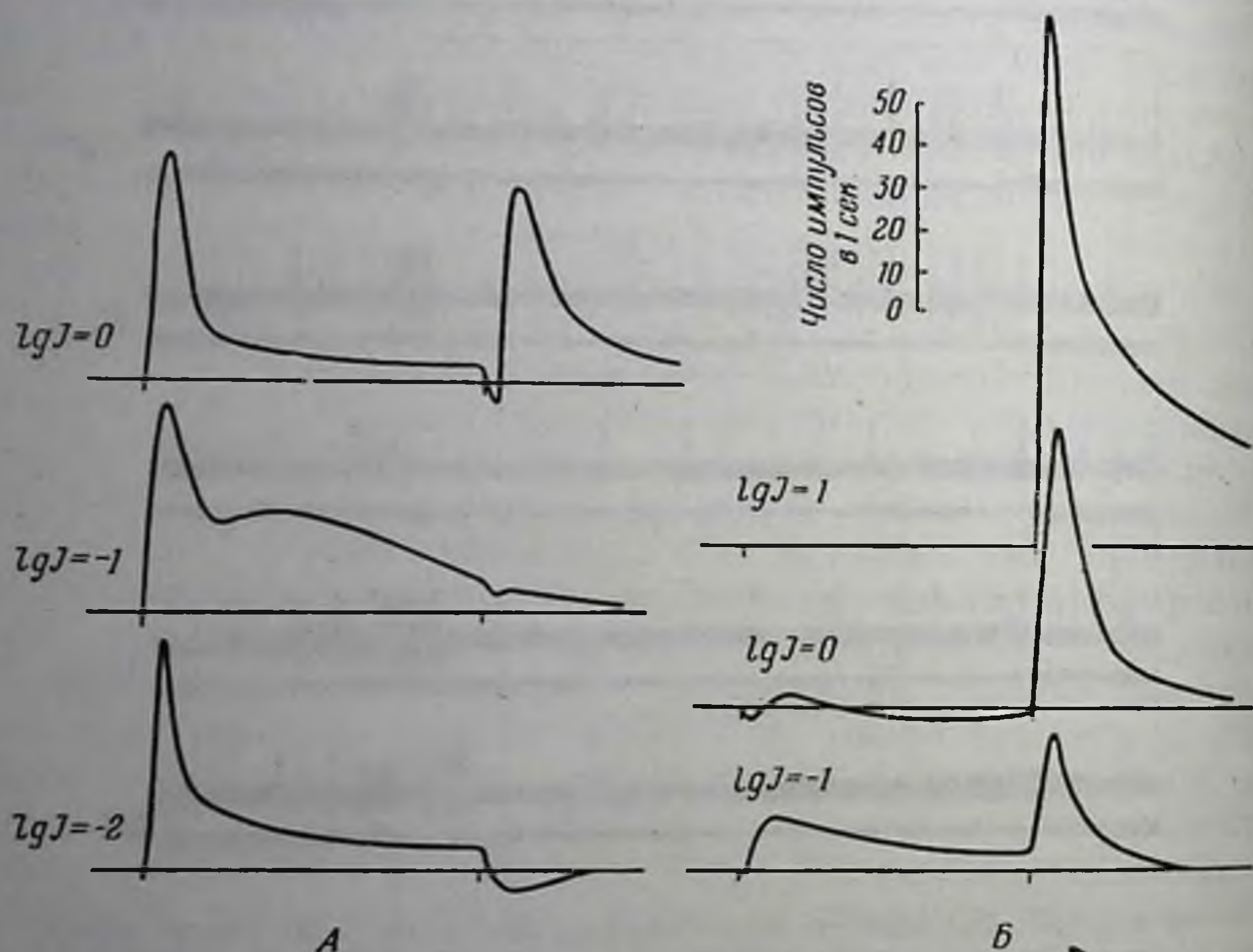


Ф и г. 34. Большие и маленькие пики (см. фиг. 36), вызываемые действием света с длиной волны 460 мμ (Гранит, 1948).

Справа указана относительная интенсивность. Период освещения отмечен при помощи фотоэлемента и усилителя, сигналы с которого воздействуют на второй луч катодной трубки. Этот луч записывает также переменный ток с частотой 50 гц, однако при данной скорости движения пленки запись так сжата, что период длительностью 1 сек. пришлось отметить значками под кривой.

На резкую поляризацию электрическим током (сила которого близка к пороговой) изолированные элементы отвечают или возбуждением, или торможением. При изменении направления тока реакция извращается. Поляризующие электроды в таких опытах помещают в височной и носовой впадинах, а микроэлектрод на — внутренней поверхности сетчатки против назального электрода. При таком способе определения порогового эффекта поляризующего тока антагонизм между компонентами включения и выключения проявляется в том, что чистые элементы с эффектом включения реагируют разрядом импульсов на катод, а чистые элементы с эффектом выключения — на анод (Джеррианд и Гранит,

1947). То же самое можно выразить иначе: элементы с эффектом включения тормозятся анодом, а элементы с эффектом выключения — катодом. Освещение и катод действуют одинаково: элементы с эффектом включения, возбуждаемые светом, возбуждаются также и катодом, а элементы с эффектом выключения, тормозимые светом и дающие импульсы при прекращении освещения, тормозятся катодом. Элементы смешанного типа с эффектом включения—выключения, судя по эффекту возбуждения, могут быть или «катодическими» или «анодическими». Этот



Ф и г. 35. Разряды импульсов (Доннер и Уилмер, 1950).

А — в элементе, реакция которого при увеличении интенсивности (I) раздражения меняется от «эффекта включения» до «эффекта включения—выключения»; Б — в элементе, реакция которого при увеличении интенсивности (I) раздражения меняется от «эффекта включения—выключения» до «эффекта выключения». Длительность раздражения 3 сек.

антагонизм между «включением» и «выключением» нельзя объяснить изменением положения точки отведения по отношению к распределению поляризующего тока. На фиг. 36 представлены кривые, записанные при помощи одного и того же микроэлектрода от двух волокон. Ясно видно, что соседние элементы с эффектом включения—выключения имеют противоположную полярность. (Приведенные на фиг. 34 кривые, иллюстрирующие взаимный антагонизм двух элементов при различных интенсивностях света, взяты из того же опыта, что и кривые, представленные на фиг. 36.)

Возможно, что самой простой демонстрацией взаимоисключающих влияний между компонентами «включения» и «выключе-

ния» является опыт с последовательным укорочением продолжительности раздражения (Гранит, 1951). Разряды импульсов по сравнению со вспышкой света являются длительными процессами, поэтому эффект включения и эффект выключения должны рано или поздно встретиться друг с другом. При этом оба эффекта не суммируются в реакции ганглиозной клетки, а один из них, имеющий более короткий латентный период или вообще более «сильный», дает свою частоту импульсов, а влияние другого эффекта тормозится. То же самое очень хорошо заметно в реакции элемента с эффектом включения—выключения на мелькающий свет при таких частотах раздражения, когда оба компонента «встречаются» друг с другом (Энрот, 1952). Этот антагонизм между компонентами «включения» и «выключения» особенно интересен для вопросов цветовосприятия (Гранит, 1949).



Ф и г. 36. Большие и маленькие пики, отводимые при помощи одного и того же микроэлектрода (Гранит, 1948).

I — назальный электрод катод; II — назальный электрод анод. Видны противоположные реакции маленьких и больших пиков во время и после поляризации (эти же пики приведены на фиг. 34). Два четко видимых артефактных пика показывают начало и конец раздражения.

Таким образом, рецептивное поле сетчатки, к рассмотрению которого мы теперь переходим, содержит две антагонистические системы: одну, реагирующую на включение, и другую — на прекращение освещения. Какого бы мнения мы ни придерживались относительно происхождения реакции на включения и реакции на выключения, из сказанного выше ясно, что поскольку обе системы, вызывающие разряд импульсов, сходятся к одной и той же ганглиозной клетке, они не могут активировать ее одновременно, одна система тормозит другую. Следовательно, место, где эти системы сходятся, лежит где-то в «коммутаторе» сетчатки перед ганглиозными клетками. Когда возбуждены пути эффекта включения, пути эффекта выключения этой ганглиозной клетки заторможены, и, наоборот, при возбуждении путей эффекта выключения пути эффекта включения блокированы в месте схождения.

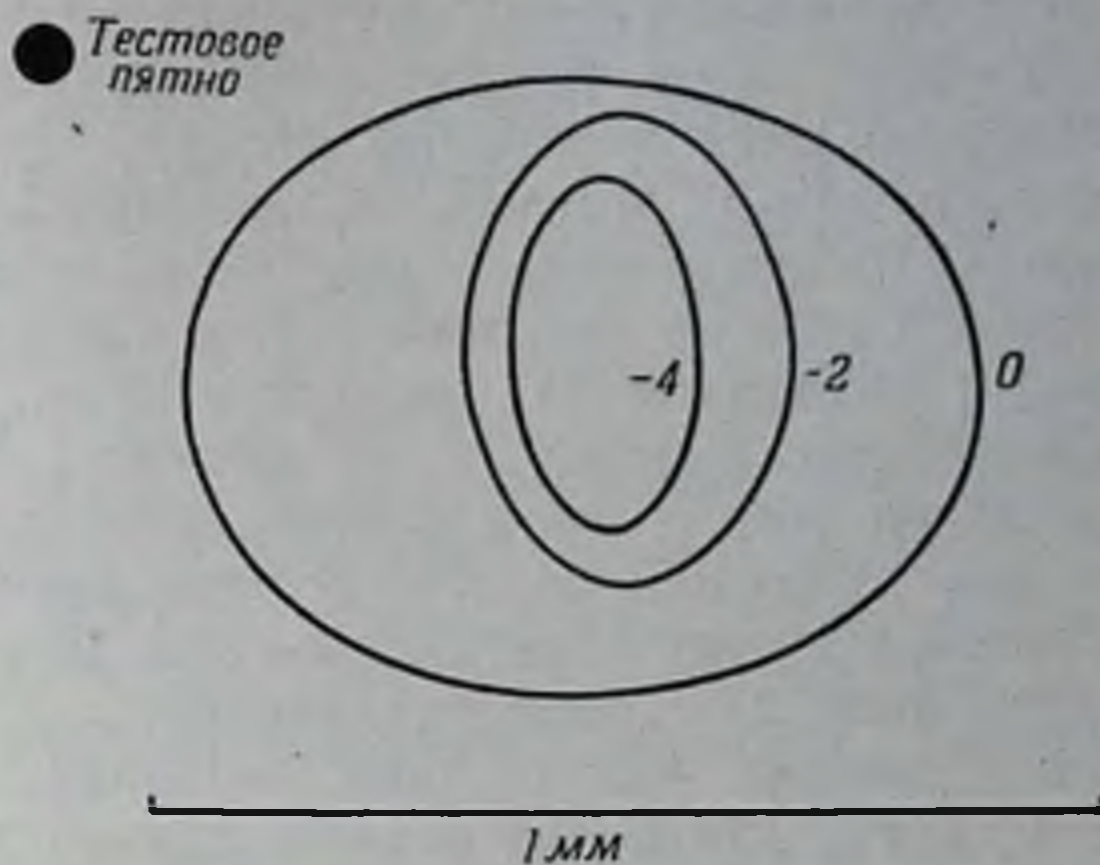
Как говорилось выше, реакция на выключение тормозится действием света. Можно, конечно, рассматривать это торможение

как одну из сторон только что описанного антагонизма между компонентами включения и выключения. Однако я бы не решился подписаться под подобным утверждением. Чрезвычайно существенная особенность чистых элементов с эффектом выключения состоит в том, что они, не давая импульсов, «накапливают» возбуждение во время освещения (см. Гартлайн, 1938а, 1940b, c), освобождая его затем в виде сильного разряда в момент выключения света. Одно время (Гранит, 1933, 1947, 1950b, 1952b) я придерживался взгляда, что эффект выключения является следствием освобождения от торможения, вызываемого изменением потенциала в положительную сторону, который после возвращения к нулевому уровню дает колебание в отрицательную сторону и приводит к возбуждению при выключении. Я нашел, что эта точка зрения подкрепляет данные Парри (1947); см. гл. I, раздел 6. По моему мнению, вся сумма данных (см., например, Гранит, 1952b) подтверждает представление о первичном механизме возникновения эффекта выключения так же, как о первичном механизме возбуждения для эффекта включения. Однако, поскольку сами первичные механизмы антагонистичны друг другу, вся организация потеряла бы смысл, если бы в ганглиозных клетках эффекты включения и выключения смешались друг с другом. Синаптический аппарат «коммутатора» сетчатки должен быть устроен таким образом, чтобы сохранять разграничение между обоими эффектами; это осуществляется при помощи механизма синаптического антагонизма, приводящего к торможению. В гл. V будет показано, что в сетчатке действует сложный механизм электрической «обратной связи». Это дает основание предполагать связь рецепторов с синаптическими слоями. Пройдет определенное время, прежде чем данные явления будут полностью поняты.

Исследование Каффлера (1952, 1953), как мне кажется, показывает, что взаимное исключение между эффектами включения и выключения в пределах рецептивного поля ганглиозной клетки имеет очень тонкую организацию (см. ниже). Поэтому взаимное исключение легче понять с точки зрения синаптического антагонизма, подобного тому, который обуславливает реципрокные рефлекторные явления в спинном мозге. Такова же, по-видимому, и точка зрения Каффлера (1952). Учитывая чрезвычайную сложность вопроса о торможении в сетчатке, я тем не менее думаю, что наиболее простым объяснением всех имеющихся фактов было бы следующее предположение: первичные механизмы эффектов включения и выключения создаются существующей организацией сетчатки, обеспечивающей реципрокную иннервацию вторичных нейронов.

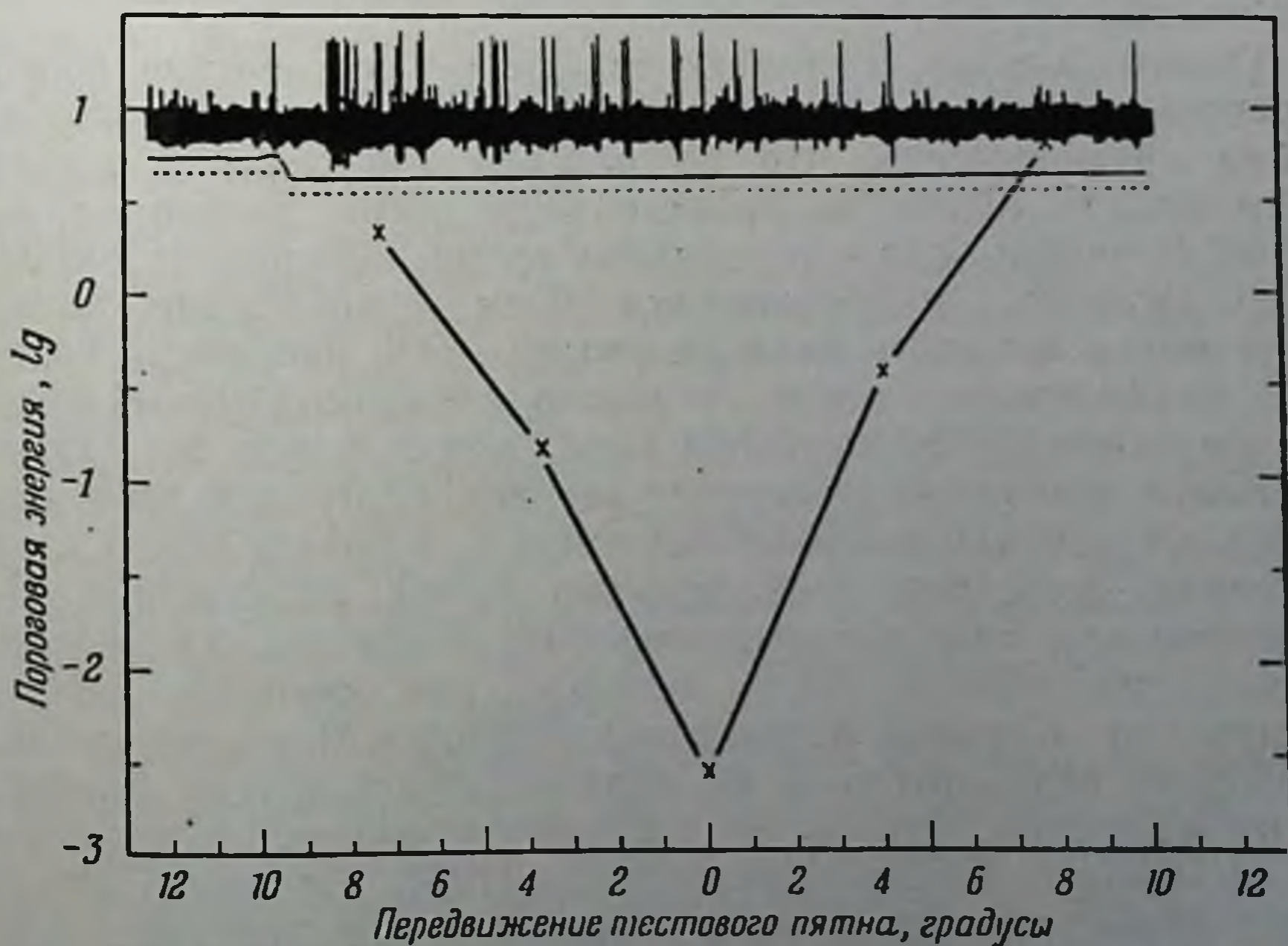
Рецептивные поля, как показали Эдриан и Меттьюс (1927а, b; 1928), на глазе морского угря имели диаметр около 1 мм. Эти данные основаны на результатах опытов с отведением импульсов от целого нерва. Применяв маленькое световое пятно (диаметром

0,55 мм), Гартлайн (1940а,с) исследовал на сетчатке лягушки рецептивное поле, от ганглиозной клетки которого можно было отводить одиночные пики, и получил почти такую же величину для размеров этого поля. Карта, составленная Гартлайном, представлена на фиг. 37. Рецептивное поле очень чувствительно в центре и менее чувствительно к краям. Кривая, изображенная на фиг. 38, подтверждает результаты исследований Гартлайна. Она получена Томсоном на кролике при помощи регистрации пиков (см. фиг. 38), изолированных микроэлектродом, введенным непосредственно в зрительный нерв. Барлоу (1953а, в) при помощи микроэлектродной методики, используемой, как и в на-



Ф и г. 37. Карта рецептивного поля одиночного зрительного нервного волокна лягушки (Гартлайн, 1940с).

Каждая линия включает область сетчатки, в пределах которой тестовое световое пятно (относительные размеры которого приведены) с интенсивностью, логарифм которой указан цифрами, вызывает реакцию в волокне. На каждой линии указанная интенсивность является пороговой. Серия кривых образует контурную карту распределения чувствительности к свету в отношении лишь данного волокна.



Ф и г. 38. Рецептивное поле ганглиозной клетки, определенное по пороговой энергии для света с длиной волны 530 мμ (Томсон, 1953).

Отметка времени 10 мсек.

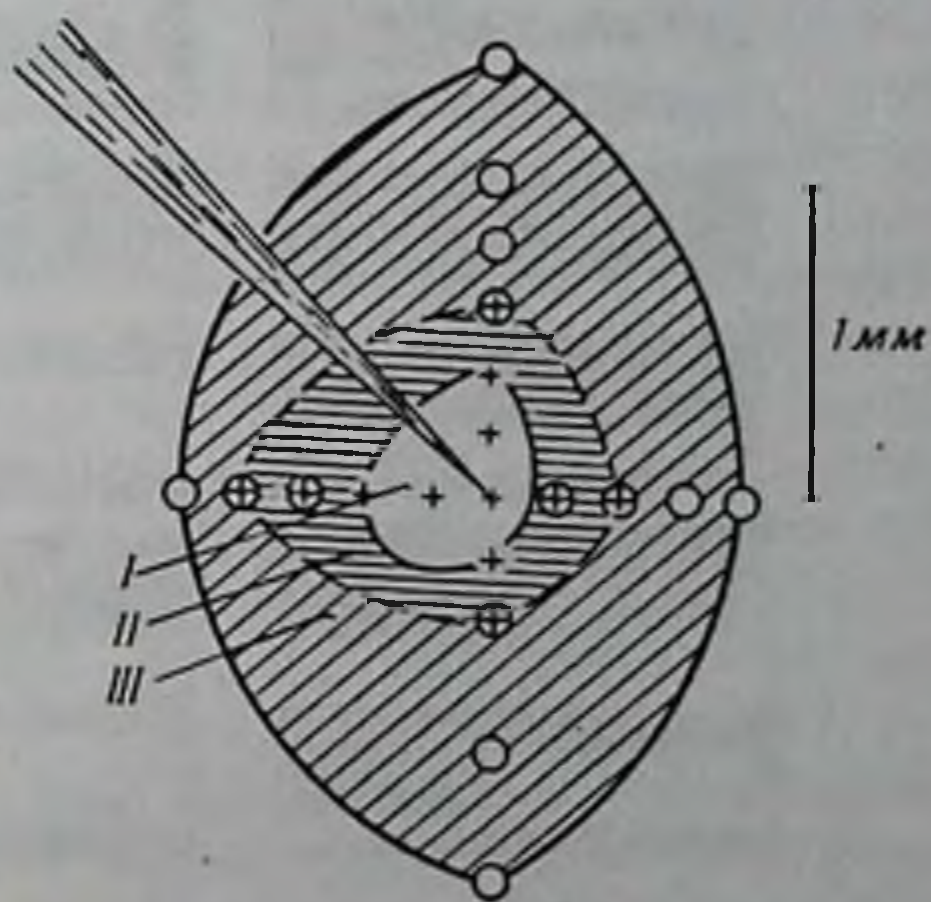
шей лаборатории, для отведения импульсов от внутренней поверхности вскрытого глазного яблока (лягушки), сделал важное наблюдение, что почти круглое рецептивное поле элемента с эффектом включения—выключения окружено кольцом, раздражение которого дает тормозной эффект. При освещении только этого кольца разряд импульсов, возникающий в ответ на освещение центра рецептивного поля, тормозится, хотя освещение кольца само по себе не дает импульсов. Следовательно, кольцо, по-видимому, находится за пределами зоны, соответствующей данному одиночному волокну. Если принять, что рецептивное поле определяется всей суммой конвергирующих рецепторов и биполяров, то это будет означать, что торможение со стороны окружающих участков может передаваться при помощи вставочных нейронов, служащих для горизонтального распространения возбуждения (амакриновые клетки, как первоначально предполагали Грэхэм и Гранит, 1931). Во всяком случае возникновение торможения типа, обнаруженного Барлоу, очень трудно понять, если не предположить, что оно осуществляется при помощи нервной сети, вероятно, являясь основой одновременного контраста. Такой же точки зрения придерживался и Гартлайн (1940а), основываясь на том, что в пределах рецептивного поля наблюдается суммация торможения, так же как и суммация возбуждения. В связи с этим следует напомнить о данных Шеррингтона, согласно которым в спинном мозге рефлекторное торможение обладает теми же особенностями, что и возбуждение, но с обратным знаком.

Опыты Барлоу поднимают вопрос об определении понятия «рецептивное поле». Поскольку нет доказательств обратного, можно предположить, что на разряды импульсов в элементе могут влиять процессы, происходящие очень далеко от него; сейчас, возможно, самое подходящее время подчеркнуть различие между *элементом* и *рецептивным полем* — понятиями, которые иначе могли бы стать неразличимыми. Так, например, Галлего (1953) недавно нашел в сетчатке кошки очень специфичный широко распространяющийся сетчатый слой, который мог бы служить для связи обширных участков, дающих благодаря этой связи диффузные разряды импульсов в темноте. Каффлер (1952) на том же самом животном действительно нашел рецептивные поля диаметром до 4 мм в темноте, однако он не признавал возможного действия рассеянного света, которое, как известно, довольно значительно. Каффлер всегда давал некоторое фоновое освещение; он получил величины того же порядка, что и другие авторы на других животных. Однако, если рассеяние полностью исключено, как при методике Вирта и Цеттерстрёма (1954), изучавших электро-ретинограмму, которую регистрировали при действии света, проходящего через зачерненные конусы из перспекса (органическое стекло), прикладываемые непосредственно к сетчатке (см. гл. V, раздел 2), то для получения всех волн нормальной

электроретинограммы, характерной для интенсивного раздражения, необходимо световое пятно диаметром 4—5 мм. Следовательно, вопрос о том, что подразумевать под понятием «рецептивное поле», действительно является экспериментальной, а не словесной проблемой. Я вернусь к нему ниже в связи с вопросом о влиянии на рецептивное поле состояния адаптации.

Гартлайн (личное сообщение) обнаружил в глазе лягушки большие и маленькие рецептивные поля, а также показал, что размеры поля увеличиваются вдвое при применении интенсивности раздражения в 100—1000 раз больше пороговой. Для глаза такая интенсивность является еще умеренной. В пределах рецептивного поля, как уже говорилось, происходит суммация возбуждения в элементах с эффектом включения и суммация торможения в элементах с эффектом выключения (Гартлайн, 1940а).

Интересная особенность недавно опубликованных исследований Каффлера (1952, 1953) с рецептивными полями глаза кошки состоит в том, что глаз оставался интактным, поскольку электрод вводили через небольшое отверстие в склере. Используя два маленьких световых пятна, Каффлеру удалось показать упоминавшийся выше антагонизм между компонентами включения и выключения, который я уже наблюдал ранее, используя простой прием «сталкивания» эффекта включения и эффекта выключения при помощи укорочения периода освещения (Гранит, 1951) или при мелькании (Энрот, 1952). Наиболее важные данные Каффлера касаются тонкой организации рецептивных полей. Так, из схематического изображения, представленного на фиг. 39, видно, что центр поля дает только



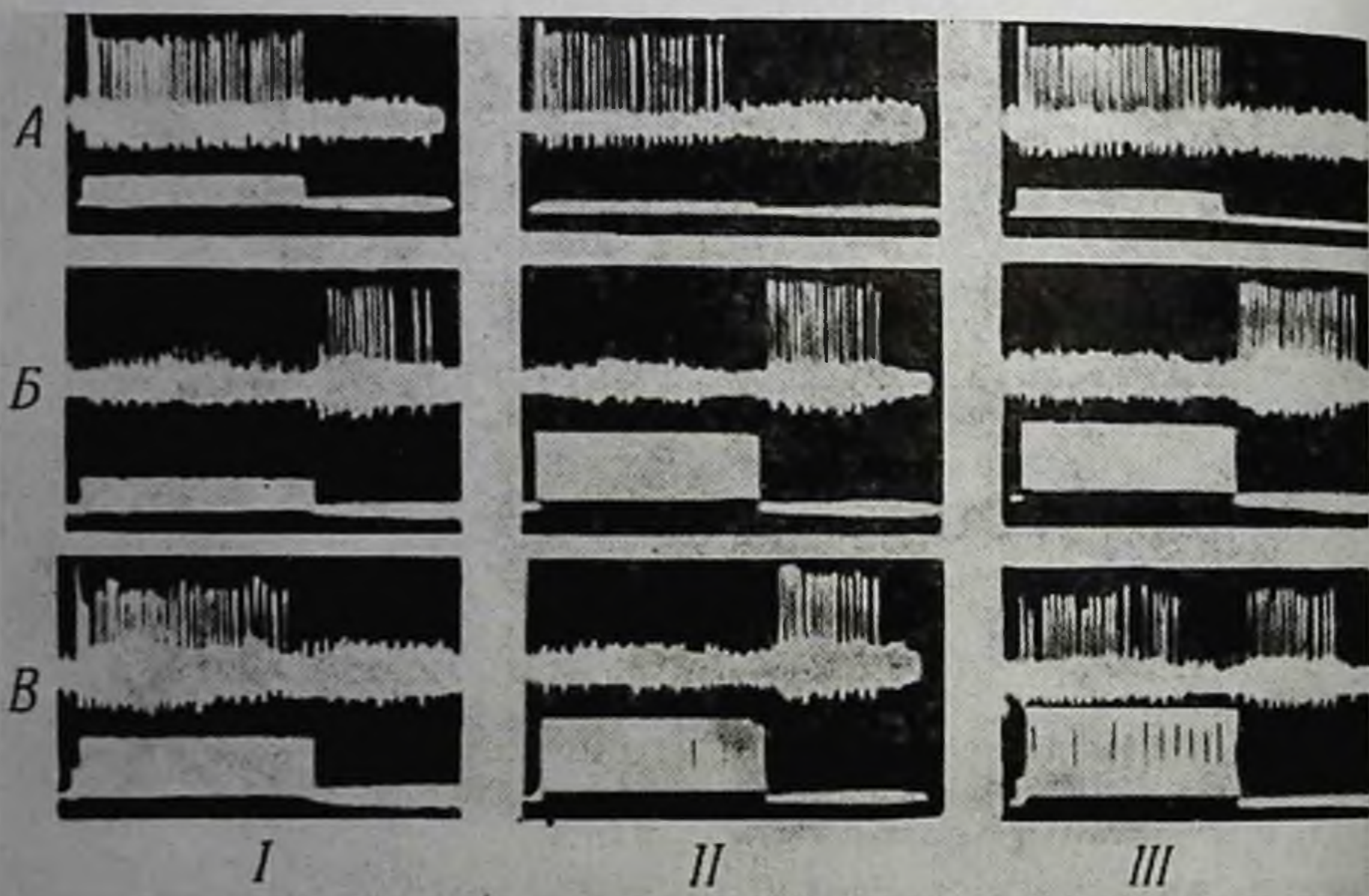
Ф и г. 39. Распределение видов реакции в пределах рецептивного поля ганглиозной клетки (сетчатка кошки), расположенной у кончика электрода (Каффлер, 1953).

В зоне I обнаруживается реакция на включение, в зоне II — реакция на включение—выключение, в зоне III — только реакция на выключение. Следует отметить, что изменение условий освещения (фон и т. д.) влияло на распределение зон. Световое пятно диаметром 0,2 мм по интенсивности в 100 раз превышало порог для центра поля. Фоновое освещение около 25 лк.

эффект включения, в промежуточной зоне наблюдается эффект включения—выключения, а в окружающих участках возникает чистый эффект выключения. Есть другие поля, в которых соотношение обратное: центр дает импульсы в ответ на выключение, а периферия — в ответ на включение. Поскольку центр, в соответствии со всеми предшествующими работами, является наиболее чувствительной частью поля, его особенности будут усиливаться при соответствующем подборе силы раздражения и фонового освеще-

щения. Все эти факторы, включая площадь и место раздражения, исследовались в отдельности; было показано, что они могут менять тип разряда. Опыты Каффлера значительно углубили наше понимание факта, почему соотношение между эффектами включения и выключения в глазе кошки так изменчиво. Очень вероятно, что антагонизм между палочками и колбочками в глазе с большим числом палочек усложняет эти результаты.

Чтобы проиллюстрировать антагонизм между компонентами включения и выключения в пределах одиночного рецептивного поля, я воспроизвожу на фиг. 40 кривые из работы Каффлера. Одно из световых пятен (А) диаметром 0,2 мм располагали в



Ф и г. 40. Взаимодействие двух отдельных световых пятен на сетчатке кошки (Каффлер, 1953).

Реакция одиночной ганглиозной клетки при фоновом освещении в 20 лк. А — реакция на раздражение пятном А радиусом 0,1 мм, расположенным в центре рецептивного поля у вершины отводящего электрода (эффект включения); Б — реакция на раздражение пятном Б радиусом 0,2 мм, расположенным на 0,6 мм в сторону (эффект выключения); В — реакция на одновременное раздражение пятнами А и Б. I — при одновременном раздражении обоими пятнами эффект выключения подавляется, а число импульсов в эффекте включения меньше, чем при раздражении только пятном А; II — интенсивность пятна А уменьшена, а пятна Б увеличена; при одновременном раздражении подавляется эффект включения; III — интенсивность обоих пятен высока; при одновременном включении эффекты взаимно ослабляются. Длительность вспышки 0,33 сек; высота импульсов 0,3 мв.

центре рецептивного поля вблизи от кончика отводящего электрода; в ответ на включение света оно давало разряд импульсов с высокой частотой. Другое пятно (Б) диаметром 0,4 мм помещали на 0,6 мм в сторону в той части поля, которая давала лишь эффект выключения. В ряду I, когда световое пятно А сильнее, эффект светового пятна Б при одновременном действии со световым пятном А подавляется. В ряду II световое пятно А ослаблено.

а световое пятно *Б* увеличено по силе. Когда они даются одновременно, эффект пятна *А* подавляется. В ряду *III* оба световых пятна, как *А*, так и *Б*, сильные, и при одновременной подаче обоих раздражений их эффекты ослабляются. Исследования Энрот (1952), посвященные изучению реакции одиночных элементов на мелькания, дали сходные результаты.

Этот антагонизм в системе эффектов включения—выключения в сетчатке представляется мне особенно важным по другой причине, а именно потому, что он подтверждается на широком диапазоне явлений. Во-первых, эффект включения возбуждается действием света и прекращается в темноте, тогда как эффект выключения тормозится при действии света и возбуждается темнотой (см. фиг. 17). Во-вторых, оба эффекта, по-видимому, тесно связаны с противоположными по отношению друг к другу медленными потенциалами в сетчатке. Наконец, они взаимно подавляют друг друга при столкновении в ганглиозной клетке. Можно также сказать, что все эти данные заставляют признать, хотя и с запозданием, что представление Геринга, согласно которому в сетчатке существуют два основных процесса противоположного характера, было в основном правильным, хотя Геринг не мог предвидеть, в каком направлении подтвердится правильность его идеи. Представления Геринга основывались на явлении контраста, для которого описанный антагонизм, несомненно, чрезвычайно важен, хотя наиболее трудная задача состоит в том, чтобы показать, каким образом этот антагонизм осуществляется.

В отношении многих зрительных явлений световая адаптация и фоновое освещение имеют одинаковый эффект (см, например, работу Литго и Тенсли по восприятию мельканий, 1929; а также работу Крейка и Вернона, 1941, показавших, что область суммации при световой адаптации сужается). Поэтому особый интерес приобретает обнаруженное Каффлером (1952) сужение рецептивных полей при увеличении фонового освещения. Такой эффект отмечался на полях всех типов. Наименьшие рецептивные поля, исследовавшиеся Каффлером при помощи светового пятна диаметром 0,1—0,2 мм, имели диаметр не более 0,5 мм и все-таки реагировали и на включение и на выключение. Это показывает, что высокая критическая частота мельканий у светлоадаптированных животных при сильном раздражении (Додт, 1951а; Додт и Энрот, 1953; Додт и Вирт, 1953) и последующей световой адаптации определяется реакцией элементов с малыми рецептивными полями. Поскольку в глазе голубя в этих условиях критическая частота достигает 140 вспышек в 1 сек. (Додт и Вирт, 1953), его колбочковая сетчатка, вероятно, характеризуется особенно маленькими рецептивными полями. Это и предполагали Додт и Вирт, основываясь на том, что у голубя число волокон зрительного нерва очень велико, почти в 10 раз больше, чем у кошки (Бреш и Эри, 1942).

Каффлер (личное сообщение) в совместной работе с Барлоу недавно обнаружил, что при пороговых интенсивностях света (когда фоновая активность велика) рецептивные поля темно-адаптированного глаза кошки более или менее однородны, т. е. со всей своей поверхности дают реакцию, характерную для его центра при световой адаптации. Одновременно во всем поле происходит пространственная суммация, тогда как на свету она наблюдается лишь в небольшой области в центре или на периферии поля. Все это еще раз указывает на физиологическое значение упомянутого выше широко распространяющегося сетчатого слоя Галлего.

6. Ограничения возможности исследований при помощи микроэлектродного отведения

Остается обсудить вопрос, с какими ограничениями с точки зрения самой методики связана интерпретация всех этих экспериментов с одиночными волокнами или одиночными ганглиозными клетками сетчатки. Экспериментатор, желая провести длительное исследование, стремится получить большие пики, отводимые от больших ганглиозных клеток (Раштон, 1949, 1953). У кошки эти клетки, по-видимому, имеют большие рецептивные поля (Кахал, 1933; Поляк, 1941). В моей ранней работе по цветовосприятию я не всегда стремился получить большие пики, а часто измерял порог возникновения импульсов, наиболее чувствительных к данной узкой области спектра, не заботясь особенно об изоляции реакции одиночного элемента. Некоторые из этих пиков отводились, по-видимому, скорее от нервных волокон, чем от ганглиозных клеток, поскольку, как было тогда выяснено (Гранит, 1941a), при использовании микроосвещения (Гранит и Светихин, 1939) между местом отведения и освещаемым участком часто было значительное расстояние. Доннер (1953) в недавней работе по цветовосприятию у голубя также судил о реакции по изолированным маленьким пикам. Джернанд (1948a) исследовал импульсы более подробно и нашел в глазе кошки два типа пиков, которые позднее были очень четко разграничены Каффлером (1952) также на глазе кошки и Барлоу (1953a, b) на глазе лягушки. Оказалось, что одни пики отводятся от нервных волокон, другие — от ганглиозных клеток. Эта разница не имела бы существенного значения для анализа с точки зрения частоты импульсов, если бы обычно не добивались больших пиков для того, чтобы было возможно проводить длительный опыт.

Рецептивные поля систематически не изучались при помощи регистрации маленьких пиков, хотя известно, что эти пики также возникают в ответ на включение и выключение (Бом и Джернанд, 1950, на глазе кошки; Доннер, 1953, на глазе голубя; Барлоу, 1953a, b, на глазе лягушки). Кроме того, некоторые поля, исследованные Каффлером, как мы уже видели, были очень малы и все

же давали реакцию и на включение и на выключение. Другой ряд данных показывает, что разницу между большими и маленькими пиками не нужно преувеличивать; как показали Додт и Энрот (1953), при достаточно высокой интенсивности раздражения большие пики в глазе кошки могут следовать за мельканиями с частотой, равной наивысшей критической частоте, известной для человеческого глаза в этих условиях (70—80 вспышек в 1 сек.). Палочковый глаз морской свинки за такой большой частотой мельканий следовать не может (Додт и Вирт, 1953). Таким образом, большие пики способны дать очень хорошее различие вспышек при мельканиях. К вопросу о мельканиях мы еще вернемся в связи с общей проблемой различения. Предположение же о том, что маленькие пики не возникают при выключении, не только противоречит экспериментальным данным, но и весьма мало вероятно, если учесть, что реакция на выключение является единственным феноменом в сетчатке, способным обеспечить периферический механизм последовательного контраста, достигающего своего высшего развития в цветовом зрении.

Хотя чрезвычайно желательно провести больше исследований, проведенных с отведением маленьких пиков, я не могу разделить предположения Раштона (1953), что маленькие пики по характеру реакции могут сильно отличаться от больших. Даже в *fovea* приматов пути с отношением 1:1, идущие через карликовые биполяры, имеют другие связи, которые делают их потенциально подверженными влияниям соседних путей. Они могут действовать изолированно друг от друга в одной ситуации и совместно с соседними рецепторами — в другой. Животные, не имеющие *fovea*, видят настолько хорошо, что возникает вопрос, как это возможно. Мало вероятно также, что закономерности, открытые в исследованиях с относительно большими пиками, почему-либо потеряли бы вдруг силу на той высокой ступени филогенетического развития (приматы среди млекопитающих, птицы), когда появляется *fovea*. Эти принципы, вкратце, заключаются в следующем: 1) существование двух антагонистических систем — системы с эффектом включения и системы с эффектом выключения; 2) организация, сходная с организацией чувствительности кожи, и состоящая из перекрывающихся друг друга рецептивных полей самых различных размеров; 3) тонкая организация этих полей, служащая для усиления свойств центра поля (эффекта включения или эффекта выключения) за счет периферии; 4) механизм расширения и сужения рецептивного поля при изменении состояния адаптации.

При отсутствии исследований на *fovea* мы в настоящее время можем довольствоваться тем, что сетчатка представляет собой хороший орган различения даже у животных, не имеющих *fovea*. Если мы не можем многого понять относительно ее свойств, уже известных сейчас, то, вероятно, мы немногого достигнем и тогда, когда станет доступным фовеальное отведение (см. гл. VIII).

Глава III

СПОНТАННАЯ АКТИВНОСТЬ В ЧУВСТВИТЕЛЬНЫХ ОРГАНАХ И ЕЕ ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ. ПРИНЦИП ЭФФЕРЕНТНОЙ РЕГУЛЯЦИИ

1. Введение. Периферический механизм

Современные представления о спонтанной активности в органах чувств полностью обусловлены применением электроники в исследовании их функций, которая позволила регистрировать импульс. Это не означает, что у данного вопроса не было предыстории в психофизических исследованиях. Имеем ли мы спонтанные ощущения? Конечно, большинство чувствительных образований, как принято считать, в состоянии покоя не дает ощущений, однако глаз и прежде рассматривали как исключение, поскольку даже в темноте и при закрытых веках сохраняется какое-то ощущение. Для Гельмгольца (1867) это был собственный свет (*Eigenlicht*), образуемый внутренним возбуждением, а для Геринга (1925) — собственное серое (*Eigengrau*). Эти великие противники расходились также и в отношении ощущения «черного». Приняв теорию Юнга, Гельмгольц следовал представлению, что белое есть сумма всех цветов, а черное — отсутствие ощущения, тогда как для Геринга черный цвет по своему восприятию был таким же положительным раздражителем, как белый, и ощущение его создавалось только по контрасту с белым. По теории Геринга ощущения черного и белого являются двумя противоположными и антагонистическими процессами, а именно, ассимиляцией и диссимиляцией; собственное же серое, точно так же, как восприятие любого другого серого, является некоторым промежуточным состоянием.

Если расчеты Бреша и Эри (1942), согласно которым 38% всего сенсорного притока у человека осуществляется через миллион волокон зрительного нерва, правильны, то не потребуется большой спонтанной активности этих волокон, чтобы вызвать ощущение серого. Мы являемся в высшей степени «зрительными» животными!

С проникновением методов электроники в изучение рецепторов была обнаружена спонтанная активность рецепторов. Прежде всего ее увидели на мышечных и кожных препаратах Эдриан и сотрудники (например, Эдриан и Цоттерман, 1926а), однако они

предполагали, что спонтанная активность обусловлена возможными повреждениями или внутренним напряжением этих препаратов. В дальнейшем Эдриан и Р. Меттьюс (1927а, б; 1928) весьма отчетливо обнаружили спонтанные разряды в зрительном нерве угря, а затем Эдриан (1932а, 1937) — в зрительном ганглии жука-плавунца (*Dytiscus marginalis*). Меттьюс (1931а) подтвердил наблюдения Эдриана и Цоттермана, что рецепторы мышц лягушки иногда могут давать разряды импульсов в отсутствие какого-либо растяжения извне, но он считал, что это обусловлено слабой деформацией, вызываемой некоторым внутренним напряжением. Использование препаратов млекопитающих способствовало установлению реальности спонтанной активности, поскольку частота разряда импульсов в покое у млекопитающих, как правило, выше, чем у холоднокровных. В дальнейшем, однако, мы увидим, что у всех типов животных существуют чувствительные образования, дающие разряды импульсов спонтанно, и эта форма активности, по-видимому, является частью их нормальной деятельности.

Так постепенно созревала мысль о спонтанной активности как о составной части работы чувствительных образований. Я сам убедился в этом, изучая такие высокоактивные чувствительные образования, как мышечное веретено млекопитающих и сетчатку, в каждом из которых наличие спонтанных разрядов импульсов имеет большое значение. По-видимому, вследствие того, что эта тема лишь постепенно завоевывала наше внимание, спонтанная активность, насколько мне известно, не получала заслуженного ею признания; так, до сих пор не было сделано обзора, в котором были бы приведены все данные относительно этого явления. Я постараюсь, хотя и с запозданием, исправить это упущение.

Я уже упоминал опыты Катца, в которых он исследовал электрическую активность афферентных окончаний в веретенах мышцы лягушки (см. фиг. 5). Когда напряжение веретена было очень невелико, наблюдался беспорядочный разряд импульсов, но совершенно ясно, что значительное число этих импульсов никогда не достигало аксона, оставаясь в виде препотенциалов, неспособных развиться до распространяющегося импульса. Эти abortивные импульсы в данном окончании существовали в дискретных, «квантовых» величинах и не имели постепенных градаций. Следовательно, они были, вероятно, настоящими импульсами, но ограничивались тонкими концевыми разветвлениями волокна и не были способны распространяться в основном стволе вследствие низких проводящих свойств в области разветвления данного волокна. Только в тех случаях, когда несколько таких импульсов поступали в это место одновременно, они могли создавать потенциал, необходимый для возникновения распространяющегося импульса в общем (после «слияния») волокне. Что касается причины возникновения беспорядочного разряда импульсов при

очень низком напряжении мышцы, то Катц указывал, что имеются значительные флюктуации в состоянии возбуждения рецептора растяжения, которые, возможно, зависят от молекулярных возмущений в механическом веществе рецептора или от ионных шумов в терминальной мембране нервных окончаний. Экспериментальное обоснование этой точки зрения дали Беллер, Никольс и Штрём (1953), обнаружившие, что средняя величина стандартного отклонения от регулярной частоты импульсов в препарате, сделанном по Катцу, должна быть около 3,0—3,5 имп/сек. Это, по их расчетам, должно соответствовать колебаниям мембранного потенциала порядка $\pm 0,7$ мв в величинах стандартного отклонения, что вполне может наблюдаться в нервных окончаниях с диаметром менее 0,1 μ (Фет и Катц, 1952а). Температурные возмущения могут, следовательно, быть одним из постоянных источников этих «биологических шумов».

Фет и Катц (1951, 1952а), используя внутриклеточные микро-электроды, обнаружили беспорядочную серию миниатюрных колебаний потенциала также и в моторной концевой пластинке, причем амплитуда их составляла около 0,01 нормального потенциала концевой пластинки. Допуская возможность неизвестных причин в установлении этой спонтанной активности (ср. Беллер и др., 1953), Фет и Катц склонны приписывать это явление температурным возмущениям ионов, находящихся в клеточных мембранах. Брок, Кумбс и Экклс при помощи той же самой методики (1952) обнаружили аналогичные беспорядочные флюктуации потенциала на мембране моторной клетки переднего рога спинного мозга, но в этом случае они могли быть обусловлены, хотя бы частично, импульсами, достигающими отдельных синапсов. Анализ спонтанного разряда импульсов в органах боковой линии рыбы, проведенный Кацуки и другими (1950), также показал наличие беспорядочной активности на фоне периодических ее изменений.

Катц в результате своих наблюдений над мышечными веретенами отводит другую роль тонким разветвлениям чувствующего нерва на периферии, которые я уже рассматривал как возможный фактор, способствующий спонтанному возникновению импульсов во многих рецепторах. Специализированные образования, как например колбочки сетчатки, имеют дендриты, связанные с одиночной биполярной клеткой. У палочек, каждая из которых заканчивается круглой пуговкой, эта связь осуществляется через конвергенцию отростков большого числа палочек на одну биполярную клетку. Следовательно, можно предполагать, что именно палочки обладают особенно высокой способностью генерировать спонтанные импульсы. По данным Катца, их возникновение в мышцах является функцией числа окончаний. В данном случае речь идет об окончаниях палочек на биполярной клетке, и это предположение подтверждается соответствующими экспериментами.

2. Роль спонтанной активности на примере сетчатки.

Реакция активации¹ из ретикулярной системы

В сетчатке, состоящей из слоя рецепторов и двух последующих слоев нейронов, мы можем иметь и другой источник спонтанной активности. У большинства препаратов, на которых я проводил наблюдения, зрительный нерв перерезали (в случае децеребрированных кошек) или использовали изолированный глаз. В этих условиях разряд в зрительном нерве всегда имел чисто периферическое происхождение. Следовательно, с данной точки зрения несущественно, приписывается ли спонтанная активность неустойчивому состоянию в местах соединения рецепторов с биполярными клетками, в нейральных структурах или в обеих зонах.

Эдриан и Меттьюс (1928) впервые наблюдали спонтанное ритмическое возбуждение в сетчатке. Они регистрировали импульсы в целом зрительном нерве угря и нашли, что при освещении глаза спонтанная активность часто синхронизировалась в большие залпы. В сетчатке позвоночных в нормальных условиях регулярные групповые ритмы не наблюдаются, однако они возникают при действии стрихнина (Гранит, 1945а). Условия экспериментирования на вырезанном глазе не могут, вероятно, быть нормальными; на это указывал еще Эдриан (1937) в связи с работой на зрительном ганглии жука-плавунца. Однако, если микроэлектрод осторожно приложен к сетчатке, то при этом глаз повреждается очень мало. В нашей лаборатории (Гранит, 1947) для этой цели удаляют хрусталик и роговицу; кроме того, электрод можно вводить через маленькое отверстие в стенке глазного яблока, как это делает Каффлер (1952, 1953). Результат получается один и тот же. Огромное число, возможно даже большинство, ганглиозных клеток дают спонтанные разряды, интенсивность которых несколько колеблется, но в общем проявляет тенденцию к значительному повышению при темновой адаптации (см. Гранит, 1947, стр. 95—96). Я это видел у кошек и лягушек, а Каффлер (1953) — у кошек. В глазе лягушки разряд импульсов бывает обычно значительным в темноте и небольшим при освещении или даже спустя некоторое время после прекращения освещения (когда собственно разряд на выключение заканчивается). Однако всегда обнаруживается спонтанная импульсация, найденная также в чисто колбочковом глазе (черепаха, змея). Спонтанная активность в волокнах слухового нерва и торможение ее звуком были описаны Галамбосом и Девисом (1944). В целом,

¹ Термин «реакция пробуждения» (arousal reaction) широко применяется в зарубежной литературе для обозначения активирующего влияния, оказываемого ретикулярными структурами среднего и промежуточного мозга на кору больших полушарий. Однако вряд ли этот термин уместен, когда речь идет об активирующем влиянии на сетчатку и мышечные веретена. В связи с этим в переводе это явление названо «реакцией активации». — *Прим. ред.*

глаз и ухо с точки зрения импульсной активности и ее изменения обнаруживают ряд поразительных черт сходства. Недавно было сделано важное открытие (Хензел, 1952; Цоттерман, 1953), что к органам с выраженной спонтанной активностью относится и орган температурной чувствительности.

В сетчатке происходят и соответствующие медленные изменения потенциала, поскольку в этом органе, как и в других, каждому импульсу предшествует препотенциал (Каффлер, 1953; Бест, 1953b). Можно сказать, что этот маленький периферический «мозг», который придан зрительным рецепторам, ведет себя подобно остальному мозгу и генерирует миниатюрные «мозговые волны». Недавно это подчеркнул также Барлоу (1953a, b).

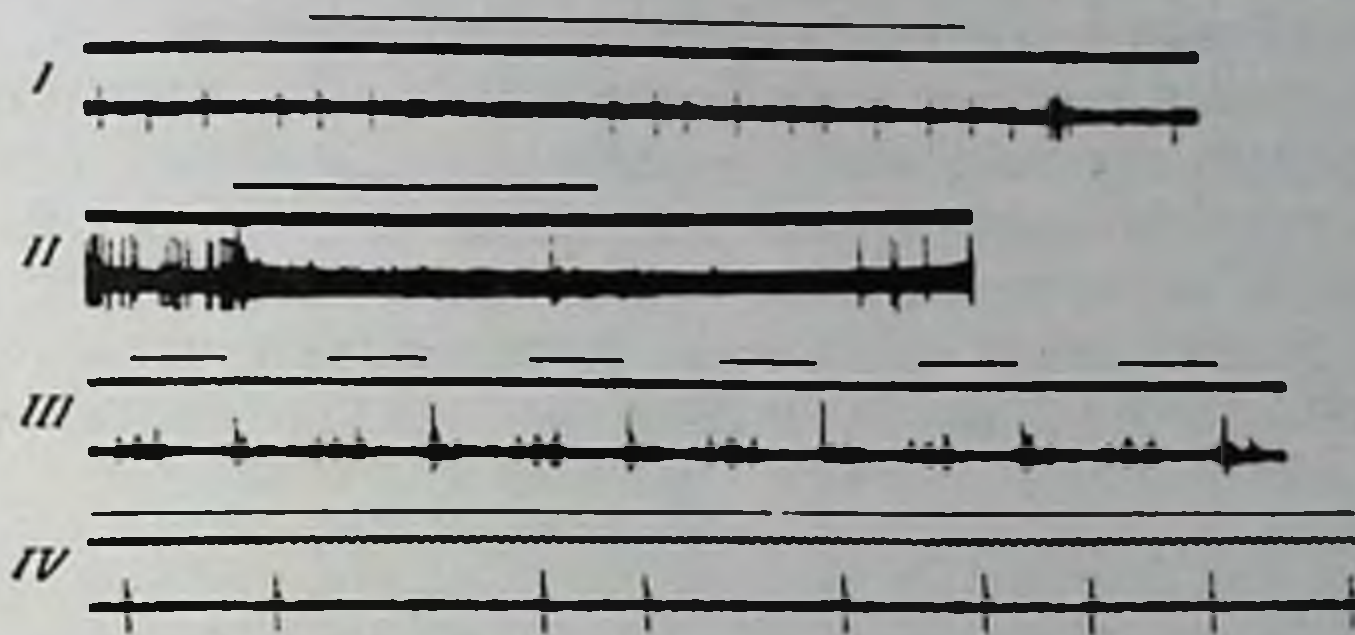
Исследуя при помощи микроэлектродов спонтанную активность сетчатки, я сделал любопытное наблюдение (Гранит, 1941a): помимо клеток, проявляющих спонтанную активность, на которые можно влиять светом обычным образом, были найдены клетки, обладающие большой независимостью. При действии самого сильного из доступных мне источников света, создававшего освещенность в 2400 лк, в некоторых случаях активность клеток не менялась. Нет оснований подозревать, что клетка механически раздражалась микроэлектродом. Когда микроэлектрод медленно подводили к нужному месту, постоянно наблюдая за его движением в микроскоп (который помещали над вырезанным колбочковым глазом черепахи, использованном в опыте, результаты которого приведены на фиг. 41), часто можно было слышать в громкоговорителе ритм разряда импульсов, который был сначала подобен слабому отдаленному шуму, а затем постепенно усиливался по мере приближения электрода к активной единице. Недавно Каффлер (1953) сообщил также об открытии в применяемом им препарате — невскрытом глазе кошки — резистентных к свету элементов, обладающих спонтанной активностью. Это тем не менее не означает, что такие элементы не испытывают влияния со стороны слоя рецепторов.

Гораздо чаще, однако, обнаруживается, что свет возбуждает или тормозит разряд импульсов в зависимости от силы раздражения и природы элемента, одновременно с общим эффектом значительного понижения уровня спонтанной импульсации, если сетчатка находится в состоянии световой адаптации. При световой адаптации, по-видимому, спонтанную активность проявляет меньшее число элементов, чем при темновой.

Спонтанная активность, столь интенсивная в сетчатке млекопитающих, является, таким образом, фоном, на котором разыгрывается эффект раздражения. Это могло бы служить естественным объяснением «собственному серому» Геринга. Какие функции можно ей приписать на основании электрофизиологических исследований?

Что касается пиков, на которые свет влияет обычным образом, то представляется ясным, что флюктуация возбудимости, находя-

шая выражение в спонтанной активности, должна обеспечить возможность некоторого периодического чередования активности отдельных единиц. Это очевидно, когда дают прерывистое раздражение в достаточно высоком ритме и регистрируют импульсы одновременно от нескольких единиц. Происходит чередование в их деятельности, что видно на кривых, представленных на фиг. 41.



Ф и г. 41. Действие света на спонтанную активность сетчатки (Гранит, 1941a, 1945).

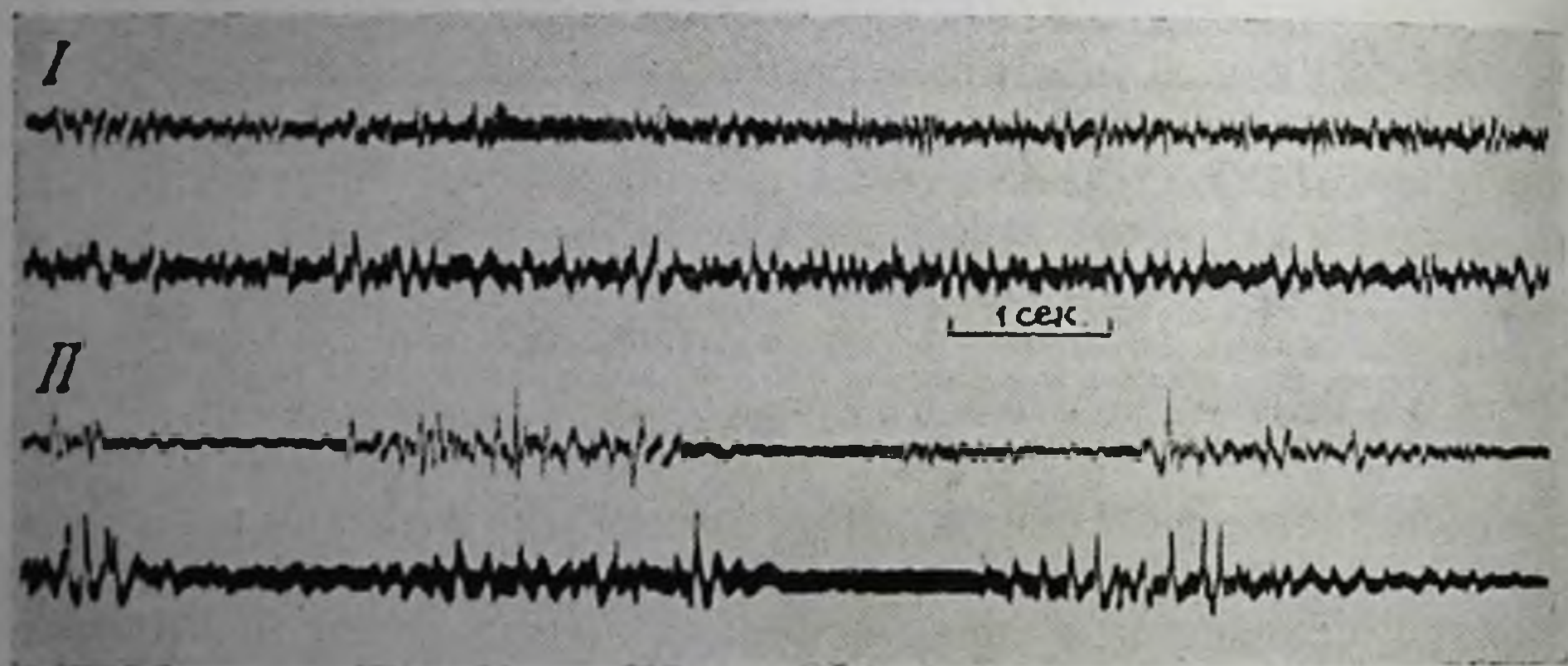
I — темноадаптированная сетчатка черепахи (торможение); *II* — сетчатка крысы (торможение); *III* — сетчатка лягушки (прерывистое освещение); *IV* — сетчатка черепахи (отсутствие действия). Отведение при помощи микроэлектродов. Отрезки прямых над кривыми показывают периоды действия света. Отметка времени 0,02 сек.

Кроме того, повышение спонтанной импульсации в темноте может компенсировать падение возбудимости, которое является, вероятно, следствием прекращения поступления афферентных импульсов в зрительные центры. В случае отсутствия спонтанной ритмической импульсации темнота приводила бы к естественной деафферентации наиболее важных отделов головного мозга. Несколько лет назад, когда единственными известными зрительными путями были проходящие через латеральные коленчатые тела пути, направляющиеся в стриарные области коры, проблема поддержания состояния облегчения в коре не была столь перспективна, как сейчас.

В свете последних электроэнцефалографических работ по влиянию на кору центров, расположенных в стволе мозга, вся проблема уровня активности мозговых центров приобрела новый аспект. Правда, уже раньше были известны наблюдения Клес (1939) в лаборатории Бремера, показавшей, что сетчатка имеет большое значение для поддержания нормальной электроэнцефалограммы, однако в то время значение этого факта не было понято. Результаты Клес получили объяснение благодаря проведенной нами микроэлектродной регистрации спонтанной активности в сетчатке кошки.

Клес использовала так называемый препарат изолированного мозга (*encéphale isolé*) (Бремер, 1936b). После обнажения атланто-окципитальной мембраны у кошки под наркозом производили

поперечное рассечение продолговатого мозга. После этого наркоз прекращали и животное поддерживали на искусственном дыхании. В отличие от мозга животных, находящихся под наркозом, такой мозг активен, и наиболее характерным признаком активного состояния является непрерывный низковольтный высокочастотный разряд, регистрируемый на электроэнцефалограмме стриарной области, который прерывается крупными залпами, подобными тем, что наблюдаются при барбитуровом наркозе, но несколько более быстрыми и часто не такими большими. Клес изучала эту электроэнцефалограмму *до и после* удаления обоих глаз или же перерезки зрительных нервов без удаления глаз; в одном случае вместо этого она произвела прижигание сосочка зрительного нерва. У большинства животных в результате этих операций в течение 10—15 сек. почти полностью прекратилась активность



Ф и г. 42. Одновременно зарегистрированные электроэнцефалограммы обеих стриарных зон изолированного мозга кошки (Клес, 1939).

I — до удаления обоих глаз; *II* — после удаления (видны группы медленных волн, разделенные периодом почти полного отсутствия активности).

центров. Период отсутствия активности прерывался появлением разрядов с более высоким вольтажом, но меньшей частотой, чем раньше, т. е. с изменениями в направлении той картины, которая наблюдается при сне. Электроэнцефалограммы от стриарной области, зарегистрированные до и после двустороннего удаления глаз, приведены на фиг. 42. Я подтвердил результаты Клес на таком же препарате. Ингвар (1954) наблюдал те же явления на нескольких животных, у которых производили мгновенную перерезку обоих зрительных нервов позади глазных яблок. Однако пока еще нет решающего доказательства, которое должны дать хронические опыты.

Клес отметила, что описанные изменения электроэнцефалограммы никогда не наблюдаются при отсутствии раздражения светом, даже, если животное находится в темноте в течение неопределенно долгого времени. Она сделала вывод, что сетчатка и в отсутствие зрительных раздражений оказывает тоническое

влияние на уровень спонтанной активности мозга. Эффект отмечался главным образом в стриарной области, но некоторый отзвук этого влияния можно было уловить и в других зонах, например в слуховой области.

На основании электроэнцефалографических результатов, по-видимому, можно объяснить общее биологическое значение поразительной спонтанной активности, которую я в то же время обнаружил в темноадаптированной сетчатке млекопитающего. Вполне возможно, что некоторые ганглиозные клетки сетчатки, как показано Каффлером и мною, поддерживают уровень возбудимости в центрах, и поэтому их импульсация в известной степени не зависит от раздражения светом. В плане физиологии зрения их можно, по-видимому, рассматривать как единицы с очень высоким порогом, частота импульсации которых изменяется только при наличии очень сильного освещения. На мой взгляд, трудно согласиться с тем, что они совершенно неподвержены влиянию освещения. Однако, если спонтанная активность частично поддерживается нейтральными элементами, то эта система вполне может временно не зависеть от импульсов из рецепторов. Большую ценность представляли бы дальнейшие исследования, посвященные всем этим аспектам физиологии зрения.

Что же представляет собой это «тоническое влияние»? Каким образом чувствительные образования могут действовать в качестве «возбудителей»? Можем ли мы формулировать это представление с большей точностью? Для того чтобы выяснить весьма важное биологическое явление спонтанной активности, мы должны обратиться к современным представлениям о сне и бодрствовании.

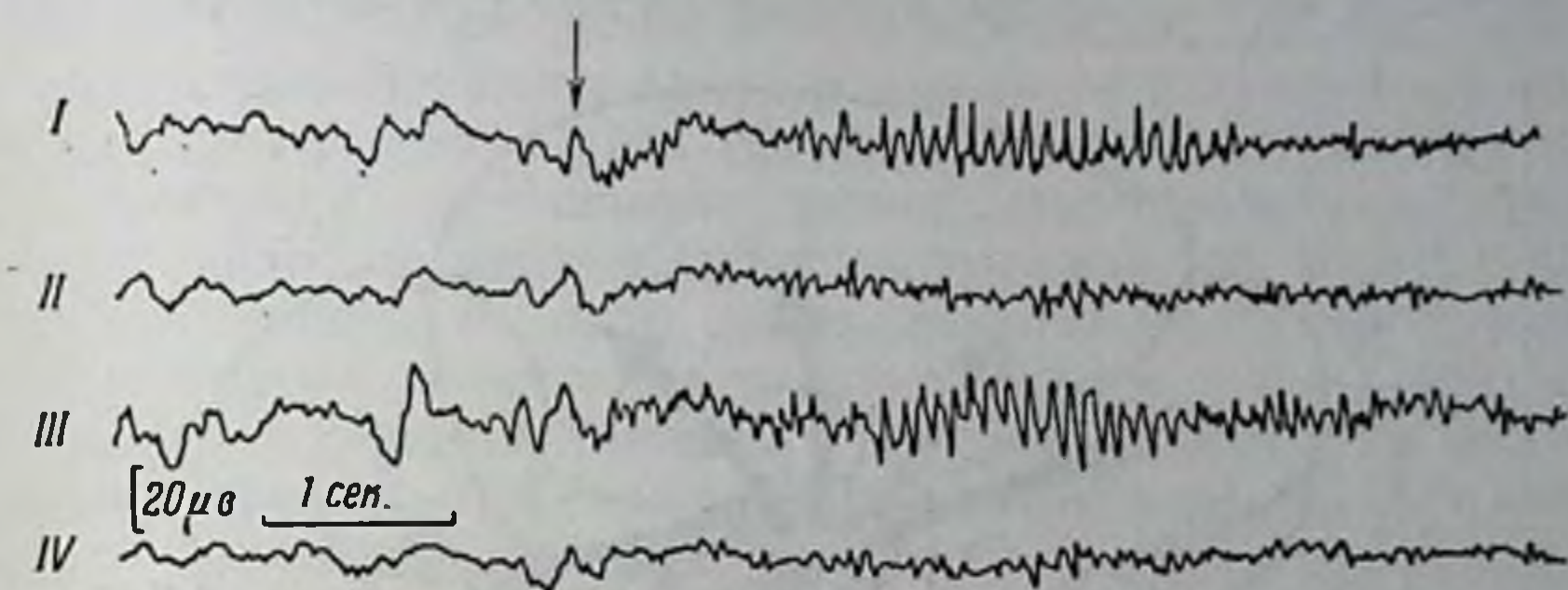
Рансон и сотрудники (см., например, Рансон, 1939; Рансон и Мэгун, 1939) в обширных исследованиях с использованием стереотаксического прибора Хорсли—Кларка (опыты, проведенные в университете в Чикаго) пришли к заключению, что в основе сна лежит не генерализованное торможение, и сделали вывод, что всю проблему нужно перевернуть на 180°. Так, например, в расчет следует брать в первую очередь не состояние сна, а активность, бодрствование. С точки зрения Рансона, в гипоталамусе имеется «центр бодрствования», который обеспечивает это состояние; при его разрушении животное впадает в сон. Здесь мы не будем касаться других аспектов проблемы сна, за исключением того, что нужно учитывать наличие в таламической внутренней медулярной пластинке противоположных по действию систем, т. е. центров, вызывающих сон (см., например, Гесс 1944а, б; Хантер и Джаспер, 1949), включая и его электроэнцефалографические признаки (Акерт, Келла и Гесс, 1952). Бремер (1935, 1936а), создавая свой второй препарат изолированного мозга, препарат с высокой перерезкой ствола (*cerveau isolé*), рассуждал подобным же образом, считая, что электроэнцефалографические признаки сонного состояния, которые он наблюдал у своих животных, обусловлены перерезкой специфических сенсорных путей, про-

ходящих через лемниск и таламические области и активирующих сенсорные проекционные зоны в переднем мозге. Такой взгляд в то время был широко распространен. В этих опытах Бремер, пересекая средний мозг, применял более высокую перерезку, чем Клес. Вместо препарата активного мозга, который получается при перерезке под продолговатым мозгом, он имел препарат мозга, обнаруживающий все электроэнцефалографические признаки сна или барбитуратного наркоза. Зрительные и обонятельные пути сохранялись, но если посредством разрушения основания промежуточного мозга прерывались и они, то инактивация становилась еще более глубокой (Бремер, 1938; Линдсли, Боуден и Мэгун, 1949).

Работа Мэгуна и его сотрудников Бимера и Райнеса, которая будет обсуждена в связи с вопросом о возбуждении мышечных веретен (см. гл. VII), привела к разработке концепции о находящихся в мозговом стволе и в продолговатом мозге возбуждающих и тормозящих областях генерализированного действия, служащих для установления соответственно гиперактивности и гипорефлексии, а также снижения тонуса на периферии (без больших различий в состоянии отдельных мышечных групп). Дополнив свои экспериментальные методы электроэнцефалографией, Морucci и Мэгун (1949) и Морucci (1949) выяснили, что восходящая система в мозговом стволе состоит, по-видимому, из нейронов ретикулярной системы, идущих к базальной части промежуточного мозга и далее к коре, где эта система вызывает десинхронизацию высоковольтных медленных волн и создает характерную картину низковольтной высокочастотной активности, т. е. явление, названное реакцией пробуждения (см., например, Бремер, 1953; Мэгун, 1950, 1952). На фиг. 43, взятой из работы Бремера, показаны изменения в электроэнцефалограмме, наступающие во время пробуждения у человека. Мэгун и сотрудники нашли, что повреждение основания среднего и промежуточного мозга, которое устраняет электроэнцефалографическую реакцию активации, не затрагивает ядра специфического сенсорного пути. Поэтому эти ядра вряд ли можно считать ответственными за поддержание состояния бодрствования, определяемого по электроэнцефалографическим признакам. Бремер (1953) полностью согласился с этим выводом и, таким образом, присоединился к взгляду о том, что реакция активации осуществляется скорее через ретикулярную активирующую систему, а не через нейроны специфической системы, как он полагал вначале.

Ряд других направлений исследования электроэнцефалографическим методом, проведенных практически в тот же период, привел к созданию и уточнению представления о «центрах бодрствования» в ретикулярной системе среднего и промежуточного мозга. Так, Морисон и сотрудники (Демпси и Морисон, 1942; Морисон и Демпси, 1942) положили начало весьма плодотворному направлению экспериментов, показав, что раздражение таламуса

в медленном ритме вызывает в обширных зонах обоих полушарий постепенно увеличивающиеся волны, имеющие конфигурацию веретен, наблюдающихся при барбитуровом наркозе. Однако частые ритмы раздражения подавляли характерные для барбитурового наркоза вспышки активности (Демпси и Морисон, 1943; Морисон, Финли и Лотроп, 1943). Эти наблюдения были объяснены Мэрфи и Гелльгорном (1945), которые обнаружили, что раздражение гипоталамуса, подавляющее такие вспышки, угнетает также синхронизированные пики, возникающие при действии



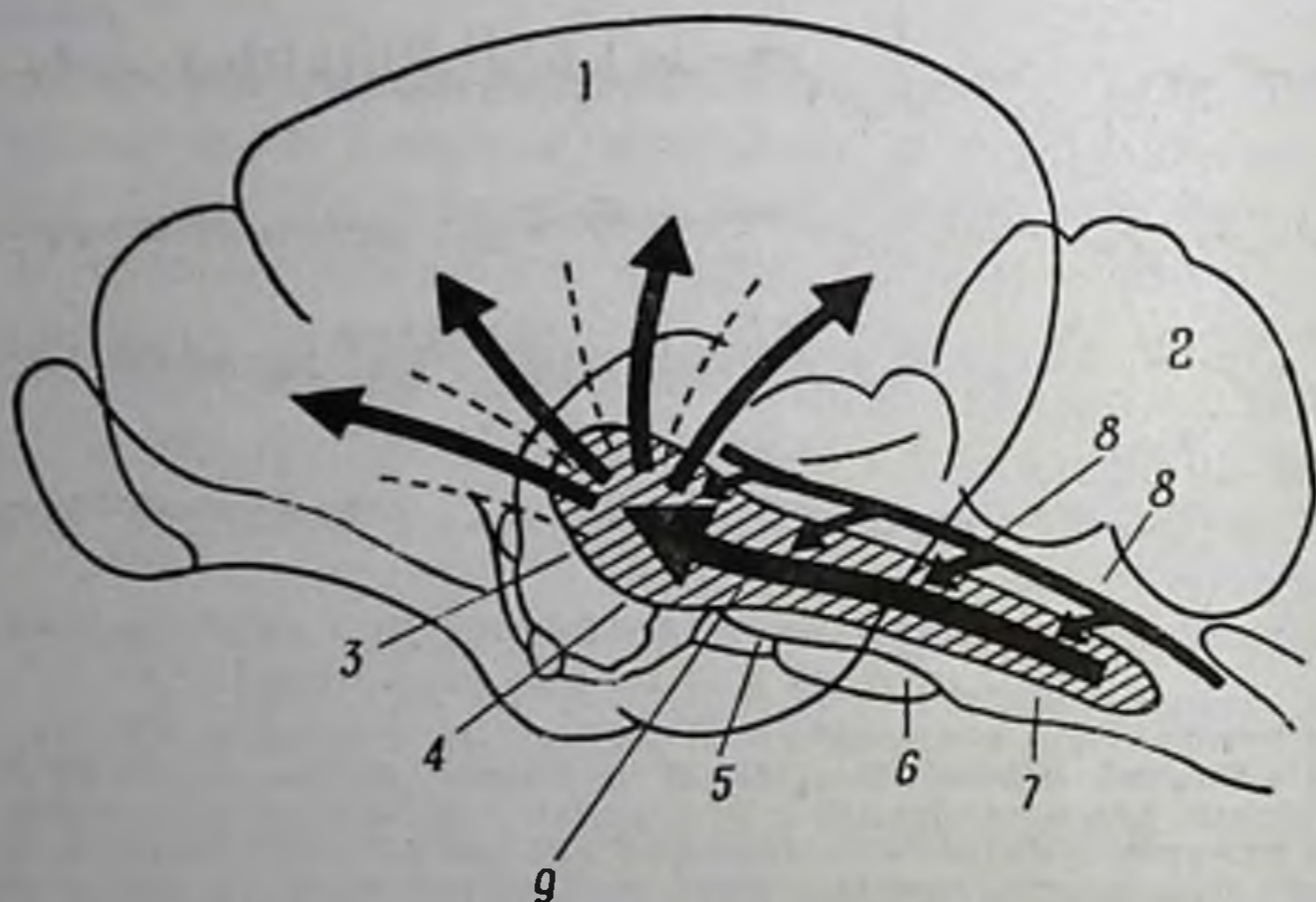
Ф и г. 43. Изменение электроэнцефалограммы при пробуждении здорового взрослого мужчины (Бремер, 1953).

Использованы монополярные отведения от лобной (I), теменной (II), затылочной (III), височной (IV) областей левого полушария. В начале видны медленные нерегулярные волны, характерные для неглубокого сна. Стрелка указывает момент, когда испытуемый был разбужен окликом. Следует отметить ряд медленных реактивных волн, синхронных во всех четырех отведениях, группу α -волн и, наконец, быстрые небольшие колебания, характерные для состояния бодрствования.

стрихнина, и вызывает высокочастотную низковольтную активность, характеризующую реакцию активации. Джаспер и сотрудники (см. сводку Джаспер, 1949; Хэнбери и Джаспер, 1953; указывали, что реакция активации получается при раздражении в частом ритме определенных областей таламуса и задней части гипоталамуса. Джаспер считает, что *ретикулярная система таламуса*, как он ее называет, представляет собой более высокоорганизованную область, оказывающую диффузное влияние на центры, но способную также к более локальным воздействиям на кору и к реакции того типа, который впервые был описан Морисоном и Демпси. В этом отношении данная система отличается от ретикулярной системы среднего мозга, десинхронизирующее действие которой регулирует состояние таламических нейронов (см., например, Джаспер, Аймон-Марсан и Стол, 1952). Джаспер согласен, однако, с Мэгуну относительно сильного десинхронизирующего действия ретикулярной системы среднего мозга. Проекция этой системы на ядра таламуса были исследованы Старцлем, Тейлором и Мэгуну (1951a).

С современной точки зрения особенно важно, по-видимому, что система восходящих ретикулярных нейронов обладает «богат-

ством афферентных связей, о котором раньше не подозревали (Мэгун, 1952; ср. Дел, 1952). Регистрируя потенциалы, возникающие в ответ на раздражение, Старцль, Тейлор и Мэгун (1951b) обнаружили в ретикулярной системе реакции на соматические и слуховые раздражения, а Френч, Ван-Амеронген и Мэгун (1952) — реакцию на зрительные раздражения. Одновременное отведение от коры и ретикулярных центров показывает, что реакция ретикулярной системы на афферентные импульсы сопровождается характерной реакцией активации в выше расположенных отделах мозга, как это получается при прямом электрическом



Ф и г. 44. Схематическое изображение связей ретикулярной активирующей системы ствола мозга кошки и коллатерали, идущие к ней от афферентных путей (Старцль, Тейлор и Мэгун, 1951b).

1 — кора; 2 — мозжечок; 3 — таламус; 4 — суб- и гипоталамус; 5 — средний мозг; 6 — варолиев мост; 7 — продолговатый мозг; 8 — коллатерали афферентных волокон; 9 — восходящая ретикулярная активирующая система в стволе мозга.

раздражении соответствующей области ствола. Поскольку удаление мозжечка или коры не устраняет реакции ретикулярной системы на афферентное раздражение, был сделан вывод, что эффект, как таковой, не зависит от центробежных путей коры. Принимая во внимание вышеупомянутый факт, что одного разрушения специфических путей проведения сенсорных импульсов не достаточно для снижения активности коры до уровня сна (по электроэнцефалографическим показателям), все эти данные как будто подтверждают представление, согласно которому чувствительные образования действительно обладают и другим путем, проходящим через ретикулярную систему среднего и промежуточного мозга и имеющим особое значение в поддержании состояния бодрствования (фиг. 44).

Возвратимся теперь к вопросу о спонтанной активности в чувствительных образованиях. Наши рецепторы, по-видимому,

должны играть значительную роль в поддержании нас бодрыми и деятельными. Спонтанная активность выступает как нечто значительно более важное, чем просто беспорядочные шумы, возникающие в чувствительных образованиях. Она является частью функционального плана нервной системы организма, обеспечивающего его деятельность и реактивность. В настоящее время мы можем лучше понимать, каким образом чувствительные образования могут служить активаторами. Хорошим примером является обонятельная луковица, проявляющая при легком наркозе длительную высокочастотную активность, которая может быть полностью подавлена при внутривенном введении барбитуратов или других наркотиков (Эдриан, 1950). В таких случаях:

... «присущая активность может восстановиться спустя некоторое время по мере ослабления наркоза, но еще до того, как это произойдет, ее часто можно вызвать вновь при помощи кратковременного обонятельного раздражения. Внезапное восстановление активности является примером реакции, наблюдающейся во многих других скоплениях нервных клеток, характеризующихся неустойчивостью; лучше всего такую реакцию определяет данное ей название «реакция пробуждения»... Это явление можно рассматривать как нечто большее, чем развитие длительного последствия в структуре, которая, будучи выведена из состояния равновесия, склонна к колебаниям. При некоторых условиях в одних структурах колебания быстро затухают, а в других продолжаются неопределенно долго» (Эдриан, 1950, стр. 381—382).

Рассматривая спонтанную активность чувствительных образований в таком плане, нельзя забывать, что некоторые чувствительные образования имеют эфферентные волокна, которые могут «сдвигать» частоту их постоянной импульсации до любого желаемого уровня. Я вернусь к этому вопросу ниже.

В своей деятельности в качестве «активаторов» чувствительные образования, возможно, дополняются другими структурами. В частности, я имею в виду мозжечок, в котором Брукхарт, Морucci и Снайдер (1950), применив микроэлектронную методику, обнаружили в отдельных клетках Пуркинье или зернистых клетках разряды импульсов с очень высокой частотой. Трудно усмотреть какой-либо иной смысл в спонтанных разрядах, имеющих среднюю частоту 70—80 имп/сек, в мозжечке, лишенном связей с большим мозгом. В мозжечок поступает большое число афферентных путей, в особенности из кожи и мышц, и он со своей стороны посылает волокна в ретикулярную систему (Снайдер, Мак-Каллох и Мэгун, 1949; Уайтсайд и Снайдер, 1953). Блестящие обзоры анатомии дал Брода́л (1943, 1949). Недавно Янсен и Брода́л подвели итоги обширного цикла работ норвежской школы. Все это не следовало бы толковать таким образом, будто мозжечок служит лишь этой цели. Действительно, одним из важнейших достижений последнего десятилетия являются наши возросшие

знания относительно существования высокоспецифических проекций на кору мозжечка и другие функциональные области мозга (Доу, 1939; Эдриан, 1943b; Фултон, 1949a; Снайдер, 1950; Моруцци, 1950; Вулси, 1950; Чамберс и Спраг, 1951, 1952; Спраг и Чамберс, 1953).

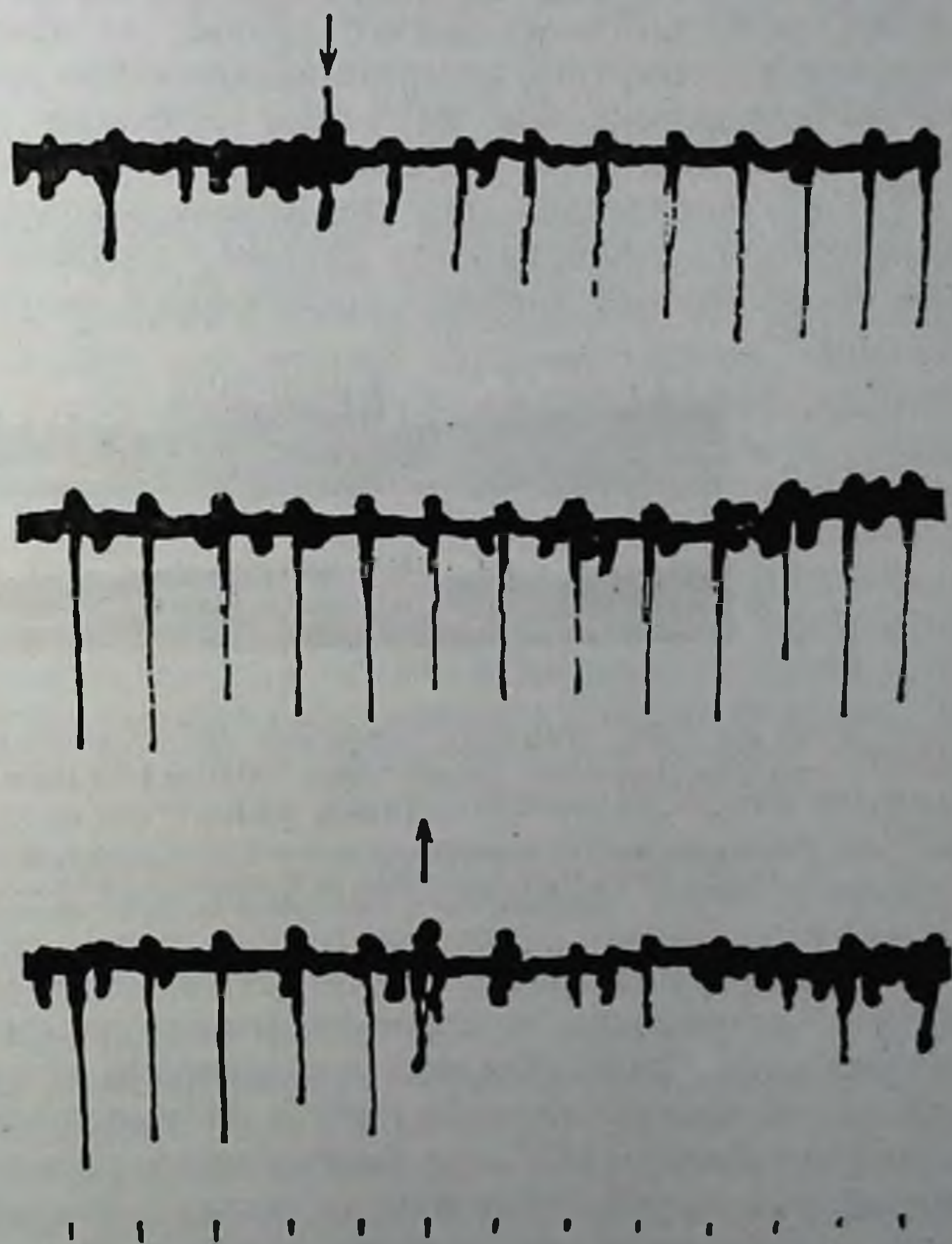
Придерживаться точки зрения, согласно которой чувствительные образования, и особенно сетчатка, активируют определенные системы и отдельные клетки посредством постоянной спонтанной активности, значит предполагать новую роль периферического торможения в чувствительных образованиях независимо от его причины. Если бы все волокна зрительного нерва в отсутствие раздражения бездействовали, то эффект торможения вокруг освещенных точек, создаваемых на сетчатке, был бы незначителен, поскольку он не вызывал бы изменений, передающихся в кору. Но если чувствительное окончание является в норме спонтанно активным, то о подавлении присущей ему активности кора будет информирована, и соответствующие изменения найдут отражение на воспринимающей поверхности стриарной области коры, воспроизводящей периферическую воспринимающую поверхность (см. Фултон, 1949b). Границы световых пятен на сетчатке будут в этом случае восприниматься как области, в которых возбудимость соответственным образом изменена. Создается также условие для количественной градации восприятия от «черного» до «белого», и интенсивное черное будет восприниматься только по контрасту с белым. Эти факты позволяют предполагать, что периферия таким своеобразным способом может сигнализировать в центр о полном прекращении импульсной активности. В центре может происходить дальнейшее преобразование этой сигнализации, однако трудно представить, чтобы этот процесс был чем-то другим, чем угнетение фоновой активности.

Исследуя разряд импульсов в зрительном нерве при отведении от одиночного элемента темноадаптированной сетчатки кошки, обычно можно видеть, что возбуждению предшествует торможение, особенно при большой силе раздражения (Гранит, 1944). Ускорение ритма спонтанного разряда, если он есть, происходит не сразу, а после начального торможения. Таким образом, по каким-то неизвестным нам причинам, прежде чем сигналы возбуждения получают возможность достигнуть мозга, происходит устранение спонтанной активности.

Мы все еще полностью не знаем, какое специфическое сенсорное значение имеет постоянная спонтанная активность сетчатки, кроме того, что она активирует вышележащие нервные центры. Выдвинутые предположения должны были обратить внимание на ряд возможностей, которые в общих чертах сводятся к тому, что фоновый спонтанный разряд импульсов повышает значение периферического торможения. Дальше мы увидим, что это обобщение находит подтверждение в данных, полученных на других

рецепторах. Общее преимущество такой организации аналогично тому, которое имеет гальванометр со стрелкой в середине шкалы перед гальванометром со стрелкой у ее конца.

Сюда относятся также некоторые наблюдения Чанга (1952а, б). Он регистрировал на кошках реакцию на свет в латеральном коленчатом теле, где находится первый синапс зрительного пути. Записи, приведенные на фиг. 45, показывают, что реакция на редкое повторное электрическое раздражение латерального коленчатого тела мала в темноте, но постепенно увеличивается при освещении глаза. Эффект развивается медленно (в течение 5 сек.),



Ф и г. 45. Изменение реакции коры на раздражение латерального коленчатого тела при освещении сетчатки (Чанг, 1952а).

Регистрацию производили при помощи электрода, погруженного в кору на глубину около 1,5 мм. Стрелки показывают включение и выключение света. Отметка времени 1 сек.

но выражен очень отчетливо. Свет как бы сам усиливает свое действие. Этот эффект распространяется и на слуховую зону, что доказывает иным путем, чем в ранее упомянутой работе, глубокое влияние импульсации в зрительном нерве на общий уровень деятельности головного мозга. Чанг считает, что этот эффект вызывается импульсами, возникающими при возбуждении, и вполне возможно, что он прав. Если это так, то эффект должен наблюдаться и при прекращении освещения (разряд в ответ на выключение).

3. Спонтанная активность некоторых механорецепторов

Высокочувствительные механорецепторы, подобные имеющимся в вестибулярном аппарате и в боковой линии рыб, действуют по принципу микрорычага и имеют вид волосков, находящихся в жидкой среде. Принцип, согласно которому движение жидкости в одном направлении вызывает разряд импульсов, а в другом — подавляет спонтанную активность, был установлен Левенштейном и Зандом (1936, 1940) в работе на полукружных каналах акул. Значение полученных ими данных, возможно, будет легче понять, если сначала рассмотреть орган боковой линии рыб, которому вестибулярный аппарат морфологически гомологичен. Этот орган представляет собой две трубки, симметрично расположенные по обеим сторонам тела, содержащие волоски, окруженные эндолимфой. Кацуки, Мицухира и Йошино (1951) в относительно широком канале боковой линии японского морского угря обнаружили группы чувствительных цилиарных клеток, покрытых тонкими прозрачными колпачками.



Ф и г. 46. Влияние перфузии гиомандибулярной петли на активность рецепторов боковой линии у плотвы (Занд, 1937).

I — перфузия в направлении к голове; II — перфузия в направлении к хвосту. Перфузию проводили при давлении 10 см вод. ст. Отметка времени 1 сек. Подробности см. в тексте.

Хогленд в ряде работ (1933а, б; 1933—1934а, б) описал спонтанную активность в нерве, иннервирующем этот орган (ср. Кацуки и др., 1950). Хогленд и независимо от него Шривер (1935) нашли, что чувствительные клетки являются механорецепторами, но только Занду (1937), разработавшему методику для перфузии гиомандибулярной петли канала, удалось показать, что движение жидкости в одном направлении возбуждает определенные рецепторы, движение же в другом — тормозит. Это показано на фиг. 46. В действительности имеется два типа концевых образований, дающих противоположные реакции, как это видно из табл. 1.

Возможно, следовало бы также отметить, что орган боковой линии подчиняется закону Фехнера: частота импульсов пропорциональна логарифму скорости тока жидкости. Скорость тока, равная 16 мм/сек, являлась максимальным раздражителем для этих рецепторов, а порог был таким низким, что его не могли отчетливо установить. Даже самое тихое постукивание по столу

Таблица 1

Реакция двух типов концевых образований боковой линии рыб
на направление движения жидкости в канале
(Занд, 1937)

Направление движения жидкости	Тип 1		Тип 2	
	во время перфузии	после- действие	во время перфузии	после- действие
К голове	Сильная реакция	Период покоя	Торможение	Учащение ритма
К хвосту	Торможение	Учащение ритма	Реакция	Период ритма

или шаги по лаборатории вызывали реакцию, и пока указанные помехи не были устранены, они затрудняли работу и являлись источником ошибок. В связи с этим можно думать, что отчетливая спонтанная активность рецепторов боковой линии является артефактом или, кроме того, обусловлена движением волосков (Хогленд). Но Занд указывает, что при введении в канал суспензии частичек метиленового синего он в течение более чем 1-часового наблюдения не мог увидеть в бинокляр какого-либо движения. И все же, несмотря на неподвижность введенных частичек, в нерве, отходящем от канала, обнаруживалась сильная постоянная импульсация. Была исключена также возможность артефактов. В связи с этим Занд справедливо указывал: «Если считают, что активность цилиарных клеток является до некоторой степени более понятной, чем присущая им ритмичность чисто нервного периферического механизма, то это происходит только потому, что мы знакомы с подобными автономными периферическими эффекторами, тогда как представление о непровоцированной периферической нервной ритмике для нас ново» (стр. 490).

Отчетливые спонтанные ритмические разряды в сетчатке и многих других чувствительных образованиях, а также рассмотренные выше данные Катца, полученные на мышечном веретене, могли бы послужить веским доводом против отрицания действительно спонтанного возникновения импульсов. Следовательно, нужно, по-видимому, проводить различие между истинным разрядом импульсов в покое и тем разрядом, который вызывается раздражением (например, слабым растяжением мышечного веретена или механическим напряжением, воздействующим на рецепторы, расположенные вокруг стержня волоса). Для данной проблемы это различие не имеет большого значения, но в последнем разделе я покажу, на какой стадии обсуждения оно действительно необходимо.

Мне хотелось бы подчеркнуть, что наше дальнейшее движение вперед имеет более надежное основание, когда мы исходим из

предположения о близком сходстве в принципе деятельности различных рецепторов, зависящем от сходных механизмов, чем когда мы строим гипотезы о большом числе различных специальных механизмов. В самом деле, реакции рецепторов делятся на относительно ограниченное число типов. Когда в органе боковой линии возбуждение сменяется торможением в ответ на движение жидкости в одном направлении, торможение сменяется возбуждением в ответ на движение жидкости в другом направлении (см. табл. I), эти эффекты, вероятно, в конечном счете обусловлены обсуждавшимися выше деполяризацией и гиперполяризацией мембраны (гл. I, раздел 4). Другой вопрос заключается в том, каким образом движения волоска вызывают деполяризацию и гиперполяризацию¹. Наиболее правильно, возможно, предположить наличие двух родов цилиарных клеток, в которых волоски слегка согнуты или так укреплены, что движение жидкости в одном направлении увеличивает их напряжение, а в другом — снижает его. Вопрос этот не решен. Он возникает вновь и в других механорецепторах того же типа, например в ампулах полукружных каналов, для которых Левенштейн (1953) недавно показал, что возникновение импульсов, по-видимому, обусловлено деполяризацией.

Здесь следовало бы вспомнить о вибриссах кошки. Вокруг их оси расположены нервные окончания, которые устроены гораздо сложнее, чем у обычного волоса. Эти окончания окружены чувствительными образованиями, заключенными в сумки, которые могут обеспечивать механические условия, необходимые для их дирекциональной чувствительности, описанной Фитцджеральдом (1940). Спонтанная импульсация повышается, когда вибрисса движется в одном направлении и угнетается при ее движении в обратном направлении. На вибриссы всегда действует сила тяжести, и, таким образом, чувствительные образования вокруг ее оси, по-видимому, всегда находятся под определенным напряжением.

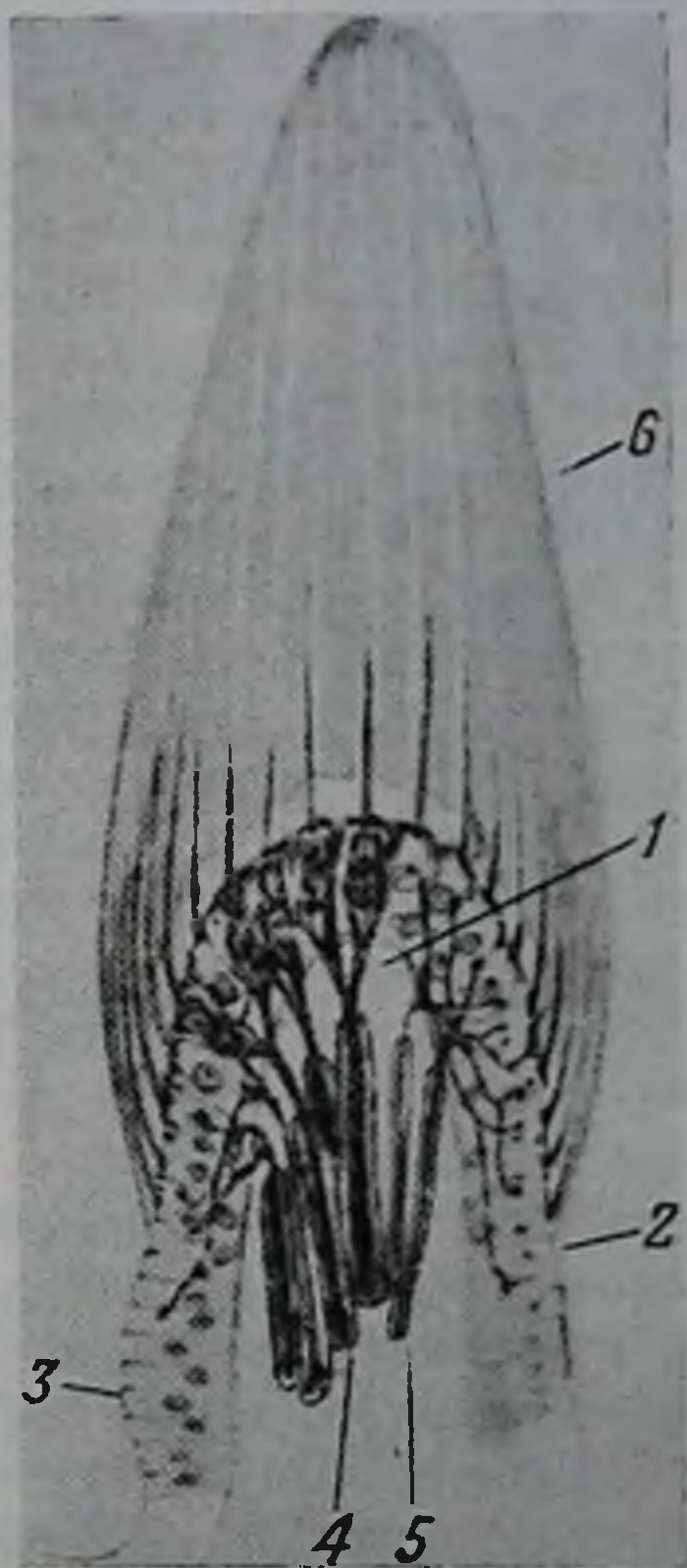
Для решения вопроса о значении спонтанной активности данные, касающиеся органа боковой линии, недостаточны, поскольку неизвестны рефлекторные влияния с этих рецепторов. Таким образом, только в качестве гипотезы их спонтанной ритмике можно приписать функцию активации того типа, которая показана в отношении сетчатки млекопитающих. Такое предположение было высказано Хоглендом. Однако для других гомологичных структур соответствующие рефлексы известны, и поэтому вполне возможно, что изменение спонтанной активности в сторону торможения или возбуждения в органах боковой линии также представляет собой важный механизм, определяющий возникно-

¹ Предположение, что деполяризация и гиперполяризация существуют в этих органах и зависят от направления тока жидкости, было подтверждено Кацуки, Учияма и Тоцука (1954).

вание различных реакций. Вероятно, эти органы не являются исключением из общего правила, согласно которому спонтанные импульсы, помимо активации более высоких центров, играют важную роль в тех случаях, когда периферические механизмы возбуждения включают и периферическое торможение.

Значение этого вывода становится еще более важным в связи с деятельностью рецепторов в полукружных каналах, которые сигнализируют о движении в пространстве, причем отличие от боковой линии состоит в том, что жидкость заключена в трубку, приводится в движение ускорением и нагибает студневидный «колпачок», который, как показано на фиг. 47, покрывает цилиарные клетки. Действительную способность колпачка совершать внутри канала колебательные движения наблюдали Штейнхаузен (1931, 1933) и Дольман (1935, 1941) в красивых опытах на рыбах. Как хорошо известно каждому студенту-биологу, три полукружных канала в лабиринте уха расположены в трех взаимоперпендикулярных плоскостях и, таким образом, способны регистрировать ускорение во всех направлениях (см., например, Кемис, 1930). Как было показано блестящими опытами Флурана (1830a, b), Эвальда (1887), Брейера (1889), Магнуса (1924) и других, они вызывают большое число компенсаторных рефлексов на глазные мышцы, мускулатуру туловища и конечностей.

Вестибулярные нервы были изучены несколькими исследователями (Росс, 1936; Левенштейн и Занд, 1940; Эдриан, 1943a; Джернанд, 1949; Бенингаус, Хенач и Вильмар, 1952), причем все они отметили отчетливые разряды импульсов в состоянии покоя. Описывая динамические реакции на ускорение, я использую данные Левенштейна и Занда, полученные на шиповатом скате (*Raja clavata*). У этого животного можно удалить кусочек хряща, содержащий лабиринт, и изучать его в изолированном виде, поворачивая в



Фиг. 47. Схематическое изображение гребешка лабиринта (Кольмер, 1911). 1 — цилиарные клетки, расположенные на поверхности гребешка; 2 — опорные клетки, расположенные между ресничками; 3 — недифференцированные эпителиальные клетки, находящиеся ближе к основанию гребешка; 4 — крупные нервные волокна, образующие своими окончаниями связи с внутриклеточной сетью; 5 — тонкие нервные волокна в латеральных частях гребешка, образующие свободные межклеточные окончания; 6 — колпачок. Видно, что волосковые отростки чувствительных клеток проникают в каналы колпачка.

Таблица 2

Реакции с шести полукружных каналов на угловое смещение
относительно трех главных осей
(Левенштейн и Занд, 1940)

Полукружный канал	Поворот относительно					
	продольной оси		поперечной оси		вертикальной оси	
	вправо	влево	вправо	влево	вправо	влево
Правый передний вертикальный	Возбуждение	Торможение	Возбуждение	Торможение	Торможение	Возбуждение
Левый передний вертикальный	Торможение	Возбуждение	Возбуждение	Торможение	Возбуждение	Торможение
Правый задний вертикальный	Возбуждение	Торможение	Торможение	Возбуждение	Возбуждение	Торможение
Левый задний вертикальный	Торможение	Возбуждение	Торможение	Возбуждение	Торможение	Возбуждение
Правый горизонтальный	Отсутствие реакции	Отсутствие реакции	Отсутствие реакции	Отсутствие реакции	Возбуждение	Торможение
Левый горизонтальный	Отсутствие реакции	Отсутствие реакции	Отсутствие реакции	Отсутствие реакции	Торможение	Возбуждение

любом направлении. Работа этих авторов является единственной в своем роде по завершенности, и ее результаты в основном соответствуют полученным на других животных, включая млекопитающих (Эдриан, Джернанд).

Левенштейн и Занд сделали важное наблюдение, о котором я уже упоминал, а именно, что для каждого канала имеются две противоположные реакции: поворот в одном направлении повышает спонтанную импульсацию, в противоположном — подавляет ее. Если учесть, что имеется шесть таких каналов (по три в каждом ухе), то становится очевидным, что спонтанная импульсация, ритм которой может ускориться или замедлиться, лежит в основе функции различения. В табл. 2 приведены реакции с полукружных каналов, наблюдающиеся при поворотах относительно трех главных осей.

Табл. 2 заслуживает тщательного изучения. Способ, которым перемещения в пространстве разлагаются в ней на ряд комбинаций импульсов, составляет основу того рефлекторного механизма, который автоматически осуществляет компенсаторные движения мышц. Вряд ли можно найти более наглядный пример значения, которое имеет для различения общая конфигурация возбуждения. Факт, что вестибулярное различение, как считает большинство авторов, не воспринимается как впечатление, т. е. сознательно, не является в данном случае существенным, поскольку нижележащие центры, например глазных мышц, разбираются в вестибулярных сигналах достаточно точно. Нет осно-

ваний рассматривать сознание как нечто большее, чем то, что создается на основе определенной конфигурации возбуждения.

Интересной деталью, по словам Левенштейна и Занда, является то, что :

«... четыре вертикальных канала функционально сгруппированы попарно, причем это группирование различно при трех типах поворота. Так, при повороте относительно продольной оси (наклон в сторону) их можно назвать *латерально-синергичными*, при повороте относительно поперечной оси (наклон вперед и назад) они *поперечно-синергичны* и при повороте относительно вертикальной оси (поворот в горизонтальной плоскости) — *диагонально-синергичны*. Наклон вправо, например, возбуждает правые передний и задний каналы (латеральный синергизм), наклон вперед возбуждает правый и левый передние каналы (поперечный синергизм), а поворот по часовой стрелке в горизонтальной плоскости возбуждает левый передний и правый задний каналы (диагональный синергизм)».

Левенштейн и Занд представили также схему корреляции этих реакций каналов с движениями глазных мышц, но сейчас мы не будем касаться этого вопроса. Моей целью было указать на важность различения спонтанной импульсации в рецепторах. В этом плане хорошим примером являются полукружные каналы, поскольку они связаны с четко ограниченной задачей ориентации в пространстве. Своими реакциями на ускорение они должны обеспечивать возможность различения движения в одном направлении от движения в другом, чтобы направлять рефлекторную ориентацию так, как они это делают. Подобно другим рецепторам, они обладают только частотным кодом для своей сигнализации, которая в данном случае обеспечена замечательным прибором ориентации в пространстве, а именно наполненными жидкостью трубочками, расположенными в трех плоскостях и заключающими колеблющийся то в одну, то в другую сторону колпачок. Повышение и понижение частоты спонтанного разряда импульсов создают определенную конфигурацию возбуждения. Одной из главных задач физиологии органов чувств является попытка представить периферические механизмы сенсорного различения на языке частотного кода. В этом направлении Левенштейн и Занд добились успеха.

Спонтанные разряды импульсов из вестибулярного аппарата служат также в качестве «возбудителей» специфических структур, таких, как клетки передних рогов, обеспечивающие эфферентную часть тонических рефлексов или рефлексов позы. Уже давно Фултон, Лиддел и Риоч (1930) показали, что разрушение вестибулярных ядер у животных в состоянии децеребрационной ригидности делает их атоничными. Этот опыт не так давно повторили и подтвердили Бах и Мэгун (1947). Однако лабиринты, по-видимому, не являются единственным источником тонической импульсации (Спраг и Чамберс, 1953). Мы вернемся к этому вопросу в гл. VII, когда будем рассматривать регуляцию тонуса.

4. Спонтанный разряд импульсов в некоторых хеморецепторах

Спонтанная активность хеморецепторов каротидного клубочка, открытая Ж. Геймансом и К. Геймансом (1927), является интересным случаем, поскольку для этих рецепторов, реагирующих на недостаток кислорода в крови, существует прекрасный рефлекторный показатель в виде эффекта на дыхание животного. Их импульсы были зарегистрированы Эйлером, Лильестрандом и Цоттерманом (1939), которые обнаружили их спонтанную активность также и при нормальном дыхании. Позже Бюрстедт (1946) провел систематические наблюдения в опытах, в которых посредством охлаждения афферентных нервных элементов устранялась постоянная стимуляция дыхательного центра из каротидного синуса. Даже при нормальном дыхании охлаждение каротидных нервов снижает интенсивность дыхания, показывая этим, что рефлекторная регуляция, поддерживаемая при помощи спонтанной активности, важна для нормальной возбудимости дыхательного центра.

5. Общее значение спонтанной активности

Суммируя данные, полученные из различных источников, можно прийти к ряду выводов относительно спонтанной активности, наблюдаемой в разнообразных рецепторах. Когда впервые была обнаружена спонтанная активность, возникли естественные сомнения: условия, в которых находился препарат, могли быть ненормальными, и, по-видимому, невозможно было избежать некоторого раздражения. В конце концов, однако, существование спонтанной импульсации рецепторов было признано, хотя, по существу, это признание происходит именно сейчас. В нескольких случаях было показано, что спонтанная активность наиболее важна для поддержания общей возбудимости нервных центров и, кроме того, она играет важную роль при различении внешних воздействий, в частности для рецепторов, в которых существует механизм периферического торможения. Таким образом, это свойство обеспечивает деятельность «личного» измерительного прибора, который показывает изменение в движении в обоих направлениях. Мы имеем также данные, позволяющие считать, что спонтанная активность рецепторов делает их важными «активаторами» головного мозга.

В бытность свою студентом-медиком я слышал о знаменитом случае Штрюмпеля (1877), когда наблюдался интересный пример постепенной потери возможности использовать органы чувств. В конце концов остались только один глаз и одно ухо. Когда оба эти источника притока импульсов выключали, больной регулярно спустя 2—3 мин. засыпал. Много позже Бремер обнаружил, что у кошки электроэнцефалограмма при перерезке на уровне среднего мозга приобретает черты, характерные для состоя-

ния сна. Он сделал заключение, что по специфическим афферентным путям приходят импульсы, необходимые для состояния бодрствования. Чанг на основании своих экспериментов (1952) пришел к тем же самым выводам для зрительных центров и, конечно, привлек внимание к случаю, описанному Штрюмпелем. Эти наблюдения получили новое освещение благодаря открытию неспецифической ретикулярной системы среднего мозга (Мэгун, 1952), которая получает коллатерали от различных афферентных путей, идущих в верхние отделы, и трансформирует этот сенсорный приток в импульсы, активирующие обширные области коры головного мозга. Весьма вероятно, что именно эти неспецифические пути, а не прямые сенсорные влияния, осуществляют ту активацию, о которой речь шла выше.

6. Эфферентная регуляция сенсорной сигнализации

Чувствительные образования в зависимости от их физиологического значения могут иметь практически постоянную или же изменяющуюся чувствительность. Кроме того, для большинства чувствительных образований существует какая-то регуляция их деятельности. Хорошо известными механизмами этого рода являются зрачковый рефлекс и механизмы, управляющие сокращением мышцы, натягивающей барабанную перепонку, и стремянной мышцы. Наиболее разработанной системой саморегуляции обладают мышцы конечностей. Существуют тормозные сухожильные рефлексy, которые предохраняют сухожилия от слишком большого напряжения. Другие образования — мышечные веретена млекопитающих, расположенные в своей «интрафузальной» мышечной ткани, — сохранили высокую степень независимости и не следуют пассивно за изменениями длины обычных мышечных волокон. Частично они обязаны этим анатомическому устройству интрафузальных волокон, частично — особому роду эфферентных элементов спинного мозга, регулирующих длину этих волокон. В последние годы мы достигли большого прогресса в понимании эфферентной регуляции веретен и других чувствительных образований мышц. Сравнительно подробно эти вопросы будут рассмотрены в гл. VI и VII.

Здесь мы коснемся лишь общего принципа регуляции осуществляемой через эфферентные нервные волокна. Если относительно медленно адаптирующиеся и, следовательно, спонтанно-активные рецепторы действительно регулируются нервными центрами головного мозга, то ясно, что спонтанная активность в целом организме не обусловлена только «биологическими шумами». Другими словами, спонтанный разряд импульсов в чувствительных образованиях не является вполне спонтанным: организм способен регулировать уровень постоянной импульсации в зависимости от своих потребностей. Как это происходит в отношении мышечных веретен, будет показано на многих при-

мерах в гл. VI и VII. Здесь достаточно указать, что разряд импульсов из веретена весьма эффективно регулируется ретикулярной активирующей системой среднего мозга (Гранит и Каада, 1952), которая получает значительную часть неспецифического сенсорного притока. Спонтанный разряд импульсов из сетчатки регулируется, по-видимому, подобным образом той же самой системой (Гранит, 1953; см. также ниже).

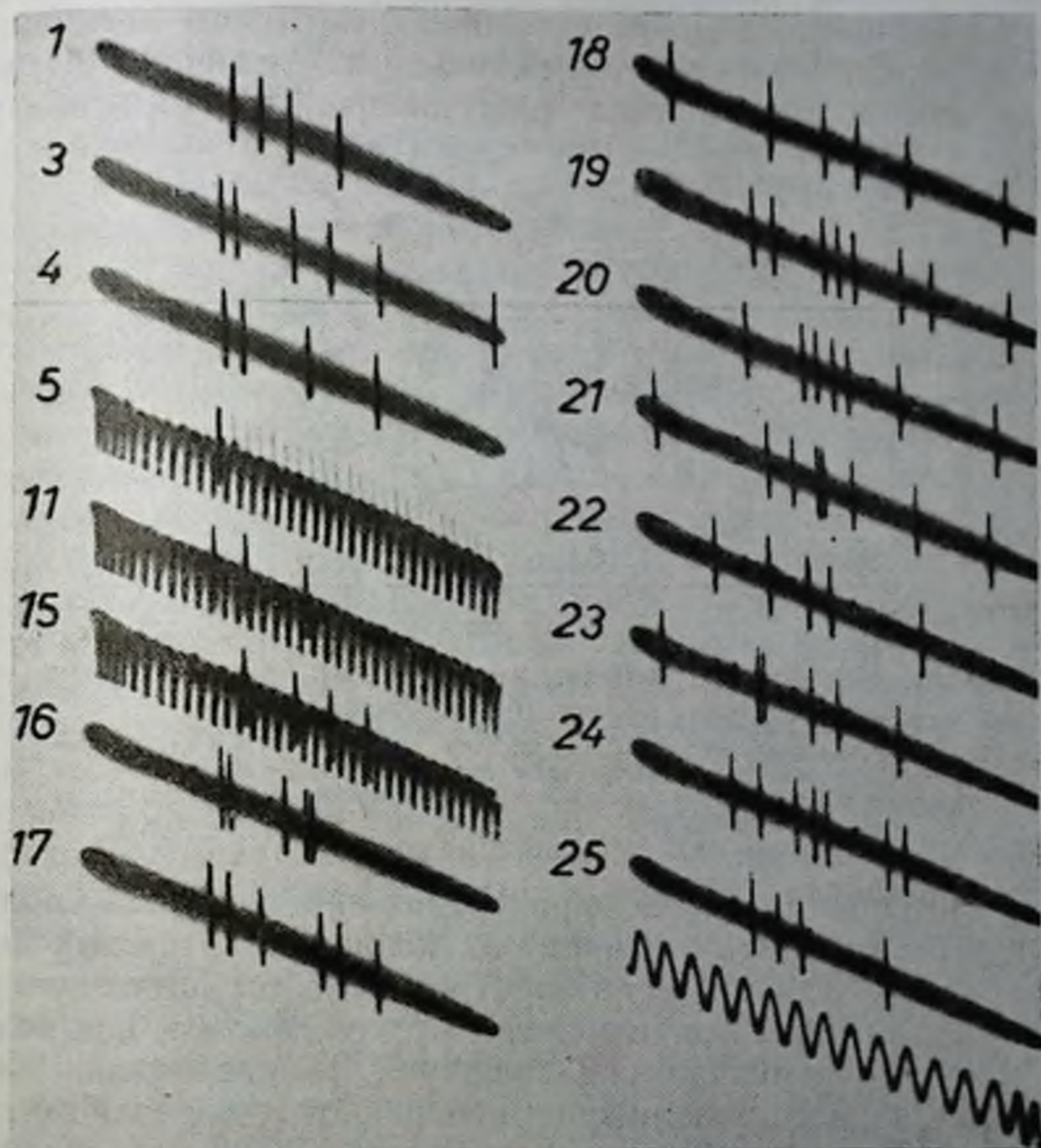
Следовательно, имеются, по-видимому, все условия для существования длинных цепочек, по которым благодаря самовозбуждению происходит циркуляция импульсов, например мозговой ствол → мышечные веретена → мозговой ствол. Такая циркуляция импульсов может иметь большое значение, а в патологических случаях — может приобретать характер порочных кругов и способствовать поддержанию нервного напряжения. Я не буду детализировать далее эти представления. В них нет ничего такого, к чему нельзя было бы подойти экспериментально, и лет через десять мы будем знать о них гораздо больше. Но и в настоящий момент уместно, я думаю, привести некоторые конструктивные рассуждения, поскольку мы имеем дело с проблемами, которые нуждаются в теоретическом осмысливании с тем, чтобы они имели перспективы для своего развития.

В чем, например, состоит роль эфферентных волокон, идущих к глазу и к уху? Хелд (1893), а недавно Расмуссен (1946, 1950) описали подобные эфферентные волокна, идущие к уху. Ничего, однако, неизвестно по поводу их функции. Кахал (1894, 1933) и Догель (1895) обнаружили эфферентные волокна, идущие к сетчатке (ср. Эри, 1916). Поляк (1941), суммируя имеющиеся в литературе данные, указывал, что существование подобных волокон в зрительном нерве еще не показано достаточно убедительно при помощи методики дегенерации нервных волокон. Часть волокон могла быть возвратными коллатералями аксонов того типа, который обнаружен в клетках передних рогов спинного мозга и, следовательно, связана с осуществлением тормозящей или возбуждающей обратной связи сетчатки нейронов. Вопрос о тормозной обратной связи клеток передних рогов будет обсуждаться в гл. VI.

С другой стороны, в отношении сетчатки мне недавно (1953) удалось показать влияния, исходящие из ретикулярной активирующей системы среднего мозга; некоторые из этих влияний трудно понять, если не признать существования эфферентных волокон, берущих начало в этой области мозга. Новые данные были получены при микроэлектродной регистрации импульсов из сетчатки кураризированной кошки, когда ретикулярную формуляцию среднего мозга раздражали с частотой 50—200 раз в 1 сек. через игольчатые электроды, введенные в мозг при помощи стереотаксического прибора Хорсли—Кларка.

На фиг. 48 показаны контрольные реакции (1—4) на вспышку света в 2,7 лк. Концы пары раздражающих игольчатых электро-

дов находились непосредственно над собственно ретикулярной формацией. Тем не менее тетаническое раздражение в течение 11,3 сек. (фиг. 48, 5—15) повлекло за собой отчетливое повышение чувствительности к тестовой вспышке, что видно на записях

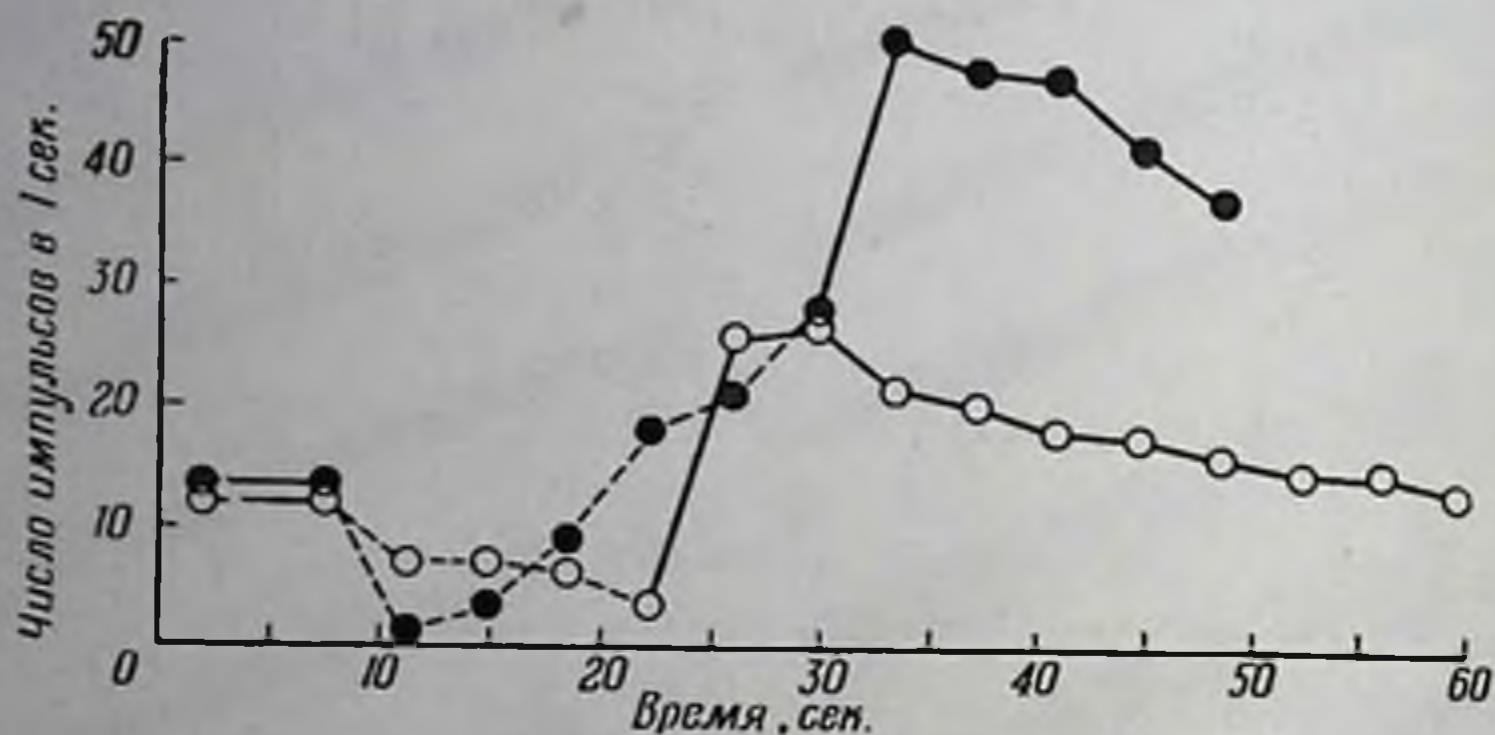


Ф и г. 48. Изменение реакции сетчатки на вспышку света в 2,7 лк при раздражении ретикулярной формации.

1—4 — контроль; 5—15 — во время раздражения поверхностной части ретикулярной формации (107 раз в 1 сек.) на претектальном уровне (отклонения вниз — артефакт ритмического раздражения); 16—25 — после раздражения. Интервал между записями 0,75 сек. Отметка времени 50 пер/сек. Препарат изолированного мозга кураризированной кошки.

17—24. Для усиления эффекта игольчатые электроды продвигали немного вглубь ретикулярной системы среднего мозга. Были получены две кривые, приведенные на фиг. 49, каждая точка которых является средним из пяти записей продолжительностью 284 мсек при интервале между записями 750 мсек. Контрольной реакцией являлся разряд, возникающий в ответ на включение света в 2,7 лк. Вслед за тетаническим раздражением ретикулярных структур (отмечено пунктирной линией) наблюдалось очень большое облегчение контрольной реакции. В гл. VII

будут описаны такие же влияния на мышечные веретена. В данном случае, однако, речь идет о явлении, происходящем полностью в центральной нервной системе, к которой относятся ганглиозные слои сетчатки. И все же общие признаки этих двух явлений выглядят весьма сходными. В обоих случаях ретикулярную систему нужно раздражать в течение некоторого времени; она медленно реагирует и остается активной в течение значительного периода после прекращения раздражения. Упомянутая ранее



Ф и г. 49. Анализ опыта, аналогичного приведенному на фиг. 48, на том же животном.

● при силе раздражения 10 в и частоте 49 стимулов в 1 сек (более сильное облегчение); ○ при силе раздражения 5 в и частоте 107 стимулов в 1 сек. Пунктирной линией отмечен период раздражения ретикулярной формации. Объяснение см. в тексте.

реакция активации коры происходит аналогичным образом. Мы могли бы говорить о реакции активации сетчатки или мышечного веретена. Однако, если электроэнцефалографическую реакцию активации коры все еще следует рассматривать как недостаточно электрофизиологически понятую, то настоящий эффект, выражающийся в изменении чувствительности одиночной ганглиозной клетки сетчатки к свету, является вполне определенным: это чрезвычайно медленный подъем или снижение (см. ниже) чувствительности собственного нервного центра сетчатки. Если сетчатка спонтанно активна, как это бывает у большинства хороших препаратов, то после раздражения ретикулярной системы происходит очень сильное повышение частоты спонтанных разрядов сетчатки. При применении в качестве теста раздражения светом эффект в некоторой степени заключается в повышении частоты импульсов; однако столь же обычным, а иногда и более частым эффектом является удлинение продолжительности разряда. В очень активных препаратах вся картина реакции меняется таким образом, что она растягивается в стойкий разряд импульсов, в котором реакции на включение и выключение проявляются в виде временного повышения частоты импульсации. Практически в случаях сильного эффекта часто трудно выделить из реакции отдельные разряды, возникающие в ответ на включение

и выключение света. Несмотря на то, что напрашивается много соблазнительных выводов, представленные данные получены столь недавно, что было бы преждевременным строить предположения относительно их значения. Однако, воздавая должное проницательности Кахала, я хотел бы привести его слова: «Мы уже имели случай отметить, что эфферентные волокна передают из мозга необходимое для функционирования сетчатки определенное влияние — нечто вроде напряжения или энергии, необходимых для хорошего проведения возбуждения» (Кахал, 1904, стр. 644). То, что было им постулировано, являлось, таким образом, в некотором роде реакцией активации!

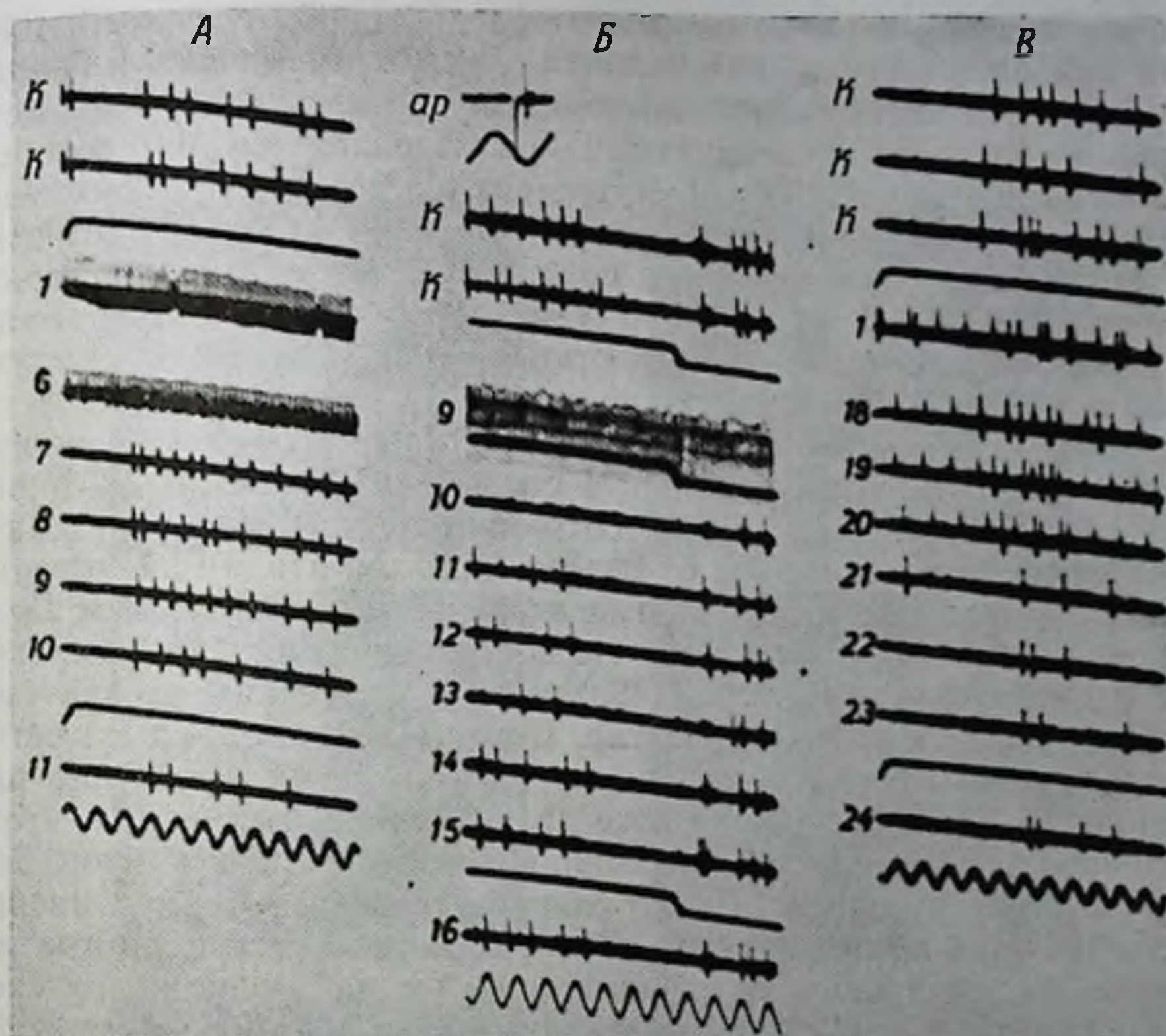
Поднятый вопрос касается различных теоретических и экспериментальных проблем, имеющих общий нейрофизиологический интерес. Следует указать еще на одну его сторону, для того чтобы стало понятным, почему необходима известная осторожность в вопросе о регуляции сетчатки головным мозгом. При помощи стереотаксического прибора Хорсли—Кларка можно подвести раздражающие игольчатые электроды к претектальной и колликулярной областям и подойти к местам, в которых волокна зрительного нерва, идущие из латерального коленчатого тела, проникают в эти структуры. Таким образом, можно установить контакт с относительно небольшим числом волокон зрительного нерва на границе между претектальной областью и верхним холмиком. Далее можно вызвать соответствующее быстрое колебание потенциала (пик) в одиночной ганглиозной клетке сетчатки. На фиг. 50, А кривые к представляют две контрольные реакции на свет, которым предшествовало одиночное раздражение указанного выше участка, вызывающее такой же пик, как и действие света. Создавая условия столкновения пиков центрального происхождения с пиками, вызванными естественным раздражителем (светом), устанавливают их идентичность. На фиг. 50, А показаны импульсы, отводимые от сетчатки при раздражении колликулярной области в частом ритме в течение 7 сек. (кривые 1—6). При этом так же, как и в опыте, результаты которого приведены на фиг. 48, создается сильное посттетаническое облегчение. Однако для получения этого эффекта необходимо иметь возможность вызывать путем раздражения соответствующие импульсы. Если электроды сдвигают вверх или вниз таким образом, что импульсы в сетчатке более не возникают в ритме раздражения, то посттетаническое усиление или совсем не вызывается, или очень невелико. В этих условиях его можно получить только на препарате изолированного мозга (по Бремеру), погружая игольчатые электроды в ретикулярную формацию. Для стимуляции последней требуются гораздо более сильные электрические раздражения. Следует обратить особое внимание на то, что влияния со стороны ретикулярной системы, подобные наблюдаемым на фиг. 48 и 49, происходят без появления следующих за раздражением импульсов в ганглиозных или в других соседних клетках.

На фиг. 50, Б кривая *ар* снова показывает, что пики вызываются раздражением вышележащих отделов. Конец реакции на включение и начало реакции на выключение отчетливо видны на кривых *к*. В этом случае эффектом тетанизации является очень сильное преходящее торможение. Наконец, торможение было получено при довольно редком ритме раздражения и локализации электродов внутри верхнего холмика (фиг. 50, В). Нетрудно заметить, что в этом случае импульсы от сетчатки не отводятся.

Представленные записи показывают основные типы эффектов, полученных до сих пор на сетчатке в ответ на тетаническое раздражение отделов среднего мозга, включая концевые разветвления волокон зрительного нерва в этой области. Кривые, представленные на фиг. 50, показывают, как мало можно получить дополнительных сведений при проведении такого рода анализа на уровне зрительного тракта, или зрительного нерва. Наблюдаются как возбуждение, так и торможение, и чем больше раздражается волокон, тем сложнее суммарное выражение этих противоположных эффектов. Возможно также, что существует специальное последствие в случае следования пиков в сетчатке за ритмом раздражения среднего мозга, и по этой причине зрительные тракты оказываются неподходящими для анализа. Иногда мне удавалось получать из зрительного тракта облегчение указанного выше типа, но, как правило, наблюдалось торможение. Существует также необычное медленно развивающееся торможение, которое вполне может быть сосудистого происхождения. В настоящее время сосудистые эффекты изучаются¹. Эффект же облегчения после раздражения среднего мозга проявляется столь мощно при пороговых силах и в лучших опытах имеет настолько большую величину, что, вероятно, он, хотя бы отчасти, имеет нейрональное происхождение. При этом даже *во время* раздражения наряду с импульсами, возникающими в ритме раздражения, появляются изолированные пики, образующие независимый от раздражения разряд, а если раздражение продолжается слишком долго, то возникает интенсивная импульсация.

То особое облегчение, которое связано со следованием пиков в сетчатке за ритмом раздражения среднего мозга, практически представляет собой антидромное посттетаническое облегчение; однако трудно, не колеблясь, считать это явление идентичным другим известным эффектам посттетанического облегчения. Оно не получается на каждой ганглиозной клетке, но если обнаруживается, то бывает выражено исключительно четко. Для других структур известно только ортодромное, или нормально направленное, посттетаническое облегчение. Ларраби и Бронк (1947),

¹ Сосудистые эффекты в ответ на раздражение ретикулярной формации описаны Ингваром (1954), который изучал под микроскопом сосуды коры. Позже (в нашей лаборатории) он наблюдал эти эффекты в сетчатке. Часть эффекта активации может поэтому зависеть от изменений в кровообращении.



Ф и г. 50. Электрическая реакция сетчатки кошки.

А. Кошка под хлоралозно-диаловым наркозом. Раздражение по методике Хорсли—Кларка. к — контроль; одиночное антидромное раздражение поверхности контралатерального холмика вызывает в сетчатке пик, улавливаемый микроэлектродом; раздражение дается одновременно со вспышкой света интенсивностью 40 лк, в ответ на которую возникают такие же пики. 1 и 6 — первая и последняя записи при нанесении на поверхность холмика раздражения с частотой 333 стимула в 1 сек. в течение примерно 6,6 сек; 7—11 — тестовые раздражения светом той же интенсивности при интервале между записями 1,1 сек. показывают повышение возбудимости (посттетаническое облегчение), которое из-за наркоза непродолжительно. Регистрацию в каждом случае прерывали до прекращения вспышки света.

Б. Кураризированная кошка под нембуталовым наркозом. Раздражение как на фиг. А. ar — более быстрая запись для демонстрации пика, возникающего в сетчатке при антидромном раздражении; к — контроль при действии света интенсивностью 500 лк (видно окончание реакции на включение и начало реакции на выключение). 9 — последняя запись в конце антидромного раздражения с частотой 270 стимулов в 1 сек., длившегося в течение примерно 10 сек.; 10—16 — такие же световые тесты при интервалах между записями 1,1 сек. Результатом в этом случае, требующем высокой частоты стимуляции было торможение эффекта антидромного раздражения. Здесь, как и на фиг. А., типичный эффект состоит в уменьшении высоты пиков.

В. Препарат изолированного мозга кураризированной кошки. Раздражающие электроды внутри верхнего холмика на 2 мм выше нулевой точки Хорсли—Кларка. к — контроль при действии света интенсивностью 3 лк; реакция на включение. 1 и 18—20 — первая и три последние записи при раздражении с частотой 47 стимулов в 1 сек. в течение 22 сек.; в этом случае нет эффекта антидромного раздражения; 21—24 — действие света той же интенсивности при интервалах между записями 1,1 сек.; видно торможение.

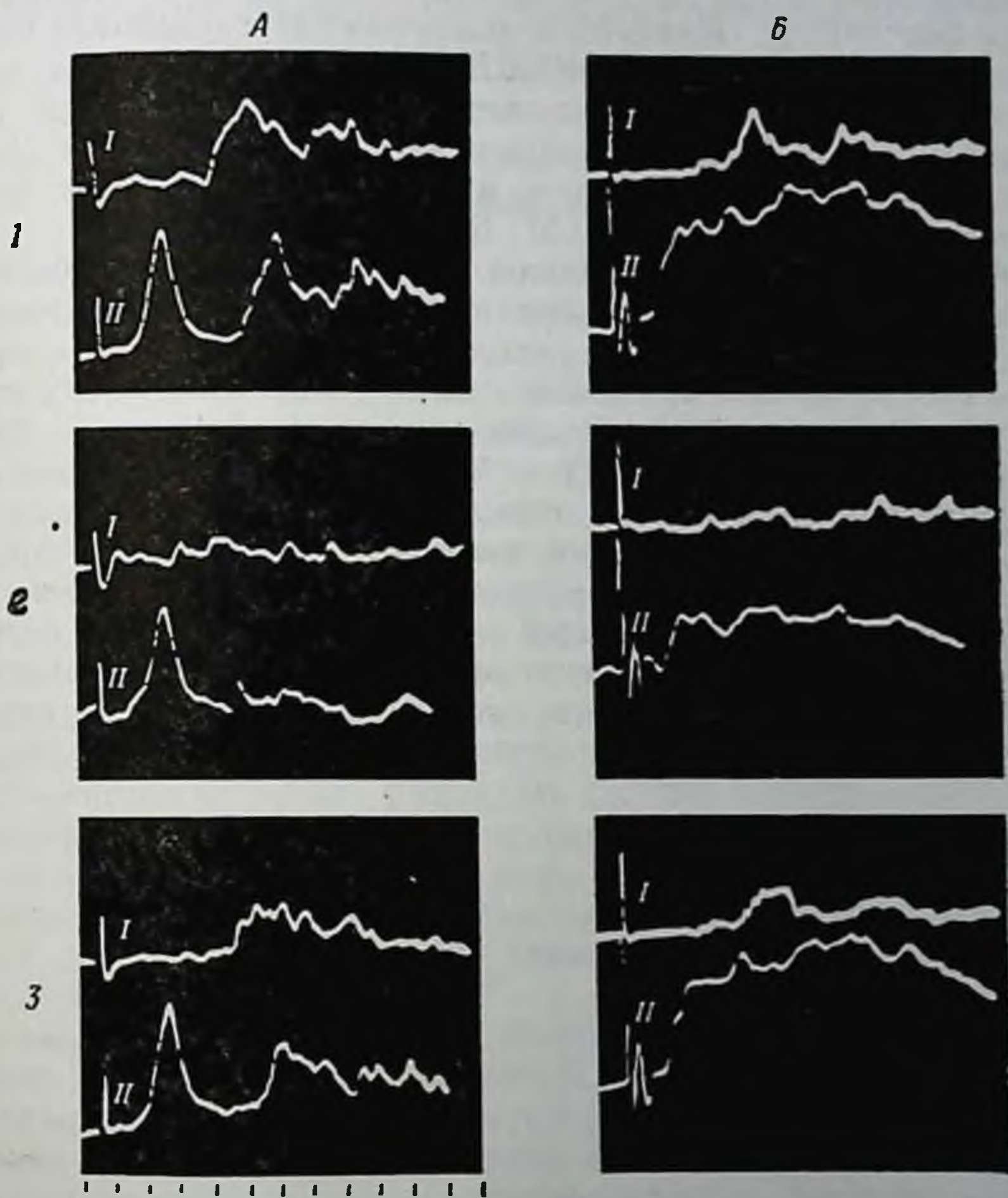
Во всех случаях отклонение, даваемое фотоэлементом вверх, показывает период действия света, а отклонение вниз — период темноты. Отметка времени 50 пер/сек.

описывая это явление для клетки симпатического ганглия, обнаружили угнетение только после антидромной тетанизации. Существует также угнетение после антидромного раздражения клеток передних рогов спинного мозга (см. обзор Экклса, 1953) или нейронов глазодвигательного нерва (Лоренте де Но и Грэхэм, 1938), но эти эксперименты, по-видимому, нужно считать ненадежными из-за наличия возвратных коллатералей аксона, которые, согласно Кахалу (1899), обнаруживаются во всех нервных центрах. Как указывалось выше, они не были обнаружены в сетчатке.

Интересно заметить, что, по данным Гартлайна, Вагнера и Томита (1953; ср. Гартлайн, 1949), антидромное раздражение нервных волокон глаза *Limulus* может тормозить разряд импульсов в нераздражаемом изолированном волокне, отходящем от соседнего омматидия. По-видимому, антидромный стимул активирует тормозные горизонтальные связи омматидиев, по которым, как обнаружили Гартлайн и сотрудники (Гартлайн и др., 1952, 1953), передается влияние от освещенного омматидия на соседний. Ганглиозные клетки сетчатки не гомологичны омматидиям *Limulus*, но тем не менее возможно, что построение тормозного механизма у них сходно. Догель (1895) в свое время описал два типа эфферентных волокон в сетчатке. Кахал (1904) отрицал существование второго типа волокон, но описал различные типы разветвлений. Нужны, однако, еще дальнейшие исследования, чтобы окончательно исключить возможность сосудистых эффектов. Тормозной эффект (см. фиг. 50, Б) развивается быстро и, несомненно, является подлинно нервным. Возбуждающие ретикулярные эффекты, не связанные с навязыванием ритма раздражения среднего мозга, лучше всего получаются на хороших препаратах изолированного мозга при интенсивности раздражения 5—10 в. Облегчение при навязанном ритме (антидромное посттетаническое облегчение) может быть получено, даже несмотря на наркоз, при пороговой интенсивности раздражения (1—3 в).

Время от времени высказывали мнение, что афферентная сигнализация в самой центральной нервной системе может находиться под регулирующим контролем (например, Хед и Холмс, 1911; Броуер, 1933; Пиль, 1942). Так, Броуер считал, что ряд нисходящих систем воздействует на рефлекторную дугу в ее афферентной части, а многие оканчиваются в центрах, связанных только с чувствительными функциями. Дюссер-де-Барен с сотрудниками (см., например, Дюссер-де-Барен, 1934; Дюссер-де-Барен и Мак-Каллох, 1938) установили кортикоталамическую регуляцию. Недавно Хагбарт и Кер (1953, 1954) добились успеха в разработке опытов, которые позволили начать исследование этих проблем на уровне спинного мозга и, таким образом, являются значительным шагом вперед. Эти авторы раздражали задний корешок L_7 у кошки одиночными толчками прямоугольного тока и проводили осциллографическую регистрацию от задних столбов или от части раздражаемого заднего корешка. Кончик регистри-

рующего игольчатого электрода находился в правом заднем столбе на глубине нескольких десятых миллиметра и на 9 см выше места вхождения раздражаемого заднего корешка, часть которого расщепляли для одновременной регистрации так называемого заднекорешкового рефлекса. В задних столбах в ответ на каждое раздражение возникает быстрый потенциал действия



Ф и г. 51. Изменение спинномозговых биоэлектрических реакций при раздражении ретикулярной формации продолговатого мозга (Хагбарт и Кер, 1954).

А — заднекорешковый рефлекс (I) и реакция в заднем столбе (II); Б — заднекорешковый рефлекс (I) и отрицательный потенциал (II), отводимый от поверхности спинного мозга в области заднего корешка. I — до раздражения; 2 — во время раздражения; 3 — после раздражения. Отметка времени 1 мсек. Препарат изолированного мозга кураризированной кошки.

типа пика, вслед за которым следует более продолжительный разряд, обусловленный вставочными нейронами (см. Харш, 1940). На периферии этому продолжительному разряду соответствует так называемый заднекорешковый рефлекс (Баррон и

Меттьюс, 1935; Теннис, 1938; Баррон, 1940). Как разряд в задних столбах, идущий через вставочные нейроны, так и заднеко-решковый рефлекс угнетаются при раздражении ретикулярной формации продолговатого и среднего мозга, вентромедиальной части переднего червячка мозжечка, прецентральной области коры, первичных сенсорных зон коры и так называемой вторичной соматосензорной области. Соответствующие примеры представлены на фиг. 51, А. Применяли раздражения с частотой около 100 стимулов в 1 сек. Ясно видно, что первичное быстрое колебание потенциала остается неизменным. Так называемый промежуточный медленный потенциал вставочных нейронов спинного мозга, описанный Хьюгсом и Гассером (1934), при таком раздражении угнетается (фиг. 51, Б).

Приведенных примеров должно быть достаточно, чтобы подчеркнуть, что необходимо обратить внимание на механизмы обратной связи и прямую регуляцию сенсорной импульсации со стороны головного мозга. Наиболее исследованный из этих механизмов — эфферентная регуляция мышечных веретен — будет детально рассмотрен в гл. VI и VII. Примеры приведены для того, чтобы показать широту этих вопросов и необходимость их изучения в свете изложенного выше относительно спонтанной активности и реакции пробуждения. Существуют, конечно, и некоторые другие стороны общей проблемы эфферентной регуляции (см. гл. VII), но мы все еще не обладаем достаточными данными, чтобы разбирать их (за исключением частного случая мышечного веретена).

Глава IV

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ДОМИНАТОРНО-МОДУЛЯТОРНОЙ ТЕОРИИ. ФОТОХИМИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ

1. Скотопические и фотопические доминаторы

В сетчатке может содержаться одно или несколько светочувствительных веществ с максимумами поглощения при разных длинах волн. Поскольку эффективными в качестве раздражителя могут быть лишь те лучи, которые поглощаются, спектр поглощения светочувствительных веществ сетчатки очень близок к спектральной чувствительности соответствующих рецепторных механизмов. Выше было показано, что рецептивные поля очень сложны. Например, у человека имеется не менее 4 млн. колбочек (согласно другим авторам примерно 7 млн.) и 125 млн. палочек, а волокон зрительного нерва только 800 000—1 000 000 (Поляк, 1941). Очевидно, очень немногие рецепторы могут иметь свой индивидуальный путь к центру, и, принимая во внимание характер организации чувствительной сигнализации (см. гл. II), проблему цветовосприятия нужно разрешать в связи с центральной интерпретацией той информации, которая поступает в виде сложного частотного кода. Даже если известны все светочувствительные вещества в сетчатке, вопрос с том, как они участвуют в той информации, которая передается при помощи частотного кода, остается самостоятельной проблемой.

Каков бы ни был подход к вопросу о цветовосприятии — при помощи ли определения ощущаемой яркости, рецепторного потенциала или частоты импульсов — принцип всегда остается одним и тем же. Его можно схематически представить в виде формулы, которая не очень точна, но подтверждается приводимыми ниже фотохимическими данными. Обозначим эффект света (в виде ощущаемой яркости, величины потенциала, частоты импульсов) какой-либо длины волны через L_λ . Он будет пропорционален количеству энергии E_λ и специфической чувствительности S_λ к данной длине волны. S_λ является показателем чувствительности сетчатки. Из уравнения $L_\lambda = E_\lambda \cdot S_\lambda$ мы должны найти величину S_λ . Ясно, что $S_\lambda = L_\lambda / E_\lambda$. Если сделать L_λ постоянным (постоянная яркость или постоянная величина рецепторного потенциала в милливольтгах, постоянная частота импульсов, постоянные порог или частота слития при мельканиях), то чувствительность к свету той или иной длины волны определяется непосредственно

величиной $1/E_\lambda$. Кривые, приведенные ниже, были получены при определении величин, обратных количеству энергии, необходимой для получения постоянного эффекта при испытываемой длине волны.

Было сделано много фотохимических исследований на экстрагированных из глаза веществах. В результате спектрофотометрических измерений получены спектры поглощения растворов этих веществ. Если I — интенсивность света, падающего на кювету, содержащую раствор, а I_t — интенсивность пропускаемого раствором света, то коэффициент поглощения (для длины волны λ) пропорционален оптической плотности $D_\lambda = \lg I/I_t$. Количество поглощенного света I_a равно $I_\lambda - I_t$, т. е. разности между количеством падающего и пропускаемого света. Из уравнения плотности D_λ следует, что количество поглощенного света I_a можно выразить в виде $I_\lambda (1 - 10^{-D_\lambda})$. «Для малых величин D_λ как это имеет место в сетчатке, приведенное выражение приближается к $I_\lambda \cdot D_\lambda$. При определении спектральной чувствительности регистрируют величину I_λ , вызывающую реакцию постоянных размеров. Постоянство реакции требует, чтобы выражение $I_\lambda \cdot D_\lambda$ (независимо от сложности связи между величинами, входящими в него), т. е. количество поглощенного света, было постоянным. Для того чтобы выражение $I_\lambda \cdot D_\lambda$ было постоянным по всему спектру, I_λ должно быть обратно пропорционально D_λ , и, следовательно, $1/I_\lambda$ воспроизводит кривую поглощения зрительного пурпура» (Дартнол, 1953а).

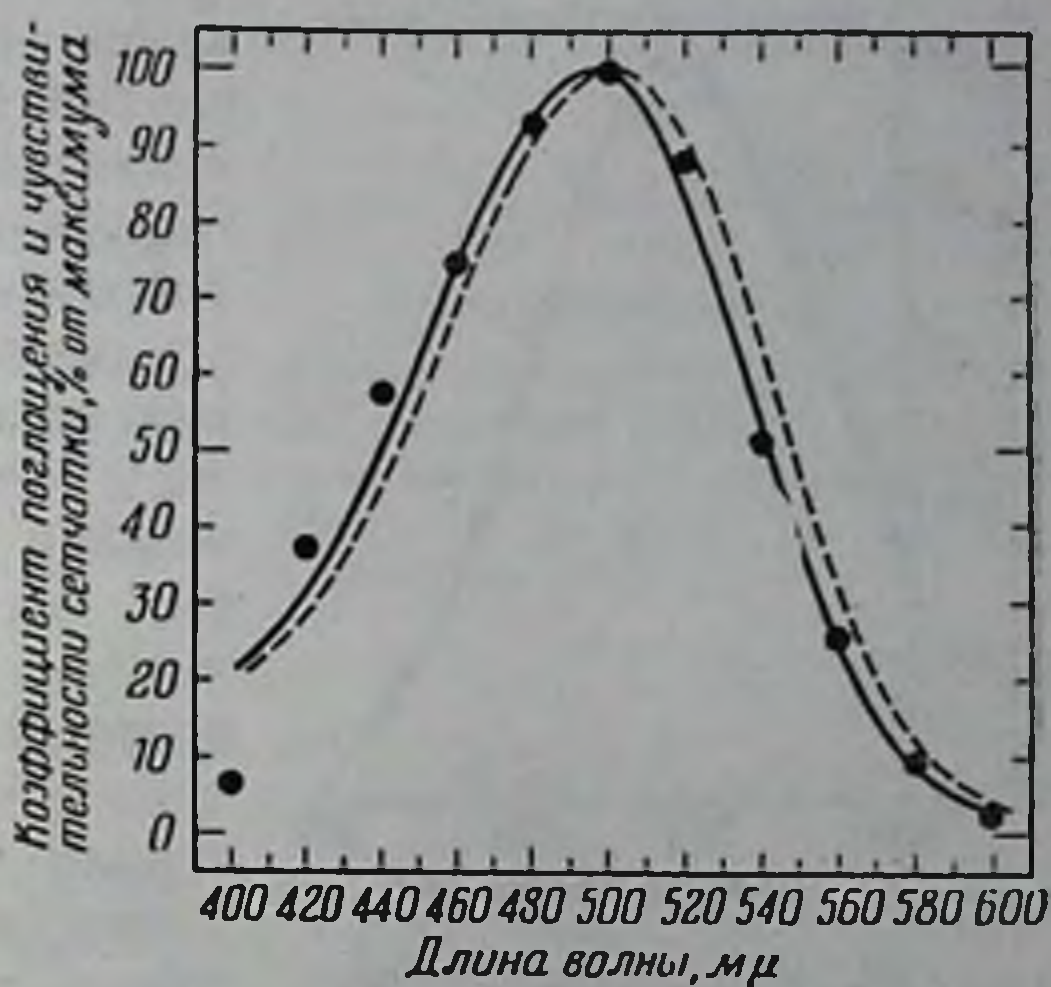
В связи с приведенным выше понятно, каким большим событием в истории психофизики была работа Кёнига¹ (1903), впервые показавшего, что открытый Болом (1876, 1877) зрительный пурпур лягушки имеет кривую поглощения, почти точно соответствующую распределению яркости в спектре для темноадаптированного, или скотопического, глаза человека. Эта работка, вскоре подтвержденная его учениками Кёттгеном и Абельсдорфом (1896), впоследствии была несколько раз повторена при помощи усовершенствованной методики, введенной Литго (1937) и Сайто (1938). На фиг. 52 представлены результаты измерений, сделанных Кресчителли и Дартнолом (1953а) на зрительном пурпуре лягушки и человека в сравнении со скотопической кривой яркости, выведенной Крауфордом (1949) по данным, полученным на 50 испытуемых. В величины, полученные Кроуфордом, внесены предложенные Людвигом и Мак-Карти (1938) поправки на поглощение света средами глаза. На фиг. 52 видно, что зрительный пурпур лягушки имеет максимум поглощения при 502 мμ, а зрительный пигмент человека — при 497 мμ. Из этих данных Кресчителли и Дартнол вычислили, что оптическая плотность зрительного пурпура человека *in situ* составляет всего лишь

¹ Эта работа была представлена Гельмгольцем в Берлинскую академию наук в июне 1894 г.

0,016 (вблизи максимума 497 мμ), что соответствует 3,5% поглощения. Гехт, Шлер и Пирен (1942), определяя число квантов света, необходимых для порогового зрения в скотопических условиях, в качестве верхнего предела степени поглощения принимали цифру 20%.

При использовании средних величин, основанных на субъективном ощущении (фиг. 52), получается почти копия кривой спектральной чувствительности зрительного пурпура, выраженная только в единицах частотного кода. Однако волокна зрительного нерва могут передавать более сложную информацию. Ощущение яркости не основано на процессах, происходящих в одном волокне. Для того чтобы выяснить, как происходит передача информации о яркости, необходимо установить соотношения в ряде промежуточных процессов. Это можно сделать, например, на кошке, у которой соответствующие промежуточные звенья доступны для регистрации. Зрительный пурпур кошки идентичен скорее пурпуру глаза человека, чем лягушки.

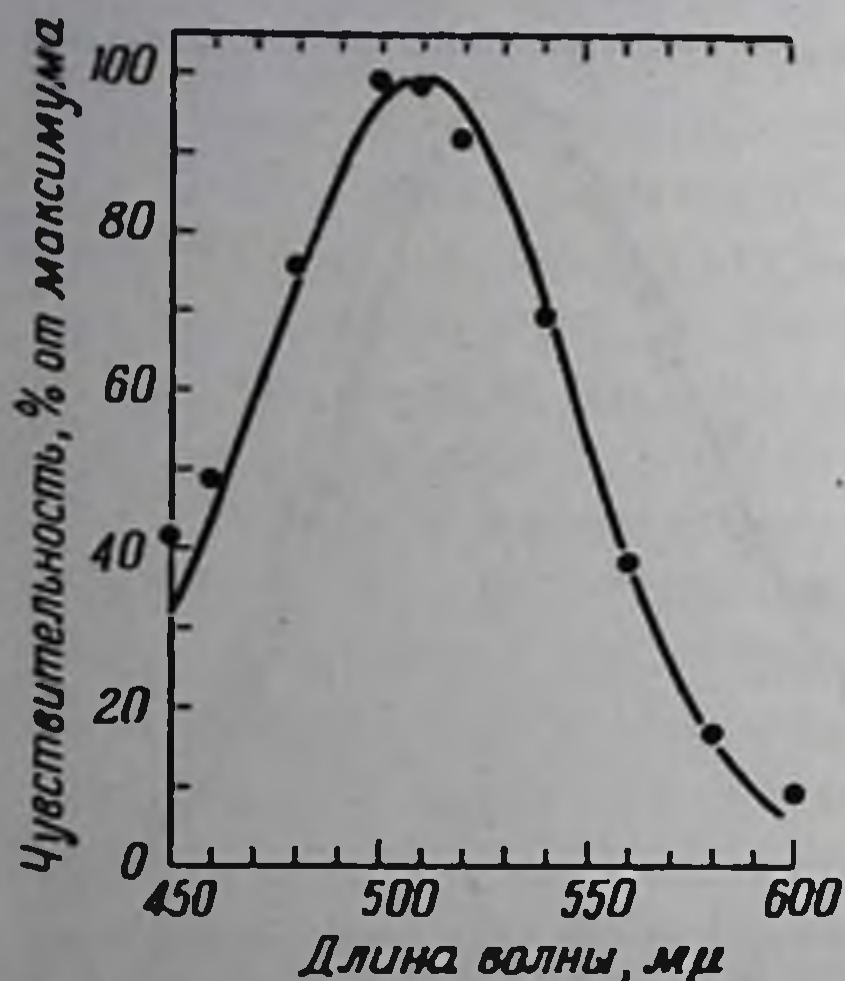
Существует несколько методов для получения средней кривой скотопической чувствительности у кошки. Первым был использован наиболее сложный метод (см. Гранит, 1943а, 1947), который заключается в измерении частоты импульсов отдельных функциональных элементов сетчатки (с пороговой частотой импульсов в качестве постоянного показателя) и усреднении результатов, полученных на нескольких одиночных волокнах. Эти результаты хорошо соответствуют кривой поглощения зрительного пурпура. На обученных животных можно исследовать поведенческие реакции. Этот метод использовал Гюнтер (1952), который нашел соответствие полученных данных с усредненной скотопической кривой человека, определявшейся Стайлсом и Смитом (1944), а также с результатами моих опытов (после поправки на избирательное поглощение средами глаза, согласно измерениям Роггенбау и Веттхауэра, 1927, на бычьем глазу). Наконец, электро-ретинографический метод также имеет дело со средними величинами



Ф и г. 52. Сравнение скотопической чувствительности сетчатки человека со спектрами поглощения зрительного пигмента 497, взятого у человека, и зрительного пигмента 502 лягушки (Кресчителли и Дартнол, 1953а).

● чувствительность сетчатки; — пигмент 497; — — — пигмент 502 (оба пигмента являются разновидностями зрительного пурпура).

нами. Этот метод применял Вирт (1953); полученные им результаты хорошо соответствовали результатам других измерений. Усредненную спектральную чувствительность темноадаптированного глаза можно также измерить при помощи резонансного метода (Гранит и Вирт, 1953). Принцип этого метода состоит в применении резонансного усилителя и подборе при каждой длине волны такой энергии света, которая дает постоянную величину электроретинограммы в ответ на мелькание. При использовании частоты слития такой постоянной величиной является нулевая электроретинограмма (отсутствие колебаний). Электроретинограмму при мельканиях усиливают обычным способом и затем подают на резонансный усилитель. Результаты, полученные при помощи этого метода, показаны на фиг. 53. Для сравнения приведена кривая скопической чувствительности человека (так называемая скопическая кривая светлоты), полученная Стайлсом и Смитом (1944). Точки, полученные резонансным методом, возможно, слегка сдвинуты в сторону коротких длин волн; у некоторых животных это явление при определенных частотах мельканий выражено сильнее.



Ф и г. 53. Кривая скопической чувствительности человека, полученная Стайлсом и Смитом (1944).

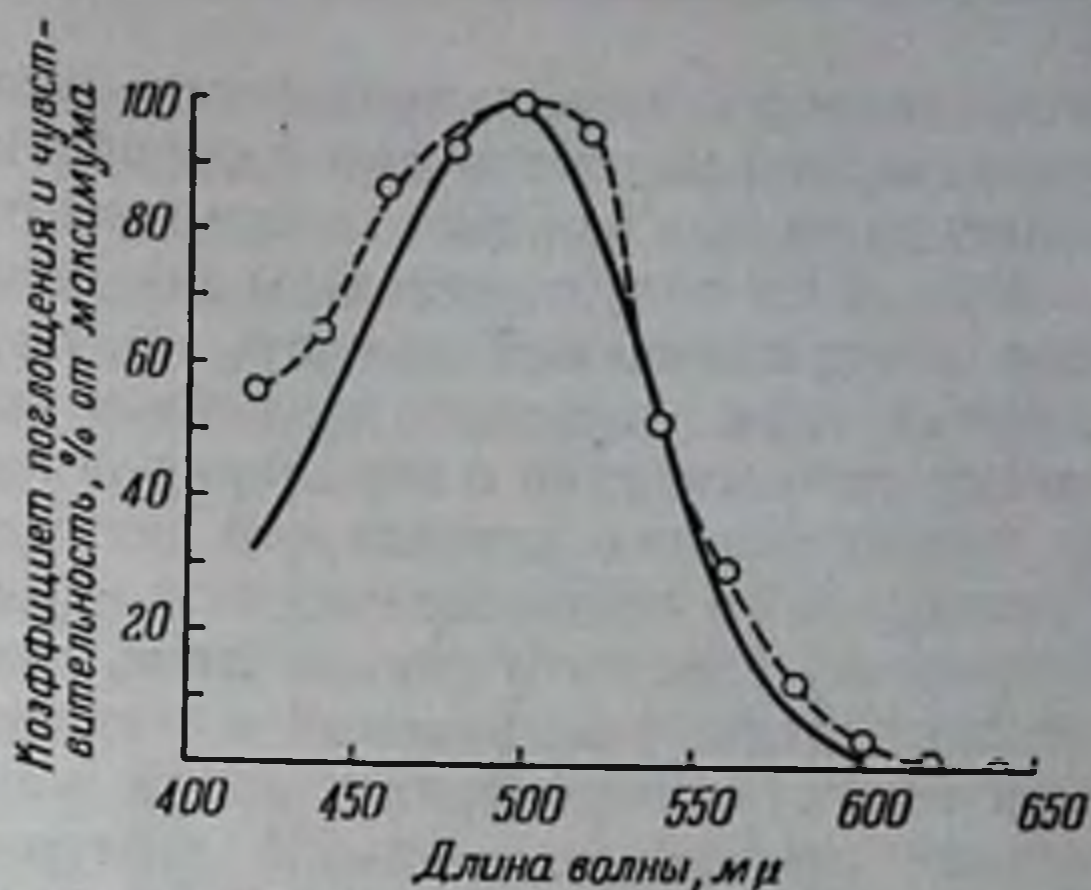
— кривая, полученная Стайлсом и Смитом; ● величины чувствительности, определенные Гранитом и Виртом при помощи метода электрического резонанса при мельканиях, получены в опытах на четырех темноадаптированных кошках (Гранит и Вирт, 1953). Объяснение см. в тексте.

при восприятии усредняет информацию от сетчатки, если в последней активируется зрительный пурпур.

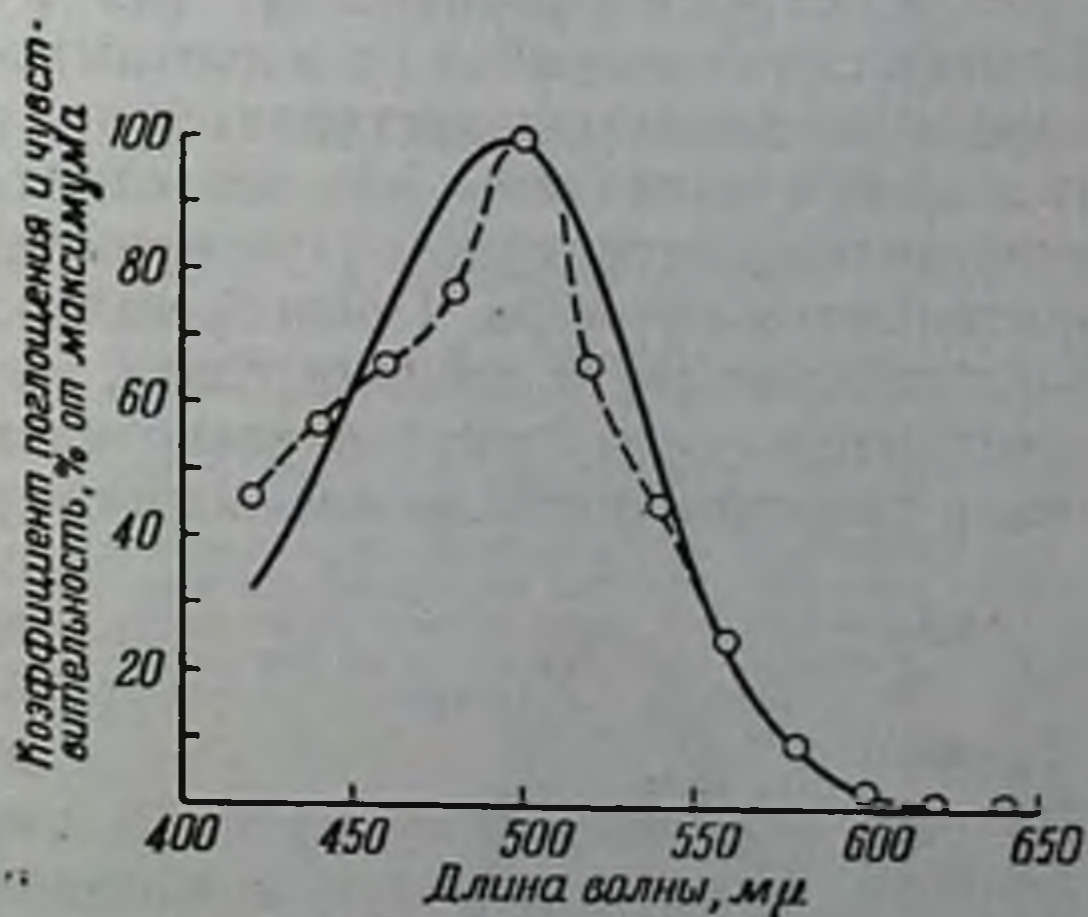
Однако в опытах Гранита и Вирта, Вирта и, вероятно, также в опытах Гюнтера интенсивность применявшегося света значительно превосходила ту, которая необходима для активации зрительного пурпура. Следовательно, либо животное обладает только зрительным пурпуром, либо у него имеются какие-то средства игнорировать другие типы информации. Для выяснения этого вопроса необходимо с максимально возможной точностью исследовать частоту импульсов от отдельных элементов сетчатки при пороговых раздражениях, а также выяснить, участвуют ли другие светочувствительные вещества в возникновении реакции в таких элементах.

Соблюдая некоторую осторожность, активность отдельных элементов сетчатки можно регистрировать в течение нескольких

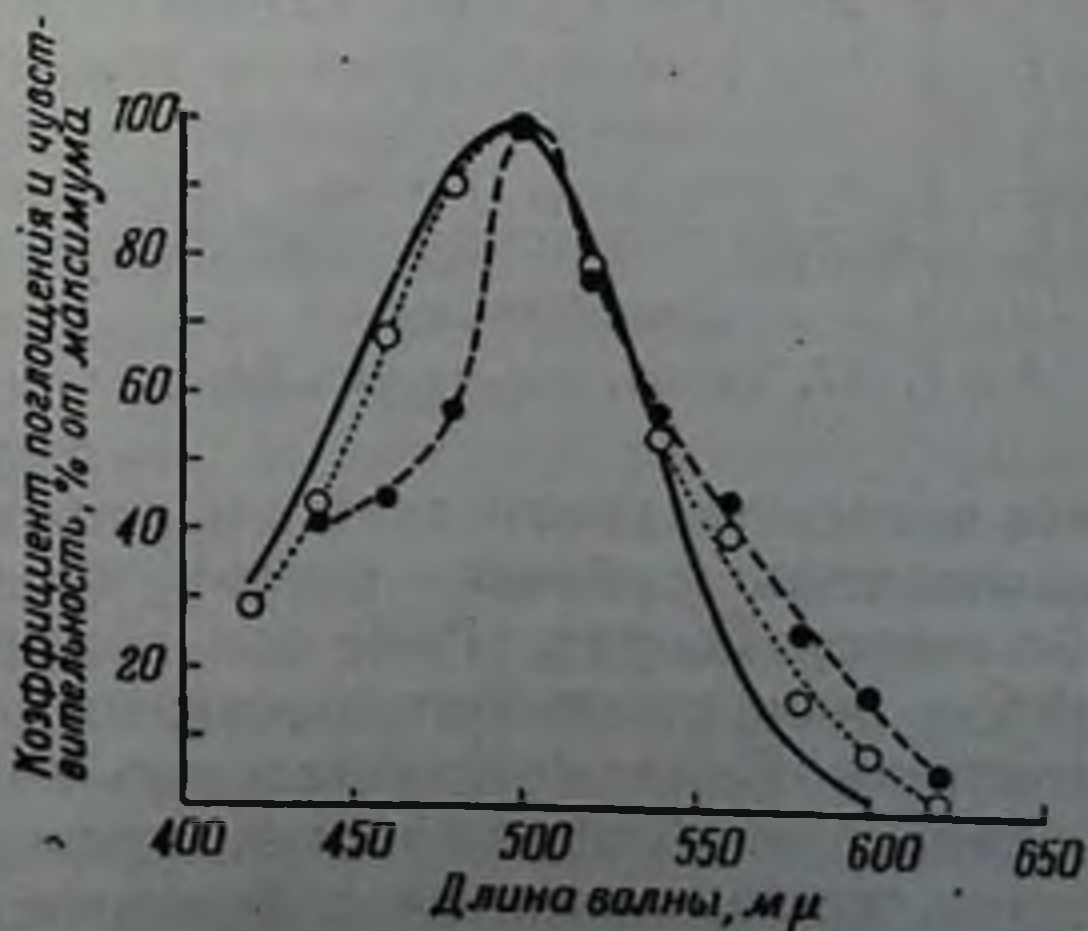
часов и, таким образом, возможно измерить с достаточной точностью их пороговую спектральную чувствительность в темноте. Прodelав это, Доннер и Гранит (1949) обнаружили, что значительное число полученных кривых не согласуется с кривой поглощения зрительного пурпура. Два примера (фиг. 54 и 55) показывают, что положение максимумов кривых правильно, ибо кривые широкие. Однако, судя по форме, на них, несомненно, оказывают влияние какие-то вещества, отличные от зрительного пурпура. Слабой световой адаптации достаточно для того, чтобы привести к специфическим изменениям кривой (фиг. 56). Световую адаптацию проводили не более, чем это совместимо со «скотопическим» поведением со стороны животного (ср. раздел 6). Действительно, чтобы вызвать дальнейшее смещение кривой, необходима значительно более сильная световая адаптация. Из этого следует, что, действуя таким образом, как если бы информация была целиком основана на поглощении света зрительным пурпуром, животное само производит то усред-



Ф и г. 54. Сравнение кривой поглощения пигмента 497 Дартнола (1953а) с кривой скотопического доминатора кошки (Доннер и Гранит, 1949). — пигмент 497; ○ скотопический доминатор.



Ф и г. 55. То же, что на фиг. 54.



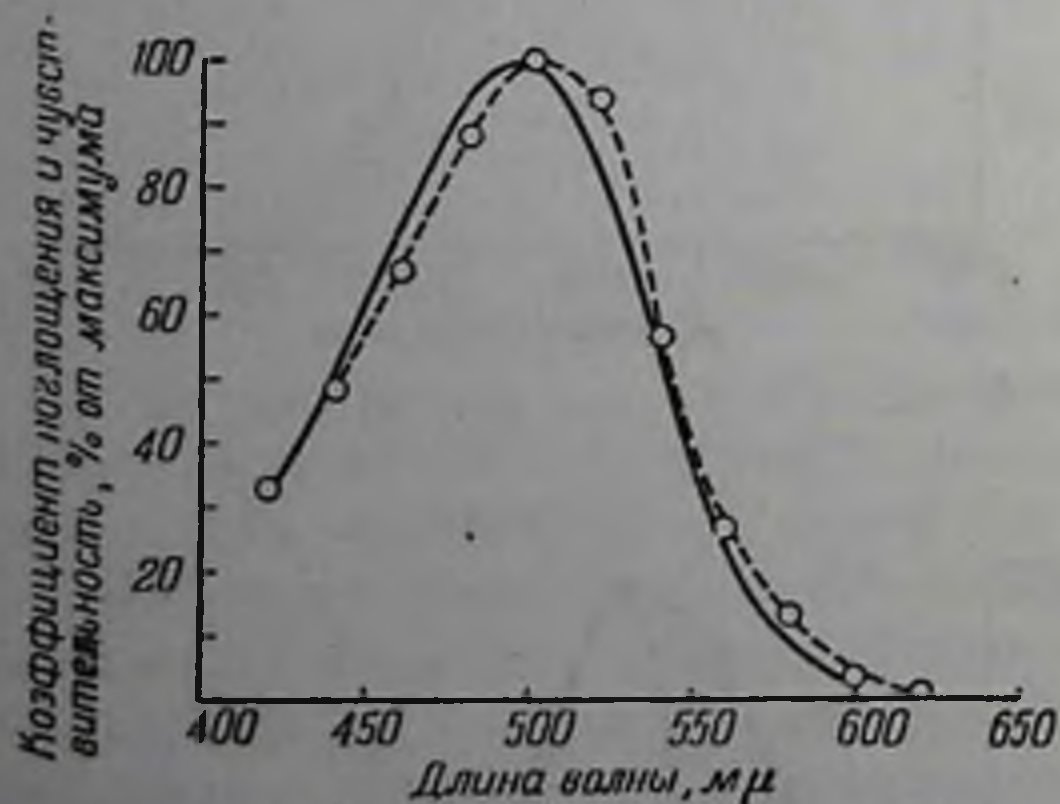
Ф и г. 56. То же, что на фиг. 54.

● изменения первоначальной кривой (светлые кружки) после умеренной световой адаптации.

нение, которое может произвести экспериментатор при помощи элементарной математической обработки, имея достаточное число индивидуальных кривых, записанных от одиночных волокон.

В гл. VIII будут приведены другие примеры того, как усредняется воспринимаемая яркость, а также обсуждены опыты, в которых при помощи различных воздействий субъективная оценка сигнализации с периферии полностью изменялась вплоть до возникновения длительного последствия, наблюдающегося у испытуемого при возвращении к нормальным условиям видения. Я привожу здесь эти данные лишь для того, чтобы подчеркнуть тот факт (редко упоминаемый в психофизике зрения), что в психофизических экспериментах нельзя упускать из виду еще неизвестные законы центральной интеграции. Например, вряд ли можно ожидать, что эффекты, получаемые на *отдельных* элементах сетчатки, представляют собой психофизические функции, поскольку эти функции основаны на значительном усреднении, и необходимо знать, в чем состоит такое усреднение.

Как из психофизических, так и из классических электрофизиологических работ на животных известно, что после световой адаптации зрение осуществляется при помощи колбочек и что спектральная чувствительность последних отличается от спектральной чувствительности палочек (в темноте), определяемой свойствами зрительного пурпура. Пренебрегая различиями, обусловленными поглощением света средами глаза, мы можем видеть, что кривая чувствительности действительно сдвигается при световой адаптации примерно к 560 мμ (см., например, Гранит, 1947). Этот эффект



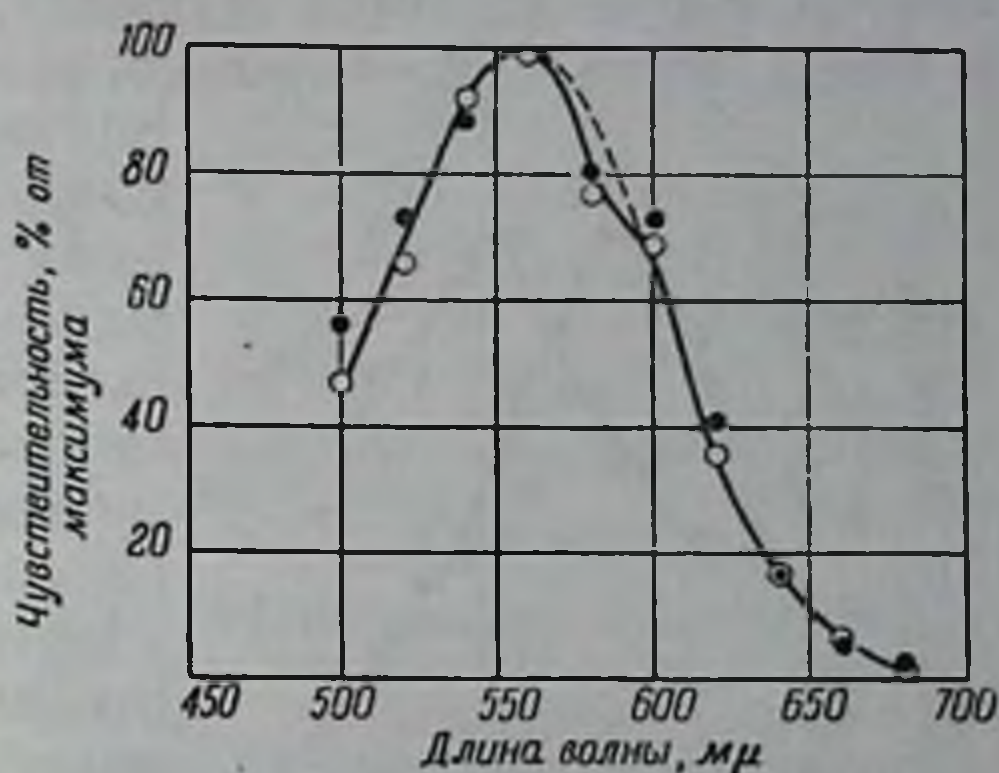
Ф и г. 57. То же, что на фиг. 54.

назван в честь открывшего его автора эффектом Пуркинье. Таким образом, существуют две основные кривые, различающиеся между собой примерно на 60 мμ. Это — скотопическая (при темновой адаптации) и фотопическая (при световой адаптации) кривые спектральной чувствительности.

Имеются ли в глазе кошки колбочки? Уолс (1942) ссылается на исключительную способность кошки ви-

деть в темноте; вместе с тем в ее сетчатке имеется довольно значительное число колбочек — около $1\frac{1}{3}$ того количества, которое имеется у человека. Пиперу (1905) при помощи электроретинографии не удалось обнаружить у этого животного эффекта Пуркинье. Однако, используя более чувствительную методику микроэлектродного отведения, я обнаружил сдвиг примерно в 36% одиночных элементов, исследовавшихся в фотопических условиях, т. е. то же

самое, что я регулярно находил в глазах различных животных, обладающих относительно большим числом колбочек (Гранит, 1945b, 1947). На фиг. 57 показана относительно чистая скотопическая кривая, полученная на одиночном элементе, а на фиг. 58 — фотопическая кривая, взятая по средним точкам из четырех серий измерений. Интересен подъем при 600 мμ, поскольку такое же явление обнаруживается и у человека (см., например, Слоан, 1928; Райт, 1946; Томсон, 1949; Сяй и Грэхэм, 1952; Армингтон, 1952). Обе эти кривые были названы скотопическим и фотопическим доминаторами и повторялись у всех исследованных животных, у которых зрение в темноте основано на зрительном пурпуре — родопсине, если только животное обладает достаточным числом колбочек. Фотопические доминаторы не найдены в глазах морской свинки и крысы. Это показывает лишь, что колбочки у этих животных настолько малочисленны, что их эффект очень трудно обнаружить. Рассмотренные выше кривые показывают сдвиг (эффект Пуркинье) от скотопического зрения (см. фиг. 57) к фотопическому (см. фиг. 58), практически одинаковый у кошки и человека. Таким образом, доминаторы можно назвать носителями эффекта Пуркинье.



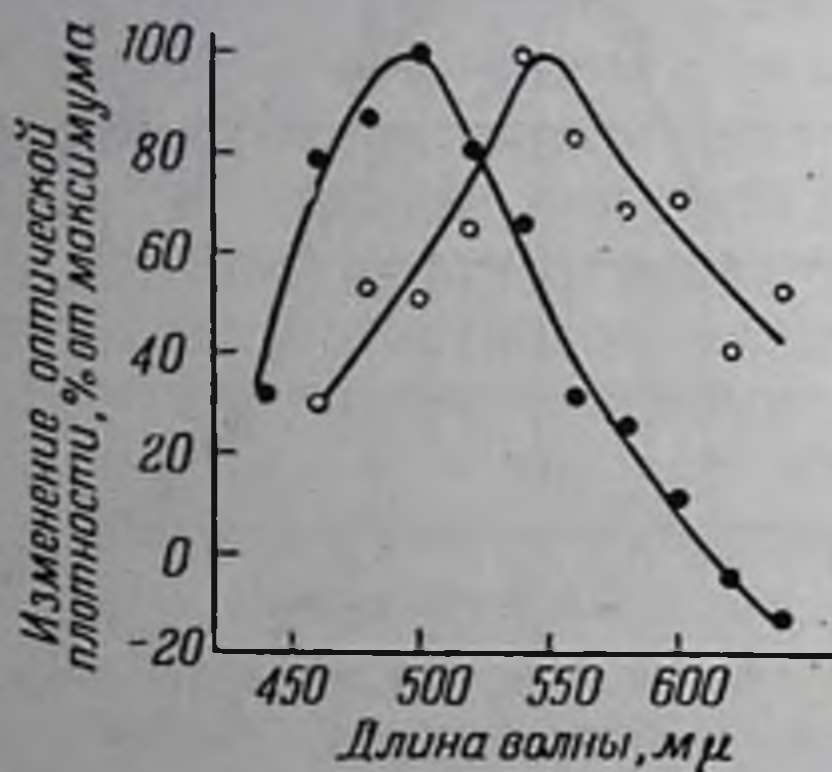
Ф и г. 58. Кривая фотопического доминатора кошки (Гранит, 1943с).

— кривая доминатора; О средние результаты 4 серий опытов, в которых подавление скотопической чувствительности было наиболее полным; ● средние результаты 12 серий опытов с хорошо выраженной доминаторной активностью. Начинаясь темновой адаптацией замечна по увеличению чувствительности, отмеченной черными точками, по сравнению с чувствительностью, отмеченной светлыми кружками, при 500 мμ. Средняя кривая доминатора (сглаженная пунктирной линией) такая же, как у лягушки. Спектр с равной квантовой энергией.

Недавно Раштон (1952) разработал метод непосредственного определения зрительного пурпура в глазе животных при помощи измерения количества света, отражаемого при темновой и световой адаптации от одного и того же участка сетчатки. Применяя подобную методику, Уил (1953b) получил на глазе кошки кривые поглощения двух веществ: одного, регенерирующего медленно, кривая поглощения которого хорошо соответствует кривой поглощения зрительного пурпура, и другого, регенерирующего быстро и являющегося, по-видимому, фотопическим доминатором. Для выцветания зрительного пурпура применяли чрезвычайно яркий свет. По данным регенерации зрительного пурпура Уил (личное сообщение) построил две кривые, приведенные на фиг. 59.

Благодаря конвергенции нескольких рецепторов к одиночному волокну зрительного нерва, это волокно может реагировать как скотопический доминатор в темноадаптированном глазу и как

фотопический доминатор — в светлоадаптированном. В опытах на глазе кошки использовали большие волокна, и поэтому возникает вопрос, не идут ли они в зрительную зону затылочной области коры. Известно, что минимальный латентный период реакции зрительной зоны коры на раздражение зрительного нерва составляет около 1,6—2,0 мсек (Бишоп и О'Лири, 1940; Бартли и Бишоп, 1940; Маршалл, Тальбот и Эйдез, 1943; Чанг и Каада, 1950). Следовательно, возбуждение должно проводиться



Ф и г. 59. Спектральная чувствительность, соответствующая быстрому и медленному процессу регенерации в живой сетчатке кошки, измеряемая по методу Раштона спустя 5 мин. после выцветания в результате действия света яркостью 228 000 фут-ламбертов.
○ быстрый процесс регенерации;
● медленный процесс регенерации.

по самым толстым волокнам (средняя скорость проведения, согласно Бишопу и другим (1953), — 34 м/сек, максимальная — 70 м/сек). Поскольку скотопический и фотопический доминаторы представлены в одном и том же волокне и их соотношение зависит от силы раздражения и состояния адаптации, эти волокна должны иметь отношение к распространению общей яркости, тем более что только такие элементы воспроизводят скотопическую и фотопическую яркость. Независимо от того, действуют ли они как скотопические или фотопические доминаторы, эти элементы служат основой для ахроматического зрения и могут участвовать в различении длин волн (цветов), по-видимому, только при помощи частотной модуляции (см. Доннер, 1950, а также гл. VII настоящей книги).

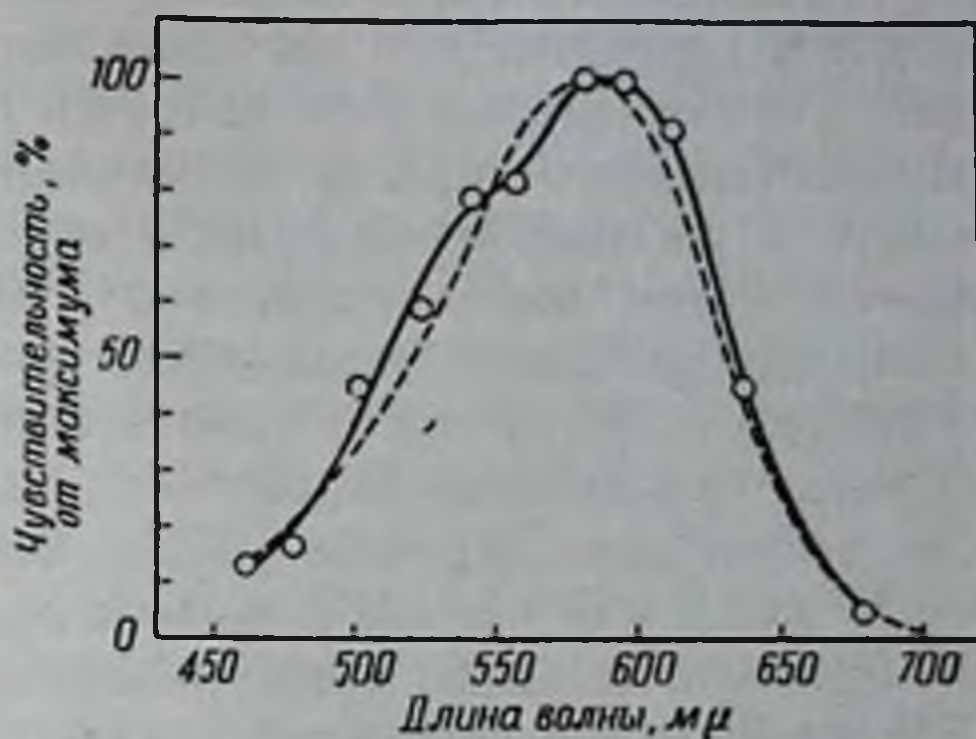
Моя методика была слишком груба для глаза голубя, содержащего 1 млн. волокон зрительного нерва по сравнению с глазом кошки, содержащим 150 000 волокон (Бреш и Эри, 1942). Тем не менее среднюю спектральную чувствительность волокон зрительного нерва в этом глазе, в котором колбочки составляют большинство, можно исследовать при световой адаптации. Кривая должна представлять собой усредненную реакцию доминаторного типа, что в действительности и было обнаружено. Однако максимум оказался сдвинутым к 580 мμ, что является необычным для глаза с родопсиновой системой. Этот дальнейший сдвиг за 560 мμ приписывали поглощению света окрашенными масляными шариками (Гранит, 1942с). Недавно Доннеру (1953), исследовавшему глаз голубя при помощи более тонких электродов, удалось выделить реакцию фотопического доминатора (фиг. 60). Как будет показано ниже, имеются данные, позволяющие отнести сдвиг от 560 до 580 мμ у голубя за счет окрашенных масляных шариков. В глазе некоторых рыб и черепах обе доминаторные кривые сдвинуты в сторону более длинных волн (см. ниже).

В работе на сетчатке животных при помощи микроэлектродов встречаются также узкие кривые, принадлежащие так называемым модуляторам и группирующиеся в трех областях спектра; недавно для них были найдены некоторые фотохимические эквиваленты. Однако все это будет легче понять, если сначала осветить некоторые общие вопросы, касающиеся методов экстракции веществ, ширины полос поглощения и фотохимической терминологии.

2. Фотохимический подход

Термин «зрительный пурпур» (или родопсин) стал классическим после знаменитой работы Кюне (1879). В другой книге я уже дал обзор исторического развития наших знаний в этой области (Гранит, 1947). На фиг. 52

показано, что спектр поглощения зрительного пурпура лягушки имеет максимум при 502 мμ, а у человека — при 497 мμ. Блисс (1948) описал зрительный пурпур кальмара с максимумом при 495 мμ, который Уолд (1953) помещал при 490 мμ. Максимум родопсина крупного рогатого скота, по данным Краузе и Зидвела (1938), находится при 495 мμ, а по данным Коллинса и Мортонна (1950а) — при 500 мμ. Максимум родопсина крысы они помещают при 498 мμ. Вполне вероятно, что это тот самый зрительный пурпур человека и крысы, который получили Кресчителли и Дартнол (1953а) и который, по их данным, имеет максимум при 497 мμ (см. фиг. 52). Таким образом, у этих зрительных пурпуров или родопсинов, в отношении которых, несмотря на небольшие расхождения, существует, по-видимому, единое мнение, максимумы варьируют по крайней мере от 490 до 502 мμ. Кюне и Сьюол (1879—1880), результаты которых были подтверждены Кёттгеном и Абельсдорфом (1896), описали другой тип зрительного пурпура у рыбы, названный ими зрительным фиолетовым¹ с максимумом (согласно последним авторам) при 540 мμ. В настоящее время это вещество очищено и определено значительно лучше. Как будет показано ниже, здесь также имеются вариации в положении максимума.



Фиг. 60. Сравнение средних данных по трем элементам, дающим фотопическую доминаторную реакцию со средней кривой чувствительности для голубя, определенной Гранитом (1942с). (Доннер, 1953.)

— и О фотопические доминаторы;
— — — кривая чувствительности для голубя.
Равноэнергетический спектр.

¹ Уолд (1953) ошибочно приписывает мне введение термина «зрительный фиолетовый». Я использовал его по причинам исторического характера как дань исследователям, открывшим это вещество.

Две ведущие группы исследователей (Уолд с сотрудниками в Гарварде и Дартнол с сотрудниками в Институте офтальмологии в Лондоне) согласны, что необходимо оставить старую номенклатуру, основанную на цвете пигмента, которая не пригодна по той простой причине, что фотохимически активный (т. е. поглощенный) свет — это не тот, который пропускается и, следовательно, виден. Однако термин «зрительный пурпур» слишком прочно вошел в употребление, чтобы его можно было искоренить соответствующим постановлением. Уолд (см., например, его сводку, 1953) пользовался терминами «родопсин» и «порфиросин» для зрительного пурпура и зрительного фиолетового соответственно, прибавляя название животного, из глаза которого он экстрагирован, тогда как Дартнол (1952а, 1953а) характеризовал пигменты по их максимуму поглощения (в $m\mu$), например пигмент лягушки 502 (для зрительного пурпура лягушки с максимумом при 502 $m\mu$). Учитывая, что существует несколько зрительных пурпуров, или, по терминологии Уолда, родопсинов с различными максимумами поглощения от 490 до 502 $m\mu$, я предполагаю, что для ясности их следует именовать также и по их максимуму поглощения. Кроме этого разногласия в терминологии, существует также более глубокое разногласие относительно числа и положения в спектре широких полос поглощения.

Окончательное разрешение этого спора зависит не только от фотохимиков. Если учесть, как хорошо усредненные доминаторы воспроизводят широкие полосы поглощения, то становится ясным, что нужна кропотливая экспериментальная работа в электрофизиологическом направлении, которая должна окончательно решить вопрос, имеет ли физиологическое значение полоса поглощения экстрагируемого вещества. Если вещество легко экстрагируется, но не может быть идентифицировано электрофизиологическими методами, то оно, вероятно, является артефактом или содержит примеси. Многие вещества поглощают свет, но лишь немногие светочувствительны.

Общая особенность современных химических исследований на сетчатке состоит в том, что со времени Литго (1937) и Сайто (1938) действие детергентов (дигитонин, соли желчных кислот) на выделенную сетчатку было заменено добавлением их к взвеси отделенных наружных члеников палочек. Таким способом получали более чистые растворы. Один из представителей лондонской группы исследователей, Арден (1953), справедливо поднял вопрос о том, насколько этот метод избирателен и не захватываются ли при этом вещества с более широкими полосами поглощения, чем у пигментов, обладающих узкими полосами, и, таким образом, перекрывающие последние. По этой причине он стал применять прямое измерение поглощения во взвеси рецепторов.

Не входя в дальнейшие детали спора, который не может ограничиться лишь фотохимией, а затрагивает и электрофизиологию, я кратко подведу итоги. В дополнение к упомянутым зри-

тельными пигментам — 490 (или 495), 497, 502 — Дартнол (1952a) описал пигмент 467, найденный в сетчатке линя, пигмент 510 (Дартнол, 1952b) — у уклейки (*Alburnus lucidus*), пигмент 519 — у шпорцевой лягушки (*Xenopus laevis*) (Дартнол, личное сообщение). Кресчителли и Дартнол (1953b) обнаружили пигмент 523 у карпа (*Cyprinus carpio*). Уолд, Броун и Смит (1953) синтезировали колбочковый пигмент цианопсин (см. ниже), характеристики которого соответствуют моему фотопическому доминатору в колбочковом глазе черепахи и светлоадаптированном глазе линя (Гранит, 1941b, d), т. е. он имеет максимум при 620 мμ. Уолд (1937) и Блис (1946) экстрагировали колбочковый пигмент, соответствующий другому фотопическому доминатору — доминатору человека, млекопитающих, лягушки и т. д. (см. фиг. 58) с максимумом около 560 мμ. Впоследствии сходный пигмент был синтезирован (см. ниже) Уолдом, Броуном и Смитом (1952). Синтез зрительных пигментов является самым важным достижением современных исследований, проводимых при помощи биохимических методов (см. ниже).

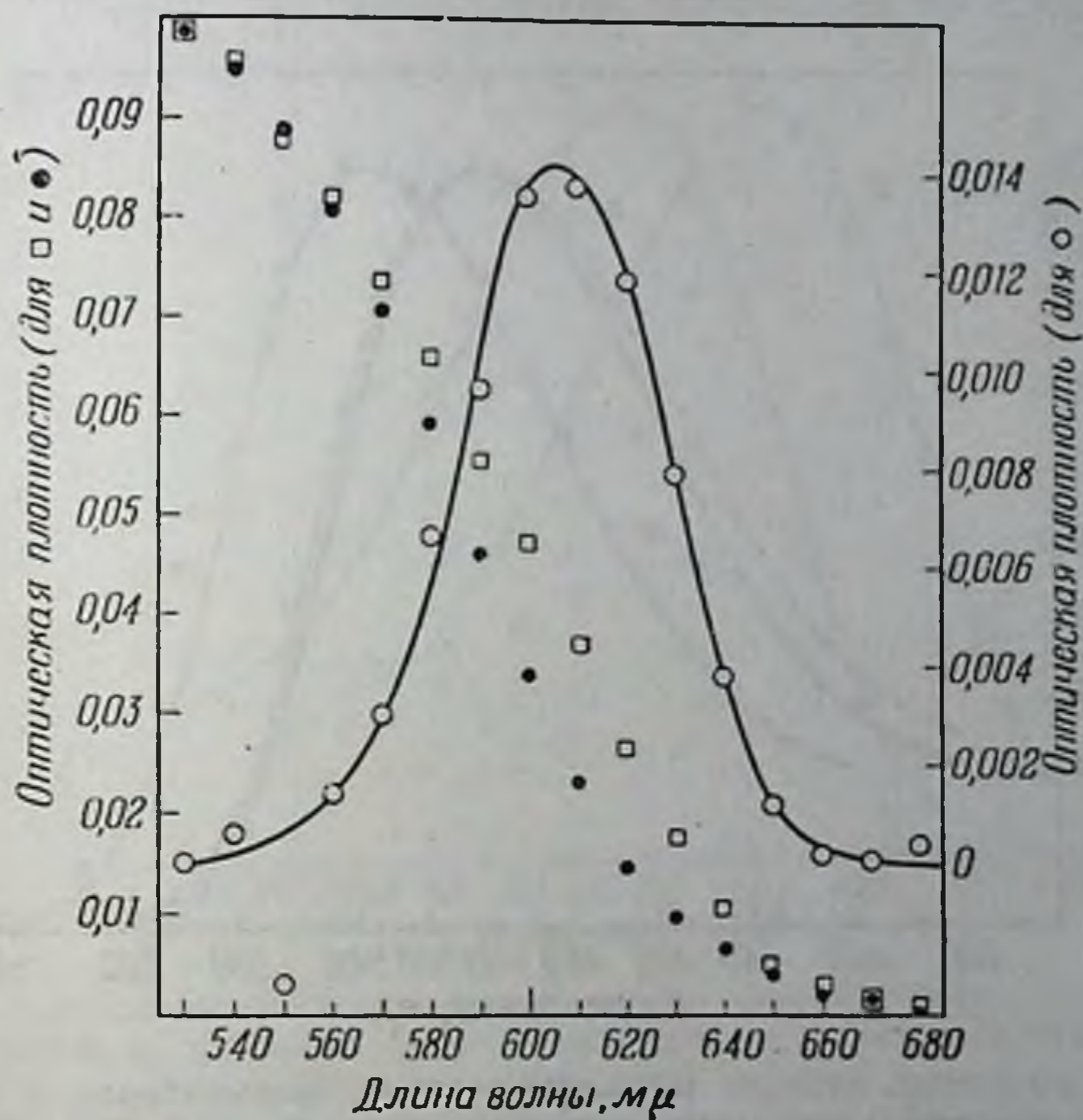
Хаббард и Уолд (1952) не согласны с Дартнолом относительно пигмента 467, который они считают артефактом. Другое разногласие касается положения максимума зрительного фиолетового рыб — порфиросина Уолда. Коллинс и Мортон (1950a) помещают его при 525 мμ, Кампа (1953) — при 520 мμ, Уолд (1953) — при 522 мμ и Дартнол (1952a) — при 533 мμ, за исключением карпа, у которого максимум находится при 523 мμ. Главный аргумент Хаббарда и Уолда против пигмента 467 Дартнола состоит в том, что они считают его продуктом изомеризации, являющейся начальной стадией регенерации. Если это так, то почему данный пигмент отсутствует в экстракте сетчатки щуки? Идея о смещении по спектру при регенерации высказывалась еще в ранних работах Литго, согласно которым регенерация из выцветшего состояния не восстанавливает исходного пигмента. Эта работа была прервана преждевременной смертью Литго, однако Коллинс и Мортон (1950b) вновь исследовали этот вопрос и нашли, что выцветший родопсин действительно регенерирует в новое вещество, названное изородопсином, со спектром, слегка сдвинутым в сторону коротких волн. По данным Хаббарда и Уолда, максимум этого вещества расположен при 487 мμ, по данным Коллинса и Мортон, — при 492 мμ. По мнению Дартнола, тщательно разработанный метод которого (подробно описан у Дартнола, 1952a) основан на определении разницы в спектрах поглощения, гомогенность порфиросина Уолда нельзя считать установленной (Дартнол, 1953, личное сообщение).

Дартнол (1953a) подчеркивал, что все эти кривые поглощения широкого типа чрезвычайно похожи друг на друга и лишь смещены по абсциссе, если на ней откладывать единицы частоты, а не длины волны. Он вычислил номограмму, по которой можно вычертить кривую поглощения широкого типа, если известен ее максимум.

Исследование зрительных пигментов с узкой полосой поглощения только еще начинается. Как указывалось выше, на основании фактов, полученных при помощи какой-либо одной методики, например экстракции детергентами, было бы преждевременным предполагать, что в сетчатке нет других фотохимически активных веществ, кроме имеющих широкие полосы поглощения. Разрушение клеточной мембраны может способствовать появлению широких полос за счет узких. На возможность образования пигментов, имеющих узкие полосы поглощения, на основе хромофора зрительных пурпуров, впервые обратили внимание Бол, Коллинс, Мортон и Стаббс (1948), работа которых являлась продолжением важного открытия Мортон и Гудвина, что каротиноид ретинен, выделенный Уолдом (см. Уолд, 1951, 1953), в действительности представляет собой альдегид витамина А (ср. Бол и др., 1946, 1948). Благодаря открытию светочувствительного хромофора и выяснению его химического строения, возникают новые возможности для химической разработки вопроса, главным образом в направлении синтеза (см. Уолд и сотрудники), которых я здесь не буду касаться. До этого открытия, сделанного группой ливерпульских ученых (возглавляемой Мортон), все исследования, включая и открытие Уолдом ретинена, основывались лишь на колориметрических реакциях. С тех пор Уолд (1953) и его сотрудники сделали много важных работ по химии зрительных пигментов. Бол и другие показали, что ретинен при обработке сильными кислотами дает ряд пигментов, обладающих узкой полосой поглощения. Этот метод, разумеется, не физиологический, однако он показывает, что такие пигменты вообще возможны. Далее Дартнол (1950) обнаружил узкую полосу поглощения в экстрактах сетчатки лягушки с максимумом между 605 и 610 $m\mu$ (фиг. 61). О пигменте сетчатки лягушки, имеющем узкую полосу с максимумом около 530—540 $m\mu$ и найденном Арденом (1953), будет сказано ниже (см. фиг. 72). Наконец, Дартнол (1953b) недавно обнаружил третий пигмент с узкой полосой — пигмент 565 — в глазе шпорцевой лягушки (*Xenopus*), спектр поглощения которого указывает на существование в этой области горба, обнаруженного Дентоном и Пиреном (1954) при исследовании спектральной чувствительности этого животного при помощи поведенческих реакций.

Необходимо подчеркнуть, что в сетчатке известны две главные фотохимические системы (исторический обзор см. Гранит, 1941d, 1947; Уолд, 1953): одна, деятельность которой основана на ретинене₁ Уолда, являющемся ретинальдегидом₁ или альдегидом витамина А₁ (Мортон и Гудвин, 1944; Бол и др., 1948), и другая, деятельность которой основана на ретинене₂ Уолда, являющемся ретинальдегидом₂ или альдегидом витамина А₂ (Мортон, Сала и Штаббс, 1947). До сих пор я приводил примеры, относящиеся главным образом к первой системе (зрительный пурпур и фотохимический доминатор млекопитающих, лягушек и змей). Пигменты

второй системы присутствуют у некоторых рыб и черепах (зрительный фиолетовый и колбочковый, или фотопический, доминатор этих животных). Изомеры ретинена были обнаружены Уолдом (1953) и его сотрудниками. Для подробного рассмотрения этих данных пришлось бы уделить гораздо больше места биохимической стороне вопроса.



Ф и г. 61. Данные, показывающие наличие в сетчатке линия пигмента (зрительного сине-зеленого), обычно разрушаемого при экстракции в красном свете.

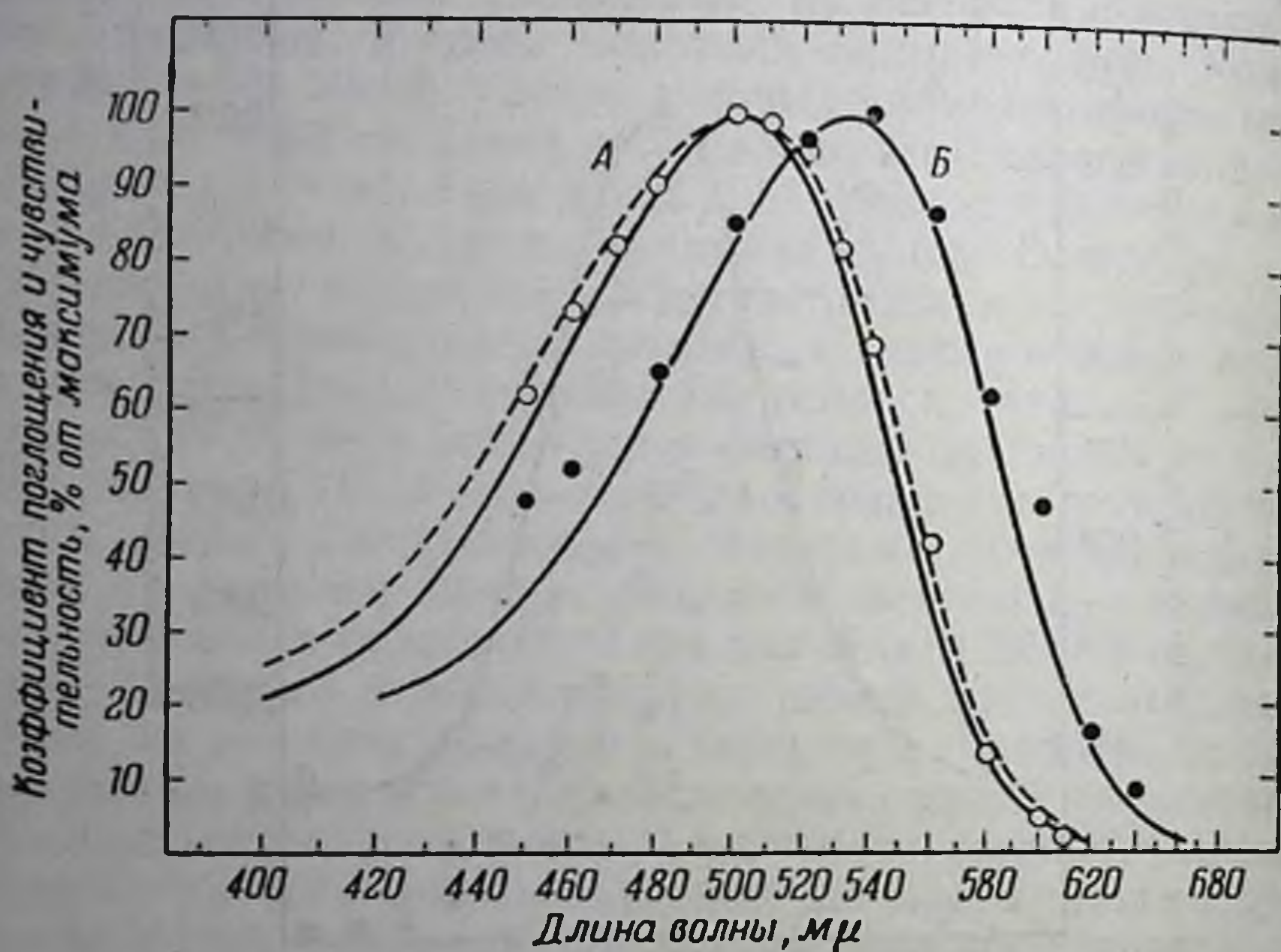
□ экстракт сетчатки линия, приготовленный в слабом сине-зеленом свете; ● то же в слабом красном свете (шкала для ● сделана так, чтобы при 530 мμ было совпадение с □); ○ разница между данными для □ и ●.

После краткого описания фотохимических данных мы перейдем к их сопоставлению с электрофизиологическими данными, поскольку эти последние получены на тех же самых животных.

3. Сравнение доминаторов с широкими кривыми поглощения

Дартнол (1953а) сравнил широкие кривые поглощения, построенные по его номограммам, с моими, полученными для лягушки и линия, представляющими два основных типа кривых скотопических доминаторов. Для этого необходимо было знать концентрацию светочувствительного пигмента в самой сетчатке, выраженную в его оптической плотности (см. выше). Эта величина известна только для лягушки на основании работы Дарт-

нола. Было вычислено, что она равна 0,25 для зрительного пурпура (недавно подтверждено Арденом, 1954d), что соответствует значительно большей концентрации, чем в сетчатке человека (см. выше). На фиг. 62, взятой из работы Дартнола, сравниваются усредненные скотопические доминаторы лягушки и линия с построенными по номограммам кривыми для пигментов 502 и 533 соответственно. В отношении лягушки, как можно было ожидать,



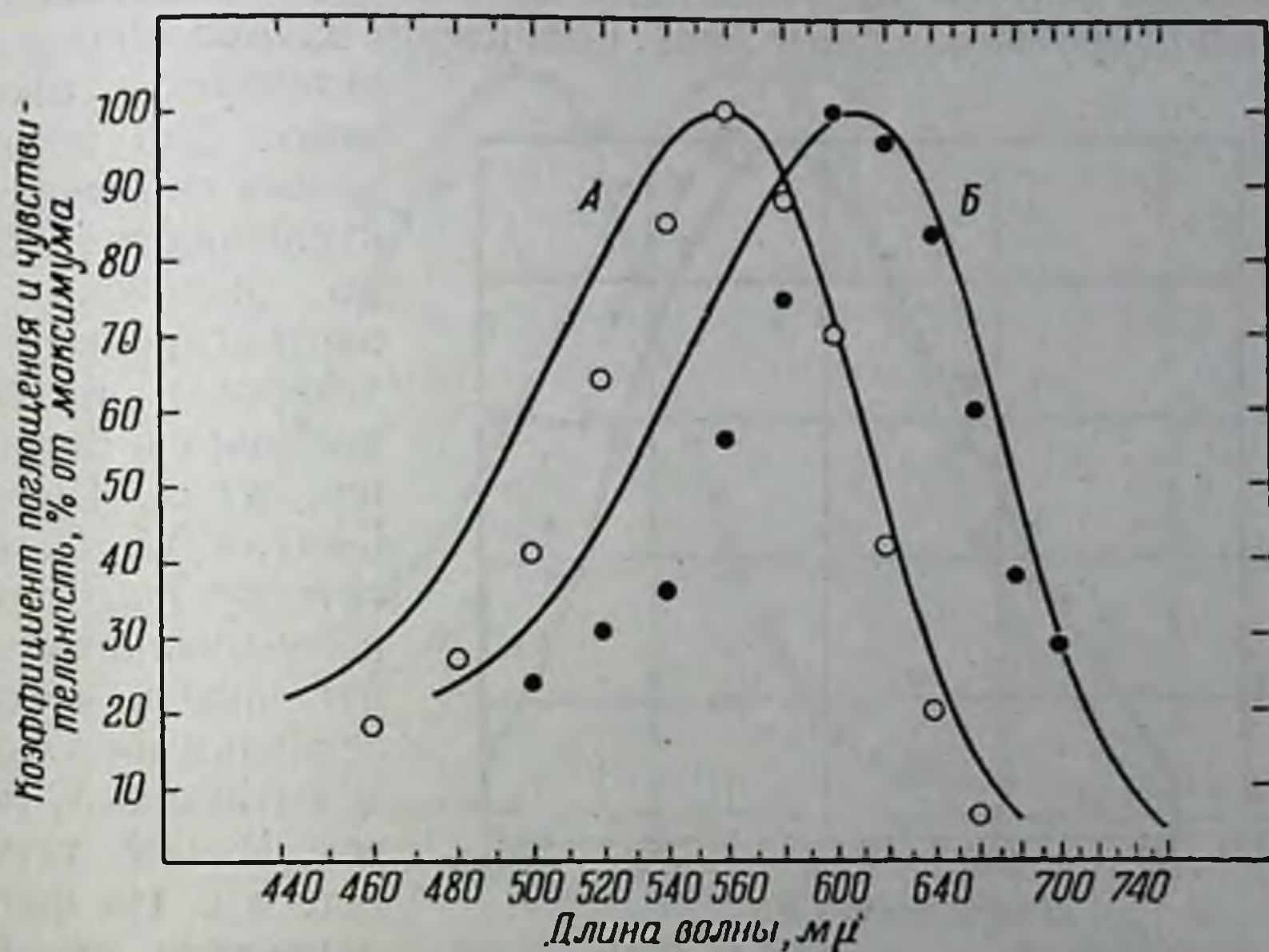
Ф и г. 62. Сравнение данных о скотопических доминаторах с построенными по номограммам кривыми для зрительных пигментов 502 и 533 (Дартнол, 1953а).

А — лягушка. О данные Гранита относительно скотопической чувствительности; — спектр поглощения зрительного пигмента 502, вычисленный по номограмме Дартнола; — — — изменение поглощаемого зрительным пигментом 502 света при оптической плотности 0,25. Б — линя. ● данные Гранита по скотопической чувствительности (Гранит, 1941d); — спектр поглощения зрительного пигмента 533, вычисленный по номограмме Дартнола.

наблюдается хорошее совпадение; у линя же скотопический доминатор расширяется в сторону коротких волн, что может быть обусловлено флуоресценцией или наличием какого-то неизвестного вещества (например, пигмента 467 Дартнола). Характерным компонентом сетчатки рыб является рибофлавин, обладающий флуоресценцией (Эйлер и Адлер, 1933).

На фиг. 63 показано сравнение полученных Дартнолом (1953а) кривых с кривыми фотопических доминаторов тех же животных, которое он провел, исходя из предположения, что колбочковые пигменты имеют максимумы при 560 и 610 мμ соответственно у лягушки и линя и что их полосы поглощения соответствуют широким кривым, полученным по номограммам и предполагающим наличие скотопических веществ. Хорошее совпадение правых вет-

вей кривых является, разумеется, следствием этого предположения, касающегося максимумов полос поглощения. Колбочковые вещества Уолда (см. ниже), соответствующие фотопическим доминаторам обеих систем, действительно имеют максимумы при 562 и 620 мμ. Примечательно, что колбочковые, или фотопические, доминаторы в среднем уже, чем кривые, построенные по номограммам (см. фиг. 62 и 63). Дартнол связывает несоответствие



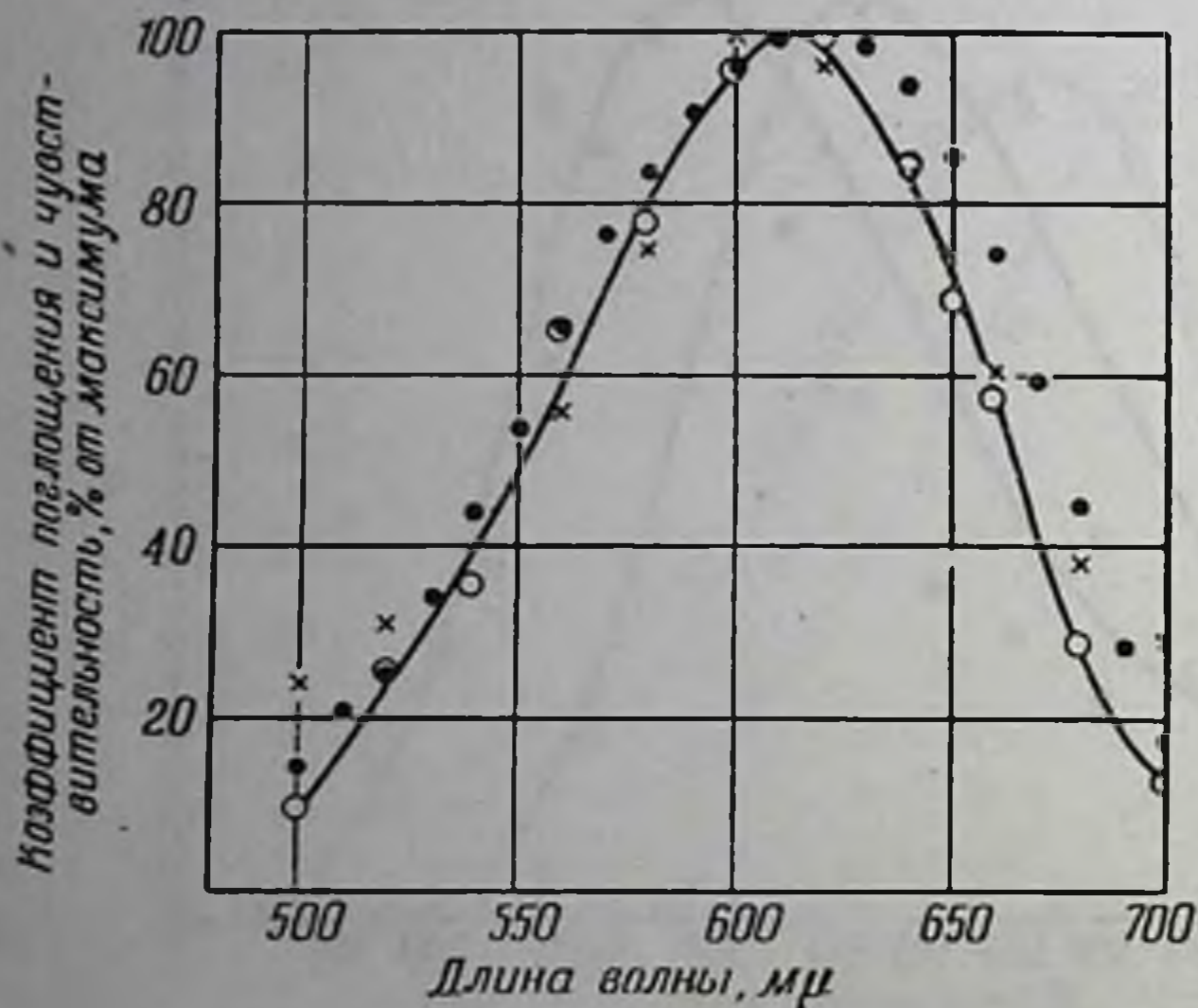
Ф и г. 63. Сравнение данных о фотопических доминаторах с построенными по номограммам кривыми для гипотетических зрительных пигментов 560 и 610 (Дартнол, 1953а).

А — лягушка. О данные Гранита (1942а) относительно фотопической чувствительности: — спектр поглощения (вычисленный по номограмме Дартнола) гипотетического зрительного пигмента с максимумом поглощения при 560 мμ. Б — линь. ● данные Гранита (1941d) по фотопической чувствительности: — спектр поглощения (вычисленный по номограмме Дартнола) гипотетического зрительного пигмента с максимумом поглощения при 610 мμ.

между доминаторами и построенными кривыми с тем, что фотопические доминаторы нельзя объяснить с точки зрения наличия одного зрительного пигмента. В связи с этим он приводит мои данные о том, что при помощи избирательной адаптации можно расщепить доминаторы (Гранит, 1945с, 1947). Это подтвердил затем Уил на живом глазе (см. ниже) при помощи методики отражения света.

Однако, если кривые Дартнола начертить так, чтобы по оси абсцисс были отложены длины волн, а не частота, то они растягиваются в сторону длинных волн. При этом два основных фотопических доминатора все же занимают, по существу, один и тот же участок спектра для всех животных (кошки, лягушки, змеи, черепахи, линя). Они лишь распадаются на две группы: с максимумом около 560 мμ (кошка, лягушка, змея) для системы, деятельность

которой основана на альдегиде витамина A_1 , и с максимумом около 620 мμ (черепаха, линь), для системы, деятельность которой основана на альдегиде витамина A_2 . Вещество, соответствующее доминатору последнего типа, было недавно синтезировано Уолдом, Броуном и Смитом (1953) из белка колбочек и ретинена₂ (рети-альдегида₂). Их данные (черные точки) и моя кривая для чисто колбочкового глаза черепахи (проведенная через белые кружки) показаны на фиг. 64. Крестики относятся к моим измерениям на светлоадаптированном глазе линя. Совпадение данных вполне соот-



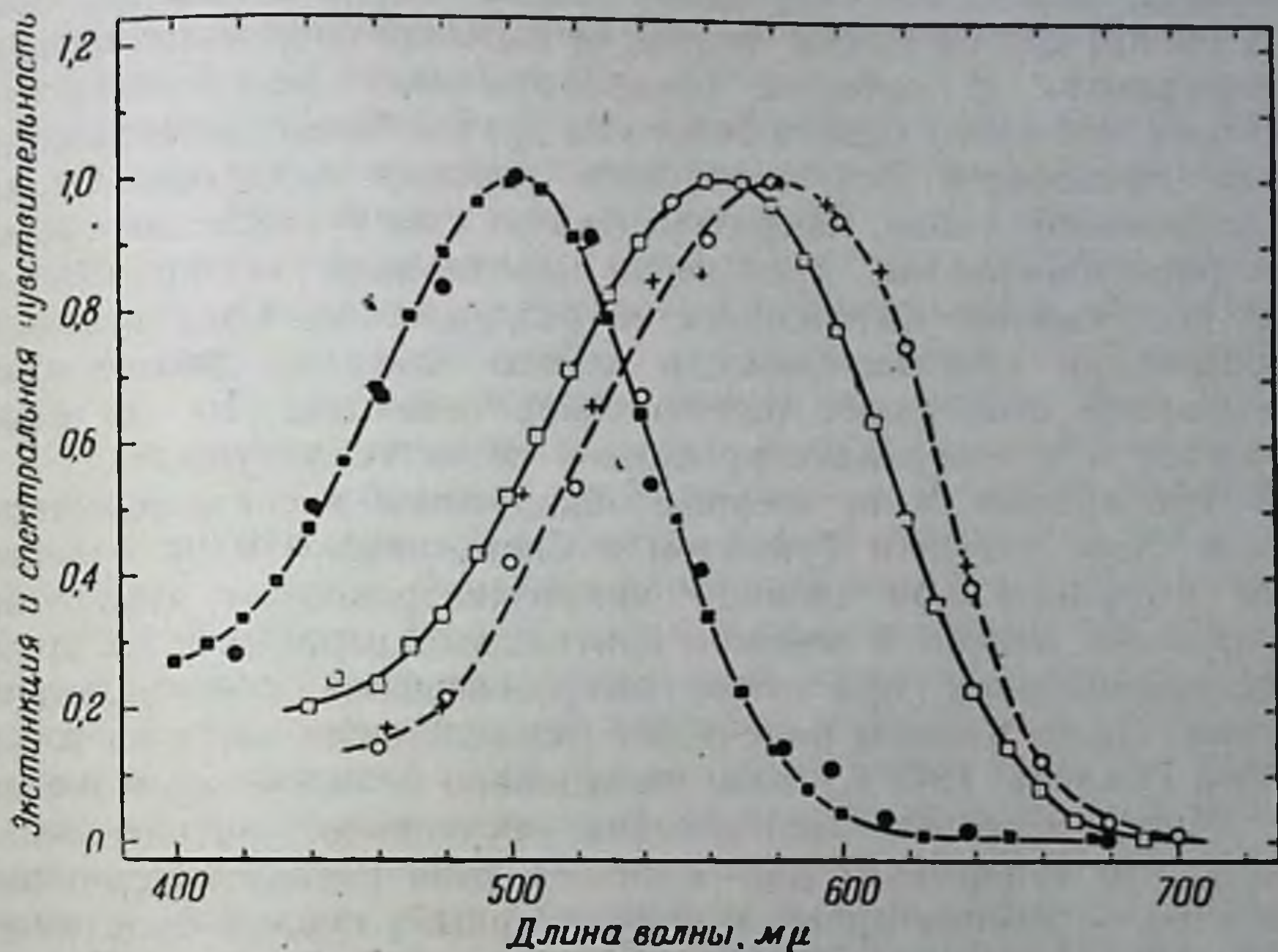
Ф и г. 64. Сравнение доминатора колбочкового глаза черепахи и фотопического доминатора линя с цианопсином Уолда (Уолд и др., 1953). — и ○ доминатор черепахи: × фотопический доминатор линя (Гранит, 1941d): ● цианопсин Уолда.

творами голубя. Кривая фотопического доминатора по сравнению с кривыми пигментов сдвинута в сторону длинных волн. Это различие, как уже говорилось, вероятно объясняется существованием в колбочках голубя поглощающих свет масляных шариков. Построенные по юмограммам кривые на фиг. 63 значительно шире, чем кривые, представленные на фиг. 65.

Таким образом, результаты работ по экстракции пигментов, их синтезу и электрофизиологическим измерениям показывают, что фотопические колбочковые доминаторы имеют более узкие кривые, чем скотопические. Одна из предполагаемых причин этого различия, возможно, состоит в том, что экстрагированные и синтезированные вещества, а также доминаторы имеют сложные кривые; но столь же вероятно, что все три кривые соответствуют веществам такой же чистоты, как и вещества, обуславливающие деятельность скотопических доминаторов. Кривые последних, конечно, хорошо согласуются с кривыми Дартнола, а также с

ожидаемому. Это вещество до сих пор еще не экстрагировано. Однако иодопсин уже экстрагирован и синтезирован из белка колбочек и ретинена₁ (ср. Уолд, Броун и Смит, 1952). Он соответствует фотопическому доминатору, деятельность которого основана на альдегиде витамина A_1 (человек, кошка, лягушка и т. д.). На фиг. 65 приведено сравнение между пигментом цыпленка с широкой полосой поглощения и скотопическим и фотопическим домина-

поглощением в экстрактах, на основании которого эти кривые и выведены. Данные Уолда (1953) заставляют предполагать, что доминаторы действительно представлены чистыми веществами. Если это так, то существуют более узкие, чем у зрительного



Фиг. 65. Сравнение скотопической и фотопической чувствительности глаза голубя со спектром поглощения родопсина и иодопсина цыпленка в растворе (Уолд, Броун, Смит, 1954—1955).

■ спектр поглощения родопсина; □ спектр поглощения иодопсина (Уолд, Броун, Смит, 1954—1955); ● скотопическая чувствительность (Доннер, 1953); — — — фотопическая чувствительность (+ данные Доннера, 1953; ○ данные Гранита, 1942). Спектральная чувствительность измерялась электрофизиологически и выражена в величинах, обратных числу квантов света, необходимых для возникновения постоянной по величине реакции.

пурпура, полосы поглощения. Таким образом, пигменты, лежащие в основе фотопических доминаторов, хотя они еще и относятся к категории пигментов с широкой полосой, являются как бы шагом в направлении пигментов с узкой полосой, ответственных за модуляторы. Пигменты всех четырех доминаторов (по два в каждой системе) в настоящее время синтезированы.

4. Модуляторы

Регистрируя электроретинограмму глаза лягушки, Гранит и Вреде (1937) и Гранит (см. Райт и Гранит, 1938) показали, что все изменения реакции, возникающие при изменении длины волны света, невозможно объяснить, исходя из наличия в сетчатке двух веществ — одного для палочек и другого для колбочек. Как в синей, так и в красной областях спектра происходят изме-

нения чувствительности, независимые от двух основных типов палочковой и колбочковой реакций, отделенных друг от друга при помощи эффекта Пуркинье. Форбс и Барли (1952) по-новому использовали электроретинографический метод. Они пытались выяснить, можно ли свет одной длины волны мгновенно заменить светом другой длины волны, не вызывая появления электроретинограммы. В качестве предварительных результатов они показали, что смену одного белого на другой белый действительно можно произвести без какой-либо реакции сетчатки. Однако в колбочковом глазе, например, такую смену света, не вызвав электроретинограммы, произвести невозможно, каково бы ни было соотношение интенсивностей раздражения. Следовательно, фотопическая чувствительность такого глаза не может быть обусловлена свойствами одного лишь вещества. То же самое относится и к светлоадаптированной сетчатке лягушки.

Узкие кривые были впервые обнаружены в светлоадаптированном глазе лягушки Гранитом и Светихиным (1939), отводившими импульсы при помощи микроэлектродов от одиночных ганглиозных клеток и волокон зрительного нерва или их групп и использовавших при этом микроосвещение спектральными цветами. Далее в целом ряде работ (подавляющая часть их вошла в обзор Гранита, 1947 г.) было исследовано большое число животных. Многочисленные исследования постепенно привели нас к выводу, что существует два основных типа реакции одиночных элементов — доминаторный и модуляторный; первый охватывает относительно широкую область спектра, второй — узкую. Кривые модуляторов располагались главным образом в трех областях спектра далеко друг от друга. В речи, посвященной Томасу Юнгу, я (1945b) на основании этих исследований указал на справедливость его главных положений (1801, 1855): «Механизм цветовосприятия организован в периферическом зрительном аппарате; число цветочувствительных элементов относительно ограничено; эти элементы соответствуют различным далеко отстоящим друг от друга областям спектра. Именно таковы три основных положения Юнга. Он был прав даже в том, что предполагал наличие трех основных типов цветовоспринимающих аппаратов. Существует три области спектра, в пределах которых чаще всего встречаются кривые модуляторов. Таким образом, можно сказать, что электрофизиологические исследования подтвердили представления Юнга об основных принципах механизма цветовосприятия».

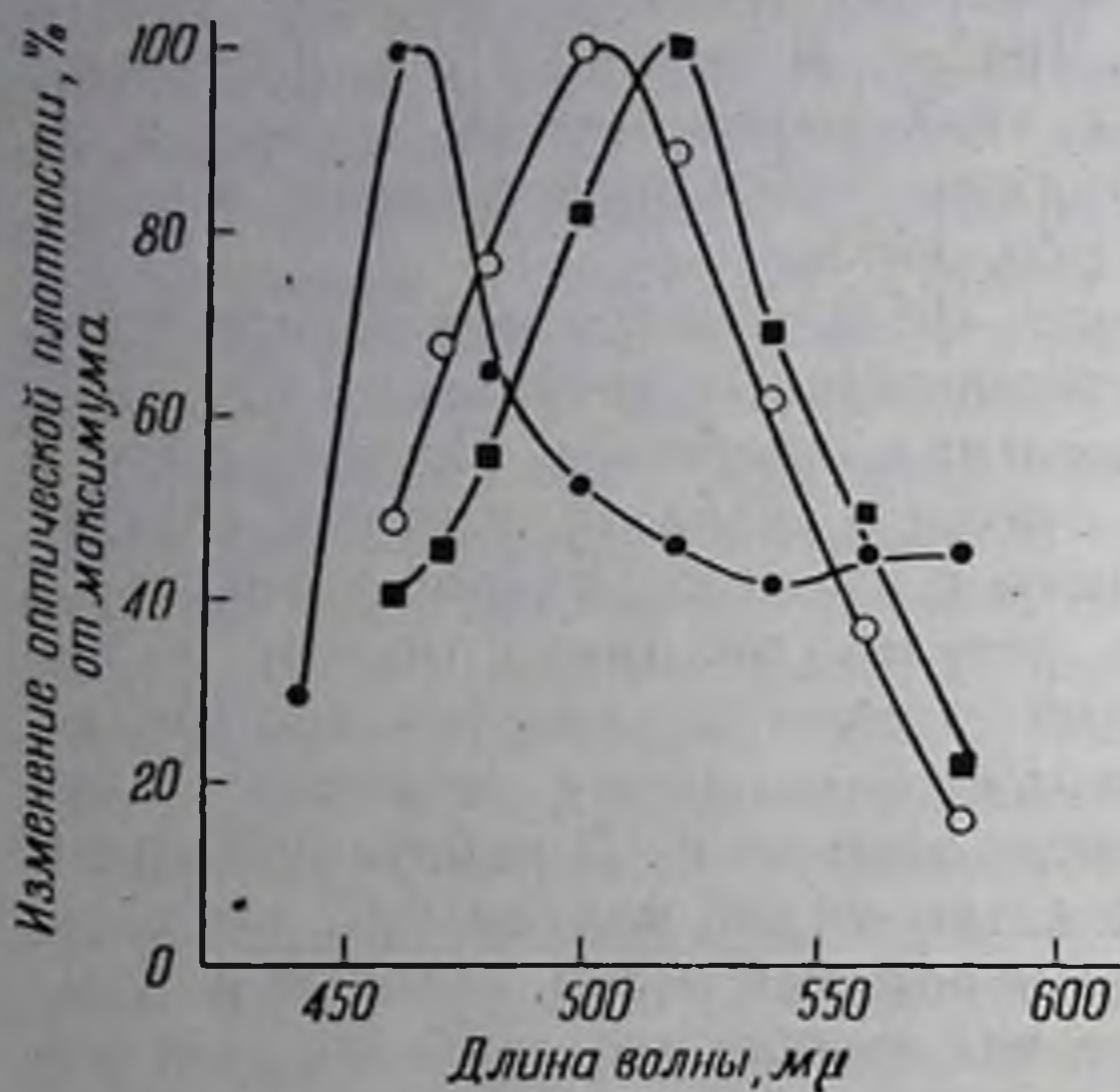
Эта точка зрения была снова высказана мной в 1947 г. К этому времени было выяснено, что число модуляторов в пределах этих трех областей спектра может быть более трех и что кривые основных возбуждений, соответствующие трихроматической теории, могут быть математическими понятиями (результатом усреднения). Вопрос о том, насколько нужна полихроматическая теория, был поставлен мной еще в 1942 г., и в то время ответ был следую-

щим: «Статистически усредненные группы модуляторов действительно соответствуют трем областям спектра; на основании этого можно предложить трихроматическую теорию вместо полихроматической» (Гранит, 1942а). Я не вижу и в настоящее время причин для отказа от этой точки зрения, несмотря на развивавшееся позднее Харттриджем (1950) представление о полихроматизме (ср. Мотокава и Эбе, 1953).

Часто утверждают (ср. Уолд, 1953), что все мои записи получены от специального типа изолированных гигантских ганглиозных клеток. Подобные утверждения ошибочны. Прежде всего я совершенно ясно указывал в статье о сетчатке лягушки (1942а), что не полагаюсь лишь на опыты с изолированными элементами. Так, например, на основании результатов таких опытов можно прийти к выводу, что «синие» элементы чрезвычайно редки, тогда как влияние чувствительного к синему вещества можно проследить часто в большем числе элементов. В работе приведены записи от групп элементов и показан «синий модулятор», построенный по этим записям. Ясно, что пороговый метод, который использовали в той работе, способствовал выявлению наиболее чувствительных элементов группы; полученные результаты можно объяснить и тем, что специфические цветовые рецепторы группируются в гроздья (Харттридж, 1950). В настоящее время известно также, что микроэлектродные записи от глаза лягушки, если в них не представлены лишь большие пики, содержат импульсы, отводимые как от волокон, так и от ганглиозных клеток (Барлоу, 1953а, б). В свое время я указывал (Гранит, 1941а), что в тех случаях, когда использовали микроосвещение, расстояние между освещаемым участком и местом, к которому прикладывали микроэлектрод, часто составляло несколько миллиметров. Лишь в более поздней работе на глазе млекопитающего методику отведения от больших единиц подвергли систематическому изучению. Элементы, дающие большие пики, за очень редкими исключениями, оказались доминаторами, и для расщепления их кривых на более узкие кривые было необходимо применять косвенные методы. Исследования, проведенные при помощи косвенных методов, были суммированы в 1950 г. (Гранит, 1950b); здесь я не буду касаться их деталей. Другой косвенный метод был использован в работах Мотокава, Ивама и Тукахара (1951) и Тукахара (1951), подтвердивших модуляторную концепцию.

Один из косвенных методов (Гранит, 1945с), основанный на микроэлектродной методике, состоял в избирательной адаптации темноадаптированной сетчатки кошки к красному, синему и зеленому свету. Эти опыты в настоящее время особенно интересны, поскольку Уил (личное сообщение) недавно исследовал действие избирательной адаптации на тех же самых животных, используя метод Раштона (1952), позволяющий непосредственно измерять степень поглощения света сетчаткой живого глаза по его отражению. Было найдено, что, исходя из наличия одного лишь зри-

тельного пурпура. невозможно объяснить спектр поглощения при выцветании, вызванном средними и короткими волнами.



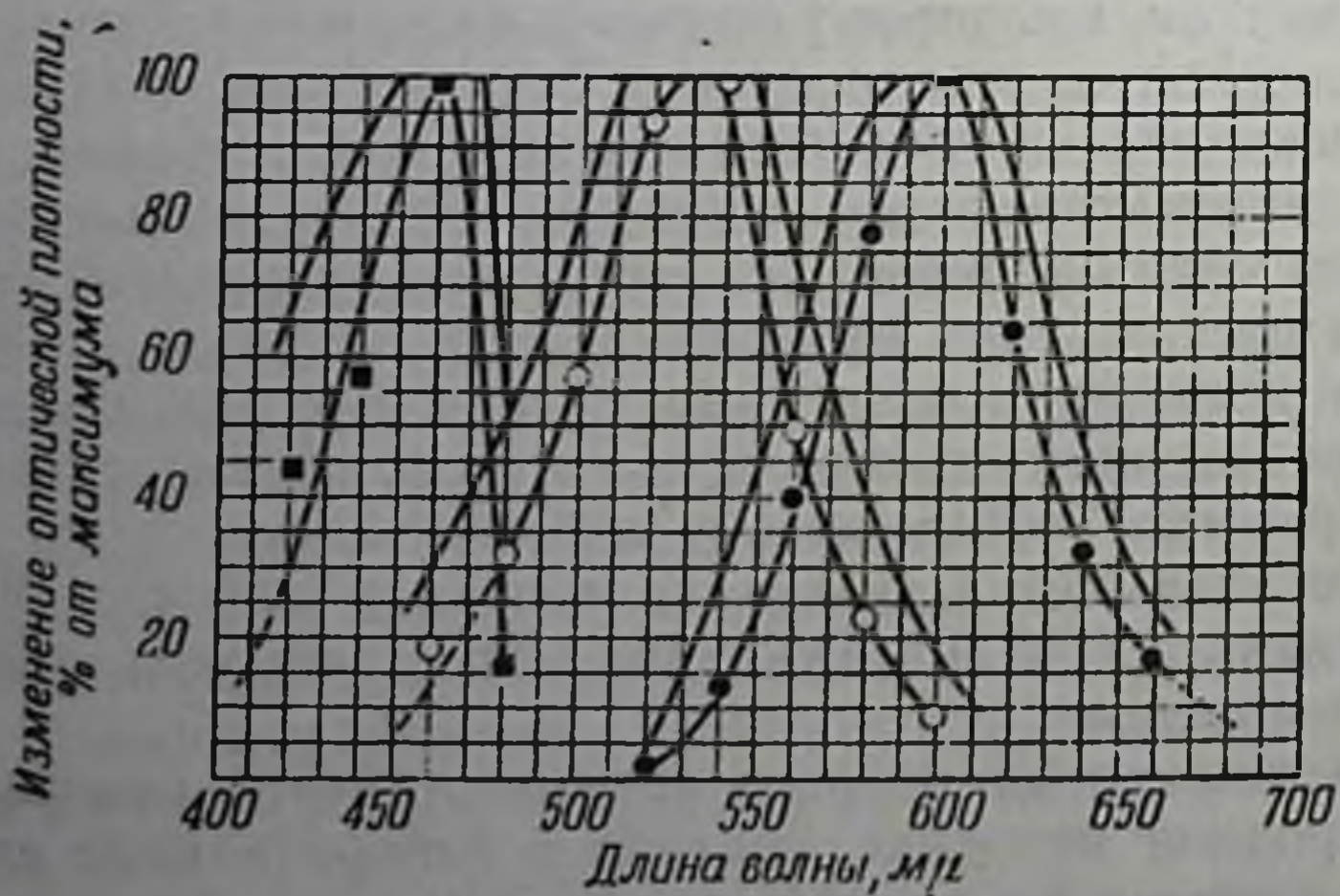
Ф и г. 66. Применение метода отражения Раштона в сочетании с избирательной адаптацией для анализа спектральной чувствительности глаза кошки.

● синий свет; ○ белый свет; ■ зеленый свет.

тов, которое может быть, а может и не быть избирательным (ср. Арден, 1953).

Быстрая адаптация к свету с большой длиной волны делает работу в этой части спектра очень трудной. Данные Уила представлены на фиг. 66, а мои — на фиг. 67. Узкая кривая в синей области спектра на фиг. 66 сильно напоминает мой «синий модулятор», реакция которого изолирована на глазе лягушки прямым, а на глазе кошки косвенным методами.

Это лишь начало работы новым методом, который можно еще усовершенствовать. Такие исследования являются желательным дополнением к методике экстрагирования, основанной на действии детергентов.



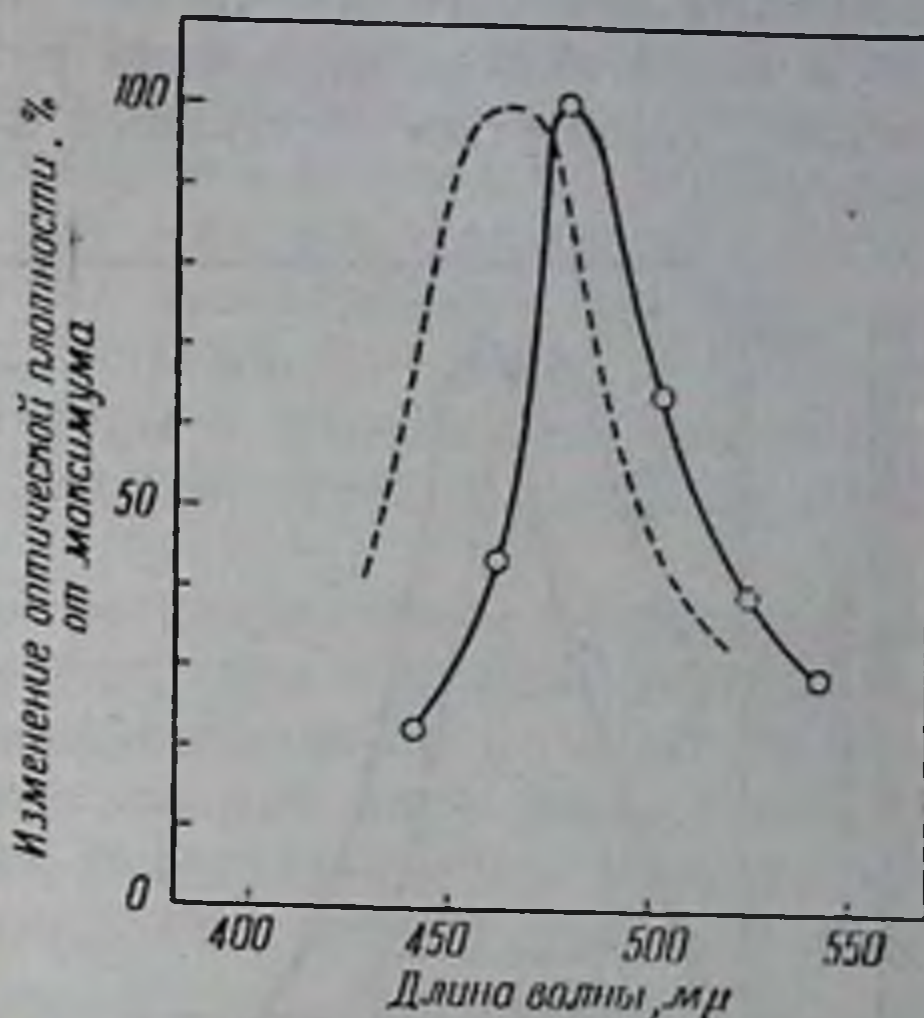
Ф и г. 67. Средние кривые отдельных модуляторов, полученные при помощи избирательной адаптации (Гранит, 1945с).

● «красные» модуляторы; ○ «зеленые» модуляторы; ■ «синие» модуляторы. Кривые ограничивают разброс точек.

Недавно Доннер (1953) при помощи своих усовершенствованных микроэлектродов измерил распределение чувствительности

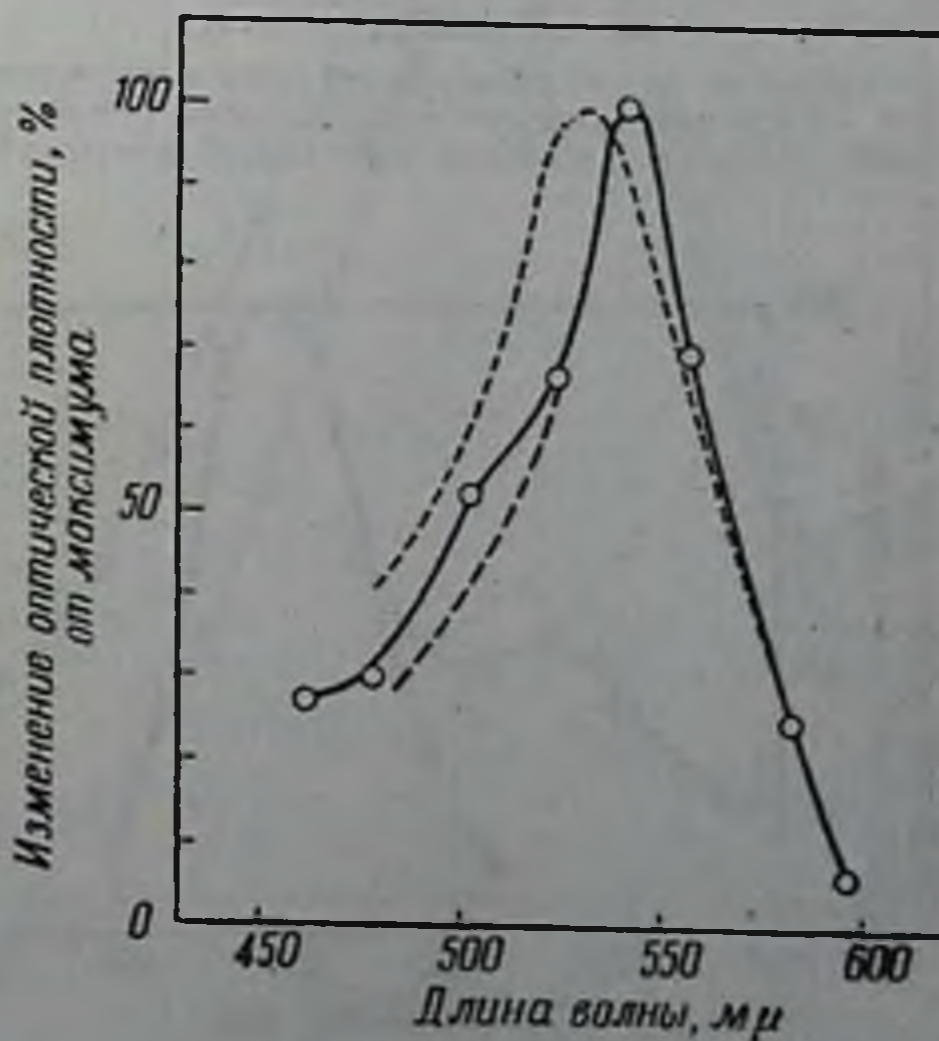
в отдельных элементах глаза голубя, у которого легко находить колбочковые участки. Кроме доминаторов с широкими кривыми чувствительности (см. фиг. 60), он обнаружил модуляторы с узкими кривыми (фиг. 68—70). Он приводит также кривую модулятора лягушки, взятую из моей работы (Гранит, 1942а), от которой кривые голубя отличаются тем, что они уже и слегка сдвинуты в сторону длинных волн. Этот сдвиг Доннер приписывает окрашенным масляным шарикам. Самым интересным является чрезвычайная узость этих кривых, характеризующих соответствующую сигнализацию, которая передается по зрительному нерву. У голубя глаза не хуже, а даже, вероятно, лучше наших собственных (во всяком случае, гораздо лучше снабжены колбочками); таким образом, улучшение колбочкового зрения, по-видимому, связано не с расширением отдельных полос поглощения по спектру, а наоборот, с противоположным процессом дальнейшего их сужения.

В моих опытах (Гранит, 1943b) на колбочковом глазе змеи (*Tropidonotus*) выяснилось, что и здесь легко обнаружить «красный» и «зеленый» модуляторы. Для синего конца спектра энергия, даваемая прибором (монокроматором Хильгера—Таттона), вероятно, была недостаточна, или же «синие» модуляторы слишком малочисленны. На фиг. 71 показан «чистый красный» модулятор и другой «красный», но имеющий горб в зеленой области спектра. «Зеленые» модуляторы, по-видимому, связаны с «красными». «Красные» модуляторы с максимумом около 600 мμ наиболее легко изолировать, и они были обнару-



Ф и г. 68. Кривые «синего» модулятора (Доннер, 1953).

— средняя кривая голубя по четырем элементам; — — — кривая модуляторов лягушки (Гранит, 1942b). Спектр с равной квантовой энергией.



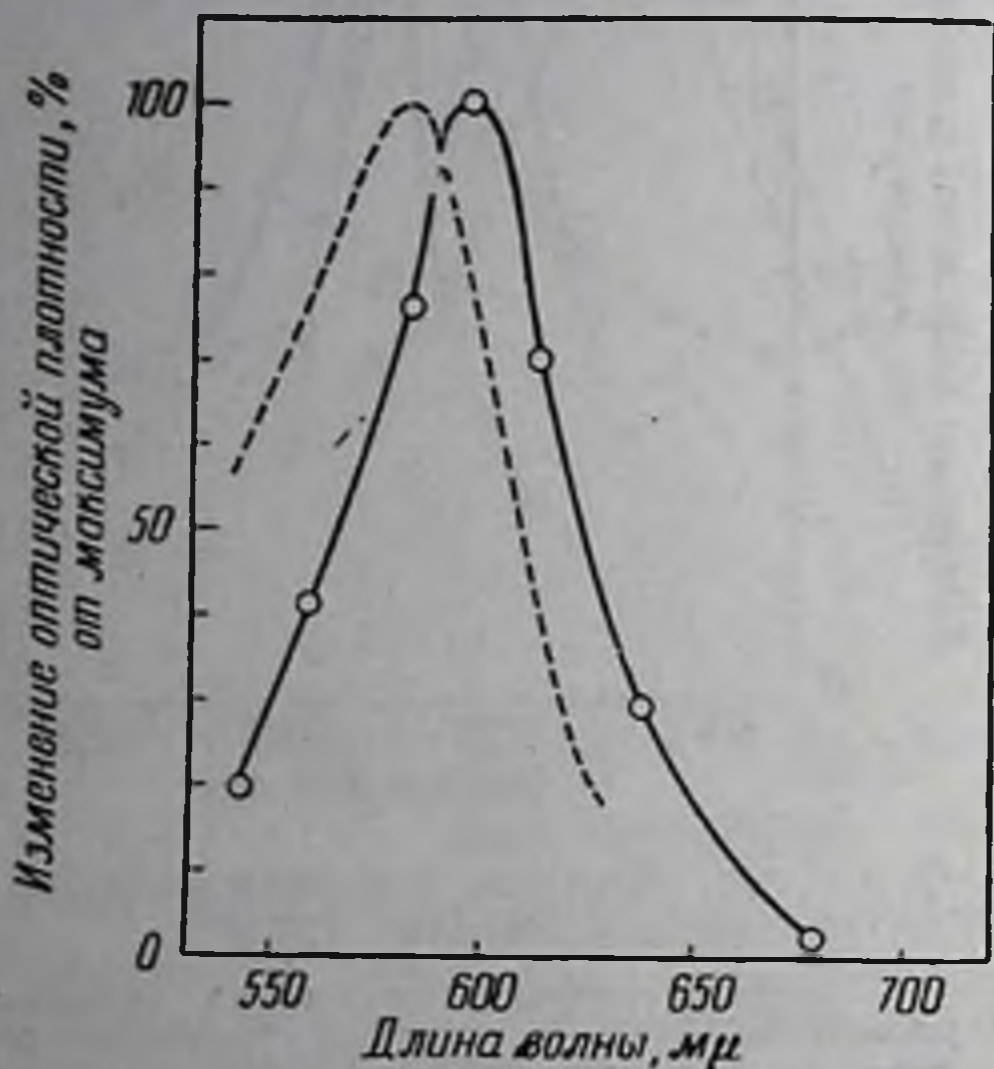
Ф и г. 69. Кривые «зеленого» модулятора (Доннер, 1953).

— средняя кривая голубя по шести элементам; — — — кривая модулятора лягушки (Гранит, 1942b). Спектр с равной квантовой энергией.

жены у различных животных, обладающих системой ретинальдегида₁ со скотопическим доминатором около 500 мμ и фотопическим доминатором около 560 мμ.

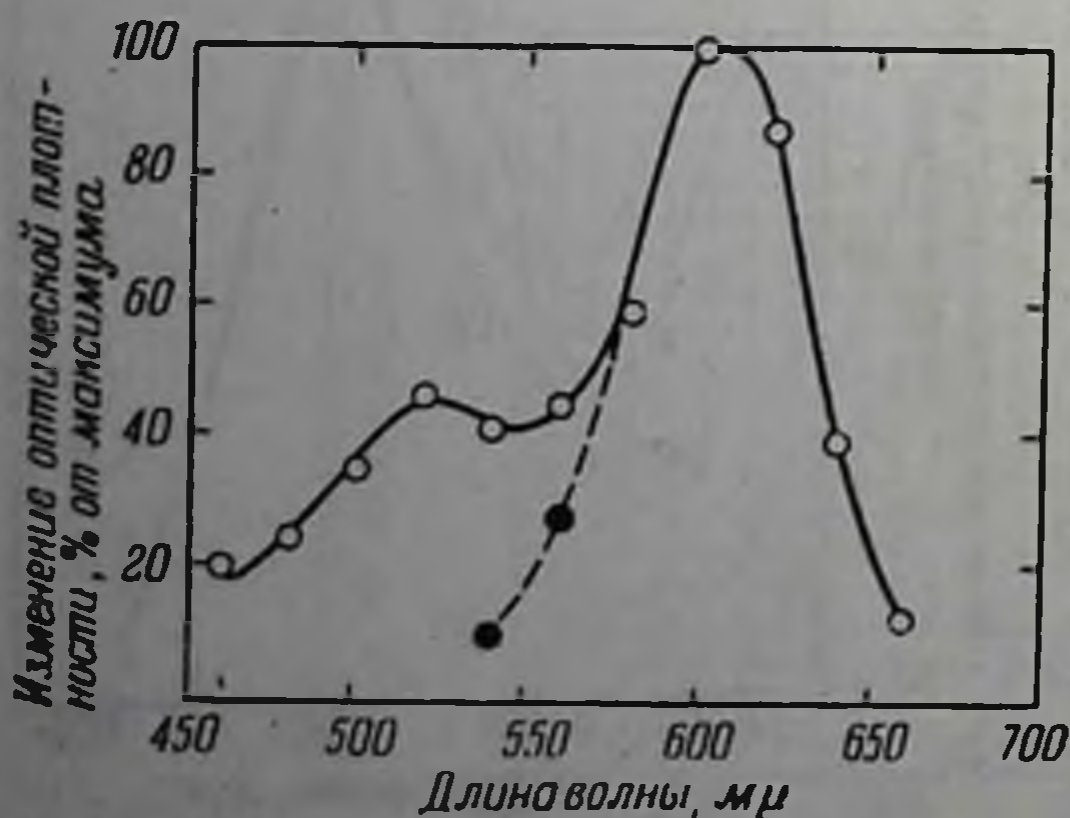
В глазе рыб (содержащем ретинальдегид₂) со спектром поглощения, сдвинутым в сторону длинных волн, максимум кривой «красного» модулятора оказался расположенным при 650 мμ (Гранит, 1941d). Как уже указывалось выше, зрение человека основано на фотохимической системе первого типа (обсуждение вопроса об альдегидах витаминов А₁ и А₂ как соответствующих хромофорных группах в этих системах см. также Гранит, 1947; Уолд, 1953; Боли и др., 1946, 1948; Мортон и др., 1947).

Недавно Светихин (1945а, б), вводя микроэлектроды в рецепторный слой сетчатки рыбы, в предварительных опытах обнаружил такое же различие цветов, как и в моих опытах на рыбах и черепахах. Его утверждение, что он имел дело с одиночными колбочками, вряд ли основано на достаточно убедительных данных. Несомненно, однако, что отведение производили от относительно ограниченного участка. К сожалению, им не были получены кривые в единицах фотохимической зависимости $1/E$. Микроэлектроды, вводимые в сетчатку, использовали также Томита и другие (1953), изучавшие чувствительность сетчатки лягушки. При этом были получены данные, показывающие возможность различения цвета, однако их в настоящее



Ф и г. 70. Кривые «желтого» модулятора (Доннер, 1953).

— средняя кривая голубя по трем элементам;
--- кривая модулятора лягушки (Гранит, 1942b). Спектр с равной квантовой энергией.



Ф и г. 71. «Красный» модулятор колбочкового глаза змеи (Гранит, 1943b).

○ средние данные по семи сериям; ● средние данные по двум сериям, в которых горб в зеленой области спектра небольшой или совсем отсутствует.

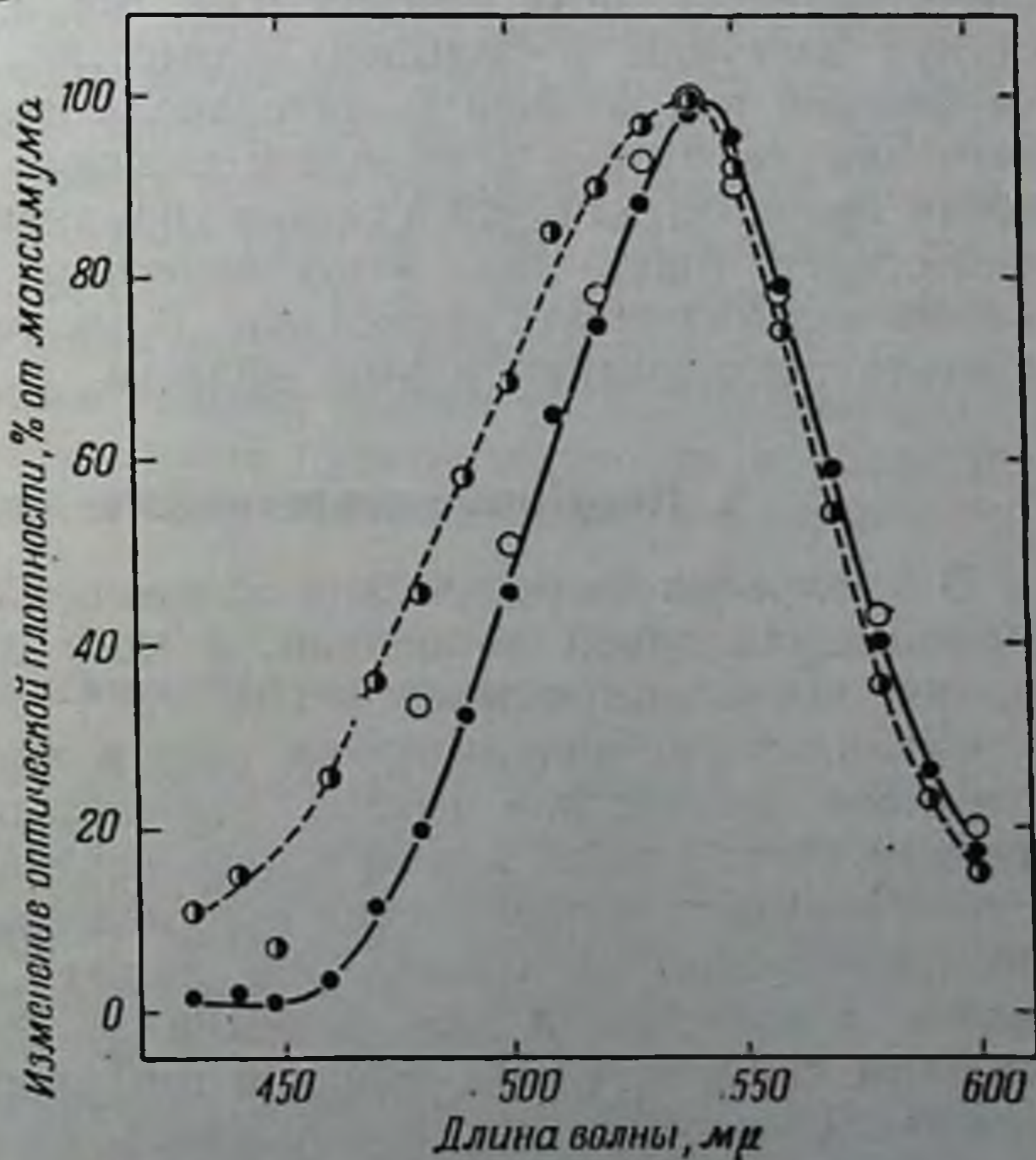
время очень трудно сравнить с результатами фотохимических исследований.

Необходимо отчетливо представлять, что концепция «доминаторов» и «модуляторов» касается тех сигналов, которые передаются волокнами зрительного нерва в более высокие центры мозга и что анализ проводили лишь на уровне волокон зрительного нерва. Следовательно, эти обобщения не зависят от природы механизмов (только фотохимических или фотохимических плюс нервных), приводящих к тому, что сигнализация приобретает эту специальную форму. Она просто *имеет* эту форму, и поэтому необходимо рассматривать модуляторы и доминаторы как механизм, который был создан природой для передачи особого рода информации в мозг.

Учитывая, однако, что сигналы, регистрируемые в зрительном нерве, уже прошли через сетчатку, чрезвычайно интересно выяснить, насколько хорошо они воспроизводятся в случае скопического и фотопического доминаторов для двух таких различных систем, как у рыбы и кошки (при усреднении реакции от большого числа одиночных волокон). Ряд данных (см. гл. VIII)

указывает, что усреднение является важным фактором в центральной интерпретации. В отношении фотохимических эквивалентов модуляторов большую часть работы еще предстоит проделать. Как я уже указывал раньше (1947), только тогда, когда будет твердо установлено, что кривые поглощения экстрактов из колбочек соответствуют достаточно чистым веществам, можно будет предлагать другие (по сравнению с фотохимическими) объяснения несоответствия результатов фотохимических и электрофизиологических исследований.

С того времени, как это было сказано, появилась возможность сравнивать дальше кривые доминаторов с фотохимическими, кривыми поглощения. Единственное детальное сравнение модулятора и кривой по-



Ф и г. 72. Сравнение светочувствительного вещества с узкой полосой из глаза лягушки (Арден, 1953) со средним «зеленым» модулятором Гранита (1942а).

Объяснение см. в тексте.

глощения было проведено в работе Ардена (1953, 1954а, б, с) на взвесах рецепторов лягушки в сахарозе. При этом удается избежать применения детергентов. На фиг. 72 представлены кривая, полученная Арденom (сплошная линия), и средние величины из моих данных по трем «зеленым» модуляторам глаза лягушки (светлые кружки). Пунктирная линия получена, исходя из предположения, что членики рецепторов поглощают свет при 460 мμ, однако сам Арден склонен считать правильной сплошную линию.

Другая сторона вопроса (в отношении нервных структур), теоретически разрабатываемая Джаном (1946а), экспериментально изучалась мной (Гранит, 1949) на сетчатке кошки, для которой действительно удалось показать, что красный и зеленый раздражители взаимодействуют в одном и том же элементе. Это, однако, лишь один из возможных вариантов. Делать сейчас вывод (как это делает Уолд, 1953), что узость кривых модуляторов при любых обстоятельствах объясняется взаимодействием нервных элементов, было бы преждевременным; в настоящее время такой вывод представляется даже невероятным. Когда колбочковые вещества станут доступны в большем количестве, не представит особых трудностей при помощи значительно усовершенствованной микрометодики вернуться к проблеме нервного взаимодействия. Одно время предполагали, что в глазах упоминавшихся выше животных существует лишь два фотохимических вещества. Эту точку зрения нельзя считать правильной. В настоящее время необходимо усилить исследования в этой области.

5. Некоторые теоретические осложнения

В отношении теоретических осложнений, касающихся доминаторно-модуляторной концепции, я могу лишь повторить точку зрения, высказанную мной в 1947 г.

«Доминаторно-модуляторная теория имеет дело лишь с определенным количеством фактов, относящихся к рецепции и различению света разной длины волны, фактов, которые были накоплены в результате применения в исследованиях на глазе электрофизиологической методики; она также касается связи этих фактов с известными нам данными по фотохимии и анатомии сетчатки. Следовательно, вопрос о том, способно ли данное экспериментальное животное использовать свой ретинальный механизм различения длин волн, не представляет непосредственного интереса. Еще менее можно требовать от этой теории, чтобы она отвечала на вопрос, обладает ли животное и в какой степени *цветовым зрением*» (Гранит, 1947).

Отсюда не следует, что надо совершенно воздерживаться от объяснения физиологических механизмов; во многих приведенных выше случаях это было сделано с большим успехом. Нет никакого смысла отказываться рассматривать данные, полученные методами, отличными от психологических. Задача физиологии

состоит в том, чтобы выяснить во всех доступных звеньях механизмы поведения, основывающиеся на деятельности наших «внутренних измерительных приборов».

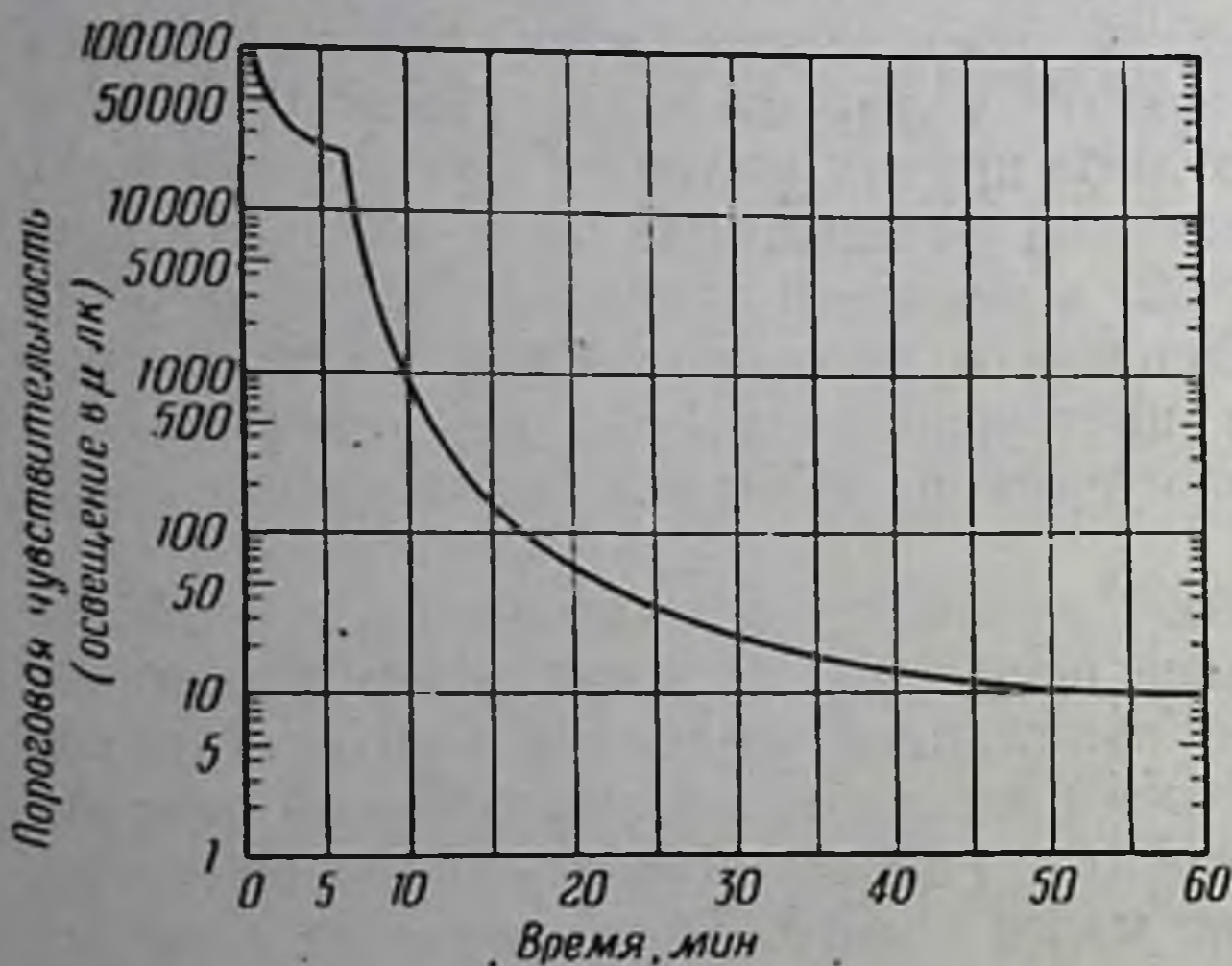
Учитывая все это, доминаторы, как уже говорилось, вряд ли можно считать ответственными за что-либо, кроме различения средней скотопической и фотопической яркости; модуляторы же обеспечивают различение длин волн. Такова была моя точка зрения в 1947 г., когда я разбирал некоторые относящиеся сюда психофизические данные. По существу, она остается такой же и сейчас. Доминаторы считали носителями эффекта Пуркинье, и нет причин отказываться от этого взгляда. Насколько мне известно, нет также каких-либо других физиологических данных, касающихся природы механизма различения длин волн. Юнг и сотрудники (Юнг и др., 1952) в недавней содержательной работе с микроэлектродным отведением от зрительной коры кошки еще не затрагивают вопросов цветовосприятия. Я не намереваюсь обсуждать данные физиологической оптики с психофизической точки зрения.

Очень полное и полезное руководство опубликовал недавно Ле-Гран (1952). В настоящее время это лучший обзор в данной области. Несколько более популярной является книга Линкца (1952). Цветовое зрение с точки зрения трихроматической теории довольно подробно обсуждалось Райтом (1946), однако впоследствии в этот вопрос внесено много нового. Так, например, Стайлс (1953) на Международной конференции по физиологической оптике в Мадриде представил новые важные данные по экспериментальному разделению кривых цветовой чувствительности в области коротких волн. Хартридж (1950) изложил свою полихроматическую теорию.

6. Роль зрительного пурпура

Вероятно, нет ни одной области физиологии зрения, в которой преждевременные обобщения, основанные на предположениях, казавшихся простыми и неоспоримыми, оказывались бы более обманчивыми, чем вопрос о механизме действия зрительного пурпура на палочки. Принято считать, что, поскольку свет обесцвечивает зрительный пурпур, а регенерация происходит в темноте, этот процесс обеспечения и является основой фотохимического действия. Такой взгляд берет начало со времен получения Кюне (1877—1878) чрезвычайно интересных оптограмм. Он проецировал переплет окна своей лаборатории на сетчатку лягушки и обнаружил, что окно воспроизводится, подобно фотографическому изображению, в виде оптограммы, образуемой выцветшими участками зрительного пигмента. Затем стали применять предложенный Аубертом (1865) количественный психофизический анализ увеличения световой чувствительности светоадаптированного глаза, находящегося в темноте. Кольрауш

(сводка, 1931b) первый показал, что процесс темновой адаптации, выраженный в логарифмах пороговой чувствительности, идет по кривой, изображенной на фиг. 73. Существует начальная быстрая и медленная растянутая фазы увеличения чувствительности (снижение порога). Гехт (см. сводку, 1937) повторил и расширил эти наблюдения и, по существу, согласился с Кольраушем, что начальную часть кривой нужно приписать колбочкам, вторую (после скачка наклона кривой) — палочкам. Как считают, характер второй фазы кривой указывает, что чувствительность является функцией количества восстановленного зрительного пурпура, присутствующего в каждый данный момент в темноте. Такую же кривую можно получить на смешанном глазе лягушки при помощи электроретинографического метода (Риггс, 1937), а также регистрируя импульсы (Гранит, 1942a). Не может быть сомнений, что, в общем, первую часть кривой нужно приписать колбочкам, а



Ф и г. 73. Ход темновой адаптации глаза человека (Райт и Гранит, 1938).

Пороговая чувствительность дана в логарифмической шкале.

вторую — палочкам. Действительно, быстрая и медленная регенерация были описаны позже Уилом (1953b), непосредственно измерявшим интенсивности света, отражаемого от сетчатки, о чем уже упоминалось выше. Процесс восстановления зрительного пурпура в глазе крысы (Тенсли, 1931) и лягушки (Цеви, 1939) был прослежен количественно и, как оказалось, хорошо соответствовал теоретически ожидаемым результатам. Эта теория была хорошо сформулирована Литго (1940) в статье, посвященной ее критике:

«... согласно фотохимической точке зрения можно сказать, что для получения минимального эффекта какое-то постоянное количество зрительного пурпура должно быть разрушено; чем больше имеется зрительного пурпура, тем меньше требуется освещения, чтобы вызвать распад необходимого количества пурпура. Эта простая теория может быть сформулирована следующим образом: для пороговых раздражений произведение освещения на концентрацию зрительного пурпура равно некоторой постоянной величине (при условии, что оптическая плотность зрительного пурпура невелика)».

Около 1937 г. мне стало казаться, что все эти представления необходимо пересмотреть. Поэтому мы (Гранит, Холмберг и Цевн, 1938) провели непосредственное сравнение величины начального, так называемого потенциала b (см. гл. V), или волны b , электроретинограммы лягушки и количества зрительного пурпура, которое может быть экстрагировано. Сначала устанавливали определенную величину тестовой реакции на свет с длиной волны 500 $m\mu$, даваемый монохроматором Хилгера—Таттона. Затем фильтр с плотностью 1,3 временно удаляли, и глаз в течение 5 мин. адаптировали к свету какой-нибудь длины волны, взятому из равноэнергетического спектра (Гранит, Терман и Вреде, 1938). После возвращения фильтра на место происходило значительное уменьшение волны b , вызываемой тестовым раздражителем. Степень уменьшения зависела от длины волны адаптирующего света. Восстановление наблюдали в течение 6 мин. Затем тот же опыт был повторен на большом числе животных, причем после 5-минутного действия адаптирующего света сетчатку удаляли и помещали в дигитонин для экстракции зрительного пурпура. Я привожу ряд цифр, отражающий степень восстановления высоты волны b при действии света различных длин волн спустя 75 сек. после прекращения выцветания. Эта дополнительная задержка (75 сек.) соответствует некоторому восстановлению, происходящему за время, необходимое для удаления сетчатки и помещения ее в дигитонин. Результаты удобно представить в величинах теоретических ожидаемой концентрации зрительного пурпура, вычисленной, исходя из степени уменьшения волны b .

Длина волны, $m\mu$	585	560	540	500	470	450	430
Уменьшение концентрации, % .	74	69	77	59	56	35	27

Уменьшение довольно значительное, и если чувствительность, выраженная величиной волны b (как будет показано в гл. V, это очень хороший показатель), действительно зависит от концентрации зрительного пурпура, такое падение должно быть легко различимо. Напомним (см. гл. I), что величина волны b приблизительно пропорциональна логарифму интенсивности; поскольку чувствительность обратно пропорциональна интенсивности, цифры, приведенные выше, означают, что мы имеем дело с очень большим падением чувствительности, порядка 100—1000 раз.

Далее опыт был повторен следующим образом. Один глаз животного оставляли темноадаптированным и использовали в качестве контроля, другой же подвергали световой адаптации, так же как и в электрофизиологических экспериментах. Контрольные опыты на достаточном числе животных показали, что концентрация зрительного пурпура в обоих (правом и левом) темноадаптированных глазах не различается более чем на один процент. При сравнении 15 темноадаптированных контрольных сетчаток

(глаза одной стороны) с 15 выцветшими сетчатками (глаза другой стороны) оказалось, что в обеих сериях концентрация пурпура одинакова (в пределах 1%), причем в отдельных случаях разница колебалась между -4 и $+6\%$. Таким образом, адаптация к слабому монохроматическому свету, несмотря на уменьшения волны λ , не приводит к сколько-нибудь заметному уменьшению концентрации зрительного пурпура. (Между прочим, интересно отметить, что короткие волны более эффективны в смысле уменьшения волны λ , чем длинные волны; см., например, Гранит, 1947.)

Легко проверить эти результаты, пропуская через растворы самого зрительного пурпура спектральные лучи, используемые для адаптации, так же, как это делали с глазом лягушки. Даже если в течение 10 мин. абсорбционные кюветы (длиной 20 мм), содержащие раствор, освещать светом с длиной волны оптимальной для спектра поглощения зрительного пурпура (500 мμ), то уменьшение будет составлять максимум 2—3%. Недавно это было подтверждено Хэгинсом и Раштоном (1953), применявшими разработанный Раштоном метод прямого прижизненного измерения поглощения света зрительным пурпуром в глазе. Свет, по силе в 100 000 раз больший порогового для человека, не влиял на оптическую плотность родопсина. Раштон (личное сообщение), изучая зрительный пурпур в растворе, обнаружил, что при действии света, вызывающего изменение порога в 50 раз, его количество уменьшается на несколько тысячных¹.

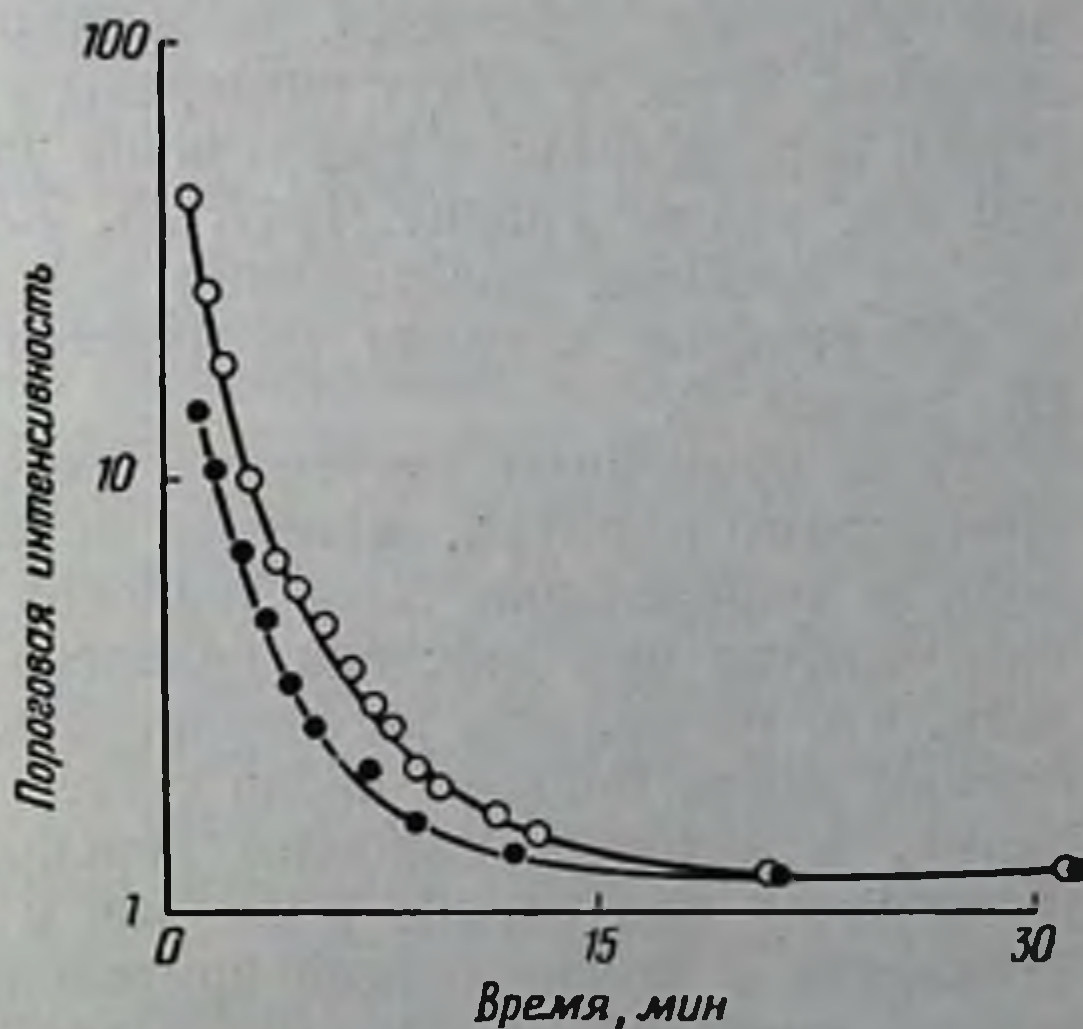
Литго (1940), согласившись с результатами наших ранних исследований, сам добавил ряд аргументов, взятых из психофизических опытов. Кроме того, он предположил, что обнаруженное явление объясняется нервными факторами. Согласно нашей точке зрения, большая часть зрительного пурпура является запасом в том смысле, что не участвует в фотохимической реакции, приводящей к возбуждению. Раштон и Коэн (1954) определили суть этих новых данных, подчеркнув, что существует «огромное несоответствие между яркостью, необходимой для выцветания сетчатки, и яркостью, вызывающей уменьшение электроретинограммы». Действительно, Баумгардт (1950) вычислил, что для возбуждения сетчатки необходимо очень небольшое количество зрительного пурпура и при этом, если не применять сильный свет, разрушается очень небольшая его часть. Данные Нёля (1953) показывают, что, судя по всему, большая часть наружных члеников палочек (структуры, содержащие зрительный пурпур) может дегенерировать (глаза кролика) без того, чтобы произошло значительное уменьшение волны λ (см. гл. V).

¹ Позднее Уолд (1954), занявшись этой проблемой, вычислил, что освещение глаза в течение 5 сек. при интенсивности света 100 лк вызывает разрушение самое большее 1200 молекул родопсина из 18 миллионов молекул, содержащихся в одной палочке. Такой свет, однако, должен привести к повышению порога в 8,5 раз.

Как уже говорилось, Литго (1940) указал на несоответствие между световой чувствительностью, определяемой психофизическим методом во время темновой адаптации, и концентрацией зрительного пурпура, определявшейся на животных. Особенно четкая экспериментальная критика старой точки зрения была дана недавно Раштоном и Коэном (1954). Они адаптировали свои глаза в течение 3 мин. к свету яркостью 30 фут-ламбертов и, исходя из квантовой эффективности зрительного пурпура в растворе (Дартнол, Гудив и Литго, 1936), вычислили, что при этом может разрушиться лишь 0,3% пигмента. Хагинс и Раштон (неопубликованные данные), используя прижизненный метод Раштона на кроликах и кошках, нашли, что скорость выцветания на периферии живого глаза примерно такая же, как в растворе, или слегка меньше. Однако в их опытах чувствительность была сильно уменьшена; кривая ее восстановления прослеживалась путем попеременного действия на сетчатку двух вспышек, одной — длительностью 0,5 сек. и занимающей поле в 2° , и другой — длительностью 7 мсек с полем всего лишь $3'$. Обе полученные кривые представлены на фиг. 74; верхняя кривая относится к величине порога для большего поля, нижняя — к величине порога для меньшего поля. Чем же объясняется

более быстрая темновая адаптация в случае верхней кривой?

Поскольку величина зрачка сохранялась постоянной и свет фокусировался в его центре, соотношение падающего и поглощенного света должно быть также постоянным. Однако при большей вспышке увеличивается как время суммации, так и площадь суммации, что, согласно Крейку и Вернону (1941), способствует процессу темновой адаптации (ср. Литго, 1940; Каффлер, 1953 (см. гл. II); Пирен и Дентон, 1952). Показателем чувствительности служил порог, т. е. минимально необходимое число квантов света. Чем больше площадь и длительнее время освещения, тем больше вероятность, что будет уловлено определенное число квантов и вследствие этого возникнут импульсы



Фиг. 74. Изменение пороговой интенсивности минимально различимой световой вспышки после конца световой адаптации (300 фут-ламбертов, в течение 20 сек.) (Раштон и Коэн, 1954).

○ поле 2° , длительность вспышки 0,5 сек.;
● поле $3'$, длительность вспышки 7 мсек.
Кривые вычерчены так, чтобы они совпадали при полной темновой адаптации. Пороговая интенсивность дана в логарифмической шкале.

в зрительном нерве. Поскольку для нижней кривой площадь раздражения мала и вспышка очень непродолжительна, возникает вопрос, почему в этом случае квантовая чувствительность (величина, обратная числу квантов) уменьшается под влиянием световой адаптации, несмотря на фактическое отсутствие выцветания зрительного пурпура.

Раштон и Коэн пришли к выводу, что изменения квантовой чувствительности в значительной степени зависят от процессов, происходящих в нервной сети сетчатки (о которых говорилось в гл. II). Так, результаты работы показали, что квантовая чувствительность уменьшается при световой адаптации и увеличивается при темновой адаптации, по-видимому, благодаря процессам в сетчатке. В гл. V будут приведены и другие примеры взаимодействия, исследованного при помощи электрофизиологических методов (см. также Гранит, 1947, гл. XI и XIII). Возможно также, что от площади раздражения и состояния адаптации зависят и эфферентные влияния на чувствительность сетчатки (см. гл. III, раздел 6).

Пока применяют умеренную световую адаптацию, выцветание зрительного пурпура, вероятно, не играет никакой существенной роли в определении хода темновой адаптации. Если родопсин разрушается при действии сильного света, то естественно ожидать, что он должен регенерировать, чтобы не исчезнуть вовсе. Можно найти большое число статей и сводок по темновой адаптации, в которых наиболее неясные в этой области вопросы излагаются как вполне решенные с точки зрения старых представлений о концентрации зрительного пурпура. Поэтому, возможно, следовало бы уточнить все затруднительные и неясные пункты (ср. Джан, 1946b), которые необходимо выяснить, прежде чем можно будет сказать, что мы знаем, как возбуждаются палочки, содержащимся в них зрительным пигментом.

Существует, например, серьезное противоречие между тем фактом, что большая часть наружных члеников палочек может быть разрушена без существенных изменений в электроретинограмме (Нель, 1953), с одной стороны, и необходимостью наличия высоких концентраций зрительного пурпура для получения максимального электрического ответа (Гранит, Мунстерхельм и Цеви, 1939) — с другой. Известно также, что после адаптации к сильному свету восстановление чувствительности (в логарифмической шкале) идет примерно параллельно увеличению концентрации зрительного пурпура (см., например, Тенсли, 1931; Карпе и Тенсли, 1947; Джонсон и Риггс, 1951; Бест 1953a) и что оно занимает примерно такое же время, как и регенерация зрительного пигмента. Однако чувствительность определяется величиной, обратной количеству энергии, а не логарифмом порогового раздражения. Кроме того, существуют, вероятно, колбочкоподобные палочки (Гранит, 1947), которые могут содержать относительно устойчивую форму родопсина.

Выцветание и регенерация пигмента не играют никакой роли в глазе *Limulus*. Однако, как указывали Гартлайн и Макдональд (1947), изменения в таком глазе, помещенном после световой адаптации в темноту, в некоторых отношениях удивительно похожи на то, что происходит в палочках кошки и человека.

Обращаясь к зрительному пурпуру в растворе с целью изучения самого фотохимического эффекта, можно отметить, что первым наблюдением, указывающим путь к более глубокому пониманию явлений, было открытие Литго (1937) переходящего оранжевого. Он обнаружил, что при содержании раствора на холоду свет превращает зрительный пурпур в вещество, имеющее оранжевый цвет, которое исчезает при нагревании. Этот процесс является фотохимическим, причем последние изменения термические. Литго и Квиллиам (1938) определяли затем кривую поглощения переходящего оранжевого (ср. Дартнол, Гудив и Литго, 1938), тогда как Брода и Гудив (1941) разработали методику изучения зрительного пурпура в водно-глицериновых растворах при температуре на несколько градусов ниже нуля. Таким образом, они смогли лучше чем прежде выделить фотохимический эффект, независимый от температуры, из термической реакции превращения переходящего оранжевого. Работа в этом направлении была продолжена Уолдом и его сотрудниками (см., например, Уолд, 1953), которые согласны с английскими исследователями, что обнаруживаемое в растворе очень небольшое смещение в сторону коротких волн (порядка всего лишь 5 μ) является единственным эффектом, вызываемым действием света. Уолд, однако, применял другую терминологию; он разделил последнюю термическую реакцию на несколько компонентов.

Для настоящего изложения важно, что действительные фотохимические изменения (так же, как и в самой сетчатке) могут состоять в небольшом смещении спектра поглощения в сторону коротких волн. В живом глазе это смещение вряд ли можно измерить. Однако его связь с выцветанием и регенерацией пигмента можно и нужно исследовать, чтобы перекинуть мост между фотохимией и медленными химическими процессами выцветания и регенерации, которые в настоящее время при поверхностном рассмотрении кажутся такими малозначащими в процессе зрения, хотя до этого в течение почти ста лет считались первостепенными. В настоящее время мы должны принять, что выцветание зрительного пурпура служит лишь для того, чтобы предохранить его от разрушающего действия света, когда зрительные функции начинают осуществляться колбочками. Это возвращает нас к вопросам, касающимся световой чувствительности и концентрации зрительного пурпура, обсуждавшимся выше. Блисс (1948) нашел, что красноватый пигмент из глаза головоногих моллюсков, который он назвал цефалопсином, является невыцветающим родопсином, и все же он определенно служит веществом, участвующим в фотохимической реакции на свет. Этому животному, имею-

щему однородный рецепторный состав, по-видимому, не нужно удалять один зрительный пигмент при работе другого. Позднее зрительные пигменты головоногих моллюсков изучали Сент-Джордж, Голдстон и Уолд (1952).

Что касается самого процесса возбуждения, то Дартнол (1948b) предположил, что активация хромофора зрительного пурпура квантами света может осуществляться посредством химического процесса, приводящего к переносу электрона по сопряженной цепочке на белковую основу и оттуда, *in vivo*, к ретинальному концевому органу, с которым, по всей вероятности, и связаны молекулы зрительного пурпура. Уолд и Броун (1952) считают, что возникновение генераторного потенциала связано с SH-группами. В настоящее время, однако, этот вывод является следствием скорее их метода исследования, чем их данных. В связи с этим интересно напомнить о слоистой структуре палочек, обнаруженной Шмидтом (1938) и изучавшейся Шёстрандом (1949, 1953a, b) при помощи электронного микроскопа. Если наружные членики палочек состоят из наложенных друг на друга дисков, как рисует Шёстранд, то, учитывая упоминавшиеся выше данные Неля (см. также гл. V), можно задать вопрос, сколько же дисков необходимо для возбуждения. Ответ на этот вопрос заключается в том, что нужны, возможно, лишь самые глубокие диски. Это приводит нас к первоначальному предположению Гранита, Холмберга и Цеви (1938), что в таком случае избыток зрительного пурпура можно действительно рассматривать как «запас».

Глава V

ЭЛЕКТРОРЕТИНОГРАММА

1. Введение

Электрофизиология сетчатки возникла в то время, когда были известны лишь потенциалы действия мышцы и нерва (в отношении истории этого вопроса я могу сослаться на свою книгу 1947 г.). Небезынтересно напомнить, что электрическая реакция сетчатки на свет была открыта независимо друг от друга в Швеции (Упсала) Холмгреном (1865—1866, 1870—1871) и в Шотландии (Эдинбург) Дьюаром и Мак-Кендриком (1873а, б), пришедшими, исходя из совершенно различных предположений, к одному и тому же результату. Шотландские авторы полагали, что недавно обнаруженное фотоэлектрическое действие света может быть средством активации глаза; Холмгрен же вслед за Дюбуа-Реймоном (1849) намеревался исследовать то, что рассматривали как естественный поперечный срез зрительного нерва, на котором можно было бы наблюдать потенциал покоя и его изменения под влиянием импульсов, не убивая конец нерва. Он был удивлен, обнаружив на глазе рыбы, с которым он работал, что стрелка гальванометра отклоняется как при включении, так и при выключении света, и сначала истолковал эти результаты неправильно, полагая, что наблюдал потенциалы действия нерва. Позднее Холмгрен (1870—1871) исследовал распределение потенциала покоя вокруг глаза и, исходя из результатов этой работы, пришел к выводу, что электрическая реакция на начало и прекращение освещения возникает в самой сетчатке.

В значительной мере благодаря изумительным гистологическим исследованиям Рамон-и-Кахала (1933) стали понимать, каким сложным органом является сетчатка позвоночных; однако лишь в электронную эпоху исследования чувствительности такое понимание стало частью физиологических представлений. Начало этой новой эпохе положили первые работы Эдриана и Меттьюс (1927а, б; 1928) на зрительном нерве морского угря. Сводка последующих достижений вплоть до 1945 г. дана в моей книге (1947), а более поздняя сводка, посвященная организации элементов сетчатки, была опубликована в 1950 г. (Гранит, 1950b). Здесь я хочу дать беглый обзор этого вопроса, чтобы вкратце отметить

современные успехи, достигнутые в изучении электроретинограммы, и указать на некоторые общие направления в разработке этой проблемы. Данный обзор не носит монографического характера с упоминанием всех исследований. Однако при изложении основных идей будет приведено достаточное число соответствующих работ, чтобы дать читателю представление об источниках этих идей и все более увеличивающемся числе исследовательских центров, занимающихся электроретинографией.

При разборе фиг. 30 и 31 уже указывалось, что кроме слоя рецепторов в сетчатке существуют еще два нейрона — биполярные и ганглиозные клетки, и что аксоны последних являются тем, что мы условно называем волокнами зрительного нерва, хотя, говоря более точно, их по аналогии с другими отделами нервной системы следовало бы называть волокнами зрительного тракта. Кроме того, в сетчатке существуют боковые связи, образованные горизонтальными и амакриновыми клетками. Об эфферентных путях уже говорилось в гл. III, раздел 6. Интересующимся этим вопросом можно рекомендовать богатую по содержанию книгу Поляка (1941) по гистологии сетчатки.

2. Электроретинограмма — суммарная реакция

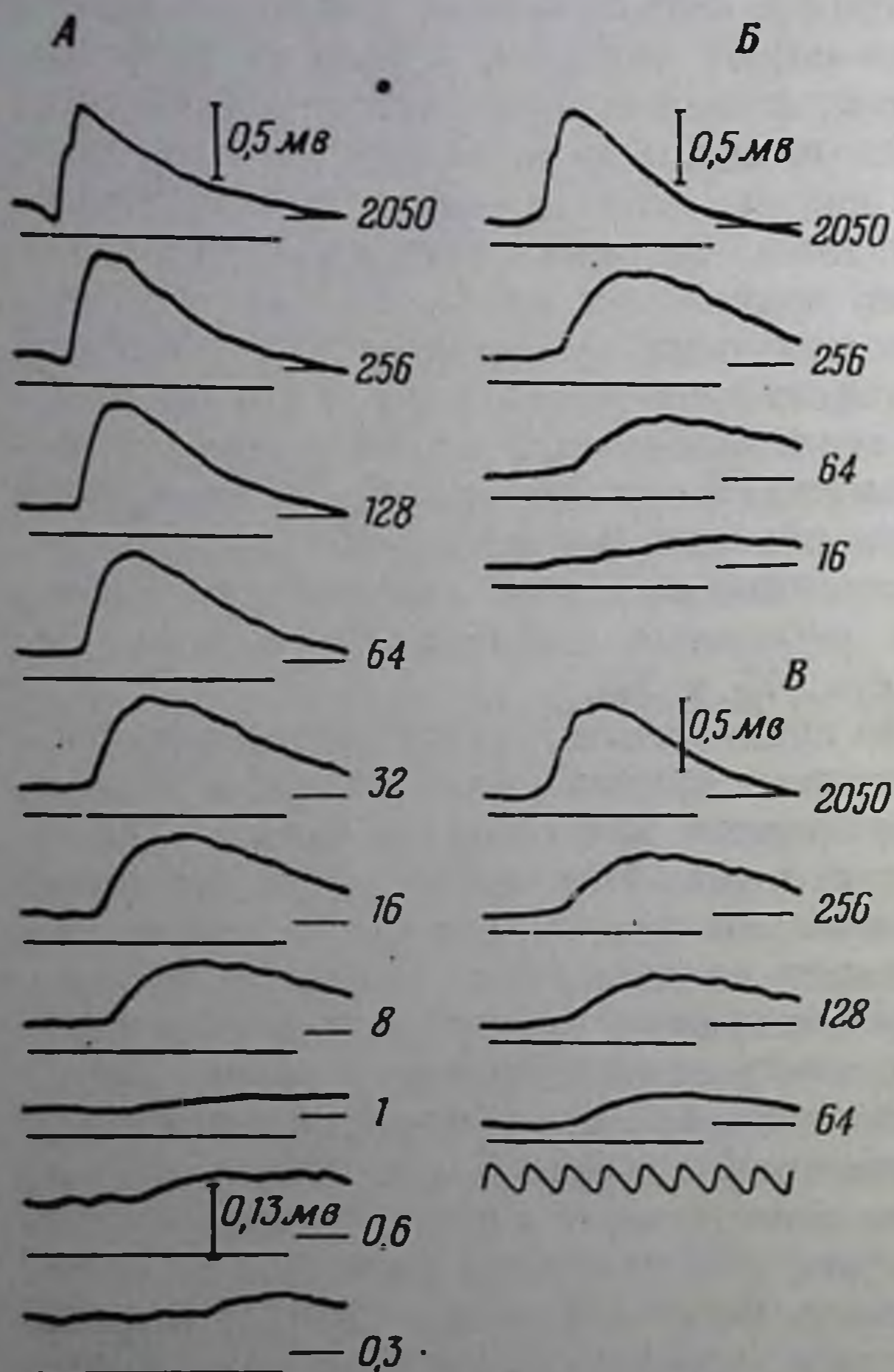
Прежде всего необходимо напомнить, что электроретинограмма, отводимая *in situ* стандартным способом, когда один электрод помещают на роговице, а другой — на теле животного, является суммарной реакцией, зависящей от благоприятной ориентации некоторых ретинальных структур, способных проводить ток в одном направлении. Такими ориентированными структурами являются слои рецепторов и биполярных клеток. Имеются также две пограничные мембраны — наружная и внутренняя; первая находится у основания рецепторов, а вторая — за ганглиозными клетками. Однако согласно электронно-микроскопическим исследованиям Шёстранда (1949, 1953а, б) наружная пограничная мембрана, собственно говоря, не является мембраной, а состоит из связанных друг с другом изолированных колец, расположенных вокруг каждой рецепторной клетки. Тем не менее эти «мембраны» могут иметь относительно большое сопротивление и в результате этого могут играть значительную роль в распределении потенциала между отводящими электродами. Из того, что мы знаем относительно нервных клеток вообще, ясно, что во всех типах клеток при их возбуждении должны происходить изменения потенциала; однако, по уже упоминавшимся причинам, для потенциалов, отводимых в виде электроретинограммы, существенное значение могут иметь лишь рецепторы и биполяры. О большом рецепторном потенциале, наблюдаемом в сетчатке животных, у которых нервные слои расположены на некотором расстоянии от рецепторов, уже упоминалось в гл. I, разделы 3, 4 и 7.

Так называемый индифферентный электрод, расположенный на теле животного, является не совсем индифферентным. Некоторые авторы помещают индифферентный электрод на другой глаз, содержащийся в темноте; однако, по крайней мере у кошки, с неосвещаемого глаза можно отвести потенциал освещаемого глаза с обратным знаком, так что этот глаз не может быть электрически нейтральным. Поскольку сочувственная реакция зрачка была исключена, этот факт может привести к выводу (действительно делаемому), что эффект от освещаемого глаза рефлекторно по эфферентным волокнам передается в неосвещаемый глаз, однако в настоящее время нет никаких данных в пользу такого вывода¹. Вопрос об эфферентных волокнах обсуждали в гл. III. Сочувственные сокращения зрачка исследовали Карпе (1945) и Додт (1951b). У мелких животных индифферентный электрод может также отводить реакцию зрительной коры, если он помещен близко от головы. У неоперированных кошек индифферентный электрод лучше всего вводить в одно из наружных отверстий носа. Преобладающая часть реакции роговично-положительная. Начальная положительность, которой при высокой интенсивности света предшествует небольшая отрицательная волна *a*, называется волной *b* (см. фиг. 75 и 76).

Для выяснения одного из существенных затруднений электроретинографии можно использовать крупный глаз кошки. У кошки, как и у большинства лабораторных животных, а также у человека, в глазе преобладают палочки. При тщательной темновой адаптации они очень чувствительны к свету, так что относительно слабые раздражения, падающие на достаточно большую поверхность, вызывают электроретинограмму значительных размеров. Действительно, свет, диффузно рассеивающийся разными оптическими средами, раздражает глаз, как это убедительно показано в клинической электроретинографии. Так, Карпе (1945) нашел, что большая скотома вполне совместима со скотопической ретинограммой нормальных размеров. Эта проблема рассеянного света вызвала значительный интерес. Фрай и Бартли (1935) и Бартли (1941) придерживались взгляда, что электроретинограмма вызывается целиком действием рассеянного света. Гранит, Рубинштейн и Терман (1935) считали их данные недостаточно убедительными. Позднее Ашер (1951) показал, что электроретинограмму можно вызвать раздражением слепого пятна, а Бойнтон и Риггс (1951) на основании подобных и других данных снова пришли к заключению, что электроретинограмма вызывается

¹ Недавно Мюллер-Лимрот (1954) обнаружил на морских свинках при уретановом наркозе, что медленные изменения потенциала, наблюдаемые в одном глазе после освещения другого глаза, исчезают после перерезки зрительного нерва. До сих пор мне не удалось обнаружить подобного эффекта на элементах сетчатки кошки при отведении импульсов в условиях высокой перерезки спинного мозга (препарат «encephale isolé»).

действием рассеянного света (ср. Бойнтон, 1953). Я считаю (начало этой дискуссии рассматривается в книге Гранита, 1947), что, хотя и установлено, что рассеянный свет возбуждает рецепторы за пределами освещенного участка сетчатки, в особенности при сильном раздражении, мнение о том, что площадь раздражения не имеет значения, все же вызывает ряд возражений. Я не буду



Ф и г. 75. Начальные фазы электроретинограммы темноадаптированного глаза кошки (Вирт и Цеттерстрём, 1954).

А — свет проходит через весь зрачок; Б — к сетчатке приложен конус диаметром 5 мм; В — к сетчатке приложен конус диаметром 3 мм. Цифры показывают освещенность в люксах. При больших интенсивностях света волна б не увеличивается в размерах; возрастает лишь скорость подъема и появляется волна а. На кривых видны осцилляции (ср., например, осцилляции при 64 лк в разных условиях).
Отметка времени 50 пер/сек.

но осветить поверхность не менее 5 мм в диаметре, чтобы возникла электроретинограмма нормальных размеров. У большинства животных освещение площади диаметром 2 мм дает лишь небольшую медленную реакцию, а у некоторых

входить в обсуждение этих возражений и ограничусь лишь описанием опытов, проведенных недавно в нашей лаборатории (Вирт и Цеттерстрём, 1954), в которых впервые изучали влияние площади раздражения на электроретинограмму в отсутствие рассеянного света. Эти опыты совершенно определенно показывают влияние площади. Освещение подавали через конусы из перспекса, зачерненные снаружи и прикладывавшиеся непосредственно к сетчатке вскрытого глаза после удаления хрусталика и роговицы; электроретинограммы отводили обычным образом.

На фиг. 75 представлены некоторые кривые, полученные при помощи усилителя с емкостной связью, позволяющего правильно воспроизвести быстрые начальные фазы и обладающего достаточно большой постоянной времени. Было обнаружено, что в среднем нуж-

никакого ответа. В наиболее удачных случаях при освещении поверхности диаметром 1,5 мм можно было различить едва заметный ответ. Отсюда ясно, что утверждение Монье и Бёма (1947) о возможности периметрии при помощи электроретинографии означает лишь наличие общих различий между центральной и периферической реакциями вследствие разных соотношений между палочками и колбочками.

С самого возникновения электроретинографии считалось, что площадь и интенсивность освещения взаимозаменяемы с точки зрения размеров электроретинограммы (ссылки см. у Гранита, 1947); однако представленные на фиг. 75 результаты опыта, в котором исключено действие рассеянного света, показывают, что независимо от интенсивности света невозможно получить электроретинограмму нормальных размеров, характерную для раздражения с высокой интенсивностью, если освещаемая поверхность меньше определенного минимума, порядка 10 мм². У большинства кошек этот минимум составляет 20 мм². Поскольку палочка имеет диаметр порядка 0,002 мм, для получения электроретинограммы нормальной формы, характерной для действия света высокой интенсивности, необходимо раздражение огромного количества рецепторов. Наиболее важный результат опыта состоит в том, что реакция на раздражение малой площади светом высокой интенсивности никогда не походит на реакцию, характерную для действия света той же интенсивности на большую площадь, а во всех отношениях сходна с электроретинограммой, характерной для действия света низкой интенсивности: медленный подъем до максимума и небольшая амплитуда реакции (фиг. 75). Реакция, характерная для света высокой интенсивности (фиг. 75, А), начинается с небольшой отрицательной волны *a* и имеет очень крутой подъем. Действительно, при освещении большой площади по достижении определенного уровня электроретинограмма перестает сильно изменяться по величине при изменении интенсивности света и меняется главным образом в отношении скорости подъема положительной волны *b* (ср. Гранит, 1947; Борншейн, 1952). Этим увеличением скорости подъема можно объяснить тот факт, что в опытах с различными конусами критическая частота мельканий зависела от площади и интенсивности освещения, подобно тому, как в опытах Гранита и Гарпера (1930) частота субъективно воспринимаемых мельканий зависела от площади (ср. Бергер, 1953). Следует отметить также осцилляции на вершине волны, характерной для света высокой интенсивности. В недавнее время это явление привлекло внимание ряда исследователей (Коб, см. ниже; Мюллер-Лиммрот и Андре, 1953а; Томита, 1950; Оттосон и Светихин, 1952; Додт и Вирт, 1953). Одни осцилляции связаны с нервными импульсами, другие — с различной скоростью подъема волн *b* в отдельных элементах (Гранит, 1947), однако нельзя исключать и еще не известные факторы.

Как объяснить влияние площади раздражения? В гл. II указывалось, что рецептивное поле одиночного волокна зрительного нерва может быть значительных размеров; для кошки Каффлер (1953) дает максимум до 4 мм. Если ретинограмма обусловлена, хотя бы отчасти, интеграцией процессов в пределах рецептивного поля и, следовательно, их суммацией в синаптической сети, то влияние площади раздражения объясняется очень просто; однако естественное следствие такой точки зрения заключается в том, что электрическая реакция, вероятно, зависит от структур, возбуждающихся в последовательной цепи процессов позднее, чем наружные членики рецепторов, поскольку нервное взаимодействие может начинаться лишь в синапсах с биполярами. Этот вопрос был впервые поднят Эдрианом и Меттьюс (1927а). Они обнаружили взаимозаменяемость площади и интенсивности раздражения по отношению к продолжительности латентного периода разряда в зрительном нерве; однако интервал между реакцией сетчатки и зрительного нерва, если измерять его от начала волны *a*, оказался постоянным. Считалось, что оба эти факта указывают на существование пространственного эффекта, в котором находит свое выражение взаимодействие рассматриваемых факторов благодаря либо конвергенции, либо прямому физическому или химическому взаимодействию рецепторов. В обоих случаях процессы суммации должны происходить где-то раньше того места, в котором возникает электроретинограмма, или в самом этом месте, но во всяком случае не между ним и местом возникновения разрядов импульсов. Эдриан и Меттьюс полагали, что волна *a* электроретинограммы возникает в самих рецепторах и, следовательно, взаимодействие обусловлено прямыми физическими или химическими силами, действующими между рецепторами. Эти авторы не высказывали никакого мнения относительно места возникновения волны *b*. К вопросу о месте возникновения электроретинограммы я еще вернусь ниже.

Другое объяснение взаимодействия в опытах Вирта и Цеттерстрёма состоит в том, что рецепторы, даже если речь идет только о палочках, имеют очень разные пороги раздражения, вследствие чего влияние площади объясняется увеличением числа элементов в «батарее», так же, как в глазе *Limulus* (Грэхэм, 1932), где реакция сетчатки зависит просто от числа активируемых омматидиев. С этой точки зрения влияние площади раздражения на латентный период реакции нужно приписать большей вероятности вовлечения достаточного числа рецепторов с коротким латентным периодом, быстрой реакцией и высоким порогом при раздражении большой площади. Однако в таком случае взаимодействие в синаптических слоях, демонстрируемое большим числом тщательно выполненных экспериментов (сводку см. Гранит, 1950b; Эдриан и Меттьюс, 1927а, б, 1928; Гартлайн, 1938а, 1940а, б, с; Барлоу, 1953а, б; Каффлер, 1953), не отражается на электроретинограмме, и специфические особенности, которые отличают электроретино-

грамму, возникающую при высокой интенсивности и большой площади освещения, от электроретинограммы, характерной для малой площади, целиком объясняются увеличением числа активных рецепторов с высоким порогом раздражения, т. е. колбочек. Увеличение числа активных рецепторов должно быть, несомненно, фактором первостепенной важности. Для того чтобы понять значение количества вовлекаемых в реакцию ориентированных элементов, достаточно представить себе возможность получения заметной электроретинограммы от одиночного рецептора в условиях шунтирования, происходящего как в самой сетчатке, так и вне ее.

Сказанного вполне достаточно для первоначального знакомства с одной из основных проблем электроретинографии. Можно ли сказать, что возникновение электроретинограммы обусловлено деятельностью какой-либо одной специфической структуры и что электрические процессы в этой структуре не зависят от электрических процессов в соседних структурах или же структурах, расположенных проксимальнее? В 1947 г. я считал, что электроретинограмма образуется за счет деятельности как рецепторов, так и нервных слоев. В дальнейшем я еще вернусь к этому вопросу.

3. Палочковая и колбочковая электроретинограммы

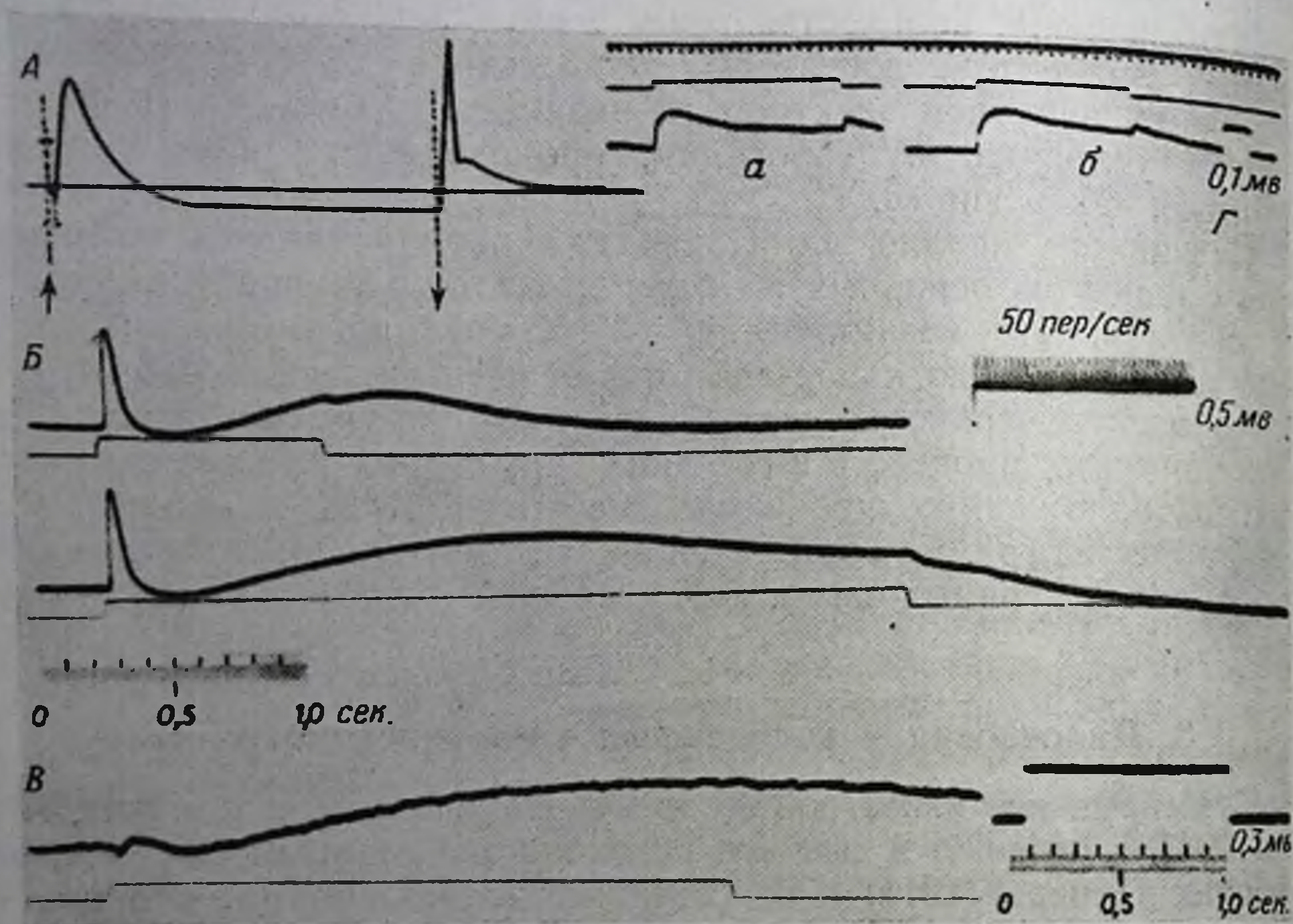
Суммируя все известное об электроретинограмме (см. фиг. 76), я в 1947 г. пришел к выводу, основанному главным образом на работах Пипера (1911) и собственных исследованиях, что существуют два основных типа реакции, характерных для Е- и I-сетчаток¹.

Часто эти типы представлены или «смешаны» в одном и том же глазе, так что весьма возможно, что они являются электроретинограммами палочковой и колбочковой систем соответственно. В настоящее время, однако, чувствуется необходимость предостеречь против безоговорочного принятия этого взгляда (Гранит, 1947), который основывался главным образом на анатомических данных, а также на полученных нами результатах, показавших, что смешанные сетчатки переходят от Е- к I-типу при световой адаптации, если в них имеется достаточное число колбочек. Сейчас этот вопрос необходимо пересмотреть в свете более поздних данных.

Начнем с глаза лягушки, обладающего палочками и колбочками примерно в равном соотношении. Можно поднести все животное или один вскрытый глаз (только что пойманной осенней

¹ К Е-типу сетчаток Гранит (1947) относил такие, в которых, по его представлениям, преобладал процесс возбуждения (excitation); к I-типу — сетчатки с преобладанием процесса торможения (inhibition). — Прим. ред.

лягушки) к окну и оставить его в течение 1 часа на ярком солнечном свете, и все же сразу после этого отводится типичная электро-ретинограмма, если использовать достаточно сильный свет. Конечно, происходят некоторые изменения; медленная волна, так называемая волна c , относимая к компоненту P_1 (см. фиг. 77),



Ф и г. 76. Электроретинограммы.

А. Колбочковая сетчатка рогатой мексиканской ящерицы *Phrynosoma* (Чаффи и Сутклиф, 1930); стрелки показывают начало и прекращение освещения. Б. Темноадаптированная сетчатка кошки; две световых вспышки разной длительности; интенсивность света около 700 лк; волна a едва видна, волна b с быстрыми осцилляциями; перед началом волны c наблюдается опускание кривой ниже нулевой линии; волна d , или эффект выключения, отмечается в виде задержки опускания кривой при прекращении освещения; период действия света указан подъемом линии под электроретинограммой. В. Темноадаптированный глаз морской свинки; интенсивность света около 900 лк; видны четкая волна a и признаки двойной волны b ; в этом глазе волна c , или вторичный подъем, является наиболее заметной фазой реакции; период действия света указан подъемом линии под электроретинограммой. Г. Сетчатка геккона (Додт и Нек, 1954b); интенсивность света 1250 лк; отметка времени 0,2 сек.; a — длительность освещения 3,8 сек. после 1 мин. пребывания в темноте; b — длительность освещения 2,8 сек. после 2 мин. пребывания в темноте.

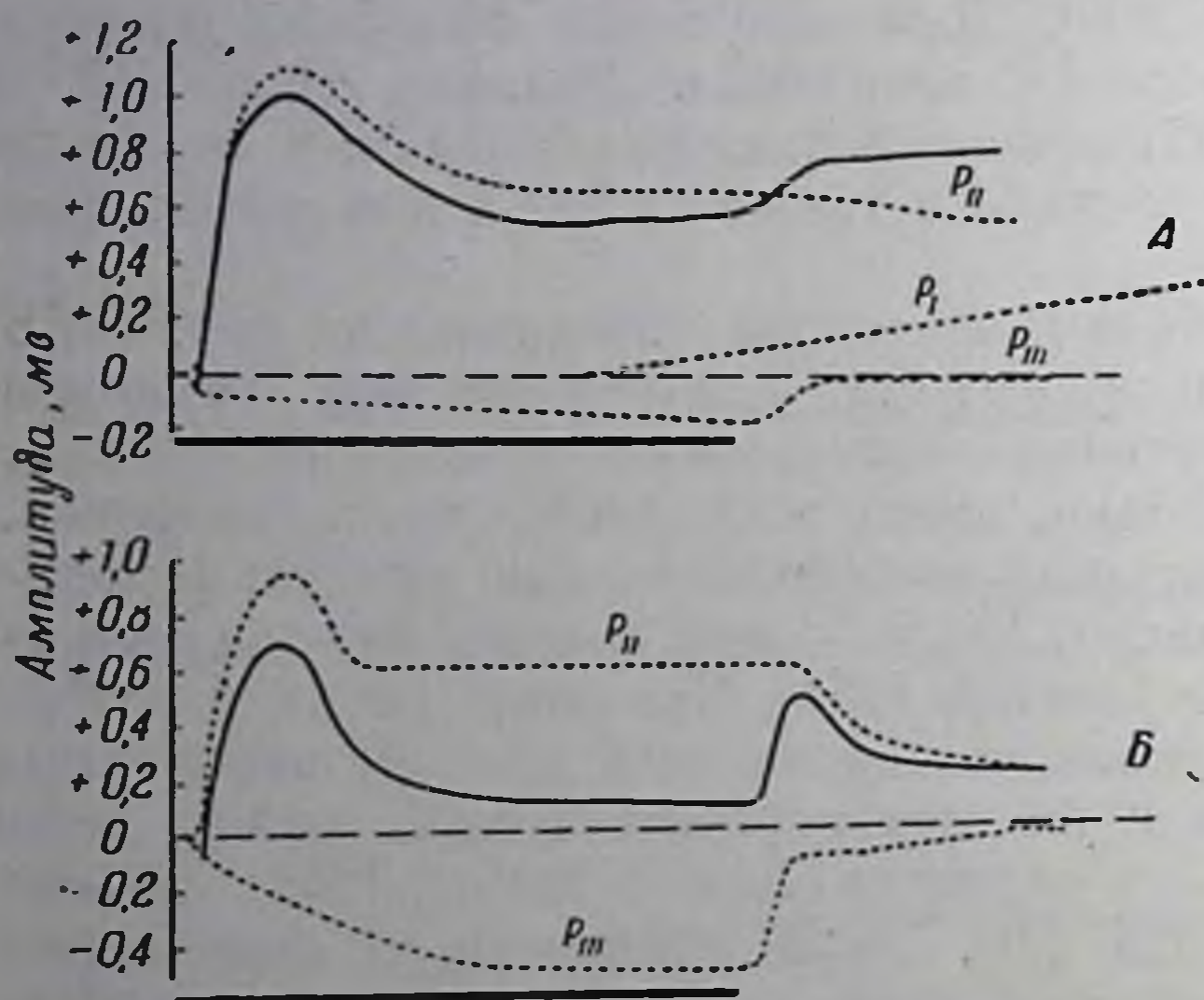
исчезает; то же самое происходит с медленными компонентами волны b и эффекта выключения; электроретинограмма уменьшается по величине, а отрицательная фаза часто становится более выраженной. Как видно на фиг. 76, А, отрицательная фаза больше в колбочковых глазах (Гранит, 1947; ср. Нель, 1951; Мюллер-Лимрот и Андре, 1953а). Это хорошо видно также на кривых Шуберта и Борншейна (1952), регистрировавших электроретинограмму у беспалочкового от рождения испытуемого, у которого волна b начиналась на фоне отрицательного потенциала. В общем,

однако, можно сказать, что электроретинограмма светлоадаптированного глаза лягушки является полной в том смысле, что она имеет начальную отрицательную волну *a*, волну *b* и эффект выключения, или волну *d*. Спектральная чувствительность такого глаза — колбочковая с максимумом, сдвинутым с 500 к 560 мμ (Гранит и Вреде, 1937). Особенности чисто колбочковой электроретинограммы можно, по-видимому, лучше всего иллюстрировать при помощи схемы, построенной на основе ретинограмм колбочковой сетчатки рогатой ящерицы (фиг. 76, А), зарегистрированных Чаффи и Сутклифом (1930). Для получения подобных кривых не нужна сильная световая адаптация. Недавно Нель (1951) и Форбс и Барли (1952) отвели электроретинограмму от чисто колбочковой сетчатки черепахи и также нашли в ней все описанные фазы.

В отличие от колбочковой электроретинограммы на фиг. 76, Б представлена электроретинограмма, полученная при темновой адаптации у преимущественно палочкового животного, такого, как кошка, которая, однако, имеет достаточное число колбочек, чтобы при световой адаптации дать колбочковую кривую фотопического доминатора (Гранит, 1943с — при помощи микроэлектродов; ср. гл. IV, а также Гюнтер, 1954). При очень высокой интенсивности раздражения критическая частота слития, измеряемая как по импульсам, так и по электроретинограмме, может быть такой же высокой, как и у человека (Додт и Энрот, 1953). Эффект выключения невелик. На фиг. 76, В представлена палочковая электроретинограмма морской свинки. В этом глазе так мало колбочек (О'Дей, 1947), что при помощи микроэлектродной методики невозможно обнаружить характерный для колбочек фотопический доминатор (Гранит, 1942b); низка также критическая частота слития, даже при очень высокой интенсивности раздражения (Додт и Вирт, 1953). Иногда обнаруживается небольшой эффект выключения. Электроретинограмму морской свинки приводят также Эдриан (1946), Бём, Зиг и Монье (1944) и другие. Наконец, на фиг. 76, Г показаны две электроретинограммы чисто палочкового глаза геккона (Додт и Хек, 1954а). Следует отметить, что имеются волна *a*, волна *b* и эффект выключения, меньший по сравнению с соответствующей волной у рогатой ящерицы.

Если запись проводить при меньшей скорости движения пленки, то на темноадаптированных лягушках при высокой интенсивности раздражения можно получить электроретинограмму, которая очень походит на электроретинограмму кошки, изображенную на фиг. 76, Б. В первом случае лишь несколько более выражен эффект выключения, однако и эту разницу можно сделать менее заметной, если сравнивать электроретинограммы при кратковременных засветах. У кошки и кролика в электроретинограмме иногда наблюдается отрицательное отклонение волны *b*, как в случае, представленном на фиг. 76, Б, где волна *c* была невелика. Чаше это наблюдается у белых крыс

(Шарпантье, 1936), морских свинок (Бём, Зиг и Монье, 1944), кроликов (Нель, 1953) и в особенности у собак (Пипер, 1905; Парри, Тенсли и Томсон, 1953). Ниже я отдельно коснусь вопроса о медленных отрицательных и положительных волнах. Известно, что второй положительный подъем характерен для состояния темновой адаптации. Он чувствителен к эфиру и поэтому мог отсутствовать у геккона, наркотизированного эфиром (о другом объяснении этого факта см. ниже). Имелись некоторые сомнения



Ф и г. 77. Анализ I-электроретинограммы (Гранит и Риддел, 1934).

А — при темновой адаптации; Б — при световой адаптации. Длительность раздражения 2 сек. Объяснение см. в тексте.

относительно существования вторичного подъема в темноадаптированном глазе человека, однако они были рассеяны Додтом (1951b) и Виртом (1951). Следует иметь в виду, что речь идет об электроретинограмме при высокой интенсивности света, когда могут проявиться все особенности реакции.

В заключение следует сказать, что, кроме волны с, или вторичного подъема, все основные черты палочковой (Е) электроретинограммы обнаруживаются также

и в колбочковой (I) электроретинограмме; в последней лишь более заметен эффект выключения, или волна d. Этот вывод не нов и уже подчеркивался много лет назад в работах нашей лаборатории по компонентному анализу электроретинограммы, иллюстрируемому для глаза лягушки на фиг. 77 (анализ для сетчатки кошки см. Гранит, 1933); эти работы расширили и экспериментально развили старые исследования Пипера (1911) и Эйнтховена и Джолли (1908); мы полагали, что такой предварительный анализ необходим для направления дальнейших исследований. Действительно, эти компоненты существуют, и для многих целей подобный анализ по-прежнему полезен (Мюллер-Лиммрот и Андре, 1953a). Обычно не учитывают того обстоятельства, что у лягушки при световой адаптации эффект выключения нельзя полностью объяснить, если не допустить положительного колебания компонента, именуемого P_{III} , или не предположить новой активации P_{II} , как это было экспериментально обнаружено Гранитом и Терманом (1937). Это находится в соответствии с работой

Парри, обсуждавшейся в гл. I, раздел 6 (ср. также фиг. 16), и недавно было подтверждено Томита (1950).

Следствие этой общей теории электроретинограммы, которая спустя 20 лет со времени ее создания, несомненно, требует усовершенствования, состоит в том, что палочковая и колбочковая системы обладают, по-видимому, одними и теми же компонентами, хотя их относительная величина может сильно варьировать у разных животных. В частности, в колбочковой электроретинограмме относительно больше отрицательный компонент R_{III} . Это, по мнению некоторых авторов, указывает, что он специфичен для колбочкового глаза, хотя оба процесса (т. е. R_{II} и R_{III}), несомненно, существуют в сетчатке всех типов (Гранит, 1947, ср. Бест, 1953а; Нель, 1953; Додт и Хек, 1954а). Один из наиболее четких аргументов в пользу присутствия R_{III} и в палочковой сетчатке приводится в работе Термана (1938) с изолированным компонентом R_{III} , в котором было найдено, что этот компонент воспроизводит спектр зрительного пурпура при темновой адаптации (см. Гранит, 1947). Об этом же говорят работы Армингтона, Джонсона и Риггса (1952) и независимо от них Борншейна (1952) и Беста (1953а), показавшие, что у человека начальная волна a , которая (согласно анализу, приведенному на фиг. 77) является начальной частью R_{III} , в известной мере может быть отнесена к палочкам. Наконец, Додт и Хек (1954а) впервые отвели электроретинограмму чисто палочкового глаза геккона (см. фиг. 76, Г), которая в основных чертах не отличается от электроретинограммы чисто колбочкового глаза (см. фиг. 76, А). Здесь также наблюдалась отчетливая волна a , которая увеличивалась в темноте.

Учитывая эти факты, нельзя согласиться с утверждением Оттосона и Светихина (1952; повторено у Светихина, 1954а, б), что отрицательный компонент электроретинограммы является чисто колбочковым и что колбочки не участвуют в возникновении волны b . Известно также, что волна b является хорошим показателем активности как колбочек, так и палочек; действительно, в ней может проявиться эффект Пуркинье (ср. гл. IV) при изменении состояния адаптации. Известно также, что в чисто колбочковых глазах имеется положительная волна b (см. фиг. 76, А, а также Нель, 1951; Форбс и Барли, 1952). Фазные колебания такой электроретинограммы протекают обычно быстрее, чем в палочковых глазах (Мезерви и Чаффи, 1927).

Почему в электроретинограмме палочкового глаза эффект выключения отсутствует или выражен слабо? Потому ли, что в них отсутствуют или редко встречаются элементы, способные давать разряд импульсов в ответ на выключение? Вводя в зрительный нерв иглу Эдрина — Бронка, я на глазе кошки наблюдал в ответ на выключение значительный разряд импульсов (Гранит, 1933). Это было подтверждено Бартли и Бишопом (1940), работавшими на глазе кролика, в электроретинограмме которого также отсутствует хорошо выраженный эффект выключения, и Эдрианом

(1946) на других сетчатках Е-типа. Позднее при помощи микро-электродной методики Гранит (1942b) обнаружил, что чистые элементы с эффектом включения гораздо более обычны для глаза морской свинки, чем для любого другого глаза, содержащего большее число колбочек. Однако импульсы на выключение никоим образом не отсутствуют, как это вновь подтвердил Эдриан (1946), использовавший в качестве показателя суммарную реакцию зрительного нерва морской свинки. Очевидно, мы имеем дело скорее с количественными, чем с качественными различиями. Различия между палочками и колбочками не нужно преувеличивать. Действительно, многие факты заставляют допустить существование колбочкоподобных палочек (Гранит, 1947). Однако, принимая во внимание наличие в глазе лягушки очень большого числа чистых элементов с эффектом выключения (Гартлайн, 1938a), я полагал (1947), что система, ответственная за эффект выключения, должна быть лучше развита в колбочковых глазах (см. фиг. 76, А). В глазе кошки и морской свинки чистые элементы с эффектом выключения редки, а возможно, и совсем отсутствуют, поскольку «чистота» реакции отчасти зависит от условий опыта.

Если правильно представление, что механизм эффекта выключения менее развит в палочковых глазах и обладает здесь более медленными временными константами (Гранит и Мунстерхельм, 1937), то ясно, что при прекращении освещения интерференция компонентов легко может привести к уничтожению эффекта выключения в электроретинограмме. Реакция на прекращение освещения характеризуется также поствозбудительным торможением, особенно хорошо видимым на элементах сетчатки морской свинки (Гранит, 1945a). Если этому торможению противодействует относительно более слабая реакция на выключение, то в электроретинограмме колбочкового глаза может преобладать торможение. Действительно, электроретинограмма иногда становится отрицательной при выключении, как, например, на фиг. 78, Г, а также на некоторых кривых Нёля (1953) и Оттосона и Светихина (1954). В гл. II, раздел 6, было показано, что рецепторный потенциал при прекращении раздражения может изменить свою полярность (гиперполяризация Катца).

В глазах большинства млекопитающих, используемых в качестве экспериментальных животных, а также человека преобладают палочки, поэтому, естественно, их электроретинограмма в ее суммарном выражении дает картину, характерную для палочковой системы. В некоторых работах последнего времени в качестве животного, обладающего колбочковыми глазами, использовали голубя. Однако и он не лишен палочек; в электроретинограмме голубя наблюдается значительный эффект выключения (Пипер, 1910, 1911; Гранит, 1935; Эдриан, 1946; Додт и Вирт, 1953).

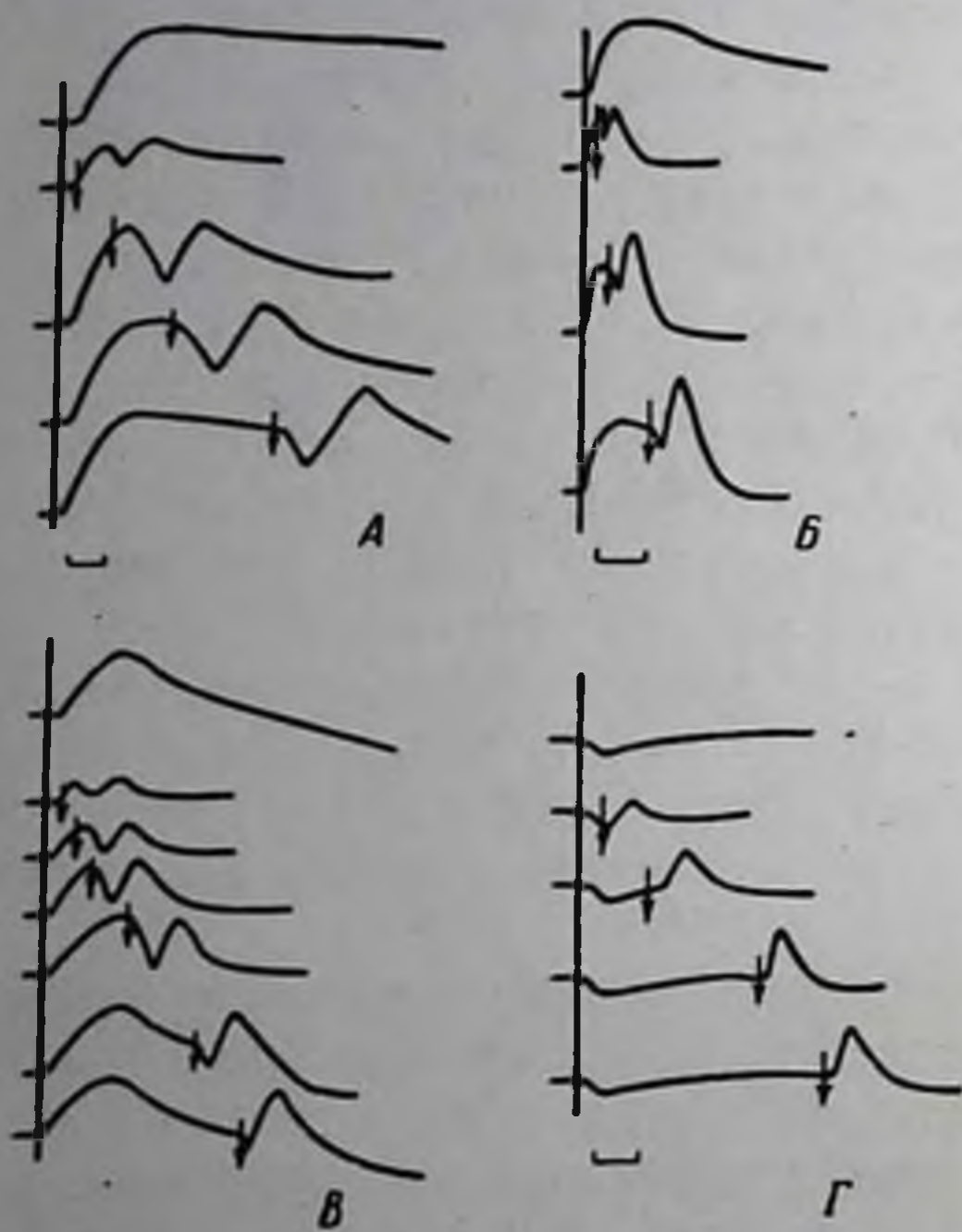
Из сказанного выше совершенно ясно, что у млекопитающих колбочковая электроретинограмма должна, как правило, перекры-

ваться палочковой. Известно, что именно так обстоит дело у человека (Эдриан, 1945; Карпé, 1945; Карпé и Тенсли, 1947; Джонсон и Риггс, 1951). Некоторые данные ясно указывают на активное подавление колбочек палочками (Гранит, 1947; Додт, 1952a; Додт и Хек, 1954b). Если это так, то необходимо найти способы «выявления» колбочек. Эта проблема в связи с применением электроретинографии в клинике занимает видное место в современных исследованиях электроретинограммы. Используют три основных приема, в отдельности или в комбинации друг с другом: 1) световую адаптацию, подавляющую палочки; 2) различия в цветовой чувствительности между палочками и колбочками (см. гл. IV) и 3) мелькания и определение критической частоты слития. Во всех трех случаях требуется сильный источник света. В электроретинографии человека, важной в клинике (ср., например, Карпé, 1945) и имеющей теоретический интерес в связи с ее значением для интерпретации психофизических данных, способам выявления эффекта колбочек были посвящены многие экспериментальные работы. К сожалению, лишь за немногими исключениями, большинство исследователей не учитывало эффекта выключения и ограничивало свой анализ лишь начальными фазами. Колбочковый же компонент имеет большое значение как раз в эффекте выключения. Вследствие этого я начну с анализа реакции на мелькания, который до некоторой степени объяснил эффект выключения.

Нельзя ожидать, чтобы электроретинограмма человека отражала ту часть суммарных процессов, которая при зрительном восприятии определяется колбочками *fovea* с их огромной (по сравнению с палочковой периферией) проекционной чувствительной зоной в коре. При умеренной интенсивности света (начиная примерно с 0,1 лк) мы можем «видеть» при помощи колбочек, и все же преобладание в электроретинограмме палочковой реакции будет практически полным. Грубо говоря, у приматов размеры периферической и центральной частей зрительного поля в сетчатке и в стриарной зоне коры представлены в обратных соотношениях. Реакция коры кошки, по-видимому, больше соответствует ее электроретинограмме, чем это может быть у человека или обезьяны. У кошки имеется не *fovea*, а лишь центральная область с большим числом колбочек по сравнению с другими участками сетчатки (Цюрн, 1902), но эта область у них не лишена палочек, как *fovea* приматов.

Наиболее сильные различия между электроретинограммами Е- и I-типа проявляются в реакции на мелькающий свет. Вертикальной линией на фиг. 78 отмечен момент прекращения освещения. На глазах с хорошо выраженным эффектом выключения (фиг. 78, А, Б, В) возобновление освещения вызывает отрицательную волну *a*, за которой следует волна *b*; однако в преимущественно палочковом глазе кошки (фиг. 78, Г) первым эффектом повторного освещения является чистая волна *b*. В соответствии с

этим реакция электроретинограммы на мелькания в колбочковом глазе состоит обычно из последовательного ряда волн $a-b-a-b$, а в палочковом — скорее из ряда волн $b-b-b-b$. Этот факт хорошо известен (см. Гранит, 1947) и недавно был снова подтвержден Мюллер-Лиммротом и Андре (1953b) и Додтом и Хеком (1954b). В смешанных глазах при темновой адаптации и низкой интенсивности света (чтобы не выйти из области функционирования лишь палочек) реакция в ответ на мелькание состоит из ряда волн $b-b-b$, а при сильном свете, вызывающем некоторую световую адаптацию, — из ряда волн $a-b-a-b$ (Гранит и Риддел, 1934). В то же время частота слития возрастает в соответствии с тем общеизвестным фактом, что колбочки производят более частые мелькания, чем палочки.



Ф и г. 78. Влияние увеличения интервала между двумя раздражениями на электроретинограмму сетчаток разных типов (Гранит, 1935).

А — лягушка; Б — голубь; В — сова; Г — кошка. Вертикальными линиями отмечен момент выключения, а стрелками — начало второго раздражения (верхние кривые показывают непрерываемый эффект выключения). Отметка времени 0,1 сек.

тинографически критическая частота не поднимается выше 25 вспышек в 1 сек. — максимум, характерный для палочек. Однако Додту (1951a; 1952a) удалось показать, что при достаточно большой силе света электроретинографически определяемая частота слития может возрасти до величин, характерных для колбочек. Раздражение, естественно, должно быть значительно сильнее, чем это необходимо при субъективном восприятии мельканий. Это вполне соответствует тому факту, что благодаря большой области проекции *fovea* в коре субъективное восприятие отражает колбочковое зрение, а электроретинограмма воспроизводит скорее

реакция в ответ на мелькание состоит из ряда волн $b-b-b$, а при сильном свете, вызывающем некоторую световую адаптацию, — из ряда волн $a-b-a-b$ (Гранит и Риддел, 1934). В то же время частота слития возрастает в соответствии с тем общеизвестным фактом, что колбочки производят более частые мелькания, чем палочки.

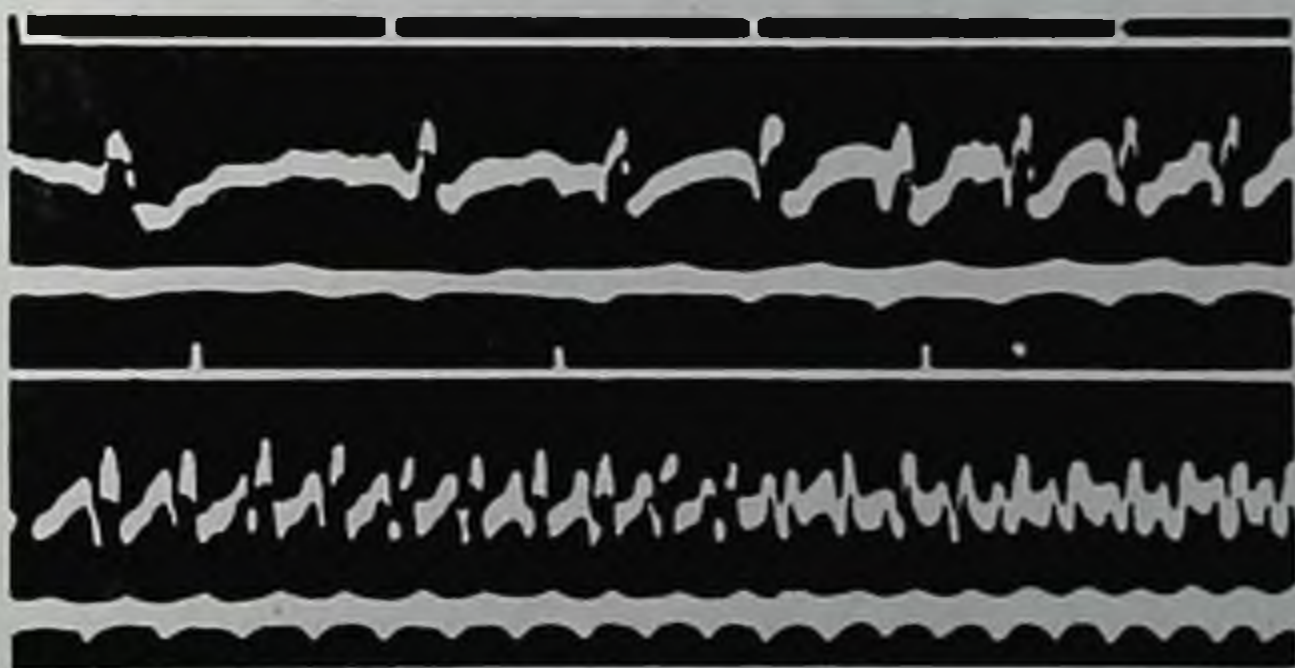
До недавнего времени полагали, что глаза, в которых преобладают палочки, не могут реагировать на мелькания с большой частотой в связи с наличием в них лишь ограниченного числа колбочек; считали, что колбочковая реакция в таких глазах не может быть зарегистрирована вследствие преобладания палочковой реакции. Так, например, частота мельканий, воспринимаемых глазом человека при помощи колбочек, может достигать до 70 вспышек в 1 сек., тогда как определяемая электроре-

палочковую реакцию вследствие численного превосходства палочек на периферии. На фиг. 79 представлена реакция на медленно возрастающие по частоте мелькания света высокой интенсивности на глазе человека, электроретинограмма которого, как известно, относится к Е-типу, или, как мы теперь скажем, к палочковому типу. Эта реакция начинается с монофазных волн $b-b-b$, однако уже с третьей вспышки реакция меняется, превращаясь в серию двухфазных волн $a-b-a$. Между вершинами волн b появляются положительные колебания — эффект выключения, который очень трудно выявить при одиночном раздражении. Таким образом, при мельканиях величина волн a гораздо больше, чем при постоянном раздражении. Мелькания сильного света как бы «выявляют» эффект выключения и усиливают волну a . Оба эти явления, по-видимому, связаны друг с другом. Большие волны a видны на вершине эффекта выключения, причем величина этих волн больше, чем если бы они возникали на нулевом уровне.

Это хорошо показано на кривых, представленных на фиг. 78, В, где глаз совы повторно освещали во время эффекта выключения. Видно, что в глазах, обладающих эффектом выключения, волны a , возникающие в ответ на вспышки и приходящиеся на разные фазы эффекта выключения, достигают максимума на вершине последнего.

Ф и г. 79. Электроретинограмма человека при мельканиях света высокой интенсивности (Додт, 1952а).

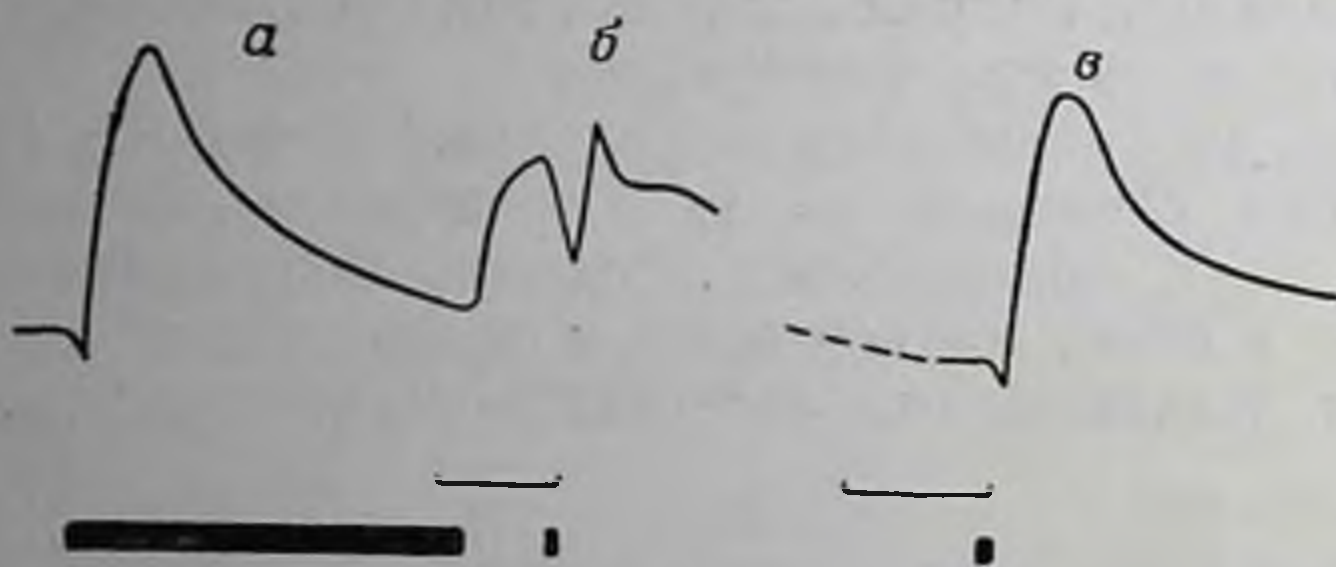
Нижняя кривая является непосредственным продолжением верхней. Длительность раздражения отмечена под электроретинограммой: включение света — отклонение вниз, выключение — отклонение вверх. Отметка времени 2 сек.



Почему мелькания выявляют эффект выключения, а также увеличивают волну a по сравнению с ее нормальной величиной при одиночной вспышке той же интенсивности (см. реакцию на первую вспышку на фиг. 79) и, таким образом, превращают палочковую электроретинограмму глаза человека в колбочковую? Ответ отчасти состоит, несомненно, в том, что электроретинограмма при мелькающем свете высокой интенсивности регистрируется как бы на фоне постоянного освещения, сохраняющего свое действие от вспышки к вспышке. Действительно, эффект одного засвета накладывается на эффект другого. Таким образом, обычная палочковая электроретинограмма может быть подавлена настолько, что проявляется колбочковая. Много лет назад такое же

изменение электроретинограммы было обнаружено на смешанном глазе другого животного — лягушки (Гранит и Риддел, 1934).

Быстрая колбочковая реакция на мелькание при высокой интенсивности света вблизи от частоты слития может состоять из ряда волн $a-b$ или $b-b$. Что здесь происходит в действительности, сказать трудно из-за очень малой величины колебаний. Кроме того, общий эффект световой адаптации состоит в уменьшении длительности фазных колебаний электроретинограммы. Так на фиг. 80, a показана реакция глаза лягушки, раздражаемого светом с интенсивностью 1800 лк. Видны начальная волна a , волна b и эффект выключения, или волна d . Раздражение той же интенсивности, данное повторно в виде короткой вспышки на вершине эффекта выключения (фиг. 80, b), вызывает теперь быструю двухфазную реакцию в виде волн $a-b$. Глаз держали в темноте



Фиг. 80. Влияние короткого темнового интервала на волну b , вызываемую повторным освещением у лягушки (Гранит и Риддел, 1934).

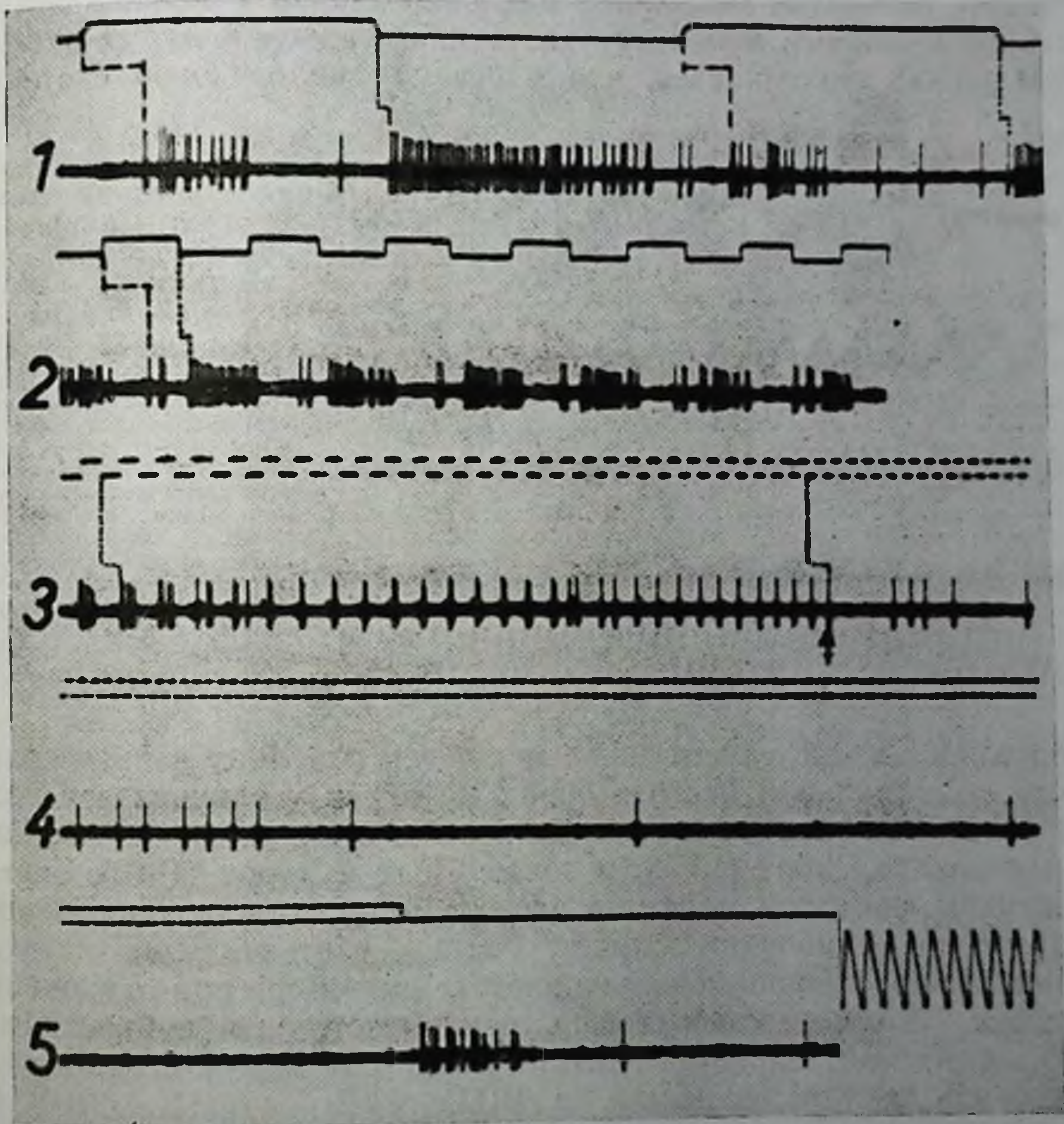
a — исходная электроретинограмма; b — волна b , вызываемая вспышкой, даваемой во время эффекта выключения; c — волна b в ответ на такую же вспышку, даваемую спустя 10 сек. после окончания эффекта выключения. Отметка времени 0,5 сек.

в течение 10 сек. и затем повторили раздражение короткой вспышкой (фиг. 80, b). Эффекты действия одной и той же вспышки сильно отличаются друг от друга: в первом случае реакция быстрая и фазы a и b почти одинаковы по высоте (фиг. 80, b), тогда как во втором — реакция опять становится более монофазной и медленной

(фиг. 80, c). Судя по кривой, полученной Додтом и приведенной на фиг. 79, такие же изменения имеют место и в глазе человека. Однако здесь они развиваются значительно быстрее, так что для получения серии волн $a-b$ и эффекта выключения необходимо давать частые прерывистые раздражения высокой интенсивности. Серию волн $b-b$ и подавление эффекта выключения можно получить также и на темноадаптированном глазе лягушки при раздражении его короткими вспышками в очень редком ритме.

В выяснении этого вопроса большую помощь оказывает изучение реакции на мелькания в одиночных элементах при помощи микроэлектродной методики. Такие исследования проводила Энрот (1952). Реакция элементов сетчатки на мелькания состоит из компонента выключения или из компонента включения соответственно тому, какой из них доминирует. Элемент с эффектом включения — выключения реагирует залпами импульсов на включение и на выключение, пока частота мельканий не становится такой высокой, что оба разряда сливаются. Если частоту мельканий повысить еще больше, один из эффектов начинает преобла-

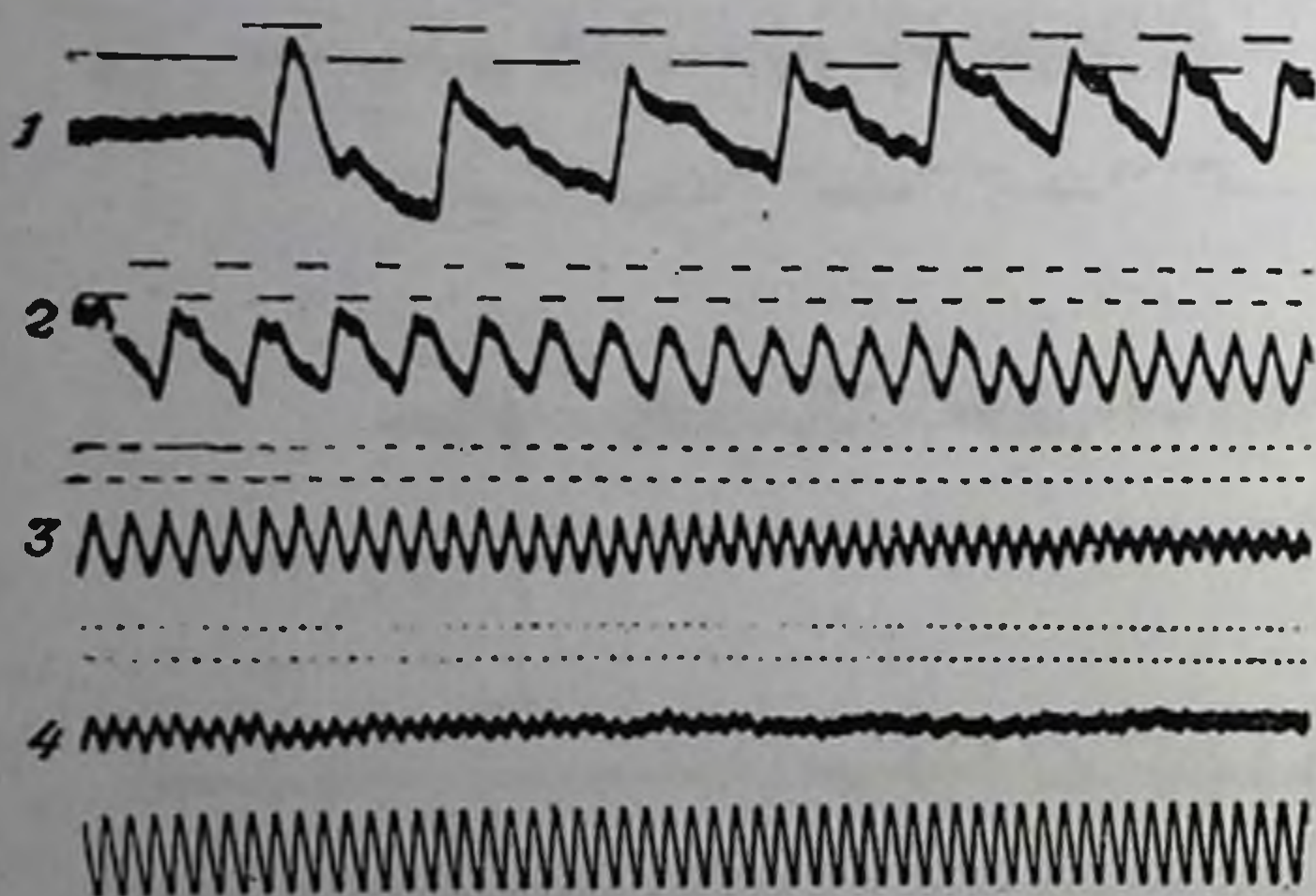
дать и реакция вплоть до частоты слития состоит из чистого эффекта включения или чистого эффекта выключения. Фиг. 81 взята из более поздней работы Додта и Энрот (1953), сделанной на светлоадаптированном глазе кошки. При медленном ритме прерывистого раздражения видна реакция как на включение, так и на выключение, однако по мере повышения ритма «более сильный» эффект выключения начинает преобладать, и при частоте слития, которая достигает 60,8 вспышки в 1 сек., реакция в течение некоторого времени состоит из чистого эффекта выключения.



Фиг. 81. Реакция на мелькания в элементе (ганглиозной клетке сетчатки) с эффектом включения—выключения при увеличивающейся частоте прерывистого раздражения (Додт и Энрот, 1953).

1—5 — электрограммы, полученные при различной частоте раздражения. Подъем линии над электрограммой показывает период засвета, а спуск — период темноты; прерывистая линия отмечает латентный период эффекта включения, стрелка — момент слития. Пунктир — латентный период эффекта выключения. Разряд на выключение значительно сильнее, чем разряд на включение, и может быть прослежен при частоте выше той, при которой происходит слияние обоих компонентов. Частота слития 60,8 вспышки в 1 сек.; интенсивность света 7000 лк; отметка времени 50 пер/сек.

(Говоря о компоненте выключения как «более сильном» или «преобладающем», я подразумеваю, что он состоит из разряда с более высокой частотой импульсов и меньшим латентным периодом.) Подобным же образом, если доминирует эффект включения, реакция вблизи от частоты слития состоит лишь из эффекта включения. Максимальная частота слития в отношении как реакции на включение, так и реакции на выключение может достигать одних и тех же величин. Все зависит от природы элемента. В общем оба эффекта могут давать реакцию на мелькание с одинаково высокой частотой. С точки зрения представления о реакции на частые мелькания как колбочковом явлении (дополнительные данные в пользу такого представления будут приведены ниже) это означает, что в реакции колбочковой системы



Фиг. 82. Реакция на мелькание света высокой интенсивности в светлоадаптированном глазе кошки (Додт и Энрот, 1953).

Подъем линии над электроретинограммами показывает период засвета, а спуск — период темноты; частота прерывистого света медленно увеличивается; кривые являются продолжением одна другой. Частота слития 69 вспышек в 1 сек.; интенсивность света 5260 лк; отметка времени 50 пер/сек; уретаново-хлоралозный наркоз.

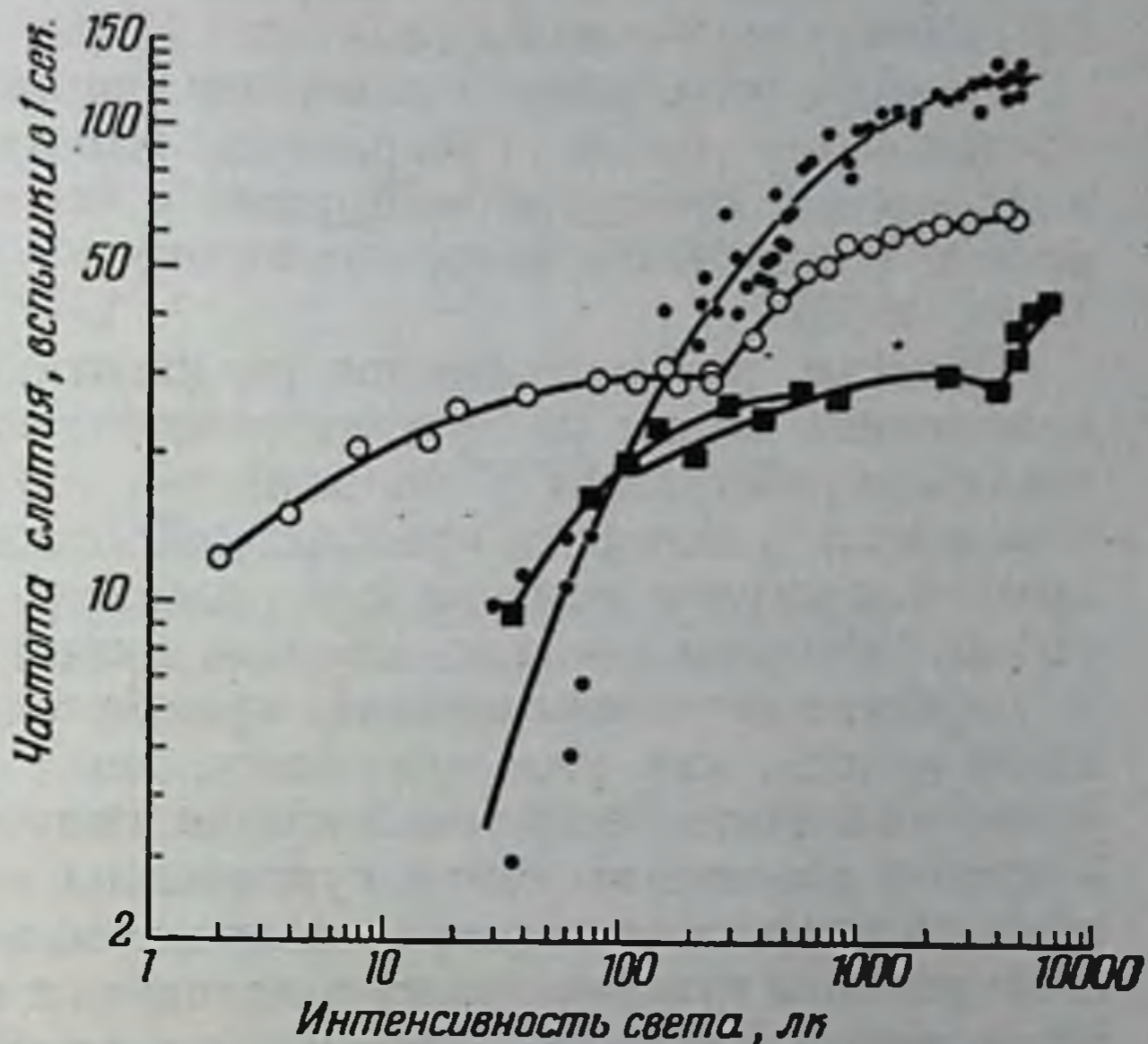
представлены как эффект включения, так и эффект выключения и что максимальная частота обоих эффектов увеличивается при световой адаптации, если интенсивность света достаточно высока. Как показала Энрот (1952), а позже Додт и Энрот (1953), определяющим фактором является частота импульсов, возникающих в ответ на одиночную вспышку света. Действительно, частота слития прямо пропорциональна частоте импульсов при одиночной вспышке. Этот важный вывод показывает, что субъективно воспринимаемая частота слития является мерилем яркости. Я коснусь данного вопроса в гл. VIII.

Относительно электроретинограммы светлоадаптированного глаза кошки, полученной при мельканиях света высокой интенсивности, можно сказать, что она в редких случаях (если вообще это бывает) состоит из ряда волн $a-b$ (как в глазе человека, содержащем большее число колбочек), а вплоть до максимальных частот раздражения является рядом волн $b-b$. Иногда можно различить положительные эффекты выключения (ср. Додт и Хек, 1954b). На фиг. 82, взятой из работы Додта и Энрот, представлена

электроретинограмма глаза кошки, полученная при мельканиях, достигающих до 50 вспышек в 1 сек. Различия в форме ритмических колебаний, определяемых реакцией палочек и колбочек у кошки, исследовались недавно Додтом и Хеком (1954b).

Для того чтобы показать, что реакция на быстрые мелькания действительно является колбочковой, можно сравнить сетчатки голубя (в которой доминируют колбочки), кошки (обладающей

достаточным количеством колбочек, чтобы после световой адаптации дать колбочковую кривую чувствительности) и морской свинки (у которой получить колбочковую кривую невозможно). Зависимость частоты слития от интенсивности света для всех трех глаз дана на фиг. 83. В глазе голубя эта частота наибольшая и достигает около 140 вспышек в 1 сек.; кривая для кошки имеет две ветви, причем точка перегиба соответствует примерно 500 лк (на уровне глаза); у морской свинки вторая ветвь очень мала и точка перегиба приходится приблизительно на 4000—5000 лк. Вполне возможно, что вторая ветвь кривой морской свинки определяется колбочковидными палочками. У человека точка перегиба, определяемая по электроретинограмме, находится около 5—20 лк а максимум второй колбочковой ветви достигает 70 вспышек в 1 сек. при интенсивности освещения 1000 лк (Додт и Ваденстен, 1954). Наличие двух ветвей на кривой частоты слития хорошо известно из психофизических работ по восприятию мельканий еще со времен первых наблюдений Портера (1902). Две ветви кривой Портера, полученные впоследствии во многих лабораториях, Крис еще в 1903 г. отнес соответственно к палочкам и колбочкам и подкрепил этот вывод опытами на полностью цветослепых (колбочково-слепых) испытуемых. Додт и Ваденстен (1954) исследовали подобного же испытуемого электроретинографически. При этом не только отсутствовала вторая часть кривой (после



Ф и г. 83. Зависимость частоты слития электроретинограммы от интенсивности раздражения (Додт и Энрот, 1953).

○ кошка; ■ морская свинка (два животных); ● голубь. Частота слития и интенсивность света даны в логарифмической шкале.

ходится приблизительно на 4000—5000 лк. Вполне возможно, что вторая ветвь кривой морской свинки определяется колбочковидными палочками. У человека точка перегиба, определяемая по электроретинограмме, находится около 5—20 лк а максимум второй колбочковой ветви достигает 70 вспышек в 1 сек. при интенсивности освещения 1000 лк (Додт и Ваденстен, 1954). Наличие двух ветвей на кривой частоты слития хорошо известно из психофизических работ по восприятию мельканий еще со времен первых наблюдений Портера (1902). Две ветви кривой Портера, полученные впоследствии во многих лабораториях, Крис еще в 1903 г. отнес соответственно к палочкам и колбочкам и подкрепил этот вывод опытами на полностью цветослепых (колбочково-слепых) испытуемых. Додт и Ваденстен (1954) исследовали подобного же испытуемого электроретинографически. При этом не только отсутствовала вторая часть кривой (после

перегиба), но при интенсивности света свыше 60 лк частота слития после достижения максимума (18 вспышек в 1 сек.) снова падала. В недавней работе Додт и Хек (1954а) установили, что у чисто палочкового глаза геккона максимальная частота слития также составляет примерно 20 вспышек в 1 сек. Точка перегиба в смешанном глазе человека при определении частоты слития по ощущению лежит, конечно, значительно ниже, чем при электроретинографическом исследовании. По Айвсу (1912) она соответствует 0,25 лк, по Портеру — около 0,1 лк.

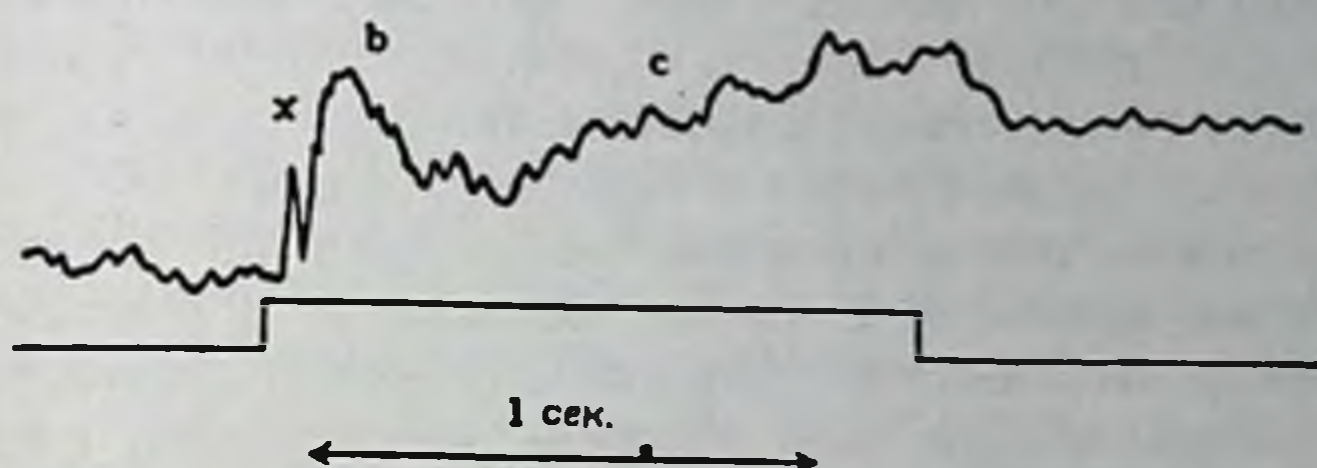
Из всех этих данных ясно, что определение частоты слития представляет собой прекрасную возможность для изучения колбочковой электроретинограммы у человека. Полезным в этой работе может быть метод электрического резонанса (Гранит и Вирт, 1953).

Полагая, что прерывистое раздражение является во многих отношениях одним из лучших способов получения колбочковой электроретинограммы у большинства млекопитающих (включая и человека, у которого преобладание палочек является нормальным), я коснулся этого метода «выявления» колбочек очень подробно. Обычным методом, конечно, является световая адаптация и определение спектральной чувствительности. При помощи этого метода, как уже говорилось, легко показать, что колбочковая электроретинограмма лягушки, полученная после адаптации к яркому солнечному свету, существенно не отличается от палочковой электроретинограммы, получаемой в темноте. Конечно, ее спектральная чувствительность сдвинута в сторону длинных волн. Это известный эффект Пуркинье (см. гл. IV) — сдвиг от зрения при помощи зрительного пурпура с максимумом чувствительности около 500—510 мμ (в зависимости от поглощения в роговице) к зрению при максимуме около 560 мμ.

Как установили Мотокава и Мита (1943, 1945), у человека, по-видимому, имеется достаточное число колбочек, чтобы эффект Пуркинье мог проявиться при действии одиночных вспышек в условиях световой адаптации. Однако сдвиг не может быть очень большим благодаря преобладанию в нашем глазе палочек (ср. Борншейн, 1952; Армингтон, 1953). У кошки при помощи обычной электроретинографии не удается обнаружить эффекта Пуркинье (Пипер, 1905). После световой адаптации электроретинограмма у этого животного становится по величине очень маленькой. Однако при помощи микроэлектродной методики сдвиг выявляется в некотором числе элементов (Гранит, 1943с); то же самое показала работа Уила (1954) с измерением света, отражаемого от живого глаза (см. фиг. 59). В опытах с мельканиями еще ни разу не применяли достаточно интенсивный спектр; однако, учитывая, что максимальная критическая частота у кошки и человека одинакова, более чем вероятно, что колбочковую волну b можно получить и у этого животного.

Мотокава и Мита (1942) обнаружили у человека начальную

быструю положительную волну, которую они приписали активности колбочек и обозначили как волну x (фиг. 84). Впоследствии Армингтон (1952, 1953), а также Шуберт и Борншейн (1952) идентифицировали эту волну с начальной волной b , наблюдавшейся Эдрианом (1945) и обусловленной, как он установил, деятельностью колбочек. Эдриан показал, что начальное колебание электроретинограммы развивается медленно и имеет монофазную форму при коротких волнах (синий свет), но развивается быстро и имеет двухфазную форму при длинных волнах (красный свет); волна b , состоящая из медленного и быстрого компонентов,



Ф и г. 84. Быстрая начальная положительная волна x электроретинограммы человека (Мотокава и Мита, 1942).

Указаны волна x , волна b и волна c . Красный свет.

найдена у человека, голубя и обезьяны (Эдриан, 1946), но не обнаружена у кошки, кролика и морской свинки, у которых колбочек меньше. Следовательно, по форме электроретинограммы (в начале освещения) можно выявить наличие колбочек, что находится в полном соответствии с более ранними работами по электроретинографии, показавшими на глазах разных животных, что волны a и b наблюдаются как в колбочковых, так и в палочковых сетчатках, причем в первых они развиваются быстрее, чем во вторых. Единственный вопрос, оставшийся еще не решенным, состоит в том, является ли признаком колбочковой активности та небольшая волна a , которая всегда наблюдается в электроретинограмме глаз с преобладанием палочек при достаточно высокой интенсивности раздражения. Выше уже указывалось, что изолированный роговично-отрицательный компонент R_{III} начальной частью которого является волна a , в темноте дает палочковую кривую спектральной чувствительности. В более поздних исследованиях по электроретинограмме человека (Армингтон, Джонсон и Риггс, 1952; Борншейн, 1953; Бест, 1953а) удалось с несомненностью показать, что волну a , так же, как и волну b , можно расщепить на медленный палочковый и быстрый колбочковый компоненты. Позже палочковая волна a была получена на чисто палочковом глазе геккона (Додт и Хек, 1954а). Таким образом, в настоящее время мы можем считать установленным, что начальный комплекс волн a — b возникает как в палочках, так и в колбочках, и что в последних этот комплекс, в общем, протекает быстрее. Дальнейшему развитию этого воп-

роса будет, несомненно, способствовать применению метода мельканий при высокой интенсивности раздражения, в особенности при раздражении ярким светом разной длины волны. В отношении различий между палочковой и колбочковой электроретинограммами у разных животных, включая и человека, существует значительная литература и более раннего периода (ср. Кольрауш, 1918, 1931a; Грёппель, Хаас и Кольрауш, 1938), довольно полный обзор которой дан в моей книге 1947 г.

Мотокава и Мита (1942)¹ зарегистрировали волну x , помещая электрод на переносицу и получая тем самым возможность отводить потенциалы от обоих глаз; поэтому некоторые авторы, в том числе и я, не были уверены в действительном существовании этой волны, хотя мне были известны данные Эдриана, о которых уже говорилось выше. Гранит и Мунстерхельм (1937), используя для раздражения цвета спектра, наблюдали на глазе лягушки множественные волны b , а также медленную и быструю компоненты эффекта выключения. Однако Шуберт и Борншейн (1952), исследовав этот вопрос при помощи контактного стеклянного электрода, нашли, что волну x можно получить на нормальном, гемералопическом (палочково-слепом) и дейтеранопическом глазе, но нельзя получить на протанопическом глазе. Эти данные очень четко указывали на то, что волна x обусловлена деятельностью колбочек. Мотокава и Мита (1942) утверждали, что в их опытах волна x наблюдалась одинаково четко и у протанопов и у дейтеранопов. Армингтон (1952), используя в своем усилителе конденсатор малой емкости, выделил быструю волну b (волну x) и обнаружил увеличение у человека чувствительности к красным лучам при определении спектральной чувствительности по волне b . В протанопическом глазе это явление не наблюдается. Армингтон (1953) нашел также снижение чувствительности электроретинограммы к синему свету у двух ночеслепых испытуемых. В целом все эти наблюдения указывают, что быстрая волна b является лишь одним из колбочковых компонентов (возможно, реакцией лишь «красных» колбочек) и что в реакции глаза человека, так же, как и лягушки, могут существовать компоненты волны b с различной скоростью подъема и разной спектральной чувствительностью; при этом компоненты, связанные с рецепторами, чувствительными к синему свету и содержащими зрительный пурпур, являются по величине наибольшими и, следовательно, в нормальных условиях преобладают. Данные об отношениях между чувствительностью к синим лучам и чувствительностью зрительного пурпура были приведены в моей книге 1947 г. (ср. Риггс, Берри и Уейнер, 1949).

Недавно Бест (1953b) разработал интересную методику (на сетчатке кошки) одновременного отведения одним и тем же микро-электродом импульсов и электроретинограммы. Свет проецировали

¹ Эта работа стала доступной лишь после войны.

через микроэлектрод и, таким образом, освещали участок диаметром менее 0,1 мм. С разных участков сетчатки были получены весьма различные электроретинограммы. В большинстве случаев наблюдалась четкая волна *a* и появление импульсов совпадало с подъемом волны *b*.

4. Компоненты электроретинограммы

Компоненты P_I , P_{II} и P_{III} для электроретинограммы лягушки были показаны на фиг. 77. Эта схема показывает, что роговично-отрицательная волна *a*, являющаяся началом P_{III} , сменяется роговично-положительным P_{II} , ответственным за волну *b*. В отношении медленного компонента P_I , дающего волну *c*, многое выяснила работа Нёля (1953). В связи с тем, что разные структуры реагируют с различными латентными периодами и разными скоростями подъема (упоминавшиеся выше различия, связанные с реакцией палочек и колбочек), противоположные друг другу по знаку быстрые компоненты P_{II} и P_{III} также должны соответствующим образом расщепляться. Ряд данных указывает, что эти компоненты связаны соответственно с процессами возбуждения и торможения (см. Гранит, 1947, 1952b; Нель, 1953). Множественные волны *b* и *d* глаза лягушки были известны еще в 1937 г. (см. выше), однако я не считал необходимым включать их в схему анализа. Построение схемы имело в виду общий вопрос, соответствуют ли этим компонентам процессы, которые можно отнести к определенным структурам и объяснить с физико-химической точки зрения.

В 1947 г. я считал, что P_I и P_{II} , вероятно, являются такими процессами, в то время как P_{III} , по-видимому, представляет собой два отдельных процесса с одинаковой электрической полярностью, т. е. состоит из двух компонентов. Были подробно указаны все трудности, связанные с этим вопросом, обсуждены возможные места возникновения компонентов, а также все аргументы за и против точки зрения единства P_{III} ; некоторые из этих аргументов были позже суммированы в работе Коба и Мортон (1952). Совершенно четко указывалось, что мы еще не знаем окончательного ответа на возникающие при этом сложные вопросы (Гранит, 1947).

За последнее время Нель (1951, 1952a, b; см. сводку 1953) наиболее систематически пытался разъяснить вопрос о компонентах электроретинограммы, регистрируемой в стандартном отведении, и во многих отношениях углубил наше понимание этой сложной проблемы. Исследования проводили на кроликах, которым обычно вводили внутривенно азид натрия (NaN_3), иодацетат или иодат натрия с последующим гистологическим исследованием.

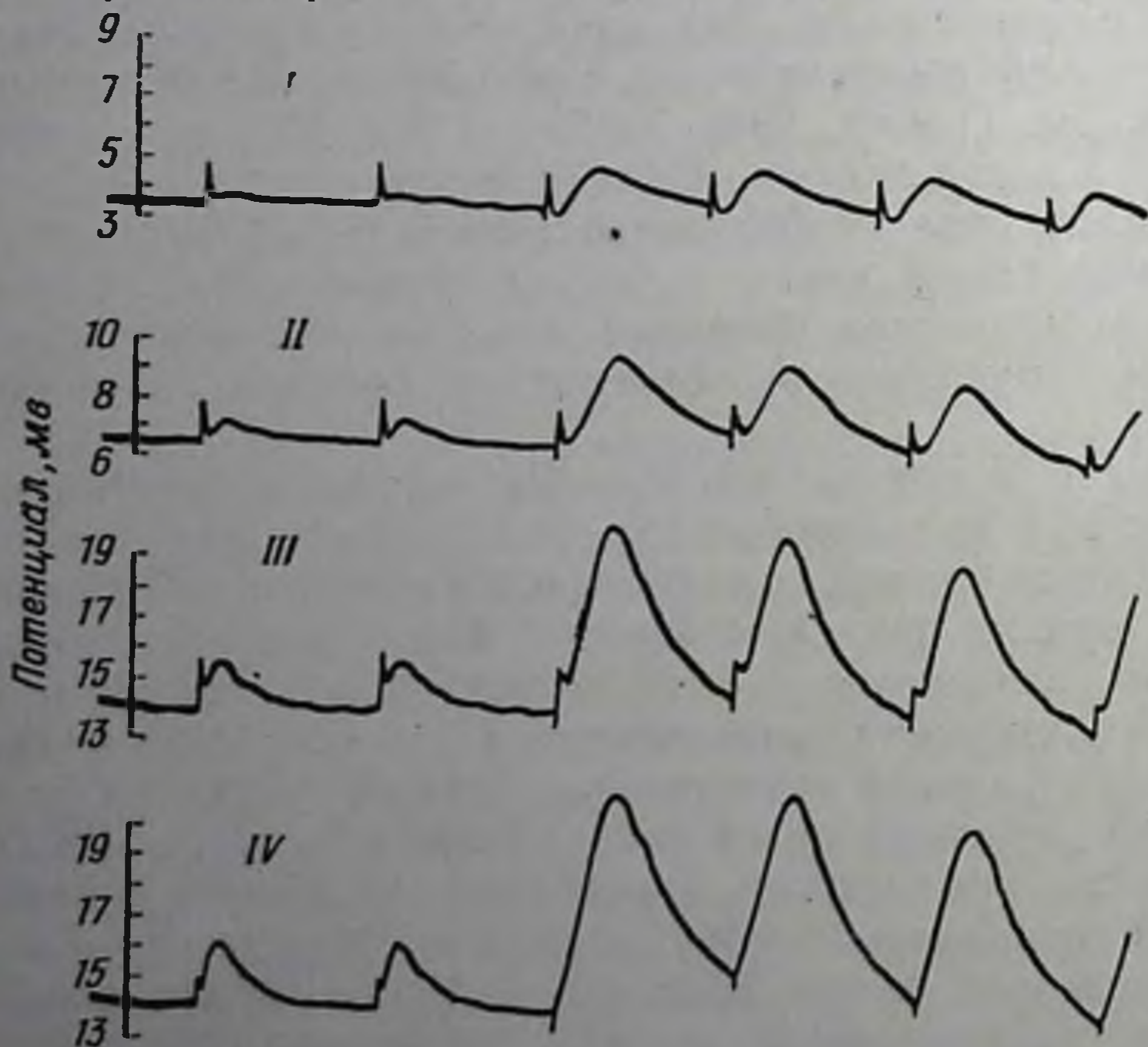
1. *Иодуксусная кислота* (ИУК) спустя 5 мин. после инъекции нарушает зрение и вызывает исчезновение разрядов импульсов в зрительном нерве; если задержать выведение этого вещества повторной инъекцией, то эффект становится необратимым. Гисто-

логическое исследование глаз спустя несколько недель обнаруживает исчезновение рецепторных клеток, хотя внутренние слои сетчатки обычно сохраняются.

2. *Иодат натрия* вызывает резкое ухудшение зрения, развивающееся в течение нескольких часов или дней. Он, главным образом, действует на пигментные клетки. Гистологически наблюдается широко распространенное повреждение пигментного эпителия и дегенерация наружных члеников рецепторов.

3. *Азид натрия*, инъектируемый в небольших дозах от 10 до 20 мг, вызывает медленное изменение потенциала, по характеру и знаку сходное с волной *c* и достигающее 20 мв. Пороговая доза составляет всего лишь 0,005 мг. Комбинируя определенным образом эти чрезвычайно избирательные по своему действию яды, Нёль наблюдал за электроретинограммой, реакцией зрительного нерва и гистологическими изменениями.

Принцип анализа Нёля легче всего понять, если начать с вопроса о возникновении P_1 — медленного компонента, ответственного за волну *c*, которая, как показал Терман (1938), усиливается



Ф и г. 85. Влияние азид натрия на волны *a*, *b* и *c* электроретинограммы кролика (Нёль, 1953).

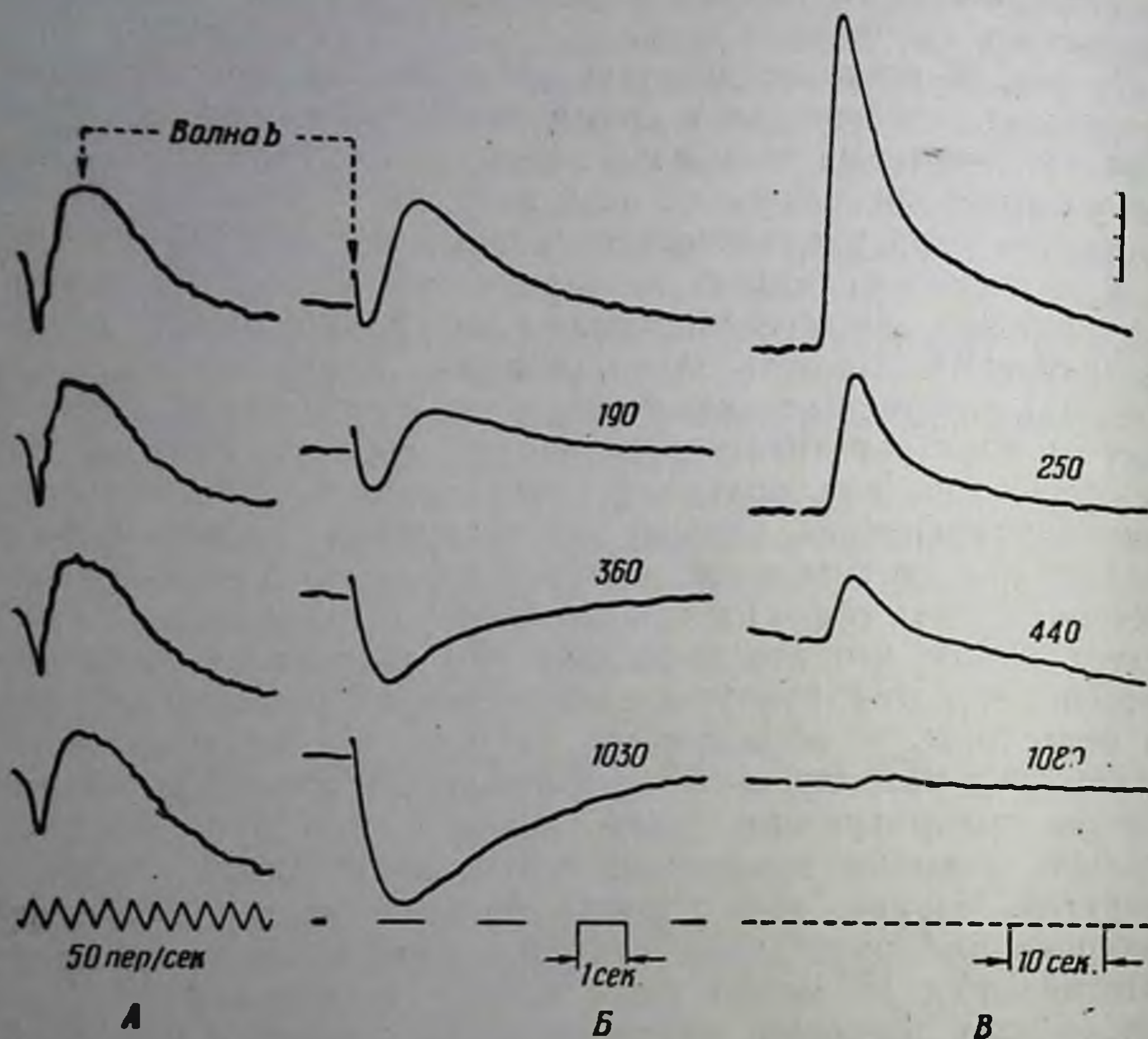
Азид вводили порциями в течение опыта, в результате чего уровень постоянного потенциала скачкообразно возрастал. *I* — записано после того, как постоянный потенциал в результате введения 2,5 мг азид увеличился на 1,3 мв по сравнению с контролем; *II* — спустя 26 мин. после введения 10 мг азид (с начала опыта); *III* — спустя 59 мин. после записи *I*, когда общее количество азид достигало 55 мг; *IV* — спустя 17 мин. после дополнительного введения еще 30 мг азид (в 3 приема); видно дополнительное увеличение волны *c* при уменьшении реактивности постоянного потенциала и снижении волны *b*. На каждой кривой два первых импульса получены в ответ на действие вспышек света в 100 раз меньшей интенсивности, чем при последующих импульсах. Раздражение давали через каждые 4 сек. Животное наркотизировано уретаном и кураризировано; искусственное дыхание. Потенциал сетчатки регистрировали при помощи усилителя постоянного тока.

адреналином. В моей книге 1947 г. приведено много фактов в пользу взгляда, что P_1 возникает в начале цепи процессов, вызываемых раздражением палочек. Этот компонент, по-видимому, непосредственно не связан с возбуждением или торможением импульсов в зрительном нерве.

На фиг. 85 показано действие азида натрия при тестировании повторными освещениями с двумя интенсивностями. Влияние на величину начальных волн a и b очень мало по сравнению с огромным увеличением медленной положительной волны c . Как уже говорилось, азид увеличивает медленный постоянный потенциал глаза, причем этот эффект не зависит от того, существуют ли рецепторы или они дегенерировали в результате предварительной инъекции ИУК. Следовательно, действие азида на постоянный потенциал нельзя объяснить изменениями в рецепторах. Поскольку волну c электроретинограммы можно вызвать лишь посредством освещения, для контроля невозможно использовать глаза, лишенные рецепторов. Однако для разрушения пигментного эпителия можно вводить иодат натрия; после этого инъекция азид перестает давать эффект и одновременно исчезает волна c . Отсюда следует вывод, что эта последняя (P_1) зависит от пигментного эпителия, т. е. от структуры, расположенной ближе к периферии, чем рецепторы, и, по-видимому, не имеющей непосредственного отношения к разряду импульсов (исключая возможное не прямое действие поляризующим током, возникающим при таких сравнительно больших изменениях потенциала) (Нель, 1953). Эта структура, однако, может иметь большое значение для функционирования зрительного пурпура. Сам по себе пигментный эпителий вряд ли может быть местом возникновения P_1 , поскольку при введении микроэлектрода в пигментный слой не отводится никакой реакции (Томида, 1950).

Иодат действует также на наружные членики рецепторов, однако этот эффект развивается медленно. На фиг. 86, А представлены волны a и b , записанные при большой скорости развертки, а на фиг. 86, Б дана вся электроретинограмма на более медленной скорости; на фиг. 86, В показан эффект инъекции азид. Под влиянием иодата волна c постепенно исчезает и заменяется большим медленным отрицательным колебанием потенциала; на фиг. 86, В (нижняя кривая) видно, что при этом сетчатка становится нечувствительной к азиду. Изменения начального комплекса $a-b$ за этот же промежуток времени значительно меньше. Нечувствительный к азиду отрицательный потенциал, возникающий в ответ на освещение, по-видимому, существует в нормальной реакции (см. ниже) и лишь выявляется благодаря действию иодата на пигментный эпителий. Дегенерация ганглиозных клеток вследствие перерезки зрительного нерва совершенно не влияет на электроретинограмму. С этим согласуются неудачные результаты многочисленных попыток (Гранит, 1947) изменить ретинограмму при помощи антидромного раздражения

зрительного нерва, а также клинические наблюдения при заболеваниях зрительного нерва (Карпе, 1945; см. также ссылки у Нёля, 1953).



Фиг. 86. Влияние иодата на волну *c* и на реакцию на азид (Нёль, 1953).

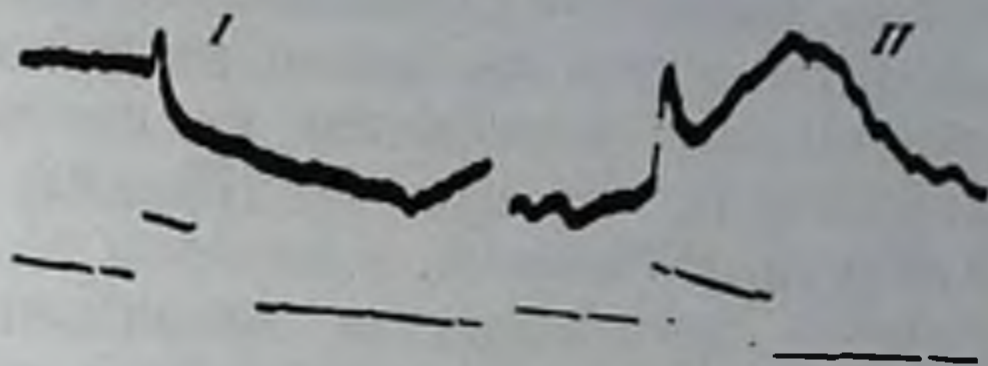
A — волны *a* и *b* электроретинограммы, изображенной в столбце *B*; *B* — электроретинограмма; *V* — реакция на быстрое введение в вену ноги 2 см³ раствора, содержащих 0,1 мг азид натрия (разрыв основной линии показывает момент введения). Цифры на кривых показывают время (в секундах) после внутривенного введения 3 см³ 6-процентного раствора иодата (верхние кривые контрольные). Длительность светового раздражения 130 мсек. В столбцах *B* и *V* усиление одинаково, а в *A* — больше. На шкале каждое деление равно 0,1 мв. Правый глаз кролика; электроды расположены на глазном яблоке; усилитель постоянного тока.

Выше указывалось (ср. фиг. 76 и 86), что в электроретинограмме после волны *b* часто наблюдается отрицательное колебание. По-видимому, у некоторых животных состояние равновесия между положительным P_1 и отрицательным потенциалом, нечувствительным к азиду, смещено в сторону последнего. На фиг. 87, взятой из работы Парри, Тенсли и Томсона (1953), сравниваются электроретинограммы собаки и кролика. Видно, что вместо нормальной положительной волны *c* кролика у собаки наблюдается отрицательное колебание потенциала. Авторы также приходят к выводу, что большое отрицательное колебание в их опытах не идентично тому отклонению, которое дает волну *a*. Очевидно, отрицательность, выраженная в виде волны *a*, и потенциал,

нечувствительный к азиду, входят в один и тот же комплекс R_{III} , который, таким образом, состоит из быстрого и медленного отрицательных компонентов, так же, как и положительный потенциал состоит из быстрого (R_{II} , волна b) и медленного (R_I , волна c) компонентов.

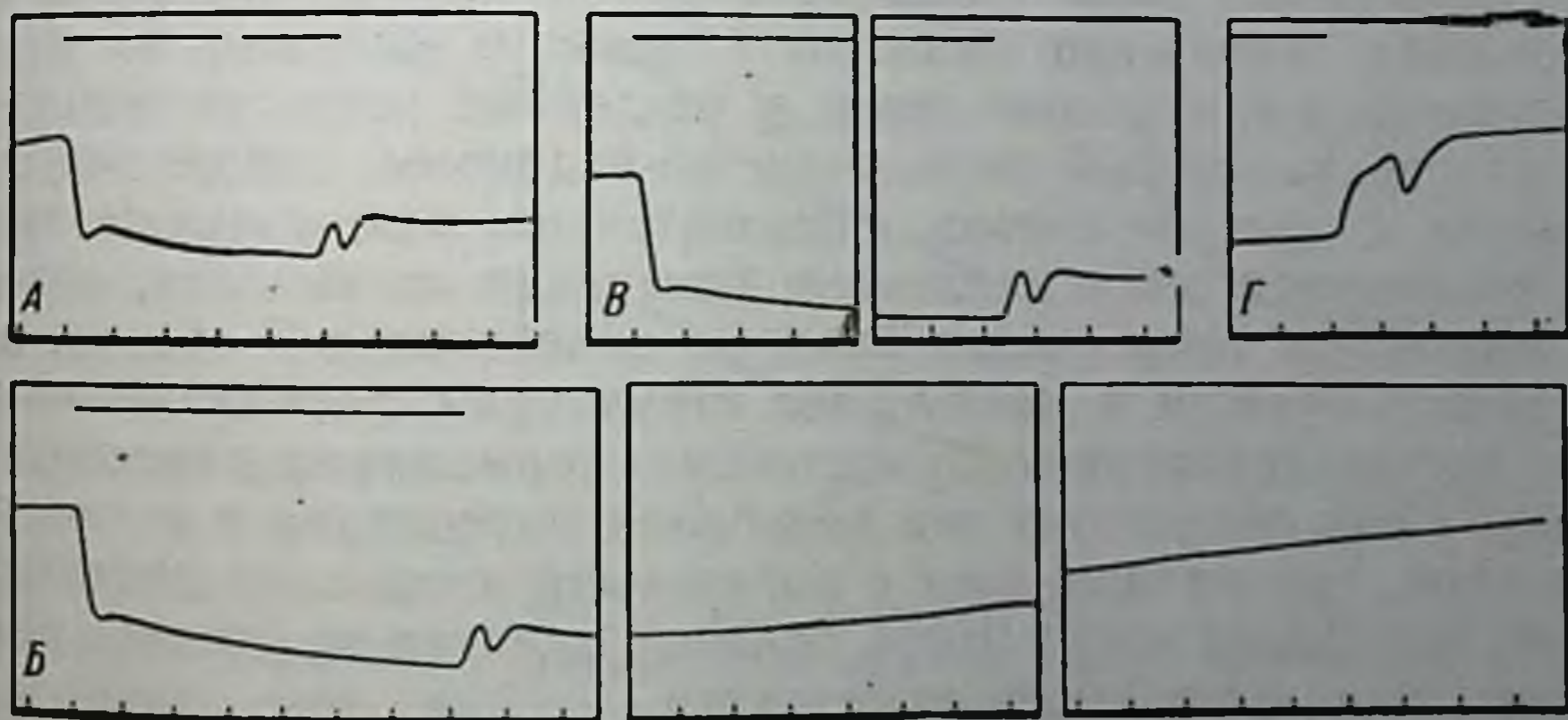
Возвращаясь теперь к старым данным, указывающим на наличие двух компонентов в R_{III} , мы можем провести интересные параллели, которые необходимо изучить в дальнейшей экспериментальной работе. R_{III} вызывается асфиксией или хлористым калием и в обоих случаях часто сильно растягивается на длительное

время после освещения, возвращаясь к основной линии медленнее, чем этого можно было бы ожидать в отношении рецепторного потенциала. Это явление названо «остаточной негативностью» (Гранит, 1947). Многие записи чистого рецепторного



Ф и г. 87. Сравнение электроретинограммы собаки и кролика (Парри, Тенсли и Томсон, 1953).

I — электроретинограмма ирландского сеттера; II — электроретинограмма кролика. Смещение отметки времени вверх показывает момент включения света. Отметка времени 0,5 сек.; калибровка 50 μ в.



Ф и г. 88. Электрическая реакция сетчатки лягушки после воздействия калием (Гранит, 1938).

A — освещение в течение около 4,8 сек.; B — освещение в течение 7,2 сек.; B — освещение в течение 12 сек.; Г — эффект выключения после освещения в течение 60 сек. В случае B прослеживали ход восстановления (из пленки вырезаны два куса, каждый соответствующий промежутку времени 5 сек.); в случае B также вырезана часть прелки. Линия вверху показывает период раздражения. Отметка времени 1 сек. Катодный осциллограф.

потенциала, как, например, кривые, полученные Фрелихом на глазе головоногого моллюска, и данные Гартлайна (1928) на *Limulus* (см. гл. I), показывают, что по прекращении освещения этот потенциал относительно быстро возвращается к основной линии, причем он не увеличивается во время освещения, как это наблюдается в отношении R_{III} . Кроме того, R_{III} практически не адаптиру-

ется, легко восстанавливаясь при повторном освещении. Однако в то время наш интерес был направлен на те изменения потенциала, которые каким-то образом связаны с процессами возбуждения и торможения в зрительном нерве, и не обращалось внимания на очень медленно развивающиеся явления, происходящие, в частности, в сетчатке после воздействия хлористым калием, когда медленному колебанию не соответствует никакая импульсная активность. На фиг. 88 (Гранит, 1938) показан один из опытов Гранита и Термана, в котором на медленно изменяющуюся «остаточную негативность» накладывались быстрые отрицательные отклонения, возникающие при повторном освещении, даваемом во время положительного эффекта выключения. Опыт проводили на глазе лягушки после воздействия хлористым калием и при раздражении монохроматическим зеленым светом с интенсивностью, максимальной для монохроматора Хильгера—Таттона.

На фиг. 88, А ясно видно небольшое положительное отклонение. Эффект выключения возрастал с увеличением продолжительности освещения. В каждом случае вспышка, даваемая на вершине эффекта выключения, вызывала большое отрицательное отклонение («отрицательный зубец»), которое не достигало максимального уровня отрицательности. В начале того же опыта зубец достигал этого уровня.

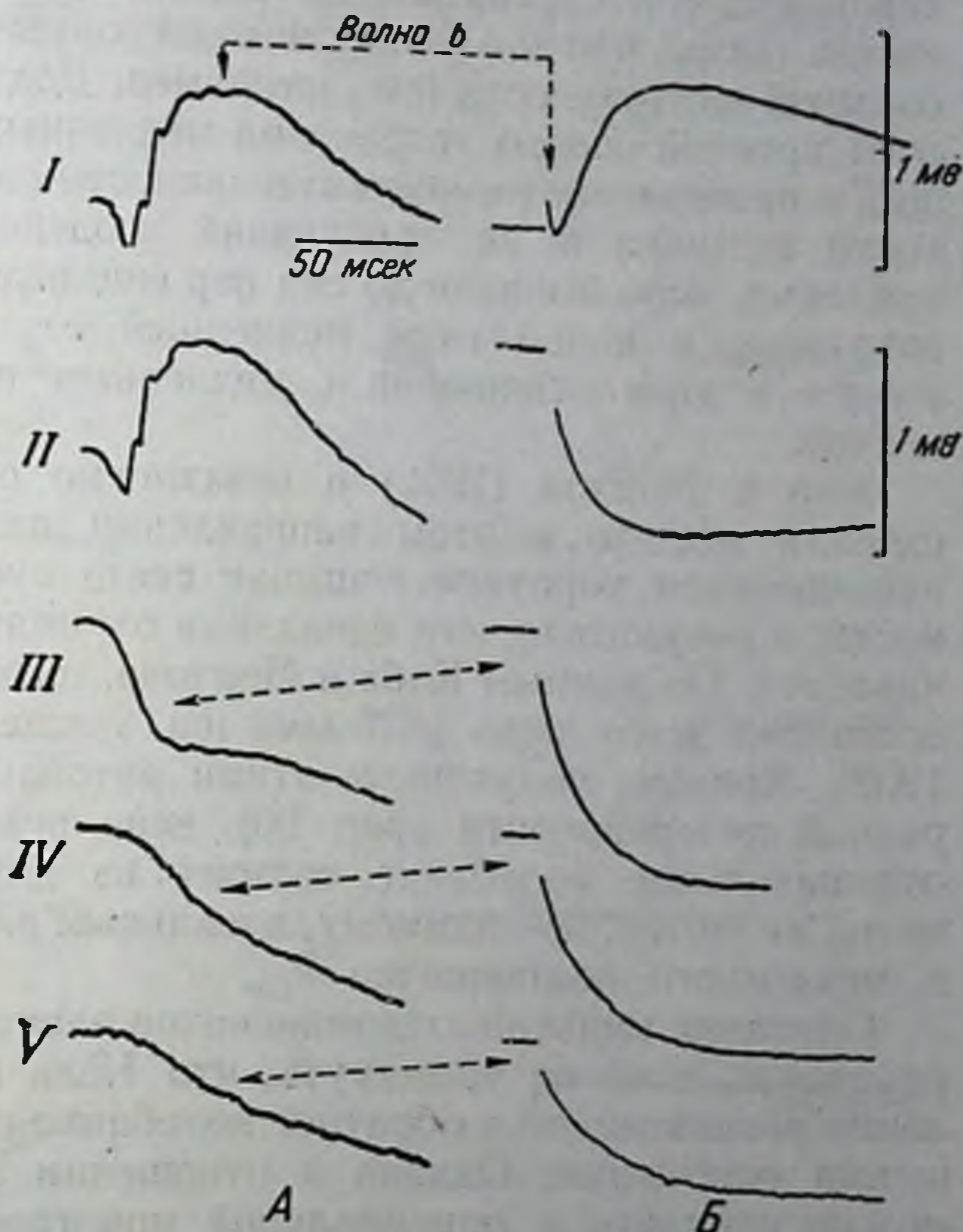
Наблюдения Нёля (1953) показывают также, что волна с не оказывает (или мало оказывает) прямого влияния на разряд импульсов в зрительном нерве, и медленный нечувствительный к азиду отрицательный потенциал, по-видимому, также непосредственно с ним не связан. Следовательно, эти, а также другие упоминавшиеся выше медленные изменения потенциала, которые по амплитуде превосходят быстрые колебания в 3—5 раз, вряд ли можно отнести к каким-либо структурам, расположенным на пути распространения возбуждения или торможения к зрительному нерву. Нёль локализует эти колебания потенциала в пигментном эпителии, контактирующем с наружными члениками рецепторов. Такие колебания могут иметь большое влияние на уровень потенциала покоя, отводимого от сетчатки.

На разделение P_{III} на начальный и более поздний компоненты с различными постоянными времени указывает также влияние ИУК — вещества, разрушающего рецепторы. Действие ИУК в сочетании с иодатом показано на фиг. 89, где кривая I зарегистрирована до действия иодата (контроль), а кривая II — после действия иодата, устраняющего P_I (волну с) и выявляющего нечувствительный к азиду медленный отрицательный компонент. На этой стадии быстрые начальные колебания почти не изменяются. Инъекция ИУК быстро устраняет волну b (P_{II}), а одновременно с этим и возбуждение, передаваемое через сетчатку в зрительный нерв, однако быстрое и медленное отрицательные колебания в ответ на освещение сохраняются в течение некоторого времени. Постепенное увеличение латентного периода колебания

указывает на участие в реакции быстрого компонента. Доза ИУК в данном опыте была недостаточно велика, чтобы мгновенно устранить и другие компоненты.

R_1 или волну с Нёль считает выражением процесса *активного* переноса ионов через пигментный эпителий, который, таким образом, имеет большое значение для потенциала покоя сетчатки (недавно потенциал покоя исследовали также Вульф, 1948, и Мюллер-Лимрот и Леметр, 1953). Этот вывод основывается на опытах и аргументах, рассмотренных выше, в особенности на обратной зависимости действия азидата от степени разрушения эпителия нодатом. Нечувствительный к азиду отрицательный компонент, по мнению Нёля, связан с *пассивным* переносом ионов, который усиливается, когда специфическая «мембранная» функция эпителия оказывается нарушенной. Невозможно вдаваться в дальнейшие подробности теоретических рассуждений Нёля. Ясно, что в данном случае речь идет о важнейших метаболических процессах, которые, вероятно, участвуют также в синтезе светочувствительных веществ в наружных члениках рецепторов.

Известно, что световая адаптация устраняет R_1 ; это можно объяснить (во всяком случае отчасти) сдвигом состояния равновесия между R_1 и нечувствительным к азиду



Ф и г. 89. Влияние ИУК на изолированный нечувствительный к азиду медленный потенциал (Нёль, 1953).

А — волны а и б электроретинограммы; Б — вся электроретинограмма. I — контроль за 12 мин. до введения 3 см³ 6-процентного раствора нодата, уровень постоянного потенциала 2,2 мв; II — спустя 15 мин. после введения нодата и за 3 мин. до введения 20 мг ИУК на 1 кг веса, уровень постоянного потенциала 2,5 мв; III — спустя 5 мин. после введения ИУК, уровень постоянного потенциала 2,9 мв; сохранилась лишь небольшая часть волны б; IV — спустя 9 мин. после введения ИУК, уровень постоянного потенциала 2,8 мв, волна б исчезла, волна а и медленная отрицательная волна сохранились; V — спустя 15 мин. после выделения ИУК, уровень постоянного потенциала 2,7 мв, волна а и медленная отрицательная волна уменьшились по амплитуде. Усилитель постоянного тока; в случае А усиление больше, чем в случае Б.

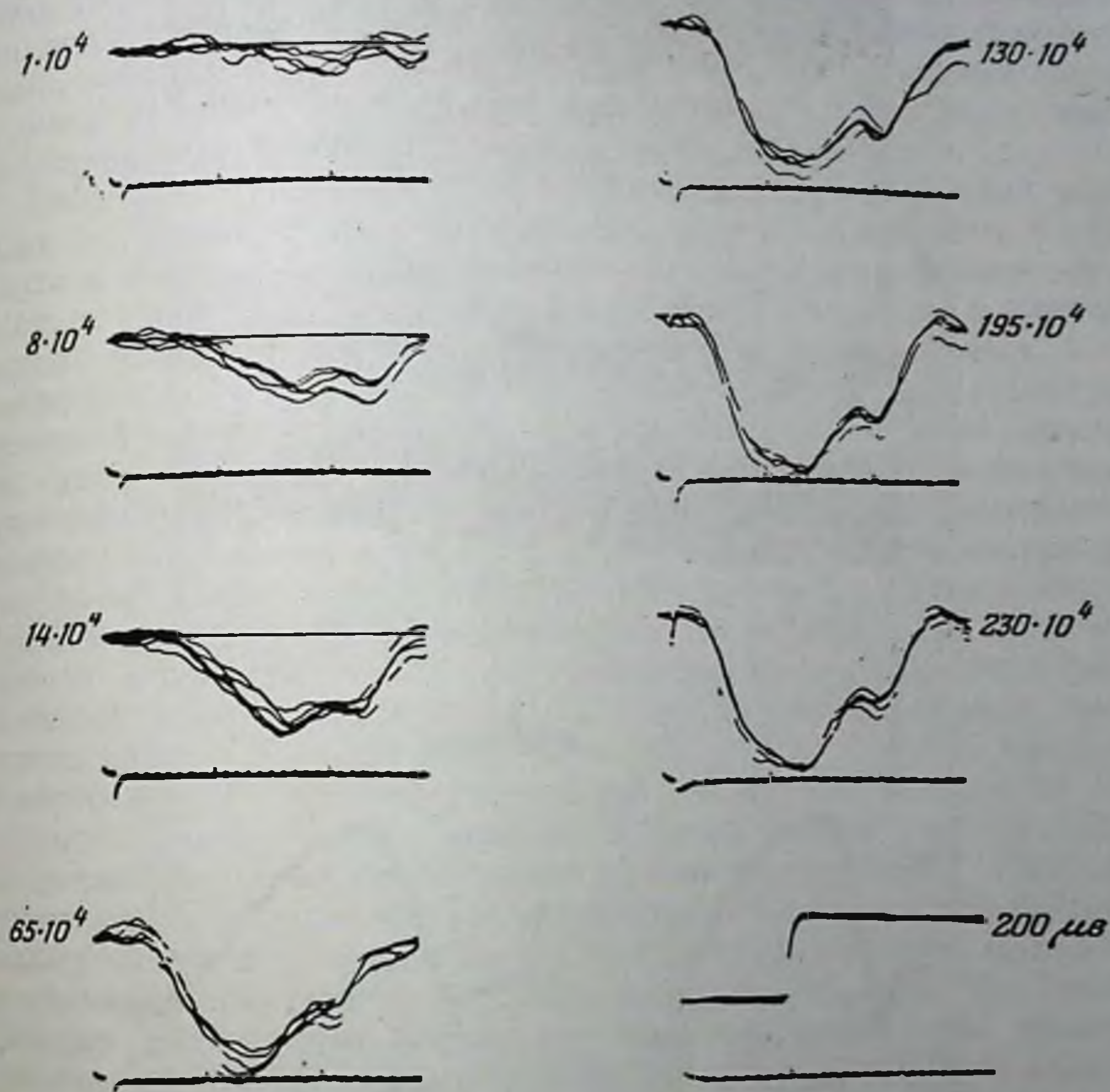
медленным отрицательным колебанием. Много лет назад (1933) я обнаружил, что у кошки P_1 можно избирательно устранить при помощи эфира. Этот эффект наблюдается лишь при действии света высокой интенсивности и на такой стадии наркоза, когда реакция на свет низкой интенсивности еще нормальна и не претерпела никаких изменений. Таким образом, P_1 у этого животного должен характеризовать реакцию на свет высокой интенсивности. Известно также, что для возникновения волны с необходимы вспышки большой длительности (см., например, Додт, 1951b; Нель, 1953). Этот простой способ устранения медленных компонентов, состоящий в применении разной интенсивности раздражения и длительности вспышек и не требующий воздействия какими-либо веществами, использовали до сих пор еще недостаточно. Неизвестно, например, в какой мере медленный отрицательный компонент сходен в этом отношении с медленным положительным компонентом.

Коб и Мортон (1952) и независимо от них Рендаль (1952) сделали кое-что в этом направлении на глазе человека. Они использовали короткие вспышки света очень высокой интенсивности, в результате чего начальная отрицательная волна a увеличивалась. По данным Коба и Мортон, латентный период волны a составлял всего лишь 4—7 мсек (ср. также Эйнтховен и Джолли, 1908). Кривые, полученные этими авторами при действии света разной интенсивности (фиг. 90), ясно показывают, что большое отрицательное колебание состоит из двух компонентов. Этот метод является, по-видимому, идеальным для разделения быстрого и медленного компонентов P_{III} .

Описание медленных компонентов электроретинограммы будет неполным, если не упомянуть, что Нель (1953) обнаружил медленно развивающееся обратное колебание потенциала при прекращении освещения. Однако в отношении этих данных читателя можно отослать к оригинальной монографии, поскольку невозможно изложить полностью его обширные работы, богато документированные и раскрывающие большие перспективы для дальнейших исследований, в особенности в отношении связи метаболизма сетчатки и механизма переноса ионов с изменениями потенциала.

С точки зрения вопроса о связи быстрых положительных и отрицательных компонентов с возбуждением и торможением интересно, однако, остановиться на данных Неля, касающихся места возникновения волн a и b (P_{III} и P_{II} в том смысле, в котором их употреблял Нель) в определенных структурах. Нель отождествляет противоположные по знаку «быстрые» потенциалы с P_{II} и P_{III} и отличает их от двух также противоположных друг другу «медленных» потенциалов, один из которых является P_1 . Устранение быстрых отрицательного и положительного компонентов при помощи ИУК, разрушающей зрительные клетки объясняется, по-видимому, не так просто, поскольку раздражение светом в

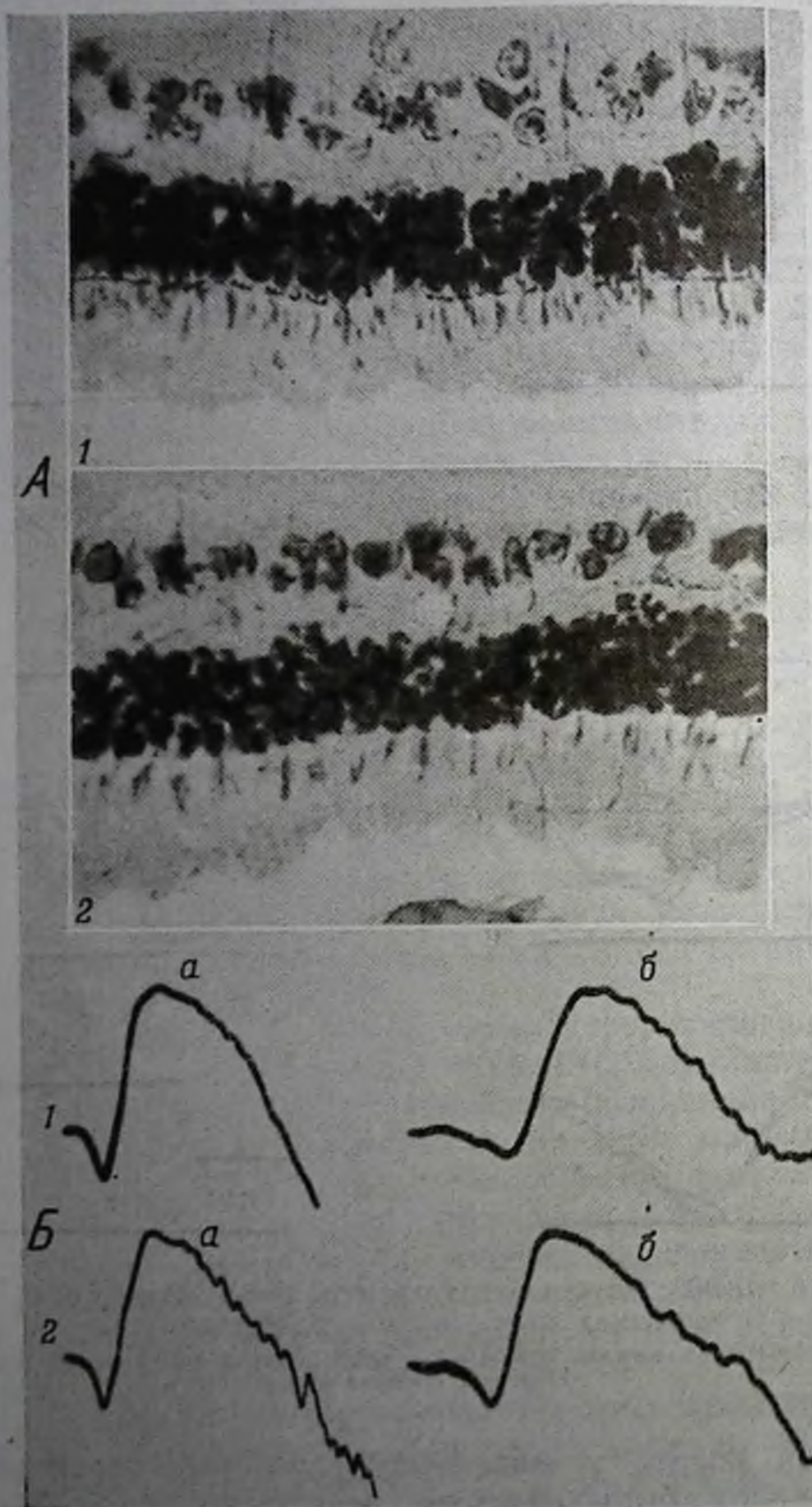
отсутствие рецепторов невозможно. Иодат действует на рецепторы более медленно, причем избирательно влияет на наружные членики, которые, по гистологическим данным, дегенерируют. На фиг. 91, Б представлены нормальный комплекс волн $a-b$ и реакция спустя четыре дня после инъекции иодата, а на фиг. 91, А — гистологические картины сетчатки на четвертый день после



Ф и г. 90. Электроретинограмма глаза человека при вспышках света разной интенсивности.

Цифры около кривых показывают яркость света в фут-ламбертах. Отметка времени 1 жсек.

воздействия иодата у животных, у которых перед удалением глазных яблок были отведены реакции (фиг. 91, Б, б). Нёль справедливо обращает внимание на «удивительное несоответствие между сохранением электрической реакции на освещение и значительными нарушениями палочек» в глазе такого животного, как кролик, у которого палочковая реакция преобладает. Выше мы отмечали, что для регистрации электроретинограммы необходимо участие в реакции большого числа рецепторов. Вся литература по зрительному пурпуру в сетчатке (см. обзор, Гранит, 1947)



Ф и г. 91. А — Поперечные срезы сетчатки на 4-й день после применения иодата; видны зрительные клетки; окрашивание гематоксилин—эозином. $\times 770$. Б — Электроретинограммы тех же животных (Нёль, 1953).

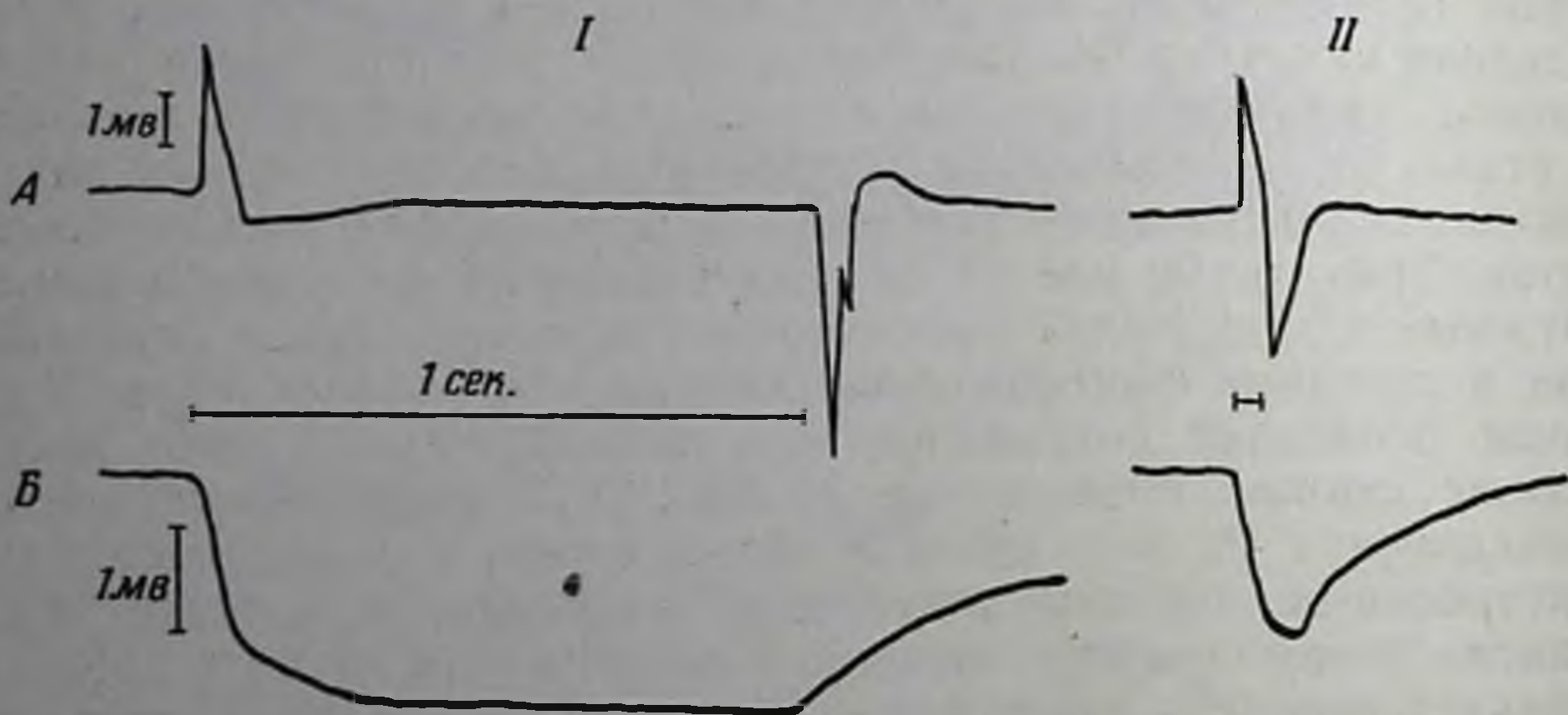
1, 2 — разные животные, а — контроль; б — на 4-й день после применения иодата, непосредственно перед удалением глаз. Электроретинограммы отводили при помощи фитильковых электродов от коканнизированной роговицы; животных не наркотизировали.

показывает, что этот светочувствительный пигмент находится только в наружных члениках. Кривые и фотографии фиг. 91 были бы совершенно непонятны, если бы ответственным за возникновение R_{II} был мембранный потенциал наружных члеников рецепторов. Действительно, трудно представить, каким образом зрительный пурпур может осуществить свое действие на основе того, что осталось от рецепторов. В то же время вполне возможно, что при сверхмаксимальной силе света для раздражения требуется очень небольшое количество этого чрезвычайно чувствительного к свету вещества. Для порогового эффекта нужно всего лишь несколько квантов света (см. выше, гл. IV, раздел 6).

Нель (1953) разрушил у одной обезьяны в асептических условиях центральную артерию сетчатки, в результате чего сосуды спались и сетчатка сразу побледнела. Спустя три недели после этого от обоих глаз была отведена электроретинограмма и поврежденный глаз удалили. Волны как a , так и b сохранились, хотя последняя снизилась на одну треть или четверть по сравнению с исходной величиной; волна a снизилась значительно меньше, но стала более медленной. Гистологические срезы показывают уменьшение числа ядер биполяров и дегенерацию ганглиозных клеток. Зрительные клетки оказались совершенно нормальными, наружный ядерный слой имел обычную толщину. Такая сетчатка была в основном способна дать быстрые компоненты R_{II} и R_{III} , причем последний сохранялся значительно лучше. Этот факт, а также данные, приведенные на фиг. 91, ограничивают место возникновения R_{II} наружным сетчатым слоем, с одной стороны, и внутренними члениками рецепторов — с другой. Компонент R_{III} , согласно более ранним данным и результатам работы Неля, возникает, вероятно, где-то ближе к рецепторам, чем R_{II} . Наиболее удивительно, однако, что интактные зрительные рецепторы очень мало участвуют в возникновении R_{II} , как это показывает сравнение с опытами, результаты которых приведены на фиг. 91. Говоря словами Неля: «Это совершенно ясно указывает, что чувствительные органеллы, вне связи с функциональными процессами в проксимальных участках зрительного пути, не способны давать нормальную волну b ».

В соответствии с этим Нель, предполагая существенную роль внутренних члеников в возникновении волн a и b , считает, что необходимо учитывать и то значение, которое, по-видимому, имеют в этих процессах физико-химические изменения вблизи от внутренних члеников и что вследствие этого внутренний членик может представлять собой лишь «электронный» элемент в цепи возникающего тока. В случае волны a потенциал, вероятно, не может развиться без специфической реакции на границе между внутренним и наружным члениками, так же, как для возникновения волны b необходимо, по-видимому, участие в процессе возбуждения структур, проксимальных по отношению к внутренним членикам (т. е. наружного сетчатого слоя).

Условием отведения электроретинограммы достаточной величины является одновременное возбуждение большого числа расположенных близко друг к другу элементов одинакового типа и одинаковым образом ориентированных. Бартли (1941) предполагал, что такими элементами являются биполяры, однако, по данным Нёля, это не только биполяры, но и внутренние членики рецепторов. Одновременно результаты опытов Нёля помогают объяснить некоторые трудные вопросы, связанные со значением площади раздражения для электроретинограммы, о чем уже упоминалось выше, а также данные, указывающие на чувствительность компонента R_{II} к некоторым веществам, действующим на центральную нервную систему. Опыты Нёля подчеркивают более важное значение ближайшего к рецепторам сетчатого слоя по сравнению с наружными члениками рецепторов для возникновения нормального быстрого компонента R_{II} .



Ф и г. 92. Электроретинограмма *Calliphora* (А) и *Tachycines* (Б) (Аутрум, 1952).

I — длительность раздражения 1 сек.; II — длительность раздражения 0,05 сек.

Следует указать на тесную связь данных Нёля с некоторыми наблюдениями Аутрума (1951, 1952) на глазе насекомых, совершенно по-новому ставящими вопрос о физиологическом значении нервных слоев, расположенных за рецепторами. Существует два крайних типа глаз насекомых, электроретинограммы которых показаны на фиг. 92. Один тип, представленный кузнечиком (*Tachycines*), характеризуется очень простой роговично-отрицательной реакцией на освещение, другой (мясная муха *Calliphora*) — положительно-отрицательным отклонением в ответ на вспышку света и сложным эффектом выключения при прекращении освещения. К последнему типу принадлежат мухи и пчелы, которые, по данным Аутрума, воспринимают мелькания света высокой интенсивности до 200—300 вспышек в 1 сек. (в зависимости от температуры). В то же время *Tachycines* не может воспринимать частоту более 20—30 вспышек в 1 сек. Если у *Calli-*

phora удалить ганглиозные слои, включая ближайший к рецепторам (Аутрум и Голлвитц, 1951), то глаз реагирует монофазным колебанием, таким же, как у *Tachycines*. Эти данные подтверждают результаты подобного же опыта, проведенного в нашей лаборатории Бернхардом (1942) на глазе жука-плавунца (*Dytiscus*), реагирующем на свет так же, как глаз *Calliphora*. Далее Аутрум и Голлвитц последовательно удаляли ганглиозные слои, определяя одновременно частоту слития. У интактного глаза частота слития была около 250 вспышек в 1 сек.; после удаления двух ганглиозных слоев эта величина упала до 170, хотя глаз еще давал сложные реакции на включение и выключение. Когда же удалением ближайшего к рецепторам ганглиозного слоя была выделена чистая монофазная реакция рецепторов, частота слития стала всего лишь 10 вспышек в 1 сек.

Эти данные указывают, что ганглиозные слои играют существенную роль в реакции на быстрые мелькания. Замечательное подтверждение этого вывода было получено в опытах на стрекозе *Aeschna cyanea*. В личиночной стадии первый ганглиозный слой расположен на некотором расстоянии от рецепторного слоя; реакция на освещение на этой стадии монофазна, а частота слития — около 40. По мере развития насекомого в имаго первый ганглиозный слой приближается к рецепторам, располагаясь в конечном счете в непосредственной близости от них. При этом частота слития повышается до 175, и реакция становится двухфазной. Аутрум сделал вывод, что электрические процессы в ганглиозных слоях служат для восстановления способности рецепторов реагировать на свет; он попытался построить гипотезу, объясняющую, как это может происходить. Подробности можно найти в его оригинальных работах. Наиболее важным в них является доказательство взаимозависимости изменений потенциала в соседних ретинальных слоях и демонстрация функциональной роли этой взаимозависимости, а также план дальнейших исследований, основанных на этих данных; очевидна близость этих положений с данными Нёля, вызывавшего дегенерацию слоев сетчатки.

Есть ли другие работы на глазе позвоночных, которые следовало бы упомянуть в этой связи? Много лет назад Крид и Гранит (1933), исследуя на глазе кошки реакцию на мелькания, устранили при помощи эфира или асфиксии положительный компонент R_{II} . Оставшийся отрицательный компонент R_{III} не давал реакции на мелькания. Этот результат был удивительным и необъяснимым. Возможно, что при таком вмешательстве нарушения были слишком значительными, в результате чего оставался лишь медленный отрицательный компонент; однако не исключена возможность, что R_{II} и R_{III} , присутствуя одновременно, взаимодействуют друг с другом. В глазе лягушки R_{III} , выделенный при помощи мочевины (Мюллер-Лиммрот и др., 1953b), давал реакцию на мелькания, однако снова может возникнуть вопрос,

действительно ли здесь полностью отсутствует R_{II} и, в таком случае, не оказывают ли разные способы удаления R_{II} различное влияние на R_{III} в зависимости от того, как они действуют на ближайший нейтральный слой. Цоттерстрём (1951) показал, что у новорожденных детей электроретинограмма отсутствует; затем, появившись, она в течение первых 6—7 месяцев медленно увеличивается в размерах, становясь нормальной в возрасте около 12 месяцев (изучались лишь начальные фазы электроретинограммы). У детей, родившихся преждевременно, до появления первой реакции на свет может пройти до двух недель (Цоттерстрём, 1952). Электроретинограмма у детей небольшая и состоит из медленного монофазного колебания (волна b). Она не может воспроизводить быстрые мелькания, как в случае вполне сформировавшейся электроретинограммы (Цоттерстрём, личное сообщение). Гистологический контроль отсутствовал, однако заранее можно сказать, что эти результаты трудно объяснить недостаточным количеством рецепторов в первые полгода жизни (если исходить из предположения, что именно в них возникают R_{II} и R_{III}).

Эти наблюдения приведены здесь потому, что они показывают желательность экспериментальной разработки на позвоночных идеи Аутрума о своего рода «электротонической обратной связи» между слоями сетчатки. Такая связь явилась бы объяснением того факта, который кажется нам сейчас лишь капризом природы, а именно, существования в сетчатке нервного центра, который в противном случае мог бы быть расположен где-нибудь выше вместе с другими нервными центрами. Вопрос о механизмах электрической обратной связи, осуществляемой при помощи нервных цепочек, проводящих импульсы, обсуждался нами неоднократно (в особенности в гл. III, VI и VII). Эта обратная связь может осуществляться также и электротонически. Я не буду удивлен, если исследования, проводимые в этом направлении, вскоре увенчаются открытием новой главы в электроретинографии и приведут к более глубокому пониманию механизмов функционирования нашего самого замечательного органа чувств.

Для полноты изложения необходимо вкратце остановиться на предпринятых Томита с сотрудниками попытках исследовать сетчатку позвоночных при помощи микроэлектродов, вводимых под контролем микроскопа (Томита, 1950; 1951—52). Это направление работы было затем продолжено Оттосоном и Светихиным (1952) и Нёлем (1953). В настоящее время вследствие отсутствия согласия между разными авторами чрезвычайно трудно дать обзор полученных результатов. Томита с сотрудниками и Нёль критически обсуждают вопрос об объемном проводнике, а также трудности, возникающие в связи с тем, что все активные клетки являются источником изменений потенциала. Эти исследователи хорошо представляют себе разницу между регистрацией суммарной реакции и более или менее точечным отведением, тогда как

Оттосон и Светихин отождествляют оба отведения; они утверждают также, что колбочки и палочки дают противоположные по знаку монофазные изменения потенциала, что означает отождествление положительного компонента R_{II} с палочковой реакцией и отрицательного компонента R_{III} с колбочковой реакцией.

Поскольку известно, что чисто колбочковые и чисто палочковые сетчатки имеют как R_{II} , так и R_{III} (см. выше), трудно понять, почему эти авторы игнорируют положительную часть колбочковой реакции и отрицательную часть палочковой реакции.

Чтобы показать, с какими трудностями приходится сталкиваться в этом вопросе, необходимо сделать еще некоторые замечания. Томита, например, вводя микроэлектрод со стороны стекловидного тела, нашел, что волна a сначала уменьшается, затем исчезает и, наконец, появляется с обратным знаком, когда электрод находится по другую сторону слоя биполяров. На основании этого он предположил, что микроэлектрод соответственно приближается к электрическому диполю в слое биполяров, достигает его и проходит через него; это противоречит утверждению Светихина, что волна a является частью чисто колбочкового потенциала, возникающего в рецепторах. Светихин (1954а, б) и Оттосон и Светихин (1954) на глазе рыбы, имеющем как колбочки, так и палочки, также вводили тонкие микроэлектроды со стороны рецепторного слоя после соскабливания пигментного слоя. Их микроэлектроды, более тонкие, чем у Томита, вызывали меньшее повреждение, но легко гнулись; кроме того, поскольку расстояние между обеими пограничными мембранами составляет всего лишь 170μ , причем 30μ вблизи от наружной пограничной мембраны занято слоем биполярных клеток, в отсутствие контроля очень трудно быть уверенным в действительном положении кончика электрода. В работе Оттосона и Светихина (1954, см. фиг. 5) действительно показано, что по мере погружения микроэлектрода в сетчатку (другой электрод находился на поверхности рецепторного слоя) реакция быстро уменьшается, начиная с точки, удаленной от внутренней пограничной мембраны на 100μ . Чисто рецепторный потенциал в этой точке не должен был бы уменьшаться; но именно это должно было произойти, если реакция зависит как от биполяров, так и от рецепторов, рассматриваемых как «электронные элементы» в том смысле, который вкладывал в это понятие Нель. Следовательно, результаты Оттосона и Светихина, по-видимому, не подтверждают их вывода, что электроретинограмма возникает лишь в рецепторах. Конечно, не может быть никакого сомнения, что рецепторы являются электрически активными, однако необходимо провести тщательное экспериментальное сравнение макро- и микроотведений, прежде чем отождествлять получаемые результаты. Светихин (1954а) считал, что, вводя микроэлектрод в сетчатку рыбы, у которой соскоблен пигментный слой, он отводил реакцию одиночных колбочек. Примечательным в этой работе является обнаружение

двух родов «контактного потенциала», являющегося «выражением свойств вещества клеточной стенки»; существуют как электрически отрицательное, так и электрически положительное поверхностные вещества: отрицательное — на наружных сегментах рецепторов, положительное — на внутренних. Вызывающий импульсы колбочковый потенциал, который в противоположность данным других авторов (см. гл. I) состоит в увеличении мембранного потенциала, появляется главным образом на глубине 40 и 70 μ . Интерпретация этих результатов чрезвычайно затруднительна, так как в отличие от опытов, например Катца (см. гл. I), кончик электрода остается невидимым. Светихин же утверждает, что при разнице глубины погружения электрода в 30 μ получаются разные результаты. Представление об электрически отрицательных и положительных поверхностных веществах, не имеющее никакого подтверждения во все увеличивающемся числе работ с вне- и внутриклеточными микроэлектродами, заставляет предполагать возможность сгиба электрода или рецепторов (обнаженных в результате удаления пигментного слоя) или же просто неконтролируемое изменение сопротивления тонких микроэлектродов, приводящее к изменению сеточного тока. По-видимому, более естественно изучать ток действия колбочек на колбочковом глазе, а не на поврежденном смешанном глазе. Однако вполне вероятно, что потенциалы противоположного знака, которые отводили начиная с 1865 г. многие исследователи (см. гл. I, раздел 7), можно получить при помощи микроотведения из рецепторного слоя. Само по себе микроэлектродное отведение является столь же оправданным методом, как и другие, хотя необходимо учитывать его особенности, а также то обстоятельство, что его применение не может дать ответа на многие вопросы, поднимаемые в рассматриваемых выше работах Аутрума и Нёля.

Глава VI

МЫШЕЧНЫЕ РЕЦЕПТОРЫ И РЕФЛЕКСЫ С НИХ

1. Введение

В своем стремлении представить какую-либо одну систему афферентно-эфферентных отношений в сравнительно полном виде я должен в силу ряда причин избрать мышечные рецепторы и рефлексy с них, предпочтя их иным, например кожным или вестибулярным, рецепторам. Прежде всего я хочу этим воздать должное памяти своего учителя, Чарльза Шеррингтона, который больше, чем любой другой физиолог, имеет право называться пионером и основателем этой области исследований. Первые основные результаты были представлены им в прочитанных 50 лет назад Силлимановских лекциях (Шеррингтон, 1906), но и позже им было сделано много важных наблюдений (см., например, Лиддел и Шеррингтон, 1925). Кроме того, выбор этой темы кажется оправданным, поскольку проблемой мышечной чувствительности и рефлексов с мышц вот уже более десяти лет занимается ряд лабораторий в США и моя собственная лаборатория. Наконец, нами накоплено значительное число новых фактов, нуждающихся в предварительном обобщении, и, по-видимому, будет не безынтересным указать на пробелы в наших знаниях.

Проблема эфферентной, или моторной, регуляции мышечной чувствительности была по-новому поставлена в нашей лаборатории Лекселом (1945). В своем исследовании он показал, что при избирательном раздражении тонких эфферентных волокон передних корешков спинного мозга млекопитающих не наблюдается сокращений мышц, но обычно возникают афферентные разряды импульсов из мышечных рецепторов. Это, несомненно, означает, что необходимо пересмотреть наши представления о фазических рефлексах и рефлексах позы, о спастичности, ригидности и т. п. с точки зрения механизма эфферентной регуляции. Данные вопросы будут обсуждены в гл. VII.

2. Основные данные по гистологии мышечных рецепторов

Согласно Руффини (1898), мышечные веретена были открыты более 100 лет назад Хассолом (1851); статья Вейсмана (1861) содержит, по мнению Руффини (1898), первое заслуживающее

доверия гистологическое описание их¹. В своих обширных гистологических исследованиях по иннервации мышц Кюне (1863а, б) детально описал эти структуры и назвал их мышечными веретенами. Обзор старой литературы приведен в статье в Руффини (1898). Действительно, еще до основных исследований Шеррингтона (1894) и Руффини (1897, 1898) существовала обширная литература по мышечным веретенам. Теория Вейсмана, согласно которой они являются центрами регенерации мышц, была поддержана такими ведущими биологами, как Кюне (1863а) и Кёлликер (1863).

Громадный шаг вперед был сделан, когда Шеррингтон (1894) установил при помощи методики дегенерации, что волокна от мышечных веретен входят в задние корешки спинного мозга, доказав, таким образом, что эти структуры представляют собой чувствительные окончания, снабженные афферентными волокнами. Затем на протяжении почти сорокалетнего периода (1894—1930) Шеррингтон окончательно развил учение о рефлексах с мышц, важнейшие положения которого надолго стали частью общего медицинского образования. Гистологические работы Руффини были опубликованы на английском языке в 1897 и 1898 гг. С тех пор к тем описаниям мышечного веретена, которые были даны им и Шеррингтоном, добавлено очень немного. Детальный анализ функции этого органа был невозможен до применения в научных исследованиях электроники, но и после работ Руффини стало достаточно ясно, что веретена следует отнести к наиболее высоко развитым органам чувств организма, поставив впереди них только глаз и ухо. Руффини справедливо считал, что, кроме специальных органов чувств (глаз, ухо и т. п.), тело не обладает другими органами, сравнимыми с мышечными веретенами по богатству нервных волокон и нервных окончаний.

Кроме веретена, в мышцах имеется еще одно чувствительное образование — сухожильный рецептор Гольджи, о физиологии которого кое-что известно. Эти рецепторы, по-видимому, функционируют в тесном взаимодействии с веретенами и расположены в местах соединения сухожилия с мышцей; однако местоположение их не настолько определено, чтобы, кокаинизировав или удалив сухожилие, можно было с уверенностью получить препарат, лишенный этих окончаний (см., например, Баркер, 1948). Согласно Шеррингтону (1894) и Баркеру, сухожильные рецепторы имеются также (по мнению Баркера, даже часто) и у окончаний самих мышечных веретен. Сухожильные рецепторы были открыты Гольджи; их блестящее описание дано в первом томе его *Opera omnia* (1870—1883; последнее издание 1903). Хороший обзор ранних работ имеется у Шеррингтона (1900b; ср. Каттанео,

¹ Я видел только книгу Хассола (1852). Для не-гистолога ни эта книга, ни статья Вейсмана (1861) не являются убедительными, тогда как рисунки Кюне и, в особенности, Кёлликера, не оставляют сомнений в правильности изображения тех деталей строения, которые авторы видели.

1888), который приписывает открытие этих структур Роллету (1876) и Гольджи (1880). Последний разделяет мышечно-сухожильные органы (очевидно те, которые в настоящее время называют сухожильными рецепторами Гольджи) и другой тип окончаний, являющихся набором телец Пачини разных размеров.

Ниже мы ограничимся рассмотрением мышечных веретен и сухожильных рецепторов Гольджи, которые только и подвергались собственно физиологическому анализу. В мышцах есть еще ноцицептивные окончания, которые, по-видимому, не отличаются от ноцицептивных окончаний, известных для других тканей.

Описание мышечного веретена млекопитающих, приведенное ниже, основано на работах Шеррингтона (1894), Руффини (1897, 1898), Кюне (1863а, б), Кёлликера (1863), Денни-Броуна (см. Крид и др., 1932) и Баркера (1948). Работа Баркера особенно полна; в ней дается удачная реконструкция веретена кролика, а также ряд интересных деталей и объективное обсуждение гистологической и физиологической литературы, вплоть до 1948 г. С тех пор было получено много новых физиологических фактов. Блестящие обзоры литературы по иннервации мышц в целом были написаны Хинси (1927) и Хайнсом и Тоуэром (1928). Самым последним является обзор Тигса (1953).

Мышечное веретено состоит из нескольких (у кошки обычно шесть) так называемых *интрафузальных* поперечноисчерченных мышечных волокон, отличающихся в ряде отношений от обычных моторных, или *экстрафузальных*, волокон. 4—6 интрафузальных волокон образуют один орган, в том смысле, что они идут все вместе, начинаясь на проксимальном конце часто от разных экстрафузальных волокон, но сходясь у сухожилия на дистальном конце, где они иногда прикрепляются также к экстрафузальному эндомизию. Одиночное интрафузальное мышечное волокно состоит из двух поперечноисчерченных полярных частей, разделенных несократимой *ядерной сумкой* (фиг. 93, А). В промежуточной области (области *миотрубки*) волокно с каждой стороны сумки по направлению к ее центру теряет свою исчерченность. Основная, сократительная часть иннервируется тонкими моторными волокнами. Чувствительный аппарат образует две системы — одну на самой ядерной сумке (первичное, или аннулоспиральное окончание), другую — в области миотрубки (вторичное, или гроздевидное окончание). Все эти названия предложены Руффини. Если такая метафорическая терминология оправдана и достаточно точна для кошки (Баркер), то, например, у кролика и человека нельзя различить два типа окончаний по какому-либо иному признаку, чем их локализация. Поэтому Баркер предпочитает альтернативные термины Руффини: «первичные» и «вторичные» окончания. На фиг. 93, Б показаны в деталях простая и сложная формы организации. Видно, что в простейших окончаниях только одно волокно проникает в лимфатическую полость под капсулой ядерной сумки, образуя первичное окончание; большее услож-

нение создает добавление одиночного или двойного вторичного окончания (если двойного, то с каждой стороны от первичного окончания, которое имеется всегда). Такие сложные органы наиболее обычны у кошки. Первичные окончания (окончания ядерной сумки) расположены очень компактно и занимают примерно $160\text{ }\mu$ в центральном участке; вторичные окончания более рассеяны и занимают область миотрубки протяженностью около $480\text{ }\mu$.



Ф и г. 93. Детали строения мышечного веретена (Баркер, 1948).

А. Схематическое изображение одного интрафузального мышечного волокна. Каждый периферический участок укорочен примерно до $1/4$ своей длины. 1 — перимизий; 2 — периферический участок; 3 — центральный участок; 4 — область миотрубки; 5 — ядерная сумка; 6 — центральные ядра; 7 — сарколема и эндомизий; 8 — экстрафузальное мышечное волокно.

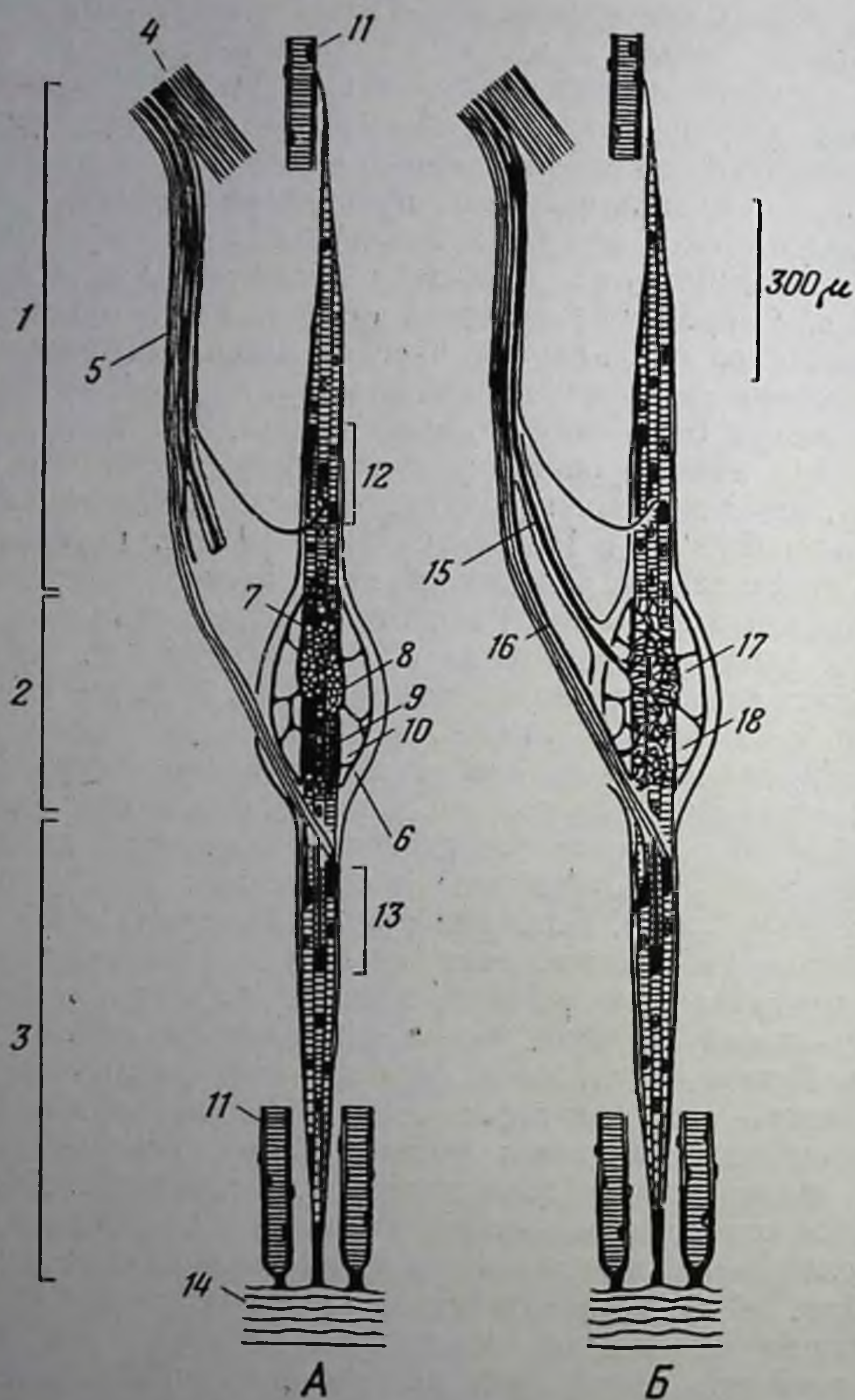
Б. Схематические изображения центральных участков двух мышечных веретен из промежуточной головки четырехглавой мышцы кролика, иллюстрирующие типы чувствительной иннервации. I — простой тип, имеющий только первичное окончание; II — сложный тип с одним первичным и двумя вторичными окончаниями. Интрафузальный мышечный пучок обозначен только контуром, а область ядерной сумки специально изображена излишне выпуклой. 1 — капсула; 2 — лимфатическая полость; 3 — интрафузальный мышечный пучок; 4 — первичное окончание; 5 — вторичное окончание.

Афферентные нервные волокна первичных окончаний являются наиболее толстыми из всех известных в организме млекопитающих: в нерве их диаметр достигает $20\text{ }\mu$ (Шеррингтон, 1894). К этой же категории относятся афферентные волокна, идущие

от сухожильных рецепторов Гольджи. От вторичных окончаний отходят более тонкие волокна. Ввиду этого следует признать довольно неудачными названия, данные этим рецепторам Меттьюсом (1933), который, впервые идентифицировав их физиологически, обозначил первичные окончания как A_2 , а вторичные — как A_1 . Возможно, преодолеть эту путаницу и отразить в названии как функцию, так и анатомию можно было бы, дав этим рецепторам новые названия: *окончания ядерной сумки* и *окончания миотрубки*. Сокращение веретена обычно растягивает ядерную сумку вместе со спиралью ее чувствительных окончаний, тогда как окончания миотрубки, находящиеся в сократимой части веретена, могут быть менее чувствительны к этому виду раздражения; при этом процессе укорочения веретена спираль, по видимому, испытывает некоторую деформацию. Однако, как впервые указали Фултон и Пи-Суньер (1927—1928), поскольку комплекс интрафузальных волокон как целое расположен параллельно экстрафузальным (обычным) мышечным волокнам, то сокращение последних должно ослабить натяжение веретена и, таким образом, вызвать прекращение его импульсации. В то же время сухожильные рецепторы Гольджи, расположенные по отношению к экстрафузальным волокнам последовательно, будут регистрировать напряжение как при сокращении, так и при растяжении мышцы (за исключением тех рецепторов, которые расположены последовательно по отношению к веретенам).

С другой стороны, конечный результат тех сигналов, которые идут с веретен и сухожильных рецепторов и сообщают о состоянии экстрафузальных волокон, изменялся, если бы веретена и экстрафузальные волокна могли сокращаться независимо друг от друга. В этом случае имела бы место высокая степень пластичности экстра- и интрафузальных волокон, позволяющая им функционировать в самых разнообразных условиях. Как мы увидим, именно это и происходит в действительности, так что становится оправданным взгляд Руффини на мышечное веретено как на следующий по сложности орган после глаза и уха.

На фиг. 94 дано схематическое изображение моторной и чувствительной иннервации мышечного веретена (по Баркеру). Важно отметить обширность иннервации интрафузальных волокон вышеупомянутыми тонкими нервными волокнами в том смысле, что отдельные нервные волокна, ветвясь дихотомически, образуют по несколько мелких моторных концевых пластинок на обеих сократимых зонах интрафузального волокна. Хагбарт и Вольфарт (1952) показали, что области, иннервируемые отдельными нервными волокнами, взаимно перекрываются. Поэтому интрафузальные волокна веретен обладают тем свойством, которое обозначается как множественная иннервация. В дальнейшем для удобства я буду называть тонкие нервные волокна, идущие к веретенам, γ -волокнами, поскольку, как установил Лексел (1945), они имеют скорость проведения возбуждения около 20—44 м/сек,



Ф и г. 94. Схематические изображения реконструированного мышечного веретена кролика (Баркер, 1948).

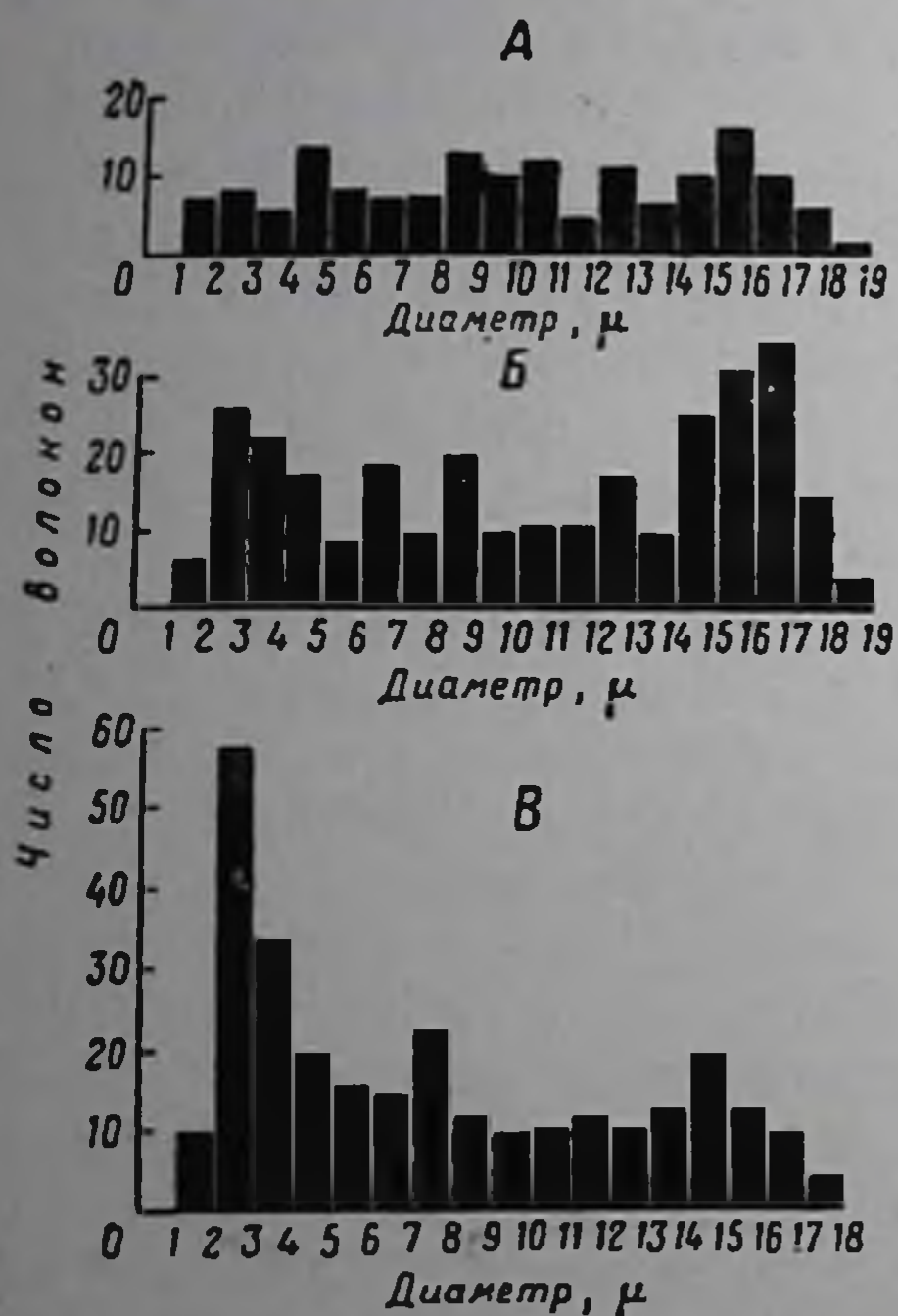
А. Изображение только моторной иннервации; чувствительная иннервация не показана, чтобы продемонстрировать морфологию центрального участка; моторные концевые пластинки представлены черными дисками. Б. То же веретено с добавлением чувствительной иннервации, представленной одним первичным и одним вторичным окончаниями. Периферические участки укорочены примерно до $\frac{1}{3}$ своей длины. 1 — проксимальный конец; 2 — центральный участок; 3 — дистальный конец; 4 — смешанный нерв, идущий внутри мышцы; 5 — смешанный нерв, идущий к веретену сумка; 6 — капсула; 7 — осевая оболочка; 8 — ядерная область мотонейрона; 9 — область мотонейрона; 10 — лимфатическая полость с соединительнотканной пластинкой; 11 — экстрафузальное мышечное волокно; 12 — моторные концевые пластинки одиночного толстого нервного волокна; 13 — моторные концевые пластинки, иннервируемые тремя тонкими волокнами; 14 — апоневроз; 15 — первичное волокно в толстой эндоневриальной оболочке; 16 — вторичное волокно; 17 — первичное окончание; 18 — вторичное окончание.

что по классификации Эрлангера и Гассера (1937) является γ -скоростью проведения. В противоположность им обычные толстые моторные волокна проводят возбуждение с α -скоростью, 60—115 м/сек. Эти волокна идут к экстрафузальным мышечным волокнам, но на схеме (фиг. 94) Баркер изобразил также относительно крупное моторное волокно, идущее к одному из концов веретена (см. Баркер, 1948). Физиологические данные в этом отношении противоречивы: Меттьюс (1933) и Лексел (1945) пришли к заключению, что и веретена могут до некоторой степени иннервироваться α -волокнами, однако Хэнт и Каффлер (1951a) после тщательного исследования утверждают, что это не так. Во всяком случае, из их данных представляется ясным, что иннервация веретен в сгибателях и разгибателях стопы осуществляется в основном γ -волокнами. Конечно, вполне возможны различия между разными мышцами; кроме того, из всех приведенных до сих пор описаний спектра волокон ясно следует, что скорости проведения возбуждения в волокнах, имеющих разное назначение, могут взаимно перекрываться. Тем не менее обозначения α и γ (соответственно для толстых и тонких моторных волокон) достаточно удобны для практических целей.

Тасаки и сотрудники (Тасаки и Мицутани, 1944; Тасаки и Цукагоши, 1944; Кобейаши, Ошима и Тасаки, 1952) обнаружили в опытах на жабах, что при прямом ритмическом раздражении моторных волокон малого диаметра развивается медленное постепенное сокращение мышц, сопровождающееся нераспространяющимся длительным потенциалом в мышце. Дальнейшие исследования (Каффлер и Джерард, 1947; Каффлер, Лапорт и Рансмейер, 1947) показали, что этот потенциал в соответствующей системе мышечных волокон ограничен областью нервномышечного соединения и что подобные волокна, широко распространенные в организме амфибий, способны развивать заметное напряжение. Каффлер и Воган-Уильямс (1953a, b) впоследствии доказали, что тонкие нервные волокна действительно подходят к особым мышечным волокнам, обладающим специфическими «тоническими» свойствами и специфическими электрическими свойствами, которые были весьма детально изучены этими авторами. По существу, Крюгер (1952) обнаружил у лягушки два типа мышечных волокон, которые он отнес к тоническому и фазическому типам. Существует довольно старая литература по тоническому и фазическому типу сокращений мышцы лягушки, которая приведена у Тасаки и Мицутани, а также у Каффлера и Вогана-Уильямса.

Однако, несмотря на утверждение Крюгера о наличии этих двух типов мышц и у млекопитающих, Хэнту и Каффлеру (1951a, b) не удалось найти каких-либо доказательств в пользу существования здесь особых тонических мышечных волокон. В соответствии с данными Лексела (1954) они обнаружили, что тонкие γ -волокна иннервируют исключительно веретена и не вызывают никакого сокращения мышцы. Мне, следовательно, не нужно

обсуждать вопрос о тонических элементах в мышцах лягушки. Однако, по-видимому, следует указать, что интрафузальные волокна веретен млекопитающих по характеру реагирования, вероятно, сходны с тонической системой лягушки. Ниже мы убедимся, что по всем данным интрафузальные волокна способны развивать медленное постепенное сокращение, в основе которого лежит не проводимый потенциал действия, а нераспространяющийся потенциал (Каффлер, Хэнт и Квиллиам, 1951). Значительное сходство между системой «тонкое нервное волокно — веретено» у млекопитающих и системой «тонкое нервное волокно — тоническая мускулатура» у лягушки подчеркивали Каффлер и Воган-Уильямс (1953b).



Ф и г. 95. Количество афферентных волокон разного диаметра в камбаловидной мышце (А), медиальной головке икроножной мышцы (Б) и большеберцовой мышце (В) (Хагбарт и Вольфарт, 1952).

Имеется несколько описаний спектров эфферентных и афферентных волокон в нервах, иннервирующих те мышцы, на которых проводили основную часть физиологических опытов по мышечным веретенам млекопитающих (например, Экклс и Шеррингтон, 1930; Рексед и Терман, 1948; Ллойд и Чанг, 1948; Фернанд и Янг, 1951; Хагбарт и Вольфарт, 1952). Мышечные рецепторы исследовали обычно в сгибателях и разгибателях стопы по той простой причине, что препарат легче фиксировать в коленном и голеностопном суставах, чем в тазобедренном и коленном (а веретена чрезвычайно чувствительны к движению или сотрясению). Обязательно фиксировать препарат в трех суставах. Благодаря многолетним работам лаборатории Шеррингтона получены также основные сведения о рефлекторных реакциях этих мышц (см.

Крид и др., 1932), что было весьма полезно в исследованиях. Другим ценным препаратом являлась очень маленькая мышца бедра, *m. tenuissimus*, которая у кошки представляет собой тонкую красную ленточку шириной в несколько миллиметров, иннервируемую примерно 85 волокнами (Эдриан, 1925). Этот препарат использовали в своей работе Каффлер, Хэнт и Квиллиам (1951).

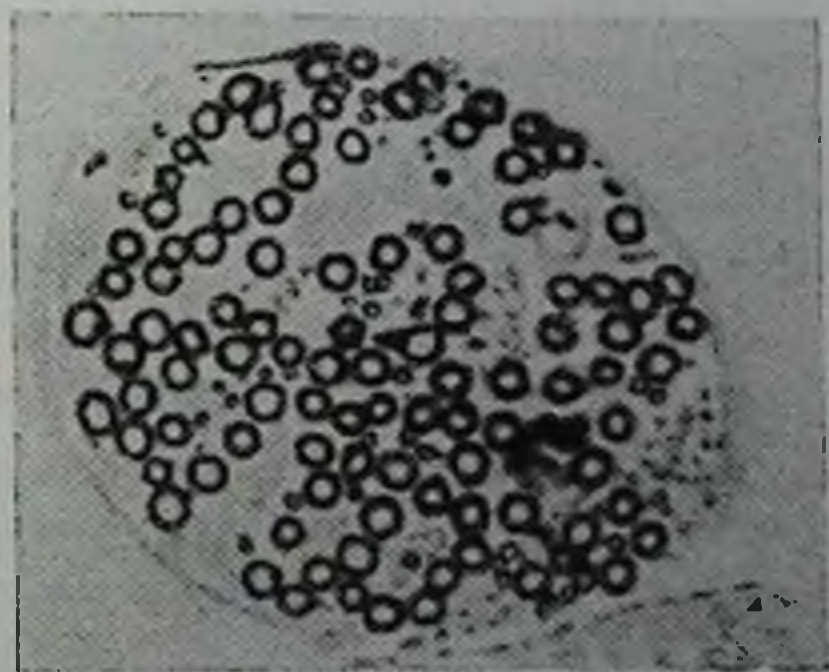
Обсуждая вопрос о спектре афферентных нервных волокон разного диаметра, я использую данные Хагбарта и Вольфарта, поскольку только эти авторы проводили также подсчет числа

веретен. Распределение афферентных волокон разной толщины и мышечных веретен для медиальной головки икроножной мышцы, камбаловидной и передней большеберцовой мышц изображено на фиг. 95 и 97.

В медиальной головке икроножной мышцы, несмотря на ее величину, содержится только 45 веретен, тогда как в сравнительно меньших камбаловидной и передней большеберцовой — соответственно 56 и 57 веретен. Таким образом, рецепторам ядерных сумок в медиальной головке икроножной мышцы нужны только 45 толстых волокон из имеющихся 145. По 25% волокон представлено тонкими волокнами и волокнами средней величины. Если рассматривать толстые и средние волокна как иннервирующие веретена, то на долю сухожильных рецепторов Гольджи останется 100 толстых волокон. Телец Пачини в мышцах должно быть мало (Вольфарт, личное сообщение). Следовательно, медиальная головка икроножной мышцы содержит, вероятно, большое число сухожильных рецепторов. Что касается камбаловидной мышцы, то здесь на 144 афферентных волокна имеется 59 толстых волокон (практически все они должны расходоваться на 56 ядерных сумок веретен), 31 тонкое и 54 средних. В передней большеберцовой мышце — всего 276 афферентных волокон, из них 118 тонких, 81 среднее и 77 толстых. Если считать, что веретена иннервируются толстыми и средними волокнами, то останется 101 таких волокон для сухожильных рецепторов Гольджи и телец Пачини. Передняя большеберцовая мышца характеризуется особенно большим числом тонких и тончайших афферентных волокон.

Нетрудно обнаружить волокна от сухожильных рецепторов Гольджи, обладающие столь же высокой скоростью проведения возбуждения, как волокна от веретен (Хэнт и Каффлер, 1951b). В отношении икроножной и передней большеберцовой мышцы данные Хагбарта и Вольфарта находятся в соответствии с изложенными выше анатомическими наблюдениями Шеррингтона, Руффини и Баркера, показавшими, что рецепторы ядерной сумки иннервируются самыми толстыми волокнами, а рецепторы многотрубки — волокнами несколько меньшего диаметра.

Что касается эфферентной иннервации, то здесь дело представляется проще. На фиг. 96, взятой из статьи Экклса и Шеррингтона (1930), видно, что нервные волокна распадаются на две основ-



Ф и г. 96. Поперечный разрез через веточку моторного нерва, идущего к латеральной головке икроножной мышцы после перерождения афферентных волокон (Экклс и Шеррингтон, 1930).

Видны типичные различия между крупными α -волокнами и мелкими γ -волокнами.

ные группы, которые условно были обозначены как группы α - и γ -волокон. Для сравнения эфферентной иннервации у тех же самых трех мышц я возвращаюсь к данным Хагбарта и Вольфарта. К медиальной головке икроножной мышцы подходят 430 эфферентных волокон, 25—30% которых являются тонкими волокнами. Минимальное количество γ -волокон для 45 мышечных веретен (из расчета, что на каждом конце интрафузального волокна имеется по крайней мере одно эфферентное окончание и что у кошки в веретене 6 таких волокон) должно быть равно $2 \cdot 6 \cdot 45 = 540$. тогда как при подсчете тонких волокон действительно найдено 106—129. Следовательно, γ -волокна должны ветвиться и в значительной степени перекрывать друг друга (ср. приведенные выше данные Баркера, 1948). В камбаловидной мышце обычно бывает около 200 α -волокон (или моторных единиц, в понимании Экклса и Шеррингтона, 1930) и 90 γ -волокон; таким образом, по данным этих авторов, γ -волокна составляют 31% от общего числа волокон. В передней большеберцовой мышце Рексед и Терман (1948) нашли 38% γ -волокон. Это значит, что, согласно Хагбарту и Вольфарту, в ней имеется 206 γ -волокон и 337 α -волокон, или моторных единиц. Поскольку число мышечных волокон в этой мышце составляет около 37 000, моторная единица включает в себя в среднем 110 мышечных волокон.

Экклс и Шеррингтон, производя деление величины максимального сокращения на число моторных единиц, включали в число последних и γ -волокна, в отношении которых в то время не было известно, что они иннервируют только веретена. Поэтому некоторый перерасчет должен представить определенный интерес. Если для камбаловидной мышцы с ее параллельно идущими волокнами мы примем число всех эфферентных нервных волокон равным примерно 265 (учитывая данные как Экклса и Шеррингтона, так и Хагбарта и Вольфарта), то 185 волокон должны быть отнесены к моторным единицам; эти моторные единицы способны развивать максимальное тетаническое сокращение в 2230 г, или примерно 12 г на единицу ($12 \cdot 185 = 2220$). Максимальное одиночное сокращение, по этим данным, соответствует 580 г, т. е. на каждую моторную единицу ($580 : 185$) приходится около 3 г. Если допустить, что такое напряжение создается в моторной единице примерно сотней экстрафузальных мышечных волокон (см. выше расчет для передней большеберцовой мышцы), то представляется ясным, что шансы получить напряжение измеримых размеров от отдельного, максимально сокращающегося мышечного веретена равны нулю. Даже если избирательно стимулировать все 56 веретен камбаловидной мышцы, чего иногда можно добиться (см. гл. VII), и то, учитывая распределение веретен внутри мышцы (фиг. 97), вряд ли удастся получить измеримую величину сокращения.

Расчеты Экклса и Шеррингтона (в отношении которых приведенное выше было лишь перерасчетом) были, однако, оспорены

Кобейаши, Ошима и Тасаки (1952), которые утверждают, что прямое тетаническое раздражение одиночных нервных волокон, входящих, например, в камбаловидную мышцу, создает напряжение 1—2 г при исходном напряжении мышцы 50 г. Эти авторы получили значения того же порядка, используя также методику Экклса и Шеррингтона, т. е. раздражая весь нервный ствол и деля затем величину максимального напряжения на число волокон. Вполне возможно, что их данные не являются правильными. На передней большеберцовой мышце они сами получили среднее напряжение, равное 2300 г, что является наиболее вероятной величиной. Это означает, что на моторную единицу приходится около 7 г (несмотря на низкое исходное напряжение), тогда как они сами определяли среднюю величину в 1,8 г. Расчет по их собственным цифрам дает для камбаловидной мышцы величину напряжения, равную $2420 : 185$, что составляет приблизительно 13 г и почти точно соответствует приведенному выше значению (12 г). По-видимому, в их гистологической работе имеются ошибки, поскольку для получения своего значения (1,8 г) они должны были бы взять 1344 α -волокон, что в 7—8 раз больше приводимых в литературе подсчетов. Величины, полученные этими авторами при прямой регистрации, нужно, вероятно, рассматривать как минимальные, а не максимальные значения.

Проксим.



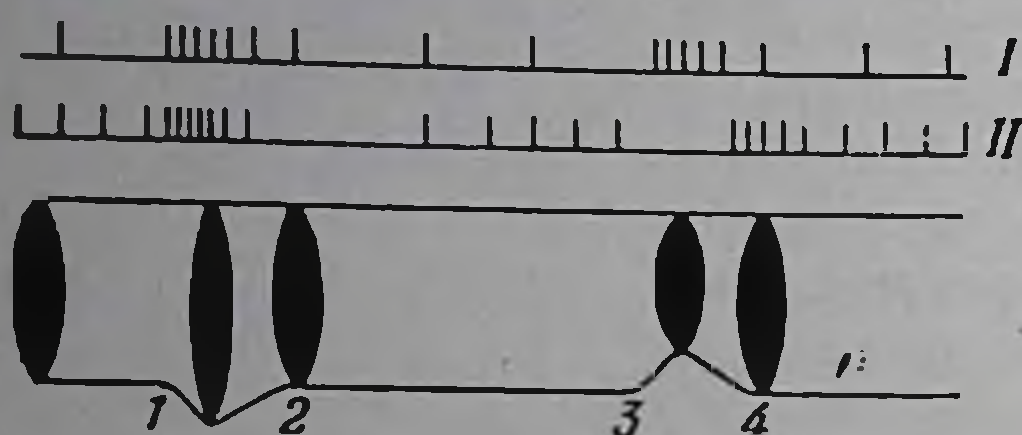
Дистальн.

Ф и г. 97. Распределение веретен в камбаловидной мышце (Хагбарти Вольфарт, 1952).

3. Физиологические свойства мышечных рецепторов

Вскоре после того, как Эдриан и Цоттерман (1926а) выделили в мышцах особые рецепторы растяжения, Меттьюс, применяя методику изолированного волокна, подробно изучил их в серии работ (1929, 1931а, б, 1933) и описал основные реакции, наблюдаемые при растяжении и сокращении мышечно-нервного препарата. В своих опытах с мышечными веретенами лягушки Меттьюс (1931) получил данные, свидетельствующие о справедливости предсказания Фултона и Пи-Суньера (1927—1928), согласно которому импульсация из веретен должна прекращаться во время сокращения экстрафузальных (моторных) волокон, поскольку при этом происходит снятие нагрузки с интрафузальных волокон, расположенных параллельно сокращающимся экстрафузальным волокнам. При изометрическом сокращении (длина мышцы постоянна) также произойдет разгрузка интрафузальных волокон, поскольку вследствие эластичности сухожилий действительно может иметь место некоторое укорочение экстрафузальных мышечных волокон.

Схема на фиг. 98 показывает, как ведут себя сухожильный рецептор Гольджи и рецепторный аппарат мышечного веретена в зависимости от изменений длины мышцы. В соответствии с данными Меттьюса (1933) по мышечным рецепторам млекопитающих можно указать следующие их характерные свойства. При небольшом исходном напряжении мышцы сухожильный рецептор дает редкий спонтанный разряд импульсов, тогда как разряд веретена — более частый. Эту разницу, по крайней мере частично, можно отнести за счет более высокого порога сухожильного рецептора. В точке 1 мышцу начинают растягивать, и в обоих рецепторах возникает залп импульсов, причем адаптация наступает скорее в веретене. В точке 2 мышца восстанавливает свои первичные длину и напряжение. Перед тем, как спонтанная активность в веретене возвращается к исходному уровню, наблюдаются выпадение импульсов, пауза, частично (и, вероятно, в большей степени) зависящая от вязкостно-эластических свойств мышечных



Фиг. 98. Схематическое изображение реакций сухожильного рецептора Гольджи (I) и окончания веретена (II) при растяжении и сокращении мышцы.

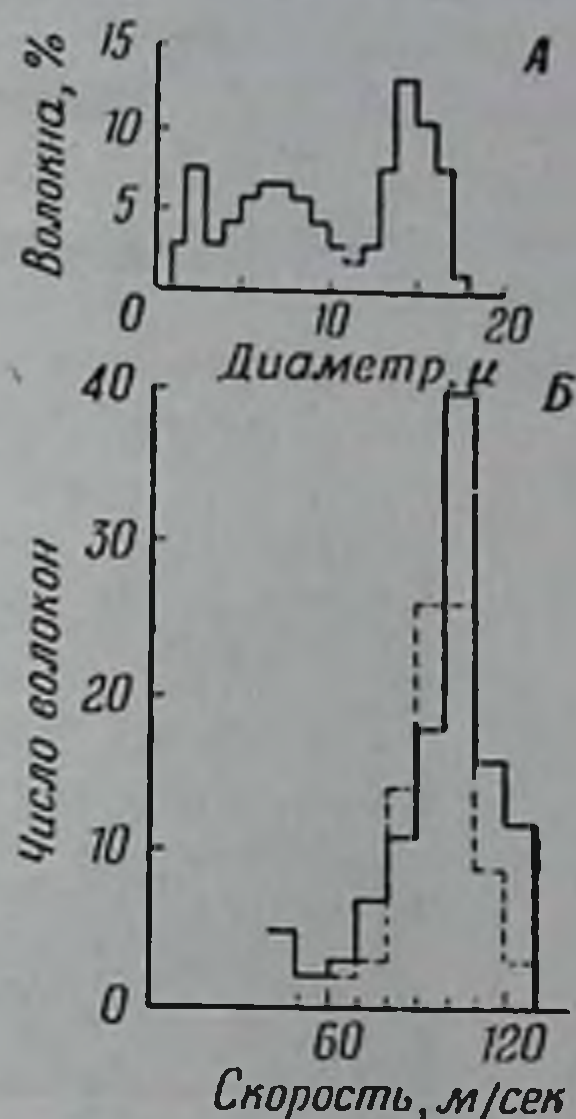
Зачерненные участки обозначают мышцу. Объяснения см. в тексте.

волокон (Меттьюс), а частично — от торможения, наступающего вслед за возбуждением. При этом в концевых пластинках (см. гл. I, раздел 4) регистрируется положительное колебание потенциала. В отношении редкого спонтанного разряда сухожильного рецептора торможение после возбуждения менее очевидно. В точке 3 мышца начинает укорачиваться благодаря тетаническому раздражению α -волокон иннервирующего ее нерва. При этом нагрузка с веретена снимается и оно перестает импульсировать, тогда как сухожильный рецептор, будучи соединенным с сокращающейся мышцей последовательно, при повышении напряжения дает разряд импульсов. В точке 4 после прекращения раздражения нерва мышца под влиянием веса миографического рычажка вновь удлиняется. При этом расслабленные веретена натягиваются и дают разряд импульсов; в то же время в сухожильных рецепторах импульсация уменьшается, так как напряжение падает. В этом эксперименте окончания ядерной сумки и миотрубки веретена ведут себя одинаково. Таким образом, Меттьюсу удалось четко различить рецепторы веретена (его тип А) и сухожильные рецепторы (его тип В). В дальнейшем разница в их поведении при сокращении будет для нас основным критерием для установления типа импульсации в одиночном нервном волокне, идущем из той или иной мышцы.

Работа Меттьюса указывает также и на различие между окончаниями ядерной сумки и миотрубки веретена. Как было обна-

ружено, окончания ядерной сумки (A_2) дают импульсные колебания потенциала (пики) большей величины, чем другие окончания (A_1). Раздражения, превышающие максимальные по силе на 10—20%, заставляют окончания ядерной сумки импульсировать во время паузы: это, как предполагают, указывает, что вызывается сокращение интрафузальных волокон и, таким образом, чувствительные окончания вновь стимулируются. Меттьюсу не удалось получить разряд из окончаний миотрубки во время паузы. Устанавливая тип нервных волокон по величине пиков, Меттьюс пришел к выводу, что афферентные волокна от ядерных сумок и сухожильных рецепторов (В) проводят возбуждение с примерно одинаковой скоростью, тогда как волокна, идущие от окончаний миотрубки, проводят с меньшей скоростью.

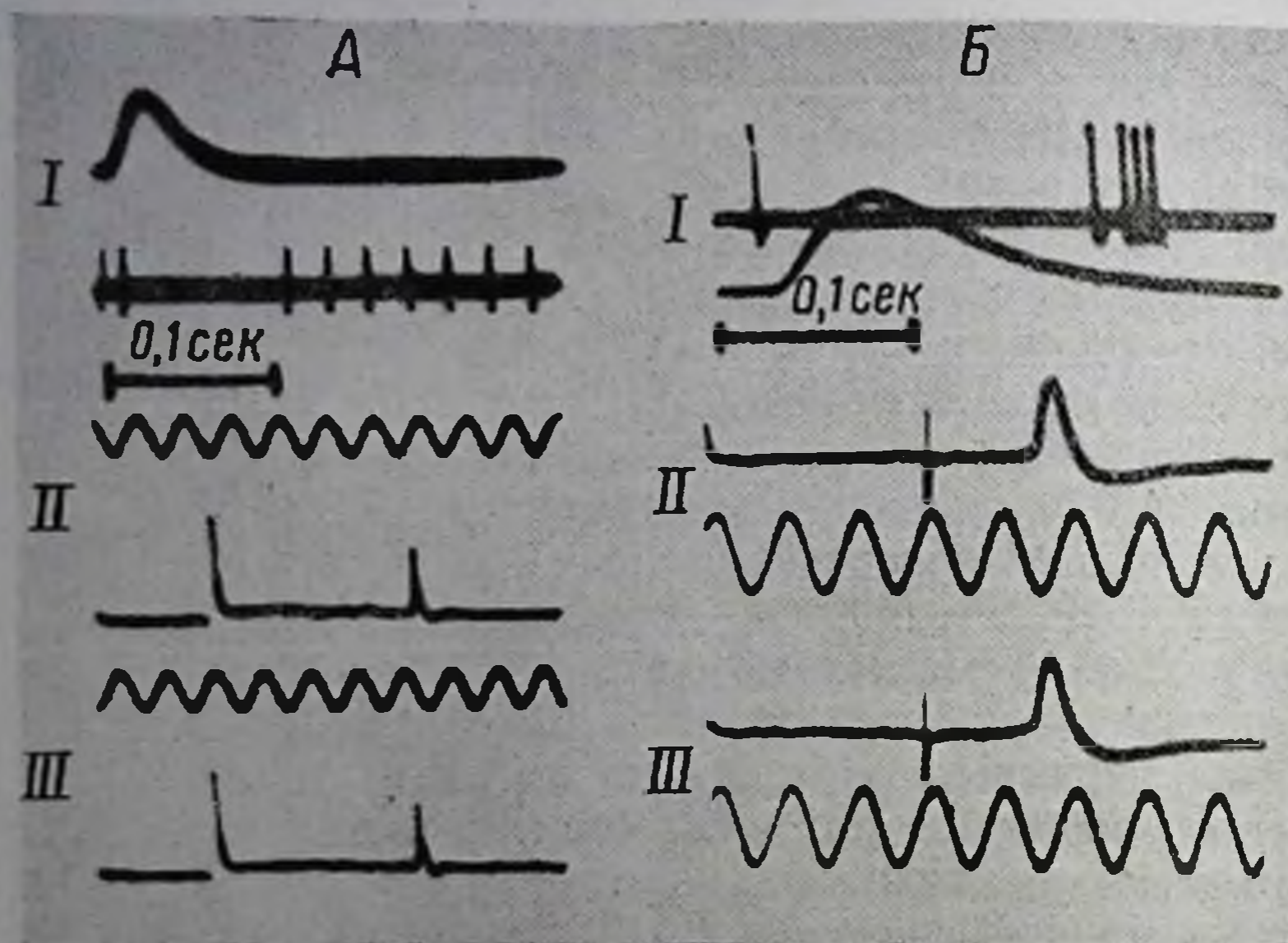
Хэнт и Каффлер (1951b), используя доступные в наше время методы осциллографической регистрации, позволяющие измерять латентные периоды, определяли скорости проведения возбуждения в большом числе одиночных афферентных волокон, иннервирующих мышечные веретена и изолированных в задних корешках спинного мозга (опыты на кошках). Они обнаружили только один тип афферентного волокна веретена, соответствующий, по данным Меттьюса (1933), окончаниям ядерной сумки. На фиг. 99 приведены их результаты по распределению скоростей проведения возбуждения, сравниваемые со спектром афферентных волокон (Ллойд и Чанг, 1948). Здесь более отчетливо, чем в данных многих других авторов, заметна группа волокон средней величины. Все афферентные волокна веретен были толстыми и быстро проводили возбуждение. В соответствии с данными Меттьюса авторы относят к этой же группе и волокна, идущие от сухожильных рецепторов Гольджи. В свете результатов Меттьюса и изложенных выше измерений, например Хагбарта и Вольфарта (1952), Мертон (1953) пришел к заключению, что Хэнту и Каффлеру не удалось заметить афферентные волокна, идущие из окончаний миотрубки, и что вопрос должен быть исследован вновь. Меттьюс в отличие от Хэнта и Каффлера изолировал волокна не в корешках, а в нервах, идущих к мышцам. По видимому, в опытах Хэнта и Каффлера самые нежные волокна



Ф и г. 99. Сравнение распределения скоростей проведения возбуждения в афферентных волокнах, иннервирующих камбаловидную мышцу кошки с гистологическим спектром этих же волокон.

А. Гистологический спектр (Ллойд и Чанг, 1948). Б. Распределение скоростей проведения (Хэнт и Каффлер, 1951 b): сплошная линия — волокна от веретен (тип А), пунктирная линия — волокна от сухожильных рецепторов (тип В). Видно отсутствие различия в скоростях проведения возбуждения в волокнах типов А и В. Оба типа попадают в самую большую группу гистологического спектра.

средних размеров очень быстро становились неактивными (Мертон, 1953). Тем не менее реакции веретеночного происхождения (тип А) довольно часто удается обнаружить и на уровне корешков в волокнах, медленно проводящих возбуждение. На фиг. 100



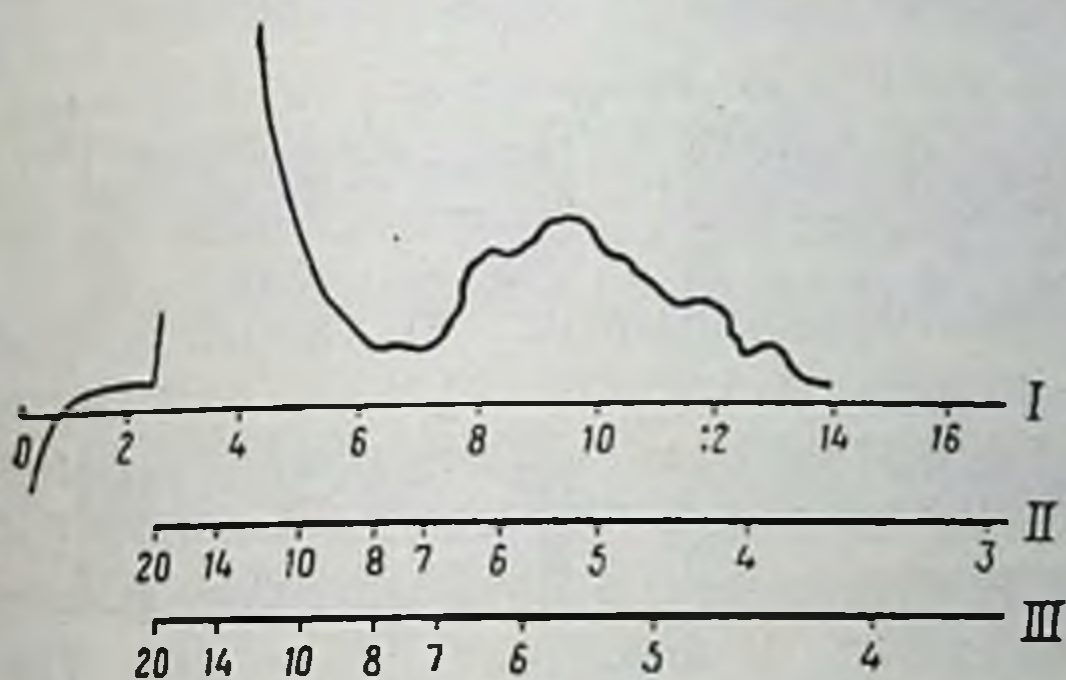
Ф и г. 100. Записи импульсов, произведенные на уровне заднего корешка от медленно и быстро проводящих возбуждение афферентных волокон веретен большеберцовой мышцы.

А — скорость проведения 33 м/сек; Б — скорость проведения 100 м/сек. I — наличие характерной паузы в разряде импульсов во время активного сокращения мышцы, вызванного одиночным максимальным раздражением. II—III — при раздражении большеберцового нерва электродами, расположенными вблизи мышцы; интервал между артефактом раздражения и пиком служит для измерения скорости проведения; отметка времени 1000 пер/сек. Расстояние до отводящих электродов около 14 см.

приведено сравнение между реакциями веретен передней большеберцовой мышцы кошки, регистрируемыми в волокнах, проводящих возбуждение с большой и малой скоростями (по Мертону). Примерно в то же время к аналогичным выводам, по-видимому, пришел и Хэнт, поскольку на Международном конгрессе физиологов в Монреале в 1953 г. он также представил данные относительно афферентных реакций веретеночного типа в волокнах, медленно проводящих возбуждение. Вследствие этого результаты Меттьюса остаются неоспоримыми; существуют медленно и быстро проводящие афферентные волокна от веретен, причем скорость проведения возбуждения в последних соответствует скорости проведения в волокнах, идущих от сухожильных рецепторов Гольджи. В действительности волокна, идущие от окончаний миотрубки, составляют, по данным Меттьюса, большинство (50%), на что указывают и все упомянутые выше гистологические работы.

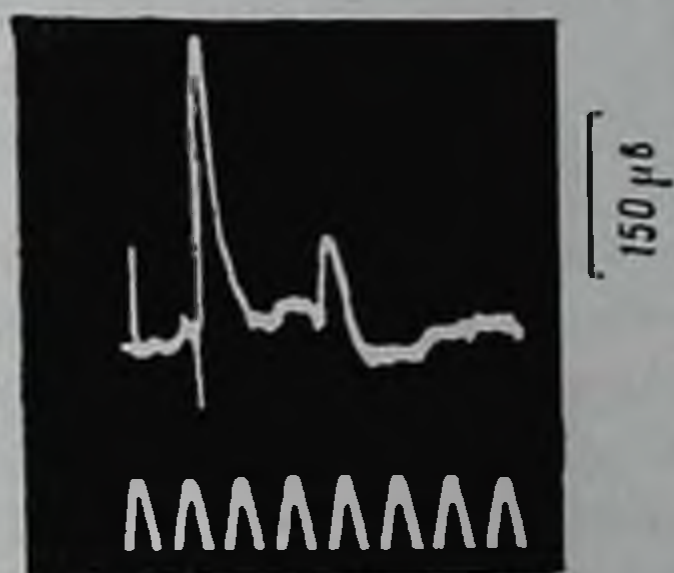
4. Эфферентная регуляция веретена

Как указывалось выше, уже давно было известно, что веретена снабжены моторными концевыми пластинками. Регистрируя импульсы в афферентных волокнах ядерной сумки, Меттьюс (1933) показал, что необходимо раздражение, превышающее на 10—20% максимальное, чтобы вызвать сокращение веретена и, соответственно, «заполнить» импульсами ту паузу, которая обычно возникает при сокращении экстрафузальных волокон. Лекселу (1945) впервые удалось зарегистрировать электронейрограмму γ -волокон. Фиг. 101 взята из его работы; видна реакция толстых волокон, вслед за которой идет реакция мелких волокон, причем обе реакции вызваны раздражением смешанного нерва одиночным



Фиг. 101. Соотношение между потенциалом действия и размером волокон в переднем корешке спинного мозга (Лексел, 1945).

I — шкала времени, мсек; II — внешний диаметр волокон, μ ; III — диаметр аксонов, μ . Потенциал действия регистрировали в переднем корешке S₁ в ответ на раздражение большеберцового нерва.



Фиг. 102. Запись от нерва, идущего к *m. tenuissimus* (Хэнт, 1951).

Раздражали одно крупное и одно мелкое волокно в изолированном фрагменте переднего корешка. Видно различие в амплитуде потенциала. Волокно, дающее больший потенциал действия, проводит возбуждение со скоростью 92 м/сек, а дающее меньший — со скоростью 30 м/сек. Это соответствует волокнам с диаметром, равным соответственно 15 и 5 μ . Отметка времени 1000 пер/сек. Расстояние между раздражающими и отводящими электродами 11 см.

ударом. Фиг. 102 взята из работы Хэнта (1951); видна также реакция в одном толстом волокне, вслед за которой идет реакция в тонком волокне (отведение от нерва, идущего к *m. tenuissimus* кошки). Скорости проведения

возбуждения, измеренные Лекселом, оказались в тонких волокнах равными 20—38% величин, полученных для α -волокон, в которых скорость проведения наибольшая. Последние, по данным Лексела, проводят со скоростью 90—115 м/сек.

Каффлер, Хэнт и Квиллиам продолжили изучение этого вопроса на реакции одиночных волокон и обнаружили, что у кошки в тонких γ -волоконках, идущих к камбаловидной мышце, скорости проведения составляют 15—50 м/сек, причем чаще всего встречаются волокна со скоростью проведения 30 м/сек.

Таблица 3

Относительная возбудимость переднекорешковых волокон
(Лексел, 1945)

Раздражаемый нерв	Регистрируемый корешок	α — Волокна		γ — Волокна	
		порог	максимум	порог	максимум
Седлищный ...	L ₆	1	3,3	3,7	13
Малоберцовый .	L ₆	1	3,5	3,5	15
Малоберцовый .	L ₇	1	3,1	3,9	23
Меднальный икроножный*.	S ₁	1	3,3	4,0	12
Большеберцовый	S ₁	1	2,3	4,2	16

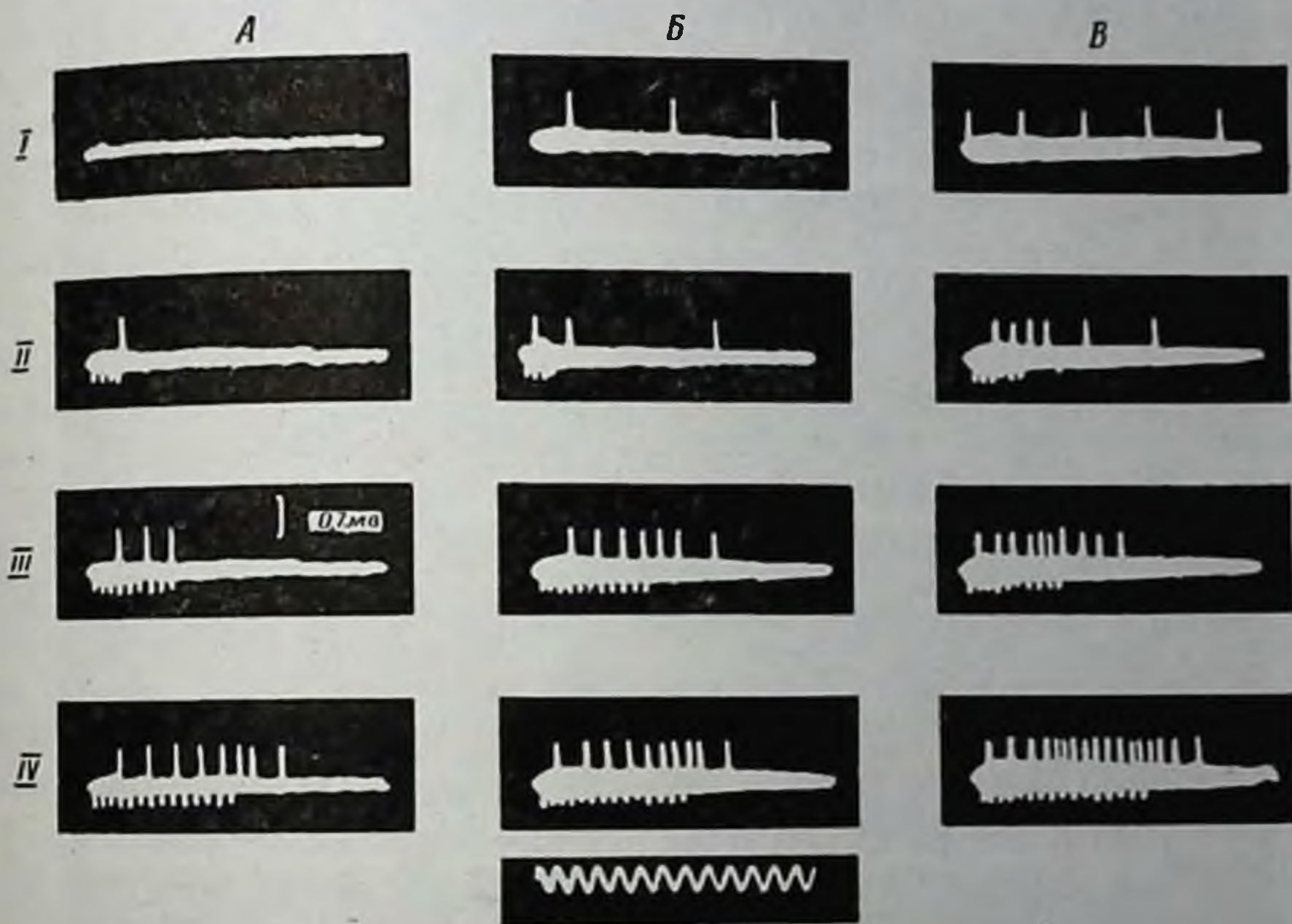
* Здесь, как и дальше в тексте, речь идет о ветвях большеберцового нерва, которые автор называет по той головке икроножной мышцы, которую эта ветвь иннервирует. — Прим. ред.

Из табл. 3 видно, что для возбуждения всех γ -волокон посредством раздражения целого нервного ствола нужно применить очень сильные удары. Судя по высоте пика на электронейрограмме и по максимальному сокращению мышцы, все α -волокна возбуждаются при раздражениях, которые только в 2,3—3,5 раза сильнее порогового (ср. О'Лири, Хейнбеккер и Бишоп, 1935). При раздражениях, в 3,5—4,2 раза превышающих пороговое, начинают появляться γ -реакции, но для возбуждения всех γ -волокон требуется раздражение в 12—23 раза сильнее порогового. Поскольку Меттьюс (1933) получал влияния на окончания ядерной сумки при силах раздражения, только на 10—20% превышавших пороговое, он должен был или применять более продолжительные удары, чем Лексел, или как-то иначе стимулировать тонкие γ -волокна, способные влиять на механические процессы в соответствующих веретенах (Хэнт и Каффлер, 1951a).

Далее Лексел показал, что, пережимая нерв, можно избирательно блокировать проведение в α -волокнах (ср. Гассер и Эрлангер, 1929). Реакция оставшихся γ -волокон была не в состоянии вызвать мышечное сокращение. Если, однако, отводящие электроды помещали на задние корешки спинного мозга, то обнаруживалось, что при таком избирательном раздражении γ -волокон, несмотря на отсутствие сокращения, возникал сильный импульсный разряд из мышечных рецепторов. Однако для этого необходимо наличие некоторого напряжения в мышце. Лексел пришел к заключению, что γ -волокна являются, вероятно, моторными в отношении интрафузальных мышечных волокон.

Каффлер, Хэнт и Квиллиам, используя методику одиночных волокон, подтвердили результаты Лексела и доказали, что соответствующие рецепторы, как и предполагал Лексел, являются рецепторами веретен. Это не касается сухожильных рецепторов

Гольджи. На фиг. 103, взятой из статьи упомянутых авторов, показана реакция рецептора веретена на раздражение одного γ -волокна (камбаловидная мышца). Это веретено при нулевом напряжении, по-видимому, не дает импульсации. Прекрасно, показано, что напряжение и прерывистое раздражение способствуют проявлению этого импульсного разряда. Раздражение эфферентных волокон, проводящих возбуждение со скоростью менее 55 м/сек, никогда не могло вызвать сокращение мышцы; всегда обнаруживалось, что эти волокна идут к веретенам. Детальное изучение



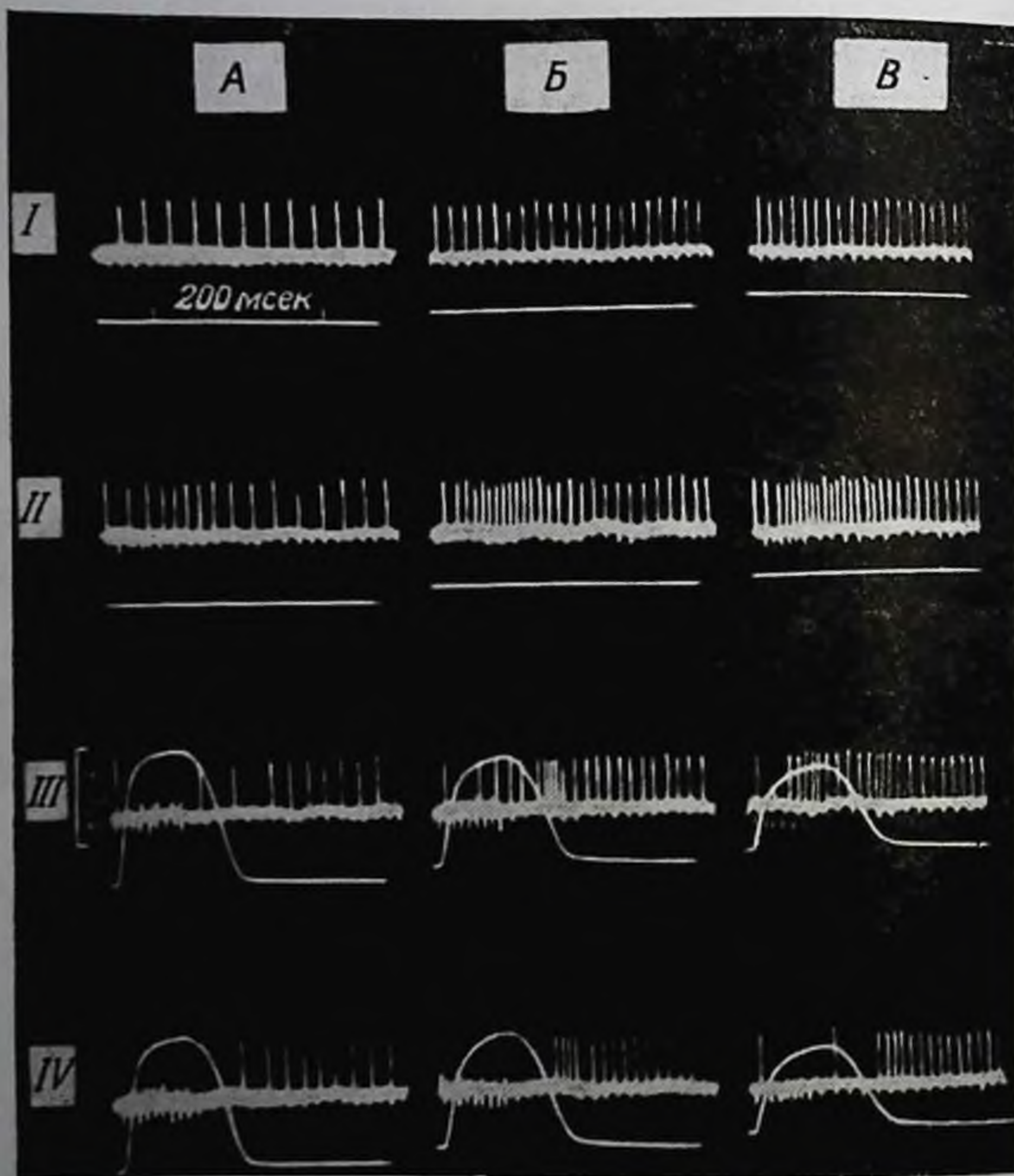
Фиг. 103. Записи импульсов от одиночного афферентного волокна в заднем корешке S_1 при различной нагрузке на камбаловидную мышцу (Каффлер, Хэнт и Квиллам, 1951).

Одиночное тонкое эфферентное волокно, идущее к камбаловидной мышце, раздражается в S_1 с частотой 100 стимулов в 1 сек. Артефакты показаны небольшими отклонениями вниз. А — нагрузка 0 г; Б — нагрузка 5 г; В — нагрузка 20 г. I — без раздражения; II — 4—6 раздражений; III — 9—11 раздражений; IV — 14—16 раздражений. Продолжительность каждой записи 260 мсек. Отметка времени 50 пер/сек.

Видно различие в фоновом разряде при разных напряжениях; эффективность раздражения γ -волокна больше при высоких напряжениях мышцы и повышается в зависимости от числа раздражений. В этом элементе при раздражении с частотой 100 стимулов в 1 сек. устанавливается длительное возбуждение (после периода облегчения), когда ритм пиков соответствует частоте стимулов даже при нулевом напряжении мышцы.

авторами γ -системы дало подтверждение работы Лексела, положившей начало этим исследованиям. Было добавлено и несколько новых фактов. Особенно интересно, что, помимо ожидавшегося поствозбудительного торможения (см. выше), в импульсном разряде веретена было замечено периферическое поствозбудительное облегчение. Некоторые веретена после прекращения раздражения γ -волокон оставались активными; позже Хэнт и Каффлер (1951a) сообщили, что такие эффекты могут наблю-

даться в течение 7 сек. после 1—2-секундного раздражения с частотой 20 ударов в 1 сек. Такого довольно длительного последствия раздражения можно было бы ожидать на том основании, что интрафузальные мышечные волокна обладают тоническими свойствами, характерными для специфических тонических волокон мышц лягушек и жаб (см. выше).



Ф и г. 104. Влияние сокращения на реакцию, вызываемую раздражением γ -волокон (Хэнт и Каффлер, 1951а)

Регистрируется афферентное волокно, идущее из веретена длинного сгибателя пальцев, находящегося при различных исходных напряжениях. На втором канале показано изменение напряжения мышцы. А — исходное напряжение 2 г; Б — исходное напряжение 15 г; В — исходное напряжение 35 г. I — фоновый разряд; II — раздражение изолированного γ -волокна (в начале каждой записи дано 9 раздражений с интервалами 10 мсек); влияние на разряд в афферентном волокне повышается с ростом мышечного напряжения; мышечного сокращения не было; IV — такое же раздражение части переднего корешка, не содержащей γ -волокон; разряд прекращается во время сокращения; III — одно-временное раздражение γ -волокна, как в II, и толстых α -волокон, как в IV; при исходном напряжении в 2 г в афферентном разряде имеется пауза, тогда как при 15 и 35 г раздражение γ -волокна вызывает эффект, который возрастает с ростом нагрузки. Потенциалы 0.2 мВ. Максимальное тетаническое напряжение 140 г.

Благодаря механизму эфферентной γ -регуляции возможна компенсация той паузы в импульсации веретена, которая наблюдается при изометрическом сокращении. Это ясно из записей, приведенных на фиг. 104, взятой из работы Хэнта и Каффлера (1951a). На записях *I* представлен фоновый разряд при трех различных напряжениях, а на записях *II* — влияние раздражения одиночного γ -волокна, которое воздействует исключительно на веретено, не изменяя миографической записи. В записях *IV* произведено сокращение мышцы посредством избирательного раздражения только α -волокон; пауза ясно выражена. В записях *III* тонкое γ -волокно раздражали, как в *II*, но на этот раз одновременно с раздражением толстых α -волокон, как в *IV*. В данном случае видно заполнение паузы, тем более выраженное, чем сильнее исходное напряжение.

В разделе, посвященном анатомии (см. выше), указывалось также, что зоны эфферентной иннервации веретен в значительной степени взаимно перекрываются. Изолировав одиночное γ -волокно, Хэнт и Каффлер (1951a) подтвердили это физиологически. Все веретена, изученные в этом отношении, обладали множественной иннервацией. Часто можно было изолировать 3—5 эфферентных γ -волокон, идущих к одному и тому же веретену. Некоторые из них оказывали более сильное влияние, другие — более слабое; эти эффекты суммировались. Нанося на одно изолированное γ -волокно одиночный удар, редко удавалось возбудить рецептор, но одиночное раздражение двух или нескольких волокон вызывало разряд импульсов. Мы уже отмечали, что ритмическое раздражение благоприятствует получению эффекта.

5. Пауза, период покоя и возвратные коллатерали

Под термином *пауза* понимают чисто периферическое явление, наблюдавшееся в большом числе записей, приведенных в предыдущем разделе, а именно явление, когда мышечные веретена прекращают давать импульсы (во время сокращения экстрафузальных волокон), пока их деятельность не возобновляется специальными эфферентными элементами. Возникает вопрос, как может отразиться этот перерыв в притоке афферентных импульсов на тех рефлекторных реакциях, которые должны, вероятно, вызываться афферентными влияниями из веретен. Действительно, Гоффман (1919, 1922) в электромиографических исследованиях на человеке показал, что если при помощи произвольного напряжения мышцы в ней удерживается постоянный фон токов действия, то последние исчезают в течение некоторого периода во время сокращения. Это явление обозначают как *период покоя* (см. фиг. 108, А). Существовало две теории, объясняющие период покоя. Одна, отстаиваемая Денни-Броуном (1928), допускала, что рефрактерная фаза, наступающая после относительно синхронного разряда моторных импульсов, поддерживается затем

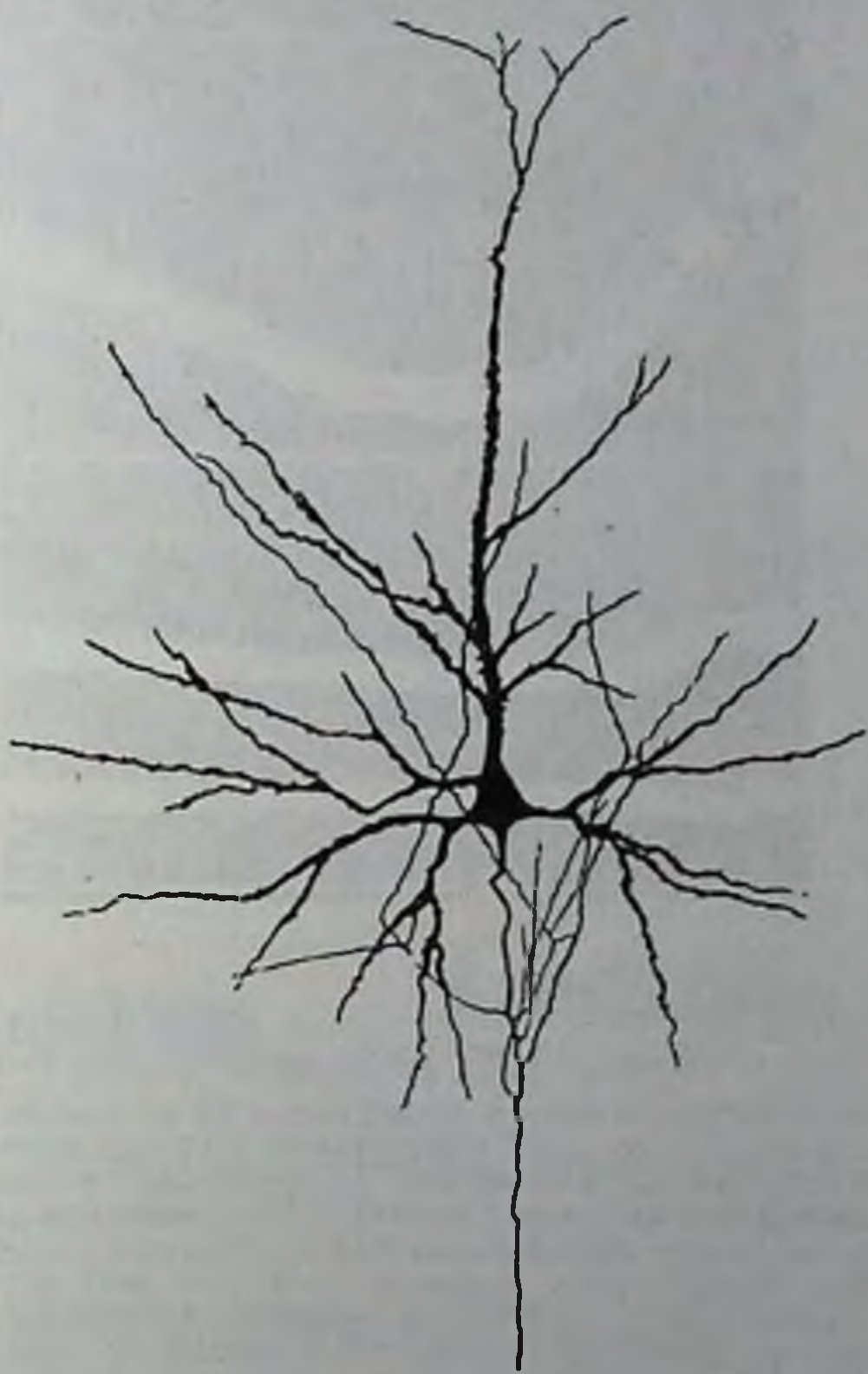
тормозными импульсами, которые приходят по афферентным волокнам из ядерных сумок. Другая, теория Фултона и Пи-Суньера (1927—1928), приписывала происхождение периода покоя паузе в импульсации веретен, причем существование этой паузы постулировалось на основании данных об анатомическом устройстве интрафузальных волокон, идущих параллельно экстрафузальным. В свое время сам Гоффман рассматривал период покоя как некоторого рода рефрактерность соответствующего центра, а Денни-Броун обнаружил период покоя в мотонейронах после одиночного антидромного раздражения. В этом случае период покоя был ограничен областью раздражаемого мышечно-нервного комплекса. После того, как Меттьюс в 1933 г. установил наличие паузы, на первый план выступило объяснение периода покоя, данное Фултоном и Пи-Суньером, поскольку стало казаться невероятным, что веретена, в разряде которых наступает пауза, могут быть ответственны за создание центрального торможения, даже если оно на самом деле существует.

Согласно нашим современным знаниям, период покоя является следствием сложного комплекса факторов, из которых два имеют периферический характер (пауза и автогенные тормозные импульсы из мышцы) и по крайней мере один, а возможно и два — центральный. Это постепенно станет ясным по мере описания рефлекторных влияний из веретен и сухожильных рецепторов, установленных за последние годы в большом числе опытов. Однако в ряде отношений вопрос о периоде покоя представляет собой прекрасное введение ко всему кругу рассматриваемых проблем, и поэтому его следует обсудить уже на этой стадии изложения. Так, например, ясно, что по крайней мере один из двух типов рецепторов, характеризующихся наличием паузы (окончания ядерной сумки и миотрубки), должен оказывать возбуждающее влияние на мотонейроны, если эти рецепторы действительно играют роль в установлении периода покоя. Поскольку составной частью данного феномена является торможение, сухожильные рецепторы Гольджи, которые во время сокращения дают импульсацию, пропорциональную развиваемому напряжению, следует рассматривать как тормозящие при условии, что сокращение вызывается одними α -волоконками.

Что касается центральных факторов, то важной особенностью структуры клеток передних рогов спинного мозга является наличие возвратных коллатералей аксона, которые, согласно Кахалу (1899, 1904) впервые наблюдал Гольджи. Кахал специально изучал эту особенность нейральной организации и установил, что возвратные коллатерали аксонов обнаруживаются во всех нервных центрах. В клетках передних рогов разделение аксона происходит на расстоянии примерно 1 мм от тела клетки, и одна из ветвей направляется обратно к спинному мозгу. Прекрасная реконструкция структуры, выполненная Шолом (фиг. 105), дает, правда, картину пирамидной клетки из зрительной коры,

но, как установлено, такие возвратные коллатерали имеются везде; они пространно описаны Кахалом. Возникает вопрос: такая «обратная связь» является возбуждающей или тормозящей для клеток передних рогов?

Эта проблема была поставлена Грехэм-Броуном еще в 1914 г. (см. Денни-Броун, 1928; Форбс и др., 1933), но только в 1941 г. Реншоу впервые обнаружил, что синергисты данной мышцы тормозятся вместе с самой мышцей при антидромно направленном одиночном раздражении ее мотонейронов. Это торможение длится всего каких-нибудь 40—50 мсек. Во второй своей статье (1946) Реншоу сделал важное наблюдение, что торможение совпадает во времени с появлением своеобразного высокочастотного разряда (до 1500 имп/сек) в клетках, расположенных среди мотонейронов. Эти импульсы отводились при погружении микроэлектродов в спинной мозг. В свое время считалось возможным объяснять антидромное торможение чисто электрическим явлением следовой позитивности, сочетающейся с пониженной возбудимостью мотонейронов (Экклс, 1931, 1953; Гассер, 1937). Однако впоследствии Экклс, Фет и Кокецу (1954), вернувшись к этой проблеме и применив внутриклеточный микроэлектрод, вводимый внутрь одиночного мотонейрона (Брок и др., 1952), показали, что мотонейрон становится гиперполяризованным при однократном антидромном раздражении синергических мотонейронов, т. е. здесь происходит то же самое, что и при других формах его торможения (ср. гл. I, раздел 6 и далее). Это иллюстрируется записями, приведенными на фиг. 106; А, тогда как кривые на фиг. 106, Б подтверждают наблюдение Реншоу (1946) о совпадении во времени фазы гиперполяризации с появлением высокочастотного разряда, который эти авторы приписывают клеткам, расположенным между мотонейронами, и, как предполагают, тормозящим последние.

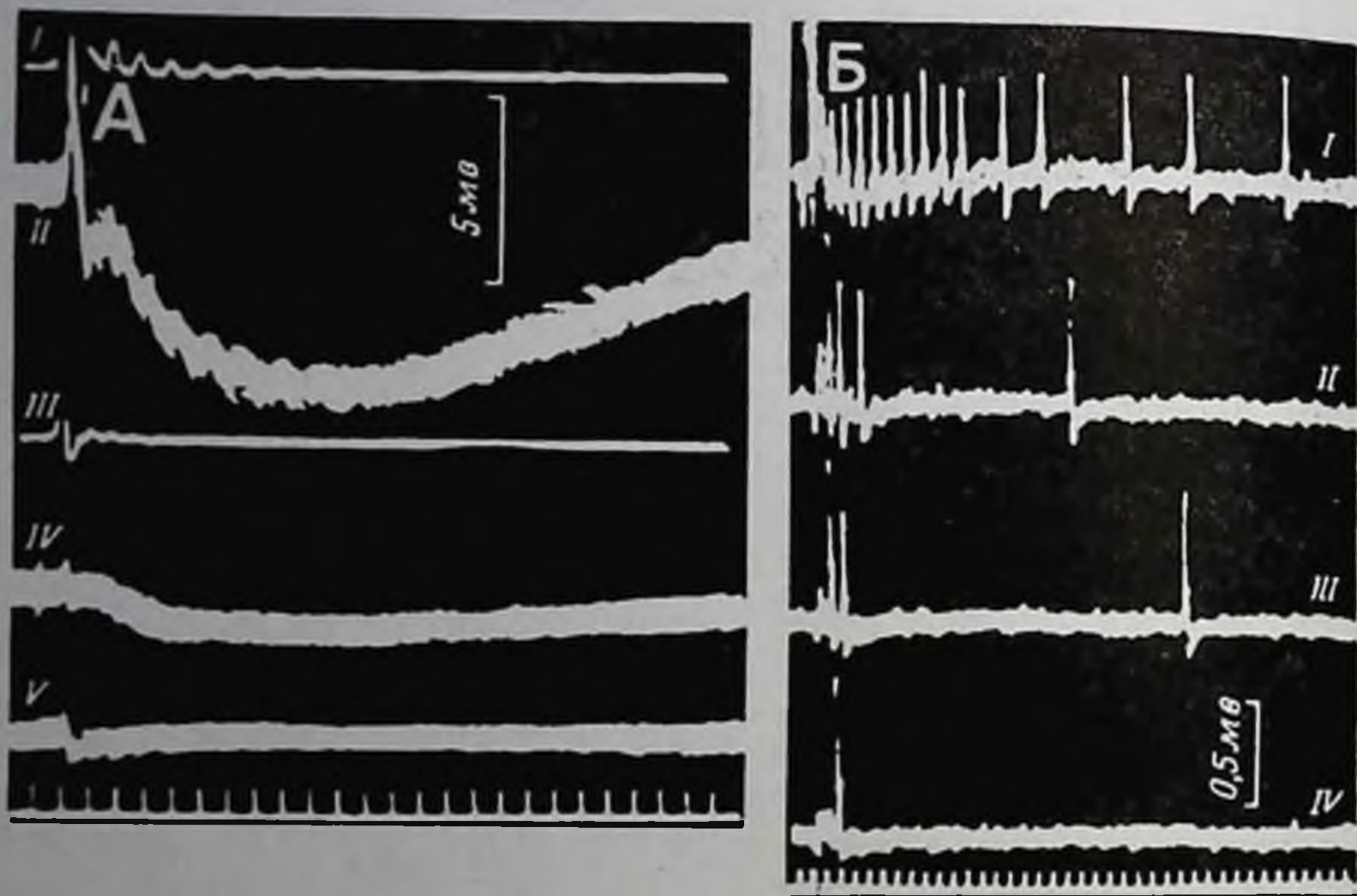


Ф и г. 105. Пирамидальная клетка из верхней части зрительной коры кошки.

Препарат, приготовленный по быстрому методу Гольджи, толщиной 150 μ . Реконструкция по трем плоскостям на трех фокусных уровнях. Видны возвратные коллатерали аксона.

Волнистый фон кривой I (фиг. 106. А), соответствующий начальному этапу гиперполяризации, приписывают этим импульсам.

Продолжительность латентного периода этого эффекта находилась в соответствии с представлением о том, что возвратные коллатерали имеют на своем пути один синаптический контакт. Реншоу (1941, 1946) обнаружил также, что возбудимость некоторых мотонейронов повышается при антидромном раздражении.



Ф и г. 106. Антидромное раздражение моторных аксонов.

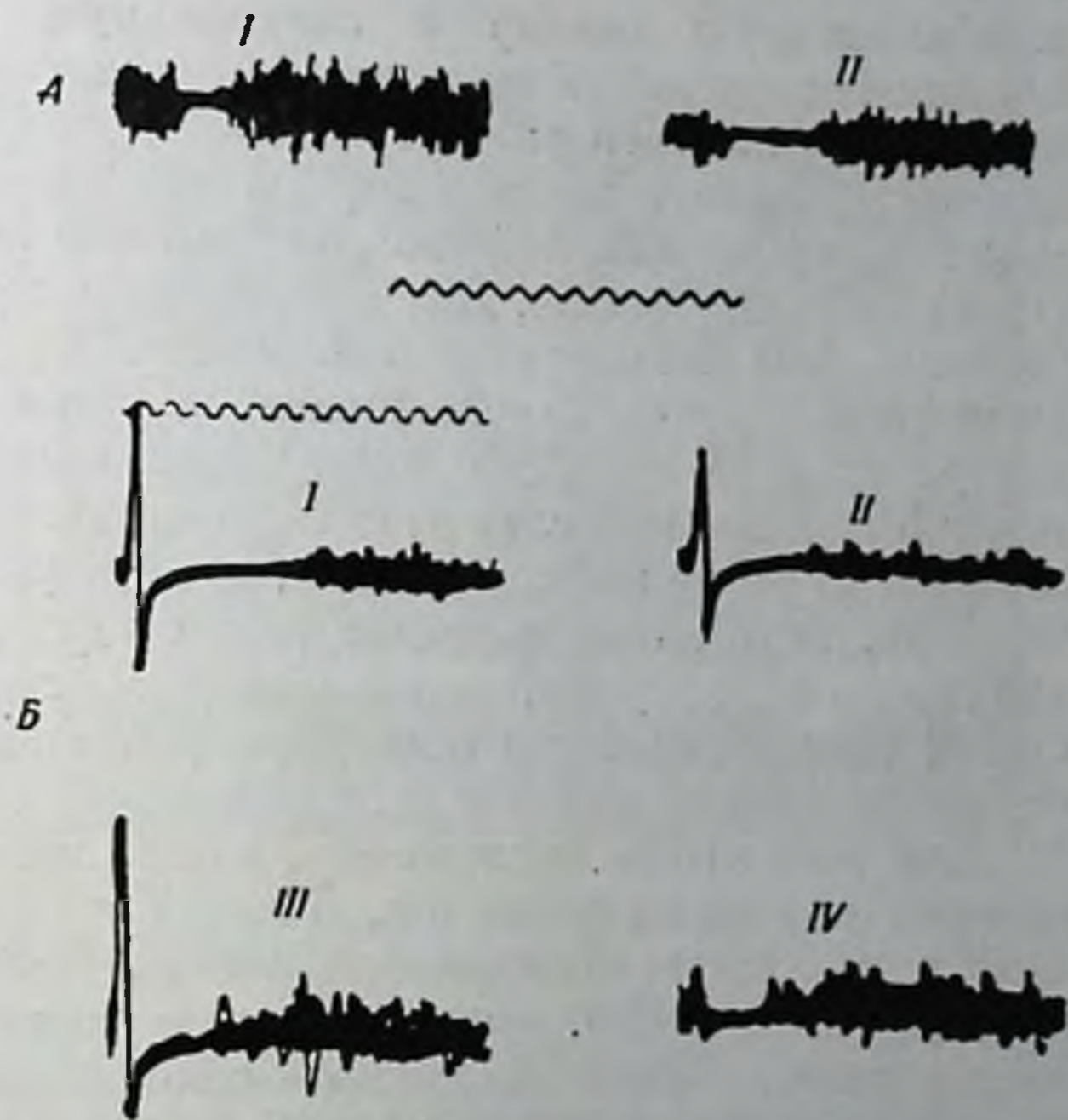
А. Внутриклеточная регистрация от мотонейрона. I — потенциал, зарегистрированный с дорзо-латеральной поверхности спинного мозга одновременно с кривой II; II — гиперполяризация, вызванная антидромным раздражением моторных аксонов полусухожильной и двуглавой мышц; III — потенциал, зарегистрированный с дорзо-латеральной поверхности спинного мозга одновременно с кривой IV; IV — гиперполяризация, вызванная антидромным раздражением моторных аксонов перепончатой мышцы; V — отсутствие эффекта при антидромном раздражении аксонов подошвенной мышцы (в мотонейрон не попадали антидромные импульсы собственного аксона, и позитивный следовой потенциал отсутствует). Все записи получены посредством совмещения примерно 40 слабых индивидуальных осциллограмм, так что случайные изменения, связанные с шумами, исключены.

Б. Ритмическая реакция вставочного нейрона. I — при антидромном раздражении моторных аксонов полусухожильной и двуглавой мышц; II — при антидромном раздражении моторных аксонов икроножной мышцы; III — при антидромном раздражении моторных аксонов длинного сгибателя пальцев; IV — при антидромном раздражении моторных аксонов группы глубоких малоберцовых мышц.

Если принять или даже просто признать большую вероятность представления о тормозной обратной связи, осуществляемой через возвратные коллатерали, то будет очень трудно, чтобы не сказать невозможно, отделить торможение от состояния субнормальной возбудимости, которое наступает после импульса и которому предшествует короткий период абсолютной рефрактерности. Каждый импульс, исходящий из клетки по эфферентному α -волокну, точно так же, как и каждый входящий в эту клетку антидромный импульс, тормозит, если не ее самое, то во всяком

случае соседние клетки передних рогов, как только он возвращается назад через мелкоклеточные вставочные нейроны, которые служат своего рода «коммутаторами», заменяющими возбуждение торможением. Возникает другой вопрос: в какой степени это торможение действительно эффективно, когда оно сталкивается с возбуждением? Это будет зависеть от состояния возбудимости клетки переднего рога. Роль обратной связи заключается, вероятно, в стабилизации разряда импульсов на низком уровне, достаточном для воздействия на мышечную ткань.

В последние годы многие работы по изучению рефлекторных влияний проводят на наркотизированных препаратах или на животных с перерезанным спинным мозгом. В этих случаях реакций вставочных нейронов и медленные изменения возбудимости малы или отсутствуют, но в то же время легко получить реакции на одиночные раздражения, синхронно воздействующие на волокна нервного ствола. Синхронное тетаническое



Фиг. 107. Электромиограмма деафферентированной камбаловидной мышцы децеребрированной кошки.

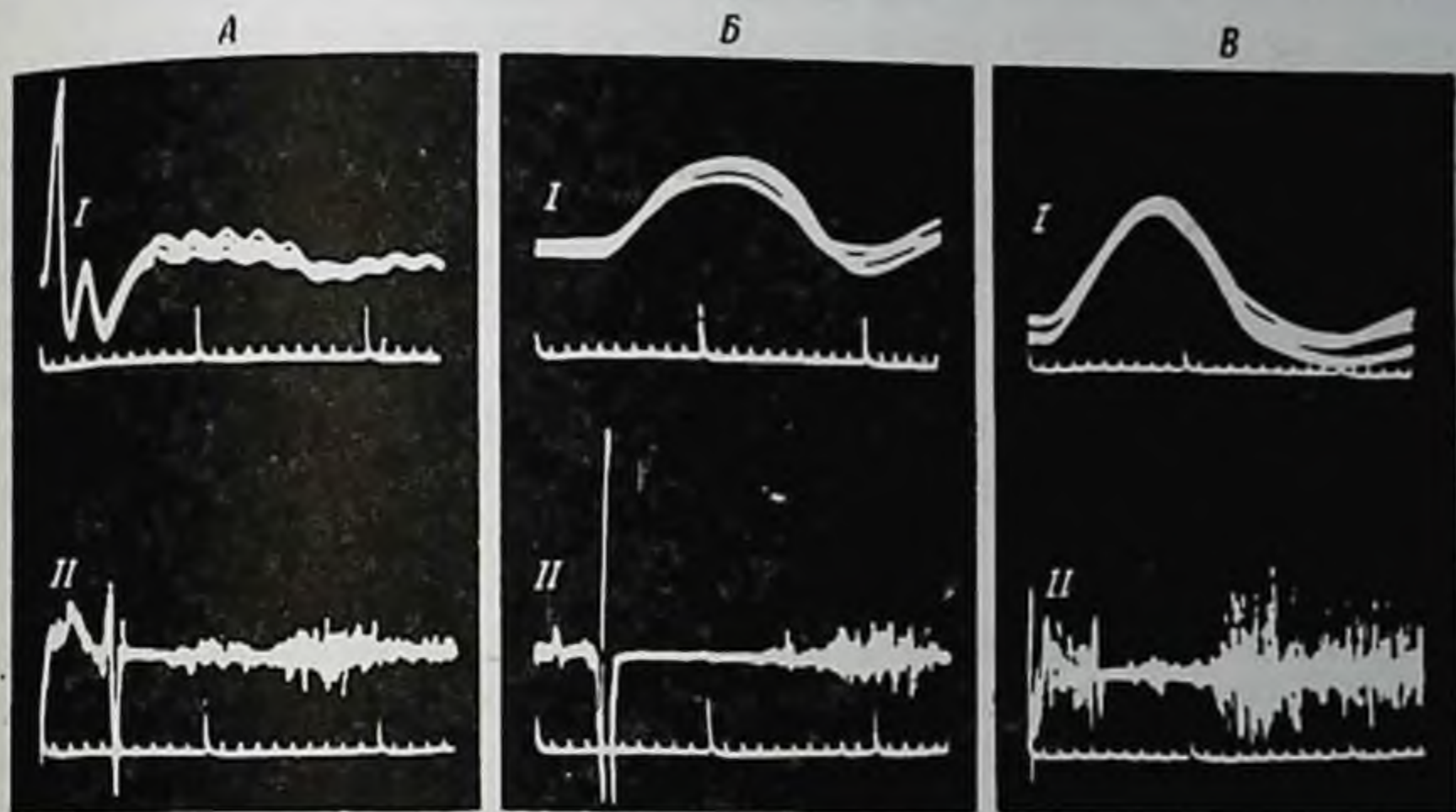
В каждом примере совмещены 10 осциллограмм. Отметка времени 100 пер/сек. Объяснение см. в тексте.

раздражение афферентных волокон в мышечных нервах вызывает слабые эффекты облегчения, которые устраняются очень малыми дозами диала (0,3 мл/кг) (Хагбарт и Неес, 1950b). Если допустить, что обратная связь, описанная Реншоу, все время поддерживается в активном состоянии при помощи постоянного разряда импульсов, то ее, вероятно, можно отнести к той особой категории рефлекторных механизмов, которая требует своего нормального функционирования, чтобы препараты были достаточно активными. Поэтому в опыте, результаты которого представлены на фиг. 107, А, Холмгрен и Мертон (1953) использовали децеребрированное животное, у которого анализировали электромиограмму деафферентированной камбаловидной мышцы. Рефлекторную активность в этой мышце создавали, почесывая бок животного с противоположной стороны (перекрестный экстензор). На кривой I

видно, что антидромный залп импульсов в нерве, иннервирующем медиальную головку икроножной мышцы (которая является строгим синергистом), приводит к установлению периода покоя. При менее интенсивном антидромном разряде импульсов период покоя (кривая *II*) увеличивается почти вдвое. На фиг. 107, Б представлены результаты такого же опыта, но в данном случае на кривой *I* показана блокада, полученная при максимальном антидромном раздражении моторного нерва, иннервирующего камбаловидную мышцу и латеральную головку икроножной мышцы. На кривой *II* период покоя несколько меньшей продолжительности получен в результате ортодромного раздражения ипсилатерального заднего корешка L_7 , вызывающего синхронный моносинаптический рефлекс, описанный Экклсом и Причардом (1937) и Реншоу (1940). Далее приведены эффекты максимального (кривая *III*) и частичного (кривая *IV*) антидромных залпов. Даже в последнем случае имеется полная блокада, хотя она и короче по времени. Действительно, Холмгрен и Мертон обнаружили, что даже при слабом антидромном залпе импульсов, составляющем 25% от максимального, иногда удается вызвать полную блокаду. Это истолковывают как свидетельство того, что возвратные коллатерали, через которые осуществляется обратная связь, имеют довольно обширные разветвления среди моторных нейронов мышц-синергистов.

Для того чтобы исследовать, как влияет пауза в импульсации веретен на период покоя (см. Денни-Броун, 1928; Линдсли, 1934; Хоф и др., 1934; Мольдейвер, 1936), необходимо, как указывал Мертон (1950, 1951), иметь данные о величине экстрафузального сокращения. Когда получают сокращения равной величины, периоды покоя также чрезвычайно постоянны, а когда при помощи охлаждения сокращение мышцы замедляется, период покоя соответственно увеличивается. Таким образом, в периоде покоя отражается пауза в импульсации веретен, причем он сдвинут по отношению к этой паузе на отрезок времени, необходимый для проведения возбуждения по нерву. Периоды покоя, зарегистрированные во время сокращения камбаловидной мышцы человека, видны на кривых, приведенных на фиг. 108 (Мертон, 1954). Записи на фиг. 108, А относятся к короткому рефлекторному сокращению камбаловидной мышцы, вызванному ударом по сухожилию. Период покоя следует непосредственно за синхронным рефлекторным залпом импульсов еще до того, как начинается рефлекторное сокращение мышцы. В этой начальной стадии относительной центральной рефрактерности субнормальная возбудимость обусловлена наличием положительного следового потенциала; затем этому процессу начинают способствовать влияния, приходящие по обратной связи Реншоу. Позже наступает прекращение импульсации из веретен, что в свою очередь поддерживает неактивное состояние, отражаемое на электромиограмме. В случае кривых, приведенных на фиг. 108, Б, слабое электрическое раздражение

нерва в подколенной ямке возбуждало толстые афферентные волокна и только очень небольшое число эфферентных волокон, слишком малое для того, чтобы дать сокращение. Вследствие этого в электромиограмме примерно спустя 10 мсек имеется только небольшое начальное колебание, что подтверждает данные Гоффмана (1924) и Магладери с сотрудниками (1950). Затем следует сильная рефлекторная реакция в электромиограмме, сменяющаяся периодом покоя. На фиг. 108, В миограмма относится



Фиг. 108. Периоды покоя, зарегистрированные при помощи игольчатого электрода в камбаловидной мышце человека.

А — во время сухожильного рефлекса, вызванного легким ударом по ахиллову сухожилию (контакт молоточка с кожей запускал осциллографическую запись); Б — во время рефлекторного сокращения, вызванного одиночным раздражением афферентных волокон в fossa poplitea. В — во время одиночного сокращения латеральной части икроножной мышцы, вызванного прямым раздражением мышцы (при этом раздражении камбаловидная мышца не возбуждается). I — миограмма; II — электромиограмма. В каждом примере совмещены 5 осциллограммы. Отметка времени 10 мсек. Пятка испытуемого фиксирована особым приспособлением, и излишние напряжения разгибателей регистрируются как давление пальцев ступни, направленное вниз (кривые I).

к икроножной мышце, а электромиограмма продолжает регистрировать возбуждение камбаловидной. При раздражении моторных элементов латеральной головки икроножной мышцы сократилась только эта мышца, но тем не менее период покоя наблюдается на камбаловидной мышце. Причиной этого является, вероятно, распространение тормозного влияния по обратным связям с мотонейронов икроножной мышцы на мотонейроны камбаловидной, причем этот эффект увеличивается за счет автогенных тормозных импульсов из сокращающейся икроножной мышцы (Гранит, 1950а; см. также ниже). Поскольку период покоя скорее соответствует кратковременному сокращению икроножной мышцы, чем более продолжительному сокращению, присущему камбаловидной мышце, можно допустить, что пауза в икроножной мышце устраняет то облегчение, которое создается ее синергистом — камбаловидной мышцей.

6. Некоторые затруднения, связанные с методиками

Стремясь понять рефлекторные эффекты, возникающие при растяжении и сокращении, в плане того, что известно относительно веретен и сухожильных рецепторов Гольджи, следует твердо сознавать, что невозможно получить все желаемые сведения, применяя какую-нибудь одну методику на препаратах одного типа. Ранние открытия Шеррингтона (1900b, 1906, 1909, 1913, 1924) и следующие за ними более поздние работы Лиддела и Шеррингтона (1924, 1925) были сделаны на децеребрированном препарате посредством миографической регистрации; в более поздних работах изометрическую регистрацию одновременно контролировали электромиограммой. В настоящее время нужно учитывать, что рефлексы на эфферентные α - и γ -элементы необходимо исследовать отдельно и что проходящую через мышечные веретена дугу γ -рефлекса следует рассматривать в связи как с механическими процессами в мышце, так и с ее влиянием (через афферентные волокна, отходящие от ядерной сумки и миотрубки) на клетки передних рогов спинного мозга. В гл. VII будет показано, что эффекты растяжения и сокращения нужно изучать и при наличии дуги, включающей γ -волокна, и без нее. В последнем случае мы часто вынуждены производить деэфферентацию, т. е. перерезать передние корешки спинного мозга. Это лишает нас обоих показателей рефлекторной деятельности — миограммы и электромиограммы, вследствие чего в нашем распоряжении остается только методика моносинаптического испытания (см. ниже) или некоторые другие методики, посредством которых эффект можно электрографически регистрировать в перерезанных передних корешках. Эти методики имеют и другое преимущество, поскольку они позволяют получать при раздражении смешанных (мышечных) нервов чистые афферентные эффекты, к которым не примешивается деполяризация, вызываемая антидромными импульсами и связанная с возбуждением возвратных коллатералей (что усложняет картину рефлекса, рассматриваемую только на основе миографической записи). Участие этих антидромных влияний в формировании конечной реакции может быть незначительным у наркотизированных и спинальных животных, но, не имея доказательств обратного, нельзя предполагать, что так же обстоит дело у нормального или децеребрированного животного. Кроме того, как мы увидим, у децеребрированных животных тормозные эффекты в максимально возбужденных разгибателях часто подавляются; поэтому вопрос о том, с каким рецептором связана реакция, лучше решать на наркотизированном или спинальном животном.

Гоффман и сотрудники (Гоффман, 1922; Гоффман и Келлер, 1928) в опытах на человеке пришли к заключению, что самые ранние рефлекторные реакции с мышечных рецепторов, наблюдаемые при легких механических ударах по сухожилию, являются

моносинаптическими рефлексами, осуществляемыми при непосредственном контакте толстых афферентных волокон с клетками передних рогов. Правда, Гоффман и Келлер были достаточно осторожны, чтобы не провозгласить эту точку зрения в качестве теории. Однако даже в то время она казалась весьма правдоподобной благодаря краткости латентного периода этих реакций (см. фиг. 108). Магладери и сотрудники (1950, 1951), также работавшие на человеке, называли эти реакции рефлексами Гоффмана (Н-рефлексами); Гоффман обозначал их как «*Eigenreflexe*». Сентаготан (1948), применяя методику гистологической дегенерации, доказал наличие моносинаптической дуги от мышечных регуляторов. Экклс и Причард (1937) и Реншоу (1940) наблюдали моносинаптический рефлекс на раздражение задних корешков, регистрируя непосредственно от передних корешков¹, а Ллойд (1943b) доказал возможность его получения при кратковременном фазическом растяжении и способность его распространяться с максимальной для афферентного звена скоростью, равной 116 м/сек. Все это могло только означать (с точки зрения ныне подтвержденных анатомических и физиологических знаний того времени) то, что тот или иной тип толстых афферентных волокон, отходящих от окончаний ядерной сумки или от сухожильных рецепторов Гольджи, ответственен за моносинаптический рефлекторный эффект. Последний, согласно старым данным Шеррингтона (1906, 1909, 1913) и работам Гоффмана, оказывает облегчающее влияние на клетки передних рогов, являющиеся мотонейронами растягиваемой мышцы. Этот рефлекс, несомненно, составляет часть классического рефлекса растяжения, описанного Лидделом и Шеррингтоном.

На основе этого Реншоу (1940) и Ллойд (1941, 1943a) разработали оказавшуюся очень полезной методику моносинаптического испытания рефлекторной возбудимости. Принцип этой методики прост: применяют электрический удар, допустим, по медиальному икроножному нерву, достаточно слабый, чтобы стимулировать только толстые афферентные волокна. Предположим, что удастся возбудить 25% клеток передних рогов спинного мозга, которые отвечают синхронным рефлекторным залпом импульсов, составляющим 25% от максимального. Если же перед таким раздражением производят активацию той же самой или синергической группы мотонейронов (посредством кондиционирующего подпорогового электрического удара по медиальному или латеральному икроножному нерву), то величина моносинаптического рефлекса повышается, например, до 75% максимальной. Это значит, что клетки передних рогов, пришедшие после первого или кондиционирующего удара в состояние подпорогового возбуждения («подпороговая краевая зона» Денни-Броуна и Шерринг-

¹ В действительности еще Экклс и Шеррингтон (1931) наблюдали рефлекс с коротким латентным периодом (0,4 мсек).

тона, 1928), при тестовом моносинаптическом ударе дали разряд импульсов. Преимущество этого метода измерения рефлекторной возбудимости, заключающегося в определении величины подпороговой зоны, состоит в том, что здесь исключены осложнения, связанные с антидромным раздражением и с дугой γ -рефлекса, поскольку передние корешки можно перерезать.

Из сказанного выше ясно, что это преимущество имеет место в полной мере только в том случае, когда первый (кондиционирующий) удар является действительно подпороговым, то есть когда ни один нейрон не дает разряда импульсов и, следовательно, отсутствует возможность обратной импульсации в спинной мозг по возвратным коллатералям. Стараясь модифицировать методику моносинаптического испытания для того, чтобы в качестве кондиционирующего раздражения использовать растяжение или сокращение мышцы, я обнаружил (Гранит, 1950а), что это вполне возможно при работе с наркотизированными животными, а также при условии, что тестовое раздражение моносинаптического испытания наносится на перерезанный нерв синергиста растягиваемой или сокращающейся мышцы. Такую модификацию методики Брок, Экклс и Рол (1951) обозначали введенным ими термином *«гетеросинаптическое испытание»* (т. е. синергическое испытание). *Гомосинаптическим* испытанием они называли случай, когда кондиционирующий и тестовый удары наносят на один и тот же афферентный нерв; при этом в картине импульсации, вероятно, возникает ряд осложнений, если только возбудимость спинного мозга не снижена наркозом.

Действительно, Брукс, Доуман и Экклс (1950а, б) установили, что возбудимость клеток передних рогов спинного мозга подавляется даже при нанесении на афферентный нерв удара, сила которого ниже величины, достаточной для возникновения импульсов в эфферентных нейронах; они называли это явление *«субсинаптической депрессией»*. В настоящее время этот термин трудно принять без дальнейших доказательств по двум причинам: во-первых, как мы увидим ниже, среди афферентных волокон с большой скоростью проведения имеются как возбуждающие, так и тормозящие; во-вторых, для приведения в действие механизма обратной связи Реншоу не требуется большого числа импульсирующих клеток (см. выше), а при отведении от целых корешков очень трудно быть уверенным в том, что нет нескольких импульсирующих волокон.

Как указывали Гранит и Джоб (1952) и Хэнт (1952а), результаты, полученные при изучении рефлекторных эффектов растяжения и сокращения, различаются в зависимости от того, как определяют возбудимость мотонейронов: посредством моносинаптического испытания или классическим образом, мио- и электромиографически (ср. Джоб, 1953а, б). В настоящее время, после того как упомянутыми работами была выяснена роль возвратных коллатералей, нам гораздо легче понять это явление. Так, напри-

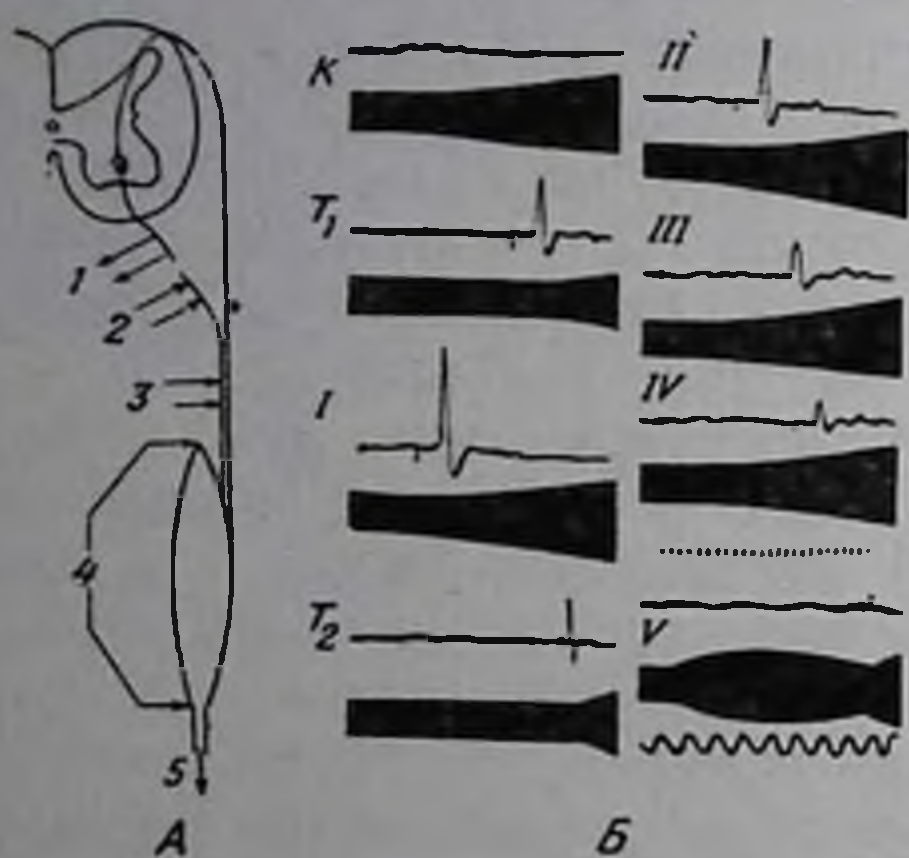
мер, рефлекторное сокращение в ответ на растяжение (рефлекс растяжения Лиддела и Шеррингтона) в определенных пределах тем больше, чем выше исходное напряжение; наоборот, моносинаптическое испытание в основном выявляет наибольшее облегчение мотонейронов в ответ на растяжение при очень слабом начальном напряжении. Существуют и другие случаи, такие, как наркоз, перерезка спинного мозга и т. д. (Гранит и Джоб, 1952), когда результаты электромиографической регистрации и моносинаптического испытания расходятся. Это связано, по крайней мере частично, с тем, что при моносинаптическом испытании учитывается число нейронов в подпороговой зоне, когда многие из них неактивны, или, если активны, то оказывают по возвратным коллатералям более сильное тормозное влияние на нейроны, находящиеся в состоянии такой же подпороговой активации, чем на нейроны, активное состояние которых поддерживается особенно большим притоком возбуждающих импульсов. Могут также существовать пока еще неизвестные различия физиологического порядка в общей организации моно- и полисинаптических влияний на клетки передних рогов спинного мозга. Растяжение является гораздо более сложным раздражением, чем тестовый электрический удар по афферентному нерву.

Новые методы испытания не дают оснований отказываться от старых методик, основанных на надлежащей фиксации конечности, перерезке нервов и изучении рефлексов соответствующих мышц в изолированном виде. Эти методы были разработаны в лаборатории Шеррингтона и должны быть хорошо известны. Тем не менее во многих работах последних лет, которые не упомянуты в этой главе, все эти условия соблюдались недостаточно строго, в силу чего полученные результаты часто трудно интерпретировать.

7. Рефлекторное возбуждение α -мотонейронов посредством растяжения мышцы

Классическими работами школы Шеррингтона установлен известный облегчающий рефлекс растяжения — фазический и тонический; его исследовали в основном на децеребрированном животном, где, как мы увидим, рефлексы на γ -волокнах также особенно хорошо выражены. Эти последние не были известны в то время (они будут рассмотрены в гл. VII). При наличии единственных доступных тогда показателей — мио- и электромиографической регистрации — эфферентацию рассматривали неизбежно только в плане α -волокон. При чрезмерном пассивном сгибании конечности децеребрированного животного в разгибателях обнаруживалось возникновение рефлекторного сопротивления, которое росло до некоторого уровня, а затем неожиданно падало. Это и есть та внезапная реакция «удлинения» (Шеррингтон, 1909, 1913), которая, как предполагали, вызывается стимуля-

цией тормозных рецепторов с высоким порогом раздражения при чрезмерном напряжении (так называемое автогенное торможение). Термин «автогенное» подразумевает, что рефлексы вызываются, в изучаемой мышце и возвращаются в нее же. Как мы убедимся, строго автогенных рефлексов не существует. Облегчающий рефлекс растяжения, по данным Шеррингтона, является тормозящим в отношении антагонистических мышц, то есть он соответствует схеме реципрокной иннервации (см. также Крид и др., 1932).



Фиг. 109. Возбудимость мотонейронов в икроножной мышце во время ее сокращения (Гранит, 1950а).

А — схематическое изображение методики эксперимента. 1 — отводящие электроды; 2 — раздражающие электроды для нанесения кондиционирующего удара по переднему корешку спинного мозга; 3 — раздражающие электроды для нанесения тестового удара; 4 — раздражающие электроды для нанесения кондиционирующего удара по мышце; 5 — многограф.

Б — моносинаптическое испытание (сверху разряд, снизу многограмма): К — один кондиционирующий удар; T_1 и T_2 — тестовые удары; I—V — кондиционирующий и тестовый удары вместе при различных интервалах времени между ними. Отметка времени для К, T_1 , I—IV — 1 мсек, для T_2 и V — 10 мсек. Кошка; диаловый наркоз.

жильных рецепторов Гольджи. Исследуя этот вопрос в отношении автогенного торможения, я использовал (1950а) методику моносинаптического испытания (фиг. 109, А). Перерезают передний корешок (вместе со всеми соседними передними корешками) и к центральному перерезанному концу прикладывают отводящие электроды для регистрации моносинаптической тестовой реакции. Сокращение можно вызывать с периферического отрезка корешка, а также посредством прямого раздражения мышцы. Тестовый удар для получения моносинаптического залпа импульсов наносят на сме-

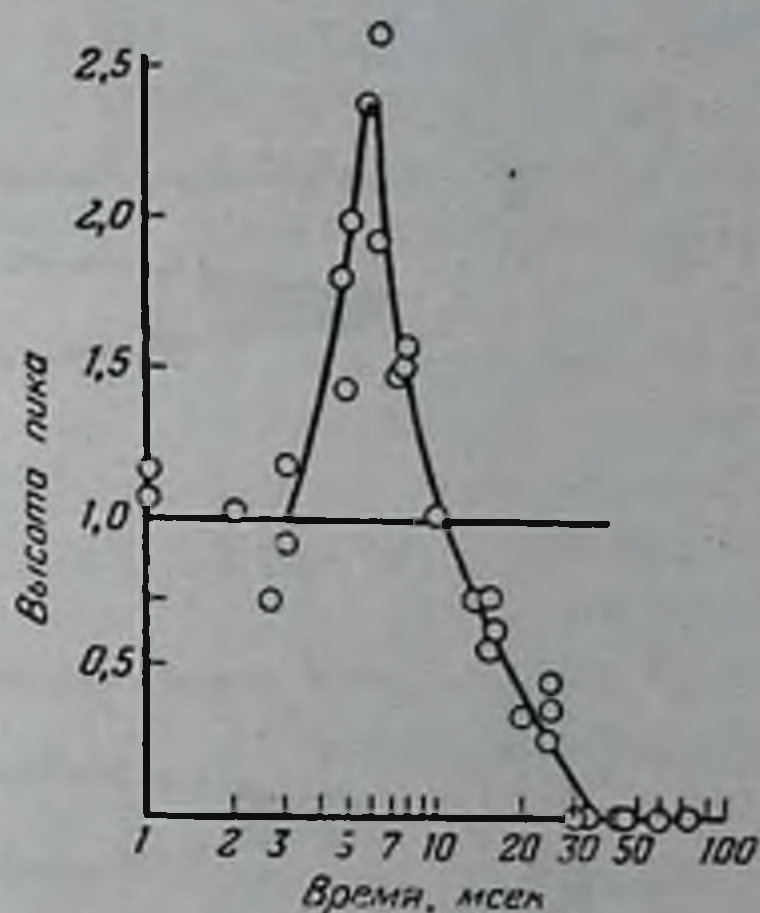
Позже Ллойд (1941, 1946а, б) выдвинул точку зрения, согласно которой торможение антагонистов также является моносинаптическим, однако этот взгляд не нашел подтверждения в недавней работе Экклса, Фета и Ландгрена (1954). Они обнаружили дисинаптический характер механизма торможения антагонистов при растяжении с включением в реакцию некоего (если можно так выразиться) тормозного «коммутатора». В данном изложении этим различием во взглядах можно пренебречь.

Из предыдущих разделов стало ясным, что нашей первой задачей должно быть описание рефлекторных эффектов, вызываемых двумя типами афферентных волокон — быстро проводящими возбуждение (из окончаний ядерной сумки и сухожильных рецепторов Гольджи соответственно), а также более медленно проводящими волокнами, идущими от окончаний миотрубки. Из упоминавшихся выше расчетов Ллойда, несомненно, следует, что автогенное возбуждение обусловлено деятельностью либо окончаний ядерной сумки, либо сухо-

шанный мышечный нерв или же — для гетеросинаптического испытания — по перерезанной ветви синергиста. Применяли оба метода.

На фиг. 109, Б на кривых T_1 и T_2 показана контрольная моносинаптическая реакция, а на кривой К — очень небольшая рефлекторная реакция от сокращающейся мышцы (она мала вследствие барбитурового наркоза). На кривых I—V приведены примеры начального облегчения и последующей депрессии моносинаптической реакции (при разных скоростях осциллографической записи). На фиг. 110 представлена итоговая кривая опытов. Таким образом, рефлекторное сокращение осуществляется при наличии саморегуляции. Оно сначала ускоряется посредством облегчения, а затем включаются тормоза, прекращающие дальнейшее самовозбуждение (см. Гранит и Сюрсут, 1949; опыты на человеке — в работе Магладери и др., 1951).

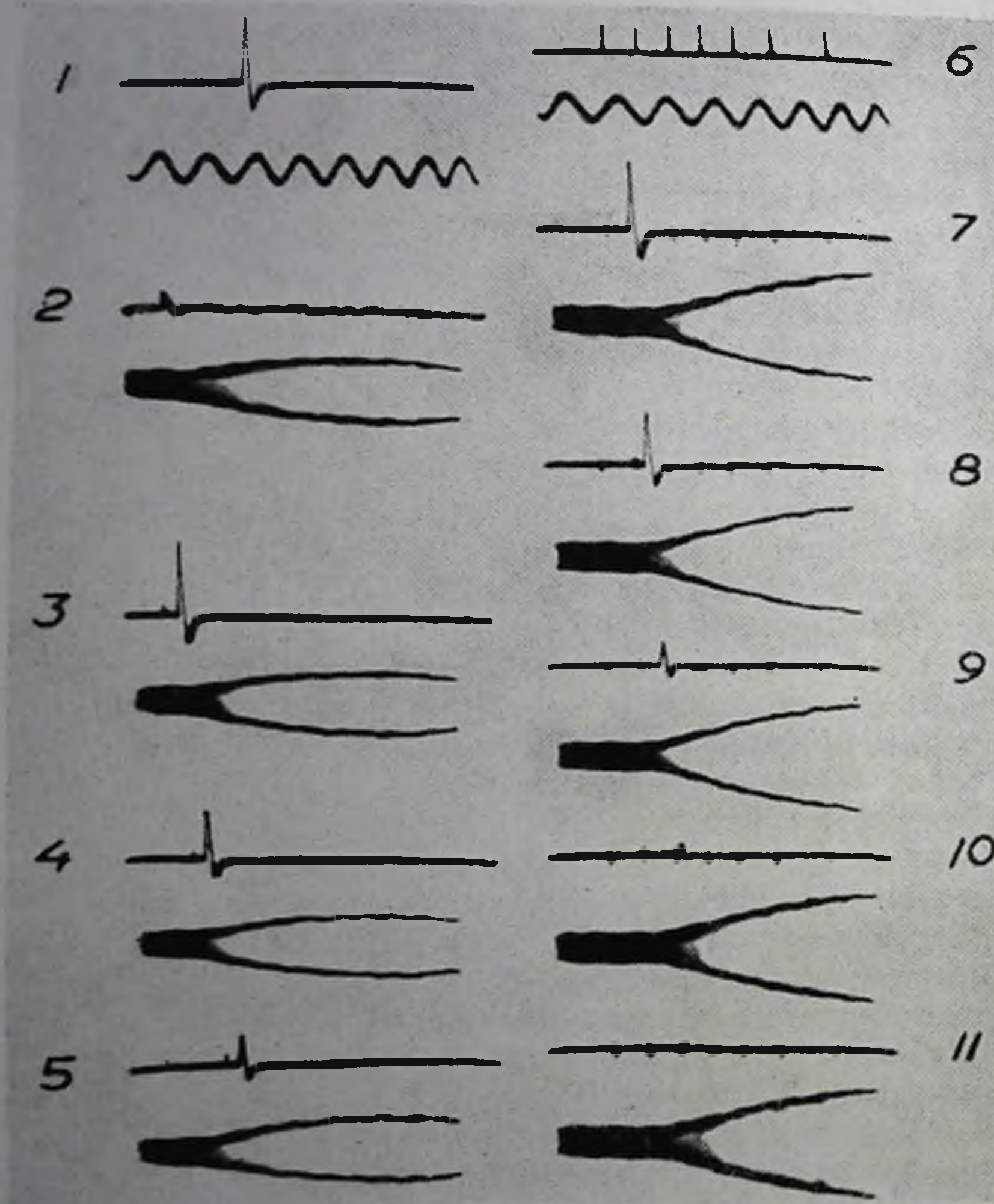
На фиг. 111 приведены результаты опыта с гетеросинаптическим испытанием, причем регистрировали сокращение икроножной мышцы (нижние кривые), разгибающей стопу¹, а в качестве моносинаптического испытания (верхние кривые) служила четырехглавая мышца бедра. Опыт ставили на спинальном животном, находившемся под диаловым наркозом. На записях 2—5 сокращение вызывается одиночным ударом, а на 7—11 — тетаническим раздражением. Наблюдается выраженное торможение, причем моносинаптическая тестовая реакция (контроль приведен на записи I) полностью сходит на нет в ходе такого максимального тетанического раздражения, сила которого ниже, чем величина, необходимая для активации мышечных веретен посредством γ -волокон. Отсюда ясно, что торможение не может быть обусловлено деятельностью чувствительных образований (например веретена), которые, не будучи специфическим образом активизированы, находятся в состоянии



Ф и г. 110. Изменения в высоте биоэлектрических пиков в зависимости от интервала между кондиционирующим и тестовым ударом (Гранит, 1950а).

Кондиционирующий удар наносили на передний корешок L_7 , а тестовый — на медный и латеральный икроножные нервы. Исходное напряжение 250 г; при кондиционирующем ударе развивается напряжение 550 г. Высота пиков дана в относительных единицах; за единицу взята высота пика при контрольной моносинаптической реакции. Время дано в логарифмической шкале.

¹ Автор относит мышцы конечности кошки к сгибателям и разгибателям не по анатомическому, а по функциональному признаку, в связи с чем мышцы, которые анатомически считаются сгибателями, в тексте называются разгибателями и наоборот. — Прим. ред.



Ф и г. 111. Раздражение перерезанного переднего корешка для получения сокращения икроножной мышцы, во время которого посредством моносинаптического испытания исследуется спинальный центр четырехглавой мышцы (Гранит, 1950а).

1 — контрольная моносинаптическая реакция четырехглавой мышцы; 2 — эффект одного лишь кондиционирующего удара (при большом усилении); 3—5 — комбинированные реакции; 6 — форма тетанического раздражения; 7—11 — комбинированные реакции, показывающие полное торможение, продолжающееся в течение видимого периода тетанического сокращения икроножной мышцы, тогда как при ее одиночном раздражении торможение не уменьшало высоты сокращения ниже минимума, показанного на кривой 5. Отметка времени 100 пер/сек. Методика опыта такая же, как на фиг. 109, А.

покоя при чистом экстрафузальном сокращении. Данный опыт был подтвержден Хэнтом (1952а), который пришел к аналогичному выводу.

Эти результаты опытов с автогенным торможением, естественно, обращали внимание на сухожильные рецепторы Гольджи, тем более, что Мак-Коуч и сотрудники (1950), проводившие опыты с электрическим раздражением сухожилия четырехглавой мышцы, в некоторых случаях смогли получить в начале реакции относительно чистое торможение, которое они также приписывали сухожильным рецепторам. Получить совершенно чистое торможение оказалось трудным; практически у этих авторов в начале реакции наблюдалось облегчение длительностью около 2 мсек, указывающее, что раздражение возбуждает сначала какой-то другой тип рецептора.

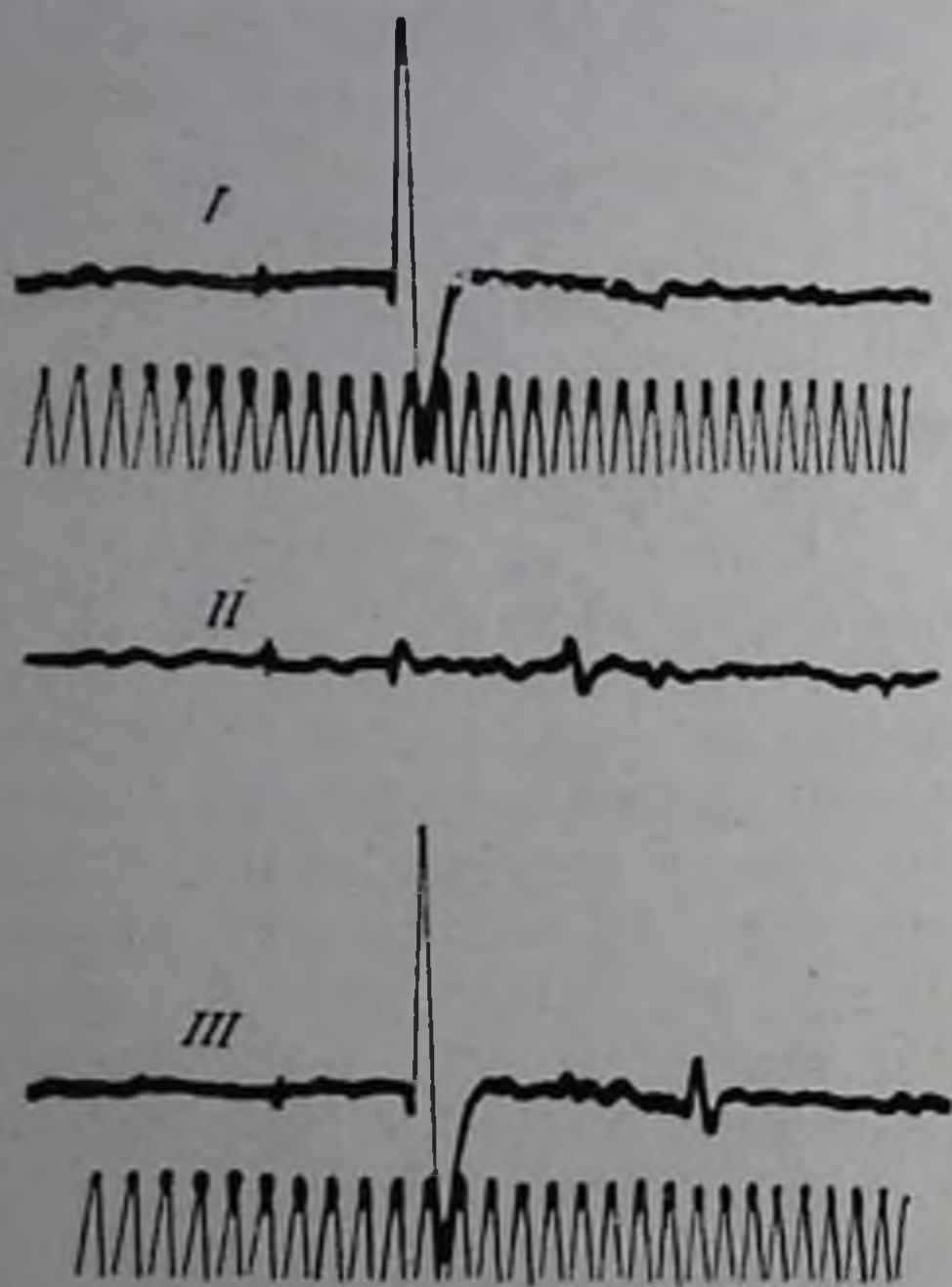
В наших опытах рано появляющееся облегчение, ускоряющее мышечное сокращение, часто бывало короче, чем в случае кривых, приведенных на фиг. 109, Б. Кроме того, у децеребрированных животных, реакции которых более энергичны, торможение часто не было очевидным, но его легко можно было обнаружить, совмещая с сокращением мышцы ее растяжение (Хагбарт и Нес, 1950а). Торможению способствовало повышение исходного напряжения (Гранит, 1950а); это находится в соответствии с тем фактом, что сухожильные рецепторы имеют более высокий порог раздражения, чем мышечные веретена, как установлено Меттьюсом (1933) и затем неоднократно подтверждено Каффлером, Хэнтом и нашей группой. Джоб (1953b) специально сравнивал децеребрированных и спинальных животных и обнаружил, что у последних автогенное торможение преобладает над автогенным возбуждением. Он также подтвердил факт (см. фиг. 111), указывающий, что автогенное торможение действительно захватывает отдаленные синергисты, связанные с соседним суставом, т. е. не является строго автогенным. Тем не менее я сохраняю классическую терминологию Шеррингтона. В действительности Денни-Броун (1928) наблюдал период покоя (при ортодромном ударе) и на соседних мышцах; на этом основании он постулировал существование тормозной компоненты афферентных влияний с мышцы. В настоящее время это было бы истолковано как эффект, осуществляемый посредством обратной связи Реншоу через описанные Гольджи возвратные коллатерали.

Исходя из предположения, что сухожильные рецепторы менее восприимчивы к охлаждению мышцы и нарушениям ее кровоснабжения, чем мышечные веретена (Меттьюс, 1933), Джоб (1953b) применил в своей работе также и эти воздействия. Ему удалось показать, что при воздействии на мышцу различных неблагоприятных условий возбуждающие влияния превращаются в тормозные. Хеннеман (1951) обнаружил, что температура спинного мозга определяет относительное преобладание возбуждения или торможения.

Как мы видели, и сухожильные рецепторы, и мышечные веретена чувствительны к растяжению мышцы; последние, однако, обычно имеют более низкий порог раздражения. В соответствии с этим фактом, мной найдено в опытах с гомо- и гетеросинаптическим испытанием, что торможение в ответ на растяжение наступает после облегчения. При растяжении облегчение, по-видимому, преобладает над торможением; иногда при легком

растяжении его эффект повышается в пять раз. Торможение часто бывает скрыто, но его можно выявить различными способами (Гранит, 1950а). Подобные результаты были получены Хэнтом (1952а).

В свете сказанного выше о возвратных коллатералях и тормозной обратной связи важно исследовать торможение в ответ на растяжение при условиях, когда подавлена импульсация части клеток передних рогов. Наиболее удобны для этого спинальные животные, находящиеся под барбитуровым наркозом. На фиг. 112 представлены результаты опыта на таком животном (методика опыта такая же, как на фиг. 109, А). Изолировали одиночную клетку переднего рога спинного мозга (Гранит и Штрём, 1951а); было установлено, что она участвует в иннервации икроножной мышцы. Кривая I на фиг. 112 получена при активации этой клетки одиночным раздражением икроножного нерва. В случае кривой II тестовый удар (см. артефакт) был нанесен после



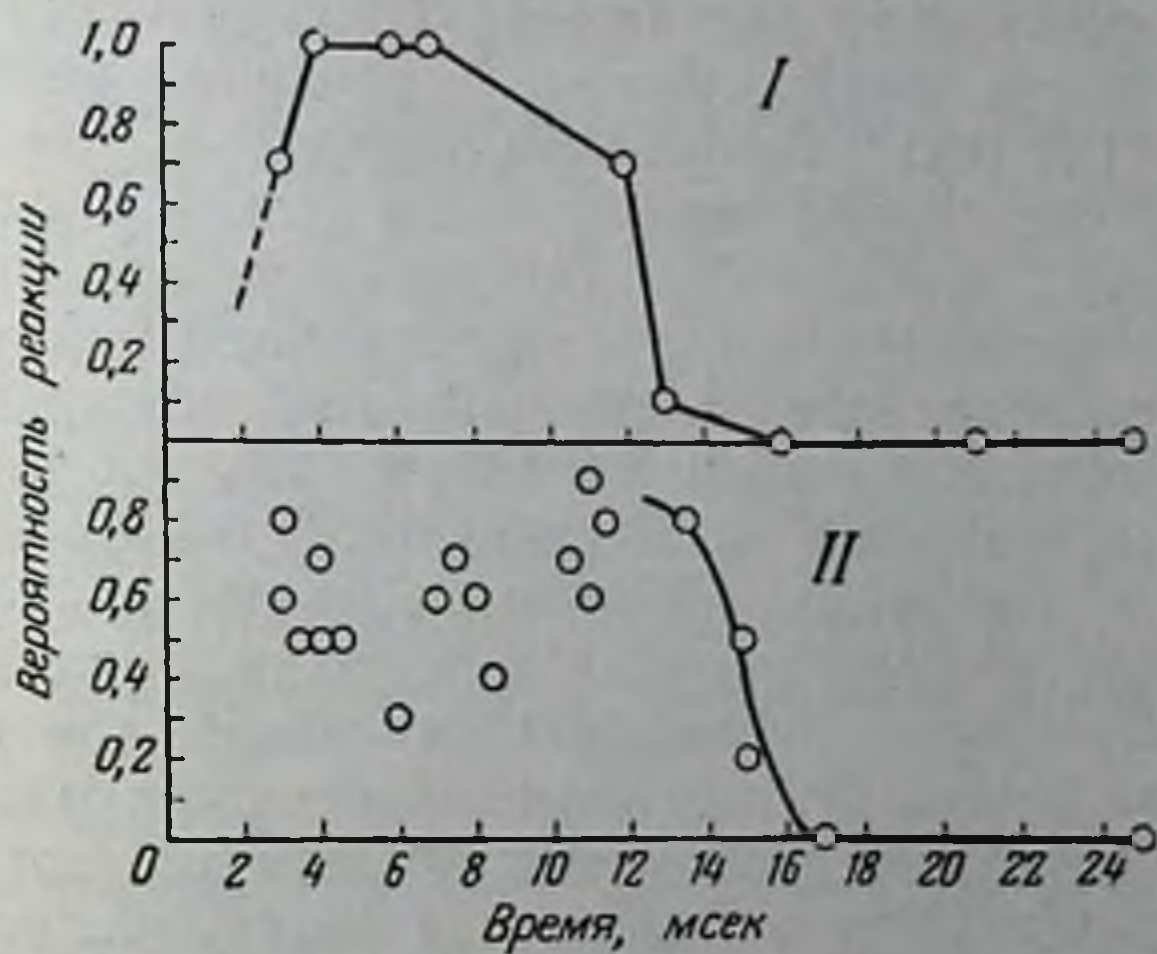
Ф и г. 112. Рефлекторное возбуждение одиночного волокна из переднего корешка спинного мозга при тестовом раздражении икроножного нерва (Гранит и Штрём, 1951а).

I — при слабом напряжении мышцы; II — эффект тестового раздражения полностью заторможен постоянным давлением, приложенным к нитке, связывающей мышцу с миографом; III — после снятия этого давления. Фазическое растяжение отсутствует. Отметка времени 1 мсек. Виден артефакт от раздражения.

того, как к нитке, связывающей мышцу с миографом, очень осторожно подвесили груз, так чтобы повысить исходное напряжение и в то же время избежать возникновения рефлекторной реакции. Таким образом, пока поддерживали напряжение, клетка переднего рога становилась до такой степени заторможенной, что в ответ на тестовое раздражение разряд не возникал. Это происходило в отсутствие рефлекторного разряда клетки. Опыт был повторен и подтвержден Хэнтом (1952а). Он был проведен также Хеннеманом (1951) с регистрацией общей реакции от всего корешка.

Из одного этого эксперимента нельзя делать вывод, что торможение вызывается только сухожильными рецепторами Гольджи. Я обнаружил (Гранит, 1950а), что если пережать нерв, идущий к разгибателю, то возбуждение в ответ на растяжение исчезает несколько ранее торможения, указывая, что среди медленно проводящих импульсы афферентных волокон разгибателя относительно много тормозных волокон. В этой же статье сообщалось, что при раздражении разгибателя (по такой же методике, как на фиг. 109, А) через перерезанный передний корешок спинного мозга током силой, достаточной для активации γ -волокон, эффект состоял в повышении торможения, хотя миограмма, конечно, оставалась без изменений. Мы постарались поэтому выяснить, с какой скоростью может развиваться торможение одиночной клетки переднего рога при высоком исходном напряжении и в отсутствие импульсации из этой клетки (Гранит и Штрём, 1951а).

Опыт, результаты которого приведены на фиг. 113, проводили на одиночной клетке переднего рога, стимулируемой растяжением мышцы (по методике, изображенной на фиг. 109, А). Моносинаптический тестовый удар (кривая I), наносимый при низком исходном напряжении, был значительно ниже порога, так что в десяти контрольных пробах, проведенных без растяжения, не удалось по-



Фиг. 113. Облегчение при слабом напряжении и торможение при высоком напряжении во время медленного растяжения.

Учитывается вероятность получения реакции в препарате одиночного волокна. Во время растяжения нейрон испытывали раздражением медиального икроножного нерва. I — слабое напряжение и растяжение: тестовый удар (вероятность 0 : 10 при покое) ниже порога, что дает возможность определить степень облегчения при растяжении. II — медиальный икроножный нерв перевязан ниже электродов, а мышце дано высокое исходное напряжение; вероятность реакции стала 10 : 10; афферентный разряд (по латеральному икроножному нерву), как показывает большое число проведенных наблюдений (200), вызывает торможение с самого начала растяжения.

получить импульсации из клетки переднего рога. Тестовый удар наносили на медиальный икроножный нерв. Сверхмаксимальное тестовое раздражение, наносимое на латеральный икроножный нерв, ни само по себе, ни при поддержке со стороны афферентных импульсов, возникающих при растяжении, эффекта не имело. Кривая I показывает, что при слабом напряжении и двухмиллиметровом растяжении (равномерно развиваемом во времени) имело место облегчение, пока медиальный икроножный нерв

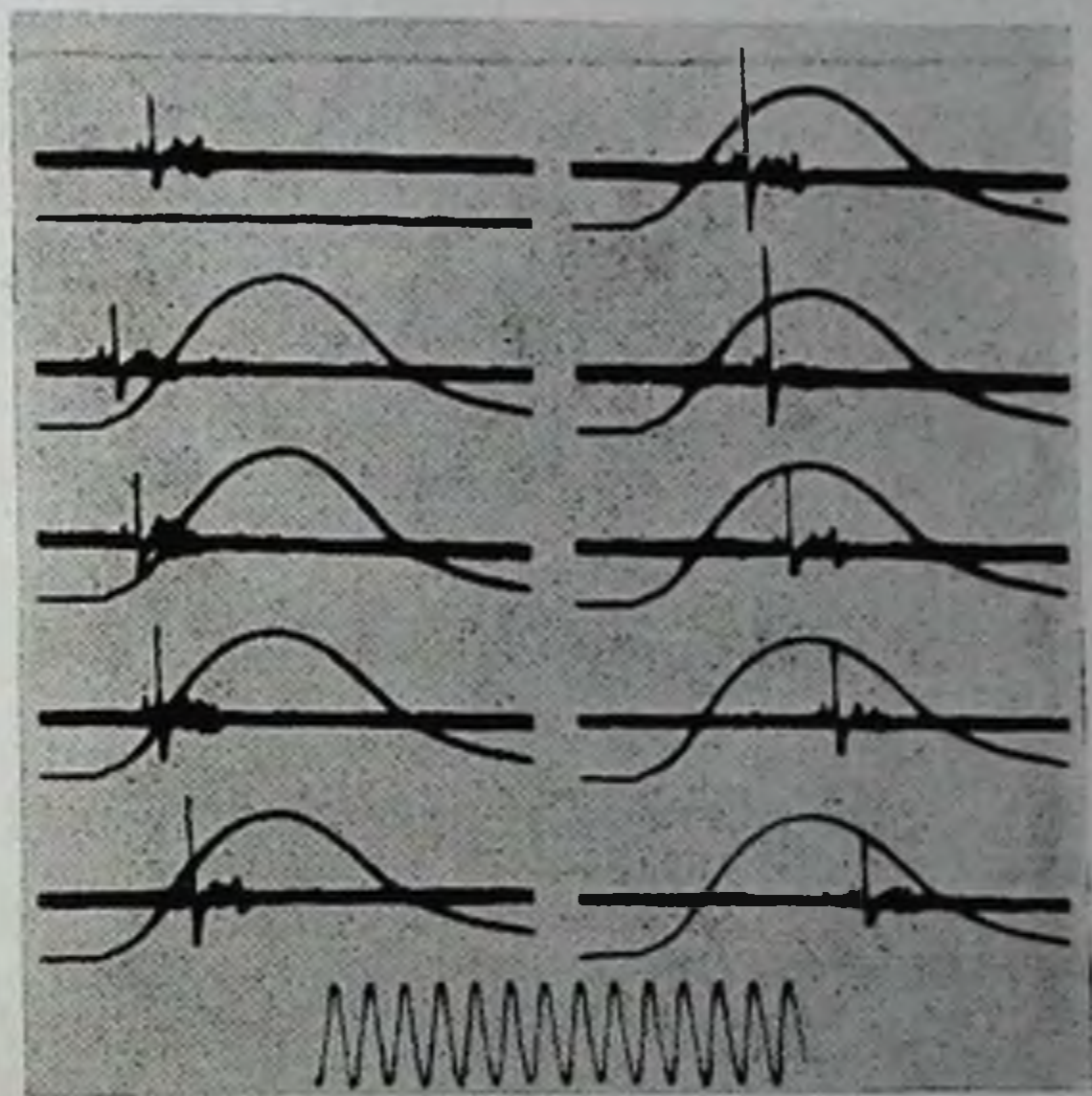
оставался интактным. По ординате отложена вероятность реакции в 10 пробах для каждого момента растяжения. Каждая точка кривой основана, таким образом, на 10 наблюдениях. Одиночная клетка переднего рога не проявляла импульсации в ответ на один лишь тестовый удар (вероятность равна 0), но при наличии облегчающего влияния растяжения давала реакцию с вероятностью 10:10, т. е. в каждой из десяти проб. Затем для уменьшения притока афферентных импульсов был перерезан медиальный икроножный нерв, и одновременно мышце было придано высокое исходное напряжение, чтобы повысить автогенное торможение. При таком уменьшенном притоке афферентных импульсов это оказалось возможным и без нормальной рефлекторной реакции на растяжение. Применяли силу тестового раздражения, при которой вероятность реакции в контроле была равна единице (10:10); эта фоновая величина была неоднократно проверена. Торможение теперь наблюдалось с самого начала растяжения (см. кривую II). Опыт показывает, что тормозные рецепторы нуждаются в высоком мышечном напряжении, чтобы быть способными преодолеть влияние возбуждающих, и что в этих условиях тормозным рецепторам удастся так же быстро блокировать импульсный разряд, как возбуждающим — облегчать его.

Из всех этих опытов представлялось довольно ясным, что существуют тормозные волокна, обладающие такой же большой скоростью проведения импульсов, как и волокна, ответственные за возбуждающее влияние, а также что они способны осуществлять свое влияние во время сокращения, когда веретена не импульсируют. Отсюда был сделан вывод, что рецепторы веретен, связанные с группой афферентных волокон с большой скоростью проведения, могут быть идентифицированы как возбуждающие моносинаптические элементы Ллойда (1943b), тогда как автогенное торможение осуществляется столь же быстро проводящими волокнами от сухожильных рецепторов Гольджи.

Согласно Сентаготай (1948), афферентные волокна от веретен мышц, смыкающих челюсти, входят в мозговой ствол через передний корешок, тогда как волокна от сухожильных рецепторов — через задний корешок. Эту интересную аномалию использовал Макинтайр (1951) для демонстрации того, что реакции с окончаний, обладающих характерными чертами рецепторов веретен, действительно можно получить из перерезанного переднего корешка пятого черепно-мозгового нерва. Поскольку эффект связан с крупными афферентными волокнами, Макинтайр сделал вывод, что они являются проводящими волокнами от рецепторов ядерных сумок.

Денни-Броун (1928) наблюдал активацию антагониста-сгибателя во время сокращения разгибателя стопы; он связывал это с истинным торможением во время периода покоя. На фиг. 114 представлен анализ реципрокной компоненты при возбуждении икроножной мышцы; эту компоненту оценивали по степени

выражения моносинаптической реакции, полученной при раздражении смешанного нерва сгибателей стопы. Видно, что во время нарастания сокращения икроножной мышцы (что по времени соответствует паузе в импульсации веретен) происходит облегчение моносинаптической реакции сгибателей. Автогенное торможение разгибателя обеспечивает, таким образом, реципрокное возбуждение антагониста-сгибателя. Такой реципрокный эффект можно иногда получить и при растяжении, а при сокращении (даже субмаксимальном) он проявляется почти во всех случаях. Это соответствует упомянутому факту, что сухожильные рецепторы гораздо сильнее стимулируются сокращением, чем растяжением, и соответственно при сокращении устанавливается большее автогенное торможение (Гранит, 1950а, 1952а). Такой же опыт и с тем же результатом был проведен Хэнтом (1952а). Эти результаты следовало бы также истолковывать в свете приведенных в разделе 5 данных, указывающих, что автогенное торможение участвует в установлении периода покоя, выступая в качестве одного из «тормозов» при рефлекторной саморегуляции мышечного сокращения. Прекращение импульсации из веретен оставляет поле деятельности целиком во власти импульсов из сухожильных рецепторов Гольджи.

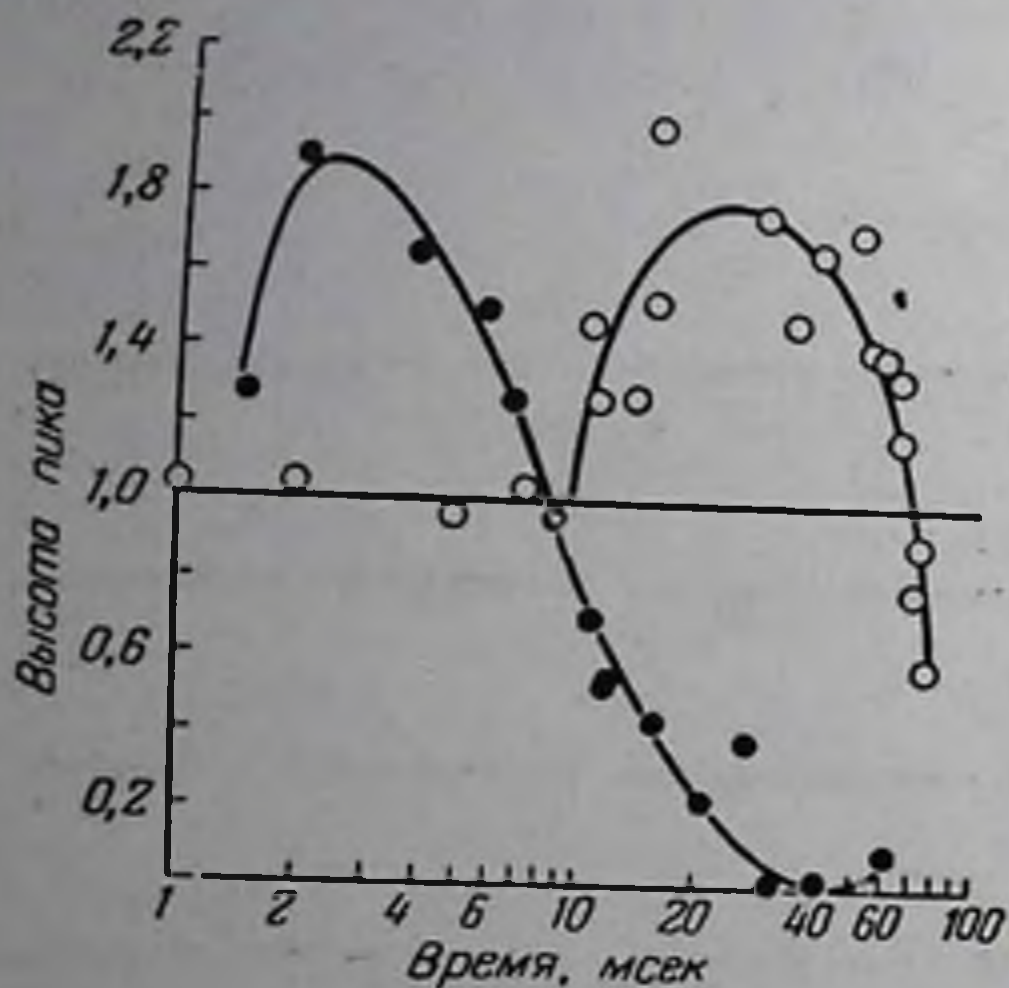


Ф и г. 114. Моносинаптическая тестовая реакция от нерва, идущего к глубокой малоберцовой группе сгибателей, регистрируемая в переднем корешке L_7 (Гранит, 1952а).

Верхняя кривая в левом столбце — моносинаптический контроль. Четыре сверхмаксимальных удара, подаваемых на перерезанный передний корешок S_1 , вызывают сокращение икроножной мышцы (разгибатель). Отметка времени 100 пер/сек. Спинальная кошка.

Применявшийся в классической рефлексологии препарат децеребрированного животного был удобен для изучения влияний, оказываемых растяжением и сокращением сгибателей на разгибатели, которые благодаря тоническому сокращению создают хороший фон для наблюдения как возбуждения, так и торможения. Из старых работ известно (см., например, Шеррингтон, 1909, 1913; Купер и Крид, 1927а, б; Лиддел и Шеррингтон, 1925), что растяжение и сокращение флексоров всегда вызывает торможение разгибателей. Подобно этому из работы Ллойда (1946а, б)

следует, что так же ведет себя описанный им моносинаптический облегчающий рефлекс. Таким образом, автогенное облегчение, подобно автогенному торможению, организовано по реципрокному принципу. Сгибатели и разгибатели стопы действуют согласно принципу «двойной реципрокной иннервации» (Шеррингтон, 1913). Эта реципрокность существует и в плане рецепторов: веретена вызывают облегчение своей собственной мышцы и торможение антагониста, а сухожильные рецепторы Гольджи оказывают противоположное влияние. Иногда в конечном результате этих влияний происходит одновременное сокращение или расслабление и сгибателей и разгибателей. Наблюдая такие «исключения», можно было бы заключить, что истинной реципрокной иннервации не существует. Однако Шеррингтон с самого начала отчетливо понимал, что о реципрокном воздействии на антагонисты можно говорить только тогда, когда речь идет об одном типе рецепторов.



Фиг. 115. Влияние тетанического сокращения икроножной мышцы, полученного раздражением перерезанного переднего корешка S_1 , на ее собственный спинальный центр и центр антагониста-сгибателя — глубокой переднеберцовой мышцы (Гранит, 1952а).

● реакция спинального центра икроножной мышцы; ○ реакция спинального центра глубокой переднеберцовой мышцы. Тетаническое раздражение при силе, в 15 раз превышающей порог, и частоте 240 стимулов в 1 сек. Анализ изменений в моносинаптической реакции, регистрируемой в переднем корешке L_7 , описан в тексте. Сокращение икроножной мышцы при соответствующем подобранном исходном напряжении. Высота пиков дана в относительных единицах; за единицу взята высота пика в отсутствие тетанического раздражения. Время дано в логарифмической шкале. Спинальная кошка; диаловый наркоз.

и того же препарата приведен на фиг. 115. Реакцию сгибателя (глубокая переднеберцовая мышца) испытывали во время сокращения икроножной мышцы. Сгибатель не проявляет реципрокного торможения, соответствующего облегчению, развивающемуся в иннервационном аппарате икроножной мышцы в начальный период сокращения (влияние сокращения икроножной мышцы на собственный центр также исследовали при помощи гетеросинапти-

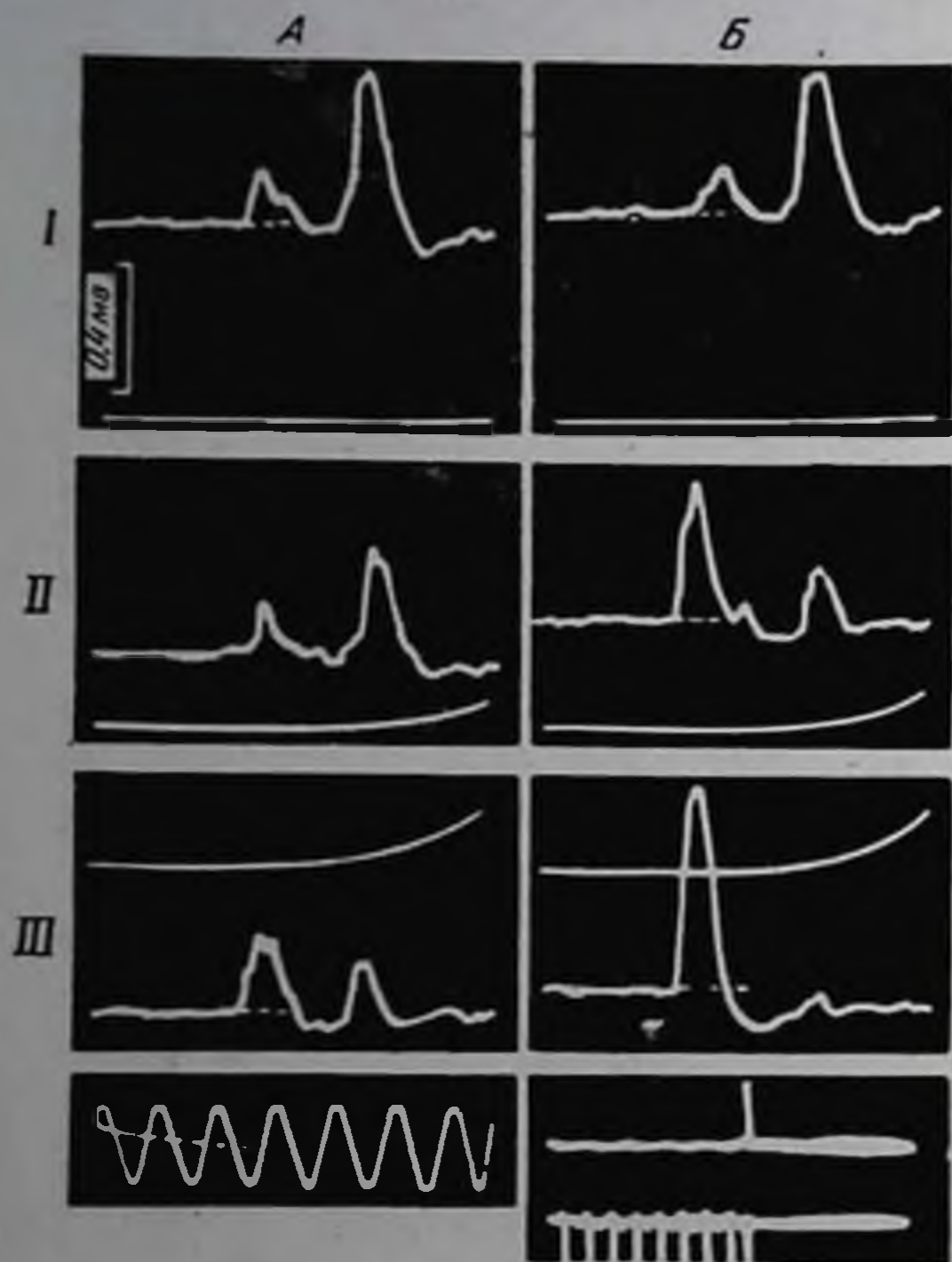
вают противоположное влияние. Иногда в конечном результате этих влияний происходит одновременное сокращение или расслабление и сгибателей и разгибателей. Наблюдая такие «исключения», можно было бы заключить, что истинной реципрокной иннервации не существует. Однако Шеррингтон с самого начала отчетливо понимал, что о реципрокном воздействии на антагонисты можно говорить только тогда, когда речь идет об одном типе рецепторов.

Хотя двойная реципрокная иннервация является принципом организации рефлексов, это не обязательно означает, что эффекты в сгибателях и разгибателях строго параллельны (симметричны). В самом деле, я этого никогда не наблюдал. В разделе, посвященном анатомии, уже указывалось, что спектр афферентных волокон разгибателей стопы значительно отличается от спектра волокон сгибателя стопы (большеберцовая мышца). Типичный физиологический результат испытания обеих этих систем у одного

ческого испытания). Автогенное же торможение в икроножной мышце (подобное приведенному на фиг. 114 и практически наблюдавшееся всегда) приводило к реципрокной активации центра сгибателя. С другой стороны, при сокращении сгибателя стопы в центре разгибателя обычно развивается чистое торможение, но не развивается реципрокного облегчения, обусловленного деятельностью сухожильных рецепторов. Следовательно, две системы, обеспечивающие движение конечности в голеностопном суставе, являются в высшей степени асимметричными: реципрокное влияние сгибателя на разгибатель осуществляется главным образом веретенами и проявляется в реципрокном торможении, тогда как соответствующее влияние разгибателя на сгибатель осуществляется сухожильными рецепторами Гольджи (и, вероятно, окончаниями миотрубки) и заключается в возбуждении. Согласно недавно полученным данным Хэнта (1953), окончания миотрубки являются тормозными при влиянии на разгибатели и возбуждающими для сгибателей. В этом случае могут быть обнаружены эффекты двойной реципрокной иннервации, но для их выявления нужны специальные измерения (ср. Хэнт, 1952а, 1953). Нормально же они скрыты (Гранит, 1952а) в силу того, что преобладает суммарный характер происходящих явлений.

Эта асимметрия может показаться удивительной, но если мы вслед за Шеррингтоном (1913) постараемся вникнуть в ее «биологическое значение», она покажется оправданной. Мощные разгибательные мышцы выдерживают вес тела, тогда как сокращением менее развитых сгибателей начинается шаг, когда нога отрывается от земли. Сокращение сгибателей немедленно реципрокно тормозит разгибатели, и этот процесс, как мы видели, начинается благодаря деятельности мышечных веретен сгибателя. Это начальное тормозное влияние на разгибатели вскоре, однако, уступает место мощному рефлексу растяжения, который обусловлен активностью их собственных веретен (окончаний ядерной сумки), когда сгибание поднятой ноги в колене приводит к растяжению разгибателей. Разгибатели рефлекторно сокращаются, и нога выбрасывается вперед. Чрезмерное выбрасывание предотвращается растяжением (во время сокращения) сухожильных рецепторов Гольджи, которые затормаживают сокращение разгибателей и в то же самое время способствуют фиксации ноги, вызывая реципрокное сокращение сгибателей. Необходимо хорошо понимать, что шаг регулируется и другими спинальными механизмами (Шеррингтон, 1913; Грэхэм-Броун, 1914), в том числе эфферентной иннервацией веретен, но общие принципы периферической саморегуляции выражены в той асимметричной системе двойной реципрокной иннервации, которую я описал. К ней следует отнести и механизмы, связанные с окончаниями миотрубки. В дальнейшем мы увидим, что эфферентная иннервация веретена делает эту прекрасную организацию еще более совершенной.

Общие выводы в отношении рефлекторных влияний с окончаний ядерной сумки и сухожильных рецепторов Гольджи были подтверждены Хэнтом (1952а), который в качестве подхода к этим проблемам применил также методику получения сокращения интрафузальных мышечных волокон при помощи избирательного раздражения γ -волокон. Некоторые из результатов его опытов на веретенах приведены на фиг. 116. Как и предполагали, деятельность веретен обуславливает автогенное облегчение, т. е. автогенный рефлекс растяжения. В отношении же сухожильных рецепторов Гольджи в разгибателях голени Хэнт пришел к выводу, что с ними связано происхождение автогенного торможения и реципрокного облегчения сгибателей. Следует, однако, иметь в виду, что к моменту опубликования этой работы Хэнт еще не считал необходимым или возможным проводить различие между рефлексам с окончаний ядерной сумки и рефлексам с окончаний миотрубки. Между тем именно



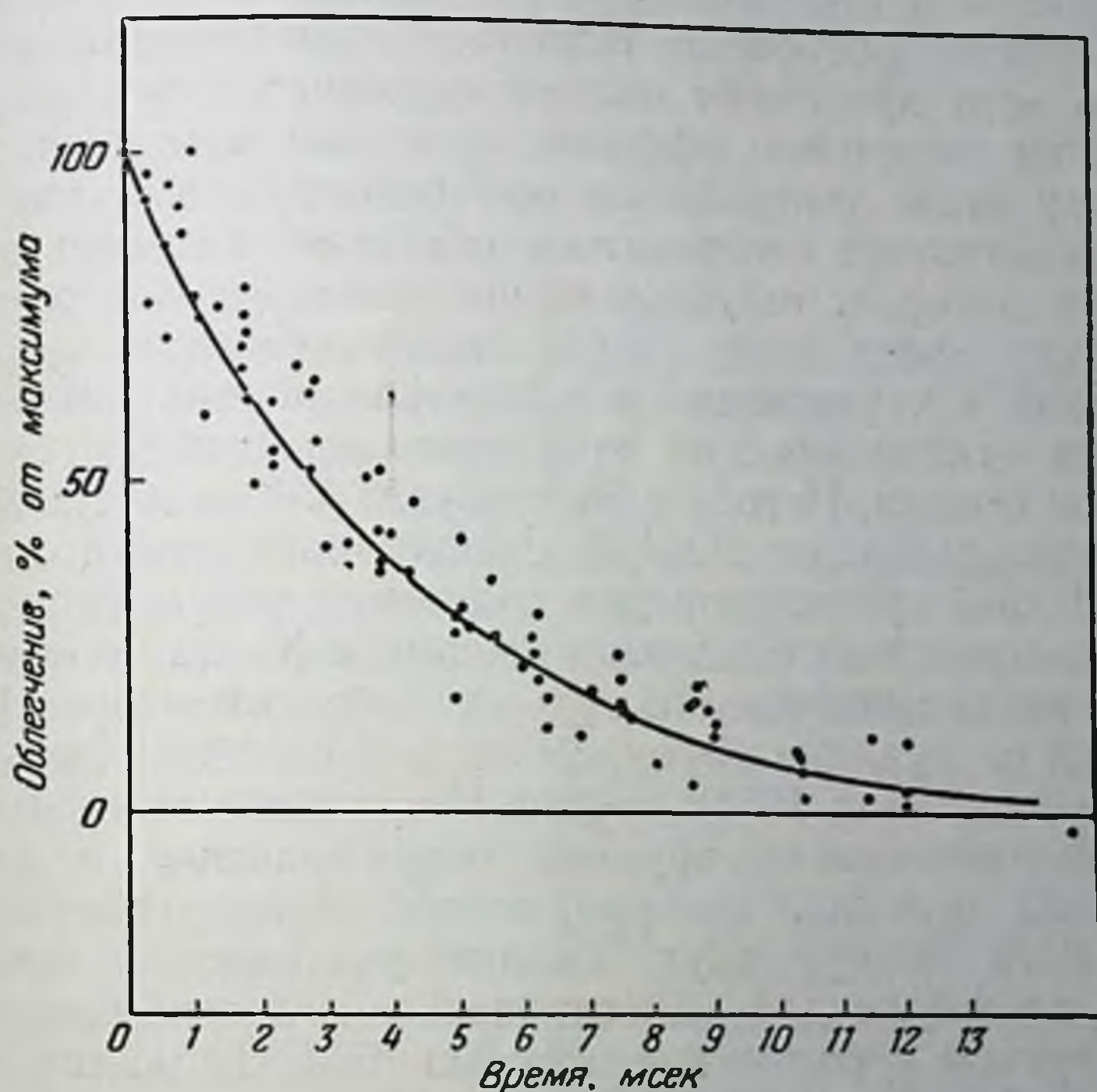
Фиг. 116. Моносинаптическая реакция в ответ на одиночное раздражение интактного медиального икроножного нерва при различных исходных напряжениях мышцы (Хэнт, 1952а).

А — контрольные реакции; вслед за моносинаптической реакцией (латентность 2–5 мсек) идет второй потенциал, уменьшающийся при более высоких напряжениях; Б — те же реакции при предварительном раздражении 28 тонких нервных волокон, идущих к этой мышце, причем тестовый удар по смешанному нерву (в начале записи) совпадает с последним из 9 раздражений (100 стимулов в 1 сек.) тонких волокон (как указано в столбце Б внизу). I — при исходном напряжении 0 г (раздражение тонких волокон не дает видимого эффекта); II — при исходном напряжении 350 г (моносинаптическая реакция облегчается, а второй потенциал уменьшается); III — при исходном напряжении 1080 г (еще большее облегчение). Отметка времени 1000 пер/сек. Децеребрированная кошка. На втором канале отмечается натяжение мышцы. Раздражение нерва дается в начале каждой записи.

известную кривую моносинаптического облегчения Ллойда, представленную на фиг. 117. Предполагали, что при тетаническом раздраже-

раздражения γ -волокон. Некоторые из результатов его опытов на веретенах приведены на фиг. 116. Как и предполагали, деятельность веретен обуславливает автогенное облегчение, т. е. автогенный рефлекс растяжения. В отношении же сухожильных рецепторов Гольджи в разгибателях голени Хэнт пришел к выводу, что с ними связано происхождение автогенного торможения и реципрокного облегчения сгибателей. Следует, однако, иметь в виду, что к моменту опубликования этой работы Хэнт еще не считал необходимым или возможным проводить различие между рефлексам с окончаний ядерной сумки и рефлексам с окончаний миотрубки. Между тем именно вопрос о том, как осуществляется это различие (если оно существует) в воздействии γ -волокон на окончания ядерной сумки и окончания миотрубки, остается неизвестным. Иначе подошли к разрешению этих проблем Хагбарт и Нес (1950b), Лапорт и Ллойд (1952) и Экклс с сотрудниками (см. ниже), применявшие раздражение перерезанных афферентных волокон, идущих от мышц. Хагбарт и Нес сначала установили силу кондиционирующего удара, дающего из-

нии током этой силы будет поддерживаться состояние облегчения. Однако в противоположность ожидаемому при таком тетаническом раздражении часто обнаруживалось торможение. В результате авторы пришли к выводу, что это торможение устанавливается афферентными волокнами такого же диаметра (имеющими такой же порог раздражения), как и те, которые вызывают облегчение.



Ф и г. 117. Облегчение мотонейронов, вызываемое импульсами в афферентных волокнах (Ллойд, 1946а).

Точки взяты из семи опытов. Полученная кривая представляет собой убывающую экспоненту, у которой увеличение абсциссы на 2,8 соответствует уменьшению ординаты вдвое. В четырех опытах исследовали облегчение ядер сгибателей, в остальных трех — ядер разгибателей.

Можно полагать, что эти результаты подтверждают вывод (Гранит, 1950а; Гранит и Штрём, 1951а), что как возбуждающие, так и тормозные влияния осуществляются через толстые афферентные волокна. По-видимому, следует указать, что во всех подобных опытах устанавливали только верхнюю границу скорости проведения возбуждения. Но может существовать какое угодно число тормозных и возбуждающих афферентных волокон, обладающих меньшей скоростью проведения (волокна с меньшим диаметром). Нужно совершенно отчетливо уяснить, что в опытах такого рода имеются методические ограничения, которые в конечном счете можно свести к тому, что рефлексы являются суммарным выражением влияний большого числа различных афферентных элементов. Мы пытались вызвать рефлекторную реакцию с очень небольшого числа волокон, отходящих от мышц, но это не удалось.

Лапорт и Ллойд (1952), проведя подобные опыты с получением кривой суммации для моносинаптического автогенного облегчения (см. фиг. 117), отметили отклонения от этой кривой в сторону торможения при применении раздражений, сила которых была достаточной для активации лишь толстых волокон. Торможение проявлялось после центральной задержки, которая была продолжительнее обычной примерно на 0,5 мсек, что говорит о наличии одного добавочного синапса. Таким образом, это торможение по всем признакам является дисинаптическим; оно осуществляется толстыми афферентными волокнами и, подобно изученному выше торможению при сокращении и растяжении, широко захватывает синергисты и облегчает антагонисты. Методика этих авторов, заключающаяся в получении посредством раздражения смешанного нерва «канонических» кривых для возбуждения и торможения и в формулировании выводов, основанных на отклонениях от этих кривых, подвергнута критике со стороны Бредли, Истона и Экклса (1953). Тем не менее, учитывая значительный опыт Ллойда, следует признать, что эта методика оказалась приемлемой для получения результатов, находящихся в соответствии с данными нашими и Хэнта по автогенному торможению, вызываемому из сухожильных рецепторов Гольджи.

Экклс и сотрудники (Брок, Экклс и Рол, 1951; Экклс и Рол, 1951, Бредли и Экклс, 1953; Бредли, Истон и Экклс, 1953) считают, что в действительности крупные возбуждающие и тормозные афферентные волокна, иннервирующие четырехглавую мышцу, группируются вокруг двух, вполне различных максимумов. Волокна, служащие для моносинаптического возбуждения, проводят импульсы с большей скоростью (95—114 м/сек), чем тормозные волокна, для которых получены значения 80—95 м/сек (Бредли и Экклс, 1953). Последние, по мнению этих авторов, связаны с сухожильными рецепторами Гольджи. В мышцах голени таких различий нет.

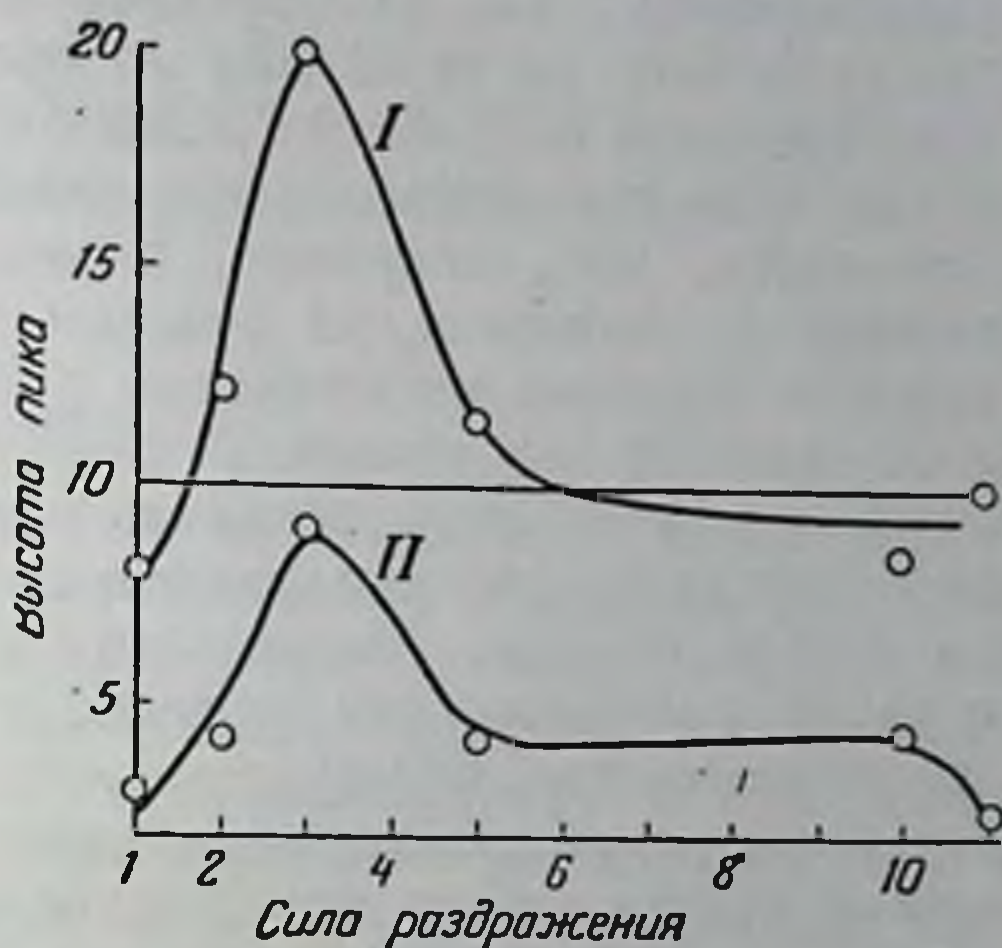
Описанные до сих пор эксперименты проведены на животных, у которых рефлекторный аппарат мышцы был нарушен дезафферентацией или же (Хэнт, 1952а) подвергался другим воздействиям. Таким образом, были исключены влияния эфферентных γ -нейронов. Мы пришли к выводу, что окончания ядерной сумки проявляют облегчающие эффекты при автогенных рефлексам, в чем теперь едва ли можно сомневаться. Однако существует ряд сложных моментов, до сих пор еще не понятых. Так, первый же опыт, предпринятый для исследования рефлекторных эффектов эфферентных γ -волокон (Гранит, 1950а), показал, что при раздражении γ -системы получается повышенное автогенное торможение. Полученные результаты приведены на фиг. 118. Методика проведения опыта была такая же, как изображенная на фиг. 109, А. Передний корешок перерезали, периферический конец раздражали, чтобы получить одиночное сокращение икроножной мышцы, а в центральном конце регистрировали моносинаптическую тестовую реакцию.

Приведены данные, полученные при использовании двух интервалов между кондиционирующим и тестовым раздражением (15 и 32 мсек), причем высота моносинаптических рефлекторных импульсов взята как функция силы раздражения, которая была гораздо выше сверхмаксимальной силы для экстрафузальных волокон (см. табл. 3). Таким образом, при повышении силы раздражения активировалось все большее

число эфферентных γ -волокон. Из кривых, приведенных на фиг. 118, ясно видно, что активация γ -волокон при повышении силы раздражения может усиливать торможение. Полученные результаты были подтверждены Хагбартом и Несом (1950а). Впоследствии Хэнт (1952а) повторил опыт, используя тетаническое кондиционирующее раздражение, которое еще эффективнее стимулирует γ -волокна, и в свою очередь подтвердил эти данные. Я уже указывал, что этот эффект не всегда выявляется, но если получается, то носит определенный характер. В то время эти результаты были загадочными. Я связывал их с тем, что Шеррингтон (1894) и Баркер (1948) наблюдали сухожильные рецепторы Гольджи и в веретенах у мест их прикрепления. Однако в настоящее время нужно, очевидно, принимать во внимание наличие тормозных рецепторов у самих веретен — окончаний миотрубки (Хэнт, 1953).

Недавно Хэнт (1953) исследовал в изолированном виде рефлекторные эффекты, вызываемые медленно проводимыми импульсами из окончаний миотрубки мышечных веретен. Он обнаружил, что они являются тормозными в отношении разгибателей и возбуждающими для сгибателей. Данные Хэнта в настоящее время полностью не опубликованы. Ясно, что недостаточность знаний о роли окончаний миотрубки, которые, согласно Меттьюсу (1933), встречаются чаще всего, не позволяет дать полную картину их деятельности; мы удовлетворяемся сознанием, что эти рецепторы исследуются.

Выше было много сказано о моносинаптическом рефлексе



Фиг. 118. Влияние силы кондиционирующего удара для икроножной мышцы на величину моносинаптической реакции при разных интервалах между кондиционирующим и тестовым ударами (Гранит, 1950а).

I — при интервале 15 мсек; II — при интервале 32 мсек. Сила раздражения и высота пика даны в относительных единицах; за единицу силы принята сила порогового раздражения; за единицу высоты пика принята высота пика при одиночном раздражении. Умеренное исходное напряжение. Кошка; методика опыта, как на фиг. 109. А. Икроножную мышцу раздражали ударом, наносимым по перерезанному переднему корешку S_1 , и афферентное влияние на спинальный центр анализировали посредством моносинаптического испытания.

растяжения в афферентных элементах ядерной сумки, рефлекс, столь удобном для испытания рефлекторной возбудимости. Можем ли мы предполагать, что окончания ядерной сумки воздействуют на клетки передних рогов исключительно через моносинаптический путь? Вне всякого сомнения, такой вывод был бы преждевременным. С чисто гистологической точки зрения весьма и весьма маловероятно, что эти эфферентные волокна ядерной сумки не могут давать разветвления на полисинаптические пути по мере прохождения волокон из задних в передние рога. С другой стороны, если мы примем такое невероятное допущение, то нужно вспомнить, что, например, в медиальной головке икроножной мышцы 45 афферентных волокон должны быть ответственны за рефлекс растяжения примерно в 300 мотонейронах. Таким образом, должно происходить значительное взаимное перекрытие (если иметь в виду большие подпороговые краевые зоны), и, следовательно, рефлекс должен очень легко вызываться. Однако это вовсе не так. Моносинаптическую реакцию часто гораздо труднее получить, чем рефлекс растяжения. Эти две реакции проявляются так, как будто между ними даже существует некоторая конкуренция. Например, рефлекс растяжения имеет тенденцию к исчезновению при легком наркозе, а моносинаптическая реакция может в этих условиях быть сильнее, чем раньше (см. сходные наблюдения Брукса и Фуортеса, 1952; Альфорда и Фуортеса, 1953). Парк, Тисдол и Магладери (1951) и Додт и Гол (1952) указывали, что моносинаптическая реакция (рефлекс Гоффмана) часто может отсутствовать у больных, имеющих по всем признакам прекрасную нервную регуляцию мышц.

Лиддел и Шеррингтон (1924, 1925) и Ллойд (1943b) считали рефлекс растяжения в высшей степени автогенным. Гранит и Штрём (1951a) нашли, что, несмотря на легкий наркоз, можно получить импульсацию некоторого числа отдельных клеток переднего рога как из медиального, так и из латерального икроножного нерва при условии, что создается некоторое облегчение посредством растяжения мышцы. Джоб (1953a) в нашей лаборатории специально исследовал этот вопрос, регистрируя импульсы как от перерезанных передних корешков, так и от перерезанных периферических нервов; он доказал, что синергисты могут активировать мотонейроны друг друга при различных условиях, когда имеется достаточно облегчающих влияний, исходящих от них же или из других систем. Это подтвердили независимо друг от друга Робертс (1952), Коэн (1953) и Альфорд и Фуортес (1953).

Многие из вопросов, поднятых в этой главе, имеют близкое отношение к физиологии спинного мозга. Мы, однако, ограничили изложение проблемы, для того чтобы избежать необходимости писать главу о спинном мозге. По этому вопросу имеется весьма обширный материал, написанный Ллойдом для учебника физиологии под редакцией Фултона (1946), а также недавняя монография Экклса (1953) (ср. Крид и др., 1932).

Глава VII

СПИНАЛЬНАЯ И СУПРАСПИНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ПОЗЫ И ДВИЖЕНИЯ. РИГИДНОСТЬ. СПАСТИЧНОСТЬ

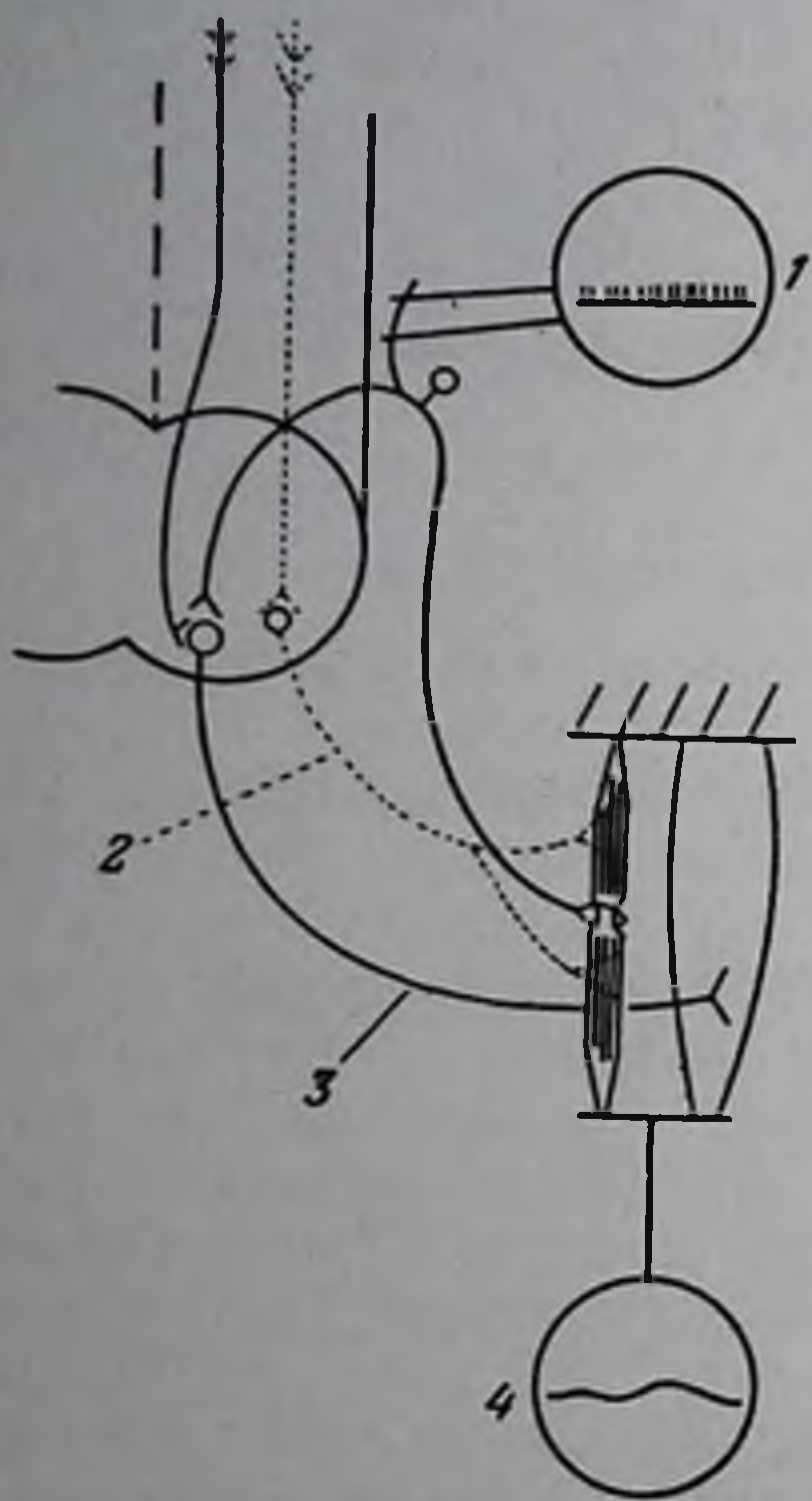
1. Введение

По-видимому, Росси (1927) был первым, кто рассматривал значение иннервации веретен в соответствии с идеями, получившими развитие в наши дни. Лексел (1945) понимал, что для его работы необходимо изучение рефлекторных реакций, вызываемых γ -нейронами, но сам не ставил опытов в этом направлении. Далее Гранит (1950a) и Хагбарт и Нес (1950a) опубликовали уже упомянутые опыты; они были поражены, обнаружив торможение при сверх максимальном раздражении переднего корешка спинного мозга током силой, достаточной для возбуждения эфферентных γ -волокон. В соответствии с недавними данными Хэнта (1953), это торможение вполне могло возникать в окончаниях миотрубок мышечных веретен.

Гранит и Штрём (1951b, 1952), изучая рефлекс растяжения при слабом исходном напряжении мышцы у децеребрированных животных, обнаружили, что при сохранении нервных связей мышцы облегчение наступает раньше, чем после дезафферентации. Отсюда был сделан вывод, что γ -волокна оказывают на веретена тоническое воздействие. Соммер (1940) и Гоффман (1951) указывали, что сухожильный рефлекс у человека, получаемый по известной методике Иендрассика, по-видимому, обусловлен возбуждением веретен, поскольку было обнаружено, что эта реакция происходит без повышения напряжения в соответствующей мышце.

Однако большая часть новых данных об участии афферентных элементов веретен и эфферентных γ -нейронов в рефлекторных реакциях и супраспинальной регуляции получена Хэнтом (1951, 1952a, 1953), Кобейаши и другими (1952), Гранитом и Каада (1952), Гранитом, Джобом и Каада (1952), Элдредом, Гранитом и Мертоном (1953), Элдредом и Хагбартом (1954) и Гранитом, Холмгреном и Мертоном (1954). Излагая эти результаты, я пытаюсь создать некую общую концепцию, основываясь на данных всех этих авторов, стремившихся дать физиологическое истолкование результатов электрофизиологической регистрации из γ -волокон и афферентных элементов веретен.

На фиг. 119 представлена схема эксперимента, применявшаяся в тех опытах, в которых не велось прямой регистрации импульсов в эфферентных γ -волокнах. Афферентное волокно ядерной сумки, выделенное из заднего корешка, служило показателем возбуждения веретена. Регистрация с афферентного волокна, идущего от веретена, обладает перед регистрацией с γ -волокна тем преимуществом, что в этом случае можно наблюдать и механическую реакцию мышцы.



Фиг. 119. Схема одновременной регистрации рефлексов и веретеночной регуляции (Гранит, Холмгрен и Мертон, 1954).

1 — одиночное веретено; 2 — γ -мотонейрон; 3 — α -мотонейрон; 4 — регистрация натяжения. Мышца с параллельными интрафузальными волокнами соединена с измерителем натяжения. Разряд импульсов из афферентного волокна, идущего от веретена и изолированного в заднем корешке, регистрируется на осциллооскопе. Показан ход α - и γ -волокон из передних корешков спинного мозга.

2. Тонический разряд импульсов и его влияние на веретена разгибателей

Тасаки и сотрудники, по-видимому, первыми изучали активность одиночных γ -волокон; их работы, сделанные после 1944 г., недавно подытожены (Кобейаши, Ошима и Тасаки, 1952). Будучи незнакомы с работой Лексела (1945), они не представляли себе, что такие эфферентные волокна у млекопитающих являются моторными волокнами для интрафузальных мышц (см. гл. VI), но они зарегистрировали разряды импульсов с этих волокон. Из кривых, представленных на фиг. 120, совершенно ясно, что эти авторы зарегистрировали тоническую импульсацию волокон, обнаруженную Каффлем, Хэнтом и Квиллиамом (1951), Хэнтом (1951) и Гранитом и Каада (1952); действительно, такие разряды импульсов являются наиболее поразительным свойством таких волокон. Частота тонической импульсации высока; даже у спинальных животных Хэнт (1951) получил 20—60 имп/сек.

Кобейаши и другие обнаружили, что частота разряда импульсов повышается после децеребрации и сопровождает рефлекторный акт (фиг. 120). Результаты этих авторов по известным спинальным рефлексам совпадают с данными Хэнта в отношении активности γ -элементов. Однако интерпретируя свои опыты, японские авторы считают эти волокна моторными тоническими, способными самостоятельно поддерживать децеребрационную ригидность. Это

закключение основано на наблюдении, что толстые α -волокна не проявляют активности при децеребрационной ригидности. Однако еще Дюссер-де-Баррен (1911) и Бейтендейк (1912) при помощи струнного гальванометра обнаружили при децеребрационной ригидности непрерывную активность в электромиограмме. Таким образом маловероятно, чтобы точка зрения японских авторов была правильной. Денни-Броун (1929) и Эдриан и Бронк (1929) исследовали в свое время эту тоническую активность в одиночной



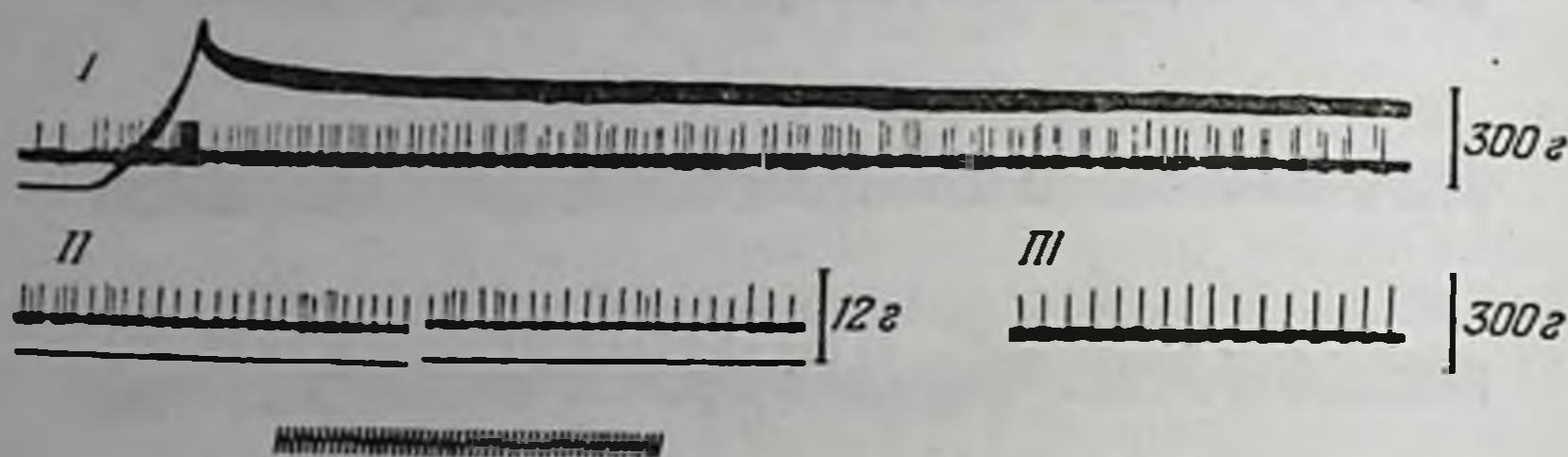
Ф и г. 120. Токи действия, зарегистрированные в трех миелиновых волокнах диаметром менее 5μ , иннервирующих медиальную головку икроножной мышцы (Кобейаши, Ошима и Тасаки, 1952).

I — спонтанный эфферентный разряд импульсов из спинного мозга; *II* — повышение частоты разряда импульсов при децеребрации; *III* — разряд импульсов спустя 10 мин. после децеребрации; *IV* — повышение частоты разряда импульсов посредством нанесения повторных индукционных ударов по контрлатеральному икроножному нерву (начало раздражения отмечено стрелкой). Отметка времени 10 мсек. Кошка; уретановый наркоз.

моторной единице. Гранит и Каада (1952) провели большое число опытов с изоляцией тонких и толстых волокон в передних корешках спинного мозга. В общем, большинство тонких волокон, по-видимому, дает тонический разряд импульсов, большинство толстых волокон обычно неактивно, хотя даже при барбитуровом наркозе имеются и активные α -волокна. Недавно Джернанд (1952), изучая лабиринтные рефлексy (ср. Эдриан и Бронк, 1929) у децеребрированных животных, легко обнаружил постоянную активность α -волокон.

Для того чтобы стало ясным, что тонический разряд γ -волокон имеет значение для активности веретен, на фиг. 121 приведено сравнение (у децеребрированного животного) спонтанной активности веретена, имеющего интактную иннервацию (*II*) с аналогичным разрядом после дезэфферентации (*III*). Когда здесь или в другом месте я говорю об активности веретена, я имею в виду, что в качестве показателя активности использовали афферентное

волокно ядерной сумки, поскольку эти одиночные волокна были изолированы в корешках, где афферентные волокна миотрубки обнаруживаются лишь изредка (см. фиг. 119). Возбужденное веретено дает постоянный неритмичный разряд, часто с группировавшимися импульсами, тогда как невозбужденное веретено, которое представляет собой чисто периферический но мышечнервный препарат, рассмотренный ранее, имеет гораздо более низкую частоту спонтанной импульсации. Импульсация, если она на слишком редкая, характеризуется также ритмичностью. Веретено с частотой разряда ниже 5 имп/сек, по-видимому, не может давать ритмичную импульсацию (ср. Меттьюс, 1933). Неритмичен также разряд возбужденного веретена при барбитуровом наркозе.



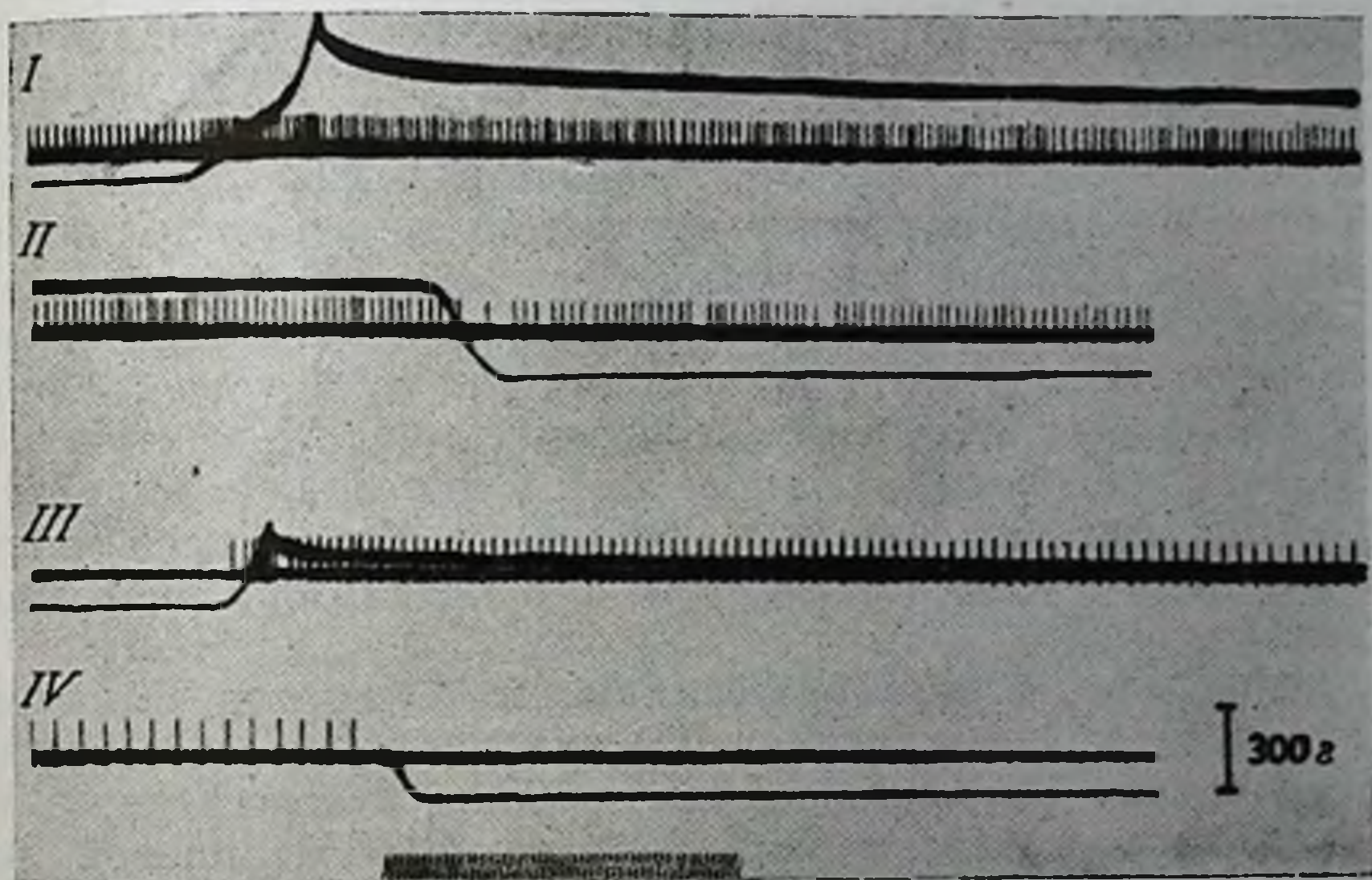
Ф и г. 121. Влияние активности эфферентных γ -волокон на разряд веретена (Элдред, Гранит и Мертон, 1953).

I — беспорядочный разряд до и во время растяжения на 10 мм (видны ритмичные залпы); *II* — примеры, полученные при высокой чувствительности многографа и показывающие беспорядочный разряд в отсутствие каких-либо соответствующих изменений в сокращении мышцы; *III* — то же веретено после деэфферентации (импульсация приобрела характерную ритмичность. Отметка времени 50 пер/сек. Анемическая децеребрация, хлоралозный наркоз (20 мг/кг); веретено икроножной мышцы. На втором канале зарегистрирована миограмма.

На фиг. 121, *I* мышца была растянута, и группирование разрядов веретен вполне может служить показателем синхронных ритмичных залпов импульсов в γ -волоках, воздействующих на интрафузальные мышечные волокна. Для удобства я буду говорить ниже о возбужденном и невозбужденном веретене при сравнении разрядов, наблюдаемых до и после деэфферентации, которую мы применяли в качестве стандарта для анализа влияний эфферентных γ -волокон.

На фиг. 122, *I* и *II* показано влияние растяжения мышцы (на 10 мм) на возбужденное веретено со спонтанной импульсацией, равной 40 имп/сек, при применении нулевого исходного напряжения. Кривые *III* и *IV* относятся к тому же препарату после деэфферентации. Одновременно проводили миографическую регистрацию с определенным дозированным напряжением. В интактном препарате (фиг. 122, *I* и *II*; децеребрированная кошка) отчетливо наблюдается значительный рефлекс растяжения, что можно видеть при сравнении кривых *I* и *II* с *III* и *IV* соответственно. Невозбужденное веретено (фиг. 122, *III* и *IV*) было неактивно при нулевом напряжении (перед тем как начали растя-

жение). Пока мышцу удерживают в растянутом состоянии, имеет место некоторая адаптация, как показано ранее Эдрианом и Цоттерманом (1926а) и Меттьюсом (1933) на невозбужденных веретенах, с которыми они обычно работали, хотя эти образования относятся к категории рецепторов, имеющих слабую адаптацию по сравнению с быстро адаптирующимися рецепторами. Частично эта адаптация обусловлена вязкостно-эластическими свойствами растягиваемых тканей, но, так же, как и в других рецепторах, в данном случае должен иметься и подлинный механизм адаптации, действие которого суммируется с влиянием механических факторов. Адаптацию в рецепторах растяжения



Ф и г. 122. Изменение активности γ -нейронов во время фазического растяжения (Элдред, Гранит, Мертон, 1953).

I — мышца сначала расслаблена, затем растянута на 10 мм: II — продолжение кривой I после 10-секундного перерыва; III — такое же растяжение после перерезки передних корешков (меньшее отклонение мюграммы обусловлено отсутствием рефлекса растяжения); IV — продолжение кривой III после 32-секундного перерыва. Отметка времени 50 пер/сек. Регистрируется афферентное волокно от веретена икроножной мышцы; то же веретено, что в опыте, результаты которого представлены на фиг. 121.

изучали Бронк (1929) и Меттьюс (1931). Сравнивая процесс адаптации в возбужденном и невозбужденном веретене, мы нашли, что частота импульсов, хотя в возбужденном веретене она все время гораздо выше, имеет тенденцию к понижению, которое в обоих случаях в общих чертах идет параллельно. Но для возбужденных веретен эта кривая в системе координат, где частоты отложены против напряжения или длины, смещена вверх. Это значит, что влияние со стороны γ -элементов все еще должно быть значительным и на поздних стадиях растяжения, когда в невозбужденных веретенах импульсация значительно ослабевает или даже прекращается. Такое же повышение общего уровня

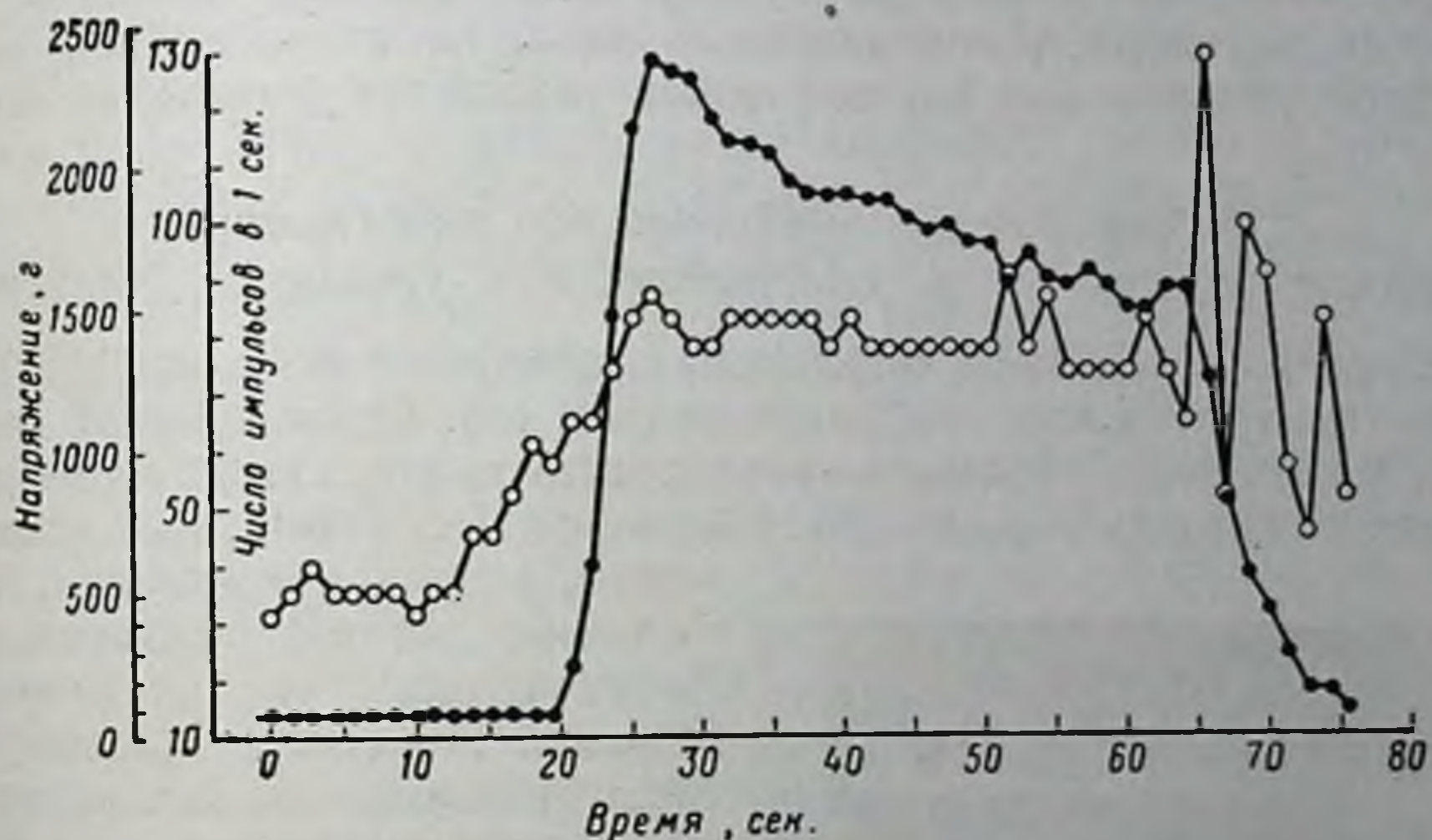
активности отмечалось при всех других исходных напряжениях мышцы выше нулевого. В то время как отсутствие активности в невозбужденных, или деэфферентированных, веретенах при нулевом напряжении довольно обычно, интактные веретена у децеребрированных животных в хороших условиях опыта практически всегда обнаруживают импульсную активность. Вследствие этого порог возбуждения обычно значительно ниже у возбужденных веретен, чем у невозбужденных, что имеет большое физиологическое значение. Эти наблюдения, осуществленные в условиях децеребрации, имеют непосредственное отношение к работе Элдreda, Гранита и Мертонa (1953).

Японские авторы обнаружили у децеребрированных животных более высокую активность γ -элементов, чем у спинальных, а Гранит и Каада (1952) также указывают, что, по их впечатлению, веретена особенно активны у децеребрированных животных. В настоящее время известно, что у кошек, децеребрированных выше четверохолмия или между верхними и нижними холмиками, веретена, как правило, дают разряд импульсов с исключительно большой частотой и ведут себя так даже в отсутствие ригидности (активности α -элементов). Хэнт заметил, что, когда у децеребрированных животных происходит спонтанное повышение мышечного напряжения, одновременно наблюдается и разряд эфферентных γ -элементов. Это подтверждено Гранитом и Каада, использовавшими веретено в качестве афферентного индикатора активности γ -элементов.

В целях дальнейшего разрешения этого вопроса был предпринят опыт, в основе которого лежала методика анемической децеребрации по Поллоку и Девису (1930). У кошки перевязывали под хлоралозным наркозом и при дополнительной даче эфира базилярную артерию. Когда вслед за этим перевязывали общие сонные артерии, то наступала анемическая децеребрация. Как только напряжение начинало увеличиваться или когда оно достигало максимума (крайний случай), лигатуры на сонных артериях распускали и животному предоставляли постепенно вернуться к *status quo ante*. Преимущество децеребрации этого рода заключается в возможности неоднократно повторять ее.

На фиг. 123 показано изменение частоты импульсации веретена и напряжения мышцы во время этой процедуры. Видно, что для значительного роста напряжения, являющегося начальной фазой анемической децеребрации, потребовалось зажать сонные артерии на 20 сек. Регистрацию вели на камбаловидной мышце, которая, по-видимому, сократилась до максимально возможной величины (ср. с величинами максимального тетанического сокращения для этой мышцы, приведенными Экклсом и Шеррингтоном, 1930, а также в гл. VI). Интересно, однако, что в веретенах не только берет начало активность (ср. Хэнт, 1951), но и что, кроме того, их разряд во время медленного тонического сокращения поддерживается на высоком уровне. Это вряд ли было бы воз-

можным, если бы сильное экстрафузальное сокращение не сопровождалось таким же сильным интрафузальным сокращением. Когда напряжение мышцы падает, веретено продолжает в течение некоторого времени импульсировать. Таким образом, сократимые интрафузальные волокна в этот период натянуты и, следовательно, получают стимуляцию. Значит, имеется некоторое число сильных реакций интрафузальных волокон, налагающихся на снижение тонического экстрафузального сокращения к подножной линии. Сами по себе веретена не способны вызывать новое увеличение напряжения (возможно, в результате утомления мышцы), но они, очевидно, задерживают его падение. Этот опыт можно легко



Ф и г. 123. Реакция веретен при анемической децеребрации.

● напряжение мышцы; ○ частота импульсации веретен. Кошка под хлоралозным наркозом (20 мг/кг). Базиллярная артерия постоянно пережата; в нулевой точке абсциссы пережаты и сонные артерии, а на максимуме развития напряжения они освобождены.

повторить 3—4 раза на одной и той же кошке; одинаковые результаты были получены на нескольких животных. Следовательно, подтверждается вывод, согласно которому повышенная активность γ -волокон, приводящая к спазму интрафузальных волокон, является важной особенностью ригидности.

Если оставить сонные артерии зажатыми, то после сильного начального эффекта, описанного выше, наблюдается падение напряжения. Позже такая же последовательность реакций наблюдается в спонтанно появляющихся и исчезающих менее сильных сокращениях скелетной мускулатуры. Ниже будет показано, что при постоянной анемической децеребрации у животных, не получающих добавочных наркотиков, после того как проходит действие эфирного наркоза, наблюдается нарушение взаимной согласованности активности α - и γ -элементов. По существу, децеребрации, вызываемые при помощи анемии или перерезки ствола, дают соответственно два разных типа ригид-

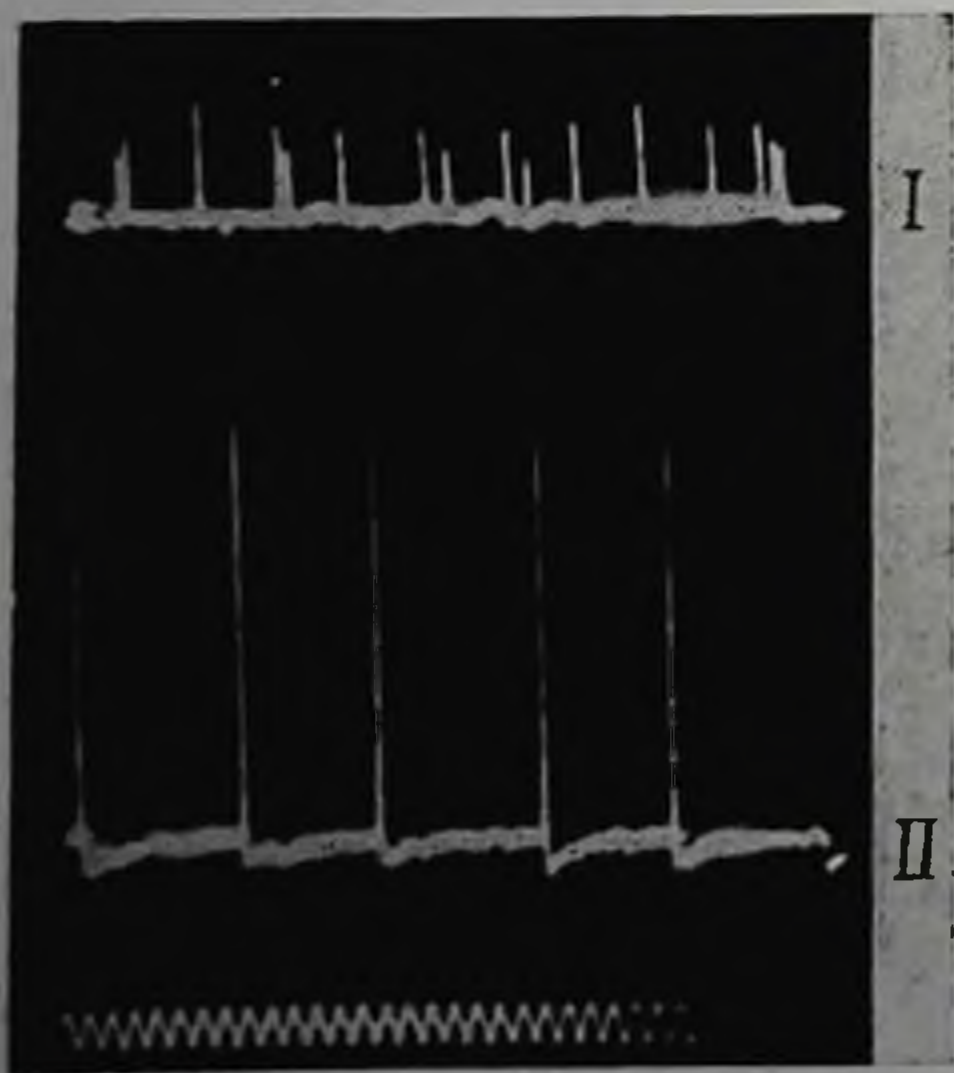
ности, причем последний способ наиболее регулярно вызывает высокую активность веретен.

Шеррингтон (1898) указывал, что состояние, названное им децеребрационной ригидностью, не может быть единственным типом ригидности. Из весьма достоверных данных ясно, что состояния ригидности того же общего типа могут обнаруживаться у животных, лишенных посредством деафферентации как рефлекторной передачи на γ -волокна, так и проявления рефлексов позы на конечностях (см. обзор Моруцци, 1953). Ниже я вернусь к этому вопросу. Шеррингтон обычно обозначал состояние децеребрационной ригидности как преувеличенную позу. По-видимому, веретена благодаря своему облегчающему влиянию на клетки передних рогов спинного мозга в значительной мере создают условия для возникновения такого преувеличения позы.

3. Торможение γ -нейронов при растяжении.

Взаимоотношения α - и γ -элементов при «реакции удлинения»

Одно из важнейших наблюдений, сделанное Хэнтом (1951) на γ -волокнах, проиллюстрировано на фиг. 124. Кривые I и II получены у спинальной кошки на изолированном препарате, состоящем из нескольких α - и γ -волокон. На кривой I фоновый, или тонический, разряд представлен, как



Ф и г. 124. Регистрация импульсов в изолированном фрагменте переднего корешка, содержащем одно толстое волокно и тонкие волокна (Хэнт, 1951).

I — тонкие волокна проявляют постоянную активность, а толстое — неактивно; II — во время рефлекса растяжения возбуждено толстое волокно, тонкие же — рефлекторно заторможены. Спинальная кошка.

обычно, чистой активностью γ -элементов. При растяжении мышцы появляется рефлекторная активность α -элементов, а γ -импульсация тормозится (кривая II). Это является единственным известным в настоящее время *проприоцептивным* рефлексом на γ -мотонейроны. Биологический смысл торможения γ -нейронов заключается в подавлении избыточной стимуляции веретена в тот период, когда веретено уже раздражается растяжением. Это служит еще одним примером рефлекторной саморегуляции, другим примером которых является автогенное торможение, исходящее из сухожильных рецепторов Гольджи. Пока еще неизвестно, не вызывается ли торможение активности γ -элементов также сухожильными рецепторами и, таким образом, не

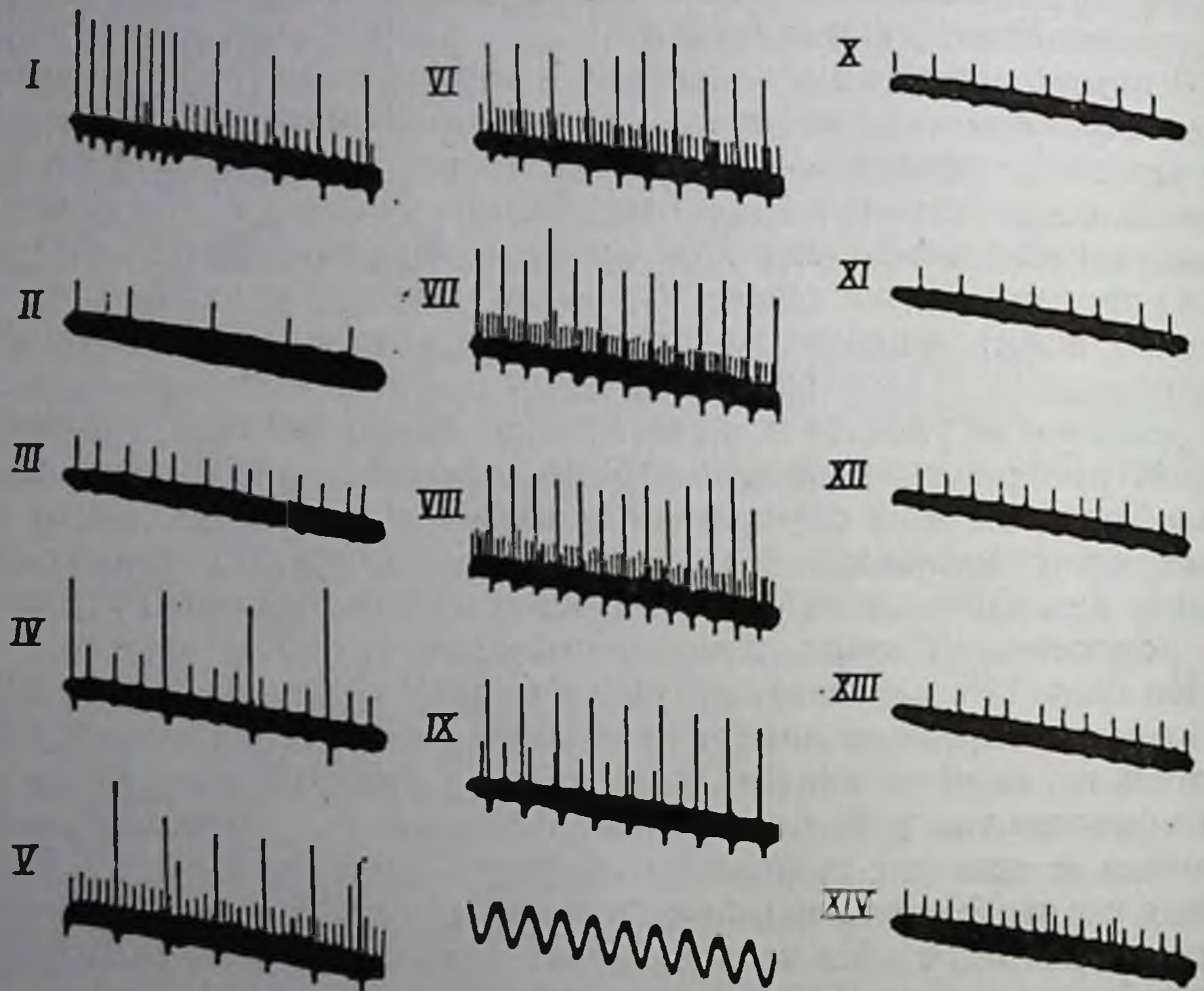
является ли оно строго параллельным автогенному торможению α -нейронов, описанному в гл. VI. Возможно, этот эффект обусловлен влияниями из окончаний миотрубки. Во всяком случае, по-видимому, ясно, что оба вида торможения сходны друг с другом в том смысле, что они координируются посредством рефлекторной саморегуляции мышечной деятельности. Поэтому представляет интерес изучение «реакции удлинения» при одновременном, если это возможно, отведении от афферентных волокон сухожильного рецептора Гольджи и веретена.

Реакция удлинения, описанная Шеррингтоном (1909), не может быть полностью автогенной. Несомненно, истинное автогенное торможение, исходящее из сухожильных рецепторов Гольджи, должно быть, согласно данным, приведенным в гл. VI, одной из существенных компонент этой реакции. Однако опыты Шеррингтона проведены, по существу, на интактных (если не считать децеребрации) животных, тогда как на мышцах, работающих изолированно вследствие денервации других мышц конечности, эту реакцию не удастся получить достаточно отчетливо. Внезапное резкое прекращение мышечного противодействия хорошо выражено только в том случае, когда имеются все возможности для развития торможения синергистов, в свою очередь возникающего в ответ на мышечное напряжение через чувствительные сухожильные рецепторы (Гранит, 1950а, а также см. гл. VI, раздел 6).

На фиг. 125 показаны результаты опыта (Элдред и др., 1953), в котором сохранена иннервация конечности децеребрированного животного, если не считать выделенного из заднего корешка тонкого фрагмента, в котором были обнаружены одно волокно от веретена и одно от сухожильного рецептора Гольджи из разгибателя стопы. Конечность была интактна, но было сделано небольшое отверстие, чтобы прикладывать электроды к нервам разгибателей стопы для получения одиночного сокращения при тестовом ударе. Кривая I показывает ответ на этот удар. В условиях неповрежденной конечности миографическую регистрацию нельзя было применить, но легко заметить, что в начале кривой I, когда наблюдалось сокращение мышцы, имеются большие пики и отсутствуют малые. Таким образом, отсутствие малых пиков соответствует паузе в активности веретен, а большие — представляют собой повышенную импульсацию сухожильного рецептора в ответ на повышение напряжения при одиночном сокращении. Тот факт, что малые пики идут из веретен, был подтвержден их поведением в рефлекс с ушной раковины (кривые XI—XIV). Гранит, Джоб и Каада (1952) показали, что имеются хорошо выраженные рефлекс с ушной раковины (см. фиг. 129) на γ -волокна, часто без какого-либо влияния на моторный эффект. (Этот метод идентификации волокна мы обычно используем в своей лаборатории в дополнение к испытанию при помощи одиночного сокращения.) В данном случае (см. фиг. 125, XIII и XIV) наблюдался хороший ответ. Сухожильный рецептор Гольджи,

который был неактивен, пока конечность держалась в неизменном положении, не давал разряда при кручении уха кошки.

Затем экспериментатор, чтобы вызвать реакцию удлинения, брал одной рукой ногу животного, удерживая ее другой рукой в колене; спустя некоторое время он начинал медленно сгибать ногу, растягивая таким образом разгибатели стопы. Кривые *III—IX* получены во время этого сгибания ноги вплоть до предела.



Ф и г. 125. Торможение разряда γ -волокон при растяжении (Элдред, Гранит и Мертон, 1953).

Регистрируются афферентные волокна от веретена (малые пики) и от сухожильного рецептора Гольджи (большие пики) разгибателей стопы. *I* — во время одиночного сокращения (многограмма не приведена); *II* — фоновый разряд при полностью разогнутом суставе; *III—IX* — во время постепенного сгибания сустава; *X* — фоновый разряд; *XI—XIV* — время кручения ушной раковины. Децеребрированная кошка. Отметка времени 50 пер/сек.

Импульсация веретена (согласно регистрации) и рефлекс растяжения (согласно ощущению экспериментатора) постепенно нарастают от записи к записи, и, наконец, частота разряда достигает чрезвычайно высокого значения, устанавливаясь на 300 имп/сек (кривая *VII*). Наибольшее напряжение соответствует кривой *VIII*, когда сухожильный рецептор Гольджи дает импульсы с максимальной частотой. Этот орган начал проявлять активность относительно поздно (кривая *IV*) в силу характерного для него высокого порога. Далее довольно внезапно (кривая *IX*) разряд веретена затормаживается, и это торможение должно быть очень

сильным, чтобы подавить активность до такого низкого уровня, несмотря на растущее натяжение вследствие продолжающегося сгибания ноги. В это же время расслабляется мышца, что объективно демонстрируется отчетливым замедлением импульсации из рецептора Гольджи. Такое внезапное снижение напряжения и есть шеррингтонова реакция удлинения. Таким образом, в предотвращении состояний чрезмерного напряжения при растяжении существует совершенное взаимодействие между торможением веретена и автогенным торможением мышцы, вызываемым через сухожильные рецепторы; причем саморегуляция в данном случае осуществляется посредством двойного механизма обеспечения, что можно сравнить с тройственным обеспечением в период покоя. Этот двойной механизм обеспечения поддерживается описанным выше (см. гл. VI) экстенсивным процессом торможения синергистов, позволяющим преодолевать огромный облегчающий фон, создаваемый растяжением в сочетании со спазмом веретен (децеребрированное животное). Реакция удлинения, описанная Шеррингтоном, получает, таким образом, достаточно убедительное объяснение, а также сама помогает раскрыть детали сложного механизма рефлекторной саморегуляции мышечной деятельности.

Следует также обратить внимание на постоянный и очень высокий уровень импульсации возбуждаемого веретена конечности с интактной иннервацией (см. фиг. 125), что едва ли согласуется с представлением Хэнта о торможении γ -волокон растяжением (см. фиг. 124). Вероятно, Хэнт проводил опыты этого типа только на спинальных животных. На невозбуждаемых веретенах частоту 300 имп/сек можно получить только в самом начале внезапного сильного растяжения. Для получения у децеребрированного животного торможения разряда γ -нейронов растяжением, по-видимому, необходимо значительное напряжение; в этом смысле оно подобно автогенному торможению из сухожильного рецептора Гольджи (ср. Джоб, 1953b). Обе формы торможения, вероятно, подавляются при децерабрации как непосредственно, так и через γ -дугу чрезмерным возбуждением, исходящим из более высоких уровней.

Эти высокочастотные разряды импульсов представляют большой интерес в другом отношении. Так, например, может возникнуть вопрос: что происходит в нервных центрах при воздействии на них такими высокочастотными импульсными разрядами? При этом надо иметь в виду низкую частоту разряда самих мотонейронов (Эдриан и Бронк, 1929; Денни-Броун, 1929). Мобилизуются ли при этом более эффективно другие системы, чем моносинаптическая? Частота импульсации мотонейронов, по-видимому, регулируется в узких пределах при помощи обратной связи, но влияние высокой частоты вполне может осуществиться где-то на более высоких уровнях, например в ретикулярной формации, которая под влиянием высокочастотных импульсов впадает в состояние длительного возбуждения (см. ниже). Высокая частота

импульсации наблюдается не только в мышечных веретенах. В сетчатке обычно обнаруживается длительная импульсация на уровне 400 имп/сек (Гранит, 1944), а в течение коротких периодов частота достигает 800—900 имп/сек (Энрот, 1952; Каффлер, 1953). Эти наблюдения выдвигают интересную проблему, связанную с генерацией импульсов: каким образом генераторный потенциал может поддерживать такие высокие частоты, несмотря на аккомодацию и катодическую депрессию?

В отношении растяжения, которое мобилизует афферентные элементы, возбуждающие и тормозящие α -мотонейроны, а также тормозящие γ -мотонейроны, можно задать вопрос: каково же будет суммарное выражение этих противоположных воздействий

на рефлекторное сокращение? На этот вопрос нет единого ответа. Ответ будет варьировать в зависимости от типа препарата, состояния возбудимости в моторных и премоторных нейронах, как это и происходит в действительности при рефлекторных реакциях. Простейшим подходом к экспериментальному решению этого вопроса является методика моносинаптического (гетеросинаптического) испытания, поскольку она дает возможность использовать несколько одиночных волокон, выделенных из



Ф и г. 126. Схема полусечения спинного мозга на уровнях сегментов L_7 и S_1 и методики опыта (Гранит и Штрём, 1952).

1 — отводящие электроды; 2 — раздражающие электроды для нанесения тестового удара; 3 — устройство, растягивающее мышцу; 4 — латеральный икроножный нерв; 5 — медиальный икроножный нерв; 6 — икроножная мышца. Тестовый удар наносят по перерезанному латеральному икроножному нерву, а моносинаптический рефлекторный ответ регистрируют от изолированного фрагмента переднего корешка L_7 , или же от всего переднего корешка S_1 , связанных с икроножной мышцей посредством медиального икроножного нерва.

переднего корешка, для постоянной регистрации эффекта моносинаптического тестового залпа, тогда как остальные волокна остаются интактными и впоследствии перерезаются. Принцип методики поясняет схема, изображенная на фиг. 126. Гранит и Штрём (1951b, 1952) применяли эту методику на децеребрированных животных с целью изучения возбудимости мотонейронов, связанных с разгибателями стопы, в условиях возбужденных и невозбужденных веретен. При слабом исходном напряжении действительно можно показать, что моносинаптическое облегчение в ответ на растяжение после дезафферентац и начинается позже, чем до нее, но различие невелико и с дальнейшим растяжением перестает быть четко выраженным. Если, однако, применяли сильное исходное напряжение, то в начале растяжения такого различия не было, но затем торможение было более выраженным

в мышце с интактной γ -дугой. Таким образом, до тех пор, пока исходное напряжение достаточно велико, в суммарном итоге баланса возбуждающих и тормозных рефлексов даже у децереброванного животного преобладает торможение. Понять это как будто нетрудно. При деэфферентации рефлекторное сокращение отсутствует. Однако при интактной дуге имеется рефлекс растяжения, который увеличивает напряжение до размеров, достаточных для вовлечения в реакцию автогенного торможения как α -, так и γ -мотонейронов.

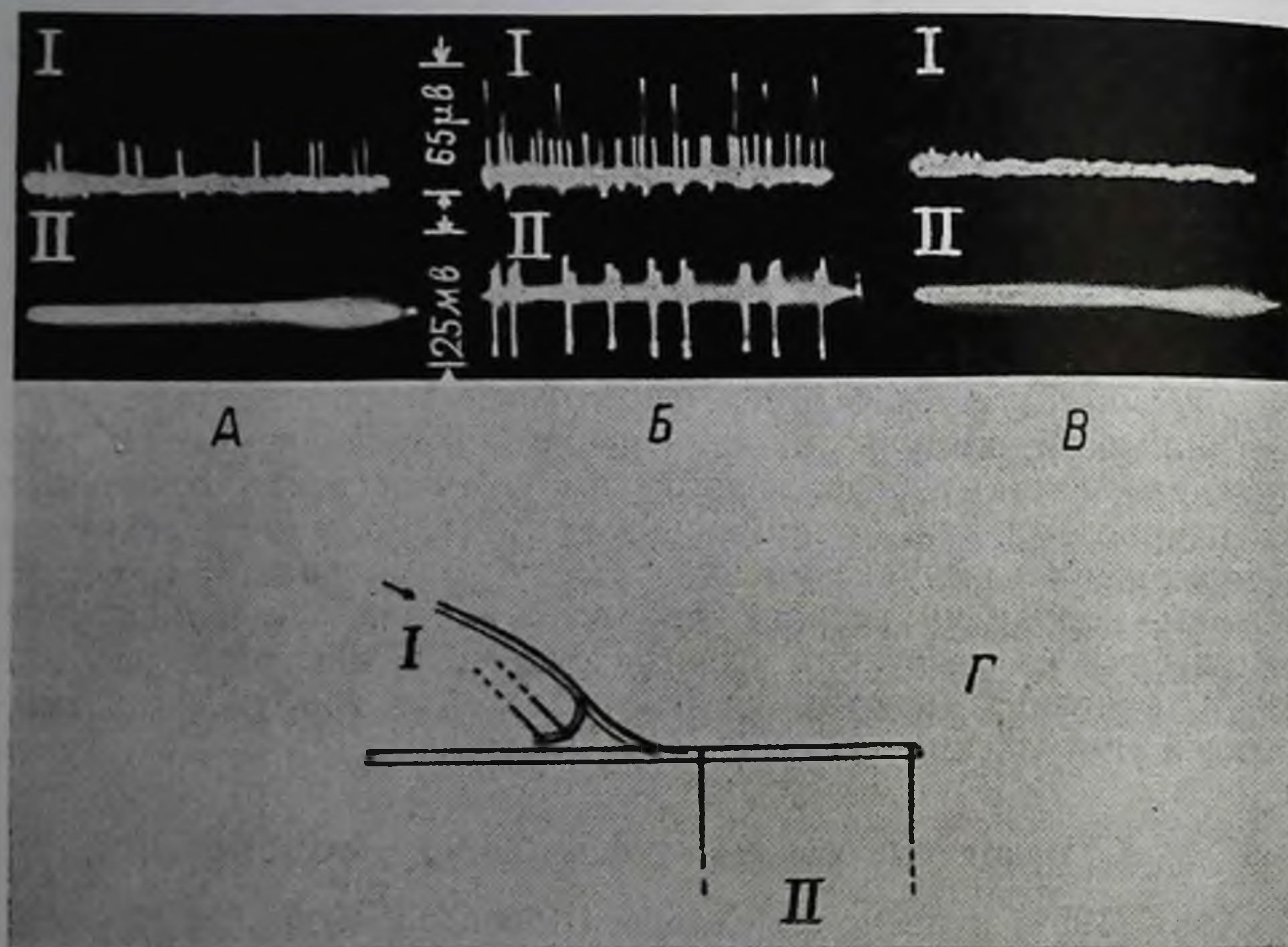
Эти опыты по рефлексам растяжения показывают, как сложен механизм, действующий при сокращении мышцы, обладающей высоко дифференцированными рецепторами. Между тем в классической рефлексологии для оценки какого-либо простого рефлекса использовали исключительно этот сократительный эффект. Даже простой ответ на растяжение (реакция Лидделла и Шеррингтона) состоит минимум из четырех рефлексов: 1) облегчение клеток передних рогов импульсами из окончаний ядерных сумок; 2) торможение клеток передних рогов импульсами из сухожильных рецепторов Гольджи (α -торможение); 3) торможение γ -нейронов (γ -торможение) импульсами из неизвестных окончаний с последующим непрямым устранением возбуждения α -мотонейронов импульсами из окончаний ядерных сумок; 4) как показал Хэнт (1953), усиление торможения разгибателей и возбуждения сгибателей импульсами из окончаний миотрубок.

4. Некоторые кожные рефлексы на γ -систему

Хэнт (1951) и японские авторы (Кобейаши и др., 1952) очень сходным образом описали спинальные рефлексы на γ -нейроны. Посредством тщательно градуированного раздражения при рефлексе сгибания было показано, что γ -система легче реагирует на прикосновение к коже, чем α -система. С усилением силы раздражения в реакцию включаются обе системы. На фиг. 127 приведены результаты опыта, показывающие рефлексы на α - и γ -систему. На фиг. 128 показано на эфферентных γ -волокнах торможение контралатерального рефлекса разгибания при электрическом раздражении ипсилатерального малоберцового нерва. В отношении известных спинальных рефлексов, по-видимому, существует строгая корреляция в деятельности α - и γ -систем. Поэтому типичной реакцией будет совместное сокращение интра- и экстрафузальных волокон. Хэнт, в частности, подчеркивал, что γ -волокна обладают большим разнообразием рецептивных полей в различных чувствительных образованиях.

Гранит, Джоб и Каада (1952) исследовали как эфферентные γ -волокна, так и афферентные волокна мышечных веретен при рефлексе с ушной раковины, наблюдавшемся Шеррингтоном. Этот рефлекс обладает очень сильной γ -компонентой. В ответ на прикосновение к уху получается иногда чистое возбуждение, а иногда

торможение, которое после освобождения уха сменяется сильной возбуждательной отдачей. Пример реакции первого типа приведен на фиг. 129. Очень часто получается изолированный рефлекс на γ -систему; иногда же он приводит к сокращению мышцы, изолированной посредством денервации соседних мышц; во

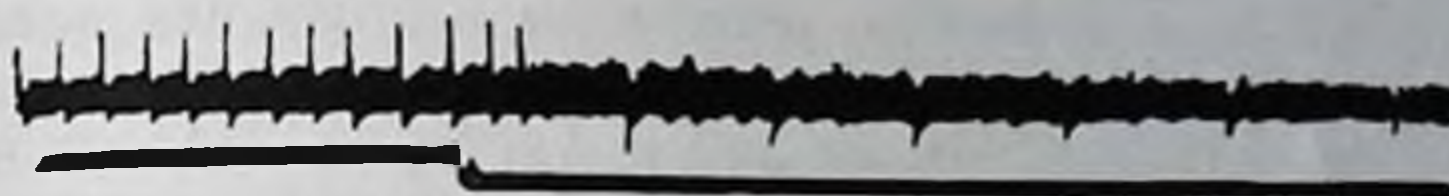


Ф и г. 127. Одновременная регистрация импульсов от центрального конца перерезанной верхней веточки нерва, идущего к *m. tenuissimus*, и от нижнего конца этой мышцы с сохраненной иннервацией (Хент, 1951).

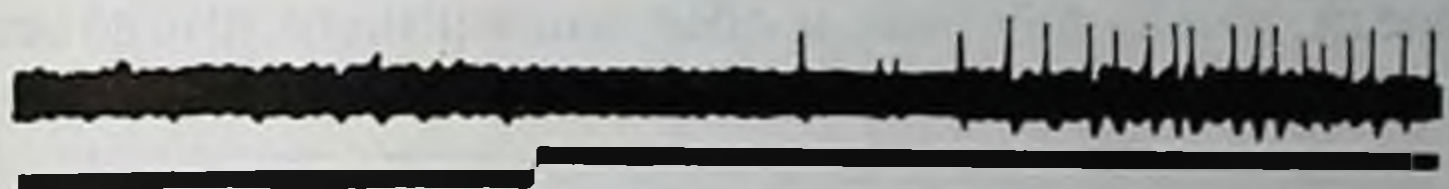
А. Состояние «покоя» (фон): в нерве имеется разряд мелких импульсов, в то время как с поверхности мышцы потенциалы не регистрируются. Б. Прикосновение к ипсилатеральной ступне: разряд мелких импульсов учащается и появляется активность в волокне, дающем крупные импульсы: каждый такой крупный импульс в нерве сопровождается распространяющимся потенциалом, регистрируемым с поверхности мышцы. В. Прикосновение к контралатеральной ступне: фоновый разряд мелких импульсов полностью тормозится. Г. Схема отведения биотоков. I — нерв; II — мышца. Обратите внимание на пазницу в усилении. Спинальная кошка.

время этого сокращения активация интрафузальных мышечных волокон достигает таких размеров, что расслабляющее влияние, которое оказывает на них сокращение экстрафузальных волокон, более чем нейтрализуется. Здесь, как и при установлении ригидности (Хэнт, 1951; Кобейаши и др., 1952; см. также фиг. 123), разряды γ -нейронов и веретен обычно предшествуют разряду α -нейронов. При рефлекс с ушной раковины на заднюю конечность влияние γ -волокон, по-видимому, подготавливает почву для тех изменений в распределении тонуса и фазических процессов, которые приводят к чесательному рефлексу (ср. Шеррингтон, 1917).

.....



.....

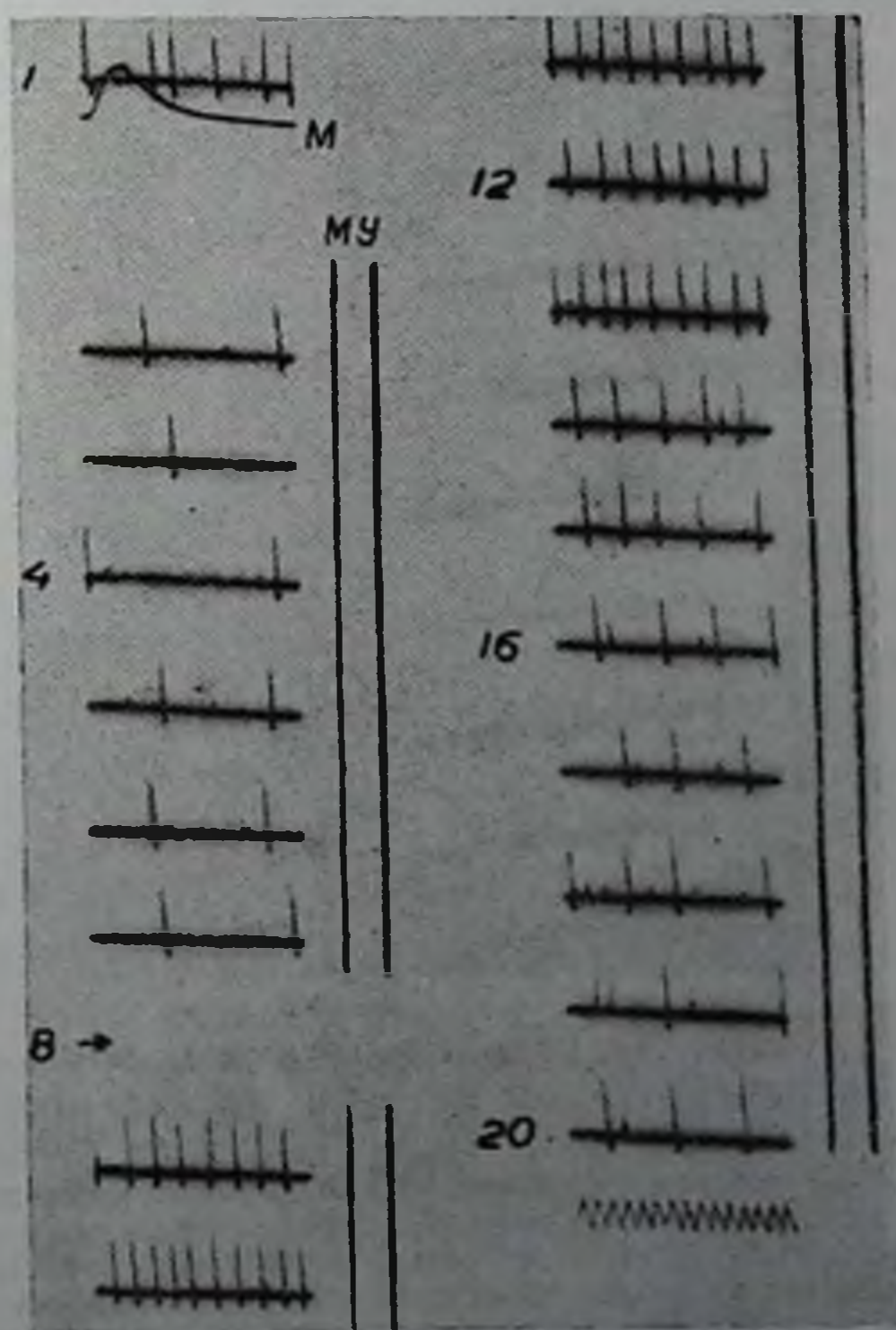


Ф и г. 128. Торможение контралатерального рефлекса разгибания индукционными ударами, наносимыми на ипсилатеральный малоберцовый нерв (Кобейаши, Ошима и Тасаки, 1952).

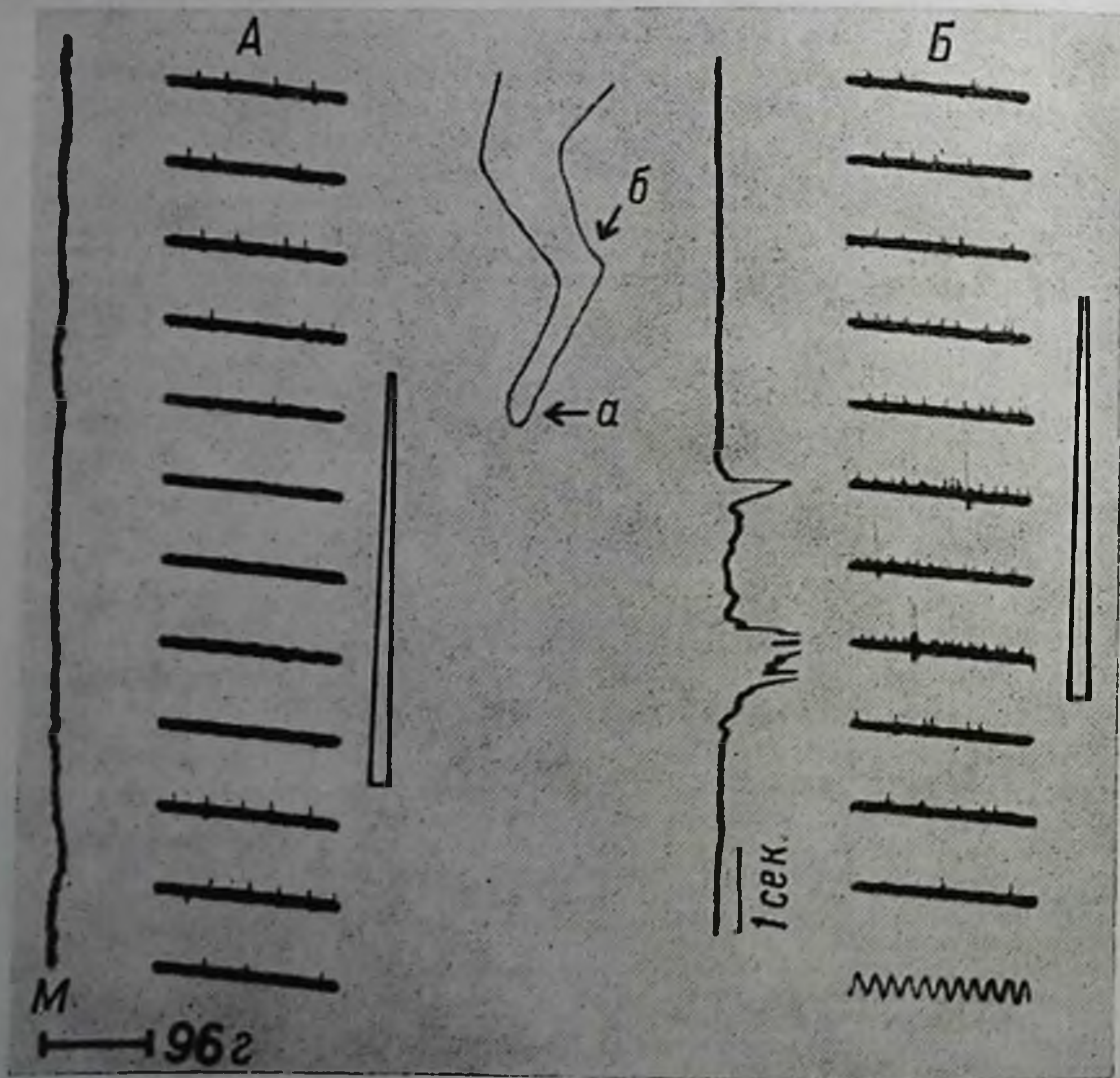
Токи действия отводили от 5 волокон диаметром 5—20 μ , иннервирующих латеральную головку икроножной мышцы децеребрированной кошки. Перекрестный рефлекс поддерживали постоянным раздражением контралатерального малоберцового нерва. Только одно волокно диаметром 5 μ активно при перекрестном рефлексе. Период нанесения индукционных ударов отмечен смещением вниз линии под электронной программой. Отметка времени 10 мсек.

Ф и г. 129. Влияние кручения уха на разряд эфферентного волокна веретена икроножной мышцы (Гранит, Джоб и Каада, 1952).

Исходное напряжение 35 г. Миограмма (М) в записи 1 горизонтальна, а на последующих записях дана вертикально. Расстояние между миограммой и ее подножным уровнем (У) соответствует 15 г. 1 — демонстрация веретеночного характера импульсации (сокращение величиной 118 г.); 2—7 — контроль; 8 — кручение уха (отмечено стрелкой); 9—20 — учащение эфферентного разряда примерно с 7 до примерно 36 имп/сек при рефлексе с ушной раковины. Интервал между записями 2 сек. Отметка времени 50 ер/псек. Диалово-хлоралозный наркоз.



Кожно-мышечная организация рефлексов, открытая Хагбартом (1952), особенно удобна для анализа рефлексов на γ -систему вследствие своей строгой реципрокности. Хагбарт (см. гл. II, раздел 4) нашел, что независимо от того, исследуются ли сгибатели или разгибатели конечности, рецепторы в коже над какой-либо данной мышцей облегчают мотонейроны этой мышцы и тормозят мотонейроны антагонистов. Элдред и Хагбарт (1954) исследовали затем эту описанную Хагбартом систему с точки зрения корреляции между деятельностью α - и γ -элементов. Их результаты представлены на фиг. 130. В обоих типах эфферентных волокон совозбуждение и соторможение было строгим и реципрокным. При этом γ -нейроны имели более низкий порог рефлекторной возбудимости, чем α -нейроны, и обычно начинали импульсировать первыми.



Фиг. 130. Электронейрограммы, зарегистрированные от центрального конца перерезанной веточки медиального икроножного нерва (Элдред и Хагбарт, 1954).

А — при ущемлении кожи в участке а; Б — при ущемлении кожи в участке б. Вертикальные линии справа от электронейрограммы показывают приблизительную продолжительность и силу ущемления кожи. Активность γ -волокна, представленная низкими пиками, тормозится из подушечки стопы (а), но облегчается из участка кожи на дорзальной поверхности ноги (б). При усилении раздражения в последнем случае появляются высокие пики α -волокна, сопровождающиеся отклонениями на миограмме М. Исходное напряжение около 40 г. Отметка времени 50 пер/сек.

Даже при введении игольчатых раздражающих электродов в мозг или при поверхностном электрическом раздражении коры полушарий и мозжечка (Гранит и Каада, 1952) γ -волокна обычно начинают проявлять активность раньше, чем α -волокна, и их сравнительно легче раздражать избирательно. Все это может означать только то, что в спинальных и супраспинальных центрах существуют обширные связи с этой системой (см. Хэнт, 1951).

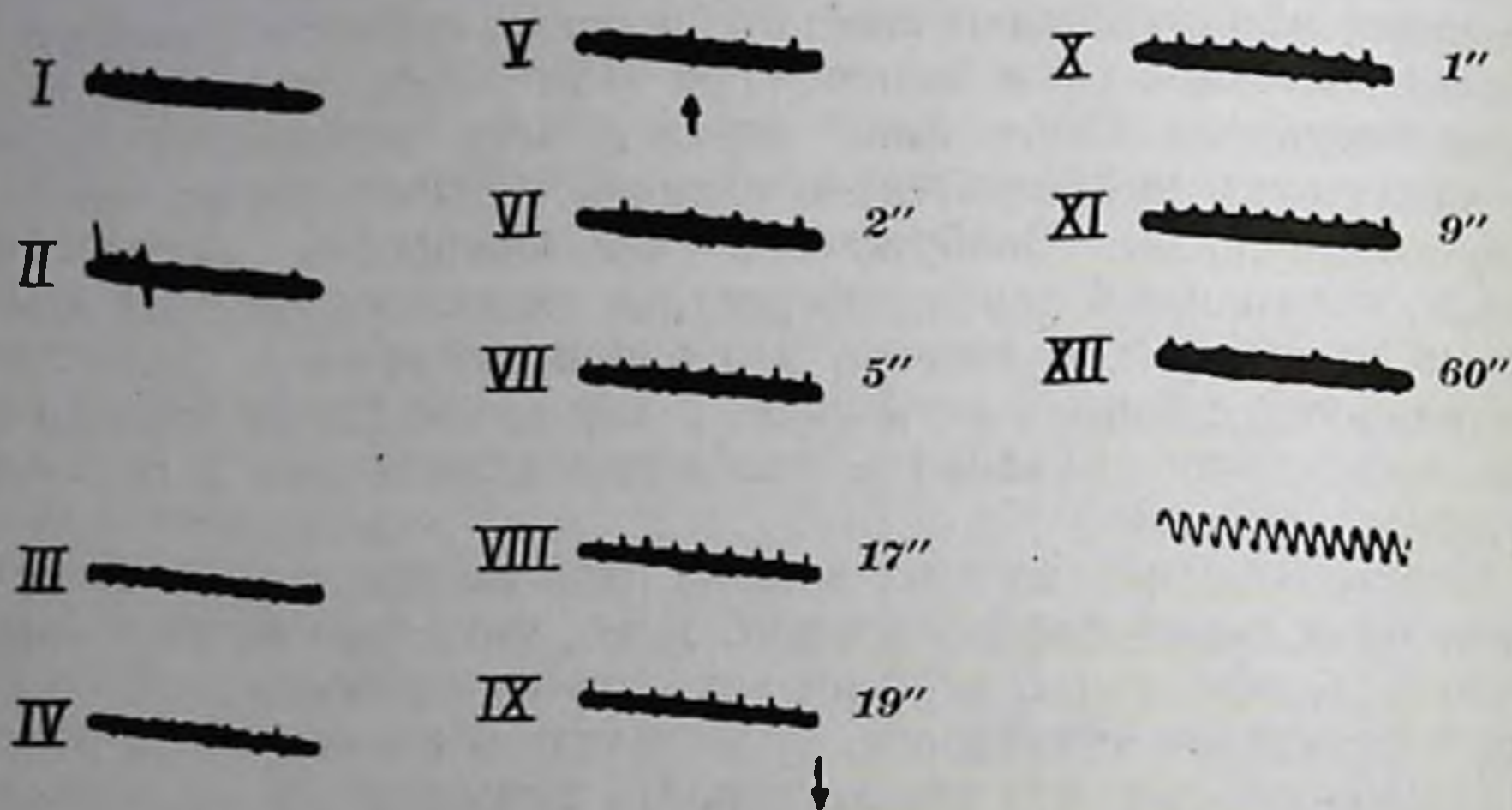
Во всех до сих пор разобранных случаях рефлексы на α - и γ -систему обнаруживают свою взаимосвязь, совместное возбуждение и совместное торможение; при этом γ -рефлексы часто являются ведущими. Этот факт поразил всех экспериментаторов. Можно теперь предварительно оценить в общей форме значение α — γ -взаимосвязи. Возбуждение α -мотонейронов посредством γ -дуги, проходящей через афферентные окончания ядерных сумок, весьма важно в том смысле, что оно включается в совместную деятельность с прямой активацией α -элементов. Достаточно ли оно для того, чтобы оказывать решающее влияние на выполнение моторных актов?

Чтобы ответить на этот вопрос, надо исследовать α - и γ -рефлексы *до* и *после* деафферентации. Ясно, что ответ на наш вопрос будет в значительной степени зависеть от размеров тонической, или постоянной, активности, существующей в γ -системе и веретенах. Предполагая, что эта активность регулируется из корковых центров в мозговом стволе и откуда-то еще, мы (Гранит и Каада, 1952) решили прежде всего выяснить этот вопрос. Следующим шагом в наших исследованиях явились опыты с деафферентированными препаратами. Ниже, излагая результаты опытов, я буду придерживаться той же последовательности.

5. Супраспинальная регуляция мышечных веретен

Доказано, что особенно легко получить избирательное возбуждение γ -волокон из многих точек ретикулярной системы мозгового ствола. На фиг. 131 представлены некоторые записи от нескольких волокон переднего корешка z_1 , из которых видно, что слабый стимул длительностью 5 мсек, приложенный к коре мозга, активирует только тонкое γ -волокно (фиг. 131, I), тогда как несколько более сильный удар вызывает и появление высокого пика α -волокна (фиг. 131, II). Эти записи приведены только для того, чтобы показать, что в изолированном фрагменте корешка имелось одно α - и одно γ -волокно. Затем покрывку среднего мозга раздражали прерывистым током (фиг. 131, V—IX). При этом α -волокно оставалось неактивным, но разряд γ -волокна постепенно учащался от 8 до 40 имп/сек и очень медленно возвращался к исходному уровню. На фиг. 132 представлены результаты подобного опыта, но при регистрации не γ -волокна, а афферентного волокна ядерной

сумки икроножной мышцы. Вверху приведено сокращение мышцы в ответ на одиночное раздражение, чтобы показать паузу в разряде веретена; далее миограмму (М) поместили вдоль записей. Были сделаны 4 записи с интервалами 2 сек. для иллюстрации фоновой импульсации. Раздражение покрывки среднего мозга (фиг. 132, 5—11) постепенно привело к возбуждению веретена, которое импульсировало с максимальной частотой еще в течение



Ф и г. 131. Влияние раздражения моторной коры и покрывки среднего мозга на разряды в переднем корешке S_1 (Гранит и Каада, 1952).

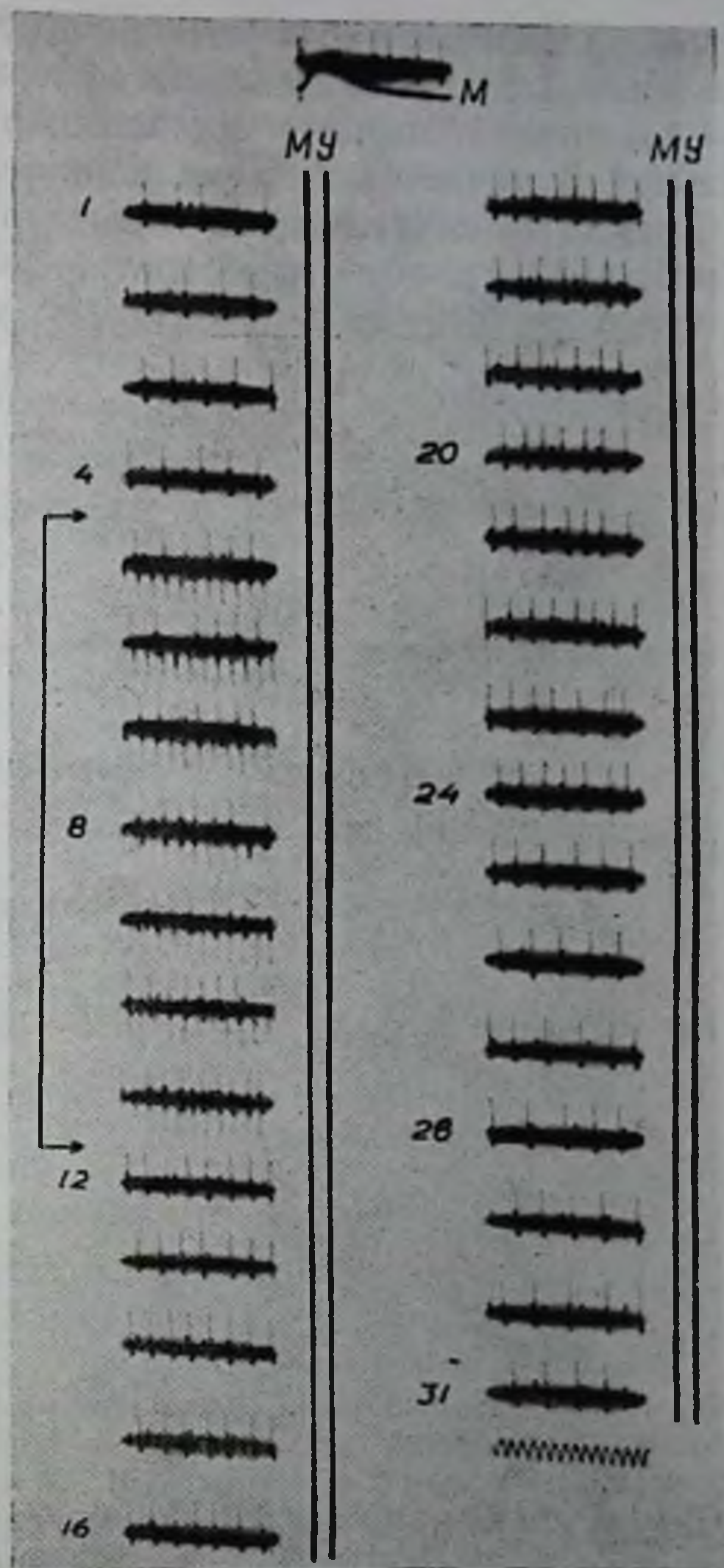
I—II — одиночное раздражение моторной коры (точка указывает артефакт раздражения); I — при относительной силе 5 реагирует только тонкое волокно; II — при относительной силе 6 реагирует и толстое волокно; III—IV — спонтанный уровень импульсации тонкого волокна; V—IX — раздражение покрывки среднего мозга в течение 19 сек. с частотой 32 стимула в 1 сек. (цифры справа показывают время после начала раздражения покрывки, стрелками отмечено начало и прекращение раздражения); VII—VIII — видно «подчинение» разряда тонкого волокна ритму раздражения; X—XII — спустя различные промежутки времени (указаны цифрами справа) после прекращения раздражения. Отметка времени 50 пер/сек. Диалово-хлоралозный наркоз. Видно постепенное учащение импульсов с малой амплитудой (от начального — 8 имп/сек. до максимального — 40 имп/сек.) без вовлечения в реакцию крупных импульсов, а также видно наличие последствия.

20 сек. после прекращения раздражения. Мышца не сокращалась, т. е. и в этом случае наблюдалась высокая избирательность раздражения. Такое вовлечение (рекрутирование) и длительное последствие типичны для ретикулярной системы ствола и промежуточного мозга; его можно сравнивать с вовлечением и последствием, наблюдаемыми при раздражении тех же структур и обнаруживаемыми по облегчению рефлекторных движений, вызываемых прямым раздражением коры.

По-видимому, по всему моторному пути, начиная с коры, волокна идут к γ -центрам в этой области. В одном случае мы применили раздражение пирамидного пути игольчатым электродом. При этом наблюдалась некоторая избирательная активация веретена, но

она не носила характера медленного вовлечения, как при типичной реакции, получающейся при раздражении ретикулярной формации. Поскольку Бродал и Вальберг (1952), а также Бродал и Каада (1953) недавно гистологически и электрофизиологически показали наличие афферентных волокон в пирамидном пути, нам казалось необходимым произвести в этом опыте двустороннюю резекцию моторной коры. Это не повлияло на эффект раздражения пирамидного пути. До сих пор этот опыт является единственным исключением из того правила, что эффекты на γ -систему возникают и исчезают медленно.

Мэгун и сотрудники (Мэгун, 1944; Мэгун и Райнес, 1945, 1946; Нимер и Мэгун, 1947) описали диффузную ретикулярную тормозную систему в продолговатом мозге. Торможение тонуса и рефлексов растяжения было получено при раздражении извилины, соответствующей передней конечности (Смит, 1945; Каада, 1951; Ходс, Пикок и Хет, 1951). Из старых сообщений Левенталя и Хорсли (1897) и Шеррингтона (1898) хорошо известно торможение ригидности из мозжечка. Каждый из этих трех тормозных участков раздражали в опыте, в котором в переднем корешке L_7 было изолировано несколько α - и γ -волокон. Во всех трех случаях было получено полное торможение ра-

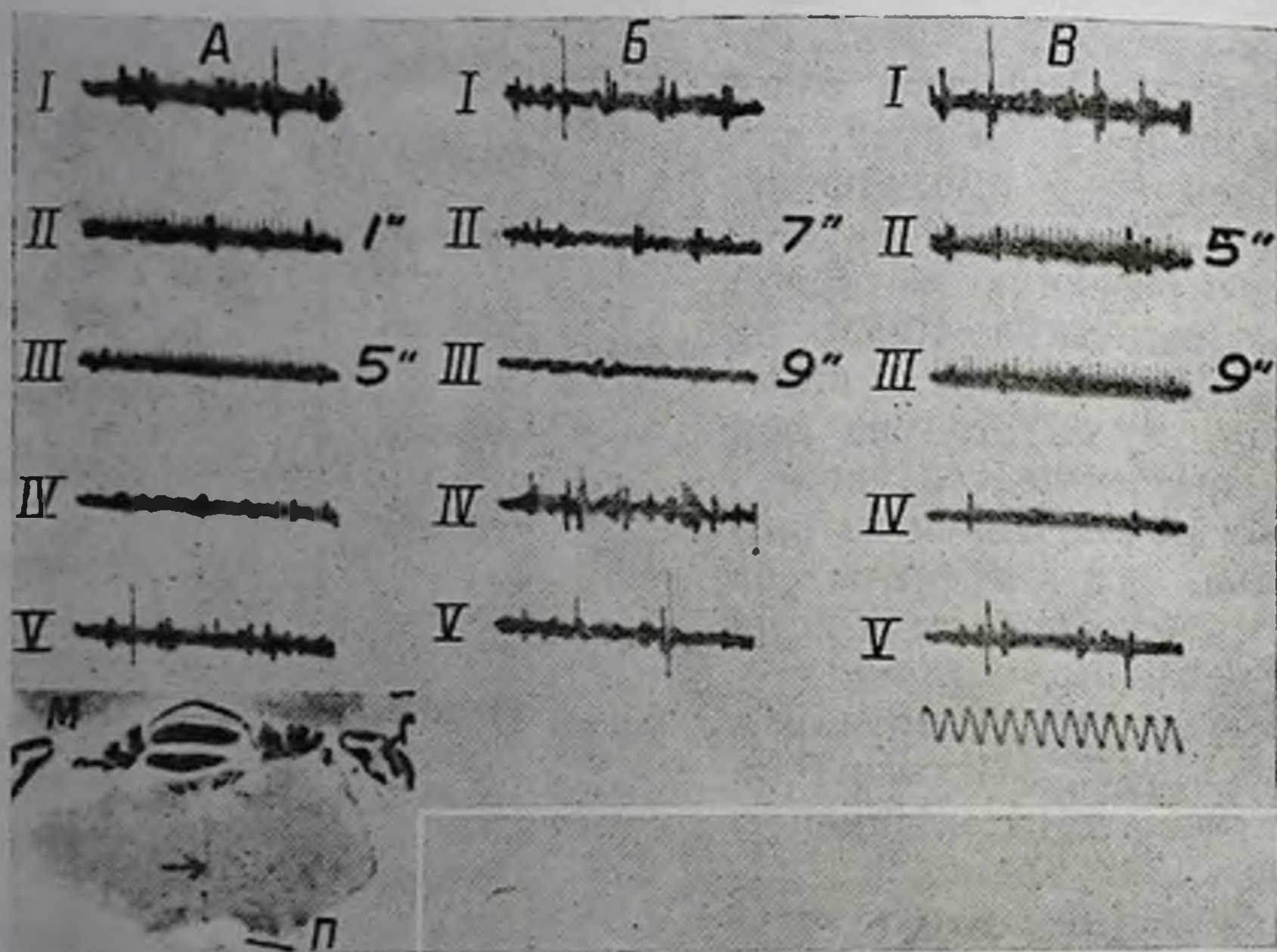


Ф и г. 132. Влияние раздражения ретикулярной формации ствола мозга (покрышка среднего мозга) на разряд афферентного волокна от веретена икроножной мышцы (Гранит и Каада, 1952).

1—4 — контроль до раздражения ретикулярной формации; 5—11 — во время раздражения с частотой 37 стимулов в 1 сек.; 12—31 — после раздражения. Осциллографические записи производили с интервалом 2 сек. Многограмма (М) расположена вдоль записей; расстояние ее от подножного уровня (У') соответствует 10 г. Вверху приведено сокращение (134 г) при низкой чувствительности многографа, для того чтобы показать паузу в импульсации крупного афферентного волокна. Исходное напряжение на всем протяжении опыта 52 г. Отметка времени 50 пер/сек. Диазино-хлоралозный наркоз.

зрядов как α -, так и γ -волокон (фиг. 133). Сходные опыты проводили и с изолированными афферентными волокнами веретен.

В связи с тем, что при установлении децеребрационной ригидности отмечается возбуждение γ -элементов, особенно интересно поставить классический опыт по торможению ригидности из мозжечка, чтобы посмотреть, возможно ли оно в отношении только γ -системы. Действительно, можно создать в высшей степени

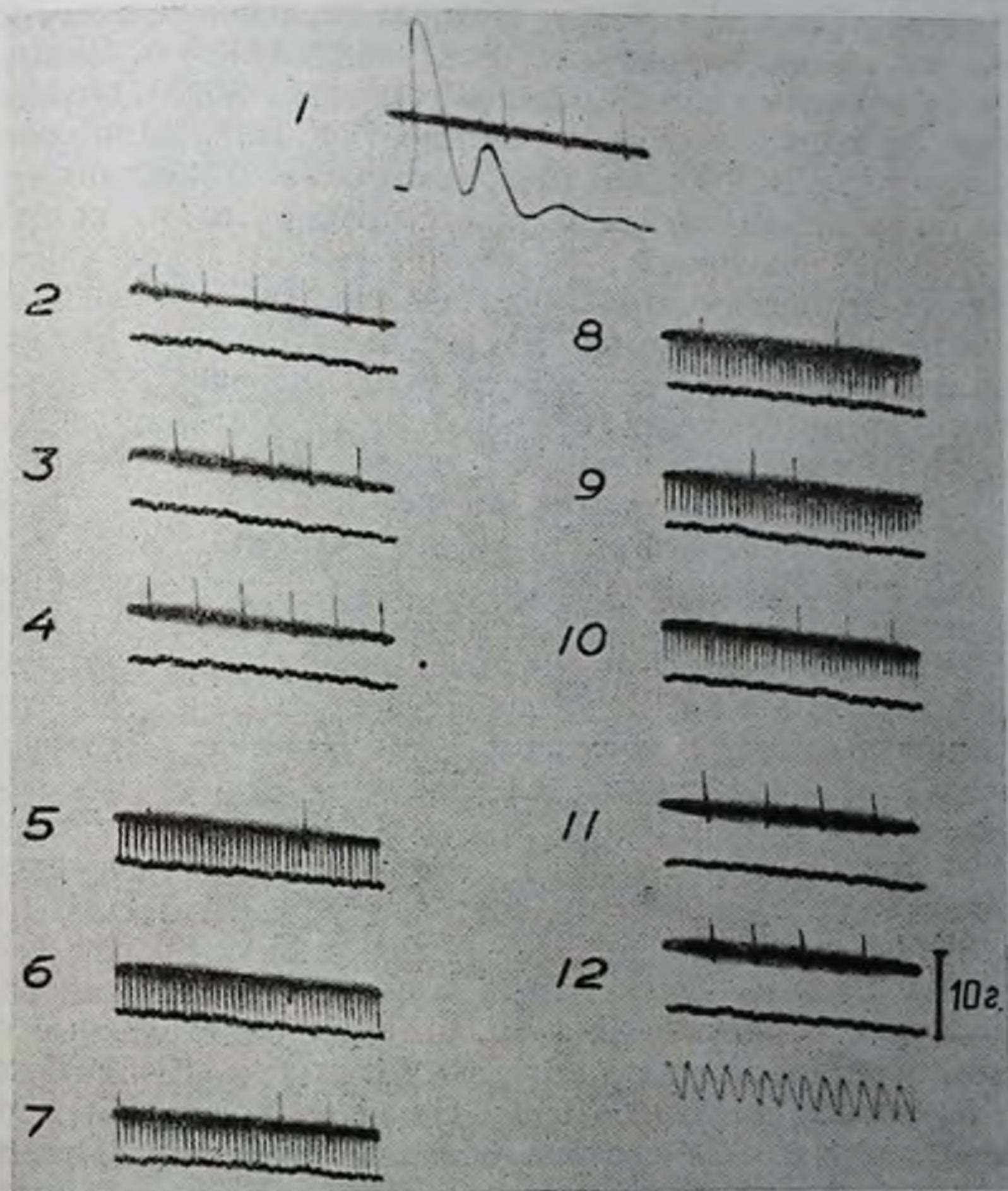


Ф и г. 133. Торможение разрядов из переднего корешка L_7 при раздражении тормозной ретикулярной формации продолговатого мозга (А) (на срезе показана стрелкой, где М — мозжечок, П — пирамидный тракт), верхней доли мозжечка (Б) и передней лимбической области (В) (Гранит и Каада, 1952).

I — контроль до раздражения (мелкие и крупные пики): II—III — во время раздражения с частотой 120 стимулов в 1 сек. и продолжительностью 10 сек. (цифры справа показывают время после начала раздражения): IV—V — соответственно спустя 1 и 10 сек. после прекращения раздражения. Практически видно полное торможение на кривых А, III и Б, III и отдача на кривой Б. IV вслед за прекращением раздражения мозжечка. Отметка времени 50 пер/сек. Нембуталовый наркоз.

избирательное тормозное раздражение. Опыт, представленный на фиг. 134, проводили на децеребрированном животном со слабыми клоническими явлениями, как это видно по записи тестового короткого сокращения в ответ на одиночное раздражение (фиг. 134,1). Далее приведен фоновый разряд (2—4) изолированного афферентного волокна от веретена. Раздражение верхней доли мозжечка (5—10) дало полное торможение веретена с некоторым ускользанием к концу раздражения. Мышца не сокращалась. Этот эффект можно было легко повторить. Я должен отметить сильное

впечатление, которое производит этот опыт, когда, наблюдая полностью неподвижное животное, внезапно слышишь прекращение в громкоговорителе пощелкиваний в тот момент, когда включается этот дальний контроль над чувствительным органом.



Фиг. 134. Торможение разряда мышечного веретена из верхней доли мозжечка (верхушка червяка) (Гранит и Каада, 1952).

1 — клоническое сокращение в ответ на одиночное раздражение икроножного нерва (приведено для демонстрации периода покоя); 2—4 контроль до раздражения; 5—10 — во время раздражения мозжечка с частотой 140 стимулов в 1 сек. продолжительностью 26 сек. (продолжительность каждого раздражающего удара 1 мсек); 5—7 — спустя 18—20 сек.; 8—10 — спустя 24—26 сек.; 11—12 — немедленно после прекращения раздражения. Видно падение частоты разряда в веретене с 20 имп/сек до беспорядочного разряда частотой около 5 имп/сек. Чувствительность многографа максимальна (см. запись 12), за исключением 1. Исходное напряжение 66 г. Отметка времени 50 пер/сек. Децереброванное животное. икроножная мышца.

Небезынтересно отметить, что путь для торможения, идущий от мозжечка через ретикулярную формацию продолговатого мозга, был изучен Снайдером, Мак-Келлохом и Мэгунум (1949). При

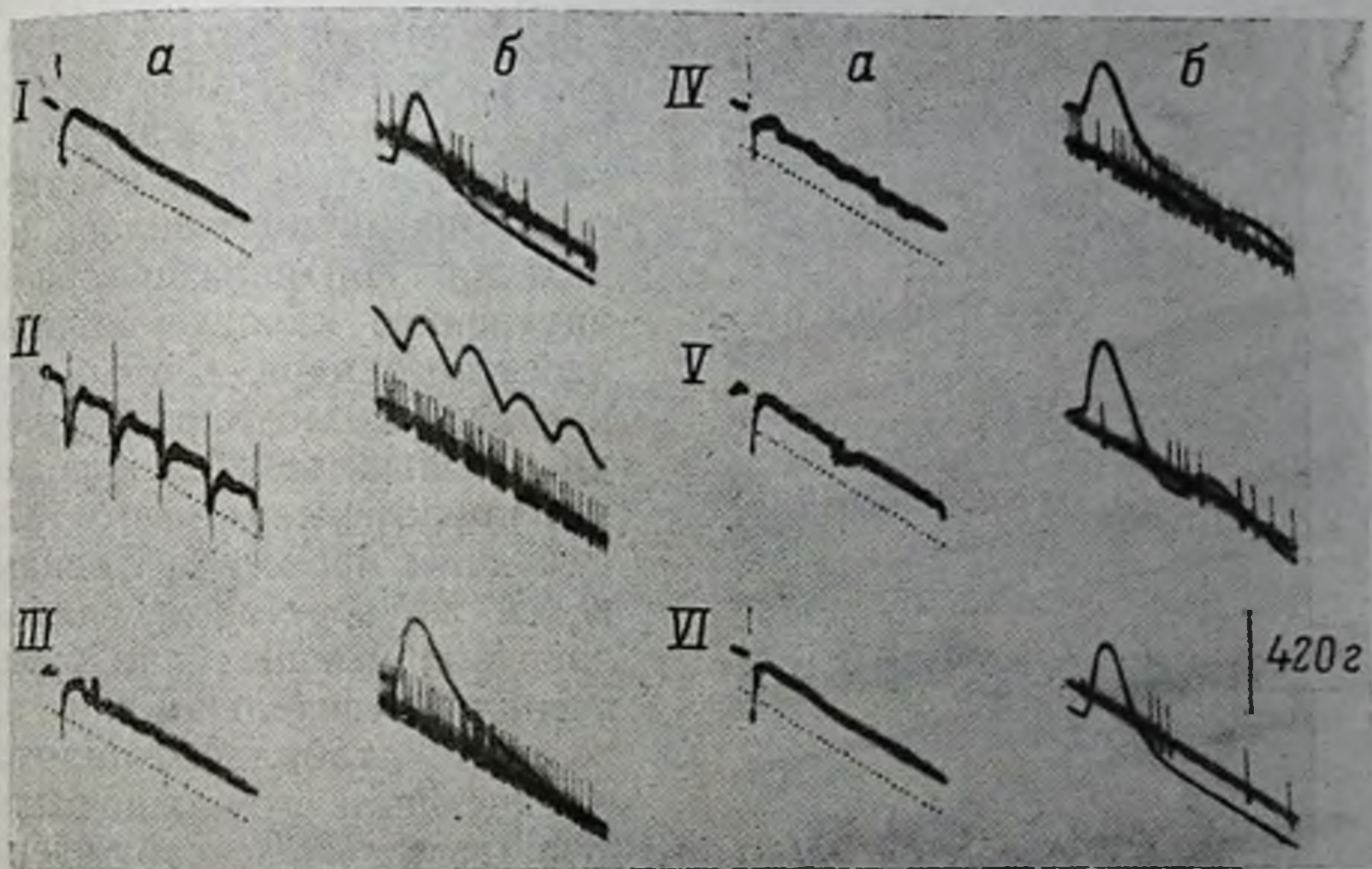
электрическом раздражении можно также получить мозжечковое возбуждение (например, Моруцци, 1950). В некоторых случаях мы добивались также возбуждения веретен при раздражении мозжечка.

Едва ли нужно приводить дополнительные примеры основных результатов Гранита и Каада, которые сводятся к следующему: 1) имеется тесная корреляция между активностью, вызываемой из α - и γ -систем различных отделов головного мозга, в отношении которых известно, что они участвуют в регуляции моторной деятельности; 2) у животных, находящихся под диаловым и хлоралозным наркозом, часто удается избирательно возбуждать или тормозить γ -нейроны; 3) имеется значительная тоническая активность супраспинальных центров, сохраняющаяся при хорошем состоянии животного; 4) весьма регулярно получают мощные возбуждающие влияния из возбуждающей ретикулярной формации среднего мозга и мозгового ствола, как и соответствующие тормозные влияния из тех частей ретикулярной системы, которые тормозят моторные реакции.

Ввиду низкого порога раздражения γ -система в этих участках также должна обильно снабжаться диффузными связями, но для них должна существовать где-то собирательная сеть. Весьма вероятно, что эту задачу выполняет ретикулярная формация в разных областях центральной нервной системы от промежуточного и до спинного мозга. В последнее время большое внимание привлекла к себе эта обширная система в продолговатом мозге и мозговом стволе (ср. гл. III). Она включает в себя части ретикулярной системы продолговатого мозга, покрышку ножек мозга, центральное серое вещество и покрышку среднего мозга (Мэгун, 1944; Райнес и Мэгун, 1946), суб- и гипоталамус (Мэрфи и Гелльгорн, 1945; Райнес и Мэгун, 1946), части срединной и интраламинарной групп таламических ядер, а также определенные специфические таламические ядра (Мэрфи и Гелльгорн, 1945; Джаспер, 1949; Аустин и Джаспер, 1950; Пикок и Ходс, 1951). Эта обширная активирующая система обладает свойствами, характерными для активности γ -элементов: большой длительностью и широким фронтом оказываемых влияний; поэтому она может играть ведущую роль в регуляции γ -активности, даже если γ -нейроны возбуждаются через моторную кору.

Применяя удары достаточной длительности, можно даже из умеренно развитой моторной коры кошки вызвать дифференцированные сокращения отдельных мышц конечностей, особенно передней большеберцовой мышцы, отвечающей в этом случае коротким сокращением (фиг. 135, I). Это почти чистое возбуждение α -системы, как видно по паузе в разряде веретена. Все же такое раздражение возбуждает и γ -систему (Гранит и Каада, 1952), что можно увидеть, сделав его прерывистым (фиг. 135, II). Стимуляция этого рода может предназначаться экстрапирамидным активирующим центрам в ретикулярной системе и осуществляться

через экстрапирамидный путь, поскольку эффект, зарегистрированный на веретене, совершенно не похож на разделенную на отдельные залпы α -импульсацию, вызывающую ритмические сокращения (фиг. 135, *II*). Характерно, что активация γ -элементов продолжается в течение длительного времени, как это видно из записей, полученных после возвращения к начальному ритму раздражения (1 стимул в 1 сек). Видно выпадение паузы (фиг. 135, *III*), что является отчетливым признаком интрафузального сокращения, вызываемого деятельностью γ -элементов; но пауза постепенно восстанавливается (фиг. 135, *IV—VI*).



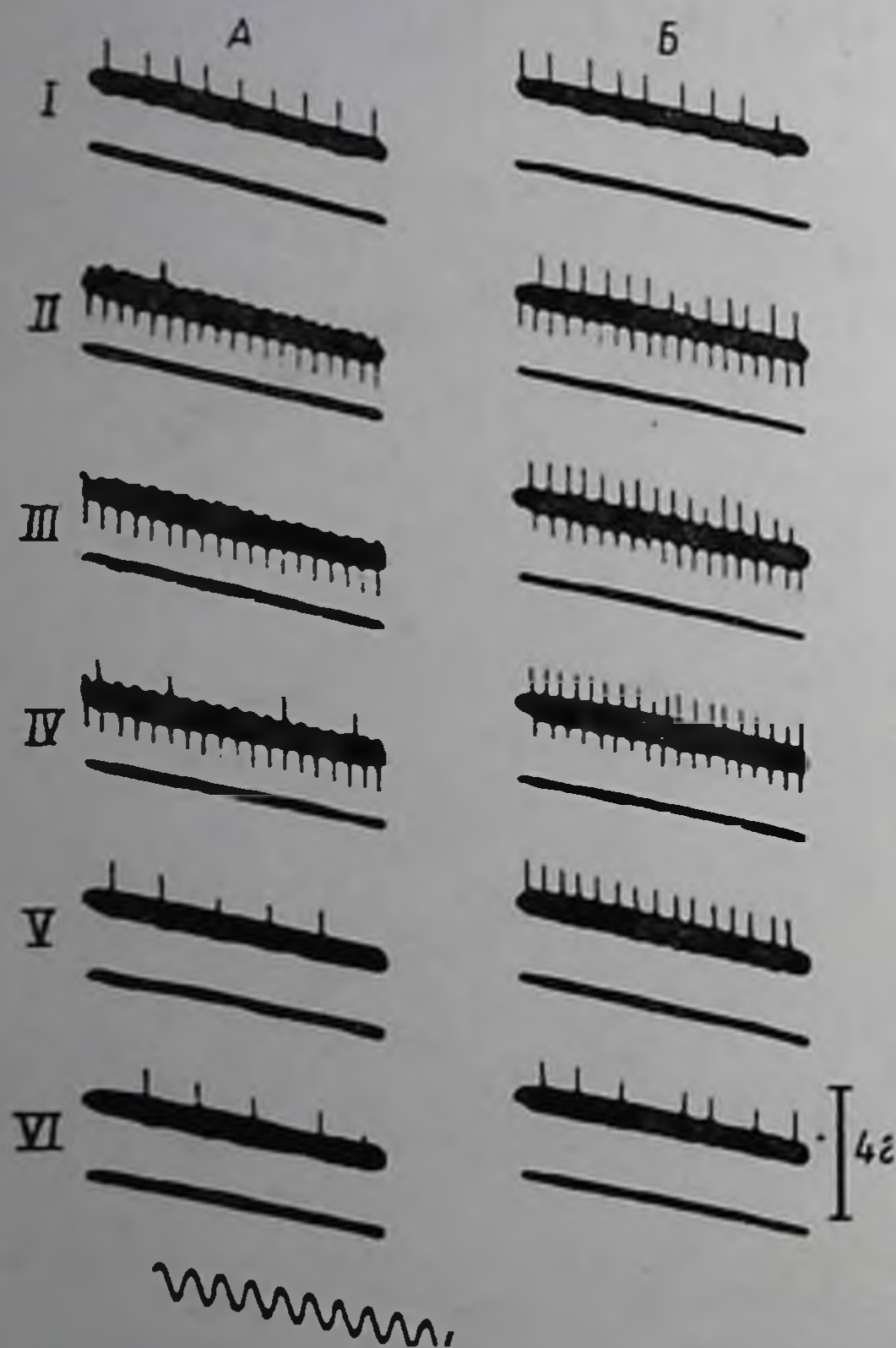
Ф и г. 135. Эффект раздражения области, соответствующей конечности в моторной коре кошки при хлоралозном наркозе (20 мг/кг).

Каждой цифре соответствуют записи, снятые на двух параллельных двухлучевых осциллографах. *I* — одиночное раздражение; *II* — раздражение с частотой 15 стимулов в 1 сек. в течение 3 сек.; *III—VI* — снижение частоты раздражения до 1 стимула в 1 сек. *а* — электромиограмма; *б* — разряд веретена большеберцовой мышцы и миограмма этой мышцы. Видны изменения в разряде веретена. Отметка времени 10 мсек.

Этот факт интересен, в частности, в плане его возможного значения для известного описанного Джексоном эффекта, состоящего в том, что влияние с точки коры, раздражаемой в медленном ритме током постоянной силы, постепенно иррадирует и вовлекает все большее число мышц, точно так же, как при фокальном эпилептическом припадке. Эта иррадиация отчасти также может быть не прямой, а обуславливаться распространяющимся облегчением клеток передних рогов посредством диффузного воздействия γ -элементов через рефлекторные дуги веретен. Этот вопрос заслуживает изучения.

Представление о том, что общая облегчающая и тормозная системы мозгового ствола определяют уровень тонического облегчения через дугу веретена, а также включают и выключают ее, подкрепляется нашими опытами, в которых мы старались определить пределы этого влияния — от максимального возбуждения до максимального торможения. При этом предполагается, что нужно найти два участка мозга, один из которых избирательно возбуждает, а другой тормозит одно и то же чувствительное

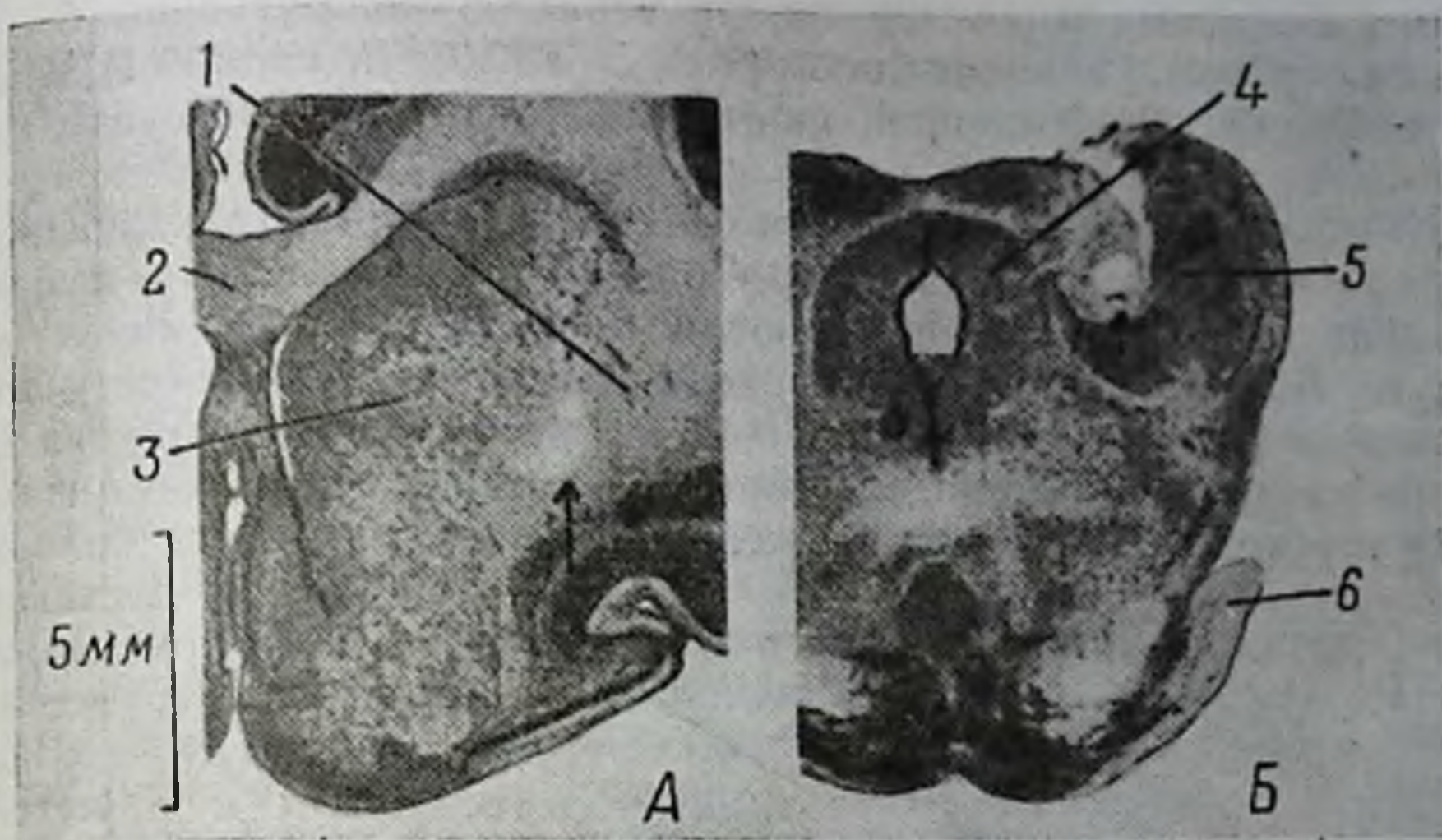
веретено. На фиг. 136 представлены результаты опыта с афферентным волокном веретена камбаловидной мышцы с низким порогом раздражения, которое избирательно возбуждалось из контралатерального нижнего холмика четверохолмия и тормозилось из участка контралатеральной внутренней капсулы вблизи хвостатого ядра. Срезы, показывающие место раздражения игольчатыми электродами, приведены на фиг. 137. Весь опыт проводили с одним и тем же веретеном камбаловидной мышцы; оно было очень чувствительно, и в то же время стабильно, так что в конце опыта его можно было испытывать и в невозбужденном состоянии, т. е. после деэфферентации. Точки раздражения часами оставались неизменными и обладали высокой избирательностью. Эта избирательность показана на фиг. 136 с миографическим контролем во время возбуждения и торможения при раздражении теми силами тока и в таких ритмах, которые затем сохранялись в течение всего опыта. При таком испытании необ-



Фиг. 136. Влияние раздражения тормозной (А) и возбуждающей (Б) точек, показанных на фиг. 137 (Элдред, Гранит и Мертон, 1953).

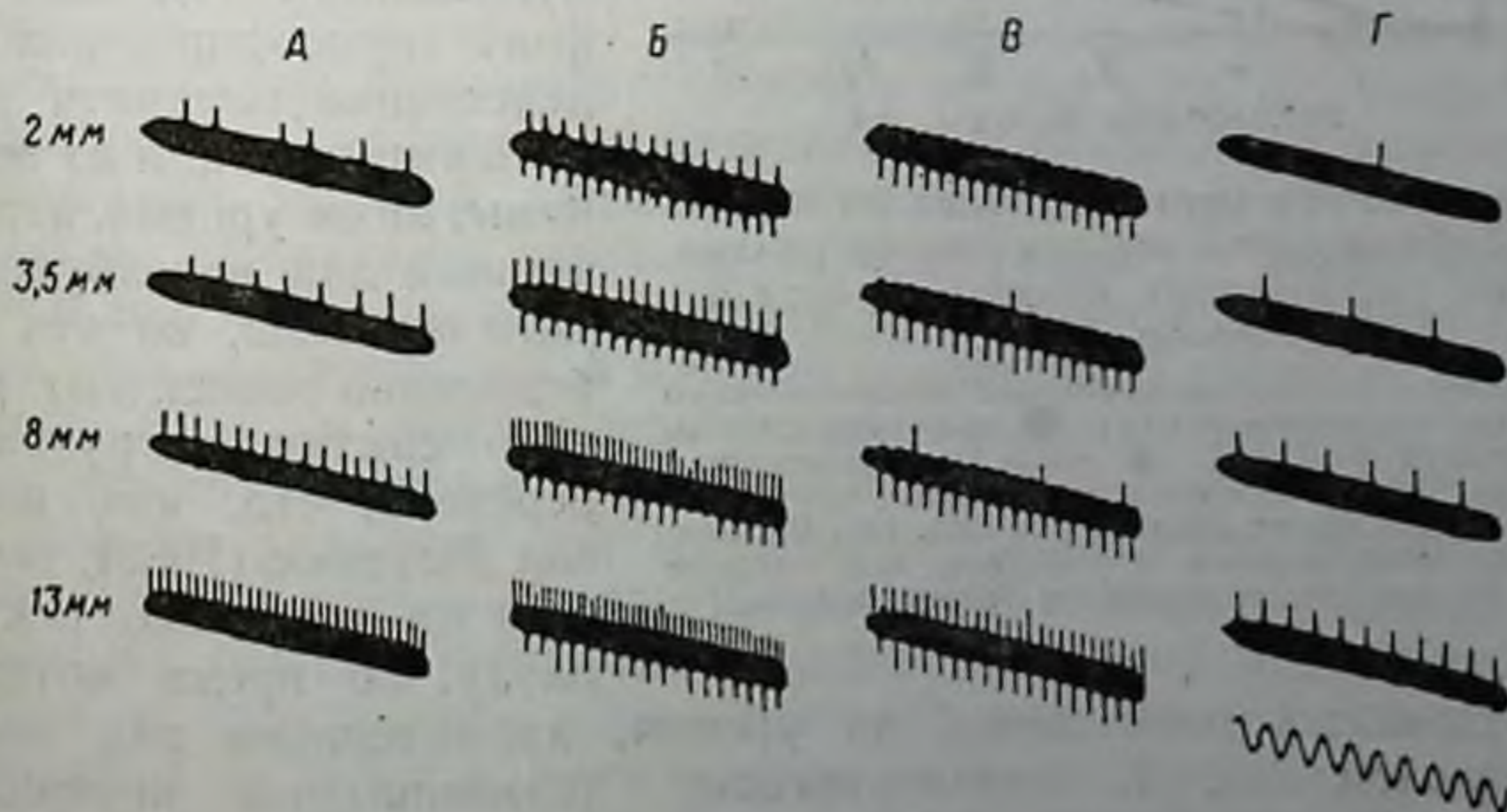
I — фон; II — первая запись во время раздражения (видны артефакты раздражения); III — во время раздражения; IV — последняя запись перед прекращением раздражения; V—VI — непосредственно после прекращения раздражения. Миограмма соответствует нижнему лучу. Исходное напряжение 55 г. Отметка времени 50 пер/сек. Кошка под диалово-хлоралозным наркозом.

ходимо иметь возможность утверждать, что наблюдаемые эффекты не зависят от механических явлений в мышце в результате активации α -системы. Поэтому применяли миограф с очень высокой чувствительностью. Во время торможения наблюдается слабое па-



Ф и г. 137. Срезы, показывающие положение раздражающих игольчатых электродов в опытах, результаты которых приведены на фиг. 136, 138, 139 (Элдред, Гранит и Мертон, 1953).

А — тормозная точка в контралатеральной внутренней капсуле; Б — возбуждающая точка в контралатеральном нижнем холмике. 1 — внутренняя капсула; 2 — мозолистое тело; 3 — хвостатое ядро; 4 — центральное серое вещество; 5 — нижний холмик; 6 — ножка моста. Местоположение электродов указано стрелками.

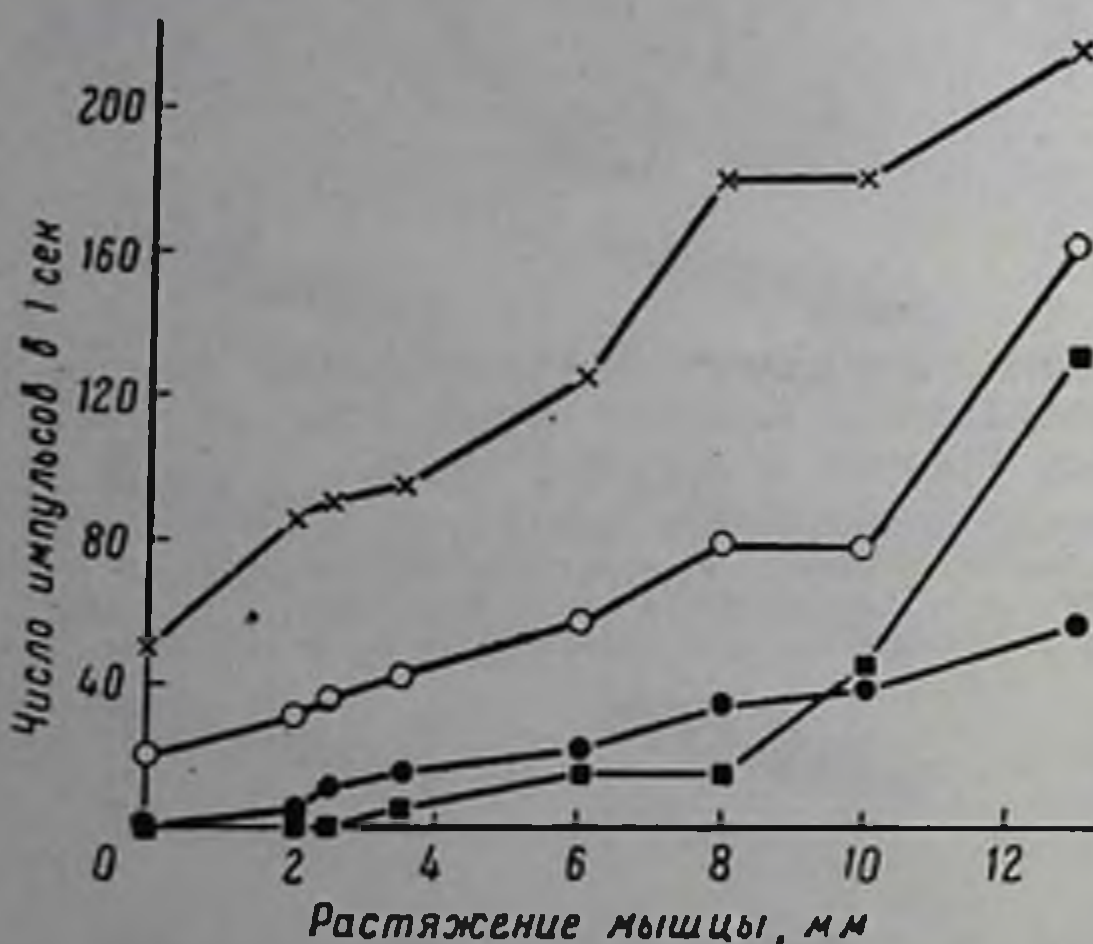


Ф и г. 138. Записи покоего (А), максимально возбуждаемого (Б), максимально тормозимого (В) и деэфферентированного веретена (Г) при различном растяжении мышцы (Элдред, Гранит и Мертон, 1953).

То же веретено, что и на фиг. 136. Места раздражения см. на фиг. 137. Цифры слева показывают величину растяжения. Отметка времени 50 пер/сек.

дение напряжения на 0,1—0,2 г, которое может быть, а может и не быть случайным. Если бы оно было обусловлено происходящим в это время торможением, то веретено напрягалось бы и, таким образом, увеличивало бы ритм своей импульсации. В действительности же веретено полностью заторможено. Следовательно, понижение напряжения носит независимый характер.

В опыте, представленном на фиг. 138, те же возбуждающие и тормозные точки изучали при различном растяжении мышцы. На фиг. 138, А показана фоновая импульсация при интактной γ -дуге. Б и В — во время супраспинального возбуждения и торможения (как на фиг. 136), Г — фон деэфферентированного невозбужденного веретена, с которым следует сравнить фон интактного веретена (А). При растяжении на 13 мм развилось большое



Ф и г. 139. Частота импульсов из веретена камбаловидной мышцы при ее различных растяжениях (Элдред, Гранит и Мертон, 1953).

O в покое; x при раздражении возбуждающего участка головного мозга; ■ при раздражении тормозного участка; ● после деэфферентации мышцы. То же веретено, что на фиг. 136 и 138; места раздражения показаны на фиг. 137. Частоту разряда импульсации определяли как среднее за 0,2 сек. вместо обычного периода в 1 сек.

возбудимость повышается до уровня, характерного для новой длины (ср. гл. I, положительный терминальный потенциал Катца, фиг. 6—9). Это восстановление действительно можно видеть на фиг. 136, где тормозное влияние прослеживается по нескольким записям, тогда как на фиг. 138 и 139 приведены только максимальное возбуждение и торможение.

Основные результаты опыта суммированы на фиг. 139. Следует отметить высокую частоту импульсации в возбужденном веретене. Она достигает высшего значения, равного (в среднем за 0,2 сек.)

напряжение, достигшее 450 г. При этом можно видеть, что возбуждение веретена достаточно для того, чтобы с избытком компенсировать торможение в γ -системе в ответ на растяжение, хотя даже в этом случае раздражение возбуждающего участка мозга все еще способно вызывать дальнейшее увеличение ритма импульсации. Начальный эффект торможения должен действительно подавить уровень импульсации до величины, ниже уровня, характерного для невозбужденного веретена, но это определенно зависит от резкого снятия нагрузки с веретена, что, как показал Меттьюс (1933), вызывает на несколько секунд паузу, во время которой

215 имп/сек. Максимальная разница в импульсации веретена при центральном торможении и возбуждении достигается при растяжении мышцы примерно на 8 мм и равна около 160 имп/сек. Следует заметить также, что возбуждение веретена значительно и при нулевом напряжении.

Элдред, Гранит и Мертон (1953) выдвинули представление о влиянии длины мышцы на возбуждение веретена. Влияние это состоит в том, что при укорочении мышцы уменьшается уровень импульсации возбужденного веретена до уровня импульсации невозбужденного (деэфферентированного) веретена при его исходной длине. Я привожу эту концепцию не для того, чтобы детально разбирать ее значение, а лишь чтобы указать, что при нулевом напряжении экстраполяция кривой для возбужденного веретена даст сдвиг, на 5 мм ниже длины расслабленной мышцы. Этот результат указывает, что веретено, находящееся под регуляторным контролем супраспинальных центров и, таким образом, возбуждаемое естественным путем, будет импульсировать также и при изотоническом сокращении. Супраспинальная регуляция, очевидно, способна оказывать весьма обширные и мощные влияния. С одной стороны, нормальные воздействия γ -системы могут быть полностью устранены, но, с другой стороны, получено столь интенсивное возбуждение веретена, что возникают сомнения относительно практической целесообразности дальнейшего повышения импульсации в норме. Тот факт, что дуга γ -рефлекса находится под контролем мощных супраспинальных механизмов, следует также рассматривать в свете данных, касающихся реакции активации¹, исходящей из ретикулярной системы мозгового ствола, и обсуждаемых с другой точки зрения в гл. III, раздел 6. Рефлекторная дуга веретена координирует выполнение моторных и сенсорных реакций весьма необычным и очень интересным способом. Окончания веретена регулируются и сенсibiliзируются со стороны головного мозга, но они в свою очередь способны управлять мышцей, в которой находятся, а также ее синергистами. В то же время мышца является рабочим органом, и поэтому представляется естественным, что существует механизм, при помощи которого она вовлекается в реакцию активации. Даже с точки зрения ощущения реакция активации только на α -волокнах без сопутствующей реакции γ -волокон приводила бы к паузе в импульсации веретен, вследствие чего они были бы неспособны выполнять роль «внутреннего измерительного прибора» и тем самым стали бы бесполезными для животного в тот момент, когда оно в этом «приборе» нуждается.

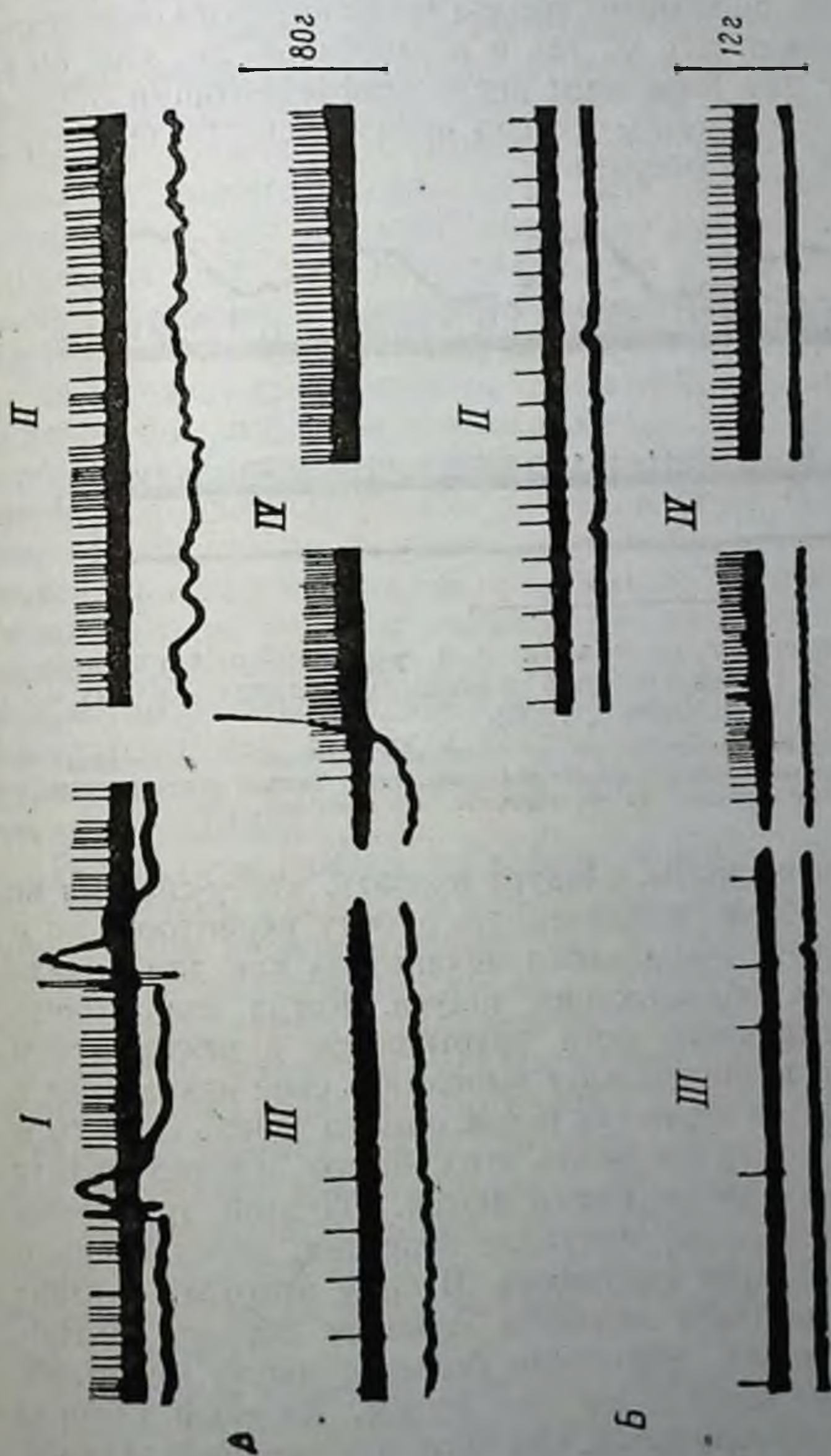
¹ Речь идет о том активирующем влиянии, которое вызывается раздражением ретикулярной формации мозгового ствола и в случае сна или неглубокого наркоза сопровождается пробуждением животного. Как указывалось нами в примечании на стр. 91, это явление целесообразно называть реакцией активации. — Прим. ред.

6. Рефлексы до и после деафферентации

Одним из наиболее известных опытов Шеррингтона доказано, что ригидность конечности у децеребрированного животного можно прекратить при помощи перерезки задних корешков спинного мозга. Остающиеся передние корешки неспособны поддерживать это состояние активности в отсутствие облегчающих влияний, оказываемых афферентными элементами конечностей на клетки передних рогов. Уровень возбуждения α -системы, изолированной от притока проприоцептивных импульсов, был слишком низким. Испытывают ли γ -нейроны, так же, как и α -нейроны, это состояние депрессии, или же они относительно независимы, несмотря на взаимосвязь α - и γ -систем?

На фиг. 140 приведены результаты опыта (Элдред, Гранит и Мертон, 1953), в котором для выяснения этого вопроса использовали шейный тонический рефлекс Магнуса (1924). Как было обнаружено, (Мак-Коуч и др.) рецепторы находятся в связках сустава. Изолировали афферентное волокно веретена и наносили по сухожилию удар, чтобы удостовериться, что веретено проявляет в своем разряде паузу, во время сокращения мышцы (I). Затем экспериментатор крепко сжимал голову животного и ждал (фиг. 140, A), пока исчезнет γ -рефлекс на прикосновение и сдавливание. На фиг. 140, A, II представлены фоновый разряд веретена и миографическая регистрация тонической активности α -элементов, проявляющей незначительные беспорядочные изменения. Затем голову поднимали вверх, чтобы вызвать характерное торможение тонуса задней конечности (см. миограмму), которое проявляется также в снижении ритма импульсации афферентного волокна веретена (фиг. 140, A, III). Во время перерыва регистрации голову нагибали вниз и продолжали удерживать в таком положении (IV). В ответ на это происходило сильное сокращение мышцы (в результате которого луч вышел за пределы осциллографической записи), а также мощный разряд веретена. Та же процедура была повторена после деафферентации и при более высокой чувствительности миографа (фиг. 140, B). На фиг. 140, B, II представлен фоновый разряд. На всем протяжении этой части опыта мышца не реагирует, но веретено дает такую же реакцию, как и прежде (ср. фиг. 140, A, III и B, III). α -Мотонейроны были, таким образом, сильно подавлены в результате деафферентации, но γ -мотонейроны, хотя и проявляли несколько меньшую активность, чем до деафферентации, однако полностью сохраняли способность отвечать на раздражение обычным образом.

Сходные опыты были успешно проведены с применением в качестве индикаторов других рефлексов. На фиг. 141 показана реакция на ритмическое движение головы справа налево в горизонтальной плоскости. Интрафузальное сокращение веретена и экстрафузальное сокращение мышцы проявляют совместность действия (фиг. 141, I). Но после деафферентации (фиг. 141, II),

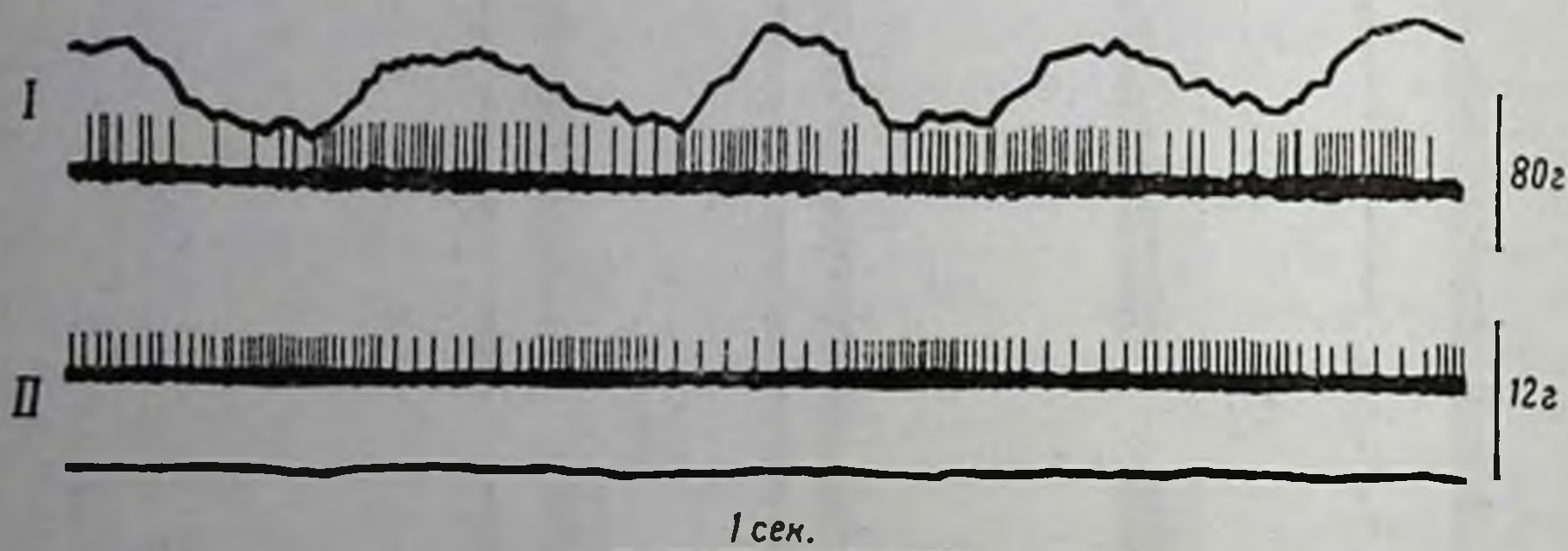


Ф и г. 140. Рефлекторная активация α - и γ -систем при движениях головы в вертикальной плоскости (Элдред, Грант и Мертон, 1953).

плоскости (Элдред, Грант и Мертон, 1960). Регистрируют сокращение мышцы и импульсацию вертена. А — камбаловидная мышца дещеребрированной кошки с хорошо выраженной ригидностью и спонтанной активностью α -элементов; Б — тот же препарат после деафферентации. I — виден удар по сухожилию и последующее сокращение мышцы; II — при горизонтальном положении головы; III — при отгибании головы; IV — при везапном (по времени перерыва между записями III и IV) сгибании головы с удержанием в таком положении. После деафферентации такая же последовательность манипуляций, как и при интактном препарате вызывает γ -реакцию, но α -разряд отсутствует. Исходное напряжение мышцы около 85 г.

как и прежде, продолжает реагировать только веретено, тогда как мышца неактивна.

Эффекты центрального раздражения при различном исходном напряжении мышцы (так же, как в опытах Гранита и Каада) сравнивали до и после деафферентации. Исследуемые в веретенах влияния γ -системы в основном не зависят от того, деафферентирована ли конечность или нет. При низких напряжениях тоническая активность веретена имеет тенденцию к некоторому снижению. Если выбирали место, раздражение которого оказывало влияние на активность как γ -, так и α -элементов, то, как было обнаружено, порог для α -системы после деафферентации обычно сильно возрастал, тогда как γ -система практически была так же чувствительна, как и до операции.



Ф и г. 141. Рефлекторная активация α - и γ -систем ритмическим поворотом головы в горизонтальной плоскости (Элдред, Гранит и Мертон, 1953).

I — при интактности дуги рефлекса (α - и γ -системы отвечают синхронно); II — после деафферентации (реакция α -системы выпадает). Записи от веретена камбаловидной мышцы; то же веретено, что и на фиг. 140.

Интерпретируя эти опыты, следует оказать, что γ -система не только обеспечивает более совершенную работу рецептора, но и используется в качестве «запального механизма» как для начала движения, так и для поддержания тонуса. Когда взаимосвязь мышцы с клеткой переднего рога прерывается в афферентном звене, γ -система все еще продолжает выполнять свое назначение в смысле активации клеток передних рогов, однако теперь импульсы из ядерной сумки не могут достигать этих клеток, и в результате рефлексы на α -систему не осуществляются. Из этой трактовки данных следует, что мышцы, имеющие веретена, действительно обладают двумя моторными системами. В силу этого α — γ -взаимосвязь, в которой ведущей является главным образом активность γ -системы, означает, что очень большое число моторных актов осуществляется вообще не тем путем, который обычно рассматривали как самоочевидный. Считали, что экстрафузальное сокращение возникает в соответствии с возбуждением в той или иной дуге. На самом деле во многих, если не в большинстве, изученных до сих пор естественных сокращениях первой включа-

лась в действие γ -дуга, затем следовало облегчающее влияние со стороны афферентных окончаний ядерных сумок, а соответствующие α -мотонейроны и непосредственная активация α -элементов наблюдались вслед за γ -активностью или одновременно с ней. При такой организации рецепторы мышцы сразу же приобретают готовность быть «измерителями» хода последующего сокращения.

Это впервые объясняет существование моносинаптического рефлекса с мышечных афферентных элементов. Увеличение или уменьшение времени проведения возбуждения на 0,5 мсек вряд ли может иметь какое-либо значение для крупного двигательного аппарата конечностей, обладающего значительной инерцией и большим моментом силы. Но для церебрального контроля, осуществляемого через рефлекторную γ -дугу, очень важно быстро проводить импульсы непосредственно к клеткам передних рогов, минуя сложные полисинаптические пути, роль которых заключается в последующей модуляции.

Не следует делать вывода, что невозможно прямое возбуждение α -нейронов, подобное наблюдаемому при раздражении мозга одиночными электрическими ударами или при быстрых сокращениях, вызванных ударом по сухожилию. Однако это означает, что относительное значение деятельности α - и γ -систем нужно выяснять в каждом конкретном случае. Мертон (1951), исследуя у человека серво-рефлекс¹, нашел, например, что всегда существует возможность «вклинивания» внезапных движений предположительно посредством прямой активации α -элементов. То же самое происходит при быстрых сокращениях, вызванных ударами по сухожилию и раздражениями моторной коры одиночными электрическими ударами.

Результаты опытов по деафферентации означают также, что α - и γ -системы в основном независимы друг от друга. Деафферентация, как мы видели, оказывает на них весьма различное влияние. Взаимная согласованность в деятельности мотонейронов этих систем осуществляется посредством неодинаковых влияний. Ясно, что, будучи таковой, α — γ -взаимосвязь осуществляется благодаря определенным свойствам организации. Поскольку эту взаимосвязь можно экспериментально нарушить, на основании таких опытов можно создать представление о локализации этой координации. По-видимому, организация взаимосвязи существует на различных уровнях нервной системы, судя по наличию взаимосвязи у спинальных животных. Мы изучали этот вопрос на децеребрированных животных.

Интересно заметить, что для случая тонической импульсации Росси (1927) установил по существу правильную картину роли

¹ Так называют рефлекс, в котором конечный эффект вызывает его повторение по принципу обратной связи или цепной циклической реакции. — Прим. ред.

иннервации веретен. Он полагал, что тоническая импульсация из мышечных веретен при различной длине мышцы фиксирует интрафузальные волокна на определенной длине при помощи их специфической моторной иннервации. Таким образом, говорил он, высшие центры смогли бы оставаться в покое, оставляя на долю низших центров поддержание определенного уровня импульсации веретен, т. е. интрафузального сокращения, необходимого для скелетной мускулатуры. В настоящее время (не зная о его выводах) мы окончательно доказали его правоту, в том смысле, что тоническое облегчение клеток передних рогов поддерживается при помощи рефлекторной дуги, берущей свое начало в веретенах.

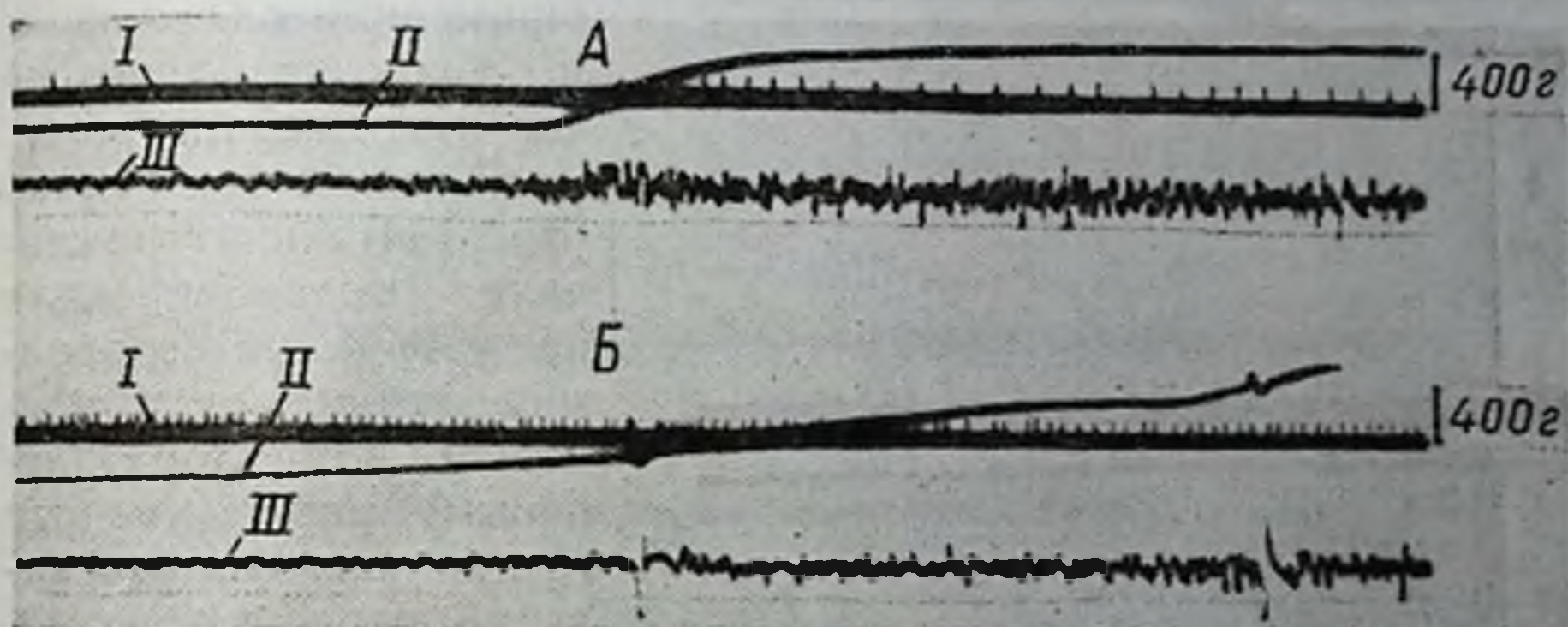
7. Экспериментальное нарушение α — γ -взаимосвязи

Хорошо известно, что при анемической децеребрации (Поллок и Девис, 1930) животное, у которого разрушена половина мозжечка и значительная часть моста, обнаруживает, несмотря на деафферентацию, интенсивную ригидность (Поллок и Девис, 1931). Моруцци (1953) и Каада (1953) недавно сделали обзор литературы по этому вопросу, а Терцуоло и Терциан (1953) в лаборатории Моруцци провели подробное исследование такого животного как после острой, так и после хронической деафферентации. В обоих случаях ригидность сохранялась, несмотря на то, что было исключено участие γ -дуги. Применяя соответствующее электрическое раздражение (см. Моруцци, 1950) мозжечка, можно было получить и возбуждение и торможение мышц передней конечности.

Таким образом, это состояние, представляющее собой преувеличенную позу, должно поддерживаться исключительно активностью α -элементов. Это, конечно, не исключает возможности, что активность γ -волокон способна находиться в данном случае под столь же сильным влиянием, как и после децеребрации на уровне четверохолмия или что γ -волокна принимают активное участие в рефлексах позы и в фазических рефлексах. Упомянутые результаты указывают только, что активность α -элементов в этом частном случае сама по себе оказывается достаточной для поддержания ригидности.

Однако, когда мы начинали работать с анемической децеребрацией, стараясь перевязывать кроме базиллярной артерии также внутренние и наружные сонные артерии (и производя децеребрацию на уровне четверохолмия, если животные были беспокойны), мы были поражены тем обстоятельством, что, хотя иннервация веретен была сохранена, сдвиг их активности был обычно умеренным, особенно по сравнению с активностью α -элементов, которую одновременно регистрировали электромиографически в разгибателях задней ноги. Итак, здесь было нарушено α — γ -взаимодействие. Хорошо известно, что рефлекторные реакции

таких препаратов часто носят неустойчивый характер (Поллок и Девис, 1930, 1931); это указывает на какое-то нарушение координации тех процессов, которые приводят к рефлекторному сокращению. У животных, децеребрированных по Шеррингтону, не представляет труда получить как возникновение, так и исчезновение ригидности, а также постоянную сильную ригидность, сопровождающуюся характерными изменениями активности веретен (см. выше). Не так обстоит дело при использовании метода Поллока и Девиса, при котором животные ведут себя так, как если бы в них функционировали только α -элементы (« α -кошки»).



Ф и г. 142. Разряд веретена (I), миограмма (II) и электромиограмма (III) камбаловидной мышцы (Гранит, Холмгрен и Мертон, 1954).

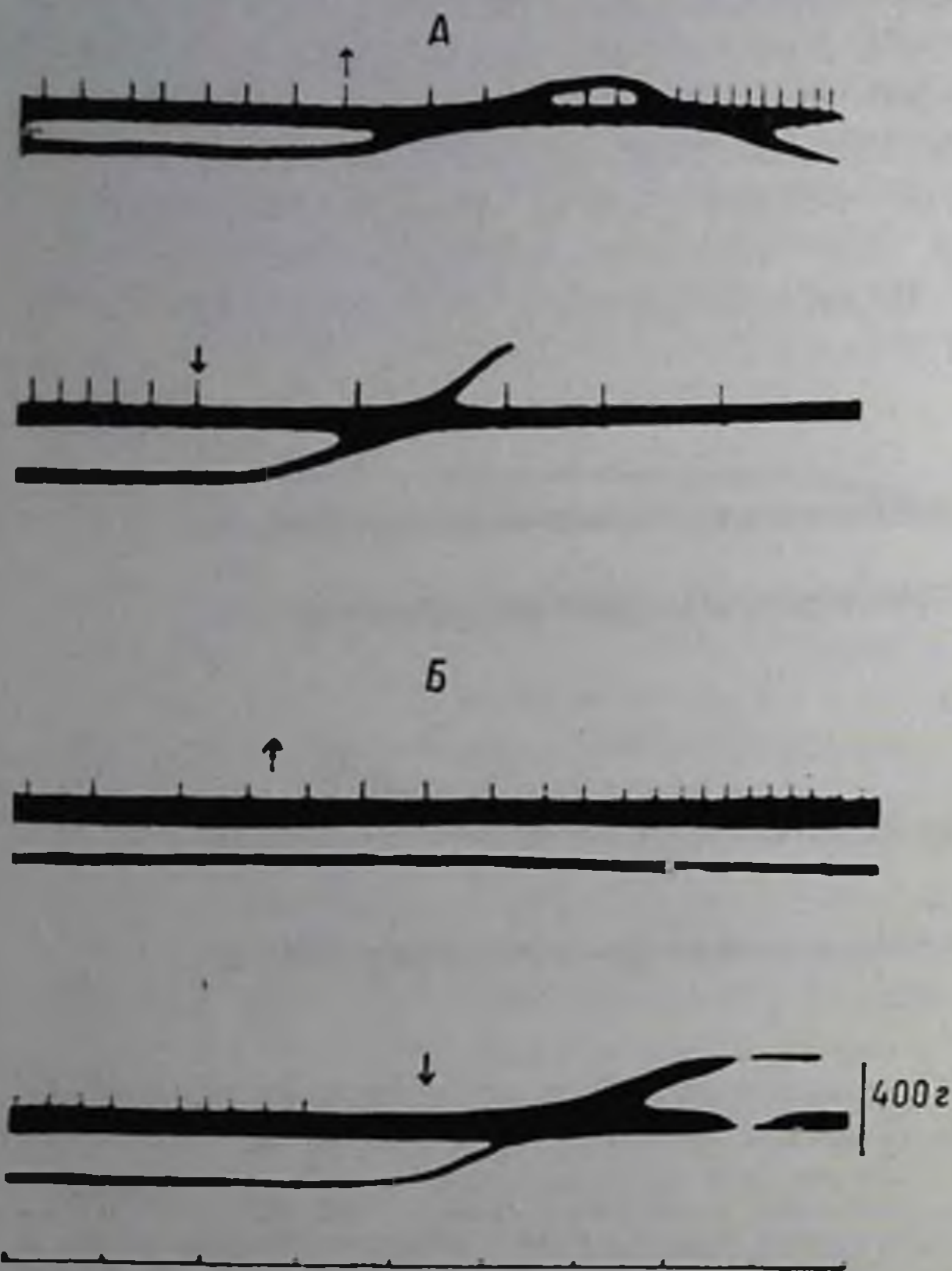
А — быстрое поднятие чюлов; Б — то же, но в более замедленном темпе и при нанесении двух механических ударов по сухожилию икроножной мышцы, являющейся синергистом. Отметка времени 10 мсек. Произведена децеребрация на уровне четверохолмия и перерезка червячка мозжечка с удалением его верхушки и средней дольки. В обоих случаях видны рефлекторная активность α -элементов (см. миограмму и электромиограмму) и слабая (если она есть) рефлекторная активность γ -элементов, а также период покоя в камбаловидной мышце после удара по сухожилию икроножной мышцы.

В рефлекторных реакциях, приведенных на фиг. 142, возбудимость веретен не нарушена, если судить по известным теперь признакам. Тем не менее оба рефлекторных сокращения — а они велики (см. калибровку) — начинаются активностью α -элементов. На фиг. 142, А имеется очень небольшое повышение разряда веретена, а на фиг. 142, Б, как показывает электромиограмма, — практически чистый α -разряд. На фиг. 143 приведены результаты такого же опыта с шейными рефлексам, как на фиг. 140, но поставленного на « α -животном» до и после деафферентации. Веретена ведут себя совершенно пассивно, давая паузу во время развития сокращений и импульсируя при снижении напряжения. Поэтому животное после анемической децеребрации, несмотря на некоторое влияние на веретена, лишено α — γ -взаимосвязи, весьма характерной для других животных, таких, как децеребрированного по Шеррингтону, спинального, находящегося под барбитуровым или хлоралозным наркозом (см. предыдущие разделы).

На многие вопросы, возникающие в связи с наблюдениями по нарушению α — γ -взаимосвязи, нелегко дать вполне удовлетворительный ответ. Подозревая, что определенное значение имеет

передняя часть мозжечка, мы для проверки этой гипотезы провели ряд опытов. Гипотеза предполагает, в основном, что какая-то важная часть организации α — γ -взаимосвязи проходит через мозжечок. Применяли охлаждение и удаление передней части мозжечка.

В одном из опытов (фиг. 144) животное сначала децеребрировали на уровне четверохолмия, затем под триленовым (трихлорэтиленовым) наркозом был сделан разрез, отсекающий червячок, включая его верхушку, а также среднюю дольку мозжечка. Действие триленового наркоза быстро исчезало, и изолированная мышца впадала в спонтанный медленный клонус. Видно, что этот клонус обусловлен чистой α -активностью. Веретена пассивны и дают



Ф и г. 143. Влияние шейных рефлексов на импульсацию веретена камбаловидной мышцы (Гранит, Холмгрен и Мертон, 1954).

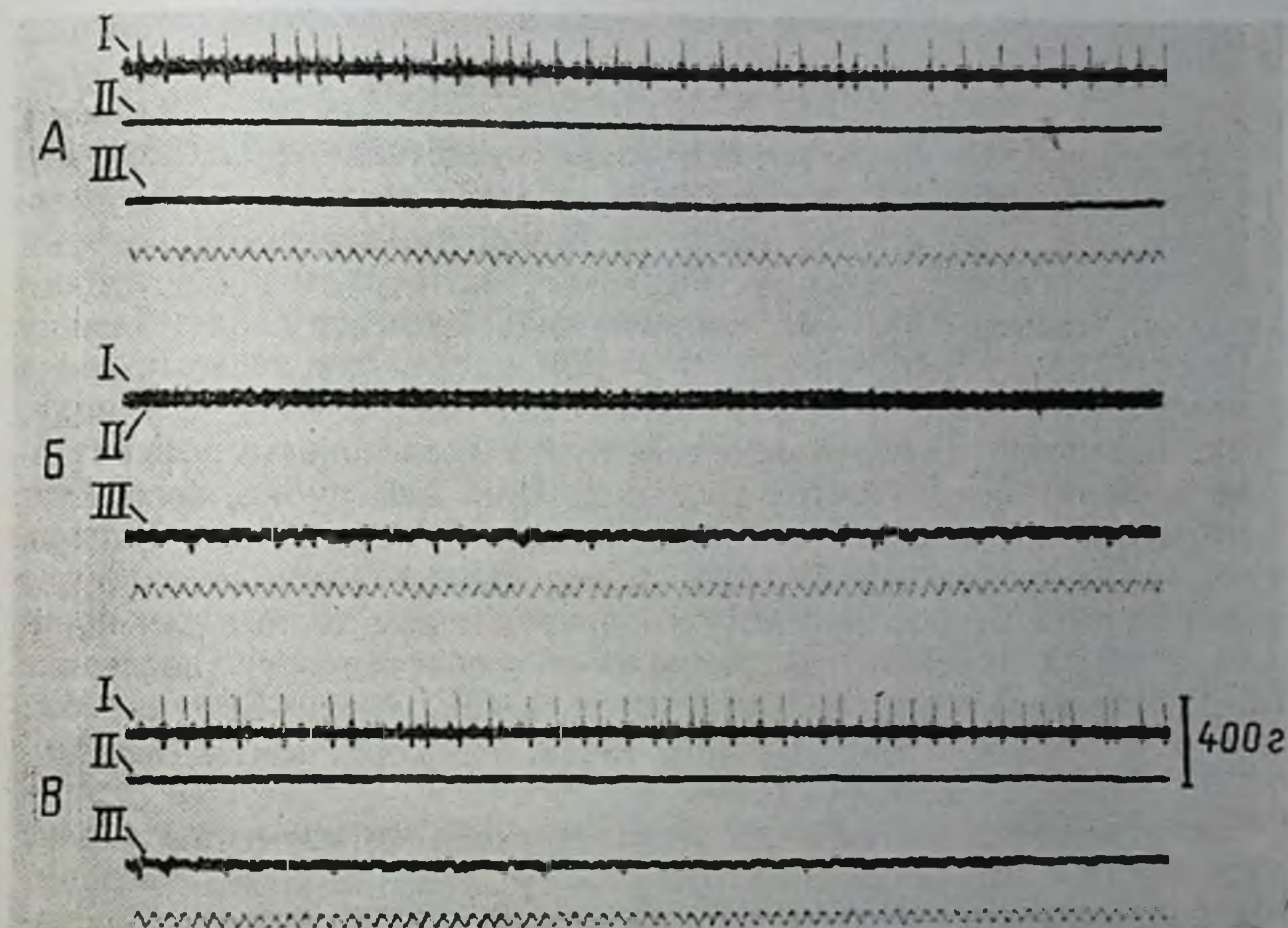
А — мышца с интактной иннервацией; Б — мышца после деафферентации. Стрелки показывают поднятие и опускание головы. Видно, что веретено дает разряд импульсов в фазе падения рефлекторного сокращения. Отметка времени 0,2 сек. Анемическая децеребрация.



Ф и г. 144. Медленный спонтанный клонус камбаловидной мышцы (Гранит, Холмгрен и Мертон, 1954).

Видно, что веретена импульсируют на фазе падения сокращения. Тот же препарат, что на фиг. 142.

реакцию при падении, а не при подъеме сокращения (ср. фиг. 141). В опыте, результаты которого представлены на фиг. 145, удаляли слева тенториум, а на соответствующую переднюю долю мозжечка, ипсилатеральную по отношению к изолированной мышце, помещали кусочек замороженного раствора Рингера (фиг. 145, Б). Активность веретена полностью исчезла, происходило некоторое повышение активности α -элементов. Когда поверхность мозжечка снова согревали (фиг. 145, В), активность



Фиг. 145. Реакция левой камбаловидной мышцы при децеребрации на уровне четверохолмия и удалении с левой стороны тенториума (Гранит, Холмгрен и Мертон, 1954).

А — фоновая активность до охлаждения; Б — при охлаждении мозжечка (на вершущу червячка накладывали замороженный раствор Рингера); В — при согревании мозжечка раствором Рингера при 38°. I — импульсация веретена; II — миограмма; III — электромиограмма. В случае Б нарастание сокращения приводит к совпадению миограммы с записью импульсации веретена; веретено при этом неактивно. Отметка времени 50 пер/сек.

веретена возобновлялась. Проведение этих опытов на мышцах задней конечности (вследствие необходимости иметь хорошую фиксацию и достаточно длинные фрагменты корешка) часто делает результаты менее яркими, чем было бы при использовании мышц передней конечности с их более активной реакцией на разрушение или охлаждение передней доли. Однако если регистрируется определенный эффект, то он всегда имеет то направление, какое наблюдается на фиг. 144 и 145.

По этой причине представляется вероятным, что мозжечок действительно играет важную роль в организации α — γ -взаимосвязи. По существу, приведенные результаты означают, что такие животные не могут использовать свои «внутренние измерительные приборы» в веретенах нормальным образом, поскольку нормальная нервная деятельность основана на α — γ -взаимосвязи. Поэтому результаты приведенных выше опытов нужно рассматривать как объективные данные, связанные с явлением дисметрии, хорошо известным при мозжечковых расстройствах.

8. Ригидность и спастичность

Обоснованное в настоящей главе представление о том, что передние корешки содержат две моторные системы, которые были названы α - и γ -системой, заставило произвести некоторый пересмотр наших взглядов. Конечно, потребуется еще много работы, прежде чем мы сможем дать окончательную оценку относительному значению α - и γ -системы для движения в связи с проблемой мышечной чувствительности и центральной регуляции. Так, например, когда полностью будут исследованы рефлекторные влияния с чувствительных окончаний миотрубки, возникнет необходимость включить в общую картину ряд новых фактов. Однако даже на современном уровне знаний клинициста будет интересовать вопрос, что могут означать новые данные для понимания таких явлений, как ригидность и спастичность (последние обзоры по этим вопросам, см. Фултон, 1949b, Денни-Броун, 1950; Мэгун и Райнес, 1947; Стелла, 1944a, b; Уорд, 1947; Кардин, 1952; Спраг и Чамберс, 1953).

В отношении ригидности ясно, что оба ее изученных выше типа (один с повышенной активностью γ -дуги и другой — с повышенной активностью α -дуги) представляют собой только некоторые стороны ригидности в клиническом аспекте этой проблемы (ср. Денни-Броун, 1950). Благодаря новым данным пока что больше возникает вопросов, чем решается; но эти данные действительно показывают, что обе системы следует принимать во внимание. Достаточно точно продемонстрирован ряд факторов, которые нужно учитывать при таком простом тесте, как растяжение мышцы. Оба физиологические типа ригидности, рассмотренные выше, в клиническом отношении лучше характеризовать как спастические состояния (ср. Хёфер и Путнам, 1940; Спраг и Чамберс, 1953). Какова бы ни была окончательная причина повышенной активности γ -волокон у обычного децеребрированного животного, последующий разряд афферентных импульсов должен содействовать поддержанию определенной деполяризации клеток передних рогов спинного мозга и, таким образом, облегчать возникновение рефлекса растяжения. Все же у такого животного часто отсутствует устойчивая ригидность в изолированных мышцах задних конечностей, которые использовали для эксперимен-

тального анализа рассматриваемых факторов. Однако « α -кошка» всегда обнаруживает сильную ригидность и спастичность, даже несмотря на фактическое отсутствие влияния через γ -систему.

Я пытался также представить в свете этих данных механизм сухожильных рефлексов, однако совершенно ясно, что в настоящее время мы еще не можем понять, почему иногда сухожильные рефлексy отсутствуют, а иногда усиливаются. Даже ограничиваясь спинальными центрами, объяснение этого явления нельзя свести к упрощенной концепции «возбудимости клеток передних рогов». Обычно некоторое повышение возбудимости α -элементов облегчает появление сухожильных рефлексов, и они почти всегда имеются у « α -кошки». Однако после дачи такому животному нембутала в количестве, достаточном для подавления постоянной активности α -элементов и активных рефлексов растяжения, сухожильная реакция может внезапно увеличиться и превысить норму. Раздражая различные отделы мозгового ствола, можно легко показать, что при длительной итеративной стимуляции сухожильная реакция появляется и протекает, по-видимому, независимо от величины импульсации веретен. Действительно, она имеет тенденцию появляться, когда в мышце обнаруживается медленное тоническое сокращение, являющееся признаком повышенной возбудимости α -нейронов. Однако даже в этом простом правиле есть исключения, и я действительно наблюдал после прекращения раздражения прекрасные сухожильные реакции, хотя активность и α - и γ -нейронов по всем признакам была полностью выключена. Сухожильная реакция, таким образом, настолько же удивительна, как и тесно связанный с ней моносинаптический рефлекс. В обоих случаях лучше всего признать, что мы еще не понимаем всех сторон того, что мы называем «возбудимость мотонейронов».

Отдельным компонентам, обеспечивающим двигательный акт, и их локализации в прошлом придавали несколько преувеличенное значение. Однако еще Эдриан и Моруцци (1940) обнаружили импульсы, проходящие по пирамидному пути без соответствующих моторных сокращений. В свете данных Бродала и Вальберга (1952), а также Бродала и Каада (1953) можно полагать, что некоторые из этих импульсов могли быть сенсорными. Однако, кроме того, как показывают некоторые приведенные выше наблюдения, возможна интенсивная импульсация веретен без моторного действия. Если стимуляция из какой-либо одной системы не является высоко синхронной, она по-видимому, неспособна вызвать эффект без подкрепления из какой-нибудь другой системы. При этом могут существовать неизвестные факторы, воздействующие на импульсацию клетки. Ясно, что интеграция моторных реакций, так же, как и сенсорных, всегда включает в себя взаимодействие нескольких систем — как общих, или неспецифических, так и специфических. Я не вижу никакой настоящей необходимости исключать возможность специфического действия со стороны

тех систем, которые в настоящее время часто называют системами широкого диффузного действия, таких, как система, описанная Мэгунотом и рассмотренная в гл. III и выше. Хорошим примером является сетчатка: в ней имеются клетки, которые интегрируют обширные области в общий конечный путь импульсации, и другие клетки, ограничивающиеся передачей влияний из строго локальных участков. Именно в этом плане я склонен интерпретировать недавние данные, например Аустина (1952), Джернанда (1952) и Спрага и Чамберса (1954), что ретикулярная система мозгового ствола, которая, как принято считать, обладает генерализованным действием, содержит также структуры для дифференцированного влияния на специфические мышечные группы.

9. Сензорные аспекты проблемы

В ходе всего изложения материала по рецепторам мышц я умышленно оставлял в тени «мышечное чувство». Это связано с тем, что в настоящее время было бы преждевременным отваживаться выходить за пределы общих деклараций. В отношении центральных проекций рецепторов связочного аппарата мы не имеем подробных сведений, а без них в этом плане вряд ли можно обойтись. Данные по рецепторам мышц противоречивы. Так, например, с одной стороны, по мнению Маунткестл, Ковиана и Гаррисона (1952), в головном мозге представлены только мельчайшие волокна мышечных нервов. С другой стороны, Макинтайр (1953) указывает, что афферентные волокна, относимые им к группе II, содержащей то, что мы теперь называем волокнами от окончаний миотрубки, определенно имеют проекции в головном мозге. Как Маунткестл, Ковиан и Гаррисон, так и Макинтайр считают, что афферентные волокна от окончаний ядерных сумок следуют только до мозжечка. Эти утверждения нельзя рассматривать, не учитывая ограничений методики, связанных с регистрацией реактивных потенциалов. Поэтому возникает вопрос: нельзя ли было бы обнаружить такое представительство, если бы мы знали, какие системы следует подвергать облегчающим воздействиям, чтобы сделать методику более чувствительной.

Что касается рецепторов мышц, являющихся «собственными измерительными приборами», то, по-видимому, ясно, что сухожильные рецепторы Гольджи служат обычно для регистрации напряжения, тогда как импульсы из веретен, вероятно, расцениваются по соотношению картин импульсации, берущей свое начало в окончаниях ядерной сумки и миотрубки. О последних мы знаем слишком мало, чтобы сказать что-либо определенное. Они могут находиться в состоянии покоя, когда сократимая часть миотрубки сокращается и натягивает ядерную сумку. В соответствии с представлениями о саморегуляции можно принять окончания ядерной сумки за «регистраторы длины», измеряющие разницу в длине между интрафузальными и экстрафузальными

волокнами. Шеррингтон (1900b, 1924) также считал их регистраторами длины. Выполняя эту роль, окончания ядерной сумки обладают свойством давать разряды с частотой, приблизительно пропорциональной длине интрафузального волокна (Элдред, Гранит и Мертон, 1953).

Новые сведения по рецепторам растяжения в мышцах, отличные от упоминавшихся, были получены Купером, Даниелем и Уиттериджем (1951, 1953) на мышцах глазного яблока у козы. Купер (1953) недавно описал рецепторы растяжения в мышцах языка у человека.

Глава VIII

СЕНЗОРНЫЙ АНАЛИЗ И СИНТЕЗ

1. Общие анатомические принципы

Под различением понимают способность отделять одно чувственное восприятие от другого. Первоначально это свойство относили к дифференциации в анатомических структурах, что нашло свое высшее выражение в топографической карте проекций в коре мозга высших животных, у которых имеются высокоразвитые поля специальных чувств и моторной регуляции. Однако такое топографическое разделение подразумевает также существование одиночного пути или рефлекторной дуги, по которым импульсы от одной точки проводятся отдельно от импульсов от какой-либо другой точки. Хорошим примером значения топографического фактора является *fovea* приматов, проецируемая в стриарную область коры в сильно увеличенном виде. Другим примером может служить карта проекций соматической чувствительности тела в таламусе, разработанная Хеннеманом и Маунткестлом (1948) при помощи методики реактивных потенциалов. К вопросу о проекции чувствительности я вернусь ниже. Задача этого короткого введения состоит лишь в том, чтобы подчеркнуть основной топографический принцип. Если мы не примем, что различение каким-то образом основывается на разных анатомических элементах, по-разному расположенных в мозге, то придется отказаться от какого-либо объяснения этого свойства.

Какова бы ни была природа центральных механизмов, они должны обладать способностью расшифровывать частотный код. Обратимся в первую очередь к общей проблеме, заключающейся в том, как осуществляется обособленность раздражения; так, если две соседних осязательных точки кожи могут быть различены, частотный код должен передать «обособленность» каждой из них. В чем заключается их обособленность? В предыдущих главах мы должны были отказаться от представления о соотношении 1:1 между кожным рецептором, нервным волокном и клеткой мозга; если бы это соотношение существовало, то оно могло бы служить доказательством чисто анатомической обособленности. Это было бы аналогично тому, что в фотографии и в технике изготовления клише достигается так называемой тон-

костью зерна. Изображение проецируется по частям для соответствующих участков прототипа и репродукции, причем зерно должно быть тем тоньше, чем больше желательно воспроизвести деталей. В гл. II кожу и сетчатку приводили в качестве примеров, показывающих, что частотный код позволяет использовать такие принципы (например, перекрытие полей разных размеров), применение которых при репродуцировании было бы вредно. Как было показано выше, наличие «тонкости зерна» в сетчатке имеет определенное значение и достаточно оправдано. Однако даже в *fovea* невозможно найти такой одиночный путь от рецептора к зрительному нерву, в котором бы полностью отсутствовали связи с синаптической сетью специфических вставочных нейронов. У человека имеется 3—6 млн. колбочек, 125 млн. палочек и только около 1 млн. волокон зрительного нерва (Поляк, 1941). Таким образом, влияние вставочных нейронов всегда может изменить природу чувствительной сигнализации вследствие процессов, связанных с перекрытием рецептивных полей, и это может вносить в характер реакции такие же изменения, какие наблюдаются в реакциях волокон с большими рецептивными полями. Кроме того, мы еще не учитывали возможности взаимодействия при дальнейшей передаче сигнализации в мозг.

В сетчатке, ухе, коже и вестибулярном аппарате проблема периферического различения составляет скорее вопрос организации, чем полной анатомической изоляции. Рецептивное поле, если оно большое, наиболее чувствительно в середине. В глазе оно может сужаться или расширяться в зависимости (среди прочих других факторов) от состояния адаптации. Это согласуется с фактом, что темноадаптированный глаз с его сильно конвергирующими путями высокочувствительных палочек интегрирует действие света при слабом освещении (большие поля), тогда как светлоадаптированный глаз (маленькие поля) является органом, приспособленным для различения (ср. Гранит, 1947). Однако обе функции могут осуществляться при помощи одного и того же нервного волокна, так как в зависимости от состояния адаптации его спектральная чувствительность может характеризоваться соответствующими доминаторами палочек или колбочек (см. гл. I). При этих двух состояниях адаптации волокно, связанное с обоими типами доминаторов, работает, так сказать, в разном контексте, причем в нем самом и в соседних элементах возникают другие частотные комплексы импульсов. В одном контексте оно функционирует как скотопический доминатор, в другом — как фотопический (см. гл. IV). Модуляторы (см. гл. IV), подобно некоторым дискретным хорошо локализованным модальностям в коже (см. гл. II), могут быть представлены особенно малыми рецептивными полями.

В вестибулярном аппарате (см. гл. III), имеющем дело с тремя пространственными координатами, существует такая же организация для сигнализации о положении в пространстве, состоящая в определенном комплексе перемещений.

В коже рецептивное поле (см. гл. II) представляет собой сложный комплекс нескольких смешанных друг с другом модальностей, часть которых вызывается простым осязательным раздражением, а часть — давлением. Поля также перекрывают друг друга, причем большие поля включают в себя меньшие; самые маленькие поля, по-видимому, связаны с инкапсулированными или другими организованными окончаниями с высоко развитой специфичностью. Модальность можно изобразить в виде рельефной карты на кожной поверхности, где пики будут соответствовать высокой чувствительности, а впадины — низкой чувствительности. Разделение путей для разных чувств происходит лишь на уровне спинного мозга, как хорошо известно из многочисленных клинических наблюдений, касающихся, например, отделения болевой и температурной чувствительности от ощущения давления, а также различения соседних точек и ощущения положения. Дальнейшее разделение в пределах каждой модальности осуществляется при помощи волокон разных диаметров. Такое анатомическое разделение может способствовать дифференциации в пределах перекрывающихся друг друга рецептивных полей.

Уже одно перекрытие само по себе могло бы служить механизмом для анализа в пределах одной модальности, поскольку несколько соседних точечных прикосновений может активировать одно, два или несколько волокон с относительно различной интенсивностью, в зависимости от расстояния точек прикосновения от центра каждого поля, участвующего в перекрытии. Таким образом, возможны различные комбинации не только благодаря перекрытию, но и вследствие разной чувствительности середины и краев рецептивного поля.

В заключение следует сказать, что особенности анатомического строения, неприемлемые в качестве периферической основы «обособленности», можно было бы понимать как компромисс между разделением и перекрытием. Чувствительный «вход» приспособлен к особому рода «приемнику», имеющему дело с комплексами импульсов, исходящих из перекрывающихся друг друга полей. Я не был бы удивлен, если бы различные центральные структуры оказались организованными таким образом, что одни соответствовали бы большим, а другие малым рецептивным полям. Однако до сих пор исследование чувствительных проекций с точки зрения свойств органов чувств развито очень слабо. Оно касается главным образом грубых анатомических различий в чувствительных проекциях разных участков. Мы обладаем еще очень небольшим материалом для анализа вопроса о рецепторах и чувственном восприятии с электрофизиологической точки зрения.

На каждой ступени наших знаний для значительной части понятий о сенсорных механизмах подыскивают аналогии из области физики или техники, соответствующие состоянию этих наук в данный период. В настоящее время такую роль играют

сервомеханизмы и электронные машины. Согласование в чувствительно-двигательной дуге, осуществляемое через мышцу, торможение в ответ на растяжение (подробно описанное в гл. VI и VII) — все это легко представить в виде отрицательной и положительной обратной связи в сервомеханизмах. Однако в действительности ни одно из многочисленных новых открытий не было сделано, исходя из приведенных соображений; все они явились результатом биологических экспериментальных исследований в их классической форме. Идея сервоуправления практически так же стара, как и экспериментальная физиология: представление Клода Бернара о постоянстве внутренней среды, высказанное в 1865 г., связано со спорами о сервомеханизмах, в то время так же распространенных, как и в настоящее время. Этими замечаниями я не собираюсь оспаривать того факта, что могут существовать экспериментальные исследования, в основе которых лежат физические аналогии.

Я хочу лишь сказать, что наши теории, для того чтобы подготавливать почву для дальнейших экспериментальных исследований, должны основываться на действительно имеющихся биологических данных, а не на физических аналогиях. Такими твердо установленными фактами являются наличие рецептивных полей с максимумом чувствительности в их середине, а также перекрытие полей. То же самое можно сказать относительно временных характеристик пика и о частотном коде. Так, например, разница во времени между моментом прихода звука к одному уху и к другому является, как известно, средством анализа звукового пространства. Из работы Кахала (1900, 1904) мы знаем, что нервные центры организованы на принципе перекрытия расширяющихся секторов. Следовательно, следующий этап исследования должен заключаться в изучении физиологии этих «секторов» с точки зрения периферии. То, что это многообещающий путь исследования, уже было показано Маршаллом, Вулси и Бардом (1941), которые при помощи методики реактивных потенциалов коры мозга исследовали чувствительное представительство осязательных волосков кожи у кошек и обезьян. Было обнаружено, что каждая зона коры состоит из участка с максимальным первичным ответом, окруженного кольцом с субмаксимальной реакцией. Края соседних периферических областей с субмаксимальной реакцией сильно перекрывают друг друга и в области перекрытия обычно наблюдается определенное взаимодействие (см. также Амассиян, 1952; Чанг, 1953).

2. Частотный код

Чем дальше от рецепторов к центрам, тем сигнализация, по-видимому, больше трансформируется. В глазе это происходит уже в сетчатке, в результате чего возникает реакция на включение и выключение с различным соотношением между тем и

другим эффектами, о чем уже подробно говорилось выше. Самым первым возникает вопрос, как передаются сведения об интенсивности (являющейся у человека основой «яркости») у такого животного, как кошка, у которой соотношение между эффектами включения и выключения так изменчиво, что, по-видимому, должно нарушаться первоначальное соотношение между интенсивностью раздражения и частотой импульсов. К счастью, мы можем дать на этот вопрос вполне удовлетворительный ответ.

Для того чтобы было легче разобраться, рассмотрим сначала данные о работе мышцы. Наличие рефлекторного влияния со стороны органов чувств на мышцу совершенно определенно показывает, что величина рефлекторного сокращения является функцией «входной» частоты импульсов, если только они не подвергаются торможению в центре. Эдриан и Бронк (1928, 1929) исследовали моторную регуляцию сначала на диафрагмальном нерве (в связи с регуляцией дыхания), а затем и на примере сгибательного рефлекса и перекрестного разгибательного рефлекса. Оказалось, что в этих рефлексах существует два механизма градации ответа: один осуществляет градацию *выходной частоты* импульсов, идущих к мышце (диафрагма и сгибатель), другой, в дополнение к первому, регулирует число активных моторных единиц (перекрестный разгибатель).

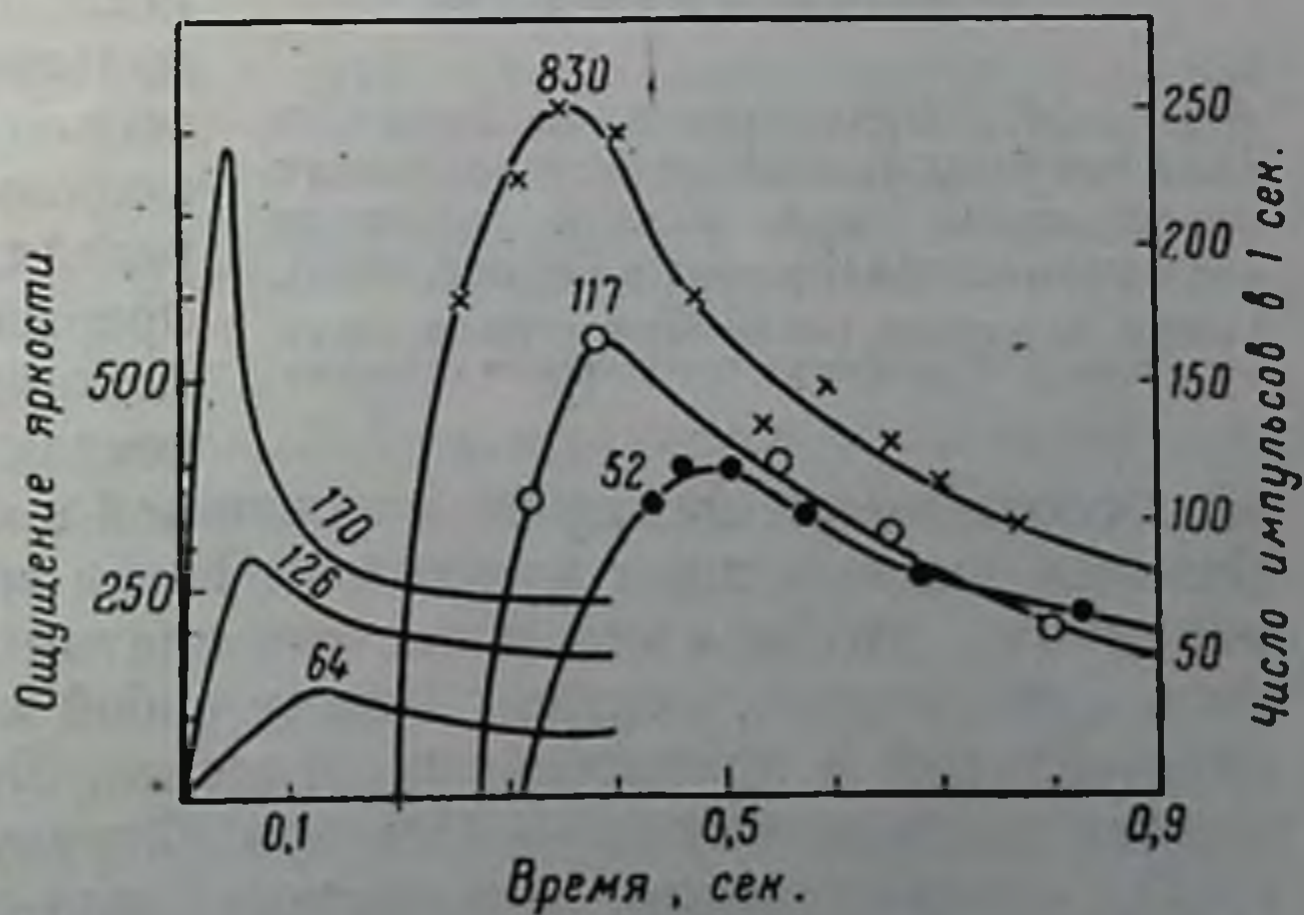
Возвращаясь к фиг. 132 (гл. VII), напомним, что мышечное веретено при действии на него активирующих влияний из мозга через диффузную γ -систему дает разряды импульсов очень большой частоты без малейшего движения самой мышцы. Из этого ясно, что разряда высокой частоты в одной только системе может быть недостаточно, если при этом не действует какой-то дополнительный фактор (который мы называем «облегчением», или изменением уровня возбудимости), определяющий *число* нейронов, способных отвечать на ту или иную частоту импульсов. При обсуждении моносинаптического рефлекторного испытания указывалось также, что вокруг активных нейронов, посылающих импульсы в мышцу, имеется широкое кольцо ближайших к ним нейронов с подпороговым возбуждением, которые не удастся возбудить естественным раздражением. Следовательно, с точки зрения «интенсивности» центрального эффекта число нейронов и частота импульсов действуют в одном направлении. Одно из значений принципа расширяющихся секторов Кахала может заключаться в увеличении числа активных нейронов, для того чтобы обеспечить эффект. Так, при высоком уровне возбудимости спинного мозга (много «облегченных» мотонейронов) легчайшего растяжения мышцы достаточно, чтобы вызвать рефлекс растяжения (гл. VI). Фактор «числа» в этом центре спинного мозга находится под постоянным влиянием со стороны других систем; он имеет значение также и в чувствительных центрах головного мозга, как это показывает реакция активации, создаваемая облегчающими системами с генерализованным действием (см. гл. III).

С точки зрения этих данных из области моторной регуляции естественно предположить, что, если очень маленькой рецепторной площади не соответствует очень большая центральная проекция, как в случае *fovea* человека, единственная возможность какой-либо активации центра заключается в перекрытии больших рецептивных полей, что и имеет место в действительности. Такое перекрытие должно сказываться и в центральной нервной системе. Шол (1954) недавно исследовал зрительную кору и на основании полученных результатов вычислил, что около 5000 нейронов может активироваться непосредственно импульсами от одиночного волокна таламуса и что нейрон в зоне Дженнари может включать в свое дендритное поле до 4000 нейронов. Большинство актов различения в повседневной жизни осуществляется при помощи взаимоперекрывающихся полей уже на периферии. К этому, как указывал Кахал, прибавляется огромное расширение путей в центральной нервной системе.

Хотя число активированных клеток или волокон, насколько это известно из всех данных о деятельности центральной нервной системы, является важным фактором в механизме интерпретации частотного кода, было бы нелепым объяснять чувствительный эквивалент «интенсивности» одной лишь частотой. Однако, поскольку число активных единиц все же является важным, необходимо учитывать скорее деятельность статистических комплексов единиц, чем отдельных единиц.

Следствием этого является тот факт, что трансформированные частотные комплексы, хотя они, возможно, и теряют некоторые свои особенности, рассматриваемые как первичное отражение интенсивности раздражения в виде частоты импульсов, могут тем не менее сохранить это соотношение между интенсивностью и частотой в общей форме. Другое следствие заключается в том, что при помощи частотного кода (как будет показано ниже) может передаваться несколько типов информации одновременно по одному и тому же каналу.

Теперь я могу вернуться к некоторым особым сторонам вопроса, таким, как частота импульсов и интенсивность раздра-



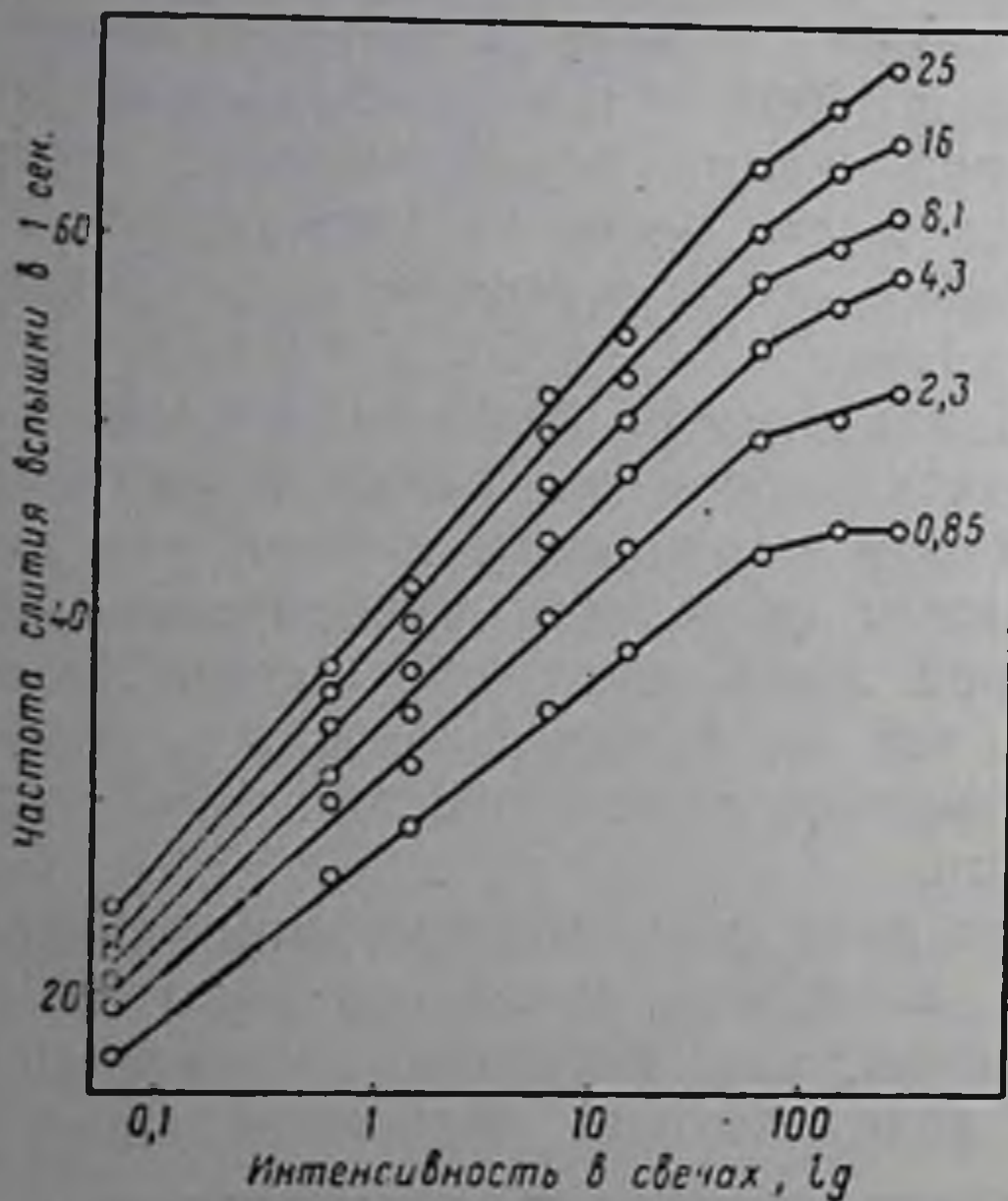
Ф и г. 146. Сравнение ощущения яркости у человека с частотой импульсации в зрительном нерве угря (Эдриан, 1928).

Ощущение яркости дано в условных единицах. Цифры на кривых показывают интенсивность раздражающего света в люксах.

жения в сетчатке и вообще в зрении. На фиг. 146, взятой из ранней сводки Эдриана (1928), приведено сравнение субъективно воспринимаемой яркости света и изменений частоты импульсов в зрительном нерве угря. Следует напомнить, что подсчет частоты импульсов в то время был очень грубым, производился на целом нерве и давал, таким образом, лишь средние величины. Величины яркости взяты по измерениям Брока и Зульцера (1902), неоднократно подтвержденным (см., например, Гранит и Хаммонд, 1931). «Сравнение разрядов импульсов в зрительном нерве угря, — пишет

Эдриан, — с яркостью зрительного изображения у человека похоже на сравнение кусочка мела с сыром; однако такое сравнение, по-видимому, оправдано вследствие сходства обеих серий кривых. Кривые, полученные на нерве угря, показывают, что в данном случае процессы значительно более растянуты во времени, как этого и следовало ожидать у холоднокровного животного, однако общая форма кривых при разных интенсивностях света удивительно похожа в обоих случаях» (Эдриан, 1928).

Энрот (1952, 1953) провела исследования, которые, используя выражение Эдриана, можно назвать сравнением мелков двух сортов. Она определяла частоту слития прерывистого раздражения (мельканий) в отдельных элементах сетчатки и исследо-



Ф и г. 147. Зависимость воспринимаемой частоты слития от интенсивности раздражения при разной площади светового пятна (Гранит и Гарпер, 1930). Цифры на кривых показывают площадь светового пятна. Периферия поля зрения человека.

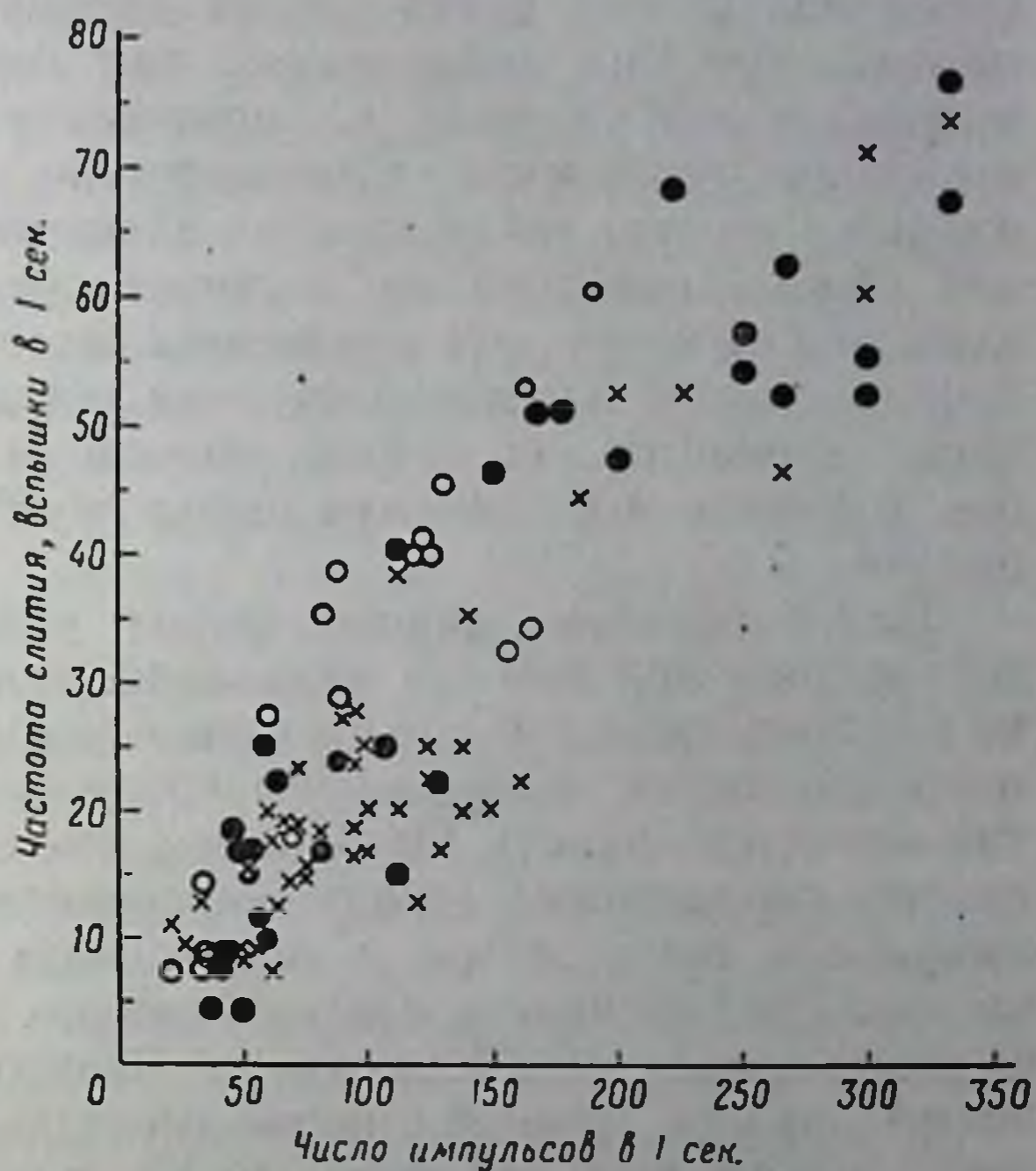
вала соотношение между этой величиной и частотой импульсов на большом числе разных элементов. Чтобы понять это, необходимо напомнить, что яркость и частота слития мельканий, определяемая субъективно, связаны между собой простой зависимостью, справедливой в значительных пределах. Эта зависимость выражается законом Ферри — Портера (Ферри, 1892; Портер, 1898, 1902), утверждающим, что частота, при которой мелькающий свет кажется слившимся, пропорциональна логарифму яркости (фиг. 147). Устройство мелькающего фотометра, служащего для измерения яркостей разно окрашенного света, основано на этом законе, позволяющем обойти трудности сравнения света разной окраски. Ясно, следовательно, что если яркость света опре-

деляется частотой импульсов, а также частотой слития, то оба эти фактора должны быть связаны друг с другом какой-то очень простой зависимостью. Таким образом, в определении частоты слития мы имеем другой путь изучения соотношения между частотой импульсов и яркостью, если принять, что кошка и человек вряд ли значительно отличаются друг от друга в отношении столь элементарных свойств зрения.

Частоту слития в отдельных элементах как для эффекта включения, так и для эффекта выключения можно определить достаточно точно; это будет та частота мелькания света, при которой каждая вспышка уже не вызывает отдельный залп импульсов. На фиг. 81 показана реакция на мелькания вплоть до момента слития. Подробности этого исследования можно найти в работе Энрот (1952).

Из очень большого числа опытов, в которых эффекты включения и выключения в отношении частоты слития не отличаются друг от друга, Энрот (1953) вычертила график, представленный на фиг. 148,

в котором показана зависимость между начальной частотой импульсов и частотой слития¹; эта зависимость оказалась линейной. Таким образом, частота слития является мерилем частоты импульсов. Поскольку частота слития служит также мерилем яркости, ясно, что яркость является простой функцией частоты импульсов в момент слития. Позднее было показано, что такое же соотношение наблюдается и для светлоадаптированного глаза, раздражаемого светом большой интенсивности (Додт и Энрот, 1953).



Фиг. 148. Соотношение между частотой слития и начальной частотой импульсации при различных условиях (Энрот, 1953).

● эффект включения; × эффект выключения;
○ неидентифицированная реакция. Подробности см. в тексте.

¹ Под начальной частотой импульсов (см. Энрот) автор понимает частоту импульсов в начале разряда, отводимого при помощи микроэлектродов от одиночного элемента сетчатки при включении или выключении. — Прим. ред.

С полным основанием можно сказать, что процессы, протекающие в сетчатке при действии мелькающего света, чрезвычайно сложны. так как в них участвуют как торможение, так и возбуждение. Высокая степень временного различения между светом и темнотой, обнаруженная Энрот также и в больших элементах сетчатки, т. е. в элементах с большими рецептивными полями, вряд ли была бы возможна на основе одного лишь процесса возбуждения. С этой точки зрения данные Энрот интересны еще и потому, что они показывают, как благодаря взаимодействию процессов возбуждения и торможения становится возможным временное различение. Следовательно, наиболее удивительным является то, что такая простая закономерность, как установленная Энрот, выведена из изучения нескольких элементов. Все элементы не могут дать наивысших частот слития, однако в достаточно большой группе элементов всегда имеется значительное число элементов, способных давать высокую частоту импульсов, и именно эти элементы определяют верхний предел частоты слития.

Таким образом, данные Энрот объясняют физиологически фотометрию при помощи мельканий; такая фотометрия основана на том представлении, что частота импульсов должна быть мерилем «интенсивности», эквивалентом которой в субъективном восприятии является яркость. Отдельные элементы ведут себя поразному, однако соотношение между интенсивностью света и частотой импульсов сохраняется в общем виде для всей группы элементов. Необходимость статистического подхода к этой проблеме подчеркивалась Мак-Калохом и Питтсом (1948), однако здесь также нужен точный экспериментальный анализ, подобный тому, какой был проведен Энрот, установившей связь между яркостью, частотой слития мельканий и частотой импульсов.

Подобный же пример представляет собой восприятие скотопической яркости, зависящей от скотопического доминатора (гл. IV), который в свою очередь зависит от спектральной чувствительности зрительного пурпура. Доннер и Гранит (см. фиг. 54—56) много времени посвятили изучению спектральной чувствительности отдельных доминаторов в темноадаптированном глазе кошки. Цель их работы заключалась в том, чтобы увеличить число наблюдений на одиночных элементах и иметь для построения кривой как можно больше точек, полученных при отведении микроэлектродом на живом глазе. Обычно нам удавалось наблюдать импульсы от одного элемента в течение нескольких часов. Было обнаружено (см. гл. IV), что многие элементы, будучи изолированы, дают значительные и определенные отклонения от спектральной чувствительности зрительного пурпура. При усреднении величин, полученных на нескольких элементах, или, еще лучше, при электроретинографической регистрации при помощи нового метода электрического резонанса (Гранит и Вирт, 1953) получают среднюю скотопическую кривую видности, которая сов-

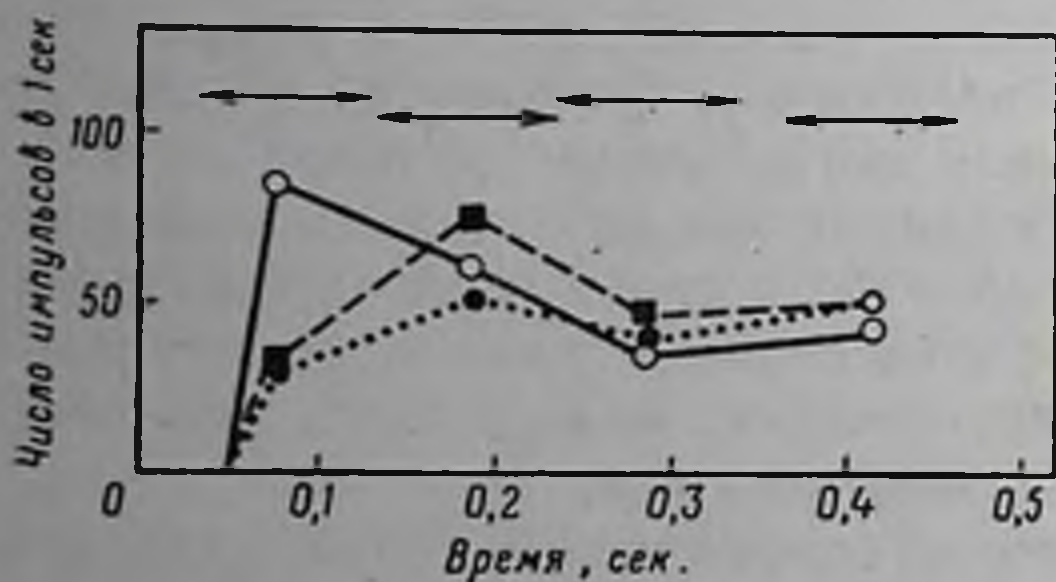
падает с точками, установленными на человеке психофизическими методами (Стайлс и Смит, 1944) и на кошке — при измерении воспринимаемой яркости при помощи поведенческих тестов (Гюнтер, 1952). Это показывает, что психофизические процессы включают анализ и усреднение. Теоретически этот случай представляет большой интерес, поскольку он указывает на весьма совершенную корреляцию свойств на разных уровнях: спектральная светочувствительность зрительного пурпура в рецепторах; точное воспроизведение этой кривой при помощи регистрации электроретинограммы преимущественно палочкового глаза при темновой адаптации; значительные вариации чувствительности в отдельных волокнах зрительного нерва (например, горб и изменения формы кривой), возникающие вследствие сложной природы рецептивных полей и взаимодействия в них. Наконец, в центральной нервной системе снова происходит «синтез» первоначальной фотохимической кривой, осуществляющийся либо в результате процессов усреднения, либо, возможно, благодаря какому-то выбору, в результате чего кривая поглощения зрительного пурпура отражает деятельность большого числа отдельных элементов. Такое усреднение весьма вероятно в связи с разнородностью рецептивных полей. Связанной с этой функцией является восприятие яркости или интенсивности, которое может быть основано на средней частоте импульсов во всем разряде.

Выше я подчеркивал, что одна из особенностей периферической организации состоит в сильном перекрытии рецептивных полей. Поскольку интерпретацию интенсивности («яркость»), основанной на частоте импульсов, нужно представлять себе в виде какого-то процесса усреднения, ясно, что большие перекрывающиеся друг друга поля могут играть важную роль, поддерживая процесс усреднения. Самые большие ганглиозные клетки в сетчатке кошки получают информацию от тысяч рецепторов. Эти клетки (доминаторы), по-видимому, и предназначены для усреднения яркости; их же собственные отклонения от средней частоты импульсов усредняются вторично в центральной нервной системе на основе большого числа элементов.

Избранные примеры характеризуются большой четкостью и показывают, как при помощи частотного кода на статистической основе может передаваться интенсивность раздражителя и ее психофизический эквивалент — яркость, несмотря на значительное взаимодействие в сетчатке и последующую трансформацию сигналов. Они показывают также, что необходимо отдавать предпочтение экспериментальным данным по сравнению с аналогиями.

Существуют ли данные в пользу того, что по одному и тому же волокну может передаваться несколько разных сигнализаций одновременно? В связи с этим вопросом можно привести другой интересный пример из области зрения. Данные были получены при помощи регистрации импульсов в одиночных элементах

сетчатки кошки и составляют основу концепции Доннера (1950). Следует напомнить, что кривая зависимости частоты импульсов в элементах сетчатки, регистрируемых в условиях темновой адаптации, от длины волны света в общих чертах сходна с широкой доминаторной кривой спектральной чувствительности, характерной для поглощения света зрительным пурпуром. С другой стороны, как уже указывалось, элемент представляет собой конвергирующую структуру, содержащую очень большое число рецепторов. Возникает вопрос: может ли при помощи частотного кода одиночного элемента передаваться реакция рецепторов, не обладающих зрительным пурпуром и легко выявляемых в индивидуальных доминаторных кривых? При допущении, что такой процесс невозможен, кривые, показывающие изменения частоты пиков во времени (см. фиг. 146), можно сделать идентич-



Ф и г. 149. Изменения во времени частоты импульсов (эффект выключения) в элементах с эффектом включения — выключения после прекращения света (Доннер, 1950).

○ длина волны раздражающего света 600 мμ;
 ■ длина волны раздражающего света 520 мμ;
 ● длина волны раздражающего света 460 мμ.
 Интенсивность света в 100 раз больше пороговой. Фон спонтанной активности 27 имп/сек. При всех длинах волн одинаковое «раздражение» зрительного пурпура.

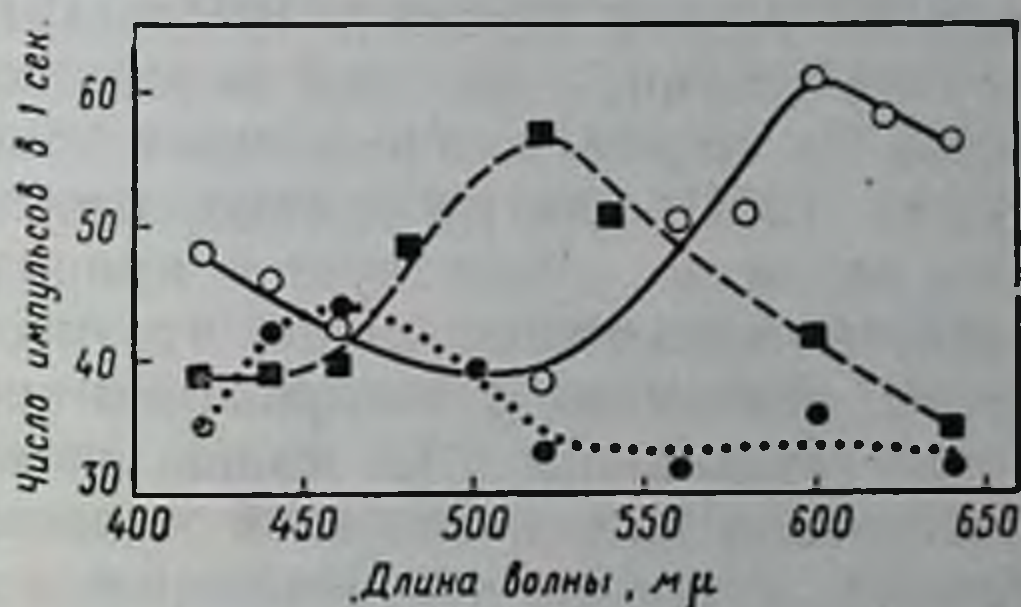
ными друг другу при разных длинах волн, если подобрать энергию света так, чтобы его действие вызывало одинаковое раздражение зрительного пурпура, т. е. чтобы количество поглощенного света было постоянным. Однако показано, что этого можно добиться только у ограниченного числа элементов. Во многих других элементах при таком подборе интенсивностей света изменение частоты импульсов во времени — так называемый дифференциал частота импульсов — специ-
 время

фически изменяется при изменении длины волны. Пример такого рода показан на фиг. 149. Было найдено, что при длинах волн 600 мμ (красный), 520 мμ (зеленый) и 460 мμ (синий) дифференциал $\frac{\text{частота импульсов}}{\text{время}}$

имеет максимумы спустя 0,03, 0,17 и 0,24 сек. соответственно. Отсюда можно измерить частоту импульсов во все три момента времени и построить для них кривые зависимости частоты импульсов от длины волны света, как это и сделано на фиг. 150. Таким образом выявляется цветовая специфичность, выраженная в частоте импульсов, соответствующей трем максимумам. Наиболее интересным здесь является второй «красный» максимум в фиолетовой области спектра, наличие его, возможно, объясняет с физиологической точки зрения тот факт, что смесь красного и

синего кажется фиолетовой. Такой результат может определяться свойствами как рецепторов, так и нервных структур сетчатки, или же и теми и другими вместе; однако ясно, что он не связан с ганглиозными клетками, которые служат лишь для суммирования сигналов и передачи конечного результата в виде частотного кода. Данные Мотокава (1949а—с, 1950) о повышении чувствительности сетчатки к поляризующему току после предварительного освещения светом разной длины волны указывают на наличие аналогичных временных факторов при цветовосприятии; то же самое относится к скорости возникновения ощущения разного цвета (сводку старых работ см. Биллс, 1920; Клейтман и Пьерон, 1925). Согласно Чангу (1952а, б), такую же относительную последовательность процессов можно проследить у кошки вплоть до коры.

Обычно считают, что кошки цветослепы; такое мнение может быть правильным или ошибочным. Рассматриваемое явление необязательно связано со степенью использования животным механизма цветовосприятия, который может быть рудиментарным и замаскированным скотопическим и фотопическим доминаторами. Кривые последних, за редкими исключениями, являются единственными, которые можно получить на кошке, отводя импульсы от одиночных элементов (не считая непрямых методов, таких,



Фиг. 150. Средняя частота импульсов за период длительностью 0,1 сек., соответствующий вершинам максимумов частоты для красного, зеленого и синего света (Доннер, 1950).

О данные по 5 опытам со средней величиной интервала до начала подсчетного периода, равной 0,03 сек.; ■ данные по 5 опытам со средней величиной этого интервала 0,17 сек.; ● данные по 4 опытам со средней величиной интервала 0,24 сек. Результаты опытов на 9 элементах. Одинаковое «раздражение» зрительного пурпура. Объяснение см. в тексте.

как только что упомянутый метод Доннера, а также методов электрической поляризации и избирательной адаптации). Во всяком случае наиболее важно экспериментально доказать тот факт, что импульсы в одиночных волокнах способны передавать информацию разного типа при помощи частотного кода.

У животных с большим количеством модуляторов, как, например, змея, голубь и до некоторой степени лягушка (см. гл. IV), цветовосприятие, вероятно, основано как на топографических особенностях распределения модуляторов, так и на специфических частотных комплексах импульсов. Для модуляторов изменение частоты импульсов во времени не анализировали. Мы не должны уделять слишком много внимания теоретическим обобщениям, известным как трихроматическая, четырехкомпонентная или полихроматическая теории, до тех пор, пока остается

неизвестным, каким образом мозг и, в частности, стриарная область «оценивают» получаемую информацию. Процесс усреднения может осуществляться на основе принципа трихроматии, и мне трудно представить себе, чтобы какую-либо из этих теорий, можно было противопоставить данным, получаемым на волокнах зрительного нерва. С таким же основанием можно утверждать, что данные относительно доминаторов бессмысленны, так как последние лишь в редких случаях имеют форму обычных усредненных кривых, полученных по субъективным измерениям яркости при фотопическом и скотопическом зрении. Физиолог должен продвигаться в своих исследованиях при помощи физиологических методов и всегда их придерживаться. Различение цвета, несомненно, легче понять на основе модуляторно-доминантной теории (Гранит, 1945b, 1947), нежели на основе любой другой теории, в которой исходят из вычислений и даже из расчетов на основе воображаемых кривых, как, например, в теории, Гехта (1931), или из кривых, имеющих большее сходство с тем, что, вероятно, существует в природе. Подобные математические расчеты доказывают лишь, что происходящие в организме процессы, связанные с восприятием зрительной информации, достаточно гармоничны и их можно воспроизвести в виде логического построения на основе какой-то части надежных психофизических данных, а так же что некоторые исследователи оказались достаточно изобретательными в установлении между имеющимися данными логической связи.

Различение яркости и цвета представляет собой лишь две стороны зрительной сигнализации. Одно и то же волокно проводит импульсы, возникающие как при включении, так и при выключении света. Можно, следовательно, ожидать, что вспышка красного света будет видна дважды — при включении и при выключении. Однако при кратковременном освещении мы не видим двух следующих друг за другом красных вспышек, а скорее видим красную (при включении) и зеленую (при выключении). Механизм этого хорошо известного явления последовательного контраста в настоящее время совершенно неизвестен; однако следовало бы выяснить, в чем еще заключается значение эффекта выключения в элементах, которые при выключении света не дают периода покоя (как, например, в волокнах, в которых наблюдается поствозбуждающее торможение). Наиболее вероятно, что этот эффект играет роль в различении движения и его направления. Движение линии или точки по зрительному полю вызывает вспышки импульсов на включение и на выключение, причем следовые импульсы на выключение лучше сигнализируют о направлении движения, нежели период покоя (ср. Барлоу, 1953a, b). Движение, сопровождающееся сменяющимися друг друга включениями и выключениями, вероятно, играет роль также и в восприятии контуров предметов. Глаз редко бывает совершенно неподвижен; даже при фиксации взгляда он движется (Лорд, 1952; Барлоу, 1952),

совершая небольшие колебания и скачки, так что сменяющие друг друга эффекты включения и выключения могут создавать динамический комплекс импульсов в тех участках сетчатки, где имеется пространственный градиент интенсивности или цвета¹. Риггс и другие (1953), сравнив действие «неподвижного изображения» с действием изображения в глазе с нормальным и преувеличенным по сравнению с нормой движениями, нашли, что в первом случае изображение имеет тенденцию исчезать, это находится в соответствии с результатами более ранней работы по «фиксационной слепоте». Небольшие скачкообразные движения глаза могут также помочь нейтрализовать известные его несовершенства как оптического прибора. Я не думаю, что этими предположениями полностью объясняется значение эффекта выключения. Его роль выяснена еще далеко не полностью, особенно с точки зрения вариаций соотношения между эффектами включения и выключения. Об этих вариациях можно лишь сказать, что они, вероятно, служат для создания импульсных комплексов, облегчающих различение.

Таким образом, при помощи частотного кода одиночное волокно может передавать довольно многое, в особенности если учесть, что оно работает как «конечный общий путь» после одной или нескольких стадий трансформации сигналов в нервных структурах. Организация центральных приемников до сих пор остается совершенно неизвестной в связи с отсутствием соответствующих данных. Самый простой чувствительный к комплексу импульсов приемник, который я знаю, расположен на периферии. Это — открывающая клешню мышца рака-отшельника (*Eupagurus bernhardus*), исследованная Вирсма и сотрудниками (Вирсма и Адамс, 1950; Вирсма, 1951; Райпли и Вирсма, 1953). Раздражение одиночного аксона, иннервирующего открыватель клешни, вызывает сокращения двух типов: быстрое и медленное, в зависимости от ритма стимулов. До сих пор еще неизвестно, чем объясняется этот эффект — наличием двух типов концевых пластинок или свойствами различных мышечных волокон. Однако он имеется в быстро реагирующих мышцах рака, относящихся к определенному типу.

3. Корковое представительство чувствительности

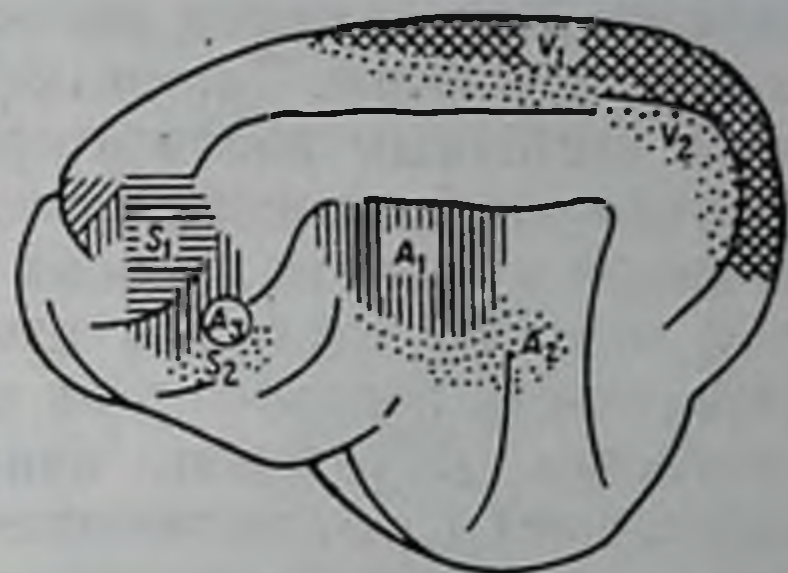
В классической психофизике зрение описывают обычно как синтетическое чувство, а слух — как аналитическое. Причина этого, рассуждая несколько упрощенно, заключается в том, что тренированное ухо может разлагать звуковые колебания на составляющие их компоненты, тогда как глаз, например при подравни-

¹ Благодаря введению контактных линз, служащих для отражения светового пучка, записывающего движение глаз, этот факт в настоящее время установлен с большой точностью (Риггс, Армингтон и Ратлиф, 1954; Дитчбарн и Гинсбург, 1953).

вании известного цветового уравнения Рейлея (1881) — литий красный + таллий зеленый = натрий желтый, не может отличать компонентов левой половины уравнения от однородного желтого. Как глаз, так и ухо устроены как чувствительные поверхности с очень точной центральной проекцией (обзор см. Фултон, 1949b). Однако глаз, хорошо «смешивая» цвета, не смешивает пространственных координат, за исключением того случая, когда воспринимается глубина. Ранние анатомические работы показали, что зрительная проекция как в коре, так и в четверохолмии, а именно в верхнем холмике (регулирующем движение глаз), представляет собой чрезвычайно точную карту сетчатки. Этот вывод был также подтвержден при помощи методики реактивных потенциалов (в отношении коры см., например, Тальбот, 1940; Тальбот, Вулси и Томпсон, 1946; Томпсон, Вулси и Тальбот, 1950; в отношении четверохолмия — Аптер, 1945). Восприятие цвета не отражено в пространственном распределении зрительной проекции, тогда как восприятие высоты тона, являющейся во многих отношениях акустической аналогией цвета, сигнализируется в центр в виде пространственного комплекса, соответствующего тональным свойствам чувствительной поверхности на периферии. Эта топографическая дифференциация является, вероятно, основой аналитических свойств слуха. Зрительная проекция, хотя ее и изучали тщательнейшим образом с анатомической стороны, до сих пор еще не привлекала к себе внимания с точки зрения различения яркости и цвета, а также бинокулярного зрения. Мы знаем ее главным образом с электрофизиологической стороны (см., например, Ванг, 1934; Джерард, Маршалл и Сол, 1936; Маршалл, 1949; Маршалл, Тальбот и Эйдез, 1943; Бишоп и Клер, 1953; Чанг и Каада, 1950; Юнг, Баумгартен и Баумгартнер, 1952), а это в настоящее время дает сравнительно мало для понимания зрительного акта. Поэтому я сначала остановлюсь на слуховой проекции, лучше изученной с точки зрения ощущения, а затем коснусь и некоторых важных психологических данных по зрительному восприятию *in statu nascendi*.

Как приходилось часто делать в этой книге, необходимо начать с работы Эдриана (1941), который обнаружил у кошки двойную проекцию пальцев в двух разных областях коры и, таким образом, положил начало представлению о двойном представительстве чувствительности. Тальбот, Вулси и Томпсон (1946) показали, что зрительная проекция также имеет двойное корковое представительство. Вулси и Уолцл (1942) и Эйдез (1943) дали первое описание слуховых зон I и II (см. также Бремер и Доу, 1939). С тех пор появилось много работ, посвященных, в частности, соматическим зонам I и II, слуховым зонам I и II и зрительным зонам I и II (для обзора см., например, Фултон, 1949b). Говорить здесь обо всех этих работах невозможно, однако в качестве сводки можно привести схему корковых зон (фиг. 151), взятую из обзора Бремера (1952).

Слуховая зона представляет особый интерес в связи с наличием в кортневом органе уха тональной локализации и своеобразным представительством этой локализации в сенсорной коре. Разберем сначала организацию периферического акустического «ксилофона», образованного основной мембраной, извивающейся по спирали улитки и составляющей основу кортиевого органа. Эта мембрана, узкая у основания улитки, расширяется к ее вершине. На ней расположены чувствительные механорецепторы — волосковые клетки, волоски которых соприкасаются с тонкой текториальной мембраной, служащей для них как бы крышей. О механорецепторах такого типа (вестибулярный орган, боковая линия) уже говорилось в гл. III. Для целей настоящего изложения спиральной формой основной мембраны можно пренебречь. Ее можно рассматривать как плоскую чувствительную поверхность, обладающую тональной локализацией.



Ф и г. 151. Чувствительные проекционные зоны коры мозга кошки (Бремер, 1952).

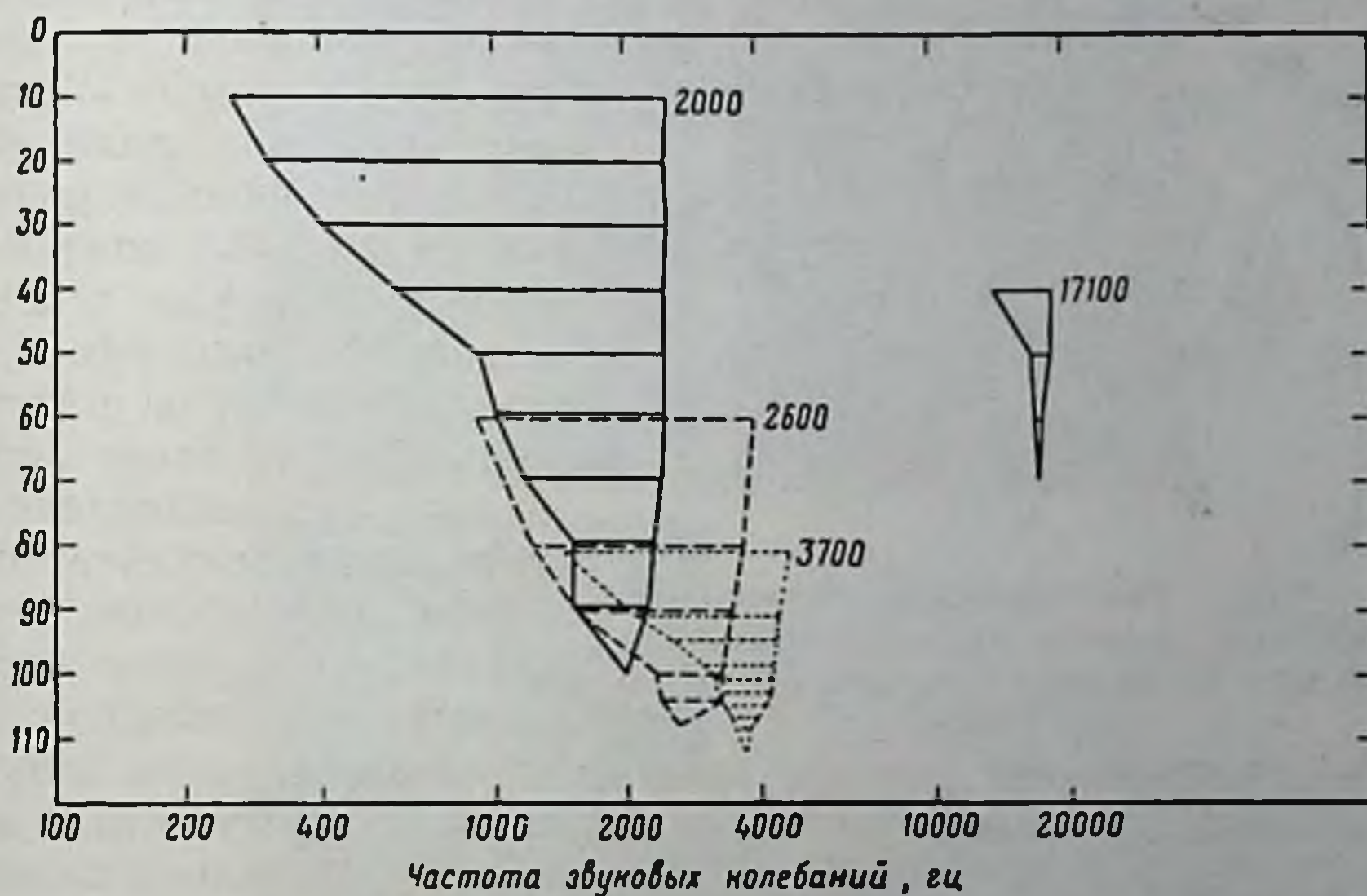
S_1 — соматическая зона I с ее подразделениями для разных участков тела; S_2 — соматическая зона II (подразделения не указаны); A_1 , A_2 и A_3 — слуховые зоны I, II и III; V_1 и V_2 — зрительные зоны I и II.

В свете более поздних исследований главная мысль известной резонансной теории слуха, созданной Гельмгольцем (об истории этого вопроса см. Бекеш и Розенблит, 1948), получила подтверждение скорее в тональной локализации специфических рецепторов, чем в особом механизме резонанса, как его понимали во времена Гельмгольца. Эту топографическую сторону вопроса изучали затем все последующие поколения исследователей, используя имеющуюся в их распоряжении технику, и в общем теория была подтверждена. Я начну с хорошо известных опытов Бекеш (1942) на модели улитки, а также прямых наблюдений за вибрацией перегородки улитки, проведенных на секционном материале, поскольку здесь по отношению к этому органу впервые был применен микрометод. Опыты показали сложный характер колебаний, возникающих при звуковом раздражении, и привели к построению частотной карты распределения тонов по улитке, хорошо согласующейся с картой, основанной на результатах других менее прямых методов. Как и предполагали, на низкие тона реагируют верхние отделы улитки, а на высокие — отделы вблизи основания. Недавно Тасаки, Девис и Легуикс (1952), отведя при помощи локального микроэлектрода микрофонный эффект улитки, получили еще одно подтверждение этой теории. Наконец, Тасаки (1953b), используя микроэлектроды Джерарда—Линга (см. выше, стр. 29), отвел импульсы от одиночного волокна нерва улитки, таким образом еще раз подтвердив при помощи прямого и чрезвычайно тонкого метода тональную локализацию.

Следовательно, чувствительная поверхность уха в известном смысле напоминает ксилофон; однако Бекешн показал, что не может быть и речи о серии резонаторов, поскольку прямое наблюдение над формой волны, проведенное на секционном материале при помощи стробоскопической методики (с помощью отражения света от мельчайших серебряных кристаллов, рассыпанных на перегородке улитки), показывает, что основная мембрана реагирует на вибрацию вместе с кортиевым органом и текториальной мембраной приглушенными колебаниями, захватывающими широкую область. С изменением частоты раздражения максимум амплитуды смещается по основной мембране, как об этом уже говорилось выше. Таким образом, кортиев орган является своего рода частотным анализатором с довольно низкой механической разрешающей способностью. Разрешающая способность увеличивается в области высоких частот, во всяком случае в тех пределах, которые доступны измерению (4000 гц). Однако по избирательности кортиев орган нельзя сравнить с совершенными электронными частотными анализаторами. В этом отношении он напоминает глаз, оптические свойства которого не представляют ничего замечательного по сравнению с совершенными линзами. Изображение точечного источника света на сетчатке окружено большим ореолом с постепенно уменьшающейся яркостью. В отношении глаза уже было показано, как при помощи нервных механизмов может быть повышена четкость восприятия изображения.

Каковы бы ни были дополнительные внутренние механизмы в ухе, они в конце концов используют частотный код; в этом отношении имеется большое сходство между ухом и глазом. И в том и в другом случае наблюдается спонтанная активность, которая после второго нейрона часто тормозится соответственно светом или шумом. В слуховых путях также наблюдается эффект выключения. Он был зарегистрирован при помощи микроэлектродов в мозге лягушки Эком и Эйлером (1943), в коленчатом теле кошки — Галамбосом с сотрудниками (Галамбос, 1952; ср. Галамбос, Розе и др., 1952), а также еще раньше в слуховой зоне коры — Бремером (1943). Галамбос отмечает, что некоторые нейроны, обладающие спонтанной активностью, тормозятся при действии шума и дают разряды импульсов, когда шум прекращается. Так же, как и в глазе, частота импульсов в отдельных нейронах может изменяться по-разному по мере увеличения интенсивности раздражения. В одних — при высокой интенсивности раздражения частота импульсов увеличивается, а латентный период уменьшается, в других — реакция, наоборот, тормозится, т. е. они ведут себя диаметрально противоположным образом. Результаты опытов на одиночных волокнах зрительного нерва при мелькающем свете показывают, что, несмотря на эти отклонения, интенсивность раздражения в общем передается частотой импульсов.

К сожалению, такой же подробный анализ частоты импульсов в волокнах слухового нерва отсутствует. Использование частотного кода больше изучено в отношении зрения. Однако близкая аналогия между зрением и слухом указывает, что использование этого кода в обоих случаях основано на сходных принципах, и это само по себе является существенным фактом. Успехи, сделанные в одной области, должны иметь значение и в другой. Так, в отношении модуляции анализатора механических колебаний в ухе можно упомянуть об известных данных Галамбоса и Девиса (1943, 1944), согласно которым одиночные нейроны вблизи порога имеют очень узкую настройку (фиг. 152), чем они напоминают



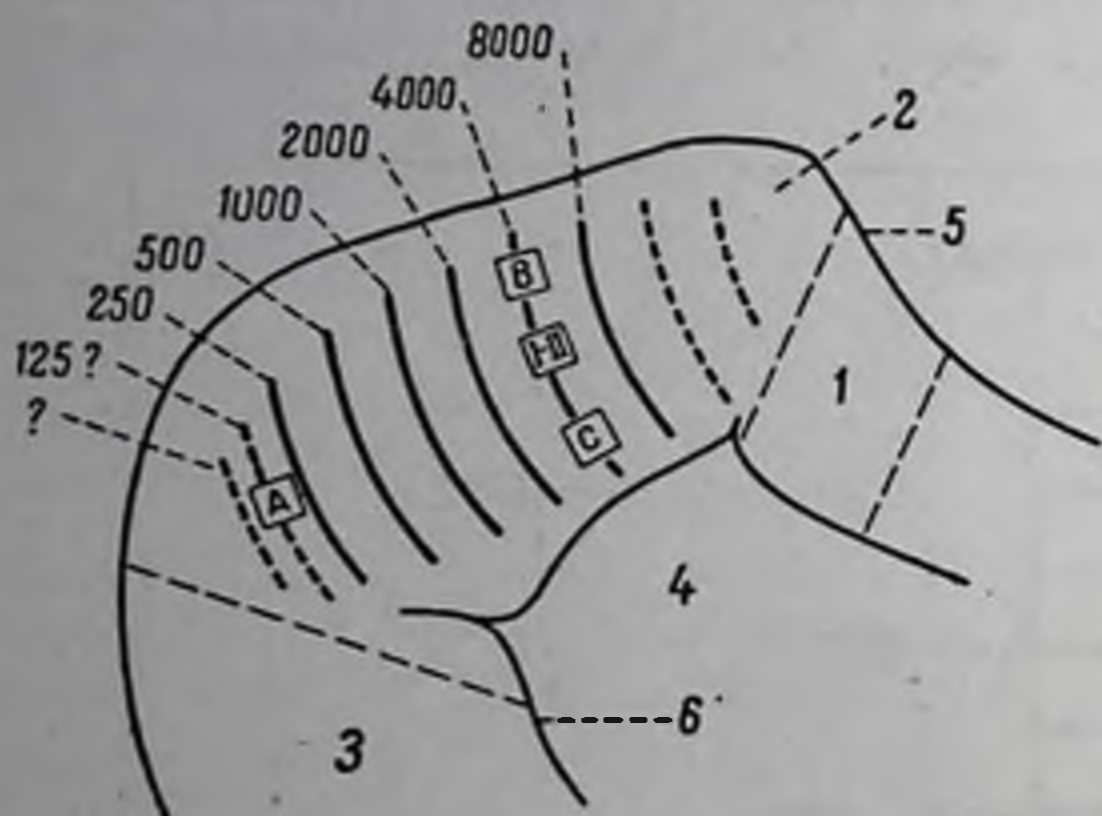
Ф и г. 152. Диапазон реагирования четырех волокон слухового нерва (Галамбос и Дэвис, 1943).

Кривые для трех волокон в левой части рисунка получены на одном и том же животном. Цифры на кривых показывают положение максимума чувствительности. Частота звуковых колебаний дана в логарифмической шкале. По оси ординат отложено напряжение в децибеллах ниже 2 в на выходе генератора, принятых за нуль.

модуляторы сетчатки. При увеличении интенсивности раздражения пределы воспринимаемых частот расширяются. Весьма вероятно, что торможение, которое оказывают друг на друга нервные элементы с близкими пределами воспринимаемых частот в зоне перекрытия, служит для увеличения остроты настройки анализатора механических колебаний в кортиевом органе, поскольку было найдено, что, когда сигналы поступают в кору, они оказываются очень четко организованными по определенному пространственному плану в слуховых зонах I и II (Вулси и Уолцл, 1942; Тунтури, 1950а, б; Хинд, 1953).

Работа Тунтури на собаках представляет особый интерес, так как он использовал модификацию известной стрихниновой методики Дюссер-де-Баррена (1934) с локальным повышением

чувствительности участков слуховых зон коры и регистрацией потенциалов, вызываемых раздражением звуковыми тонами. Стрихнин прикладывали локально при помощи полосок фильтровальной бумаги площадью 1 мм^2 , смоченных в 3-процентном растворе сернокислого стрихнина и окрашенных толуидиновым синим. Бумажку вскоре удаляли и участок исследовали, применяя определенные звуковые тона, по интенсивности близкие к пороговым величинам. Стрихнинизация приводила к увеличению реактивного потенциала (Кэртис, 1940). Затем активность этого локаль-



Ф и г. 153. Расположение окончаний афферентных волокон в средней эктосильвиевой зоне (в правом полушарии) (Тунтури, 1950).

1. — передняя эктосильвиева зона; 2 — средняя эктосильвиева зона; 3 — задняя эктосильвиева зона; 4 — сильвиева извилина; 5 — супрасильвиева борозда; 6 — эктосильвиева борозда. Цифры показывают частоту звуковых колебаний в герцах, которая при самой низкой интенсивности раздражения вызывает в соответствующей полосе стрихнинные пики. Расстояние между полосами 2 мм, и каждая полоса шириной 0,2 мм представляет 0,1 октавы. Квадраты указывают положение стрихнинизированных участков коры, которым соответствуют кривые, помещенные в оригинальной работе. Полосы, отмеченные прерывистой линией, экспериментально не определялись; их положение указано на основании косвенных данных.

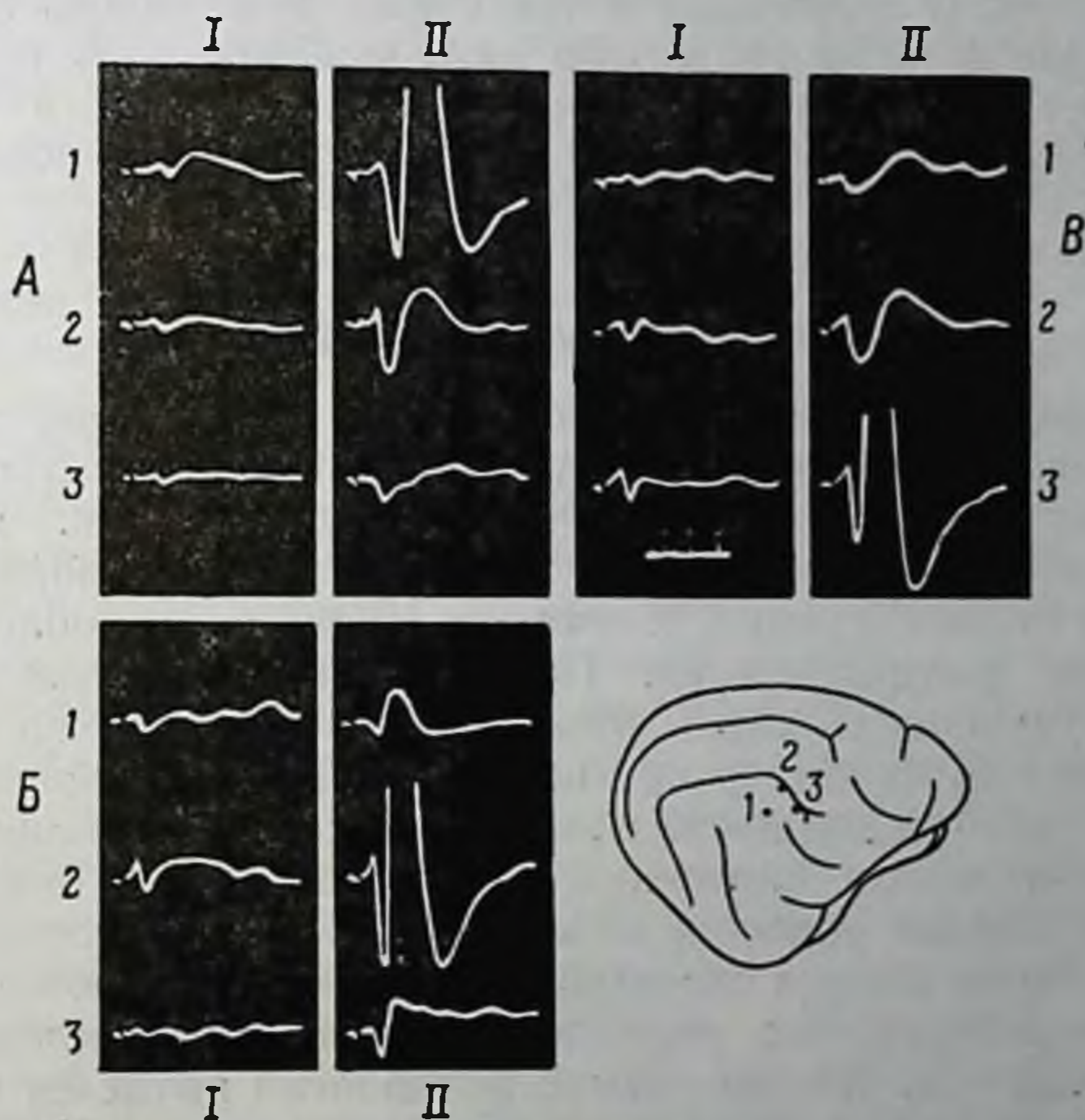
(Хелд, 1893). Если раньше существовали какие-то сомнения в том, что непонятный частотный код, описанный Галамбосом и сотрудниками, может играть здесь существенную роль, то работа Тунтури их рассеивает. Реакция на звук высокой частоты обнаруживается в коре собаки в переднем отделе средней эктосильвиевой извилины, реакция на звук низкой частоты — в заднем ее отделе. Промежуточные тона представлены расположенными на расстоянии 2 мм друг от друга полосами, каждая из которых соответствует октаве (фиг. 153).

Среди всей литературы по чувствительным проекциям в коре нет лучшего примера, показывающего значение пространственной

ного участка подавляли, прикладывая такие же кусочки фильтровальной бумаги, смоченной 6-процентным раствором нембутала натрия, и проводили опыт на другом участке коры.

На фиг. 153, взятой из работы Тунтури (1950b), видно, что «ксилофон» основной мембраны действительно очень точно и правильно воспроизводится в коре. Этот результат особенно замечателен, если учесть, как трудно исследовать сигнализацию с точки зрения частоты импульсов в промежуточных звеньях, и насколько сложны слуховые пути. Сигналы проходят здесь по гораздо более длинной цепи нейронов, чем в зрительных путях, причем для разных волокон первый, второй и n -ный нейроны расположены в разных ядрах мозга

дифференциации, которая была изложена в начале этой главы как основной принцип чувствительного различения. Качество (высота тона) в пределах слуховой модальности является в этом отношении идеальным примером, так как сама периферическая чувствительная поверхность имеет пространственную организацию, соответствующую этим качествам. В сетчатке качества (цвет) пространственно объединены в пределах каждого небольшого участка чувствительной поверхности; в коже модальности



Ф и г. 154. Компоненты вестибулярной реакции различных корковых зон, отводимые от точек 1, 2 и 3, указанных на схематическом изображении мозга кошки.

А — стрихнин положен на точку 1; Б — стрихнин положен на точку 2; В — стрихнин положен на точку 3. I — до стрихнинизации; II — после стрихнинизации. 1 — проекция utricle; 2 — проекция латерального полукружного канала; 3 — проекция верхнего полукружного канала. Отметка времени 10 мсек.

и качества представлены также почти в одной и той же точке поверхности. Следовательно, оба эти органа чувств дифференцируют пространство и направление благодаря особенностям топографического представительства в коре; вряд ли реакция, например на красный, зеленый и синий свет, будет обнаруживаться в различных областях затылочных долей мозга (исключая проекцию общих цветовых полей сетчатки). Когда мы будем иметь такой же топографический анализ вестибулярных органов, он, вероятно, окажется близким тому, который был найден в отношении улитки.

Уже после того, как это было написано, я познакомился с работой Андерсона и Джернанда (1954), в которой стрихниновый метод Тунтури применяли для исследования реакции на электрическое раздражение нервных волокон, подходящих к *utricle* и двум полукружным каналам. Все эти структуры имеют отдельные проекции, и увеличение реакции, вызываемое действием стрихнина, довольно значительно и избирательно (фиг. 154).

В настоящее время, я думаю, будет преждевременным обсуждать с электрофизиологической стороны очень трудный, но интересный вопрос о вторичных и третичных чувствительных зонах. В этой области вряд ли можно дать что-либо еще, кроме простого описания. Ценные замечания можно найти в недавних лекциях Бремера (1953), работе Фултона (1949b) и обзоре Раша (1951).

4. Чувствительная интеграция

В предыдущих разделах этой главы труднейшая проблема чувствительной интеграции была представлена на основе физиологического развития классической психофизики. Основная проблема этой последней была удачно сформулирована с физиологической точки зрения Клювером (1942) как проблема эквивалентности раздражителей. Первоначально экспериментаторы пытались установить связь между физикой и психологической феноменологией, например при помощи физических единиц длины волны или частоты для цвета и звукового тона. Электронная эпоха исследования внесла изменения в этот подход. Я показал эти изменения, описав попытки объяснить эквивалентность раздражителей с точки зрения частотного кода, числа активных клеток, свойств рецепторов, их рецептивных полей и чувствительных проекционных зон. В этом смысле физиология является наукой о роли сигнализации в чувствительной интеграции. Сами психофизические величины, например яркость, цвет и высота звукового тона, являются первичными данными нашего личного опыта, и их можно изучать лишь при помощи психофизического анализа, накапливая субъективный опыт. Пример такого подхода я приведу ниже. Эти данные не являются и никогда не смогут быть физиологическими. Интерес к физиологическим «сигналам» ощущений заключается не только в их роли сигналов. В оценку данного раздражителя входит, вероятно, гораздо большее число сигналов, чем мы когда-либо сможем обнаружить. Они представляют интерес сами по себе как вклад в понимание организации деятельности нервной системы, на котором в конечном счете должна быть основана теоретическая и практическая медицина. На это ясно указывает сравнение двигательной и чувствительной функций нервной системы (гл. VI и VII).

Я не уделил никакого внимания объяснениям, лишенным экспериментальной основы. Часто эти объяснения принимают

характер простого обозначения явлений такими названиями, как «гештальт», «реверберирующие цепочки», «обратная связь» и т. д. Правда, я упоминал о недавно найденных примерах чувствительной «обратной связи», однако это касалось лишь тех случаев, когда можно было показать, как эта обратная связь осуществляется в действительности. Что касается реверберирующих цепочек, нет сомнения, что они чрезвычайно важны для чувствительного восприятия, однако я не могу объяснить, в чем именно. В отношении же «гештальта» (я с благодарностью вспоминаю, что меня познакомили с этой проблемой Кайла в 1922 г. и позже Гельб) я никогда не мог убедить себя в том, что эта концепция свободна от усреднения на основе опыта, которое в этом смысле было показано на примере чувствительной интерпретации яркости при помощи частотного кода (ср. Морган, 1951; Хильгард, 1951; Лоуренс, 1949). Однако значение чувственного опыта в восприятии заслуживает более подробного внимания.

Наиболее замечательными из всех экспериментов, посвященных роли опыта, являются работы, выполненные Страттоном (1896, 1897) более полувека назад. Страттон изучал зрение в условиях, когда изображение на сетчатке было перевернуто по сравнению с нормальным. Он закрыл один глаз, а другой глаз снабдил линзой, переворачивающей изображение, которую носил в течение 8 дней. С физиологической точки зрения это приводило к резкому столкновению информации, идущей от чувствительных областей, находящихся в туловище (кожная поверхность, мышцы, суставы и т. д.), и информации о зрительном пространстве, в котором, однако, правая сторона была левой, а верх — низом. Из яркого описания опыта, данного самим Страттоном, явствует, что при этом сталкиваются две реальности. На 2-й день эксперимента комната казалась перевернутой, однако тело ощущалось так же, как и до начала опыта. «Я мог чувствовать свои ноги стоящими на земле, которая располагалась в верхней части моего зрительного поля». На 4-й день стало совершенно ясным, что тактильные ощущения берут верх и подчиняют себе зрительное восприятие. «Когда я смотрел на свои ноги и руки, они выглядели правильно расположенными, однако при взгляде вдаль все снова переворачивалось». На 5-й день новое зрительное пространство установилось настолько хорошо, что при перемещении предмета в поле зрения в направлении, при котором в нормальных условиях такое движение привело бы к удару, не происходило никакого предупреждающего отклонения головы. На 8-й день было ясно, что общее восприятие вполне гармонично, пока живо ощущается новая ориентировка тела экспериментатора. «Однако, когда... (в результате ли непроизвольного возвращения памяти к старому или при сознательном воспоминании) в сознании восстанавливалось положение моего тела до опыта, то при взгляде на окружающую обстановку она невольно воспринималась как постоянная и правильно расположенная, а тело ощущалось находя-

щимся в положении, не соответствующем всей окружающей обстановке, как будто я рассматривал эту последнюю из положения вверх ногами».

Эти опыты неоднократно повторяли. В недавнее время Колер (1951) на большом числе испытуемых поставил такие опыты и, варьируя их, получил очень интересные данные. При помощи бинокулярных переворачивающих очков он, как и Страттон с одной линзой, нашел, что обе «реальности» определяются ощущениями из тела. Например, на 10-й день гиря, качающаяся на веревке перед испытуемым, казалась перевернутой, однако, как только ему позволяли притронуться к ее верхнему концу, чтобы качнуть самому, она мгновенно «переворачивалась» (подобно иллюзии в известном опыте Шредингера, когда лестница при пристальном разглядывании внезапно переворачивается), совершая нормальные колебательные движения. То же самое происходило и с перевернутым ландшафтом, когда испытуемый ехал на машине в гору, так что силу тяжести можно было использовать в качестве сигнала. Неудивительно, что на 10-й день испытуемый прекрасно ходил на лыжах. Ему понадобилось только 5 дней, чтобы полностью завершить переориентацию.

В другой серии опытов Колер на нескольких испытуемых использовал призматические очки (с углом $15-20^\circ$), которые носились монокулярно и бинокулярно в течение самое большее 124 дней. Спустя 10 дней искривления и нарушения поля зрения выправлялись, однако если затем очки (бинокулярные) снимали, то наблюдалось последствие в виде искривления поля в противоположную сторону, продолжающееся 4 дня. В качестве компенсаторной реакции на нарушение оценки направления развивалось ненормальное положение головы. Призмы по-разному отклоняли лучи с разной длиной волны, поэтому испытуемые сначала видели на границе контрастных поверхностей «радугу», преобладающий цвет которой зависел от того, с какой стороны, справа или слева, находилось более яркое поле. После месячного ношения призм у испытуемых в конце концов происходила компенсация этих нарушений цветовосприятия. Необходимость такого длительного времени для развития компенсации указывает на участие в этом процессе механизма большой точности. После снятия призм наблюдались в виде последствия хроматические нарушения противоположного характера, заметные даже при монохроматическом желтом свете. Последствие в этом случае длилось неделями. Следовательно, возникали какие-то приспособления, в результате которых правильные нормальные сигналы о цвете приобрели необычное значение. Подобные же наблюдения были проведены со стеклами, наполовину синими, наполовину желтыми. К сожалению, эти перестройки ощущения цвета и яркости не анализировали при помощи соответствующих точных психофизических методов.

Во всех этих случаях очевидная пластичность субъективной

интерпретации периферических сигналов является приспособлением к потребностям организма. При этом компонент сознания следует за рефлекторными движениями и согласовывается с ними. Психологические данные, которые мы получаем в психофизических экспериментах, являются организованной реакцией на большое число сигналов. Если личный опыт показывает, что эти данные не соответствуют действительности, развивается новая, лучшая система интерпретации. Мозг выбирает и отбрасывает сигналы, устанавливает связи и разрывает их. Даже не производя сложных экспериментов, можно наблюдать этот процесс целесообразной интеграции на примере многих хорошо известных зрительных и тактильных иллюзий. Другим способом, служащим той же самой цели, является систематическое искажение сигнализации, как в опытах Колера. Я привожу здесь эти примеры для того, чтобы указать на роль элемента сознания в восприятии и охарактеризовать природу психологических или феноменологических данных, на основании которых мы, физиологи, изучающие органы чувств, пытаемся судить о механизме сигнализации.

Приведенные данные могут также служить хорошей иллюстрацией того, что обычно рассматривают как философскую проблему соотношения между иллюзией и реальностью. У испытуемого, снабженного переворачивающимися очками, когда он смотрит, например, на качающийся маятник, имеются две иллюзии или две реальности. Притрагиваясь к веревке, он мгновенно переходит от одной реальности (иллюзии) к другой. Обсуждая наряду с другими вопросами эту кажущуюся проблему, Эрнст Мах (1919) в своем классическом труде «Анализ ощущений» указывал, что разграничение между видимостью и реальностью имеет лишь практический, но не научный смысл. В конечном счете реальность является организованным опытом, основанным на наших чувствах. Продолжая линию Беркли и Юма, Мах предвосхитил современный логический позитивизм, подчеркивая, что не имеет смысла задавать вопрос, каким образом материальные процессы превращаются в сознательные психологические, поскольку разграничение между ними заключается лишь в подходе к одному и тому же *Bewusstseinsinhalt* (содержание сознания), а также в том, какую систему соотношений мы пытаемся установить. Сам Мах прямо говорит, что его основные идеи были высказаны еще раньше Лейбницем и Юмом.

Как известно, в наше время этот взгляд привел к пересмотру основ логики и словесных определений, причем ведущую роль в этом сыграли австрийские и английские мыслители (Карнап, Виттгенштейн, Рассел и Уайтхед, если упоминать лишь о некоторых основателях логического позитивизма). Я хочу констатировать тот факт, что прошло время, когда физиолог мог излагать наивные взгляды на природу знаний, «мозг и сознание», реальность и видимость и тому подобные понятия, не вникая подробно в философскую сторону этих вопросов. Он просто окажется

жертвой незнания логического анализа и условностей словесных определений.

Задача физиолога состоит в том, чтобы при помощи своей системы условностей, символов и отношений установить, приносят ли они какую-либо пользу и какую именно. Встречаясь с этой задачей, каждый исследователь, используя свои знания, делает свой собственный выбор на основании доступных ему данных, так же, как это сделал в этой книге и я сам. Остается выяснить, выдержат ли выбранные понятия испытание временем и экспериментальную проверку. Однако можно чувствовать себя вполне удовлетворенным, если они приносят пользу в настоящее время.

ЛИТЕРАТУРА

- Ades H. W., 1943. A secondary acoustic area in the cerebral cortex of the cat, *J. Neurophysiol.*, 6, 59—63.
- Adrian E. D., 1925. The spread of activity in the tenuissimus muscle of the cat and in other complex muscles, *J. Physiol.*, 60, 301—315.
- Adrian E. D., 1926. The impulses produced by sensory nerve-endings, part 1, *J. Physiol.*, 61, 49—72.
- Adrian E. D., 1927. The impulses produced by sensory nerve-endings, part 4, Impulses from pain receptors, *J. Physiol.*, 62, 33—51.
- Adrian E. D., 1928. The basis of sensation. The action of sense organs, Christophers, London, 122 p.
- Adrian E. D., 1931a. Croonian Lecture. The messages in sensory nerve fibres and their interpretation, *Proc. Roy. Soc. London*, B109, 1—18.
- Adrian E. D., 1931b. Potential changes in the isolated nervous system of *Dytiscus marginalis*, *J. Physiol.*, 72, 132—151.
- Adrian E. D., 1932a. The activity of the optic ganglion of *Dytiscus marginalis*, *J. Physiol.*, 75, 26P.
- Adrian E. D., 1932b. The mechanism of nervous action. Electrical studies on the neurone, Oxford University Press, London, 103 p.
(Эдриан Э. Д., Механизм нервной деятельности. Электрофизиологическое изучение нейрона, Биомедгиз, 1935).
- Adrian E. D., 1937. Synchronous reactions in the optic ganglion of *Dytiscus*, *J. Physiol.*, 91, 66—89.
- Adrian E. D., 1941. Afferent discharges to the cerebral cortex from peripheral sense organs, *J. Physiol.*, 100, 159—191.
- Adrian E. D., 1943a. Discharges from vestibular receptors in the cat, *J. Physiol.*, 101, 389—407.
- Adrian E. D., 1943b. Afferent areas in the cerebellum connected with the limbs, *Brain*, 66, 289—315.
- Adrian E. D., 1945. The electric response of the human eye, *J. Physiol.*, 104, 84—104.
- Adrian E. D., 1946. Rod and cone components in the electric response of the eye, *J. Physiol.*, 105, 24—37.
- Adrian E. D., 1950. The electrical activity of the mammalian olfactory bulb, *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.*, 2, 377—388.
- Adrian E. D., 1953. Sensory messages and sensation. The response of the olfactory organ to different smells, *Acta physiol. scand.*, 29, 5—14.
- Adrian E. D., Bronk D. W., 1928. The discharge of impulses in motor nerve fibres. Part I. Impulses in single fibres of the phrenic nerve, *J. Physiol.*, 66, 81—101.
- Adrian E. D., 1929. The discharge of impulses in motor nerve fibres. Part II. The frequency of discharge in reflex and voluntary contractions, *J. Physiol.*, 67, 119—151.
- Adrian E. D., Cattell McK., Hoagland H., 1931. Sensory discharges in single cutaneous nerve fibres, *J. Physiol.*, 72, 377—404.

- Adrian E. D., Matthews R., 1927a. The action of light on the eye. Part I. The discharge of impulses in the optic nerve and its relation to the electric change in the retina, *J. Physiol.*, 63, 378—414.
- Adrian E. D., Matthews R., 1927b. The action of light on the eye. Part II. The processes involved in retinal excitation, *J. Physiol.*, 64, 279—301.
- Adrian E. D., Matthews R., 1928. The action of light on the eye. Part II. The interaction of retinal neurones, *J. Physiol.*, 65, 273—298.
- Adrian E. D., Moruzzi G., 1940. Impulses in the pyramidal tract, *J. Physiol.*, 97, 153—199.
- Adrian E. D., Umrat K., 1929. The impulse discharge from the Pacinian corpuscle, *J. Physiol.*, 68, 139—154.
- Adrian E. D., Zotterman Y., 1926a. The impulses produced by sensory nerve-endings. Part 2. The response of a single end-organ, *J. Physiol.*, 61, 151—171.
- Adrian E. D., Zotterman Y., 1926b. The impulses produced by sensory nerve endings. Part 3. Impulses set up by touch and pressure, *J. Physiol.*, 61, 465—483.
- Akert K., Koella W. P., Hess R., 1952. Sleep produced by electrical stimulation of the thalamus, *Amer. J. Physiol.*, 168, 260—267.
- Alvarez-Buylla R., Ramirez de Arellano J., 1953. Local responses in Pacinian corpuscles, *Amer. J. Physiol.*, 172, 237—244.
- Alvord E. C., Fourtes M. G. F., 1953. Reflex activity of extensor motor units following afferent excitation, *J. Physiol.*, 122, 302—321.
- Amann A., Schaefer H., 1943. Ueber sensible Impulse im Herz-nerven, *Pflüg. Arch. ges. Physiol.*, 246, 757—789.
- Amassian V. E., 1952. Interaction in the somatovisceral projection system, *Res. Publ. Ass. Nerv. Ment. Dis.*, 30, 371—402.
- Andersson B., 1952. Polydipsia caused by intrahypothalamic injections of hypertonic NaCl-solutions, *Experientia*, 8, 157.
- Andersson B., 1953. The effect of injections of hypertonic NaCl-solutions into different parts of the hypothalamus of goats, *Acta physiol. scand.*, 28, 188—201.
- Andersson S., Gernandt B. E., 1954. Cortical projection of vestibular nerve in cat, *Acta Oto-Laryng.*, Suppl. 116, p. 10—18.
- Apter J. T., 1945. Projection of the retina on superior colliculus of cats, *J. Neurophysiol.*, 8, 123—134.
- Arden G. B., 1953. A narrow-band visual pigment obtained by a new technique, *J. Physiol.*, 122, 13—14.
- Arden G. B., 1954a. Light-sensitive pigments in the visual cells of the frog, *J. Physiol.*, 123, 377—385.
- Arden G. B., 1954b. The dark reactions in visual cell suspensions, *J. Physiol.*, 123, 386—395.
- Arden G. B., 1954c. A narrow-band pigment present in visual cell suspensions, *J. Physiol.*, 123, 396—408.
- Arden G. B., 1954d. Density of visual pigment in the frog retina, *Nature*, 178, 360—361.
- Arey L. B., 1916. The function of the efferent fibres of the optic nerve of fishes, *J. Comp. Neurol.*, 26, 213—245.
- Armington J. C., 1952. A component of the human electroretinogram associated with red color vision, *J. Opt. Soc. Amer.*, 42, 393—401.
- Armington J. C., 1953. Electrical responses of the light-adapted eye, *J. Opt. Soc. Amer.*, 43, 450—456.
- Armington J. C., Johnson E. P., Riggs L. A., 1952. The scotopic A-wave in the electrical response of the human retina, *J. Physiol.*, 118, 289—298.
- Arvanitaki A., 1940. Réactions déclenchées sur un axone au repos par l'activité d'un autre axone au niveau d'une zone de contact. Conditions de la transmission de l'excitation, *C. r. soc. biol., Paris*, 133, 39—42.

- Asher H., 1951. The electroretinogram of the blind spot, *J. Physiol.*, 112, 40P.
- Aubert H., 1865. *Physiologie der Netzhaut*, Morgenstein, Breslau, 394 p.
- Austin G. M., 1952. Suprabulbar mechanisms of facilitation and inhibition of cord reflexes, *Res. Publ. Ass. Nerv. Ment. Dis.*, 30, 196—222.
- Austin G., Jasper H., 1950. Diencephalic and striatal mechanisms of facilitation and inhibition, *Proc. XVIII Int. Physiol. Congr.*, Copenhagen, p. 81.
- Autrum H., 1951. Erregungsvorgänge und Leistungen des Insektenauges, *Verh. dtsh. Zool. Gesellsch.*, Wilhelmshaven, p. 133—143.
- Autrum H., 1952. Ueber zeitliches Auflösungsvermögen und Primärvorgänge im Insektenauge, *Naturwissenschaften*, 39, 290—297.
- Autrum H., Gallwitz U., 1951. Zur Analyse der Belichtungspotentiale des Insektenauges, *Z. vergl. Physiol.*, 33, 407—435.
- Bach L. M. N., Magoun H. W., 1947. The vestibular nuclei as an excitatory mechanism for the cord, *J. Neurophysiol.*, 5, 331—337.
- Ball S., Collins F. D., Morton R. A., Stubbs A. L., 1948. Chemistry on visual processes, *Nature*, 161, 424—426.
- Ball S., Goodwin T. W., Morton R. A., 1946. Retinene₁ — vitamin A aldehyde, *Biochem. J.*, 40, p. 59.
- Ball S., Goodwin T. W., Morton R. A., 1948. Studies on vitamin A. The preparation of retinene₁ — vitamin A aldehyde, *Biochem. J.*, 42, 516—523.
- Barker D., 1948. The innervation of the muscle spindles, *Quart. J. Micr. Sci.*, 89, 143—186.
- Barlow H. B., 1952. Eye movements during fixation, *J. Physiol.*, 116, 290—306.
- Barlow H. B., 1953a. Action potentials from the frog's retina, *J. Physiol.*, 119, 58—68.
- Barlow H. B., 1953b. Summation and inhibition in the frog's retina, *J. Physiol.*, 119, 69—88.
- Barron D. H., 1940. Central course of „recurrent” sensory discharges, *J. Neurophysiol.*, 3, 403—406.
- Barron D. H., Matthews B. H. C., 1935. Intermittent conduction in the spinal cord, *J. Physiol.*, 85, 73—103.
- Bartley H. S., 1941. *Vision. A Study of its basis*, Macmillan, London, 350 p.
- Bartley H. S., Bishop G. H., 1940. Optic nerve response to retinal stimulation in the rabbit, *Proc. Soc. Exp. Biol.*, 44, 39—41.
- Bartley H. S., Bishop G. H., 1950. Les théories photochimiques classiques et quantiques de la vision et l'inhibition nerveuse en vision liminaire, *Rev. d'optique théor. instr.*, 28, 661—690.
- Bayliss L. E., Lythgoe R. J., Tansley K., 1936. Some new forms of visual purple found in sea fishes, with a note on the visual cells of origin, *Proc. Roy. Soc. Lond.*, B120, 95—113.
- Bazett H. C., McGlone B., Williams R. G., Lufkin H. M., 1932. Sensation I. Depth, distribution and probable identification in the prepuce of sensory end-organs concerned in sensations of temperature and touch; thermometric conductivity, *Arch. Neurol. Psychiat.*, Chicago, 27, 489—517.
- Beaton L. E., McKinley W. A., Berry C. M., Ranson S. W., 1941. Localisation of cerebral center activating heat-loss mechanisms in monkeys, *J. Neurophysiol.*, 4, 478—485.
- Beck A., 1899. Ueber die bei Belichtung der Netzhaut von *Eledone moschata* entstehenden Actionsströme, *Pflüg. Arch. ges. Physiol.*, 78, 129—162.
- Békésy G., von, 1942. The vibration of the cochlear partition in the anatomical preparation and models of the inner ear, *J. Acoust. Soc. Amer.*, 21, 233—245, 1949; переведено из *Akust. Z.*, 7, 173—186.
- Békésy G., von, 1952a. DC resting potentials inside the cochlear partition, *J. Acoust. Soc. Amer.*, 24, 72—76.

- Békésy G. von, 1952b. Gross localization of the place of origin of the cochlear microphonics, *J. Acoust. Soc. Amer.*, 24, 399—409.
- Békésy G. von, Rosenblith W. A., 1948. The early history of hearing-observations and theories, *J. Acoust. Soc. Amer.*, 20, 727—748.
- Békésy G. von, Rosenblith W. A., 1951. The mechanical properties of the ear. *CM. Handbook of experimental psychology*, ed. S. S. Stevens, p. 1075—1115.
- Belonoschkin B., 1933. Physiologisch-anatomische Untersuchungen über die Empfänger der Kaltempfindung, *Z. Zellforsch.*, 18, 555—572.
- Berger C., 1953. Area of retinal image and flicker fusion frequency, *Acta physiol. scand.*, 28, 224—233.
- Berger H., 1929. Ueber das Elektroenkephalogramm des Menschen. I. Mitteilung, *Arch. Psychiat.*, 87, 527—570.
- Bernard C., 1865. Introduction a l'étude de la médecine expérimentale, Bailliére et fils, Paris, 400 p.
- Bernhard C. G., 1942. Isolation of retinal and optic ganglion response in the eye of *Dytiscus*, *J. Neurophysiol.*, 5, 32—48.
- Bernhard C. G., Granit R., 1946. Nerve as model temperature end organ, *J. gen. Physiol.*, 29, 257—265.
- Best W., 1953a. Das menschliche Elektroretinogramm während der Dunkeladaptation, *Acta ophthal.*, Copenhagen, 31, 95—116.
- Best W., 1953b. Gleichzeitige Registrierung von Elektroretinogramm und spikes (Spitzenpotentialen) an der Netzhautoberfläche, *Z. Biol.*, 106, 171—177.
- Biedermann W., 1895. Elektrophysiologie, Pt. 2, Fischer, Jena, 857 p.
- Bills M. A., 1920. The lag of visual sensation in its relation to wave lengths and intensity of light, *Psychol. Monogr.*, 28, 1—101.
- Bing A. I., Skouby A. P., 1950. Sensitization of cold receptors by substances with acetylcholine effect, *Acta physiol. scand.*, 21, 286—302.
- Bishop G. H., Clare M., 1953. Sequence of events in optic cortex response to volleys of impulses in the radiation, *J. Neurophysiol.*, 16, 490—498.
- Bishop G. H., O'Leary J. S., 1940. Electrical activity of the lateral geniculate of cats following optic nerve stimuli, *J. Neurophysiol.*, 3, 308—322.
- Bishop P. O., Jeremy D., Lance J. W., 1953. The optic nerve. Properties of a central tract, *J. Physiol.*, 121, 415—432.
- Bjurstedt A. G. H., 1946. Interaction of centrogenic and chemoreflex control of breathing during oxygen deficiency at rest, *Acta physiol. scand.*, 12, Suppl. 38, 88 p.
- Blake R. R., Ramsey G. V., eds., 1951. Perception: An Approach to personality, Ronald Press, New York, 442 p.
- Bliss A. F., 1946. The chemistry of daylight vision, *J. Gen Physiol.*, 29, 277—297.
- Bliss A. F., 1948. The absorption spectra of visual purple of the squid and its bleaching products, *J. Biol. Chem.*, 176, 563—569.
- Blix M., 1882—1883. Experimentela bidrag till lösning af frågan om hudnervernas specifika energi, *Upsala läkaref. förh.*, 18, 87—102, 427—440.
- Blix M., 1884. Experimentelle Beiträge zur Lösung der Frage über die spezifische Energie der Hautnerven, *Z. Biol.*, 20, 141—156.
- Boehm F., Sigg B., Monnier M., 1944. Elektroretinographische Untersuchungen am wachen Merschweinchen, *Helv. physiol. acta*, 2, 481—493.
- Boenninghaus H. G., Henatsch H. D., Vilmar K. F., 1952. Aktionsstromuntersuchungen am Nervus vestibularis des Warmblüters, *Arch. Ohr., Nas. Kehl.*, 160, 576—588.
- Bohm E., Gernandt B. E., 1950. Comparison of off/on ratios in retina and geniculate body, *Acta physiol. scand.*, 21, 187—194.
- Boll F., 1876. Zur Anatomie und Physiologie der Retina. Monatsber. Akad. Wiss., Berlin, 41, 783—787.

- Boll F., 1877. Zur Anatomie und Physiologie der Retina, Arch. Anat. Physiol., Leipzig, p. 4—35.
- Bornschein H., 1953. Der Einfluss von Adaptationszustand und Reizintensität auf die Komponenten des menschlichen Elektretinogramms, Z. Biol., 105, 454—463.
- Bouman M. A., Van der Velden H. A., 1947. The two-quanta explanation of the threshold values and visual acuity on the visual angle and the time of observation, J. Opt. Soc. Amer., 37, 908—919.
- Boynton R. M., 1953. Stray light and the human electroretinogram, J. Opt. Soc. Amer., 43, 442—449.
- Boynton R. M., Riggs L. A., 1951. The effect of stimulus area and intensity upon the human retinal response, J. Exp. Psychol., 42, 217—226.
- Bradley K., Easton D. M., Eccles J. C., 1953. An investigation of primary or direct inhibition, J. Physiol., 122, 474—488.
- Bradley K., Eccles J. C., 1953. Analysis of fast afferent impulses from thigh muscles, J. Physiol., 122, 462—473.
- Bremer F., 1935. Cerveau isolé et physiologie du sommeil, C. r. soc. biol., Paris, 118, 1235—1241.
- Bremer F., 1936a. Nouvelles recherches sur le mécanisme du sommeil, C. r. soc. biol., Paris, 122, 460—463.
- Bremer F., 1936b. Activité électrique du cortex cérébral dans les états de sommeil et de veille chez le chat, C. r. soc. biol., Paris, 122, 464—467.
- Bremer F., 1938. Effets de la déafférentation complète d'une région de l'écorce cérébrale sur son activité électrique spontanée, C. r. soc. biol., Paris, 127, 355—358.
- Bremer F., 1943. Étude oscillographique des réponses sensorielles de l'aire acoustique corticale chez le chat, Arch. Int. Physiol., 53, 53—103.
- Bremer F., 1952. Les Aires auditives de l'écorce cérébrale, Cours int. d'audiologie clin., Paris, 22 p.
- Bremer F., 1953. Some problems in neurophysiology, Athlone Press, London, 79 p.
- Bremer F., Dow R. S., 1939. The acoustic area of the cerebral cortex in the cat. A combined oscillographic and cytoarchitectonic study, J. Neurophysiol., 2, 308—318.
- Breuer J., 1889. Neue Versuche an den Ohrbogengängen, Pflüg. Arch. ges. Physiol., 44, 135—152.
- Brink F., Bronk D. W., 1937. Rhythmic activity of single nerve fibres introduced by low calcium, Proc. Soc. Exp. Biol., 37, 94—95.
- Broca A., Sulzer D., 1902. La Sensation lumineuse en fonction du temps, J. Physiol. Path. Gen., 4, 632—640.
- Brock L. G., Coombs J. S., Eccles J. C., 1951. Action potentials of motoneurons with intracellular electrodes, Proc. Univ. Otago Med. Sch., 29, 14—15.
- Brock L. G., 1952. The recording of potentials from motoneurons with an intracellular electrode, J. Physiol., 117, 431—460.
- Brock L. G., Eccles J. C., Rall W., 1951. Experimental investigations on the afferent fibres in muscle nerves, Proc. Roy. Soc. Lond., B138, 453—475.
- Broda E. E., Goodeve C. F., 1941. The behaviour of visual purple at low temperature, Proc. Roy. Soc. Lond., A179, 151—159.
- Brodal A., 1943. The cerebellar connections of the nucleus reticularis lateralis (nucleus funiculi lateralis) in rabbit and cat. Experimental investigations, Acta psychiat., Copenhagen, 18, 171—233.
- Brodal A., 1949. Spinal afferents to the lateral reticular nucleus of the medulla oblongata in the cat. An experimental study, J. Comp. Neurol., 91, 259—296.
- Brodal A., Kaada B. R., 1953. Cutaneous and proprioceptive impulses in the pyramidal tract in cats, Acta physiol. scand., 29, 131—132.
- Brodal A., Walberg F., 1952. Ascending fibres in pyramidal tract of cat, Arch. Neurol. Psychiat., Chicago, 68, 755—775.

- Bronk D. W., 1929. Fatigue of sense organs in muscle, *J. Physiol.*, 67, 270—281.
- Bronk D. W., Stella G., 1932. Afferent impulses in the carotid sinus nerve. The relation of the discharge from single end organs to arterial blood pressure, *J. Cell. Comp. Physiol.*, 1, 113—130.
- Bronk D. W., 1935. The response to steady pressures of single end organs in the isolated carotid sinus, *Amer. J. Physiol.*, 110, 708—714.
- Brookhart J. M., Moruzzi G., Snider R. S., 1950. Spike discharges of single units in the cerebellar cortex, *J. Neurophysiol.*, 13, 465—486.
- Brooks C. McC., Downman C. B. B., Eccles J. C., 1950a. Afterpotentials and excitability of spinal motoneurons following antidromic activation, *J. Neurophysiol.*, 13, 9—38.
- Brooks C. McC., Downman C. B. B., Eccles J. C., 1950b. Afterpotentials and excitability of spinal motoneurons following orthodromic activation, *J. Neurophysiol.*, 13, 159—176.
- Brooks C. McC., Fuortes M. G. F., 1952. The relation of dorsal and ventral root potentials to reflex activity in mammals, *J. Physiol.*, 116, 380—394.
- Brouwer B., 1933. Centrifugal influence on centripetal systems in the brain, *J. Nerv. Ment. Dis.*, 77, 621—627.
- Brown G. L., Gray J. A. B., 1948. Some effects of nicotine-like substances and their relation to sensory nerve endings, *J. Physiol.*, 107, 306—317.
- Bruesch S. R., Arey L. B., 1942. The number of myelinated and unmyelinated fibers in the optic nerve of vertebrates, *J. Comp. Neurol.*, 77, 631—665.
- Buchthal F., 1934. Potentialänderungen bei der Kontraktion einzelner Muskelfasern, *Skand. Arch. physiol.*, 78, 187—201.
- Buchthal F., 1942. The mechanical properties of the single striated muscle fibre at rest and during contraction and their structural interpretation, *K. danske vidensk. selsk. biol. medd.*, 17, № 2, 138 p.
- Buller A. J., Nicholls J. G., Ström G., 1953. Spontaneous fluctuations of excitability in the muscle spindle of the frog, *J. Physiol.*, 122, 409—418.
- Bullock T. H., Cowles R. B., 1952. Physiology of an infrared receptor: the facial pit of pit vipers, *Science*, 115, 541—543.
- Bullock T. H., Faulstick D. A., 1953. Some properties of unit warm receptors, *Fed. Proc.*, 12, 22.
- Buytendijk F. J. J., 1912. Ueber die elektrischen Erscheinungen bei der reflektorischen Innervation der Skelettmuskulatur des Säugetieres, *Z. Biol.*, 59, 35—52.
- Camis M., 1930. The physiology of the vestibular apparatus. Перевод и примечания R. S. Creed, Clarendon Press, Oxford, 310 p.
- Cardin A., 1952. Il tono muscolare non e' di natura riflessa. Il Attivita del midollo spinale deafferentato, *Boll. soc. ital. biol. sper.*, 28, Fascicle 3.
- Cattaneo A., 1888. Organes nerveux terminaux musculo-tendineux, leurs conditions normales et leur maniere de se comporter apres la section des racines nerveuses et des nerfs spinaux, *Arch. ital. biol.*, 10, 337—357.
- Cattell Mok., Hoagland H., 1931. Response of tactile receptors to intermittent stimulation, *J. Physiol.*, 72, 392—404.
- Chaffee E. L., Sutcliffe E., 1930. The differences in electrical response of the retina of the frog and horned toad according to the position of the electrodes, *Amer. J. Physiol.*, 95, 250—261.
- Chambers W. W., Sprague J. M., 1951. Differential effects of cerebellar anterior lobe cortex and fastigial nuclei on postural tonus in the cat, *Science*, 114, 324—325.
- Chambers W. W., Sprague J. M., 1952. Role of the cerebellum in regulation of decerebrate spasticity in cats, *Fed. Proc.*, 11, 23.
- Chang H. T., 1952a. Patterns of organization in the central nervous system, *Res. Publ. Ass. Nerv. Ment. Dis.*, 30, 430—453.

- Chang H. T., 1952b. Cortical response to stimulation of lateral geniculate body and the potentiation thereof by continuous illumination of retina, *J. Neurophysiol.*, 15, 5—26.
- Chang H. T., 1953. Interaction of evoked potentials, *J. Neurophysiol.*, 16, 133—144.
- Chang H. T., Kaada B. R., 1950. An analysis of primary response of visual cortex to optic nerve stimulation in cats, *J. Neurophysiol.*, 13, 305—318.
- Charpentier G., 1936. Das Elektroretinogramm normaler und hemeraloper Ratten, *Acta ophthalm.*, Copenhagen, Suppl. 9.
- Chatin J., 1880. Sur la valeur comparée des impressions monochromatiques chez les invertébrés., *C. r. acad. sci.*, Paris, 90, 41—43.
- Claes E., 1939. Contribution à l'étude physiologique de la fonction visuelle. Analyse oscillographique de l'activité spontanée et sensorielle de l'aire visuelle corticale chez le chat non anesthésié, *Arch. Int. Physiol.*, 48, 181—237.
- Clark D., Hughes J., Gasser H. S., 1935. Afferent function in the group of nerve fibers of slowest conduction velocity, *Amer. J. Physiol.*, 114, 69—84.
- Clark W. E. Le Gros, 1947. Anatomical pattern as the essential basis of sensory discrimination. Robert Boyle Lecture, № 49, Blackwells, Oxford, 16 p.
- Cobb W., Morton H. B., 1952. The human retinogram in response to high-intensity flashes, *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.*, 4, 547—556.
- Cohen L. A., 1953. Localization of stretch reflex, *J. Neurophysiol.*, 16, 272—285.
- Collins F. D., Morton R. A., 1950a. Studies on rhodopsin. 1. Methods of extraction and the absorption spectrum, *Biochem. J.*, 47, 3—10.
- Collins F. D., Morton R. A., 1950b. Studies in rhodopsin. 3. Rhodopsin and transient orange, *Biochem. J.*, 47, 18—24.
- Comroe J. H., 1943. The effects of direct chemical and electrical stimulation of the respiratory center in the cat, *Amer. J. Physiol.*, 139, 490—498.
- Cooper S., 1953. Muscle spindles in the intrinsic muscles on the human tongue, *J. Physiol.*, 122, 193—202.
- Cooper S., Creed R. S., 1927a. Reflex effects of active muscular contraction, *J. Physiol.*, 62, 273—279.
- Cooper S., 1927b. More reflex effects of active muscular contraction, *J. Physiol.*, 64, 199—214.
- Cooper S., Daniel P. M., Whitteridge D., 1951. Afferent impulses in the oculo-motor nerve, from the extrinsic eye muscles, *J. Physiol.*, 113, 463—474.
- Cooper S., Daniel P. M., Whitteridge D., 1953a. Nerve impulses in the brain stem of the goat. Short latency responses obtained by stretching the extrinsic eye muscles and the jaw muscles, *J. Physiol.*, 120, 471—490.
- Cooper S., Daniel P. M., Whitteridge D., 1953b. Nerve impulses in the brain stem of the goat. Responses with long latencies obtained by stretching the extrinsic eye muscles, *J. Physiol.*, 120, 491—513.
- Craik K. J. W., Vernon M. D., 1941. The nature of dark adaptation, *Brit. J. Psychol.*, 32, 62—81.
- Crawford B. H., 1949. The scotopic visibility function, *Proc. Phys. Soc. Lond.*, 62, 321—334.
- Creed R. S., Denny-Brown D., Eccles J. C., Liddell E. G. T., Sherrington C. S., 1932. Reflex activity of the spinal cord, The Clarendon Press, Oxford, 183 p.
(Крид Р., Денни-Броун Д., Икклс И., Лиддел Е., Шеррингтон Ч., Рефлекторная деятельность спинного мозга, Вномедгиз, 1935).
- Creed R. S., Granit R., 1933. Observations on the retinal action potential with especial reference to the response to intermittent stimulation, *J. Physiol.*, 78, 419—441.

- Crescitelli F., Dartnall H. J. A., 1953a. Human visual purple, *Nature*, 172, 195—197.
- Crescitelli F., Dartnall H. J. A., 1953b. Some characteristics of the visual pigment system of the carp (*Cyprinus carpio*), *Proc. XIX Int. Physiol. Congr.*, Montreal, p. 289.
- Curtis H. J., 1940. Cortical potential mediated by the corpus callosum, *Amer. J. Physiol.*, 120, 341P.
- Curtis H. J., Cole K. S., 1940. Membrane action potentials from the squid giant axon, *J. Cell. Comp. Physiol.*, 15, 147—157.
- Dale H., 1952. Transmission of effects from nerve-endings. A survey of the significance of present knowledge, Oxford University Press, 19 p.
- Dartnall H. J. A., 1948a. Visual purple and the photopic luminosity curve, *Brit. J. Ophthal.*, 32, 793—811.
- Dartnall H. J. A., 1948b. Indicator yellow and retinene, *Nature*, 162, 222.
- Dartnall H. J. A., 1950. The mode of action of the scotopic pigments on the rod cell, *Proc. XVIII Int. Physiol. Congr.*, Copenhagen, p. 25.
- Dartnall H. J. A., 1952a. Visual pigment 467, a photosensitive pigment present in tench retinae, *J. Physiol.*, 116, 257—289.
- Dartnall H. J. A., 1952b. A new visual pigment absorbing maximally at 510 m μ , *J. Physiol.*, 117, 57P.
- Dartnall H. J. A., 1953a. The interpretation of spectral sensitivity curves, *Brit. Med. Bull.*, 9, 24—30.
- Dartnall H. J. A., 1953b. Evidence for a visual pigment having modulator-like properties, *J. Physiol.*, 122, 12—13P.
- Dartnall H. J. A., Goodeve C. F., Lythgoe R. J., 1936. The quantitative analysis of the photochemical bleaching of visual purple in monochromatic light, *Proc. Roy. Soc. Lond.*, A156, 158—170.
- Dartnall H. J. A., Goodeve C. F., Lythgoe R. J., 1938. The effect of temperature on the photochemical bleaching of visual purple solutions, *Proc. Roy. Soc. Lond.*, A164, 216—230.
- Davis H., 1951. Psychophysiology of hearing and deafness. CM. Handbook of experimental psychology, ed S. S. Stevens, p. 1116—1142.
- Davis H., Tasaki I., Goldstein R., 1952. The peripheral origin of activity with reference to the ear, *Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol.*, 17, 143—157.
- Dell P., 1952. Corrélations entre le système végétatif et le système de la vie de relation. Mesencéphale, diencéphale et cortex cérébral, *J. Physiol.*, 44, 471—557.
- Dempsey E. W., Morison R. S., 1942. The production of rhythmically recurrent cortical potentials after localized thalamic stimulation, *Amer. J. Physiol.*, 135, 293—300.
- Dempsey E. W., Morison R. S., 1943. The electrical activity of a thalamocortical relay system, *Amer. J. Physiol.*, 138, 283—296.
- Denny-Brown D., 1928. On inhibition as a reflex accompaniment of the tendon jerk and of other forms of active muscular response, *Proc. Roy. Soc. Lond.*, B108, 321—336.
- Denny-Brown D., 1929. On the nature of postural reflexes, *Proc. Roy. Soc. Lond.*, B104, 252—301.
- Denny-Brown D., 1950. Disintegration of motor function resulting from cerebral lesions, *J. Nerv. Ment. Dis.*, 112, 1—45.
- Denny-Brown D., Sherrington C. S., 1928. Subliminal fringe in spinal flexion, *J. Physiol.*, 66, 175—180.
- Denton E. J., Pirenne M. H., 1954. The visual sensitivity of the toad *Xenopus laevis*, *J. Physiol.*, 125, 181—207.
- Dethier V. G., 1953. Chemoreception. CM. Insect physiology, ed. K. D. Roeder, p. 544—576.
- Dewar J., M'Kendrick J. G., 1873a. On the physiological action of light, № 1, *J. Anat. Physiol.*, 7, 275—282.

- Dewar J., M'Kendrick J. G., 1873b. On the physiological action of light, Trans. Roy. Soc. Edinb., 27, 141—166.
- Dickinson C. J., 1950. Afferent nerves from the heart region, J. Physiol., 111, 399—407.
- Ditchburn R. W., Ginsborg R. L., 1953. Involuntary eye movements during fixation, J. Physiol., 119, 1—17.
- Dodt E., 1951a. Cone electroretinography by flicker, Nature, 168, 738—739.
- Dodt E., 1951b. Beiträge zur Elektrophysiologie des Auges. I. Mitteilung. Ueber die sekundäre Erhebung im Aktionspotential des menschlichen Auges bei Belichtung, Von Graefes Arch. Ophthal., 151, 672—692.
- Dodt E., 1952a. Beiträge zur Elektrophysiologie des Auges. II. Mitteilung. Ueber Hemmungsvorgänge in der menschlichen Retina, Von Graefes Arch. Ophthal., 153, 152—162.
- Dodt E., 1952b. The behaviour of thermoreceptors at low and high temperatures with special reference to Ebbecke's temperature phenomena, Acta physiol. scand., 27, 295—314.
- Dodt E., 1953. Differential thermosensitivity of mammalian A-fibres, Acta physiol. scand., 29, 91—108.
- Dodt E., Enroth C., 1953. Retinal flicker response in cat, Acta physiol. scand., 30, 375—390.
- Dodt E., Gohl D., 1952. Ein Fall fehlender Sehnenreflexe bei einem gesunden Menschen und seine neurophysiologische Untersuchung, Dtsch. Z. Nervenheilk., 168, 30—34.
- Dodt E., Heck J., 1954a. Einflüsse des Adaptationszustandes auf die Rezeption intermittierender Lichtreize, Pflüg. Arch. ges. Physiol., 259, 212—225.
- Dodt E., Heck J., 1954b. Retinapotentiale der zapfenfreien Netzhaut des Gecko (*Sphaerodactylus muralis*), Pflüg. Arch. ges. Physiol., 259, 226—230.
- Dodt E., Skouby A. P., Zotterman Y., 1953. The effect of cholinergic substances on the discharges from thermal receptors, Acta physiol. scand., 28, 101—114.
- Dodt E., Wadensten L., 1954. The use of flicker electroretinography in the human eye. Observations on some normal and pathological retinae, Acta ophthal., Copenhagen. (в печати)
- Dodt E., Wirth A., 1953. A Differentiation between rods and cones by flicker electroretinography in pigeon on guinea pig, Acta physiol. scand., 30, 80—89.
- Dodt E., Zotterman Y., 1952a. Mode of action of warm receptors, Acta physiol. scand., 26, 345—357.
- Dodt E., Zotterman Y., 1952b. The discharge of specific cold fibres at high temperatures, Acta physiol. scand., 26, 358—365.
- Догель А. С., 1895. Die Retina der Vögel, Arch. mikr. Anat., 44, 622, 648.
- Dohlman A., 1935. Some practical and theoretical points in labyrinthology, Proc. Roy. Soc. Med., 28, 1371—1384.
- Dohlman G., 1941. Die Rolle der Perilymphe bei den vestibulären Reaktionen, Arch. Ohr., Nas. Kehl., 150, 25—30.
- Donner K. O., 1950. The spike frequencies of mammalian retinal elements as a function of wave-length of light, Acta physiol. scand., 21, Suppl. 72, 59 p.
- Donner K. O., 1953. The spectral sensitivity of the pigeon's retinal elements, J. Physiol., 122, 524—537.
- Donner K. O., Granit R., 1949. Scotopic dominator and state of visual purple in the retina, Acta physiol. scand., 17, 161—169.
- Donner K. O., Willmer E. N., 1950. An analysis of the response from single visual-purple-dependent elements in the retina of the cat, J. Physiol., 111, 160—173.
- Douglas W. W., Gray J. A. B., 1953. The excitant action of acetylcholine and other substances on cutaneous sensory pathways and its prevention by hexamethonium and d-tubocurarine, J. Physiol., 119, 118—128.

- Dow R. S., 1939. Cerebellar action potentials in response to stimulation of various afferent connections, *J. Neurophysiol.*, 2, 543—555.
- Du Bois Raymond E., 1849. Untersuchungen über thierische Elektrizität, G. Reimer, Berlin, 2, pt. I, 256—257.
- Dun F. T., Finley C. B., 1938. The rate of adaptation of cutaneous nerve endings in the frog, *J. Physiol.*, 94, 170—176.
- Dusser de Barenne J. G., 1911. Die elektromotorischen Erscheinungen im Muskel bei der reziproken Innervation der quergestreiften Skelettmuskulatur, *Zbl. Physiol.*, 25, 334—336.
- Dusser de Barenne J. G., 1934. Central levels of sensory integration, *Res. Publ. Ass. Nerv. Ment. Dis.*, 15, 274—288.
- Dusser de Barenne J. G., McCulloch W. S., 1938. The direct functional interrelation of sensory cortex and optic thalamus, *J. Neurophysiol.*, 1, 176—186.
- Eccles J. C., 1931. Studies on the flexor reflex. III. The central effects produced by an antidromic volley, *Proc. Roy. Soc. Lond.*, B107, 557—585.
- Eccles J. C., 1953. The neurophysiological basis of mind. The principles of neurophysiology. Waynflete Lectures, Clarendon Press, Oxford, 314 p.
- Eccles J. C., Fatt P., Koketsu K., 1954. Cholinergic and inhibitory synapses in a central nervous pathway (в печати).
- Eccles J. C., Fatt P., Landgren S., 1954. The „direct” inhibitory pathway in the spinal cord, *Austr. J. Sci.*, 16, 130—134.
- Eccles J. C., Katz B., Kuffler S. W., 1941. Nature of the „endplate potential” in curarized muscle, *J. Neurophysiol.*, 5, 362—387.
- Eccles J. C., O'Connor W. J., 1939. Responses which nerve impulses evoke in mammalian striated muscles, *J. Physiol.*, 97, 44—102.
- Eccles J. C., Pritchard J. J., 1937. The action potential of motoneurons, *J. Physiol.*, 89, 43P.
- Eccles J. C., Rall W., 1951. Repetitive monosynaptic activation of motoneurons, *Proc. Roy. Soc. Lond.*, B138, 475—498.
- Eccles J. C., Sherrington C. S., 1930. Numbers and contraction-values of individual motor-units examined in some muscles of the limb, *Proc. Roy. Soc. Lond.*, B106, 326—357.
- Eccles J. C., Sherrington C. S., 1931. Studies on the flexor reflex. I. Latent period, *Proc. Roy. Soc. Lond.*, B107, 511—534.
- Echlin F., Propper N., 1937. „Sensitization” by injury of the cutaneous nerve endings in the frog, *J. Physiol.*, 88, 388—400.
- Einthoven W., Jolly W. A., 1908. The form and magnitude of the electrical response of the eye to stimulation by light at various intensities, *Quart. J. Exp. Physiol.*, 1, 373—416.
- Ek J., Euler C. von, 1943. Electrical responses from the primary acoustic centre of the frog, *Nature*, 152, 132.
- Eldred E., Granit R., Merton P. A., 1953. Supraspinal control of the muscle spindles and its significance, *J. Physiol.*, 122, 498—523.
- Eldred E., Hagbarth K.-E., 1954. Facilitation and inhibition of gamma afferents by simulation of certain skin areas, *J. Neurophysiol.*, 17, 59—65.
- Enroth C., 1952. The mechanism of flicker and fusion studied on single retinal elements in the dark-adapted eye of the cat, *Acta physiol. scand.*, 27, Suppl. 100.
- Enroth C., 1953. Spike frequency and flicker fusion frequency in retinal ganglion cells, *Acta physiol. scand.*, 29, 19—21.
- Erlanger J., 1927. The interpretation of the action potentials in cutaneous and muscle nerve, *Amer. J. Physiol.*, 82, 644—655.
- Erlanger J., Gasser H. S., 1937. Electrical signs of nervous activity, *Johnson Foundation Lectures*, University of Pennsylvania Press, Philadelphia, 221 p.
- Euler C. von., 1947. Selective responses to thermal stimulation of mammalian nerves, *Acta physiol. scand.*, 14, Suppl. 45, 75 p.

- Euler C. von, 1950. Slow „temperature potentials” in the hypothalamus, *J. Cell. Comp. Physiol.*, **36**, 333—350.
- Euler C. von, 1953. A preliminary note on slow hypothalamic “osmo-potentials”, *Acta physiol scand.*, **29**, 133—136.
- Euler H. von, Adler E., 1933. Beobachtungen über den Schpurpur, *Ark. kemi. min. geol.*, **11 B**, № 20, 6 p.
- Euler C. von, Söderberg U., 1952a. Medullary chemosensitive receptors, *J. Physiol.*, **118**, 545—554.
- Euler C. von, Söderberg U., 1952b. Slow potentials in the respiratory centres, *J. Physiol.*, **118**, 555—564.
- Euler U. S. von, Liljestränd G., Zotterman Y., 1939. The excitation mechanism on the chemoreceptors of the carotid body, *Skand. Arch. physiol.*, **83**, 132—152.
- Euler U. S. von, Liljestränd G., Zotterman Y., 1941. Baroceptive impulses in the carotid sinus and their relation to the pressure reflex, *Acta physiol. scand.*, **2**, 1—9.
- Ewald J. R., 1887. Zur Physiologie der Bogengänge, *Pflüg. Arch. ges. Physiol.*, **41**, 463—483.
- Fatt P., Katz B., 1951. An analysis of the end-plate potential recorded with an intra-cellular electrode, *J. Physiol.*, **115**, 320—370.
- Fatt P., Katz B., 1952a. Spontaneous subthreshold activity at motor nerve endings, *J. Physiol.*, **117**, 109—128.
- Fatt P., 1952b. The action inhibitory nerve impulses on the surface membrane of crustacean muscle fibres, *J. Physiol.*, **118**, 47P.
- Fechner G. T., 1862. *Elemente der Psychophysik*, Breitkopf und Härtel, Leipzig, **2**, 571 p.
- Feng T. P., 1933. Reversible inexcitability of tactile endings in skin injury, *J. Physiol.*, **79**, 103—108.
- Fernand V. S. V., Young J. Z., 1951. The sizes of the nerve fibres of muscle nerves, *Proc. Roy. Soc. Lond.*, **B139**, 38—58.
- Fernández C., 1951. The innervation of the cochlea (guinea pig), *Laryngoscope*, **61**, 1152—1172.
- Ferry E. S., 1892. Persistence of vision, *Amer. J. Sci.*, **44** (3), 192—207.
- Fessard A., 1936. *Propriétés rythmiques de la matière vivante*, Actualités scientifiques et industrielles, **417**, 418, Hermann, Paris, 99+63 p.
- Fessard A., Segers M., 1943. Quelques caractères différentiels des récepteurs cutanés de la Grenouille, *C. r. soc. biol.*, Paris, **137**, 212—213.
- Fitzgerald O., 1940. Discharges from the sensory organs of the cat's vibrissae and the modification in their activity by ions, *J. Physiol.*, **98**, 163—178.
- Flourens M., 1830a. Expériences sur les canaux semi-circulaires de l'oreille dans les oiseaux, *Mém. acad. roy. sci.*, Paris, **9**, 455—466.
- Flourens M., 1830b. Expériences sur les canaux semi-circulaires de l'oreille dans les mammifères, *Mém. acad. roy. sci.*, Paris, **9**, 466—477.
- Folkow B., Ström G., Uvnäs B., 1949a. Cutaneous vasodilatation elicited by local heating of the anterior hypothalamus in cats and dogs, *Acta physiol. scand.*, **17**, 317—326.
- Folkow B., Ström G., Uvnäs B., 1949b. Efferent pathways involved in cutaneous vasodilatation induced by activation of hypothalamic heat loss mechanism, *Acta physiol. scand.*, **17**, 327—338.
- Forbes A., Burleigh S., 1952. Retinal response to color shift, *Fed. Proc.*, **11**, 47.
- Forbes A., Renshaw B., Rempel B., 1937. Units of electrical activity in the cerebral cortex, *Amer. J. Physiol.*, **119**, 309—310.
- Forbes A., Smith O. C., Lambert E. F., Caveness W. F., Derbyshire A. J., 1933. The central inhibitory mechanism investigated by means of antidromic impulses, *Amer. J. Physiol.*, **103**, 131—142.
- Forbes A., Thacher C., 1920. Amplification of action currents with the electron tube in recording with the string galvanometer, *Amer. J. Physiol.*, **52**, 409—471.

- Frankenhaeuser B., 1949. Ischaemic paralysis of a uniform nerve, *Acta physiol. scand.*, 18, 1—24.
- Frankenhaeuser B., 1952. The hypothesis of saltatory conduction, *Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol.*, 17, 27—32.
- French J. D., Amerongen F. K. van, Magoun H. W., 1952. An activating system in brain stem of monkey, *Arch. Neurol. Psychiat.*, Chicago, 68, 577—590.
- Frey M. von, 1894a. Beiträge zur Physiologie des Schmerzsinn, Ber. kgl. sächs. Ges. Wiss., 46, 185—196.
- Frey M. von, 1894b. Beiträge zur Physiologie des Schmerzsinn II., Ber. kgl. sächs. Ges. Wiss., 46, 283—296.
- Frey M. von, 1895. Beiträge zur Sinnesphysiologie der Haut. III., Ber. kgl. sächs. Ges. Wiss., 47, 166—184.
- Frey M. von, 1910. Physiologie der Sinnesorgane der menschlichen Haut, *Ergebn. Physiol.*, 9, 351—368.
- Frisch K. von, 1946. Die „Sprache“ der Bienen und ihre Nutzanwendung in der Landwirtschaft, *Experientia*, 2, 397—404.
- Frisch M. von, 1949. Die Polarisation des Himmelslichtes als orientierender Faktor bei den Tänzen der Bienen, *Experientia*, 5, 142—148.
- Frisch M. von, 1950. Die Sonne als Kompass im Leben der Bienen, *Experientia*, 6, 210—221.
- Fröhlich F. W., 1914. Beiträge zur allgemeinen Physiologie der Sinnesorgane, *Z. Sinnesphysiol.*, 48, 28—164.
- Fröhlich F. W., 1921. Grundzüge einer Lehre vom Licht- und Farbensinn. Ein Beitrag zur allgemeinen Physiologie der Sinne, Fischer, Jena, 86 S.
- Fry G. A., Bartley S. H., 1935. The relation of strong light in the eye to the retinal action potential, *Amer. J. Physiol.*, 111, 335—340.
- Fulton J. F., 1946. *Howell's textbook of physiology*, Saunders, Philadelphia, 1304 p.
- Fulton J. F., 1949a. Functional localization in the frontal lobes and cerebellum. William Withering Memorial Lectures, Clarendon Press, Oxford, 140 p.
- Fulton J. F., 1949b. *Physiology of the nervous system*, Oxford Univ. Press, New York, 3d ed., 667 p.
- Fulton J. F., 1951. Frontal lobotomy and affective behavior. A neurophysiological analysis, Chapman and Hall, London, 159 p.
- Fulton J. F., Liddell E. G. T., Riach D. Mck., 1930. The influence of unilateral destruction of the vestibular nuclei upon posture and the knee-jerk, *Brain*, 53, 327—343.
- Fulton J. F., Pi-Suñer J. A., 1927—1928. A note concerning the probable function of various afferent end-organs in skeletal muscle, *Amer. J. Physiol.*, 83, 554—562.
- Gairns F. W., 1953. Sensory nerve endings other than taste buds in the human tongue, *J. Physiol.*, 121, 33—34P.
- Galambos R., 1942. Cochlear potentials elicited from bats by supersonic sounds, *J. Acoust. Soc. Amer.*, 14, 41—49.
- Galambos R., 1952. Microelectrode studies on medial geniculate body of cat. III. Response to pure tones, *J. Neurophysiol.*, 15, 381—400.
- Galambos R., Davis H., 1943. The response of single auditory-nerve fibers to acoustic stimulation, *J. Neurophysiol.*, 6, 39—58.
- Galambos R., Davis H., 1944. Inhibition of activity in single auditory nerve fibers by acoustic stimulation, *J. Neurophysiol.*, 7, 283—303.
- Galambos R., Davis H., 1948. Action potentials from single auditory nerve fibers? *Science*, 108, 513.
- Galambos R., Griffin D. R., 1942. Obstacle avoidance by flying bats: the cries of bats, *J. Exp. Zool.*, 89, 475—490.
- Galambos R., Rose J. E., Bromiley R. B., Hughes J. R., 1952. Microelectrode studies on medial geniculate body of cat. II. Response to clicks, *J. Neurophysiol.*, 15, 359—380.

- Gallego A., 1953. Procedimiento di impregnación de la retina entera, Resum. Coll. Probl. Opt. de la Vision, Madrid.
- Gammon G. D., Bronk D. W., 1935. The discharge of impulses from Pacinian corpuscles in the mesentery and its relation of vascular changes, Amer. J. Physiol., 114, 77—84.
- Garol H. W., 1942. The „motor” cortex of the cat, J. Neuropath., 1, 139—145.
- Gasser H. S., 1934. Conduction in nerves in relation to fiber types, Res. Publ. Ass. Nerv. Ment. Dis., 15, 35—59.
- Gasser H. S., (1937). CM. Erlanger and Gasser.
- Gasser H. S., 1943. Pain-producing impulses in peripheral nerves, Res. Publ. Ass. Nerv. Ment. Dis., 23, 44—62.
- Gasser H. S., 1946. Mammalian nerve fibers. CM. Les Prix Nobel, Norstedt and Söner, Stockholm, p. 128—141.
- Gasser H. S., Erlanger J., 1929. The role of fiber size in the establishment of a nerve block by pressure of cocaine, Amer. J. Physiol., 88, 581—591.
- Gasser H. S., Grundfest H., 1939. Axon diameters in relation to spike dimensions and the conduction velocity in mammalian A fibers, Amer. J. Physiol., 127, 393—414.
- Gasser H. S., Newcomer H. S., 1921. Physiological action currents in the phrenic nerve. An application of the thermionic vacuum tube to nerve physiology, Amer. J. Physiol., 57, 1—26.
- Gerard R. W., Marshall W. H., Saul L. J., 1936. Electrical activity of the cat's brain, Arch. Neurol. Psychiat., Chicago, 36, 675—735.
- Gernandt B. E., 1948a. The form variations of the spike recorded by a microelectrode applied on to the mammalian retina, Acta physiol. scand., 15, 88—92.
- Gernandt B. E., 1948b. Polarity of the dark adapted retinal on off-elements as a function of wave-length, Acta physiol. scand., 15, 286—289.
- Gernandt B. E., 1949. Response of mammalian vestibular neurons to horizontal rotation and caloric stimulation, J. Neurophysiol., 12, 173—184.
- Gernandt B. E., 1952. The effect of vestibular stimulation upon the activity of the primary motor neurons of the spinal cord, Acta physiol. scand., 27, 169—182.
- Gernandt B. E., Granit R., 1947. Single fibre analysis of inhibition and the polarity of the retinal elements, J. Neurophysiol., 10, 295—301.
- Gernandt B. E., Zotterman Y., 1946. Intestinal pain; an electrophysiological investigation on mesenteric nerve, Acta physiol. scand., 12, 56—72.
- Gibbs F. A., Gibbs E. L., 1948. Atlas of electrocephalography, Addison-Wesley Press, Cambridge, Mass., 3d ed., 221 p.
- Golgi C., 1870—1883. Sui nervi dei tendini dell'uomo e di altri vertebrati e di un nuovo organo nervoso terminale musculo tendineo. Opera Omnia. Ulrico Hoepli, Milano, 2d ed., 1903, 1. 171—198.
- Göpfert H., Schaefer T., 1938. Ueber den direkt und indirekt erregten Aktionsstrom und die Funktion der motorischen Endplatte, Pflüg. Arch. ges. Physiol., 239, 597—619.
- Graham C. H., 1932. The relation of nerve response and retinal potential to number of sense cells illuminated in an eye lacking lateral connections, J. Cell. Comp. Physiol., 2, 295—310.
- Graham C. H., 1951. Visual perception. CM. Handbook of experimental psychology, ed. S. S. Stevens, p. 868—920.
- Graham C. H., Granit R., 1931. Comparative studies on the peripheral and central retina. VI. Inhibition, summation, and synchronization of impulses in the retina, Amer. J. Physiol., 98, 664—673.
- Graham J., Gerard R. W., 1946. Membrane potentials and excitation of impaled single muscle fibres, J. Cell. Comp. Physiol., 28, 99—117.
- Graham Brown T., 1914. On the nature on the fundamental activity of the nervous centres; together with an analysis of the conditioning of rhythmic activity in progression, and a theory of the evolution of function in the nervous system, J. Physiol., 48, 18—46.

- Granit R., 1933. The components of the retinal action potential and their relation to the discharge in the optic nerve, *J. Physiol.*, 77, 207—240.
- Granit R., 1935. Two types of retinae and their electrical responses to intermittent stimuli in light and dark adaptation, *J. Physiol.*, 85, 421—438.
- Granit R., 1938. Processes of adaptation in the vertebrate retina in the light of recent photochemical and electrophysiological research, *Docum. Ophthalm.*, 1, 7—77.
- Granit R., 1941a. Rotation of activity and spontaneous rhythms in the retina, *Acta physiol. scand.*, 1, 370—379.
- Granit R., 1941b. The „red” receptor of *Testudo*, *Acta physiol. scand.*, 1, 386—388.
- Granit R., 1941c. Isolation of colour-sensitive elements in a mammalian retina, *Acta physiol. scand.*, 2, 93—109.
- Granit R., 1941d. A relation between rod and cone substances based on scotopic and photopic spectra of *Cyprinus*, *Tinca*, *Anguilla* and *Testudo*, *Acta physiol. scand.*, 2, 334—346.
- Granit R., 1942a. Colour receptors of the frog's retina, *Acta physiol. scand.*, 3, 137—151.
- Granit R., 1942b. Spectral properties of the visual receptor elements of the Guinea pig, *Acta physiol. scand.*, 3, 318—328.
- Granit R., 1942c. The photopic spectrum of the pigeon, *Acta physiol. scand.*, 4, 118—124.
- Granit R., 1943a. A physiological theory of colour perception, *Nature*, 151, 11—14.
- Granit R., 1943b. „Red” and „green” receptors in the retina of *Tropidonotus*, *Acta physiol. scand.*, 5, 108—113.
- Granit R., 1943c. The spectral properties of the visual receptors of the cat, *Acta physiol. scand.*, 5, 219—229.
- Granit R., 1944. Stimulus intensity in relation to excitation and pre- and postexcitatory inhibition in isolated elements of mammalian retinae, *J. Physiol.*, 103, 103—118.
- Granit R., 1945a. Some properties of post-excitatory inhibition studied in the optic nerve with micro-electrodes, *Vet. akad. arkiv. zool.*, A36, № 11.
- Granit R., 1945b. The electrophysiological analysis of the fundamental problem of colour reception. Thomas Young Oration, № 14, *Proc. Phys. Soc. Lond.*, 57, 447—463.
- Granit R., 1945c. The colour receptors of the mammalian retina, *J. Neurophysiol.*, 8, 195—210.
- Granit R., 1947. Sensory mechanisms of the retina, Oxford University Press, London, 412 p.
- Granit R., 1948. Neural organization of the retinal elements, as revealed by polarization, *J. Neurophysiol.*, 11, 239—251.
- Granit R., 1949. The effect of two wave-lengths of light upon the same retinal element, *Acta physiol. scand.*, 18, 281—294.
- Granit R., 1950a. Reflex self-regulation of the muscle contraction and autogenetic inhibition, *J. Neurophysiol.*, 13, 351—372.
- Granit R., 1950b. The organization of the vertebrate retinal elements, *Ergebn. Physiol.*, 46, 31—70.
- Granit R., 1951. The antagonism between the on- and off-systems in the cat's retina, *L'Anné psychol.*, 50, 129—134.
- Granit R., 1952a. Reflexes to stretch and contraction of antagonists around ankle joint, *J. Neurophysiol.*, 15, 269—279.
- Granit R., 1952b. Aspects of excitation and inhibition in the retina, *Proc. Roy. Soc. Lond.*, B140, 191—198.
- Granit R., 1953. Effekter på retina vid stimulering i hjärnan, *Proc. Swed. Ophthalm. Soc.*, Nov. (в печати).

- Granit R., Hammond E. L., 1931. Comparative studies on the peripheral and central retina. V. The sensation-time curve and the time course of the fusion frequency of intermittent stimulation, *Amer. J. Physiol.*, 98, 654—663.
- Granit R., Harper P., 1930. Comparative studies on the peripheral and central retina. II. Synaptic reactions in the eye, *Amer. J. Physiol.*, 95, 211—228.
- Granit R., Helme T., 1939. Changes in retinal excitability due to polarization and some observations on the relation between the processes in retina and nerve, *J. Neurophysiol.*, 2, 556—565.
- Granit R., Holmberg T., Zewi M., 1938. On the mode of action of visual purple on the rod cell, *J. Physiol.*, 94, 430—440.
- Granit R., Holmgren B., Merton P. A., 1954. (в печати).
- Granit R., Job C., 1952. Electromyographic and monosynaptic definition of reflex excitability during muscle stretch, *J. Neurophysiol.*, 15, 409—420.
- Granit R., Job C., Kaada B. R., 1952. Activation of muscle spindles in pinna reflex, *Acta physiol. scand.*, 27, 161—168.
- Granit R., Kaada B. R., 1952. Influence of stimulation of central nervous structures on muscle spindles in cat, *Acta physiol. scand.*, 27, 130—160.
- Granit R., Leksell L., Skoglund C. R., 1944. Fibre interaction in injured or compressed region of nerve, *Brain*, 67, 125—140.
- Granit R., Lundberg A., 1947. Heat- and cold-sensitive mammalian nerve fibres. Some somatic reflexes to thermostimulation, *Acta physiol. scand.*, 13, 334—346.
- Granit R., Munsterhjelm A., 1937. The electrical response of dark-adapted frog's eyes to monochromatic stimuli, *J. Physiol.*, 88, 436—458.
- Granit R., Munsterhjelm M. A., Zewi M., 1939. The relation between concentration of visual purple and retinal sensitivity to light during dark-adaptation, *J. Physiol.*, 96, 31—44.
- Granit R., Riddell H. A., 1934. The electrical responses of light- and dark-adapted frogs' eyes to rhythmic and continuous stimuli, *J. Physiol.*, 81, 1—28.
- Granit R., Rubinstein B., Therman P. O., 1935. A new type of interaction experiment with the retinal action potential, *J. Physiol.*, 85, 34P.
- Granit R., Skoglund C. R., 1943. Accomodation and autorhythmic mechanism in single sensory fibres, *J. Neurophysiol.*, 6, 337—348.
- Granit R., Skoglund S., Thesleff S., 1953. Activation of muscle spindles by succinylcholine and decamethonium. The effects of curare, *Acta physiol. scand.*, 28, 134—151.
- Granit R., Ström G., 1951a. Autogenetic modulation of excitability of single ventral horn cells, *J. Neurophysiol.*, 14, 113—132.
- Granit R., Ström G., 1951b. Stretch reflexes before and after de-efferentation, *Acta physiol. scand.*, 25, Suppl. 89, p. 29.
- Granit R., Ström G., 1952. Stretch-reflex before and after de-efferentation, *Acta physiol. scand.*, 27, 255—264.
- Granit R., Suursoet V., 1949. Self-regulation of the muscle contraction by facilitation and inhibition from its proprioceptors, *Nature*, 164, 270.
- Granit R., Svaetichin G., 1939. Principles and technique of the electrophysiological analysis of colour reception with the aid of micro-electrodes, *Upsala läkaref. förh.*, 65, 161—177.
- Granit R., Tansley K., 1948. Rods, cones and the localization of preexcitatory inhibition in the mammalian retina, *J. Physiol.*, 107, 54—66.
- Granit R., Therman P. O., 1934. Inhibition of the off-effect in the optic nerve and its relation of the equivalent phase of the retinal response, *J. Physiol.*, 81, 47P.

- Granit R., Therman P. O., 1935. Excitation and inhibition in the retina and the optic nerve, *J. Physiol.*, 83, 359—381.
- Granit R., Therman P. O., 1937. Excitation and inhibition in the off-effect of the retina, *J. Physiol.*, 91, 127—139.
- Granit R., Therman P. O., 1938. The „slow potentials” associated with excitation and inhibition in the excised eye, *J. Physiol.*, 93, 9P.
- Granit R., Therman P. O., Wrede C. M., 1938. Selective effects of different adapting wave-lengths on the dark-adapted frog's retina, *Skand. arch. physiol.*, 80, 142—155.
- Granit R., Wirth A. A., 1953. A scotopic „blue shift” obtained by electrical measurements of flicker resonance, *J. Physiol.*, 122, 386—398.
- Granit R., Wrede C. M., 1937. The electrical responses of light-adapted frogs' eyes to monochromatic stimuli, *J. Physiol.*, 89, 239—256.
- Granit R. T., 1951. Physiological effects of heat and cold, *Ann. Rev. Physiol.*, 13, 75—98.
- Gray J. A. B., Malcolm J. L., 1950. The initiation of nerve impulses by mesenteric Pacinian corpuscles, *Proc. Roy. Soc. Lond.*, B137, 96—114.
- Gray J. A. B., Matthews P. B. C., 1951. A comparison of the adaptation of the Pacinian corpuscle with the accommodation of the own axon, *J. Physiol.*, 114, 454—464.
- Gray J. A. B., Sato M., 1953a. Receptor potentials in Pacinian corpuscles, *J. Physiol.*, 122, 27—28P.
- Gray J. A. B., Sato M., 1953b. Properties of the receptor potential in Pacinian corpuscles, *J. Physiol.*, 122, 610—636.
- Griffin D. R., Galambos R., 1941. The sensory basis of obstacle avoidance by flying bats, *J. Exp. Zool.*, 86, 481—506.
- Gröppel F., Haass F., Kohlrausch A., 1938. Aktionsströme und Gesichtsempfindungen des menschlichen Auges, *Z. Sinnesphysiol.*, 67, 207—226.
- Gunter R., 1952. The spectral sensitivity of dark-adapted cats, *J. Physiol.*, 118, 395—404.
- Gunter R., 1954. The spectral sensitivity of light-adapted cats, *J. Physiol.*, 123, 409—415.
- Habgood J. S., 1950. Sensitization of sensory receptors in the frog's skin, *J. Physiol.*, 111, 195—213.
- Hagbarth K. E., 1952. Excitatory and inhibitory skin areas for flexor and extensor motoneurons, *Acta physiol. scand.*, 26, Suppl. 94.
- Hagbarth K. E., Kerr D. I. B., 1953. MS communication to Internat. Physiol. Congr., Montreal.
- Hagbarth K. E., Kerr D. I. B., 1954. Central influences of spinal afferent conduction, *J. Neurophysiol.*, 17, 295—307.
- Hagbarth K. E., Naess K., 1950a. The autogenetic inhibition during stretch and contraction of the muscle, *Acta physiol. scand.*, 21, 41—53.
- Hagbarth K. E., 1950b. Reflex effects of tetanic stimulation of different afferent fibre-systems in the hind limb of the cat, *Acta physiol. scand.*, 21, 336—361.
- Hagbarth K. E., Wohlfart G., 1952. The number of muscle-spindles in certain muscles in cat in relation to the composition of the muscle nerves, *Acta anat.*, 15, 85—104.
- Hagen E., Knoche H., Sinclair D. C., Weddell G., 1953. The role of specialized nerve terminals in cutaneous sensibility, *Proc. Roy. Soc. Lond.*, B141, 279—287.
- Hagins W. A., Rushton W. A. H., 1953. The measurement of rhodopsin in the decerebrate albino rabbits, *J. Physiol.*, 120, 61P.
- Hanbery J., Jasper H., 1953. Independence of diffuse thalamo-cortical projection system shown by specific nuclear destructions, *J. Neurophysiol.*, 16, 252—271.

- Hartline H. K., 1928. A quantitative and descriptive study of the electrical response to illumination of the arthropod eye, *Amer. J. Physiol.*, 83, 466—483.
- Hartline H. K., 1935. Impulses in single optic nerve fibers of the vertebrate retina, *Amer. J. Physiol.*, 113, 59P.
- Hartline H. K., 1938a. The response of single optic nerve fibres of the vertebrate eye to illumination of the retina, *Amer. J. Physiol.*, 121, 400—415.
- Hartline H. K., 1938b. The discharge of impulses in the optic nerve of Pecten in response of illumination of the eye, *J. Cell. Comp. Physiol.*, 11, 465—478.
- Hartline H. K., 1940a. The receptive field of the optic nerve fibers, *Amer. J. Physiol.*, 130, 690—699.
- Hartline H. K., 1940b. The effects of spatial summation in the retina on the excitation of the fibers of the optic nerve, *Amer. J. Physiol.*, 130, 700—711.
- Hartline H. K., 1940c. The nerve messages in the fibers of the visual pathway, *J. Opt. Soc. Amer.*, 30, 239—247.
- Hartline H. K., 1949. Inhibition of visual receptors by illuminating nearby retinal areas in the Limulus eye, *Fed. Proc.*, 8, 69.
- Hartline H. K., Graham C. H., 1932. Nerve impulses from single receptors in the eye, *J. Cell. Comp. Physiol.*, 1, 277—295.
- Hartline H. K. McDonald P. R., 1947. Light and dark adaptation of single photoreceptor elements in the eye of Limulus, *J. Cell. Comp. Physiol.*, 30, 225—253.
- Hartline H. K., Wagner H. G., MacNichols E. F., 1952. The peripheral origin of nervous activity in the visual system, *Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol.*, 17, 125—141.
- Hartline H. K., Wagner H. G., Tomita T., 1953. Mutual inhibition among the receptors of the eye of Limulus, *Proc. XIX. Int. Physiol. Congr., Montreal*, p. 441—442.
- Hartridge H., 1920. The avoidance of objects by bats in their flight, *J. Physiol.*, 54, 54—57.
- Hartridge H., 1950. Recent advances in the physiology of vision, Churchill, London, 401. p.
- Hassall A. H., 1851. Цит. по Sherrington (1900b).
- Hassall A. H., 1952. The microscopic anatomy of the human body in health and disease, 2 vol., Taylor, Walton and Maberley, London, 570 p.
- Head H., Holmes G., 1911. Sensory disturbances from cerebral lesions, *Brain*, 34, 102—254.
- Head H., Rivers W. H. R., Sherren J., 1905. The afferent nervous system from a new aspect, *Brain*, 28, 99—115.
- Hecht S., 1931. The interrelation of various aspects of colour vision, *J. Opt. Soc. Amer.*, 21, 615—639.
- Hecht S., 1937. Rods, cones, and the chemical basis of vision, *Physiol. Rev.*, 17, 239—290.
- Hecht S., Schlaer S., Pirenne M. H., 1942. Energy, quanta, and vision, *J. Gen. Physiol.*, 25, 819—840.
- Heinbecker P., Bishop G. H., O'Leary J., 1933. Pain and touch fibers in peripheral nerves, *Arch. Neurol. Psychiat.*, Chicago, 29, 771—789.
- Heinbecker P., O'Leary J., Bishop G. H., 1934. Analysis of sensation in terms of the nerve impulse, *Arch. Neurol. Psychiat.*, Chicago, 31, 34—53.
- Held H., 1893. Die Centrale Gehörleitung, *Arch. Anat. Physiol.*, Leipzig, Anat., Abt. 201—248.
- Helmholtz H., 1867. Handbuch der physiologischen Optik, Leopold Voss, Leipzig, 874 p.
- Hemingway A., Rasmussen T., Wyckoff H., Rasmussen A. T., 1940. Effects of heating hypothalamus of dogs by diathermy, *J. Neurophysiol.*, 3, 329—338.

- Henneman E., 1951. Excitability changes in monosynaptic reflex pathways of muscles subjected to stretch, Trans. Amer. Neurol. Ass., 76th Meeting, 194—196.
- Hennemann E., Mountcastle V., 1948. Tactile localization in the thalamus of cat and monkey, Fed. Proc., 7, 53.
- Hensel H., 1952. Physiologie der Thermoreception, *Ergebn. Physiol.*, 47, 165—368.
- Hensel H., Ström L., Zotterman Y., 1951. Electrophysiological measurements of depth of thermoreceptors, *J. Neurophysiol.*, 14, 423—429.
- Hensel H., Zotterman Y., 1951a. Quantitative Beziehungen zwischen der Entladung einzelner Kältefasern und der Temperatur, *Acta physiol scand*, 23, 291—319.
- Hensel H., Zotterman Y., 1951b. The response of mechanoreceptors to thermal stimulation, *J. Physiol.*, 115, 16—24.
- Hensel H., Zotterman Y., 1951c. Action potentials of cold fibres and untracutaneous temperature gradient, *J. Neurophysiol.*, 14, 377—385.
- Hering E., 1925. Grundzüge der Lehre vom Lichtsinn, *Handb. ges. Augenheilk.* (Graefe-Saemisch), 2. ed., Vol. 3, Pt. XII, 1—294.
- Hess W.R., 1944a. Hypothalamische Adynamie, *Helv. physiol. acta*, 2, 137—147.
- Hess W. R., 1944b. Das Schlafsyndrom als Folge dienzephaler Reizung, *Helv. physiol. acta*, 2, 305—344.
- Heymans C., Bouckaert J. J., 1939. Les Chémo-récepteurs du sinus carotidien, *Ergebn. Physiol.*, 41, 28—55.
- Heymans J. F., Heymans C., 1927. Sur les modifications directes et sur la régulation réflexe de l'activité du centre respiratoire de la tête isolée du chien, *Arch. Int. Pharmacodyn.*, 33, 273—372.
- Hilgard E. R., 1951. The role of learning in perception. *Cm. Blake and Ramsey*, p. 95—120.
- Hill A. V., 1935—1936. Excitation and accommodation in nerve, *Proc. Roy. Soc. Lond. B119*, 305—355.
- Hill A. V., 1953. The mechanics of active muscle, *Proc. Roy. Soc. Lond.*, B141, 104—117.
- Hind J. E., 1953. An electrophysiological determination of tonotopic organization in auditory cortex of cat, *J. Neurophysiol.*, 16, 475—489.
- Hines M., Tower S. S., 1928. Studies of the innervation of skeletal muscles. II. Of muscle spindles in certain muscles of the kitten, *Bull. Johns Hopkins Hosp.*, 42, 264—295.
- Hinsey J. C., 1927—1928. Some observations on the innervation of skeletal muscle of the cat, *J. Comp. Neurol.*, 44, 87—195.
- Hoagland H., 1933a. Electrical responses from the lateral-line nerves of catfish. I., *J. Gen. Physiol.*, 16, 695—714.
- Hoagland H., 1933b. Quantitative analysis of responses from lateral-line nerves of fishes. II., *J. Gen. Physiol.*, 16, 715—732.
- Hoagland H., 1933—1934a. Electrical responses from lateral-line nerves of fishes. III., *J. Gen. Physiol.*, 17, 77—82.
- Hoagland H., 1933—1934b. Electrical responses from the lateral-line nerves of fishes. IV. The repetitive discharge, *J. Gen. Physiol.*, 17, 195—209.
- Hodes R., Peacock S. M., Heath R. G., 1951. Influence of the forebrain on somato-motor activity. I. Inhibition, *J. Comp. Neurol.*, 94, 381—408.
- Hodgkin A. L., Huxley A. E., 1939. Action potentials recorded from inside a nerve fibre, *Nature*, 144, 710—711.
- Hodkin A. L., Huxley A. F., 1952. The dual effect of membrane potential on sodium conductance in the giant axon of *Loligo*, *J. Physiol.*, 116, 497—506.
- Hofer P. F. A., Putnam T. J., 1940. Action potentials of muscles in „spastic” conditions, *Arch. Neurol. Psychiat.*, Chicago, 43, 1—22.
- Hoff H. E., Hoff E. C., Bucy P. C., Pi-Suñer J., 1934. The production of the silent period by the synchronization of discharge of motor neurones, *Amer. J. Physiol.*, 109, 123—132.

- Hoffmann P., 1919—1920. Demonstration eines Hemmungsreflexes im menschlichen Rückenmark, Z. Biol., 70, 515—524.
- Hoffmann P., 1922. Untersuchungen über die Eigenreflexe (Sehnenreflexe) menschlicher Muskeln, Springer, Berlin, 106. p.
- Hoffmann P., 1924. Untersuchungen über die refraktäre Periode des menschlichen Rückenmarkes, Z. Biol., 81, 37—48.
- Hoffmann P., 1951. Die Aufklärung der Wirkung des Jendrassik'schen Handgriffs durch die Arbeiten von Sommer und Kuffler, Dtsch. Z. Nervenheilk., 166, 60—64.
- Hoffmann P., Keller Ch. J., 1928. Ueber gleichzeitige willkürliche und künstliche Reizung von Nerven, Z. Biol., 87, 527—536.
- Hogg B. M., 1935. Slow impulses from cutaneous nerves of the frog, J. Physiol., 84, 250—258.
- Holmgren B., Merton P. A., 1953. Local feedback control of motoneurons, J. Physiol., 123, 47P.
- Holmgren F., 1865—1866. Method att objectivera effecten av ljusinttryck på retina, Upsala läkaref. förh., 1, 177—191.
- Holmgren F., 1870—1871. Om retinaströmmen, Upsala läkaref. förh., 6, 419—455.
- Hsia Y., Graham C. H., 1952. Spectral sensitivity of the cones in the dark adapted human eye, Proc. Nat. Acad. Sci., New York, 38, 80—85.
- Hubbard R., Wald G., 1952. Cis-trans isomers of vitamin A and retinene in the rhodopsin system, J. Gen. Physiol., 36, 269—315.
- Hughes J., Gasser H. S., 1934. Some properties of the cord potentials evoked by a single afferent volley, Amer. J. Physiol., 108, 295—306.
- Hunt C. C., 1951. The reflex activity of mammalian small-nerve fibres, J. Physiol., 115, 456—469.
- Hunt C. C., 1952a. The effect of stretch receptors from muscle on the discharge of motoneurons, J. Physiol., 117, 359—379.
- Hunt C. C., 1952b. Drug effects of mammalian small-nerve fibres, Fed. Proc., 11, 75.
- Hunt C. C., 1953. Diameter of function of afferent fibres from muscle, Proc. XIX. Int. Physiol. Congr., Montreal, p. 485—486.
- Hunt C. C., Kuffler S. W., 1951a. Further study of efferent small-nerve fibres to mammalian muscle spindles. Multiple spindle innervation and activity during contraction, J. Physiol., 113, 283—297.
- Hunt C. C., Kuffler S. W., 1951b. Stretch receptor discharges during muscle contraction, J. Physiol., 113, 298—315.
- Hunter J., Jasper H. H., 1949. Effects of thalamic stimulation in unanaesthetised animals, Electroenceph. Clin. Neurophysiol., 1, 305—324.
- Hursh J. B., 1939a. Conduction velocity and diameter of nerve fibers, Amer. J. Physiol., 127, 131—139.
- Hursh J. B., 1939b. The properties of growing nerve fibers, Amer. J. Physiol., 127, 140—153.
- Hursh J. B., 1940. Relayed impulses in ascending branches of dorsal root fibers, J. Neurophysiol., 3, 166—174.
- Ingvar D. H., 1953. Effects of reticular stimulation upon neuronally isolated cortex. A preliminary note (в печати).
- Ingvar D. H., 1954. Observations at this institute (личное сообщение).
- Ives H. E., 1912. Studies in the photometry of lights of different colours. II. Spectral luminosity curves by the method of critical frequency, Phil. Mag., 24, 352—370.
- Jahn T. L., 1946a. Colour vision and colour blindness in terms of modern evidence, J. Opt. Soc. Amer., 36, 595—603.
- Jahn T. L., 1946b. The kinetics of visual dark adaptation, J. Opt. Soc. Amer., 36, 659—665.

- Jalavisto E., Orma E., Tawast M., 1951. Ageing and relation between stimulus intensity and duration in corneal sensibility, *Acta physiol scand.*, 23, 224—233.
- Jansen J., Brodal A., 1954. Aspects of cerebellar anatomy, J. G. Tanum, Oslo, 423 p.
- Jarisch A., 1940. Vom Herzen ausgehende Kreislaufreflexe, *Arch. Kreislaufforschg.*, 7, 260—274.
- Jarisch A., 1941. Der Einfluss der Vagusausschaltung auf den Blutdruck, *Arch. Kreislaufforschg.*, 9, 1—10.
- Jarisch A., Zotterman Y., 1948. Depressor reflexes from the heart, *Acta physiol. scand.*, 16, 31—51.
- Jasper H., 1949. Diffuse projection systems: the integrative action of the thalamic reticular system, *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.*, 1, 405—420.
- Jasper H., Ajmone-Marsan C., Stoll J., 1952. Corticofugal projections to the brain stem, *Arch. Neurol. Psychiat.*, Chicago, 67, 155—171.
- Jenkins W. L., 1951. Somesthesia. *Cm. Handbook of experimental psychology*, ed. S. S. Stevens, p. 1172—1190.
- Job C., 1953a. Monosynaptische Impulsübertragung zwischen Synergisten, *Pflüg. Arch. ges. Physiol.*, 256, 391—405.
- Job C., 1953b. Ueber autogene Inhibition und Reflexumkehr bei spinalisierten und decerebrierten Katzen, *Pflüg. Arch. ges. Physiol.*, 256, 406—418.
- Johnson E. P., Riggs L. A., 1951. Electoretinal and psychophysical dark adaptation curves, *J. Exp. Psychol.*, 41, 139—147.
- Jung R., Baumgarten R. von, Baumgartner G., 1952. Mikroableitungen von einzelnen Nervenzellen im optischen Cortex der Katze: Die lichtaktivierten B-Neurone, *Arch. Psychiat. Z. Neurol.*, 189, 521—539.
- Kaada B. R., 1951. Somato-motor, autonomic and electrocorticographic responses to electrical stimulation of "rhinencephalic" and other structures in primates, cat and dog, *Acta physiol. scand.*, 24, Suppl. 83, 283 p.
- Kaada B. R., 1953. Suprasegmental mechanisms, *Proc. XIX. Int. Physiol. Congr.*, Montreal, p. 81—86.
- Kampa E. M., 1953. New forms of visual purple from the retinas of certain marine fishes: a re-examination, *J. Physiol.*, 119, 400—409.
- Karpe G., 1945. The basis of clinical electroretinography, *Acta ophthal.*, Copenhagen, Suppl. 24, 118 p.
- Karpe G., Tensley K., 1947. The relationship between the change in the electroretinogram and the subjective dark-adaptation curve, *J. Physiol.*, 107, 272—279.
- Katsuki Y., Mizuhira V., Yoshino S., 1951. On the endorgan of the acoustico-lateralis system of fish, *Jap. J. Physiol.*, 2, 93—102.
- Katsuki Y., Uchiyama H., Totsuka G., 1954. Electrical responses of the single hair cell in the ear of fish, *Proc. Jap. Acad.*, 30, 248—255.
- Katsuki Y., Yoshino S., 1952. Response of the single lateral-line nerve fiber to the linearly rising currentstimulating the endorgan, *Jap. J. Physiol.*, 2, 219—231.
- Katsuki Y., Yoshino S., Cherr J., 1950. Action currents of the single lateral-line nerve fiber of fish. 1. On the spontaneous discharge, *Jap. J. Physiol.*, 1, 87—99.
- Katz B., 1939. Electric excitation of nerve. A review, Oxford Univ. Press, London, 151 p.
- Katz B., 1949. The electric response at a sensory nerve ending, *J. Physiol.*, 109, 9P.
- Katz B., 1950a. Action potentials from a sensory nerve ending, *J. Physiol.*, 111, 248—260.
- Katz B., 1950b. Depolarization of sensory terminals and the initiation of impulses in the muscle spindle, *J. Physiol.*, 111, 261—282

- Kleitman N., Piéron H., 1925. Sur la vitesse d'établissement de la sensation lumineuse et la grandeur de l'ondulation de prééquilibre pour des excitations monochromatiques d'intensité variable, C. r. acad. sci., Paris, 180, 393—396.
- Klüver H., 1942. Functional significance of the geniculo-striate system, Biol. Symp., 7, 253—299.
- Kobayashi Y., Oshima K., Tasaki I., 1952. Analysis of afferent and efferent systems in the muscle nerve of the toad and cat, J. Physiol., 117, 152—171.
- Köhler J., 1951. Ueber Aufbau und Wandlungen der Wahrnehmungswelt, Sitzber. Öster. Akad. Wiss., 227, 118 p.
- Kohlrausch A., 1918. Die Netzhautströme der Wirbeltiere in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes und dem Adaptationszustand des Auges, Arch. Anat. Physiol., Leipzig, p. 195—241.
- Kohlrausch A., 1931a. Elektrische Erscheinungen am Auge, Handb. Norm. Path. Physiol., 12, № 2, 1394—1496.
- Kohlrausch A., 1931b. Tagessehen, Dämmersehen, Adaptation, Handb. Norm. Path. Physiol., 12, № 2, 1499—1594.
- Kölliker A., 1863. Untersuchungen über die letzten Endigungen der Nerven, Z. wiss. Zool., 12, 149—164.
- Kolmer W., 1911. Der Bau der Endapparate des Nervus octavus und deren physiologische Bedeutung, Ergebn. Physiol., 11, 372—416.
- König A., 1903. Gesammelte Abhandlungen zur physiologischen Optik, Barth, Leipzig, 443 p.
- König F. H., 1943. Bluttemperatur und Wärmeregulation, Pflüg. Arch. ges. Physiol., 246, 693—708.
- König F. H., 1944. Bluttemperatur und Wärmeregulation. II. Mitteilung, Pflüg. Arch. ges. Physiol., 247, 497—513.
- Köttgen E., Abelsdorff G., 1896. Absorption und Zersetzung des Sehpurpurs bei den Wirbeltieren, Z. Psychol. Physiol. Sinnesorg., 12, 161—184.
- Krause A. C., Sidwell A. E., 1938. The absorption spectra of visual purple and its photodecomposition products, Amer. J. Physiol., 121, 215—223.
- Krause W., 1860. Die terminalen Körperchen der einfach sensiblen Nerven, Hahn'sche Hofbuchhandlung, Hannover, 272 p.
- Kries J. von, 1884. Ueber die Abhängigkeit der Erregungsvorgänge von dem zeitlichen Verlaufe der zur Reizung dienenden Elektrizitäts-Bewegungen, Arch. Anat. Physiol., Leipzig, p. 337—372.
- Kries J. von, 1903. Ueber die Wahrnehmung des Flimmerns durch normale und durch total farbenblinde Personen, Z. Psychol. Physiol. Sinnesorg., 32, 113—117.
- Kries J. von, 1923. Allgemeine Sinnesphysiologie. Vogel, Leipzig, 299 p.
- Kries J. von, Eyster J. A. E., 1907. Ueber die zur Erregung des Sehorgans erforderlichen Energiemengen, Z. Sinnesphysiol., 41, 373—394.
- Krüger P., 1952. Tetanus und Tonus der quergestreiften Skelettmuskeln der Wirbeltiere und des Menschen, Geest and Portig, Leipzig, 431 p.
- Kuffler S. W., 1942. Electric potential changes at an isolated nerve-muscle junction, J. Neurophysiol., 5, 18—26.
- Kuffler S. W., 1949. Transmitter mechanism at the nerve-muscle junction, Arch. Sci. Physiol., 3, 585—601.
- Kuffler S. W., 1952. Neurons in the retina: organization, inhibition and excitation problems, Cold. Spr. Harb. Symp. Quant. Biol., 17, 281—292.
- Kuffler S. W., 1953. Discharge patterns and functional organization of mammalian retina, J. Neurophysiol., 16, 37—68.
- Kuffler S. W., Gerard R. W., 1947. The small-nerve motor system to skeletal muscle, J. Neurophysiol., 10, 383—394.
- Kuffler S. W., Hunt C. C., 1952. The mammalian small-nerve fibres: a system for efferent nervous regulation of muscle spindle discharge, Res. Publ. Ass. Nerv. Ment. Dis., 30, 24—47.

- Kuffler S. W., Hunt C. C., Quilliam J. P., 1951. Function of medullated small-nerve fibers in mammalian ventral roots: efferent muscle spindle innervation, *J. Neurophysiol.*, 14, 29—54.
- Kuffler S. W., Katz B., 1946. Inhibition at the nerve muscle junction in crustacea, *J. Neurophysiol.*, 9, 337—346.
- Kuffler S. W., Laporte Y., Ransmeier R. E., 1947. The function of the frog's small-nerve motor system, *J. Neurophysiol.*, 10, 395—408.
- Kuffler S. W., Vaughan Williams E. M., 1953a. Properties of the "slow" skeletal muscle fibres of the frog, *J. Physiol.*, 121, 318—340.
- Kuffler S. W., Vaughan Williams E. M., 1953b. Small-nerve junctional potentials. The distribution of small motor nerve to frog skeletal muscle, and the membrane characteristics of the fibres they innervate, *J. Physiol.*, 121, 289—317.
- Kugelberg E., 1944. Accommodation in human nerves, *Acta physiol. scand.*, 8, Suppl. 24, 105 p.
- Kühne W., 1863a. Ueber die Endigung der Nerven in den Muskeln, *Virchows Arch.*, 27, 508—533.
- Kühne W., 1863b. Die Muskelspindeln, *Virchows Arch.*, 28, 528—538.
- Kühne W., 1877—1878. Ueber die Darstellung von Optogrammen im Froschauge, *Unters. Physiol. Inst., Heidelberg*, 1, 225—241.
- Kühne W., 1879. Chemische Vorgänge in der Netzhaut, *Hermanns Handb. d. Physiol.*, 3, 235—242.
- Kühne W., Sewall A., 1879—1880. Zur Physiologie des Sehepitals, *Unters. Physiol. Inst., Heidelberg*, 3, 221—277.
- Laget P., Lundberg A., 1949. On the effect of K^+ and Ca^{++} on thermal stimulation and spontaneous activity of mammalian nerve fibres, *Acta physiol. scand.*, 18, 128—138.
- Landgren S., Liljestränd G., Zotterman Y., 1952. The effect of certain autonomic drugs on the action potentials of the sinus nerve, *Acta physiol. scand.*, 26, 264—290.
- Lapicque L., 1938. Chronaxie, accommodation, climalyse: discussion théorique et expérimentale, *C. r. soc. biol., Paris*, 127, 875—878.
- Lapicque L., Lapicque M., 1937. Recherches expérimentales sur le seuil d'inefficacité des courants progressifs et ses rapports avec la chronaxie, *C. r. soc. biol., Paris*, 125, 260—264.
- Laporte Y., Lloyd D. P. C., 1952. Nature and significance of the reflex connections established by large afferent fibers of muscular origin, *Amer. J. Physiol.*, 169, 609—621.
- Larrabee M. G., Bronk D. W., 1947. Prolonged facilitation of synaptic excitation in sympathetic ganglion, *J. Neurophysiol.*, 10, 139—154.
- Lawrance M., 1949. Studies in human behavior, Princeton University Press, Princeton, 181 p.
- Le Grand Y., 1952. Optique physiologique. *Revue d'optique, Paris*, 2 vols, 372 + 490 p.
- Lehmann A., 1892. Die Hauptgesetze des menschlichen Gefühlslebens, Reissland, Leipzig, 356 S (cm. ctp. 35).
- Leksell L., 1945. The action potential and excitatory effects of the small ventral root fibres to skeletal muscle, *Acta physiol. scand.*, 10, Suppl. 31, 84 p.
- Leuwen S. van, 1949. Response of a frog's muscle spindle, *J. Physiol.*, 109, 142—145.
- Liddell E. G. T., Sherrington C. S., 1924. Reflexes in response to stretch (Myotatic reflexes), *Proc. Roy. Soc. Lond.*, B96, 212—242.
- Liddell E. G. T., Sherrington C. S., 1925. Further observation on myotatic reflexes, *Proc. Roy. Soc. Lond.*, B97, 267—283.
- Liljestränd G., 1954. Transmission at chemoreceptors, *Pharmacol. Rev.*, 6, 73—78.
- Lindsley D. B., 1934. Inhibition as an accompaniment of the knee jerk, *Amer. J. Physiol.*, 109, 181—191.

- Lindsley D. B., Bowden J. W., Magoun H. W., 1949. Effect upon the EEG of acute injury to the brain stem activating system, *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.*, 1, 475—486.
- Ling G., Gerard R. W., 1949. The normal membrane potential of frog sartorius fibers, *J. Cell. Comp. Physiol.*, 34, 383—396.
- Linksz A., 1952. *Physiology of the eye*, Vol. 2., Vision. Grune and Stratton, New York, 869 p.
- Lloyd D. P. C., 1941. A direct central inhibitory action of dromically conducted impulses, *J. Neurophysiol.*, 4, 184—190.
- Lloyd D. P. C., 1943a. Neuron patterns controlling transmission of ipsilateral hind limb reflexes in cat, *J. Neurophysiol.*, 6, 293—314.
- Lloyd D. P. C., 1943b. Conduction and synaptic transmission of reflex response to stretch in spinal cats, *J. Neurophysiol.*, 6, 317—326.
- Lloyd D. P. C., 1946a. Facilitation and inhibition of spinal motoneurons, *J. Neurophysiol.*, 9, 421—438.
- Lloyd D. P. C., 1946b. Integrative pattern of excitation and inhibition in two-neuron reflex arc, *J. Neurophysiol.*, 9, 439—444.
- Lloyd D. P. C., Chang H. T., 1948. Afferent fibers in muscle nerves, *J. Neurophysiol.*, 11, 199—208.
- Lord M. P., 1952. Recherches récentes sur les mouvements des yeux a l'Imperial College de Londres, *Ann. d'opt. ocul.*, 1, 13—23.
- Lorente de Nó R., Graham H. T., 1938. Recovery cycle of motoneurons, *Amer. J. Physiol.*, 123, 388—399.
- Löwenstein O., 1953. Effect of galvanic polarization on the impulse discharge from the horizontal ampulla of the isolated elasmobranch labyrinth, *Nature*, 172, 549—550.
- Löwenstein O., Sand A., 1936. The activity of the horizontal semicircular canal of the dogfish, *Scyllium canicula*, *J. Exp. Biol.*, 13, 416—428.
- Löwenstein O., Sand A., 1940. The individual and integrated activity of the semicircular canals of the elasmobranch labyrinth, *J. Physiol.*, 99, 89—101.
- Löwenthal M., Horsley V., 1897. On the relations between the cerebellar and other centres (namely cerebral and spinal) with especial reference to antagonistic muscles, *Proc. Roy. Soc. Lond.*, B61, 20—25.
- Lucas K., 1907. On the rate of variation of the exciting current as a factor in electrical excitation, *J. Physiol.*, 36, 253—274.
- Lucas K., 1917. *The conduction of the nervous impulse*, Longmans Green, London, 102 p.
- Ludvigh E., McCarthy E. F., 1938. Absorption of visible light by the refractive media of the human eye, *Arch. Ophthalm.*, 20, 37—51.
- Lundberg A., 1948. Potassium and the differential thermosensitivity of membrane potential, spike and negative after-potential in mammalian A and C fibres, *Acta physiol. scand.*, 15, Suppl. 50, 67 p.
- Lythgoe R. J., 1937. The absorption spectra of visual purple and of indicator yellow, *J. Physiol.*, 89, 331—358.
- Lythgoe R. J., 1940. The mechanism of dark adaptation. A critical resumé, *Brit. J. Ophthalm.*, 24, 21—43.
- Lythgoe R. J., Quilliam J. P., 1938. The thermal decomposition of visual purple, *J. Physiol.*, 98, 24—38.
- Lythgoe R. J., Tansley K., 1929. The adaptation of the eye: its relation to the critical frequency of flicker, *Spec. Rep. Ser. Med. Res. Coun.*, London, № 134.
- McCouch G. P., Deering I. D., Ling T. H., 1951. Location of receptors for tonic neck reflexes, *J. Neurophysiol.*, 14, 191—195.
- McCouch G. P., Deering I. D., Stewart W. B., 1950. Inhibition of knee jerk from tendon spindles of crureus, *J. Neurophysiol.*, 18, 343—350.
- McCouch G. P., Deering I. D., Stewart W. B., 1950. Inhibition of knee jerk from tendon spindles of crureus, *J. Neurophysiol.*, 18, 343—350.

- McCulloch W. S., Pitts W., 1948. The statistical organization of nervous activity, *J. Amer. Statist. Ass.*, 4, 91—99.
- McIntyre A. K., 1951. Afferent limb of the myotatic reflex arc, *Nature*, 168, 168—169.
- McIntyre A. K., 1953. Cortical projections of afferent impulses in muscle nerves, *Proc. Univ. Otago Med. Sch.*, 31, 5—6.
- Mach E., 1919. *Die Analyse der Empfindungen*, Fischer, Jena, 8th ed., 323 p.
- Magladery J. W., McDougal D. B., 1950. Electrophysiological studies of nerve and reflex activity in normal man. I. Identification of certain reflexes in the electromyogram and the conduction velocity of peripheral nerve fibres, *Bull. Johns Hopkins Hosp.*, 86, 205—290.
- Magladery J. W., McDougal D. B., Stoll J., 1950. Electrophysiological studies of nerve and reflex activity in normal man. II. The effects of peripheral ischemia, *Bull. Johns Hopkins Hosp.*, 86, 291—312.
- Magladery J. W., Teasdale R. D., Park A. M., Porter W. E., 1951. Excitation and inhibition of two-neurone reflexes by afferent impulses in the same nerve trunk, *Bull. Johns Hopkins Hosp.*, 88, 520—537.
- Magnus R., 1924. *Körperstellung*, Springer, Berlin, 740 p.
- Magoun H. W., 1944. Bulbar inhibition and facilitation of motor activity, *Science*, 100, 549—550.
- Magoun H. W., 1950. Caudal and cephalic influences of the brain stem reticular formation, *Physiol. Rev.*, 30, 459—474.
- Magoun H. W., 1952. An ascending reticular activating system in the brain stem, *Arch. Neurol Psychiat.*, Chicago, 67, 145—154.
- Magoun H. W., Harrison F., Brobeck J. R., Ranson S. W., 1938. Activation of heat loss mechanisms by local heating of the brain, *J. Neurophysiol.*, 1, 101—114.
- Magoun H. W., Rhines R., 1945. An inhibitory mechanism in the bulbar reticular formation, *Anat. Rec.*, 91, 27.
- Magoun H. W., Rhines R., 1946. An inhibitory mechanism in the bulbar reticular formation, *J. Neurophysiol.*, 9, 165—171.
- Magoun H. W., Rhines R., 1947. Spasticity. The stretch-reflex and extrapyramidal systems, Thomas Springfield, Ill., 59 p.
- Marmont G., Wiersma C. A. G., 1938. On the mechanism of inhibition and excitation of crayfish muscle, *J. Physiol.*, 93, 173—193.
- Marshall W. H., 1949. Excitability cycle and interaction in geniculate-striate system of cat, *J. Neurophysiol.*, 12, 277—288.
- Marshall W. H., Talbot S. A., Ades H. W., 1943. Cortical response of the anaesthetized cat to gross photic and electrical afferent stimulation, *J. Neurophysiol.*, 6, 1—15.
- Marshall W. H., Woolsey C. N., Bard P., 1941. Observations on cortical somatic sensory mechanisms of cat and monkey, *J. Neurophysiol.*, 4, 1—24.
- Maruhashi J., Mizuguchi K., Tasaki I., 1952. Action currents in single afferent nerve fibres elicited by stimulation of the skin of the toad and the cat, *J. Physiol.*, 117, 129—151.
- Matthews B. H. C., 1929. Specific nerve impulses, *J. Physiol.*, 67, 169—190.
- Matthews B. H. C., 1931a. The response of a single end organ, *J. Physiol.*, 71, 64—110.
- Matthews B. H. C., 1931b. The response of a muscle spindle during active contraction of a muscle, *J. Physiol.*, 72, 153—174.
- Matthews B. H. C., 1933. Nerve endings in mammalian muscle, *J. Physiol.*, 78, 1—33.
- Merton P. A., 1950. Significance of the "silent period" of muscles, *Nature*, 116, 733.
- Merton P. A., 1951. The silent period in a muscle of the human hand, *J. Physiol.*, 114, 183—198.
- Merton P. A., 1953. Slowly conducting muscle spindle afferents, *Acta physiol. scand.*, 29, 87—88.

- Merton P. A., 1954 (готовится к печати).
- Meservey A. B., Chaffee E. L., 1927. Electrical response of the retina in different types of cold-blooded animals, *J. Opt. Soc. Amer.*, 15, 311—330.
- Moldaver J., 1936. Contribution à l'étude de la régulation réflexe des mouvements, *Arch. int. méd. expér.*, 11, 405—476.
- Monnier A. M., 1934. L'Excitation électrique des tissus. Essai d'interprétation physique, Hermann, Paris, 326 p.
- Monnier A. M., 1952. Properties of nerve axons. The damping factor as a functional criterion of nerve physiology, *Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol.*, 17, 69—95.
- Monnier A. M., Coppée G., 1939. Nouvelles recherches sur la résonance des tissus excitables. Relation entre la rhythmicité de la réponse nerveuse et la résonance, *Arch. Int. Physiol.*, 48, 129—180.
- Monnier M., Boehm F., 1947. Beiträge zum Elektroretinogramm des Menschen. Perimetrische Elektroretinographie, *Helv. physiol. acta*, 5, 205—224.
- Morgan C. T., 1951. Some structural factors in perception. См. Blake and Ramsey, p. 25—55.
- Morison R. S., Dempsey E. W., 1942. A study of the thalamo-cortical relations, *Amer. J. Physiol.*, 135, 281—292.
- Morison R. S., Finley K. H., Lothrop G. N., 1943. Influence of basal forebrain areas on the electrocorticogram, *Amer. J. Physiol.*, 139, 410—416.
- Morton R. A., Goodwin T. W., 1944. Preparation of retinene in vitro, *Nature*, 153, 405—406.
- Morton R. A., Salah M. K., Stubbs A. L., 1947. Retinene₂ and vitamin A₂, *Nature*, 159, 744.
- Moruzzi G., 1949. Influence of brain stem reticular formation on cortical electrical activity, *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.*, 1, 519P.
- Moruzzi G., 1950. Cerebellar physiology, Thomas, Springfield, Ill., 116 p.
- Moruzzi G., 1953. Cerebellar and cerebral mechanisms, *Proc. XIX Int. Physiol. Congr.*, Montreal, p. 89—99.
- Moruzzi G., Magoun H. W., 1949. Brain stem reticular formation and activation of the EEG, *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.*, 1, 455—473.
- Motokawa K., 1949a. Retinal processes and their role in color vision, *J. Neurophysiol.*, 12, 291—303.
- Motokawa K., 1949b. Physiological studies on mechanisms of color reception in normal and color-blind subjects, *J. Neurophysiol.*, 12, 465—474.
- Motokawa K., 1949c. Physiological induction in human retina as basis of color and brightness contrast, *J. Neurophysiol.*, 12, 475—488.
- Motokawa K., 1950. Selective inhibitory action of colored light upon the retinal color processes and its usefulness for analysis of the mechanism of color reception, *Tohoku J. Exp. Med.*, 52, 213—221.
- Motokawa K., Ebe M., 1953. Retinal receptors isolated with AC method and polychromatic theory, *J. Opt. Soc. Amer.*, 43, 203—209.
- Motokawa K., Iwama K., Tukahara S., 1951. Color processes in single retinal elements, *Tohoku J. Exp. Med.*, 53, 399—416.
- Motokawa K., Mita T., 1942. Ueber eine einfachere Untersuchungsmethode und Eigenschaften der Aktionsströme der Netzhaut des Menschen, *Tohoku J. Exp. Med.*, 42, 114—133.
- Motokawa K., Mita T., 1943. Das Elektroretinogramm des Menschen und die Gesichtswahrnehmung in Abhängigkeit von der Intensität und Farbe der Reizlichter, *Jap. J. Med. Sci. Biophys.*, 9, 23—35.
- Motokawa K., Mita T., 1945. Die Helligkeitsverteilung im Dispersionspektrum und die Aktionsströme der menschlichen Netzhaut, *Tohoku J. Exp. Med.*, 48, 267—284.
- Motokawa K., Suzuki K., 1950. Analysis of the retinal processes by selective inhibition, *Tohoku J. Exp. Med.*, 52, 349—359.
- Mountcastle V. B., Covician M. R., Harrison C. R., 1952. The central representation of some forms of deep sensibility, *Res. Publ. Ass. Nerv. Ment Dis.*, 80, 339—370.

- Müller-Limmroth H. W., 1954. Elektrophysiologische Untersuchungen zum Nachweis einer biretinalen Association, *Zt. Biol.*, 107, 216—240.
- Müller-Limmroth H. W., André G., 1953a. Untersuchungen zur Differenzkonstruktion des Elektoretinogramms des Froschauges, *Z. Biol.*, 105, 324—338.
- Müller-Limmroth H. W., André G., 1953b. Das Elektoretinogramm bei Flimmerbelichtung, *Pflüg. Arch. ges. Physiol.*, 257, 216—233.
- Müller-Limmroth H. W., Lemaître M., 1953. Ueber das Bestandpotential des Auges und seine Beziehungen zum Elektoretinogramm, *Z. Biol.*, 105, 348—362.
- Murphy J. P., Gellhorn E., 1945. The Influence of hypothalamic stimulation on cortically induced movements and on action potentials of the cortex, *J. Neurophysiol.*, 8, 341—363.
- Nafe J. P., 1942. Towards the quantification of psychology, *Psychol. Rev.*, 49, 1—18.
- Nafe J. P., Wagoner K. S., 1937. The insensitivity of the cornea to heat and pain derived from high temperatures, *Amer. J. Psychol.*, 49, 631—649.
- Niemer W. T., Magoun H. W., 1947. Reticulospinal tracts influencing motor activity, *J. Comp. Neurol.*, 87, 367—379.
- Noell W. K., 1951. The effect of iodacetate on the vertebrate retina, *J. Cell. Comp. Physiol.*, 37, 283—308.
- Noell W. K., 1952a. The impairment of visual cell structure by iodoacetate, *J. Cell. Comp. Physiol.*, 40, 25—55.
- Noell W. K., 1952b. Azide-sensitive potential difference across the eye-bulb, *Amer. J. Physiol.*, 170, 217—238.
- Noell W. K., 1953. Studies on the electrophysiology and the metabolism of the retina, USAF School of Aviation Medicine, Randolph Field, Texas, 122 p.
- O'Day K., 1947. Visual cells of the guinea pig, *Nature*, 160, 648.
- O'Leary J., Heinbecker P., Bishop G. H., 1935. Analysis of function of a nerve to muscle, *Amer. J. Physiol.*, 110, 636—658.
- Ottoson D., Svætichin G., 1952. Electrophysiological investigations of the frog retina, *Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol.*, 17, 165—173.
- Ottoson D., Svætichin G., 1954. Electrophysiological investigations of the origin of the ERG of the frog retina, *Acta physiol. scand.*, 29, Suppl., 106, 538—564.
- Paintal A. S., 1953a. The conduction velocities of respiratory and cardiovascular afferent fibres in the vagus nerve, *J. Physiol.*, 121, 341—359.
- Paintal A. S., 1953b. A study of right and left atrial receptors, *J. Physiol.*, 122, 596—610.
- Park A. M., Teasdale R. D., Magladery J. W., 1951. Certain effects of brief stretch, *Bull. Johns Hopkins Hosp.*, 88, 549—561.
- Parry D. A., 1947. The function of the insect ocellus, *J. Exp. Biol.*, 24, 211—219.
- Parry H. B., Tansley K., Thomson L. C., 1953. The electroretinogram of the dog, *J. Physiol.*, 120, 28—40.
- Peacock S. M., Hodes R., 1951. Influence of the forebrain on somatomotor activity. Facilitation, *J. Comp. Neurol.*, 94, 409—426.
- Peele T. L., 1942. Cytoarchitecture of individual parietal areas in the monkey (*Macaca mulatta*) and the distribution of the efferent fibers, *J. Comp. Neurol.*, 77, 693—737.
- Piper H., 1904. Das elektromotorische Verhalten der Retina bei *Eledone moschata*, *Arch. Anat. Physiol.*, Leipzig, p. 453—474.
- Piper H., 1905. Untersuchungen über das elektromotorische Verhalten der Netzhaut bei Warmblütern, *Arch. Anat. Physiol.*, Leipzig, Suppl., 133—192.
- Piper H., 1910. Die Aktionsströme der Vogel- und Säugernetzhaut bei Reizung durch kurzdauernde Belichtung und Verdunkelung, *Arch. Anat. Physiol.*, Leipzig, Suppl., 461—466.

- Piper H., 1911. Ueber die Netzhautströme, Arch. Anat. Physiol., Leipzig, 85—132.
- Pirone M. H., 1953. The absolute sensitivity of the eye and the variation of visual acuity with intensity, Brit. Med. Bull., 9, 61—67.
- Pirone M. H., Denton E. J., 1952. Accuracy and sensitivity of the human eye, Nature, 170, 1039—1041.
- Pollock L. J., Davis L., 1930. The reflex activities of a decerebrate animal, J. Comp. Neurol., 50, 377—411.
- Pollock L. J., Davis L., 1931. Studies in decerebration. VI. The effect of deafferentation upon decerebrate rigidity, Amer. J. Physiol., 98, 47—49.
- Polyak S. L., 1941. The retina, Chicago Univ. Press, Chicago, 607 p.
- Porter T. C., 1898. Contributions the study of „flicker”, Proc. Roy. Soc. Lond., A63, 347—356.
- Porter T. C., 1902. Contributions to the study of flicker. Proc. Roy. Soc. Lond., A70, 313—329.
- Pritchard B., 1932. The clinical significance of variations in tickle sensibility, Proc. Roy. Soc. Med., 26, 697—704.
- Ramón y Cajal S., 1894. Die Retina der Wirbeltiere. Перевод R. Greeff, Bergmann, Wiesbaden, 168 p.
- Ramón y Cajal S., 1899. Textura del sistema nervioso del hombre y de los vertebrados, N. Moya, Madrid, 566 p.
- Ramón y Cajal S., 1900. Studien über die Hirnrinde des Menschen. I. Schrinde, Barth, Leipzig, 77 p.
- Ramón y Cajal S., 1904. Textura del sistema nervioso del hombre y de los vertebrados. N. Moya, Madrid, Vol. 2, pt. II, 519—1209.
- Ramón y Cajal S., 1933. La rétine des vertébrés, Trav. Lab. Rech. biol., Madrid, 28, Suppl., 141 p.
- Ranson S. W., 1939. Somnolence caused by hypothalamic lesions in the monkey, Arch. Neurol. Psychiat., Chicago, 41, 1—23.
- Ranson S. W., 1940. Regulation of body temperature, Res. Publ. Ass. Nerv. Ment. Dis., 20, 342—399.
- Ranson S. W., Billingsley P. R., 1916. The conduction of painful afferent impulses in the spinal nerves. II., Amer. J. Physiol., 40, 571—584.
- Ranson S. W., Magoun H. W., 1939. The hypothalamus, Ergebn. Physiol., 41, 56—163.
- Rasmussen G. L., 1946. The olivary peduncle and other fiber projections of the superior olivary complex, J. Comp. Neurol., 84, 141—219.
- Rasmussen G. L., 1950. Further observations on the termination of the so-called olivary peduncle, Anat. Rec., 106, 235.
- Rauber A., 1867. Untersuchungen über das Vorkommen und die Bedeutung der Vater'schen Körper, Fritsch, Munich, 52 p.
- Rayleigh Lord, 1881. Experiments on colour, Nature, 25, 64—66.
- Rendahl I., 1952. Klinisk elektroretinografi med elektronblixten som retningsljus (Preliminary report), Nord. Med., 48, 1594.
- Renshaw B., 1940. Activity in the simplest spinal reflex pathways, J. Neurophysiol., 3, 373—387.
- Renshaw B., 1941. Influence of the discharge of motoneurons upon excitation of neighboring motoneurons, J. Neurophysiol., 4, 167—183.
- Renshaw B., 1946. Central effects of centripetal impulses in axons of spinal ventral roots, J. Neurophysiol., 9, 191—204.
- Renshaw B., Forbes A., Morison B. R., 1940. Activity of isocortex and hippocampus: electrical studies with microelectrodes, J. Neurophysiol., 3, 74—105.
- Retzius G., 1892. Biologische Untersuchungen, Vol. 4, Samson and Wallin, Stockholm, 70 p.
- Rexed B., Rexed U., 1951. Degeneration and regeneration of corneal nerves, Brit. J. Ophthalm., 35, 38—49.
- Rexed B., Therman P. O., 1948. Calibre spectra of motor and sensory nerve fibres to flexor and extensor muscles, J. Neurophysiol., 11, 133—140.

- Rhines R., Magoun H. W., 1946. Brain stem facilitation of cortical motor response. *J. Neurophysiol.*, 9, 219—229.
- Riggs L. A., 1937. Dark adaptation in the frog eye as determined by the electrical response of the retina, *J. Cell. Comp. Physiol.*, 9, 491—510.
- Riggs L. A., Armington J. C., Ratliff F., 1954. Motions of the retinal image during fixation, *J. Opt. Soc. Amer.*, 44, 315—321.
- Riggs L. A., Berry R. N., Wayner M. A., 1949. A comparison of electrical and psychophysical determinations of the spectral sensitivity of the human eye, *J. Opt. Soc. Amer.*, 39, 427—436.
- Riggs L. A., Ratliff F., Cornsweet J. C., Cornsweet T. N., 1953. The disappearance of steadily fixated visual test objects, *J. Opt. Soc. Amer.*, 43, 495—501.
- Ripley S. H., Wiersma C. A. G., 1953. The effect of spaced stimulation of excitatory and inhibitory axons of the crayfish, *Physiol. Comp.*, 3, 1—17.
- Rivers W. H. R., Head H., 1908. A human experiment in nerve division, *Brain*, 31, 323—450.
- Roberts T. D. M., 1952. Reflex interaction of synergic extensor muscles of the cat hind limb, *J. Physiol.*, 117, 5P.
- Roeder K. D., ed., 1953. *Insect Physiology*, Wiley and Sons, New York, 1100 p.
- Roggenbau C., Wetthauer A., 1927. Ueber die Durchlässigkeit der brechenden Augenmedien für langweilliges Licht nach Untersuchungen am Rindsauge, *Klin. Monatsbl. Augenheilk.*, 79, 456—464.
- Rollett A., 1876. Ueber einen Nervenplexus und Nervenendigungen in einer Sehne, *Sitzb. Akad. Wiss., Vienna, Pt. III*, 73, 34—52.
- Ross D. A., 1936. Electrical studies of the frog's labyrinth, *J. Physiol.*, 86, 117—146.
- Rossi G., 1927. Asimmetrie toniche posturale, ed asimmetrie motorie, *Arch. Fisiol.*, 25, 146—157.
- Ruch T. C., 1951. Sensory mechanisms. *См. Handbook of experimental psychology*, ed. S. S. Stevens, p. 121—153.
- Ruffini A., 1891—1892. *Annuario d. R. Univ. di Bologna, anno scolast.*, p. 185—186, цит. по Ruffini (1905).
- Ruffini A., 1894. Sur un nouvel organe nerveux terminal et sur la présence des corpuscules Golgi-Mazzoni dans le conjonctif sous-cutané de la pulpe des doigts de l'homme, *Arch. ital. biol.*, 21, 249—265.
- Ruffini A., 1897. Observations on sensory nerve-endings in voluntary muscles, *Brain*, 20, 368—374.
- Ruffini A., 1898—1899. On the minute anatomy of the neuromuscular spindles of the cat, and on their physiological significance, *J. Physiol.*, 28, 190—208.
- Ruffini A., 1905. Les dispositifs anatomiques de la sensibilité cutanée: sur les expansions nerveuses de la peau chez l'homme et quelques autres mammifères, *Rev. gén. histol.*, 1, 421—540.
- Rushton W. A. H., 1949. The structure responsible for action potential spikes in the cat's retina, *Nature*, 164, 743—744.
- Rushton W. A. H., 1951. A theory of the effects of fibre size in medullated nerve, *J. Physiol.*, 115, 101—122.
- Rushton W. A. H., 1952. Apparatus for analysing the light reflected from the eye of the cat, *J. Physiol.*, 117, 47P.
- Rushton W. A. H., 1953. Electric records from the vertebrate optic nerve, *Brit. Med. Bull.*, 9, 68—74.
- Rushton W. A. H., Cohen R. D., 1954. Visual purple level and the course of dark adaptation, *Nature*, 178, 301—302.
- Saito Z., 1938. Isolierung der Stäbchenaussenglieder und spektrale Untersuchung des daraus hergestellten Sehpurpurextraktes, *Tohoku J. Exp. Med.*, 32, 432—446.

- Sand A., 1937. The mechanism of the lateral sense organs of fishes, Proc. Roy. Soc. Lond., B123, 472—495.
- Sand A., 1938. The function of the ampullae of Lorenzini, with some observations of the effect of temperature on sensory rhythms, Proc. Roy. Soc. Lond., B125, 524—553.
- Sato M., 1952. Repetitive responses of the nerve fiber, as determined by recovery process and accommodation, Jap. J. Physiol., 2, 277—289.
- Schaefer H., 1950. Electrophysiologie der Herznerven, Ergebn. Physiol., 46, 71—125.
- Schmidt W. J., 1938. Polarisationsoptische Analyse eines Eiweiss-Lipoid-Systems, erläutert am Aussenglied der Sehzellen, Kolloidzchr., 85, 137—148.
- Schriever H., 1935. Aktionspotentiale des N. lateralis bei Reizung der Seitenorgane von Fischen, Pflüg. Arch. ges. Physiol., 235, 771—784.
- Schubert G., Bornschein H., 1952. Beitrag zur Analyse des menschlichen Elektroretinogramms, Ophthalmologica, Basel, 123, 396—413.
- Schumacher S. von, 1911. Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Funktion des Lamellenkörperchen, Arch. mikr. Anat., 77, 157—193.
- Sheehan D., 1933. The clinical significance of nerve endings in the mesentery, Lancet, 1, 409—410.
- Sherrington C. S., 1894. On the anatomical constitution of nerves o skeletal muscles; with remarks on recurrent fibres and the ventral spinal nerve-root, J. Physiol., 17, 211—258.
- Sherrington C. S., 1898. Decerebrate rigidity, and reflex coordination of movements, J. Physiol., 22, 319—332.
- Sherrington C. S., 1900a. Cutaneous sensations. CM. Schäfer's Textbook of Physiology, Pentland, London and Edinburgh, 2, 920—1001.
- Sherrington C. S., 1900b. The muscular sense. CM. Schäfer's Textbook of Physiology, Pentland, London and Edinburgh, 2, 1002—1025.
- Sherrington C. S., 1906. The integrative action of the nervous system. Silliman Memorial Lectures, Yale Univ. Press, New Haven, Constable, London, 412 p.
- Sherrington C. S., 1909. On plastic tonus and proprioceptive reflexes, Quart. J. Exp. Physiol., 2, 109—156.
- Sherrington C. S., 1910. Flexion-reflex of the limb, crossed extention-reflex, and reflex stepping and standing, J. Physiol., 40, 28—121.
- Sherrington C. S., 1913. Reflex inhibition as a factor in the co-ordination of movements and postures, Quart. J. Exp. Physiol., 6, 251—310.
- Sherrington C. S., 1917. Reflexes elicitable from the pinna, vibrissae, and jaws in the cat, J. Physiol., 51, 404—431.
- Sherrington C. S., 1924. Problems of muscular receptivity, Nature, 113, 892—894.
- Sherrington C. S., 1937—1938. Man on his Nature. The Gifford Lectures, Edinburgh, MacMillan, New York; 1941. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 413 p.
- Sherrington C. S., Sowton S. C. M., 1910—1911. Reversal of reflex effect of an afferent nerve by altering the character of the electrical stimulus applied, Proc. Roy. Soc. Lond., 83, 435—446.
- Sholl D. A., 1954. The organization of the visual cortex, J. Physiol., 124, 23—24P.
- Sinclair D. C., Weddell G., Zander E., 1952. The relationship of cutaneous sensibility to neurohistology in the human pinna, J. Anat., 86, 402—411.
- Sjöqvist O., 1938. Studies on pain conduction in the trigeminal nerve, Acta psychiat. neurol., Copenhagen, Suppl. 17, 139 p.
- Sjöstrand F. S., 1949. An electron microscope study of the retinal rods of the guinea pig, J. Cell. Comp. Physiol., 33, 383—397.
- Sjöstrand F. S., 1953a. The ultrastructure of the outer segments of rods and cones of the eye as revealed by the electron microscope, J. Cell. Comp. Physiol., 42, 15—44.

- Sjöstrand F. S., 1953b. The ultrastructure of the inner segments of the retinal rods of the guinea pig eye as revealed by electron microscope, *J. Cell. Comp. Physiol.*, 42, 45—70.
- Skoglund C. R., 1942. The response to linearly increasing currents in mammalian motor and sensory nerves, *Acta physiol. scand.*, 4, Suppl. 12, 75 p.
- Skouby A. P., 1952. Sensitization of pain receptors by cholinergic substances, *Acta physiol. scand.*, 24, 174—191.
- Sloan L. L., 1928. The effect of intensity of light, state of adaptation of the eye, and size of photometric field on the visibility curve, *Psych. Monogr.*, 38, № 1, 87 p.
- Smith W. K., 1945. The functional significance of the rostral cingular cortex as revealed by its responses to electrical excitation, *J. Neurophysiol.*, 8, 241—255.
- Snider R. S., 1950. Recent contributions to the anatomy and physiology of the cerebellum, *Arch. Neurol. Psychiat.*, Chicago, 64, 196—219.
- Snider R. S., McCulloch W. S., Magoun H. W., 1949. A cerebello-bulbo-reticular pathway for suppression, *J. Neurophysiol.*, 12, 325—334.
- Snider R. S., Woolsey C. N., 1941. Extensor rigidity in cats produced by simultaneous ablation of the anterior lobe of the cerebellum and the perioruciate areas of the cerebral hemispheres, *Amer. J. Physiol.*, 133, 454P.
- Solandt D. Y., 1935—1936. The measurement of „accomodation” in nerve, *Proc. Roy Soc. Lond.*, B119, 355—379.
- Sommer J., 1940. Periphere Bahnung von Muskeleigenreflexen als Wesen des Jendrassik'schen Phänomens, *Dtsch. Z. Nervenheilk.*, 150, 249—262.
- Sprague J. M., Chambers W. W., 1953. Regulation of posture in intact and decerebrate cat. I. Cerebellum, reticular formation, vestibular nuclei, *J. Neurophysiol.*, 16, 451—463.
- Sprague J. M., Chambers W. W., 1954. Control of posture by reticular formation and cerebellum in the intact, anesthetized and unanesthetized and in the decerebrate dog, *Amer. J. Physiol.*, 176, 52—64.
- Starzl T. E., Taylor C. W., Magoun H. W., 1951a. Ascending conduction in the reticular activating system with special reference to the diencephalon, *J. Neurophysiol.*, 14, 461—477.
- Starzl T. E., Taylor C. W., Magoun H. W., 1951b. Collateral afferent excitation of the reticular formation of the brain stem, *J. Neurophysiol.*, 14, 479—496.
- Steinhausen W., 1931. Ueber den experimentellen Nachweis der Ablenkung der Cupula terminalis in der intakten Bogengangsampulle des Labyrinths bei der thermischen und adäquaten rotatorischen Reizung, *Z. Hals, Nas. u. Ohrenheilk.*, 29, 211—214.
- Steinhausen W., 1933. Ueber die Beobachtung der Cupula in den Bogengangsampullen des Labyrinths des lebenden Hechts, *Pflüg. Arch. ges. Physiol.*, 232, 500—512.
- Stella G., 1944a. Sul meccanismo della rigidità da decerebrazione in arti deafferentati, *Atti soc. med. chir.*, Padua, 22, 5—16.
- Stella G., 1944b. Influenza del cervelletto sulla rigidità da decerebrazione, *Atti soc. med. chir.*, Padua, 22, 17—21.
- Stevens S. S., ed., 1951. Handbook of experimental psychology, Wiley and Sons, New York, 1436 p.
- St. George R. C. C., Goldstone J. M., Wald G., 1952. Squid rhodopsin *Fed. Proc.*, 11, 153.
- Stiles W. S., 1939. The directional sensitivity of the retina and the spectral sensitivities of the rods and cones, *Proc. Roy. Soc. Lond.*, B127, 64—105.
- Stiles W. S., 1953. *Proc. Int. Conf. Physiol. Optics*, Madrid (в печати).
- Stiles W. S., Crawford B. H., 1933. The luminous efficiency of rays entering the eye pupil at different points, *Proc. Roy. Soc. Lond.*, B112, 428—450.

- Stiles W. S., Smith T., 1944. A mean scotopic visibility curve, *Proc. Phys. Soc. Lond.*, 56, 251—255.
- Stöhr P., 1928. Das peripherische Nervensystem, *Handb. mikr. Anat. Menschen*, Pt. 1, 4, 202—447.
- Stoll W. A., 1943. Beziehungen des Hypothalamus zur Temperaturregulation, *Helv. physiol. acta*, 1, 329—357.
- Stratton G. M., 1896. Some preliminary experiments on vision without inversion of the retinal image, *Psychol. Rev.*, 3, 611—617.
- Stratton G. M., 1897. Vision without inversion of the retinal image, *Psychol. Rev.*, 4, 341—360, 463—481.
- Ström G., 1950a. Influence of local thermal stimulation of the hypothalamus of the cat cutaneous blood flow and the respiratory rate, *Acta physiol. scand.*, 20, Suppl. 70, p. 47—76.
- Ström G., 1950b. Influence of skin temperature on vasodilator response to hypothalamic heating in cat, *Acta physiol. scand.*, 20, Suppl. 70, p. 77—81.
- Ström G., 1950c. Vasomotor responses to thermal and electrical stimulation of frontal lobe and hypothalamus, *Acta physiol. scand.*, 20, Suppl. 70, p. 83—112.
- Strümpell A., 1877. Ein Beitrag zur Theorie des Schlafs, *Pflüg. Arch. ges. Physiol.*, 15, 573—574.
- Svaetichin G., 1954a. The cone action potential, *Acta physiol. scand.*, 29, Suppl. 106, p. 565—600.
- Svaetichin G., 1954b. Studies on the vertebrate ERG. On the relationship between the ERG and visual perception, *Acta physiol. scand.*, 29, Suppl. 106, p. 601—610.
- Szentágothai J., 1948. Anatomical considerations on monosynaptic reflex arcs, *J. Neurophysiol.*, 11, 445—454.
- Talaaat M., 1933. The effect of ions on the cutaneous sensory endings of the frog, *J. Physiol.*, 79, 500—507.
- Talbot S. A., 1940. Arrangement of visual field on cat's cortex, *Amer. J. Physiol.*, 129, 477P.
- Talbot S. A., Woolsey C. N., Thompson J. M., 1946. Visual areas I and II of cerebral cortex of rabbit, *Fed. Proc.*, 5, 103.
- Tansley K., 1931. The regeneration of visual purple: its relation to dark adaptation and night blindness, *J. Physiol.*, 71, 442—458.
- Tasaki I., 1950. Electrical excitation of the nerve fiber. Part I. Excitation by linearly increasing currents, *Jap. J. Physiol.*, 1, 1—6.
- Tasaki I., 1953a. Nervous transmission, Thomas Springfield, Ill., 164 p.
- Tasaki I., 1953b. Afferent impulses in individual cochlear nerve fibers of the guinea pig, *Fed. Proc.*, 12, 142.
- Tasaki I., Davis H., Legoux J. P., 1952. The space-time pattern of the cochlear microphonics (guinea pig) as recorded by differential electrodes, *J. Acoust. Soc. Amer.*, 24, 502—519.
- Tasaki I., Fernandez C., 1952. Modification of cochlear microphonics and action potentials by KCl solution and by direct currents, *J. Neurophysiol.*, 15, 497—512.
- Tasaki I., Mizutani K., 1944. Comparative studies of the activities of the muscle evoked by two kinds of motor nerve fibres. Part I. Myographic studies, *Jap. J. Med. Sci.*, 10, 237—244.
- Tasaki I., Tsukagoshi M., 1944. Comparative studies on the activities of the muscle evoked by two kinds of motor nerve fibres. Part II. The electromyogram, *Jap. J. Med. Sci.*, 10, 245—251.
- Terzuolo C., Terzian H., 1953. Cerebellar increase of postural tonus after deafferentation and labyrinthectomy, *J. Neurophysiol.*, 16, 551—561.
- Thauer R., 1939. Der Mechanismus der Wärmeregulation, *Ergebn. Physiol.*, 41, 607—805.
- Thorman P. O., 1938. The neurophysiology of the retina in the light of chemical methods of modifying its excitability, *Acta soc. sci. fenn.*, new ser. B, 2, № 1.

- Thompson J. M., Woolsey C. N., Talbot S. A., 1950. Visual areas I and II of cerebral cortex of rabbit, *J. Neurophysiol.*, 13, 277—288.
- Thomson L. C., 1949. Intensity discrimination of the central fovea measured with small fields, *J. Physiol.*, 108, 78—91.
- Thomson L. C., 1953. The localization of function in the rabbit retina, *J. Physiol.*, 119, 191—209.
- Tiegs O. W., 1953. Innervation of voluntary muscle, *Physiol. Rev.*, 33, 90—144.
- Tigerstedt R., 1880. Studien über mechanische Nervenreizung, Helsingfors, 92 p.
- Toennies J. F., 1938. Reflex discharge from the spinal cord and the dorsal roots, *J. Neurophysiol.*, 1, 378—390.
- Tomita T., 1950. Studies on the intraretinal action potential. Part I. Relation between the localization of micro-pipette in the retina and the shape of the intraretinal action potential, *Jap. J. Physiol.*, 1, 110—116.
- Tomita T., Funaishi A., 1952. Studies on intraretinal action potential with low-resistance microelectrode, *J. Neurophysiol.*, 15, 75—84.
- Tomita T., Funaishi A., Mizuno H., 1953. Some properties of slow negative component in bullfrog's intraretinal action potential, *Proc. XIX. Int. Physiol. Congr.*, Montreal, p. 829—830.
- Tomita T., Funaishi A., Shino H., 1951. Studies on the intraretinal action potential. Part II. Effects of some chemical agents upon it, *Jap. J. Physiol.*, 2, 147—153.
- Tomita T., Mizuno H., Ida T., 1952. Studies on the intraretinal action potential. Part III. Intraretinal negative potential as compared with b-wave in the ERG, *Jap. J. Physiol.*, 2, 171—177.
- Tower S. S., 1934. Nerve impulses from receptors in the cornea, *Proc. Soc. Exp. Biol.*, N. Y., 32, 590—592.
- Tower S. S., 1940. Unit for sensory reception in cornea. With notes on nerve impulses from sclera, iris and lens, *J. Neurophysiol.*, 3, 486—500.
- Tukahara S., 1951. Modulators and dominators of the toad's retina, *Tohoku J. Exp. Med.*, 54, 11—20.
- Tunturi A. R., 1950a. Physiological determination of the boundary of the acoustic area in the cerebral cortex on the dog, *Amer. J. Physiol.*, 160, 359—401.
- Tunturi A. R., 1950b. Physiological determination of the arrangement of the afferent connections to the middle ectosylvian auditory area in the dog, *Amer. J. Physiol.*, 162, 489—502.
- Verney E. B., 1947. Croonian Lecture. The antidiuretic hormone and the factors which determine its release, *Proc. Roy. Soc. Lond.*, B135, 25—106.
- Wald G., 1937. Photo-labile pigments of the chicken retina, *Nature*, 140, 545.
- Wald G., 1951. The chemistry of rod vision, *Science*, 113, 287—291.
- Wald G., 1953. The biochemistry of vision, *Ann. Rev. Biochem.*, 22, 497—526.
- Wald G., 1954. On the mechanism of the visual threshold and visual adaptation, *Science*, 119, 887—892.
- Wald G., Brown P. K., 1952. The role of sulfhydryl groups in the bleaching and synthesis of rhodopsin, *J. Gen. Physiol.*, 35, 797—821.
- Wald G., Brown P. K., Smith P. H., 1952. Iodopsin, *Fed. Proc.*, 11, 304.
- Wald G., Brown P. K., Smith P. H., 1953. Cyanopsin, a new pigment of cone vision, *Science*, 118, 505—508.
- Wald G., Brown P. K., Smith P. H., 1954—1955. *J. Gen. Physiol.* (в печати).
- Walls G. L., 1942. The vertebrate eye and its adaptive radiation, Michigan, Cranbrook Inst. Sci. Bulletin № 19, 785 p.
- Walsh F. M. R., 1948. Critical studies in neurology, E. and S. Livingstone, Edinburgh, 256 p.

- Wang G. H., 1934. Action potentials of the visual cortex and the superior colliculus induced by stimulation of the retina with light, *Chin. J. Physiol.*, 8, 121—144.
- Ward A. A., 1947. Decerebrate rigidity, *J. Neurophysiol.*, 10, 89—103.
- Waterman T. H., 1950. A light polarization analyzer in the compound eye of *Limulus*, *Science*, 111, 252—254.
- Waterston D., 1933. Observations on sensation. The sensory functions of the skin for touch and pain, *J. Physiol.*, 77, 251—257.
- Weale R. A., 1953a. Spectral sensitivity and wave-length discrimination of the peripheral retina, *J. Physiol.*, 119, 170—190.
- Weale R. A., 1953b. Protochemical reactions on the living cat's retina, *J. Physiol.*, 121, 322—331.
- Weale R. A., 1954 (личное сообщение).
- Weber E. H., 1834. De pulsu resorptione, auditu et tactu annotationes, *Anat. physiol.*, Leipzig, p. 135, 137. Цит. по Weber (1846).
- Weber E. H., 1846. Der Tastsinn und das Gemeingefühl. См. Wagner's Handwörterbuch d. Physiologie, 3, № 2, 481—588.
- Weddell G., 1945. The anatomy of cutaneous sensibility, *Brit. Med. Bull.*, 3, 167—172.
- Weismann A., 1861. Ueber das Wachsen der quergestreiften Muskeln nach Beobachtungen am Frosch, *Z. rat. Med.*, 3d Ser., 10, 263—284.
- Wever E. G., Bray C. W., 1930. Action currents in the auditory nerve in response to acoustical stimulation, *Proc. Nat. Acad. Sci. Wash.*, 16, 344—350.
- Whiteside J. A., Snider R. S., 1953. Relation of cerebellum to upper brain stem, *J. Neurophysiol.*, 16, 397—413.
- Whitteridge D., 1948. Afferent fibres from the heart and lungs in the cervical vagus, *J. Physiol.*, 107, 496—512.
- Wiersma C. A. G., 1951. A bifunctional single motor axon system of a crustacean muscle, *J. Exp. Biol.*, 28, 13—21.
- Wiersma C. A. G., Adams R. T., 1950. The influence of nerve impulse sequence on the contractions of different crustacean muscles, *Physiol. Comp.*, 2, 20—33.
- Wilska A., Hartline H. K., 1941. The origin of „off-responses” in the optic pathway, *Amer. J. Physiol.*, 133, 491P.
- Wirth A., 1951. Beiträge zu den Teilströmen des menschlichen Elektroretinogramms, *Von Graefes Arch. Ophthal.*, 151, 662—671.
- Wirth A., 1953. Electoretinographic evaluation of the scotopic visibility function in cats and albino rabbits, *Acta physiol. scand.*, 29, 22—30.
- Wirth A., Zetterström B., 1954. The effect of area and intensity on size shape of the ERG. The exclusion of stray light effect, *Brit. J. Ophthal.*, 38, 257—265.
- Wollard H. H., 1935. Observations on the terminations of cutaneous nerves, *Brain*, 58, 352—367.
- Wollard H. H., 1936. Anatomy and peripheral sensation, *Brit. Med. J.*, 2, 861—862.
- Wollard H. H., 1936—1937. Intra-epidermal nerve endings, *J. Anat.*, 71, 54—60.
- Wollard H. H., Weddell G., Harpman J. J., 1940. Observations on the neurohistological basis of cutaneous pain, *J. Anat.*, 74, 413—440.
- Woolsey C. N., 1950. Summary of the papers on the cerebellum, *Res. Publ. Ass. Nerv. Ment. Dis.*, 30, 334—336.
- Woolsey C. N., Walzi E. M., 1942. Topical projection of nerve fibers from local regions of the cochlea to the cerebral cortex of the cat, *Bull. Johns Hopkins Hosp.*, 71, 315—344.
- Wright W. D., 1946. Researches on normal and defective colour vision, Kimpton, London, 383 p.
- Wright W. D., Granit R., 1938. On the correlation of some sensory and physiological phenomena of vision, *Brit. J. Ophthal.*, Suppl. 9.

- Wulff V. J., 1948. The electrical response of frog eyes to prolonged illumination, *J. Cell. Comp. Physiol.*, 32, 31—43.
- Young T., 1801. On the theory of light and colours. A Bakerian lecture (Read Nov. 12), *Phil. Trans.*, 1802, p. 12. *Cm. Miscellaneous works of the late Thomas Young*, ed. G. Peacock, John Murray, London, 1, 140—169, 1855.
- Zetterström B., 1951. The clinical electroretinogram. The electroretinogram in children during the first year of life, *Acta ophthal.*, Copenhagen, 29, 295—304.
- Zetterström B., 1952. The electroretinogram in prematurely children, *Acta ophthal.*, Copenhagen, 30, 405—408.
- Zewi M., 1939. On the regeneration of visual purple, *Acta soc. sci. fenn.*, new ser., B2, № 4, 56 p.
- Zotterman Y., 1933. Studies in the peripheral nervous mechanism of pain, *Acta med. scand.*, 80, 185—242.
- Zotterman Y., 1935. Action potentials in the glossopharyngeal nerve and in the chorda tympani, *Skand. Arch. physiol.*, 72, 73—77.
- Zotterman Y., 1936. Specific action potentials in the lingual nerve of cat, *Skand. Arch. physiol.*, 75, 105—120.
- Zotterman Y., 1939. Touch, pain and tickling: an electrophysiological investigation on cutaneous sensory nerves, *J. Physiol.*, 95, 1—28.
- Zotterman Y., 1943. The microphonic effect of teleost labyrinths and its biological significance, *J. Physiol.*, 102, 313—318.
- Zotterman Y., 1953. Special senses: thermal receptors, *Ann. Rev. Physiol.*, 15, 357—372.
- Zürn J., 1902. Vergleichend histologische Untersuchungen über die Retina und die Area centralis retinae der Haussäugethiere, *Arch. Anat. Physiol.*, Leipzig, Suppl., 1, 99—146.

УКАЗАТЕЛЬ АВТОРОВ

- Абельсдорф (Abelsdorff) 120, 127
 Адамс (Adams) 285
 Адлер (Adler) 132
 Айвс (Ives) 170
 Аймон-Марсан (Ajmone-Marsan) 97
 Акерт (Akert) 95
 Альварес-Буиля (Alvarez-Buylla) 32, 37
 Альворт (Alvord) 232
 Аман (Amman) 15
 Амассиян (Amassian) 275
 Андерсон Б. (Andersson B.) 66
 Андерсон С. (Andersson S.) 292
 Андре (Andree) 155, 158, 160, 164
 Аптер (Apter) 286
 Арванитакис (Arvanitaki) 57
 Арден (Arden) 128, 130, 132, 138, 141, 142
 Армингтон (Armington) 125, 161, 170—172, 285
 Ашер (Asher) 153
 Ауберт (Aubert) 143
 Аустин (Austin) 254, 270
 Аутрум (Autrum) 24, 184—186, 188

 Базет (Bazett) 46
 Бард (Bard) 14, 275
 Баркер (Barker) 190—192, 194, 195, 197, 198, 231
 Барли (Burleigh) 136, 159, 161
 Барлоу (Barlow) 74, 81, 82, 86, 92, 137, 156, 284
 Баррон (Barron) 117, 118
 Бартли (Bartley) 126, 153, 161, 184
 Баумгардт (Baumgardt) 49, 146
 Баумгартен (Baumgarten) 286
 Баумгартнер (Baumgartner) 286
 Бах (Bach) 107
 Бейлисс (Bayliss) 70, 71
 Бейтендейк (Buytendijk) 235
 Бек (Beck) 24
 Бекеш (Békésy) 32, 49, 287, 288
 Белер (Buller) 36, 90
 Беллок (Bullock) 45, 58, 62
 Белоножкин (Belonoschkin) 62
 Бенингхаус (Boonninghaus) 105
 Бём (Boehm) 155, 159, 160
 Бергер Г. (Berger H.) 14
 Бергер К. (Berger C.) 155
 Беркли (Berkeley) 296
 Бернард Клод (Bernard Clod) 275
 Бернхард (Bernhard) 31, 48, 185
 Берри (Berry) 172
 Бест (Best) 92, 148, 161, 171, 172
 Бидерман (Biedermann) 18, 36
 Биллингсли (Billingsley) 55
 Биллс (Bills) 283
 Бинг (Bing) 34
 Битон (Beaton) 65
 Бишоп Дж. Г. (Bishop G. H.) 55, 126, 161, 204, 286
 Бишоп П. О. (Bishop P. O.) 59, 126
 Бликс (Blix) 45
 Блисс (Bliss) 127, 129, 149
 Бойнтон (Boynnton) 153, 154
 Бол (Ball) 130, 140
 Бол (Boll) 120
 Бом (Bohm) 76, 86
 Борншейн (Bornschein) 155, 158, 161, 170—172
 Боуден (Bowden) 96
 Боуман (Bouman) 49
 Бредли (Bradley) 230
 Брей (Bray) 14
 Брейер (Breuer) 105
 Бремер (Bremer) 14, 42, 93, 95—97, 108, 286—288, 292
 Бреш (Bruesch) 71, 85, 88, 126
 Бринк (Brink) 36
 Брода (Broda) 149
 Брода (Brodal) 99, 251, 269
 Брока (Broca) 278
 Брок (Brock) 30, 33, 41, 90, 209, 216, 230
 Бронк (Bronk) 13, 36, 47, 114, 235, 237, 243, 271
 Броуер (Brouwer) 116
 Броун Дж. Л. (Brown G. L.) 33, 34
 Броун П. К. (Brown P. K.) 125, 134, 135, 150
 Брукс (Brooks) 216, 232
 Брукхарт (Broukhaert) 99
 Бухталь (Buchthal) 14, 23
 Букерт (Bouckaert) 66
 Бьюрстедт (Bjurstedt) 108

 Вагнер (Wagner) 23, 30, 31, 116
 Вагонер (Wagoner) 67
 Ваденстен (Waldensten) 169
 Вальберг (Walberg) 251, 269

- Ван-Амеронген (Van Amerongen) 98
 Ванг (Wang) 286
 Вандервельден (Van der Velden) 49
 Вебер (Weber) 20
 Веддел (Weddell) 49—53, 55
 Вейсман (Weismann) 189, 190
 Верни (Verneu) 15, 66
 Вернон (Vernon) 85, 147
 Веттхауэр (Wettbauer) 121
 Вильмар (Vilmar) 105
 Вильска (Wilska) 42
 Вирсма (Wierisma) 18, 285
 Вирт (Wirth) 82, 85, 87, 122, 154—156, 159, 160, 162, 170, 280
 Витгенштейн (Wittgenstein) 296
 Воган-Уильямс (Vaughan Williams) 195, 196
 Вольфарт (Wohlfart) 193, 196—199, 201
 Вреде (Wrede) 135, 145, 159
 Вуллард (Woollard) 50, 51, 53, 55, 56
 Вулси (Woolseu) 100, 275, 286, 289
 Вульф (Wulff) 179
- Галамбо (Galambos) 14, 16, 23, 42, 91, 288—290
 Галлего (Gallego) 82, 86
 Гаммон (Gammon) 47
 Гарпер (Harper) 155, 278
 Гарпман (Hartman) 51, 53, 55
 Гаррисон К. (Harrison C.) 269
 Гаррисон У. (Harrison F.) 64
 Гартлайн (Hartline) 13, 14, 22—24, 30, 31, 42, 43, 74—76, 80, 81, 83, 116, 156, 162, 177
 Гассер (Gasser) 12, 14, 53—55, 59, 118, 195, 204, 209
 Гейманс Ж. (Heymans J.) 15, 66, 108
 Гейманс К. (Heymans C.) 108
 Гейрнс (Gairns) 62
 Гексли (Huxley) 29, 35
 Гельб (Gelb) 293
 Гельгорн (Gellhorn) 97, 254
 Гельмгольц (Helmholtz) 20, 71, 88, 120, 287
 Гепферт (Göpfert) 33
 Геринг (Hering) 19, 20, 71, 88, 92
 Гес Р. (Hess R.) 95
 Гес У. (Hess W.) 95
 Гехт (Hecht) 49, 121, 144, 284
 Гинсбург (Ginsborg) 285
 Гол (Gohl) 232
 Голвитц (Gallwitz) 24, 185
 Гольджи (Golgi) 190, 191
 Гольдстон (Goldstone) 150
 Гольдштейн (Goldstein) 32, 34
 Гоффман (Hoffmann) 207, 213—215, 233
- Гранит (Granit) 14, 18, 23, 24, 28, 31, 33—35, 37, 39—44, 48, 57, 59, 71, 74—77, 79, 80, 82, 83, 86, 91—93, 100, 110, 121—123, 125—127, 129, 132—142, 144—146, 148, 151, 153—164, 166, 170, 172, 173, 175, 177, 178, 181, 185, 213, 216—223, 225—227, 229—238, 241, 242, 244, 247, 249—254, 256—262, 265—267, 270, 273, 278, 280, 284
 Грант (Grant) 64
 Гращенко Н. И. см. Проппер Н.
 Грей (Gray) 32—34, 37, 47
 Грёппель (Gröppel) 172
 Гриффин (Griffin) 16
 Грундфест (Grundfest) 53
 Грэхем-Броун Т. (Graham Brown T.) 209, 227
 Грэхем Дж. (Graham J.) 29
 Грэхем Г. Т. (Graham H. T.) 116
 Грэхем К. Г. (Graham C. H.) 22, 23, 31, 46, 82, 125, 156
 Гудвин (Goodwin) 130
 Гудив (Goodeve) 147, 149
 Гюнтер (Gunter) 121, 122, 159, 280
- Дан (Dun) 56
 Даниэль (Daniel) 271
 Дартнол (Cartnall) 120—123, 127—133, 147, 149, 150
 Девис Г. (Davis H.) 14, 23, 32, 34, 91, 287, 289
 Девис Л. (Davis L.) 238, 264, 265
 Деил (Cale) 33
 Дел (Dell) 98
 Демпси (Dempsy) 96, 97
 Денни-Броун (Denny-Brown) 13, 69, 191, 207, 209, 212, 221, 224, 235, 243, 268
 Дентон (Denton) 130, 147
 Детьер (Dethier) 16
 Джан (Jahn) 142, 148
 Джаспер (Jasper) 95, 97, 254
 Джексон (Jackson) 255
 Джеймс (James) 19
 Дженкинс (Jenkins) 50
 Джерард (Gerard) 29, 195, 286
 Джереми (Jeremy) 59, 126
 Джернанд (Gernandt) 42, 47, 55, 76, 77, 86, 105, 106, 235, 247, 269, 292
 Жиббс Е. Л. (Gibbs E. L.) 14
 Жиббс Ф. А. (Gibbs F. A.) 14
 Джоб (Job) 216, 217, 221, 233, 241, 243, 247
 Жолли (Jolly) 160, 180
 Джонсон (Johnson) 148, 161, 163, 171
 Дикинсон (Dickinson) 15
 Дитчбарн (Ditchburn) 285
 Догель 110, 116

- Долт (Dolt) 34, 38, 48, 58, 60, 62—64, 85, 87, 153, 155, 158—162, 164—171, 180, 232, 279
 Дольман (Dohman) 105
 Доннер (Donner) 76, 78, 86, 123, 126, 127, 135, 138—140, 280, 282, 283
 Доу (Dow) 100, 286
 Доуман (Downman) 216
 Дуглас (Douglas) 33, 34
 Дьюар (Dewar) 24, 151
 Дюбуа-Реймон (Du Bois Reymond) 151
 Дюссер-де-Барен (Dusser de Barenne) 116, 235, 289

 Занд (Sand) 62, 102, 103, 105—107
 Зандер (Zander) 49
 Зегерс (Segers) 56
 Зёдерберг (Söderberg) 15, 66
 Зиг (Sigg) 159, 160
 Зидвел (Sidwell) 127
 Зульцер (Sulzer) 278

 Ивама (Iwama) 137
 Ингвар (Ingvar) 94, 114
 Иошино (Yoshino) 35, 102
 Истон (Easton) 230

 Каада (Kaala) 110, 126, 233—235, 238, 241, 245, 247, 249—251, 252—254, 262, 264, 269, 286
 Кайла (Kaila) 293
 Кампа (Kampa) 129
 Кардин (Cardin) 268
 Карнап (Carnap) 296
 Карпе (Karpe) 148, 153, 163, 176
 Каттанео (Cattaneo) 190
 Катц (Katz) 18, 24—28, 31, 33, 35, 36, 39, 89, 90, 103, 188
 Каффлер (Kuffler) 18, 26, 33, 74, 76, 80, 82—86, 91, 92, 95, 147, 156, 195—197, 201, 203—207, 221, 234, 244
 Кацуки (Ka'suki) 35, 37, 90, 102
 Квиллам (Quilliam) 149, 196, 203—205, 234
 Келла (Koella) 95
 Келлер (Keller) 213, 214
 Кёлликер (Kölliker) 190, 191
 Кемис (Camis) 105
 Кёниг А. (König A.) 120
 Кёниг Ф. (König F.) 66
 Кер (Kerr) 116, 117
 Кеттел (Cattell) 34, 56, 67
 Кёттген (Köttgen) 120, 127
 Кларк Д. (Clark D.) 55
 Клейтман (Kleitman) 283
 Клер (Clare) 286
 Клее (Claes) 94, 96

 Клювер (Kluver) 292
 Коб (Cobb) 155, 173, 180
 Кобейаши (Kobayashi) 195, 199, 233—235, 245—247
 Ковиан (Covian) 270
 Кокецу (Koketsu) 209
 Колер (Kohler) 294
 Коллинс (Collins) 127, 129, 130
 Коль (Cole) 29
 Кольмер (Kolmer) 105
 Кольрауш (Kohlrausch) 144, 172
 Комрё (Comroe) 66
 Копе (Coppée) 36
 Коэн Л. (Cohen L. A.) 232
 Коэн Р. Д. (Cohen R. D.) 146—148
 Краузе А. К. (Krause A. C.) 127
 Краузе У. (Krause W.) 45, 62
 Крейк (Craik) 85, 147
 Кресчителли (Crescitelli) 120, 121, 127, 129
 Крид (Creed) 18, 69, 185, 191, 196, 218, 225, 232
 Крис (Kries) 11, 21, 35, 49, 169
 Кроуфорд (Crowford) 16, 120
 Крюгер (Krüger) 195
 Кугельберг (Kugelberg) 36
 Кумбс (Coombs) 30, 33, 41, 90
 Купер (Cooper) 225, 271
 Кэртис (Curtis) 29, 290
 Кюне (Kühne) 127, 143, 190, 191

 Лаже (Laget) 36
 Ландгрен (Landgren) 34, 218
 Ланс (Lance) 59
 Лапик Л. (Laricque L.) 36
 Лапик М. (Laricque M.) 36
 Лапорт (Laporte) 195, 228, 230
 Ларраби (Larabee) 114
 Лёвенталь (Löwenthal) 251
 Лёвенштейн (Löwenstein) 102, 104—107
 Ле-Гран (Le Gran) 143
 Ле-Гро-Кларк (Clark Le Gros) 53
 Легуикс (Legoux) 287
 Лейбниц (Leibniz) 296
 Лексел (Leksell) 57, 189, 193, 195, 203—205, 233, 234
 Леман (Lehmann) 63
 Леметр (Lemaitre) 179
 Леувен (Leuwen) 21
 Лиддел (Liddell) 18, 107, 189, 213, 214, 217, 225, 232
 Лильестранд (Liljestrand) 34, 47, 108
 Линг (Ling) 29
 Линдсли (Lindsley) 96
 Линкц (Linksz) 143
 Литго (Lythgo) 70, 71, 85, 120, 128, 129, 144, 146, 147, 149
 Ллойд (Lloyd) 196, 201, 215, 218, 224, 225, 228—230, 232

- Лорд (Lord) 284
 Лоренте-де-Но (Lorente de No) 116
 Лотроп (Lothrop) 97
 Лоуренс (Lawrence) 19, 293
 Лундберг (Lundberg) 36, 48, 64
 Людвиг (Ludwig) 120
 Люкас (Lucas) 12, 35

 Магладери (Magladery) 213, 215, 219, 232
 Магнус (Magnus) 105, 260
 Макдональд (McDonald) 149
 Макинтайр (McIntyre) 224, 270
 Мак-Каллох (McCulloch) 99, 116, 253, 280
 Мак-Карти (McCarthy) 120
 Мак-Кендрик (McKendrick) 24, 151
 Мак-Коуч (McCouch) 221
 Мак-Николь (McNichol) 23, 30
 Максвелл (Maxwell) 20
 Малькольм (Malcolm) 34, 47
 Мармонт (Marmont) 18
 Марухаши (Maruhashi) 55, 56, 63, 68
 Маршалл (Marshall) 126, 275, 286
 Маунткестл (Mountcastle) 270, 272
 Мах (Mach) 19, 295
 Мезерви (Meservey) 161
 Мертон (Merton) 127, 201, 202, 211, 212, 233, 234 236—238, 242, 256—263, 265—267, 270
 Меттьюс Б. Х. (Matthews B. H.) 21, 22, 43, 80, 91, 118, 193, 195, 199—203, 208, 221
 Меттьюс П. Б. (Matthews P. B.) 37
 Меттьюс Р. (Matthews R.) 38, 74, 89, 151, 156
 Мита (Mita) 170—172
 Мицугучи (Mizuguchi) 63
 Мицутани (Mizutani) 195
 Мицухира (Mizuhira) 102
 Мольдейвер (Moldaver) 212
 Монье А. М. (Monier A. M.) 35, 36
 Монье М. (Monier M.) 155, 159, 160
 Морган (Morgan) 50, 293
 Морисон Б. Р. (Morison B. R.) 14
 Морисон Р. С. (Morison R. S.) 96, 97
 Мортон Г. Б. (Morton H. B.) 173, 180
 Мортон Р. А. (Morton R. A.) 127, 129, 130, 140
 Морuzzi (Moruzzi) 96, 99, 240, 254, 264, 269
 Мотокава (Motokawa) 137, 170—172, 283
 Мунстерхьелм (Munsterhjelm) 148, 162, 172
 Мэгун (Magoun) 64, 65, 95—100, 107, 109, 251, 253, 254, 268, 270
 Мэрфи (Murphy) 97, 254
 Мюллер-Лимрот (Müller-Limmroth) 153, 155, 158, 160, 164, 179, 185

 Нейф (Nafe) 50, 67
 Нёль (Noell) 44, 146, 148, 150, 158—162, 172, 174—175, 178—180, 182—188
 Нес (Nacss) 210, 221, 228, 231, 233
 Никольс (Nicholls) 36, 90
 Нимер (Niemer) 96, 251
 Ньюкамер (Newcomer) 12

 О'Дей (O'Day) 159
 О'Коннор (O'Connor) 33
 О'Лири (O'Leary) 55, 126, 204
 Орма (Orma) 68
 Оттосон (Ottoson) 155, 161, 162, 186, 187
 Ошима (Oshima) 195, 199, 234, 235, 247

 Парк (Park) 232
 Парри Г. Б. (Parry H. B.) 160, 176, 177
 Парри Д. А. (Parry D. A.) 40, 42, 80, 160
 Пейнталь (Paintal) 15, 54, 55
 Пикок (Peacock) 251, 254
 Пиль (Peele) 116
 Пипер (Piper) 24, 124, 157, 160, 162, 170
 Пирен (Pirenne) 49, 121, 130, 147
 Пирс (Peirce) 19
 Пи-Суньер (Pi Suñer) 193, 199, 208
 Питтс (Pitts) 280
 Поллок (Pollock) 238, 264, 265
 Поляк (Polyak) 71—74, 86, 110, 119, 152, 273
 Портер (Porter) 169, 170, 278
 Причард Б. (Pritchard B.) 48
 Причард Дж. (Pritchard) 212, 215
 Проппер Н. И. 56, 58
 Путнам (Putnam) 268
 Пьерон (Pieron) 283

 Райнес (Rhines) 96, 251, 254, 268
 Райпли (Ripley) 285
 Райт (Wright) 125, 135, 143, 144
 Рамирес де Арельяно (Ramirez de Arelano) 32
 Рамон-и-Кахал (Ramon y Cajal) 86, 110, 113, 116, 151, 208, 209, 275, 277
 Рансмейер (Ransmeier) 195
 Рансон (Ranson) 15, 55, 64, 65, 95
 Расмуссен (Rasmussen) 110
 Рассел (Russel) 296
 Ратлиф (Ratliff) 285
 Раубер (Rauber) 47
 Раш (Ruch) 292
 Раштон (Rushton) 53, 74, 86, 87, 125, 137, 146—148
 Рейлей (Rayleigh) 286

- Рексед Б. (Rexed B.) 68
 Рексед У. (Rexed U.) 68, 196, 198
 Рендаль (Rendahl) 180
 Реншоу (Renshaw) 14, 209—212, 215
 Ретциус (Retzius) 50, 52
 Риверс (Rivers) 68
 Риггс (Riggs) 144, 148, 153, 161, 163, 171, 172, 285
 Риддел (Riddell) 160, 164, 166
 Риоч (Rioch) 107
 Робертс (Roberts) 232
 Роггенбай (Roggenbau) 121
 Розе (Rose) 288
 Розенблит (Rosenblith) 49, 287
 Рол (Rall) 216, 230
 Роллет (Rollett) 191
 Росс (Ross) 105
 Росси (Rossi) 233, 263
 Рубинштейн (Rubinstein) 153
 Руффини (Ruffini) 45, 46, 189—191, 193, 197
- Сайто (Saito) 120, 128
 Сала (Salah) 130
 Сато (Sato) 32, 36, 37
 Светихин (Svaetichin) 47, 86, 136, 140, 155, 161, 162, 186—188
 Сент-Джордж (St. George) 150
 Синклер (Sinclair) 49
 Скоглунд К. Р. (Skoglund C. R.) 36, 37, 57
 Скоглунд С. (Skoglund S.) 34, 35
 Скоуби (Skouby) 34, 63
 Слоан (Sloan) 125
 Смит О. К. (Smith O. C.) 122, 129, 134, 135
 Смит П. Г. (Smith P. H.) 209
 Смит Т. (Smith T.) 121, 280
 Смит У. К. (Smith W. K.) 251
 Снайдер (Snider) 99, 100, 253
 Сол (Saul) 286
 Соландт (Solandt) 36
 Соммер (Sommer) 233
 Соутон (Sowton) 69
 Спраг (Sprague) 100, 107, 268, 269
 Стайлс (Stiles) 16, 121, 122, 143, 280
 Старцль (Starzl) 97, 98
 Стелла (Stella) 47, 268
 Стол (Stoll) 97
 Страттон (Stratton) 294
 Стрём (Ström) 64, 65
 Сутклиф (Sutcliffe) 158, 159
 Сюрсут (Suursoot) 219
 Сентаготан (Szentágothai) 215, 224
 Сьюол (Sowall) 127
 Сяй (Hsia) 125
- Таваст (Tawast) 68
 Талаат (Talaat) 56
 Тальбоот (Talbot) 126, 286
- Тасаки (Tasaki) 32, 34, 35, 53, 63, 195, 199, 234, 235, 247, 287
 Тауер (Thauer) 64
 Тейлор (Taylor) 97, 98
 Теннис (Toennies) 118
 Тенсли (Tansley) 70, 76, 85, 144, 148, 160, 163, 176, 177
 Терман (Therman) 31, 39, 43, 44, 145, 153, 160, 161, 174, 178, 196, 198
 Терциан (Terzian) 264
 Терцуоло (Terzuolo) 264
 Теслеф (Thesleff) 34
 Течер (Thacher) 12
 Тигерштедт (Tigerstedt) 34, 48
 Тигс (Tiegs) 191
 Тисдол (Teasdale) 232
 Томита (Tomita) 116, 140, 155, 161, 175, 186, 187
 Томпсон Дж. М. (Thompson J. M.) 286
 Томсон Л. К. (Thomson L. C.) 74, 81, 125, 160, 176, 177
 Тоуер (Tower) 67, 68, 191
 Тоцука (Totsuka) 104
 Тукахара (Tukahara) 137
 Тунтури (Tunturi) 289, 290, 292
- Уайтсайд (Whiteside) 99
 Уайтхед (Whithead) 296
 Увнэс (Uwnas) 64, 65
 Уейнер (Wayner) 172
 Уивер (Wever) 14
 Уил (Weall) 125, 137, 138, 144, 170
 Уилмер (Willmer) 76, 78
 Уиттеридж (Whitteridge) 15, 271
 Умрат (Umrath) 47
 Уолд (Wald) 127—131, 134, 135, 137, 140, 142, 146, 149, 150
 Уолс (Walls) 124
 Уолш (Walshe) 48, 68
 Уолцл (Walzl) 286, 289
 Уорд (Ward) 268
 Уотерман (Waterman) 13, 16
 Уотерстон (Waterston) 51, 56
 Учияма (Uchiyama) 104
- Фаульштик (Faulstick) 58
 Фенг (Feng) 58
 Фернанд (Fernand) 196
 Фернандес (Fernandez) 32
 Ферри (Ferry) 278
 Фессар (Fessard) 36, 56
 Фет (Fatt) 18, 33, 90, 209, 218
 Фехнер (Fechner) 19, 20, 21, 23, 24, 102
 Финли К. В. (Finley C. V.) 56
 Финли К. Г. (Finley K. H.) 97
 Фитцджеральд (Fitzgerald) 45, 104

- Флуран (Flourens) 105
 Фолков (Folkow) 64, 65
 Форбс (Forbes) 12, 14, 136, 159, 161, 209
 Фрай (Fry) 153
 Франкенхейзер (Frankenhäuser) 35, 47, 54
 Фрей (Frey) 45, 50, 52, 53, 63, 67
 Фрелих (Fröhlich) 11, 23, 24, 29
 Френч (French) 98
 Фриш (Frisch) 16
 Фултон (Fulton) 14, 15, 100, 107, 193, 199, 232, 268, 286, 292
 Фуортес (Fuortes) 232

 Хаас (Haass) 172
 Хаббард (Hubbard) 129
 Хагбарт (HagbARTH) 69, 70, 116, 117, 196, 198, 199, 210, 221, 228, 231, 233, 248
 Хаген (Hagen) 49, 147, 193, 201
 Хайнс (Hines) 191
 Хаммонд (Hammond) 278
 Хантер (Hunter) 95
 Хартридж (Hartridge) 16, 137, 143
 Харш (Hursh) 53, 117
 Хассол (Hassall) 189, 190
 Хед (Heal) 68, 116
 Хейнбеккер (Heinbecker) 55, 204
 Хек (Heck) 158, 159, 161, 163, 164, 169—171
 Хелд (Held) 110, 290
 Хелм (Helme) 44
 Хемингуэй (Hemingway) 65
 Хенач (Hénaisch) 105
 Хензел (Hensel) 38, 53—56, 58—62, 64, 92
 Хеннеман (Henneman) 221, 222, 272
 Хет (Heath) 251
 Хёфер (Hoefer) 268
 Хилгард (Hilgard) 19, 293
 Хилл (Hill) 23, 35
 Хинд (Hind) 289
 Хинси (Hinsey) 191
 Хог (Hogg) 56, 58
 Хогленд (Hoagland) 34, 56, 67, 102, 103, 104
 Ходкин (Hodgkin) 29, 35
 Ходс (Hodes) 251, 254
 Холмберг (Holmberg) 71, 145, 150
 Холмгрен Б. (Holmgren B.) 211, 212, 233, 234, 265—267
 Холмгрен Ф. (Holmgren F.) 151
 Холмс (Holmes) 116
 Хорсли (Horsley) 251
 Хоф (Hoff) 212
 Хэбгуд (Hatgood) 58
 Хэггинс (Hagins) 146
 Хэнбери (Hanbery) 97

 Хэнт (Hunt) 34, 195—197, 201—207, 216, 221, 222, 225, 227, 228, 230, 231, 233, 234, 238, 240, 243, 245, 246, 249

 Цевн (Zewi) 71, 144, 145, 148, 150
 Цеттерстрём (Zetteiström) 38, 82, 154, 156, 186
 Цоттерман (Zotterman) 15, 32, 34, 47, 48, 55—58, 60—64, 88, 89, 92, 108, 199, 237
 Цюрн (Zurn) 163
 Цукагоши (Tsukagoshi) 195

 Чамберс (Chambers) 100, 107, 268, 269
 Чанг (Chang) 101, 109, 126, 196, 201, 275, 283, 286
 Чаффи (Chaffee) 158, 159, 161

 Шарпантье (Charpentier) 160
 Шатен (Chatin) 24
 Шёквист (Sjöqvist) 55, 57
 Шеррен (Sherren) 68
 Шеррингтон (Sherrington) 15, 17, 42, 47, 50, 69, 82, 189—192, 196—199, 213, 215, 217, 218, 221, 225—227, 231, 232, 238, 240, 241, 243, 245, 246, 251, 260, 265, 271
 Шёстранд (Sjöstrand) 150, 152
 Шефер Г. (Schaefer H.) 15
 Шефер Т. (Schaefer T.) 33
 Шихан (Sheechan) 47
 Шлер (Shlaer) 49, 121
 Шмидт (Schmidt) 150
 Шол (Sholl) 208, 277
 Шредингер (Schrödinger) 294
 Шривер (Schriever) 102
 Штаббс (Stutts) 130
 Штейнхаузен (Steinhausen) 105
 Штёр (Stöhr) 50
 Штоль (Stoll) 64
 Штрём (Ström) 36, 62, 90, 222, 223, 229, 232, 233, 244
 Штрюмпель (Strümpell) 108, 109
 Шуберт (Schubert) 158, 171, 172
 Шумахер (Schumacher) 47

 Эбе (Ebe) 137
 Эвальд (Ewald) 105
 Эдриан (Adrian) 11—14, 21, 32, 34, 43, 47, 55, 56, 58, 61, 67, 74, 80, 88, 89, 91, 99, 100, 105, 106, 151, 156, 159, 161—163, 171, 196, 199, 235, 237, 243, 269, 276—278, 286
 Эйдес (Ades) 126, 286
 Эйлер Г. (Euler H.) 132
 Эйлер К. (Euler C.) 1⁵ 42, 47, 64, 66, 288

- Эйлер У. С. (Euler U. S.) 48, 108
Эйнтховен (Eindhoven) 160, 180
Эйстер (Euster) 49
Эк (Ek) 42, 208
Экклс (Eccles) 30, 33, 41, 90, 116, 196—199, 209, 212, 215, 216, 218, 230, 232, 238
Элдред (Eldred) 233, 236—238, 241, 248, 256—262, 271
Энрот (Enroth) 79, 83, 85, 87, 159, 166—169, 244, 278—280
Эри (Arey) 71, 85, 88, 110, 126
Эрлангер (Erlanger) 14, 53, 54, 59, 195, 204
Эхлин (Echlin) 56, 58
Юм (Hume) 296
Юнг Дж. (Young J.) 196
Юнг Т. (Young T.) 20, 136
Юнг Р. (Jung R.) 143, 286
Якобсен (Jacobsen) 15
Ялависто (Jalawisto) 68
Яриш (Jarisch) 15
Янсен (Jalsen) 99

ОГЛАВЛЕНИЕ

<i>Предисловие к русскому изданию</i>	5
<i>Из предисловия автора</i>	9
Глава I. Электрофизиологический подход к изучению первичных процессов	11
1. Введение	11
2. Область исследования	15
3. Психофизический подход и закон Фехнера	18
4. Сила раздражения, генераторный потенциал и частота импульсов	21
5. Адаптация и аккомодация	32
6. Гиперполяризация чувствительных образований	37
7. Система с эффектом включения — выключения	42
Глава II. Принципы периферической организации на примере кожных рецепторов и сетчатки. Размер волокна. Рецептивные поля. Дублирование рецепторов в мозге	45
1. Введение. История электрофизиологических исследований ..	45
2. Общие данные об афферентных нервных окончаниях в коже ..	53
3. Терморецепторы как пример специфичности. Дублирование в центрах	59
4. Рецептивные поля. Другие особенности организации кожных рецепторов	67
5. Рецептивные поля сетчатки позвоночных	70
6. Ограничения возможности исследований при помощи микро-электродного отведения	86
Глава III. Спонтанная активность в чувствительных органах и ее функциональное значение. Принцип эфферентной регуляции	88
1. Введение. Периферический механизм	88
2. Роль спонтанной активности на примере сетчатки. Реакция активации из ретикулярной системы	91
3. Спонтанная активность некоторых механорецепторов	102
4. Спонтанный разряд импульсов в некоторых хеморецепторах ..	108
5. Общее значение спонтанной активности	108
6. Эфферентная регуляция сенсорной сигнализации	109
Глава IV. Современное состояние доминаторно-модуляторной теории. Фотохимические данные	119
1. Скотолические и фотопические доминаторы	119
2. Фотохимический подход	127
3. Сравнение доминаторов с широкими кривыми поглощения ..	131
4. Модуляторы	135
5. Некоторые теоретические осложнения	142
6. Роль зрительного пурпура	143

Глава V.	Электроретинограмма	151
1.	Введение	151
2.	Электроретинограмма — суммарная реакция	152
3.	Палочковая и колбочковая электроретинограммы	157
4.	Компоненты электроретинограммы	173
Глава VI.	Мышечные рецепторы и рефлексы с них	189
1.	Введение	189
2.	Основные данные по гистологии мышечных рецепторов	189
3.	Физиологические свойства мышечных рецепторов	199
4.	Эфферентная регуляция веретена	203
5.	Пауза, период покоя и возвратные коллатерали	207
6.	Некоторые затруднения, связанные с методиками	214
7.	Рефлекторное возбуждение α -мотонейронов посредством растяжения мышцы	217
Глава VII.	Спинальная и супраспинальная регуляция позы и движения. Ригидность. Спастичность	233
1.	Введение	233
2.	Тонический разряд импульсов и его влияние на веретена раз- гибателей	234
3.	Торможение γ -нейронов при растяжении. Взаимоотношения α - и γ -элементов при «реакции удлинения»	240
4.	Некоторые кожные рефлексы на γ -систему	245
5.	Супраспинальная регуляция мышечных веретен	249
6.	Рефлексы до и после деафферентации	260
7.	Экспериментальное нарушение α — γ -взаимосвязи	264
8.	Ригидность и спастичность	268
9.	Сензорные аспекты проблемы	270
Глава VIII.	Сензорный анализ и синтез	272
1.	Общие анатомические принципы	272
2.	Частотный код	275
3.	Корковое представительство чувствительности	285
4.	Чувствительная интеграция	292
Литература		297
Указатель авторов		331

Р. Грант
Электрофизиологическое исследование рецепции

Редактор Д. А. СОНКИН
Художник М. Г. Ровенский
Технический редактор А. Н. Никифорова
Корректор Т. П. Пащковская

Сдано в производство 6/XI 1957 г.
Подписано к печати 13/XI 1957 г.
Бумага 60 × 92/16 10,7. бум. л.
21,3 печ. л.
Уч.-изд. л. 24,3. Изд. № 4/3300
Цена 19 р. Зак. 192

ИЗДАТЕЛЬСТВО
ИНОСТРАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ,
Москва, Ново-Алексеевская 52.

4192. — Университетская типография.
Будапешт, улица Дохань № 12.
Ответственный: Дьюла Янка



