

РОСТОВСКИЙ ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

В. Д. Цукерман

МЕХАНИЗМЫ КООРДИНАЦИИ ДВИЖЕНИЙ

(на примере членистоногих)

Ответственный редактор
доктор биологических наук
Т. В. Алейникова

РОСТОВ-НА-ДОНУ
ИЗДАТЕЛЬСТВО РОСТОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
1991

Ц 85
УДК 612:577

Печатается по решению редакционной комиссии по биологическим наукам редакционно-издательского совета Ростовского государственного университета

Рецензенты:
доктор биологических наук *М. И. Сологуб*,
кандидат биологических наук *А. В. Лонский*

Редактор *Т. В. Кравченко*

Научное издание

Цукерман Валерий Давидович

МЕХАНИЗМЫ КООРДИНАЦИИ ДВИЖЕНИЙ

(на примере членистоногих)

Редактор *Т. В. Кравченко* Технический редактор *Н. П. Соловьева* Корректор *Л. А. Бибикова* Обложка
Е. М. Васильевой

ИБ № 1504

Изд. № 49/2129 Сдано в набор 17.07.90 Подписано к печати 11.03.91 г. Формат 60x84 1/16 Бумага тип № 2 Гарнитура литературная Печать высокая Усл. кр. отт. 7,44 Усл. п. л. 7,44 Уч. изд. л. 8,3 Тираж 500 экз. Заказ 19 Цена 1 р. 80 к.
Издательство Ростовского университета, 344700, Ростов на Дону, Пушкинская, 160
Арендное предприятие «Книга» Ростовского областного управления по делам издательств, полиграфии и книжной торговли, 344081 Ростов на Дону, Советская, 57

Цукерман В. Д.

Ц 85 Механизмы координации движений.— Ростов н/Д: Издательство Ростовского университета, 1991.—128 с.
ISBN 5—7507—0217—0

В монографии рассматриваются нейронные механизмы управляющие координированными ритмическими движениями членистоногих животных. Приводится сравнительный анализ организации систем двигательного управления у насекомых и ракообразных. Излагается оригинальная концепция локального управления движениями. В результате компьютерного моделирования показано, что базовый механизм локального управления движениями может быть основан на четно-нечетном взаимодействии в нейронных сетях с циклическим торможением.

Книга рассчитана на физиологов, биофизиков, специалистов по нейрокибернетике, студентов университетов.

Ц 1910000000—049
М 175(03)—91 Без объявл.

ISBN 5- 7507 —0217— 0

© Цукерман В. Д., 1991

ПРЕДИСЛОВИЕ

Существует шутка: если бы бегущая сороконожка хотя бы на мгновение задумалась, в каком порядке ей следует двигать дальше каждой из ножек, то она так навсегда и застыла бы с поднятой вверх очередной лапкой. Известна и такая интерпретация этой шутки, в соответствии с которой основная проблема заключается не столько в огромном переборе возможностей, сколько в отсутствии руководящих идей реализации хотя бы одной из них. Основной смысл настоящей книги как раз и заключается в том, чтобы показать, как сородичи сороконожки — членистоногие животные насекомые и ракообразные — именно благодаря децентрализации управления движениями своих многочисленных конечностей и придатков успешно решают собственные «жизненные» проблемы передвижения в самых сложных и разнообразных условиях внешней среды.

Членистоногие превосходят все другие группы животных по числу видов, их разнообразию и составляют примерно 80% всех известных видов животных. Членистоногие распространились на земле повсеместно и заняли все возможные типы экологических ниш, успешно освоили водную среду и стали первыми животными, заселившими сушу; они — единственная группа среди беспозвоночных, представители которой способны летать и успешно адаптироваться к самым разнообразным наземным условиям местообитания. Столь же разнообразен двигательный «репертуар» членистоногих, основанный на сложнокоординированной активности исполнительно-двигательного аппарата. Вообще координация движений этих удивительных существ — убедительный пример «разумной» биологической организации управления.

К сожалению, в нашей стране проблемой управления движениями членистоногих во всем ее многообразии занимаются лишь в нескольких научных коллективах, в то время как за рубежом (и об этом убедительно свидетельствует перечень литературных источников книги) исследования в этой области, особенно в последние годы, приобрели весьма широкий размах. Настоящая монография обобщает современный уровень знаний по данной проблеме и, по существу, является первым отечественным исследованием, посвященным механизмам координации движений у представителей членистоногих — насекомых и ракообразных.

Автор надеется, что в нашей стране, имеющей большие заслуги перед физиологией движений благодаря работам на позвоночных животных и человеке (Бернштейн, 1947, 1966; Гурфинкель с соавт., 1965; Гельфанд с соавт., 1966; Костюк, 1973; Козловская, 1976; Фельдман, 1979; Рокотова, 1980; Аршавский с соавт., 1984),

исследования, связанные с проблемами регуляции движений у «простых» организмов, должны вызвать определенный интерес читателя.

Автор выражает благодарность и признательность коллегам, особенно Макаровой Ларисе Степановне и Репиной Марине Васильевне, а также профессору Алейниковой Татьяне Вениаминовне, взявшей на себя труд научного редактирования книги, и всем, кто прямо или косвенно принял участие в том, чтобы настоящая книга вышла в свет.

Введение

Многообразие форм двигательных координаций у членистоногих животных не могло не привлечь внимание специалистов в области физиологии движений. Первые, наиболее удачные результаты были получены при исследованиях в мышечной и нервно-мышечной областях физиологии (Воскресенская, 1959; Мандельштам, Свидерский, 1974; Мандельштам, 1983; Wilson et al., 1970; Zachar, Zacharova, 1966; Atwood, 1973), а совсем недавно начали преодолеваются и технические трудности, которые ранее препятствовали успешному изучению физиологии центральной нервной системы членистоногих. Это сразу же заставило отказаться от распространенного мнения о «простых» нервных системах этих животных.

Существуют ли достаточно общие основы структурной и функциональной организации двигательного управления у столь различных представителей членистоногих, как, например, насекомые и ракообразные? В какой степени можно полагаться на общие принципы, установленные при изучении видов, скажем, рака, саранчи или таракана? В филогенетическом аспекте, по мнению В. Н. Беклемишева (1964), все членистоногие и аннелиды включаются в одну общую филу. Кроме того, теперь уже общепринято мнение о вторичном характере организации наземных групп животных и, в частности, признана концепция происхождения наземных членистоногих от водных предков. М. С. Гиляров (1970) показал, что процесс филогенетических изменений при переходе к жизни на суше характеризуется определенным направлением изменений ряда систем органов и может рассматриваться как процесс закономерный. Им же сформулированы и эволюционные представления о переходе членистоногих к наземному образу жизни.

Ключевым фактором, обусловившим уникальный расцвет насекомых и одновременно свидетельствующим об общности его представителей с ракообразными, являются сегментированное тело, членистые конечности и, самое главное, кутикула экзоске-

лета. Кутикула выполняет не только функцию скелета, к которому прикрепляются мышцы и с помощью которого осуществляется опорная функция, она служит и защитным покровом, выполняющим важнейшую функцию — ограничение потери воды организмом (Хедли, 1986), что в конечном счете и обеспечило возможность перехода членистоногих от водного образа жизни к наземному.

Предполагая существование общей предковой формы, необходимо одновременно установить, каким образом происходило развитие и адаптивная радиация в мире членистоногих. Основным предковым признаком является, как известно, многоногость, тем не менее все наиболее развитые в эволюционном отношении формы членистоногих имеют небольшое число ног: у насекомых их только три пары, у высших ракообразных, пауков и скорпионов — четыре пары. Амплитуды движения ног у перечисленных животных больше, а сами ноги длиннее, чем у многоногих форм. Существует предположение, что основные механизмы нервного управления движениями развивались из таковых, используемых у многоногих форм путем простого исчезновения связей с задними парами ног (Hoyle, 1976).

Фундаментальной основой передвижения всех представителей членистоногих является метакрональная волна, смещающаяся поступательно вперед от наиболее каудальной пары конечностей или придатков к передней. Обладая собственным центром нервного контроля, каждый исполнительный орган тем не менее подчинен нескольким различным и даже противоположно направленным координирующим каналам. На большом экспериментальном материале показано, что координация движений членистоногих определяется взаимодействием центральных (программных) и периферических (рефлекторных) механизмов управления — классический результат, имеющий общебиологическую значимость.

Несмотря на существование определенных видовых различий в системах двигательного управления членистоногих животных, в природе должны существовать, по-видимому, некоторые общие принципы организации нервных механизмов координации. Один из таких принципов, как нам представляется, связан с существованием в ЦНС членистоногих нейронных контуров с циклическим торможением, обуславливающим генерацию ритмических колебаний мембранного потенциала центрального интернейронного аппарата. Другой — охватывает организацию межцентральных взаимодействий локальных (сегментарных) центров двигательного управления, участвующих наравне с периферическими сигналами обратной связи в формировании «моторных программ» локомоции.

Глава 1. ОПОРНО-ДВИГАТЕЛЬНЫЙ АППАРАТ ЧЛЕНИСТОНОГИХ ЖИВОТНЫХ

1.1. Строение и биомеханические характеристики двигательного аппарата насекомых и ракообразных

Представители двух классов из числа членистоногих — насекомые и ракообразные — наиболее популярны в исследованиях механизмов двигательного управления и постоянно сравниваются в силу их большого физиологического сходства (рис. 1). Это сходство начинается уже с исполнительно-двигательного аппарата и является настолько очевидным, что имеет смысл дальнейшее повествование проводить в виде сравнительного анализа. Ноги всех членистоногих сегментированы, у представителей с небольшим числом ног мышцы в каждом сегменте играют важную роль не только для принятия животным нормальной пространственной ориентации тела, т. е. опорной функции, но и в развитии дополнительных поступательных усилий при ходьбе. Тем не менее существенную роль в локомоции членистоногих все еще играют мышцы тела, которые управляют всей ногой, как если бы это была простая подпорка. Часть ноги, прилегающая к телу, всегда крупная и заканчивается тазиком (коксой). У ракообразных сочленение со скелетным остовом тела (тораксом) первого членика — коксоподита — осуществляется в двух местах на противоположных полюсах почти круглого профиля внутреннего края коксы (рис. 2).

У омаров ось движения коксы почти горизонтальна и проходит перпендикулярно продольной дорзо-вентральной плоскости тела. Ограниченные таким образом движения сообщаются всей ноге с помощью проксимальных мышц — ремоторов и промоторов, позволяющих коксе двигаться в диапазоне около 55° , раскачиваясь под телом взад и вперед. У речных раков и всех крупных крабов ось вращения коксы становится почти вертикальной, хотя немного и наклонена вперед под углом примерно 25° . Наряду с

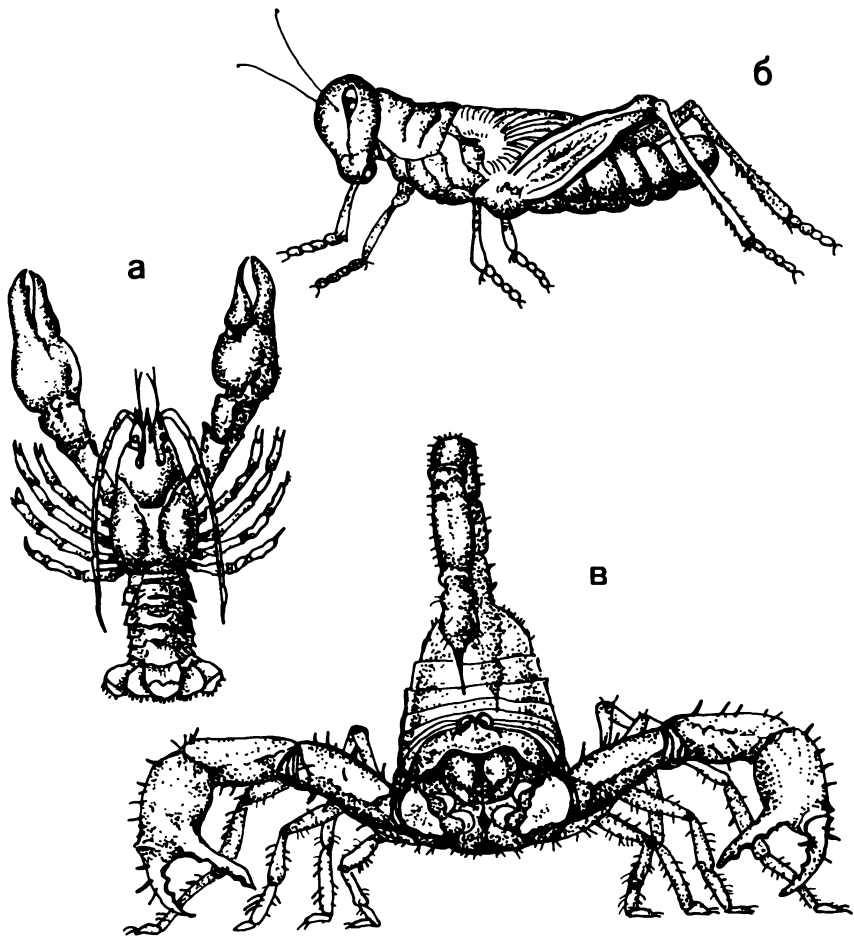


Рис 1 Представители членистоногих животных: а — европейский речной рак *Astacus astacus*, б — пустынная саранча *Shistocerca gregaria*, в — песчаный скорпион *Paruroctonus mesaensis*

некоторыми другими изменениями это делает амплитуду движений коксы более значительной, достигающей почти 90° . Только движение коксы отвечает за почти полную протракцию, т. е. перенос ноги в маховой фазе шага.

Благодаря простому приспособлению нога насекомых приобрела большие преимущества по сравнению с торако-коксальным сочленением ракообразных. Сочленение ноги с телом у насекомых представляет собой шарнир или пару колец, надетых на одну

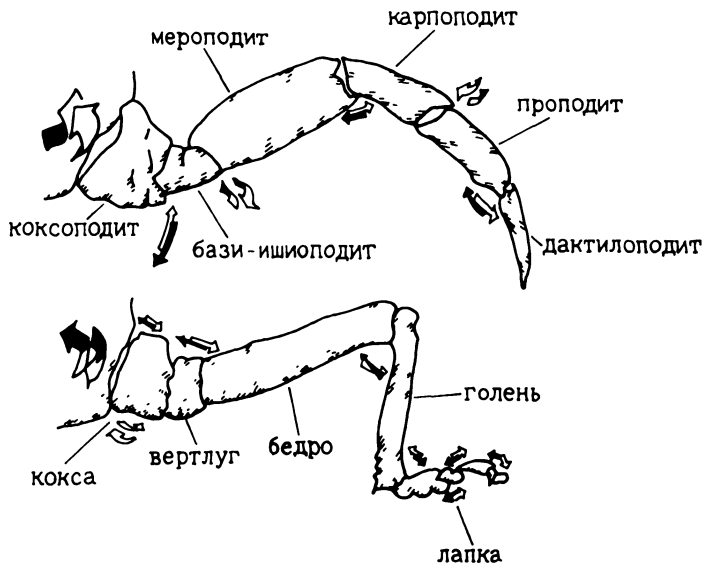


Рис 2 Сравнение типичной ходильной ноги ракообразного (вверху) с соответствующей ногой насекомого (внизу). Направления движений всех сочленений показаны светло-черными стрелками

ось под прямым углом друг к другу. Первое кольцо — это кокса, второе — имеет различные названия в разных классах. Другими словами, потеря брюшного сочленения коксоподита и превращение дорзального сочленения в устройство типа головки в гнезде обеспечивает коксе огромную подвижность: задние ноги некоторых насекомых могут совершать вращения почти на 360° . Остальные соединения ног насекомых имеют два сочленения, как и у ракообразных.

Второй сустав служит для подъема и опускания конечности и называется базиподитом у ракообразных и вертлугом у насекомых. Морфология этого членика у насекомых и ракообразных очень сходна. Ракообразные имеют еще дополнительный членик выше базиподита — ишиоподит, хотя он обычно срастается с последним. У прыгающих прямокрылых, хотя между вертлугом и бедром не имеется сочленения, нога легко переламывается в этом месте при так называемой аутономии — самопроизвольном отбрасывании конечности при повреждении последней. Большое сходство этого процесса у различных членистоногих также указывает на общность их происхождения. Плоскость аутономии у десятиногих ракообразных проходит по бази-ишиоподиту, а у насекомых — по

вертлужно-бедренному сочленению, свидетельствуя, кроме того, и о гомологии указанных сегментов ноги.

Следующий членик после коксы является наиболее широко распространенным, а именно бедро, которое у большинства членистоногих приподнято вверх по отношению к горизонту примерно на 30—35°. У крабов, бегающих по земле, например у манящих крабов, очевидно сходство в использовании бедра с насекомыми. Если предположить, что насекомые потеряли сегмент, соответствующий ишиоподиту ракообразных, то бедро окажется, по крайней мере, аналогом мероподита. В структурном и функциональном отношении они действительно чрезвычайно сходны. Однако по направлению к дистальному концу ноги наблюдается ряд различий как в числе сегментов, так и в их строении, что, по-видимому, связано с различными условиями сред обитания. Насекомые имеют длинный тонкий членик — голень, а ракообразные — дважды сегментированную подпорку перед дактилоподитом, являющимся наиболее дистальным участком ноги и который может считаться эквивалентом лапки насекомых. Более проксимальный из двух члеников — карпоподит, дистальный — проподит. Заостренный на конце дактилюс ракообразных используется как подпорка при разгибании и как тормоз при сгибании ноги (см. рис. 2).

1.2. Особенности иннервации скелетной мускулатуры

У всех членистоногих мышцы снабжены нервными окончаниями по принципу мультитерминальной иннервации. В соответствии с этим принципом каждое мышечное волокно, входящее в состав данной мышцы, снабжается большим количеством нервно-мышечных соединений. Нервные окончания у членистоногих не образуют отдельных концевых пластинок; медиатор выделяется там, где аксон лишен шванновских клеток в любом месте его контакта с мышечными волокнами (Тыщенко, 1986; Воскресенская, 1959; Мандельштам, 1983).

Мышцы членистоногих получают быструю, медленную и тормозную иннервацию от очень небольшого числа мотонейронов, причем для скелетной мускулатуры членистоногих характерна полинейронная иннервация, означающая, что каждое мышечное волокно может «обслуживаться» всеми типами аксонов (Мандельштам, Свидерский, 1974). Например, у саранчовых к мышце-разгибателю голени подходит три аксона: быстрый (F), медленный (S) и тормозный (I) (Hoyle, 1955 по Тыщенко, 1986). Более сложна иннервация сгибательной мышцы той же голени, в которой встречаются все типы аксонов, но в значительно большем

представительстве: по крайней мере девять возбуждающих и два тормозящих мотонейрона участвуют в регуляции сокращений этой мышцы (Siegler, Burrows, 1979). В нерве коксальной мышцы таракана *Periplaneta americana* насчитывается пять аксонов: толстый F-аксон, более тонкий S-аксон и три очень тонких I-аксона.

Первоначально тормозная иннервация была обнаружена и наиболее детально изучена у ракообразных. Сравнительно недавно тормозные аксоны найдены и у насекомых. Существует, правда, определенное отличие: мышечные волокна ракообразных обслуживаются, как правило, специфическими тормозными аксонами, иннервирующими единственную мышцу или группу функционально однородных мышц. Более экономична тормозная иннервация у насекомых, мышечные волокна которых снабжаются общими тормозными аксонами, обслуживающими функционально различные мышцы (Тыщенко, 1986).

Странным эволюционным приспособлением у берегового краба *Callinectes* может показаться управление мышцами дистальных сегментов ноги общим возбуждающим моторным аксоном, в частности, это касается иннервации растягивающей (*m. strether*) и открывающей (*m. opener*) мышц карпо-проподитного (КП) и проподактилоподитного (ПД) сочленений соответственно. Однако отсутствие отдельной возбуждающей иннервации в данном случае компенсируется специальными тормозными мотонейронами, иннервирующими каждую из мышц в отдельности и используемыми, по-видимому, для развязки мышц от общего возбуждающего входа, т. е. дифференцированного проведения импульсов к этим мышцам в реальных условиях.

Принцип полинейронной иннервации мышечных волокон поддерживается во всей скелетной мускулатуре членистоногих, однако в зависимости от конкретной функции данной нервно-мышечной системы доминирующее значение приобретает тот или иной тип аксонов. Чтобы проиллюстрировать это положение на конкретной нервно-мышечной системе, рассмотрим специфические свойства и их связь с поведенческой функцией на примере тонической моторной системы брюшка у речных раков. Сегментированная брюшная часть тела десятиногих раков управляется двумя двигательными системами: упомянутой выше тонической моторной системой и фазической моторной системой, используемой животными при быстром передвижении назад с помощью резких щелчков в реакциях бегства от опасных стимулов (Kennedy, Takeda, 1965 a; Schrameck, 1970; Wine, 1977 a, b; Wine, Mistick, 1977; Wine, Krasne, 1972). Первая — тоническая или как ее иногда называют — постуральная — служит для регуляции пространственной ориентации и позы тела животных (Цукерман, 1982; Kennedy et

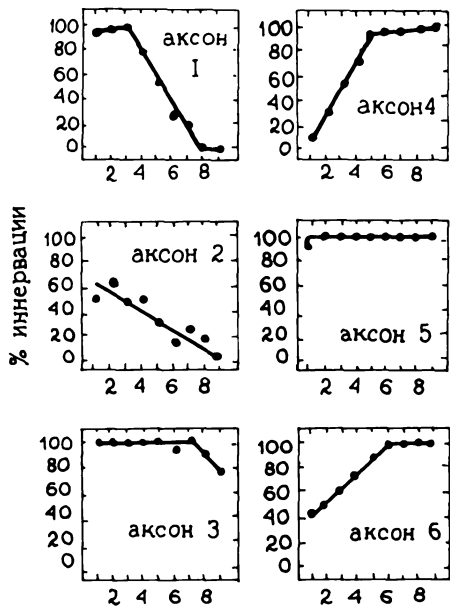
al., 1967; Kennedy, Takeda, 1965b; Tatton, Sokolove, 1975 a, b).

Известный факт чрезвычайно экономичной иннервации мускулатуры ракообразных (Atwood, 1973) в данной нервно-мышечной системе имеет следующее выражение: группа из пяти возбуждающих и одного тормозного нейронов иннервирует примерно сорок флексорных мышечных волокон в каждом полусегменте брюшка (Velez, Wyman, 1978 b; Wine et al., 1974), такое же количество мотонейронов иннервируют и экстензорные мышцы полусегмента (Parnas, Atwood, 1966).

Отдельные мотонейроны пула обслуживают различный процент мышечных волокон, входящих в состав данной мышцы. Так, во флексорном пуле наименьшие нейроны F1 и F2 (мотонейроны в данной системе принято обозначать в порядке возрастания их размеров) иннервируют примерно по 25% мышечных волокон каждый; нейроны F3 и F4 имеют наиболее широкие поля иннервации — 85% и 60% соответственно, а самый большой — F6 иннервирует примерно 40% мышечных волокон (Kennedy, Takeda, 1965 b). Периферический тормозный нейрон проецируется практически на все мышечные волокна флексора (Evoy, Bagalek, 1972). Сходная картина обнаружена и в экстензорной нервно-мышечной системе, за исключением нейрона E2, имеющего наиболее широкое поле иннервации: около 90% мышечных волокон иннервируется этим нейроном (Fields et al., 1967).

Помимо количественных оценок числа иннервируемых каждым мотонейроном мышечных волокон установлено, что отдельные аксоны проецируются на определенные мышечные зоны с очевидной регулярностью. Однако в пределах этих мышечных зон не все мышечные волокна имеют синаптические контакты с соответствующим аксоном. Подобная вероятностная структура иннервации была подвергнута очень тонкому анализу (Velez, Wyman, 1978 a, b), в результате которого был открыт ряд новых интересных особенностей организации этой нервно-мышечной системы. Оказалось, что вероятность иннервации и средняя плотность иннервации мышцы каждым аксоном является монотонной, практически линейной функцией положения вдоль всей поверхности мышцы, причем минимальная и максимальная вероятности иннервации для каждого аксона имеют место на медиальном, либо латеральном краях мышечной поверхности (рис. 3).

Вообще для мышц ракообразных характерным является феномен преимущественного спаривания фазических нервных терминалей с короткосаркомерными «судорожными» мышечными волокнами, а тонических — с длиносаркомерными волокнами, характеризующимися замедленными, мощными и длительными сокращениями. Удивительно тонкая дифференциация на относительно «быструю» и «медленную» части обнаружена в тонической



Положение волокон на поверхности
мышцы

Рис 3 Процент флексорных мышечных волокон брюшка речного рака, иннервируемых каждым из шести двигательных аксонов тонической моторной системы по Velez, Wуman, 1978. Вся поверхность мышц разделена на девять зон, каждая из которых содержит примерно по три мышечных волокна. Обозначения по оси ординат — процент мышечных волокон, иннервируемых аксонами f1—f6; по оси абсцисс — положение мышечных волокон на поверхности мышцы вдоль ее медиолатерального направления: 1 — наиболее медиальная, 8 — наиболее латеральная зоны

моторной системе брюшка. Тонически разряжающийся аксон F2 иннервирует предпочтительно медиальную часть мышцы с более медленными мышечными волокнами, а фазический F6 иннервирует латеральную, более быструю популяцию мышечных волокон (Velez, Wуman, 1978, b).

Естественно, что такие физические параметры мышечного сокращения, как сила, длительность и скорость, зависят не только от пресинаптических (плотность мультитерминальной иннервации, характер электрической активности аксонов и число активных окончаний в каждый данный момент), но и постсинаптических факторов (входное сопротивление мембран волокон, постоянные времени и потенциал покоя) (Катц, 1968; Хилл, 1972). Анализ этих факторов в тонической моторной системе брюшка рака показал градуально изменяющиеся от одного края поверхности мышцы к другому входное сопротивление, постоянные времени и потенциал покоя мышечных волокон (рис. 4), что и послужило основой тонкого разделения брюшных мышц, участвующих в регуляции пространственной ориентации и позы животного на относительно «быструю» и «медленную» части. Таким образом, рассмотренная выше нервно-мышечная система являет собой пример высокоспециализированной и специфически организованной

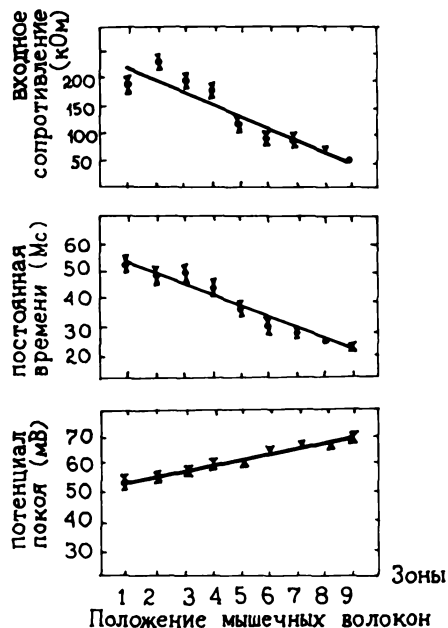


Рис. 4. Значения входного сопротивления, постоянной времени и потенциала покоя мышечных волокон тонической моторной системы брюшка рака по Velez, Wymaи, 1978. Каждая точка представляет собой средние значения 53–65 мышечных волокон из каждой зоны вдоль медиолатерального положения мышцы. Всего таких зон — девять. Отрезками обозначены стандартные ошибки средних значений, прямая линия — линейная регрессия, посчитанная методом наименьших квадратов.

популяции нервных и мышечных клеток, хорошо приспособленной к решению поструральной функции, являющейся выражением двигательной координации животных.

1.3. Сенсорные системы двигательного аппарата

Насекомые и ракообразные обладают разнообразными и высокочувствительными механорецепторами, позволяющими им хорошо ориентироваться и передвигаться в пространстве. Многие рецепторы, связанные с поверхностью тела членистоногих, представляют собой элементарные сенсорные единицы — сенсиллы. Каждая сенсилла снабжена кутикулярными вспомогательными структурами, видоизмененными эпидермальными клетками, обслуживающими рецептор и от одного до нескольких сенсорных нейронов. Обычно сенсиллы объединяются в группы и функционируют как единое целое, представляя собой более или менее изолированный проприоцептивный орган. Наиболее широко распространенными в конечностях насекомых и ракообразных являются хордотональные органы (ХО), «натянутые» между подвижно сочлененными сегментами конечностей.

Электрофизиологические эксперименты свидетельствуют о том, что в состав ножных ХО входят мелкие тонические и крупные

фазические или фазно-тонические элементы. Следовательно, даже в пределах одного органа существует специализация сенсилл — одни из них передают информацию преимущественно о положении сочлененных сегментов ноги, а другие — об их движении. Правда, у ракообразных такая специализация, пожалуй, в большей степени выражена на уровне целого ХО. Так, у десятиногих раков хордотональные органы П—Д и К—Б-сочленений включают в себя сенсорные единицы четырех типов: два определяют растяжение или расслабление, а два других — скорость движения в двух направлениях. М—К₁ и К—П₁ несколько отличаются: они более четко отвечают на движения в одном направлении, чем в другом; например, М—К₁ обладает больше «экстензорными» единицами, чем «флексорными». Другая группа хордотональных органов, а именно Б—И, И—М, К—П₂ и М—К₂, составлена из сенсорных единиц, реагирующих только на одно положение и движение в одном направлении. Ответ сенсорных клеток, следовательно, полностью асимметричен и связан только с расслаблением ХО (Bush, 1965 a, b; Clagac, 1977).

В бедренно-голенном сочленении саранчи по меньшей мере три разных класса проприоцепторов отслеживают его движения и положения. Как и у ракообразных — это ХО, который содержит примерно 30–40 сенсорных клеток, реагирующих на различные параметры движения и тонически разряжающихся на смену положений сочленения (Zill, 1985). К другому классу относится бедренно-голенный нитевидный рецептор, состоящий из единственной сенсорной клетки с сомой, расположенной в торакальном ганглии. Периферические дендриты иннервируют нить из соединительной ткани, связывающей тело ХО с аподемой (внутренним выростом хитинового покрова у членистоногих) флексорной мышцы. Этот рецептор кодирует в виде частоты своих тонических импульсов угол сочленения (Bräunig, 1985). К третьему классу относятся мультиполярные сенсорные клетки сочленения. Подобно нитевидному рецептору они также кодируют положения сустава тоническими изменениями частоты (Pflüger, Viggows, 1987). Помимо этих специфичных проприоцепторов существуют и экстероцепторы, которые могут активироваться движением бедренно-голенного сочленения. К ним относятся тактильные волоски, расположенные вокруг сочленения, и кампаниформная сенсилла, сигнализирующая о давлении на кутикулу.

У ракообразных очень сильный ответ так называемых кутикулярных стресс-детекторов (КСД1 и КСД2) вызывает надавливание на мягкую кутикулу Б—И-сочленения, причем уровень активности сенсорных единиц зависит от величины приложенной силы. Стимулируя отдельный участок мягкой кутикулы, можно выделить «on» и «off» сенсорные единицы (Clagac et al., 1971). Эти и другие

единицы могут также отвечать на увеличение напряжения мышц К—Б-сочленения; в последнем случае, правда, порог реагирования относительно высок. Исходя из высокой чувствительности к деформации кутикулы, можно предположить, что КСД наряду с другими рецепторами используются для определения контакта ноги с опорой. Во время ходьбы они могли бы вносить свой вклад в синхронизацию локомоторного паттерна и силы ретракции (опорной фазы) (Vedel, Clarac, 1979).

Глава 2. ЛОКАЛЬНЫЕ ИНТЕРНЕЙРОНЫ В СИСТЕМАХ ДВИГАТЕЛЬНОГО УПРАВЛЕНИЯ ЧЛЕНИСТОНОГИХ

В противоположность «длинным» или обычным интернейронам членистоногих, например латеральным и медиальным гигантам, проекционным нейронам, расположенным в обширных нейропильных областях головного мозга или в вентральном отделе ЦНС и имеющим длинные межганглионарные аксоны (Руководство..., 1977; Тыщенко, 1986), обнаруженные недавно локальные интернейроны (ЛИ) в соответствии со своим названием ветвятся исключительно в пределах анатомически ограниченных отдельным ганглием областей нервной системы, а их соединения образуют локальные цепи. Эти ограниченные области дендритных ветвлений расположены либо в сегментарных ганглиях (Siegler, 1984), либо в специализированных областях мозга членистоногих (Титова, 1983). По некоторым оценкам 40—65% клеточных тел сегментарного ганглия составляют локальные интернейроны (Pearson, 1977; Buggows, 1979; Reichert et al., 1982; Wine, 1984). Следовательно, в управление движениями только одной конечностью может быть вовлечено несколько сот ЛИ (Buggows, 1979).

2.1. Импульсные локальные интернейроны

В метаторакальном ганглии саранчи, который управляет задними ногами и крыльями, имеются большие популяции импульсных локальных интернейронов в каждой половине ганглия. Эти ЛИ имеют широко простирающиеся отростки в полуганглии (рис. 5), различную морфологию и отвечают на механосенсорные стимулы, приложенные к задней ноге той же стороны животного. На основе различий в афферентных входах, получаемых импульсными интернейронами от рецепторного аппарата ноги, выделены три класса ЛИ. Один класс интернейронов получает входы только от афферентов волосков и кампаниформных сенсилл, покры-

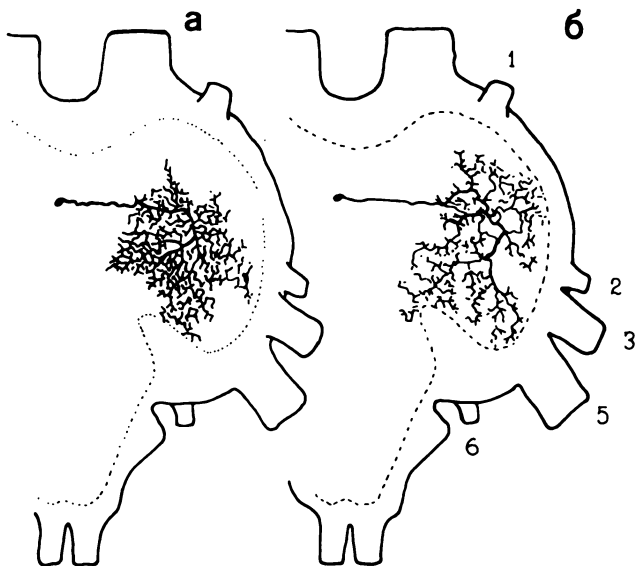


Рис. 5. Морфология импульсного локального интернейрона метаторакального ганглия саранчи, который генерирует импульсы при касании волосков на участке правой задней ноги по Siegler, Burrows, 1983. Интернейрон имеет две различные области ветвления дендритов. Пунктирной линией показаны очертания нейронила. Латеральные нервы пронумерованы цифрами от 1 до 6: а—фотография правого полуганглия, показывающая тело клетки и первичный вентральный отросток, б—фотография более дорсальных нейронильных ветвей, которые исходят из одного дорсовентрального отростка

вающих заднюю ногу саранчи, вследствие чего эти интернейроны выступают в качестве основных интеграторов экстероцептивных механосенсорных сигналов в метаторакальном ганглии (Siegler, Burrows, 1983).

Афференты рецепторов, которые конвергируют на интернейроне и входят в его рецептивное поле, могут принадлежать одному или нескольким участкам поверхности ноги. В целом, однако, обычное для сенсорных систем перекрытие рецептивных полей центральных нейронов имеет место и для данного класса локальных интернейронов. Вместе с тем рецептивные поля интернейронов не всегда являются целиком возбуждающими, они могут состоять из возбуждающих и тормозных областей (рис. 6) (Burrows, Siegler, 1985). В последнем случае, как установлено, тормозный

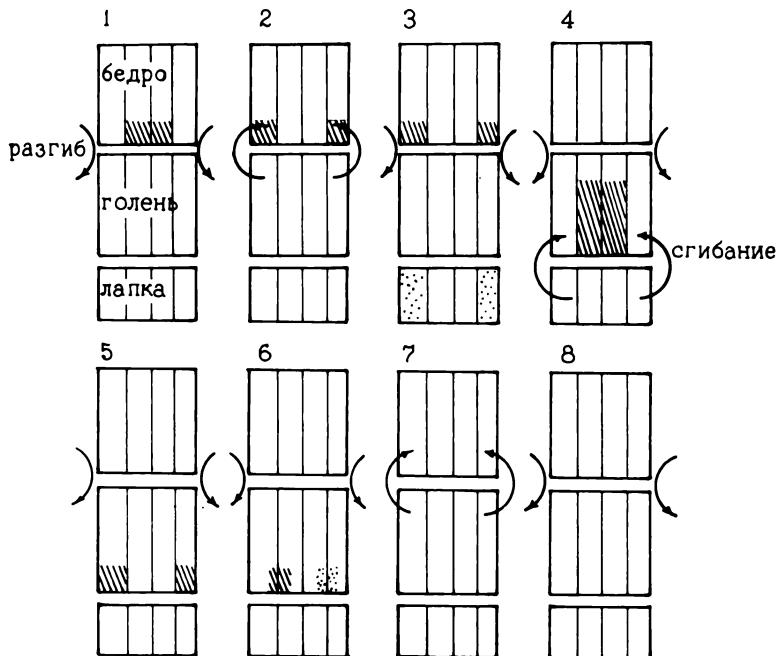


Рис. 6. Рецептивные поля восьми интернейронов метаторакального ганглия саранчи, которые отвечают либо только на стимуляцию проприоцепторов, либо на стимуляцию и проприоцепторов, и механорецепторных волосков по Buggows, 1985. Вся поверхность задней ноги представлена так, как если бы все сегменты были разогнуты и раскрыты разрезом вдоль вентральной средней линии. Возбуждающие области рецептивных полей показаны штриховыми линиями, тормозные — точками. Разгибание сочленения показано стрелками, идущими вовне

эффект опосредуется полисинаптической связью ЛИ с экстероцептивными входами, а не моносинаптической, как в случае возбуждающих входов с периферии.

Другой класс импульсных ЛИ метаторакального ганглия саранчи получает «смешанные» входы от экстерорецепторов и проприоцепторов, как правило, отдельного сочленения ноги. У этих нейронов рецептивные поля более ограничены, чем у чисто «экстероцептивных» ЛИ, и концентрируются они вокруг сочленения бедра с голенью или голени с лапкой (см. рис. 6). Границы рецептивных полей для обоих классов интернейронов устроены согласно одному и тому же правилу: дорзо-вентральная и антеро-постериальная длинная оси ноги могут быть границами, а проксимально-дистальные границы не следуют ясным анатомии-

ческим особенностям ноги (Burrows, 1985; Burrows, Siegler, 1985).

Наконец, третий класс ЛИ имеет входы только от проприоцепторов конечности. Морфология и физиологические характеристики импульсных ответов одного из таких интернейронов представлены на рис. 7. Гюследний класс интернейронов охватывает широкий спектр физиологических характеристик. На одном краю спектра находятся интернейроны, которые отвечают тонически, а частота их импульсных ответов определяется углом соответствующего сочленения, на другом — интернейроны, которые дают фазические разряды на вызванные движения сочленения в любом направлении. Между ними находятся интернейроны, которые отвечают либо быстро, либо медленно адаптирующейся частотой импульсов на смещение сочленения только в одном направлении. Поскольку существует прямое доказательство разрядов интернейронов во время произвольных движений ноги (Burrows, 1985), можно заключить, что в условиях реальной жизнедеятельности животного каждое движение того или иного сочленения ноги возбуждает или тормозит несколько интернейронов с различными ответными характеристиками.

Необходимо отметить также, что морфология всех трех типов ЛИ метаторакального ганглия саранчи хорошо коррелирует с их физиологической классификацией. Так, интернейроны, имеющие экстероцептивные входы, имеют обширные вентральные зоны ветвлений (см. рис. 5), которые соответствуют вентральной проекции внешних механорецепторных афферентов в нейропиле ганглия. Напротив, интернейроны, получающие входы только от проприоцепторов, имеют очень малые вентральные зоны ветвлений (см. рис. 7), которые соответствуют проекциям проприоцепторов в медиовентральный нейропил (Burrows, 1985).

Существует еще один важный аспект первичной обработки механосенсорной информации импульсными ЛИ. Хорошо известно, что практически каждое сочленение конечностей насекомых обладает сразу несколькими типами механорецепторов. В главе 1 отмечалось, в частности, что одно лишь бедренно-голенное сочленение саранчи имеет три различных класса проприоцепторов. Хордотональный орган, мультиполярные суставные рецепторы и нитевидный рецептор поставляют в ЦНС сходную информацию о степени разгибания голени относительно бедра. Более того, у саранчи оказывается афферент нитевидного рецептора и афференты рецепторов хордотонального органа, которые чувствительны к разгибанию ноги, конвергируют на уровне некоторых импульсных ЛИ метаторакального ганглия (Pflüger, Burrows, 1987). Чтобы предотвратить потерю специфической сенсорной информации, неизбежную при подобной суммации сигналов на уровне ЛИ, необходимо допустить существование каких-то параллельных с

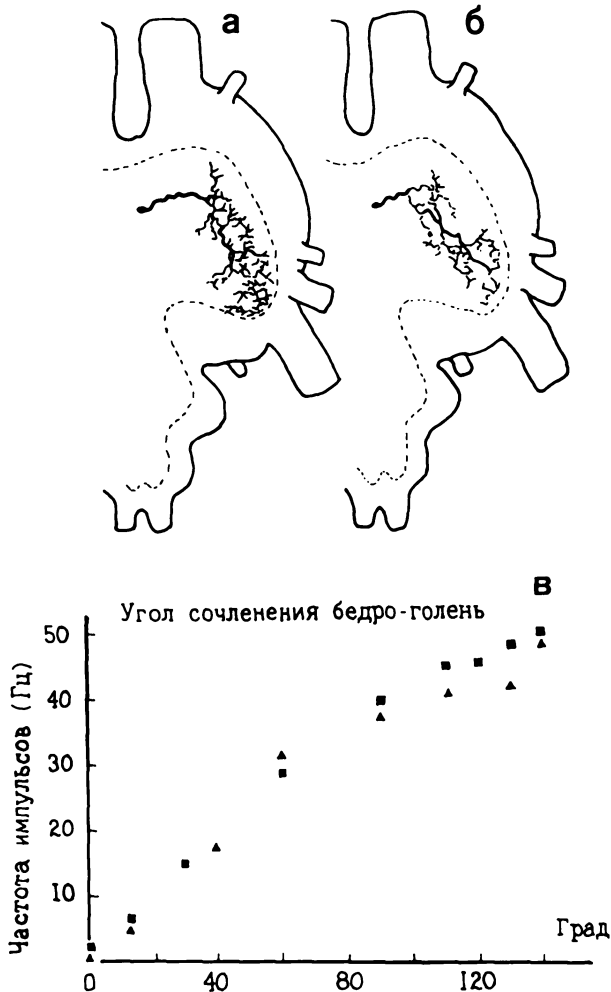


Рис. 7. Морфология и физиологические характеристики импульсного ЛИ метаторакального ганглия саранчи, имеющего вход только от проприоцепторов задней ноги по Biggows, 1985: а — вентральная область ветвления, б — дорсальная область ветвления того же интернейрона, в — зависимость частоты импульсации того же интернейрона от положения сочленения бедро—голень. Каждая точка — средняя частота во время 5 с интервалов дискретных положений голени

импульсными ЛИ (например, межсегментарных интернейронов) путей передачи сигналов от нитевидного рецептора в ЦНС. Справедливо ли это допущение — сказать трудно, так как соответствующих доказательств пока не имеется. Вместе с тем относительно других механорецепторов — сенсорных волосков или кампанiformной сенсиллы — достоверно известно, что они образуют синапсы на межсегментарных интернейронах (Elson, 1987). Что же касается дальнейшего пути сенсорных сигналов, проинтегрированных импульсными ЛИ, то он естественно зависит от связей, устанавливаемых самими ЛИ в ганглии. Бурроуз сообщил об одном из таких импульсных ЛИ, который имеет тормозную связь с безимпульсным ЛИ, в свою очередь устанавливающим возбуждающую связь с медленным экстензорным мотонейроном голени (Pflüger, Burrows, 1987). По-видимому, описанный выше путь представляет собой контур рефлекса сопротивления — позного локального рефлекса, встречаемого у всех членистоногих в проксимальных сегментах ног.

В последнем, шестом абдоминальном ганглии рака также идентифицированы несколько импульсных ЛИ, которые подобно интернейронам саранчи интегрируют первичные сенсорные сигналы механорецепторов хвостового плавника (уроподов и тельсона). Все эти интернейроны имеют небольшие и четко определенные рецептивные поля и легко возбуждаются резкими движениями воды, легкими прикосновениями к плавнику или вызванными движениями его частей. На прямой моносинаптический вход от афферентов волосков к интернейронам указывает то, что электрическая стимуляция периферических корешков ганглия, в составе которых находятся механорецепторные афференты, вызывает ВПСП с короткой латентностью в этих ЛИ (Reichert et al., 1982).

Имеющиеся морфологические и физиологические данные свидетельствуют о важной особенности импульсных локальных интернейронов саранчи, рака и сверчка, а именно: дифференциации ветвей интернейронов на входную и выходную части. У слухового билатерального ЛИ сверчка ветви в двух половинах проторакального ганглия заметно отличаются друг от друга в окрашенных гистологических срезах (Popov et al., 1978). Более того, на стороне, которая считается входной, ВПСП, индуцированные звуком, велики, а импульсы маленькие и пассивно затухающие. И наоборот, на предполагаемой выходной стороне ВПСП малы, а импульсы велики (Wohlers, Huber, 1978). Аналогичные данные о специализации различных ветвей одного и того же нейрона имеются и для ЛИ саранчи. Унилатеральные интернейроны метаторакального ганглия саранчи имеют две области ветвлений в полуганглии: одна ветвь находится вентральнее другой, причем сами они имеют заметно отличающийся внешний вид (см., на-

пример, рис. 5). О различном функциональном назначении ветвей свидетельствует тот факт, что только ветви в вентральной области перекрываются с окончаниями пресинаптических сенсорных афферентов, тогда как с терминалями постсинаптических мотонейронов перекрываются ветви, находящиеся в дорсальной области ганглия. Следовательно, одна область ветвлений может быть специализирована для сенсорных входов, а другая — для моторного выхода (Siegler, 1984). Сходное физиологическое разделение функций показано и у интернейронов рака (Reichert et al., 1982).

Такая функциональная специализация нервных отростков импульсных ЛИ может указывать на участки последних в трехнейронных рефлекторных дугах. И действительно, у саранчи обнаружено несколько интернейронов, имеющих моносинаптические тормозные связи с мотонейронами ног. В частности, один импульсный ЛИ имеет тормозную связь с мотонейроном леваторной мышцы лапки. Эта связь способствует локальному позному рефлексу, при котором разгибание голени или стимуляция некоторых волосков на ней вызывает опускание лапки, а сгибание голени — поднятие лапки (Bugrows, Siegler, 1982). Более того, существуют доказательства участия импульсных ЛИ в двух типах путей локального взаимодействия: 1) сенсорный нейрон — импульсный ЛИ — мотонейрон и 2) сенсорный нейрон — импульсный ЛИ — безимпульсный ЛИ — мотонейрон. Однако связи импульсных ЛИ с мотонейронами ног являются более ограниченными по сравнению с безимпульсными ЛИ: все до сих пор обнаруженные импульсные ЛИ воздействуют только на единственный мотонейрон, в то время как связи безимпульсных ЛИ с мотонейронами являются значительно более обширными (Siegler, Bugrows, 1983).

На участие импульсных ЛИ в регуляции активности мотонейронов указывают некоторые данные, полученные в электрофизиологических экспериментах. Ряд импульсных ЛИ 6-го абдоминального ганглия рака, которые отвечают на сенсорные сигналы афферентов уropодов и тельсона, при внутриклеточной деполяризации вызывают возрастание частоты импульсации в мотонейронах хвостового плавника (Reichert et al., 1983).

Еще более сложный эффект зарегистрирован в системе управления плавательными ножками рака, где были обнаружены два морфологически различных типа билатеральных (с впадинами, расположенными в обоих полуганглиях) импульсных ЛИ. Один из них разряжался (тип 6Д) синфазно с мотонейронами гребной фазы плавательного ритма. Внутриклеточная деполяризация этого нейрона билатерально увеличивала период и интенсивность импульсации мотонейронов гребной и возвратной фаз. Гиперполяризация, наоборот, уменьшала интенсивность пачек этих же мо-

тонейронов и их период. Имеются основания считать этот ЛИ, наряду с некоторыми другими безымпulseвыми ЛИ, элементом билатеральной координирующей системы, взаимодействующей с теми межганглионарными интернейронами, которые ответственны за метахрональные фазовые связи плавательного ритма (Paul, Mulloney, 1985 a).

Другой билатеральный импульсный ЛИ (тип 6E), идентифицированный в этой же системе, был назван сенсорным лишь потому, что не производил моторных эффектов, поэтому истинное функциональное назначение его остается пока неизвестным.

В целом экспериментальных данных об участии импульсных ЛИ в других двигательных системах членистоногих животных получено пока очень мало, и чаще, обсуждая функциональное назначение этого типа интернейронов в сегментарных ганглиях, обычно говорят о них, как о сенсорных интернейронах.

2.2. Безымпulseвые локальные интернейроны

Еще в 1959 г. Буллок (Bullock, 1959) утверждал, что большая часть операций в нервной системе может осуществляться «без распространения импульсов типа «все или ничего», а посредством градуального и затухающего распространения активности». Это было сказано задолго до того, как появились современные методики исследований на клеточном уровне, способные дать этой идее экспериментальное подтверждение. В настоящее время примеры «нестандартных» аналоговых нейронов, осуществляющих взаимодействие с другими нейронами без потенциалов действия, за что их принято называть в физиологической литературе «безымпulseвыми», найдены у многих членистоногих.

В первых работах, в которых были описаны безымпulseвые ЛИ, их активность связывалась только с ритмическим характером движений внутренних органов (например, дыхательный или пилорический ритмы) или конечностей при локомоции. В последнее время, однако, их функциональное назначение в сегментарных центрах управления движениями представляется более широким: появились сообщения об участии безымпulseвых ЛИ в неритмических типах движений, например, таких, как регуляция пространственной ориентации животного (речного рака) (Takahata et al., 1985) или локальных позных рефлексов, о которых говорилось выше.

Современный подход к исследованиям ЛИ у членистоногих заключается в морфологическом исследовании с помощью внутриклеточного окрашивания интернейронов ганглия и изучения их физиологических характеристик по параметрам естественной и вызванной электрической активности. Получить прямые микро-

структурные данные о синаптических взаимодействиях между интернейронами и между интернейронами и мотонейронами удастся далеко не всегда. Чаще на основе морфологических сведений и их корреляции с физиологическими характеристиками делается попытка определить функциональное назначение того или иного интернейрона в сегментарном центре управления движениями. Обнаруженное экспериментально широкое участие в двигательных системах и разнообразная природа влияний безимпульсных ЛИ на мотонейроны ганглия дали основание называть их премоторными интернейронами. Ниже мы остановимся на ряде двигательных систем членистоногих, безимпульсные ЛИ которых изучены наиболее полно.

Локальная, ритмически активная система в подглоточном ганглии десятиногих раков иннервирует леваторную и депрессорную мышцы жаберных пластинок с помощью двух антагонистических пулов мотонейронов. Чередующиеся пачки импульсов мотонейронов вызывают движения этих пластинок вверх—вниз, что способствует прохождению воды через жаберные камеры. Мендельсон впервые обнаружил, что ритм вентиляции жаберных пластин у крабов и омаров управляется парой безимпульсных ЛИ в каждой половине подглоточного ганглия. Такой ритм активности препарата мог сохраняться в соответствующих условиях свыше 48 часов.

Мембранные потенциалы интернейронов непрерывно колебались в ритме мотонейронной активности, а при внутриклеточной деполяризации или гиперполяризации ЛИ в мотонейронных пулах вызывались импульсные ответы без потенциалов действия в самих интернейронах (Mendelson, 1971). С тех пор безимпульсные локальные интернейроны открыты в целом ряде двигательных систем членистоногих, некоторые из которых будут рассмотрены ниже.

2.2.1. Безимпульсные локальные интернейроны в системе управления ходьбой таракана

Движение тазобедренного сустава у таракана осуществляется двумя группами мышц-антагонистов: мышцами-сгибателями бедра (леваторами) и мышцами-разгибателями (депрессорами). Мышцы-разгибатели иннервируются несколькими двигательными аксонами; однако при малых скоростях ходьбы (1—10 Гц) активен лишь один медленный аксон D_5 . При более высоких скоростях ходьбы вовлекается по меньшей мере один дополнительный более крупный аксон D_1 . Мышцы-сгибатели также иннервируются большим числом мотонейронов, но при малых скоростях ходьбы активны только два медленных двигательных нейрона F_5 и F_6 . Ре-

гистрация электрической активности мышц (ЭМГ) и мотонейронов бедра показывает сильную обратную взаимосвязь между антагонистами у свободно ходящих и обездвиженных тараканов (рис. 8).

Длительность пачки сгибателя (маховая фаза) в цикле шага остается довольно постоянной, тогда как длительность пачек

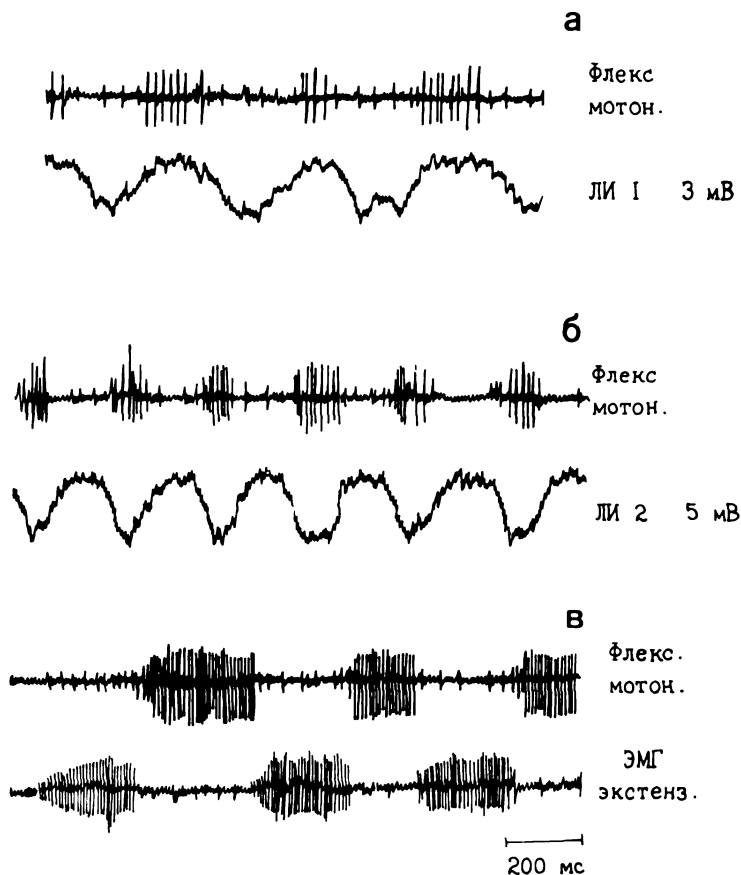


Рис 8 Активность безимпульсных локальных интернейронов и флексорных мотонейронов метоторакального ганглия таракана во время ритмических движений задней ноги по Pearson, Fourtner, 1975, *а, б* нижние записи внутриклеточное отведение активности безимпульсных интернейронов ЛИ1 и ЛИ2, верхние записи внеклеточное отведение активности мотонейронов, *в* нижняя запись электромиограмма экстензорной мышцы

разгибателя (опорная фаза) возрастает с ростом длительности шагового цикла (Pearson, Fourtner, 1975).

В метаторакальном ганглии таракана, управляющем движениями задней ноги, идентифицировано несколько безимпульсных ЛИ, которые влияют либо на мотонейроны разгибателя, либо на мотонейроны сгибателя. Наиболее полно исследованы и описаны два из них: ЛИ1 и ЛИ2. ЛИ1 обладает многими характеристиками, свидетельствующими о его участии в центральном управлении ритмическими движениями ноги. Во-первых, мембранный потенциал ЛИ1 колеблется с той же частотой, которая наблюдается при ритмических движениях ноги. Во-вторых, фаза деполяризации колебаний этого интернейрона синхронна с пачечной активностью мотонейронов сгибателя, а фаза гиперполяризации соответствует пачечной активности мотонейронов разгибателя (см. рис. 8 а, б). В-третьих, в неподвижном животном внутриклеточная деполяризация ЛИ1 активирует мотонейрон сгибателя в соответствии с размером аксона, сначала F_5 , затем F_6 , а при более высоких уровнях — более крупные аксоны, иннервирующие мышцы сгибателя. Это соответствует общему порядку вовлечения мотонейронов, имеющему место при возрастании частоты движения ног у нормально ходящих насекомых. Деполяризация не только активирует мотонейроны сгибателя бедра, но вызывает также сгибание и в бедроголенном суставе. Таким образом, этот интернейрон способен возбудить мотонейронный пул, активный при нормальной ходьбе.

Может возникнуть предположение, что интернейрон расположен между нейронным генератором и мотонейронами, при этом он мог бы обладать теми же характеристиками управления мотонейронами. Эксперименты, связанные с проверкой принадлежности ЛИ1 к генератору, удалось осуществить путем подачи в него коротких деполяризующих импульсов тока во время фаз деполяризации или гиперполяризации колебаний мембранного потенциала. В результате такой проверки установлено, что воздействие деполяризующим импульсом во время деполяризационной фазы колебаний мембранного потенциала ЛИ1 не вызывает каких-либо количественных изменений в цикле колебаний. Зато картина сразу изменяется, когда импульс прикладывается во время гиперполяризационной фазы: при этом сразу же происходит сброс колебаний и задержка очередной пачки импульсов сгибателя в ритмическом выходе (Pearson, Fourtner, 1975). Такая перестройка активности прямо указывает на то, что ЛИ1 является элементом нейронного генератора ритма.

Мембранный потенциал ЛИ2 колеблется во время ритмических движений ноги. При этом его фаза гиперполяризации совпадает с пачками сгибателя, а фаза деполяризации — с пачками

разгибателя (см. рис. 8 б). Кроме того, в неподвижных препаратах деполяризующий импульс затормаживает уже имеющуюся активность мотонейронов сгибателя, а гиперполяризующий — запускает ее. Как можно заметить, ЛИ2 обладает характеристиками, физиологически противоположными ЛИ1. Однако деполяризация интернейрона ЛИ2 не возбуждает мотонейрон разгибателя D₁. Это учитывалось при построении соответствующей модели генератора ритма (Fournier, 1976).

2.2.2. Безимпульсные локальные интернейроны в системе управления плавательными ножками ракообразных

У некоторых ракообразных — речных раков, омаров, лангустов — на вентральной поверхности брюшка имеются парные придатки. В активном состоянии они быстро отклоняются назад в каудальном направлении (гребная фаза), а затем вперед (возвратная фаза). Каждая плавательная ножка иннервируется собственным набором мотонейронов, управляемых нейронным генератором ритма, расположенным в полуганглии. При активации мотонейроны плавательных ножек разряжаются характерными чередующимися пачками импульсов в момент гребного и возвратного движений плавательных ножек (Ikeda, Wiersma, 1964). Обычно лево- и правосторонний генераторы ритма сегментарного ганглия разряжаются синхронно в одной и той же фазе, а каждый антериальный член пары движется с некоторым сдвигом (запаздыванием) по фазе относительно соседнего постериального, образуя таким образом метахрональный ритм движений всей системы плавательных ножек (Hughes, Wiersma, 1960).

Естественное анатомическое разделение эфферентных нервов, иннервирующих мышцы той или иной фазы движений (аксоны антериальной ветви 1-го корешка полуганглия принадлежат мотонейронам возвратной, а постериальной ветви того же корешка — мотонейронам гребной фазы), несколько облегчает задачу анализа физиологических характеристик и описания функциональной роли безимпульсных ЛИ, идентифицированных в этой системе. К настоящему времени уже обнаружено достаточно много типов безимпульсных ЛИ, имеющих различную морфологию и физиологические характеристики (Heitler, Pearson, 1980; Paul, Mulloney, 1985 а). Среди них можно выделить группу унилатеральных безимпульсных ЛИ, принадлежащих, по всей видимости, к генератору ритма (3 типа), и группу «поддерживающих» унилатеральных ЛИ (4 типа). Первая группа интернейронов характеризуется следующими свойствами: 1) мембранные потенциалы этих ЛИ колеблются синфазно с ритмом мотонейронной активности и 2) внутриклеточное введение слабого тока в эти интернейроны

может изменить ритм или инициировать его в неактивных препаратах. Безымпulseвные ЛИ другой группы оказывают тонический возбуждающий или тормозный эффект на мотонейроны, но не влияют на период или фазу плавательного ритма. К примеру, деполяризация одного из таких поддерживающих ЛИ (тип IЕ) вызывает длительную активность мотонейронов передней ветви и затормаживает мотонейроны задней (гребной) ветви 1-го корешка полуганглия, тогда как гиперполяризация этого же ЛИ не оказывает никакого эффекта на двигательную активность (Paul, Mulloney, 1985 a). Способность интернейронов этой группы вызывать асимметричный моторный выход, т. е. изменять баланс мотонейронной активности в пользу возвратной фазы, делает их возможными посредниками центральных сенсорных или других межсегментарных путей, активируемых, например, при наклонах животных относительно продольной оси тела, что вызывает асимметричный характер биений плавательных ножек слева и справа (Davis, 1968).

Среди упомянутых ранее интернейронов, входящих в систему генерации плавательного ритма, особое место занимают обнаруженные по одному с каждой стороны 3-го, 4-го и 5-го абдоминальных ганглиев ЛИ IА. В некотором смысле этот интернейрон напоминает рассмотренный в системе управления заднегрудной ноги таракана ЛИ I. В ритмически активных препаратах мембранный потенциал этого интернейрона колеблется в пределах 10 мВ относительно довольно деполяризованного уровня потенциала покоя — 50—55 мВ. В течение каждого цикла колебаний ЛИ IА гиперполяризуется последовательностью тормозных постсинаптических потенциалов (ТПСП), поступающих в фазе с «гребными» пачками. Удивительным кажется то, что продолжительная внутриклеточная гиперполяризация единственного ЛИ IА в молчащем препарате способна активировать метахрональный ритм всей цепочки ганглиев, а деполяризация — затормозить его (рис. 9) (Paul, Mulloney, 1985 b). Такое мощное влияние, оказываемое единственным локальным интернейроном на всю систему управления движениями плавательными ножками, предполагает наличие в сетевой нейронной структуре вполне определенной организации, свойства которой будут рассмотрены в дальнейшем. Здесь же остановимся на одном важном моменте. Близость потенциала покоя к пороговому уровню высвобождения химического передатчика делает его весьма критичным к малым изменениям мембранного потенциала в высвобождении медиатора, которое, как теперь уже установлено и для импульсных и для безымпulseвных локальных интернейронов, носит градуальный характер (Siegler, 1984). Кроме того, все обнаруженные безымпulseвные ЛИ членистоногих характеризуются довольно низкими потенциалами покоя —

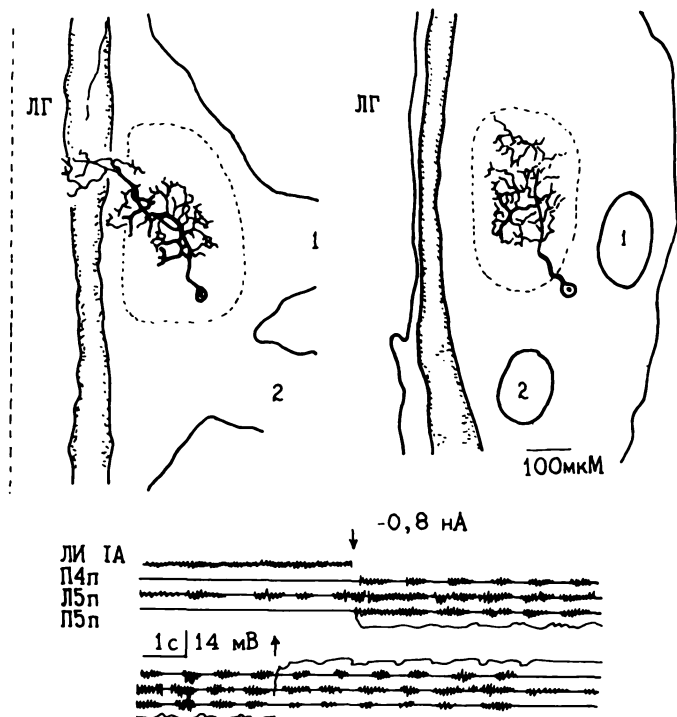


Рис. 9. Локальный интернейрон IA 3-го абдоминального ганглия рака по Paul, Mulloney, 1985 b. Показан аксон латерального гигантского интернейрона (ЛГ), а также 1-й и 2-й корешки ганглия. Обозначения: П4п — правый постериальный отросток 4-го ганглия, содержащий мотонейроны «гребных» мышц; П5п и П5п — соответственно левая и правая постериальные ветви 5-го абдоминального ганглия. Цифры справа — корешки ганглия

безимпульсные ЛИ в сегментарных ганглиях таракана (Pearson, Fourtner, 1975), саранчи (Burrows, Siegler, 1978) и рака (Takahata et al., 1981; Reichert et al., 1982) имеют потенциалы покоя на 10—20 мВ более деполяризованные, чем окружающие импульсные интернейроны. Например, для безимпульсных ЛИ саранчи средний потенциал покоя составляет 48 мВ, в то время как для импульсных ЛИ — 64 мВ. Следовательно, будучи в норме деполяризованным выше порога высвобождения тормозного медиатора, ЛИ IA должен, по-видимому, непрерывно выделяя его (медиатор), тонически тормозить другие интернейроны генера-

тора ритма. Когда же ЛИ IА гиперполяризуется экспериментально или посредством серий ТПСР, то тоническое высвобождение медиатора уменьшается или вообще прекращается и тем самым растормаживаются связанные с ЛИ IА интернейроны генератора. В случае наличия у последних реципрокных тормозных синапсов на ЛИ IА имеется объективная основа для нейронного генератора с посттормозной отдачей (Pegkel, Mulloney, 1974; Satterlie, 1985). Интересно, что в такой сети могут возникать спонтанные колебания активности нейронов даже без тонического управления ими извне.

Специфическая особенность участия ЛИ IА в нейронной организации генератора плавательного ритма заключается не только в том, что этот интернейрон является обязательным элементом в каждой половине сегмента (это доказывается как необратимой утратой двигательного ритма полуганглия, ЛИ IА которого экспериментально повреждался, так и возможностью выключения и включения ритма с помощью манипуляций с мембранным потенциалом этого интернейрона) (Paul, Mulloney, 1985 b). Более важно, что длительная экспериментальная гиперполяризация этого интернейрона, снижая уровень мембранного потенциала и, следовательно, останавливая высвобождение тормозного медиатора, не задерживает весь генератор в какой-либо одной фазе цикла, а восстанавливает в мотонейронах правильно чередующиеся пачки импульсов. В этом смысле ЛИ IА ведет себя совершенно иначе, чем другие безимпульсные ЛИ. В следующей главе будет показано, что это связано с ролью ЛИ IА в системной организации двигательного управления. Почти все ипсилатеральные безимпульсные ЛИ оказывают сходные эффекты на мотонейронную активность: деполяризация этих интернейронов либо возбуждает аксоны антериальной «возвратной» ветви, либо тормозит их антагонистов — аксоны постериальной «гребной» ветви 1-го корешка ганглия, либо делает и то и другое одновременно (Paul, Mulloney, 1985 a). Последнее предполагает, что все эти безимпульсные ЛИ полуганглия являются функциональными синергистами возвратной фазы движений плавательных ножек; тормозя гребные движения или вызывая взмах, они способствуют принятию придатками антериального положения покоя, что, кстати, и наблюдается у интактных животных в неактивном состоянии.

2.2.3. Безимпульсные локальные интернейроны в системе управления урородами рака

В отличие от локомоторных движений регуляция пространственной ориентации основана на генерации скоординированного двигательного паттерна мотонейронной активности, имеющего

неритмическую природу. В этой связи большой интерес представляют экспериментальные данные об участии локальных интернейронов в управлении такого рода позными двигательными реакциями членистоногих. Однако для того, чтобы лучше понять природу рефлекторных реакций равновесия, в которые вовлекаются практически все конечности и придатки тела ракообразных, необходимо прежде всего отметить роль специализированных органов равновесия —статоцистов в реализации позных перестроек. Симметричное расположение статоцистов позволяет им независимым образом контролировать вращения и положения основных плоскостей симметрии относительно гравитационного направления. Рецепторные клетки каждого статоциста непрерывно генерируют импульсы, вызывающие вращательное движение или тенденцию к вращению по направлению к контралатеральной стороне; при нормальной первичной ориентации интактного животного тенденции к вращению, вызываемые обоими статоцистами, компенсируют друг друга и становятся заметными лишь после одностороннего разрушения рецепторов, вследствие чего животное постоянно поворачивается в сторону повреждения (Cohen, 1955, 1960; Cohen, Dijkgraaf, 1961; Schöne, 1971).

Среди многих рефлексов равновесия, известных у высших раков, наиболее изученными являются реакции брюшных придатков — плавательных ножек и уropодов хвостового плавника. Если биения плавательных ножек при наклонах животного вызывают существенный восстанавливающий момент вращения, то уropоды являются основным рулевым устройством ракообразных (Davis, 1968). Рефлекторные реакции равновесия уropодов осуществляются благодаря активации двух антагонистических пулов мотонейронов, иннервирующих по три открывающие и закрывающие мышцы с каждой стороны хвостового плавника (Lagimer, Kennedy, 1969 a, b).

Примечательно, что рефлекторные фазические реакции плавательных ножек и тонические — уropодов (асимметричное раскрытие плавника) имеют вход исключительно от рецепторов положения и ускорения, расположенных в статоцистах. Особенностью этих рефлекторных ответов является билатеральная асимметрия у животных с поврежденным статоцистом. Так, разрушение статоциста одной стороны приводит к снижению тонического разряда к открывающим мышцам ипсилатеральной стороны и к закрывающим мышцам — контралатеральной стороны. Уropод на стороне разрушенного статоциста имеет тенденцию закрываться, а уropод контралатеральной — открываться. Сходный характер имеют рефлекторные реакции плавательных ножек. При нормальном расположении животных с одним разрушенным статоцистом плавательные ножки ипсилатеральной стороны работают

спонтанно, не замолкая при наклоне животного к стороне разрушенного статоциста. Разрушение статоциста контралатеральной стороны ослабляет, но не уничтожает ответ плавательных ножек. Таким образом, каждый статоцист может управлять двигательным аппаратом обеих сторон животного (Davis, 1971).

В последние годы механизмы нервного контроля уropодов очень интенсивно изучались японскими учеными. Такахата с сотр. показали, что отдельный статоцист управляет билатеральным движением uropодов посредством возбуждения ипсилатеральных мотонейронов открывающих и контралатеральных мотонейронов закрывающих мышц через нисходящие в обеих половинах нервного тяжа ипсилатеральный интернейрон I_2 статоциста и контралатеральные интернейроны C_1 и C_2 с одновременным торможением ипсилатеральных мотонейронов закрывателей и контралатеральных мотонейронов открывателей (рис. 10). Други-

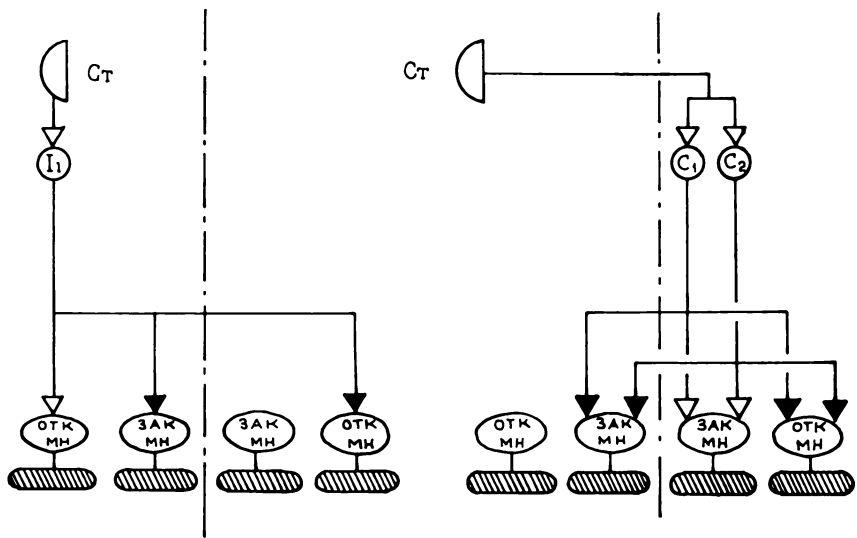


Рис. 10 Функциональные связи между отдельным статоцистом (Ст) и мотонейронами (МН) uropодов рака, опосредованные идентифицированными интернейронами по Takahata et al., 1985. Ипсилатеральный путь от статоцистов к мотонейронам показан слева, а контралатеральный — справа. Белые и черные треугольники означают возбуждающие и тормозные связи соответственно, но не обязательно моносинаптические. *Обозначения* I_2 , C_1 , C_2 — интернейроны, откр МН — мотонейроны открывающих мышц, зак МН — мотонейроны закрывающих мышц, которые показаны заштрихованными овалами. Схема поясняет характер активации и расслабления отдельных мышц при наклоне животного вправо относительно продольной оси тела.

ми словами, для управления билатеральными мотонейронами со стороны отдельного статоциста в головном мозге имеется параллельная нисходящая система межсегментарных интернейронов, физиологические характеристики которых в настоящее время хорошо изучены (Takahata et al., 1981; 1985; Takahata, Hisada, 1982). Однако в этой системе не совсем ясна роль тормозных проводящих путей. Возможно она сводится к дополнению возбуждающих связей в образовании асимметричной конфигурации уropодов.

У интактных животных афферентные сигналы от обоих статоцистов суммируются друг с другом при формировании билатерального рефлекторного движения придатков, причем каждый статоцист может генерировать нормальную реакцию лево- и правосторонних уropодов только в ограниченном диапазоне углов поворота (Yoshino et al., 1980). На нейронном уровне это нашло свое объяснение в том факте, что каждый интернейрон статоциста имеет различные связи с отдельными мотонейронами (см. рис. 10). Эксперименты с рассечением нервного тяжа на две половины (Takahata et al., 1985) свидетельствуют о том, что такая суммация осуществляется не на уровне интернейронов статоцистов в головном мозге, а «внизу», в шестом абдоминальном ганглии. Иными словами, окончательная форма двигательного ответа формируется на периферии ЦНС непосредственно в системе управления уropодами.

Последний вывод имеет фундаментальное значение для понимания нейрофизиологических механизмов двигательного поведения животных. Действительно, хорошо известно, что одна и та же реакция животного на внешний стимул иногда имеет место, а иногда — нет. В частности, даже простые реакции равновесия у ракообразных могут подавляться позой защиты или, наоборот, облегчаться некоторыми позными движениями. Так, рефлекторные движения уropодов облегчаются в значительной степени, если животное в этот момент совершает позное движение всего брюшка. Под позным движением понимаются медленные сгибания или разгибания брюшка, осуществляемые как в статических условиях, так и при локомоции ракообразных. Возникает вопрос: а каков механизм такого облегчающего взаимодействия тонической моторной системы брюшка с системой управления уropодами? Вообще говоря, взаимодействие двух систем у беспозвоночных может основываться на двух синаптических механизмах: растормаживания и суммации. В обоих случаях конечный эффект будет один и тот же: а именно облегчение. Недавно Такахата и Хисада (Takahata, Hisada, 1986 a) обнаружили, что облегчающее взаимодействие рассматриваемых систем основано на суммационном механизме: мотонейроны уropодов непрерывно воз-

буждаются во время абдоминальных тонических движений, показывая устойчивую деполяризацию, которая суммируется с подпороговыми возбуждающими постсинаптическими потенциалами (ВПСП), поступающими от нисходящих интернейронов статистов. Естественное в данном случае предположение о том, что устойчивая деполяризация мотонейронов уроподов может создаваться безимпульсными интернейронами последнего 6-го абдоминального ганглия, уже получило свое, по крайней мере, частичное экспериментальное подтверждение во время фиктивных абдоминальных движений (Takahata, Hisada, 1986 b).

Таким образом, роль безимпульсных ЛИ 6-го абдоминального ганглия, вероятно, заключается в селективном проведении сигналов статистов, которые вызывают рулевой рефлекс уроподов как реакцию равновесия животных в естественных условиях жизнедеятельности. Вместе с тем в том же 6-м абдоминальном ганглии имеется и целый ряд иных унилатеральных безимпульсных ЛИ, также оказывающих сильное выходное влияние на мотонейроны уроподов, но не участвующих в их непрерывном возбуждении при абдоминальных движениях. Электрофизиологически, пользуясь методикой внутриклеточных инъекций токов обеих полярностей в эти ЛИ, установлено наличие двух классов интернейронов — инвертирующих и неинвертирующих — в соответствии с тем, изменяется или нет знак электрического ответа на пути от ЛИ к мотонейрону (Nagayama et al., 1984). Существование инвертирующей связи в системе управления хвостовыми придатками, как, впрочем, и в ранее рассмотренной системе управления плавательными ножками, свидетельствует о включении в проводящий путь от безимпульсного ЛИ к мотонейрону химического синапса. Измеренный потенциал покоя различных ЛИ 6-го абдоминального ганглия рака составляет 45 ± 7 мВ, что значительно меньше обычного потенциала покоя любого другого класса нейронов (например, 64 ± 7 мВ для мотонейронов приводящей мышцы в том же ганглии) (Nagayama et al., 1984). Следовательно, если между ЛИ и мотонейроном включен химический синапс, непрерывно высвобождающий тормозный медиатор при потенциале покоя, как это предполагалось ранее, то деполяризация интернейрона будет увеличивать высвобождение тормозного медиатора, а гиперполяризация — уменьшать. Это объясняет инвертированное двунаправленное влияние инъекции импульсов тока в интернейроны ганглия на активность отдельного мотонейрона (рис. 11). Неинвертированный эффект может быть объяснен аналогичным образом в предположении, что химический синапс непрерывно высвобождает возбуждающий медиатор. Вообще говоря, химическая градуальная передача между ЛИ и мотонейронами у насекомых уже получила свое прямое эксперимен-

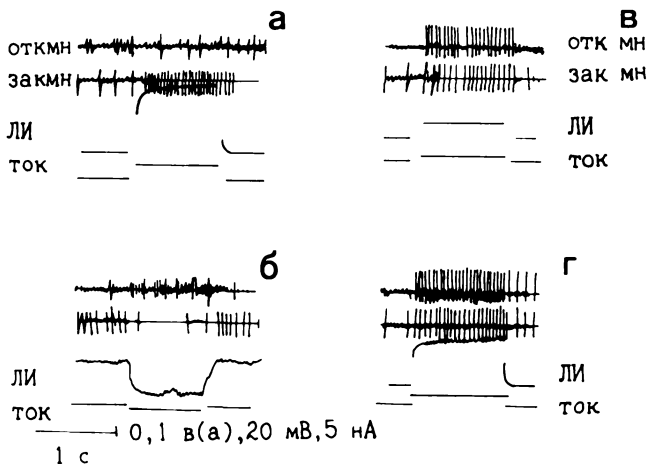


Рис. 11. Реципрокное (а, б) и коактивирующее (в, г) управление антагонистическими мотонейронами уроподов речного рака, осуществляемое безимпульсными ЛИ 6-го абдоминального ганглия по Nagayama et al., 1984: а—деполяризация ЛИ током 4 нА увеличивает частоту импульсов закрывающего мотонейрона ред мн № 1 и уменьшает активность нескольких мотонейронов открывающей мышцы, б гиперполяризация интернейрона током 1 нА, в—деполяризация интернейрона током 1 нА, г—дальнейшее увеличение интенсивности тока до 3 нА приводит к возрастанию частоты обоих антагонистических мотонейронов. *Обозначения:* отк мн — мотонейрон открывающей мышцы уроподов; зак мн — закрывающей мышцы (редукторный мотонейрон № 1)

тальное подтверждение, поэтому подобное предположение для ракообразных не лишено смысла (Siegler, 1984).

Исследованные электрофизиологическими методами безимпульсные ЛИ 6-го абдоминального ганглия показывают широкий спектр премоторного управления. Часть из них оказывает коактивирующее влияние только на группу синергических мотонейронов, иннервирующих открывающие или закрывающие мышцы уроподов, другие воздействуют на антагонистическую группу мотонейронов либо реципрокно, либо коактивно (см. рис. 11). Хотя таким образом и обнаруживается разнообразный характер выходных связей интернейронов с мотонейронами уроподов, это еще не означает, что в естественных условиях используются те же связи, установленные экспериментально. Тем не менее их разнообразие является необходимым условием премоторного управления хвостовым плавником, т. е. реальным двигатель-

ным поведением. Действительно, способностью одних ЛИ формировать реципрокный характер импульсной активности мотонейронов, иннервирующих антагонистические мышцы уropодов одной стороны, делает их необходимым элементом рулевого управления плавником. Поведенческая роль других, коактивирующих ЛИ, способных к одновременному возбуждению мотонейронов-антагонистов, по-видимому, связана с облегчающим эффектом при взаимодействии с тонической (позной) моторной системой брюшка рака. Увеличение возбудимости мотонейронов-антагонистов в последнем случае повышает эффективность запуска каким-либо наклоняющим стимулом рулевой реакции уropодов.

2.2.4. Безимпульсные локальные интернейроны и их взаимодействия в системе управления заднегрудными ногами саранчи

В настоящее время одним из наиболее хорошо изученных локальных центров двигательного управления у членистоногих животных является, пожалуй, метаторакальный ганглий саранчи. Благодаря успехам английской школы исследователей из Кембриджа, опубликовавших целую серию великолепных результатов, полученных на саранче в последнее десятилетие (Burrows, Siegler, 1978; Burrows, 1979; Burrows, Siegler, 1982; Siegler, Burrows, 1983; Siegler, 1984; Burrows, 1985; Burrows, Siegler, 1985), удалось достичь существенного продвижения вперед в понимании центральных нервных механизмов управления движениями у насекомых. Теперь мы знаем не только характеристики безимпульсного управления мотонейронами, но и механизмы синаптического взаимодействия между безимпульсными ЛИ, управляющими ногой саранчи.

Изученные в этой системе безимпульсные ЛИ классифицированы по их влиянию на группы мотонейронов и специфические движения задней ноги, которые они вызывают. Скажем, некоторые ЛИ при деполяризации возбуждают экстензорные мотонейроны голени и вызывают ее разгибание относительно бедра. В то же время они могут тормозить антагонистические флексорные мотонейроны голени и оказывать влияние на мотонейроны, иннервирующие мышцы других сочленений ноги. Ради краткости и удобства описания экспериментальных результатов каждый такой ЛИ получил простое определение. В частности, описанный выше ЛИ назван «экстензорным интернейроном голени». Такое определение интернейронов может отражать их специфическое действие лишь в условиях эксперимента и не соответствовать полному функциональному назначению того или иного ЛИ. Тем не менее в ряде случаев знание взаимодействий таких интернейро-

нов позволяет говорить об их функционировании в поведенческом контексте у интактного животного.

Первой и главной особенностью всех обнаруженных взаимодействий между ЛИ, управляющими мотонейронами задней ноги, является их тормозный и односторонний характер с градуальной синаптической передачей. Такие тормозные связи установлены между ЛИ, которые возбуждают антагонистические мотонейроны (рис. 12), между интернейронами, которые возбуждают один и тот же мотонейрон (рис. 13), а также между интернейронами, возбуждающими мотонейроны мышц, приводящих различные сочленения задней ноги (Виггос, 1979). Здесь необходимо обратить внимание на следующий важный момент: во всех исследован-

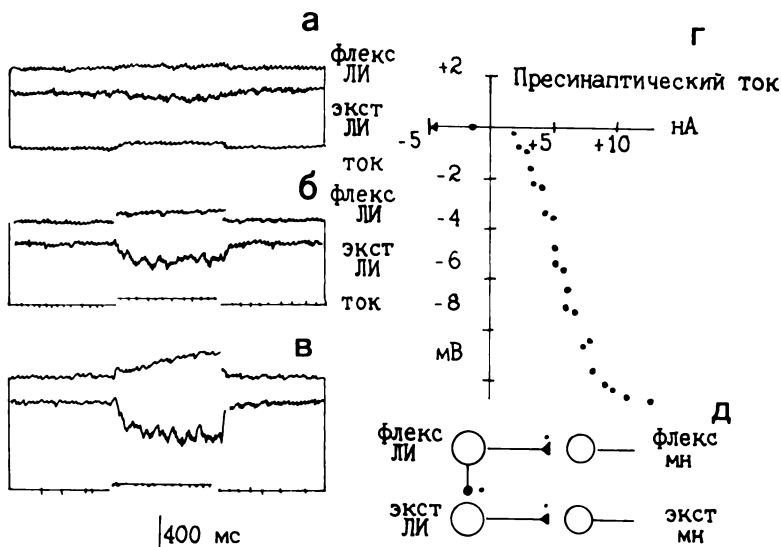


Рис. 12. Градуальное тормозное взаимодействие между двумя локальными интернейронами метоторакального ганглия саранчи по Виггос, 1979. а—в — быстрое сгибание голени (верхние треки), медленное разгибание (нижние треки): а — деполяризация током, инжецированным во флексорный ЛИ, вызывает гиперполяризацию экстензорного ЛИ, б, в — возрастание деполяризующего тока, г — зависимость результирующих изменений мембранного потенциала постсинаптического экстензорного ЛИ от тока, инжецированного в пресинаптический флексорный интернейрон. Связь линейна с коэффициентом корреляции 0,96 в области токов от 2 до 10 нА. На этом и последующих рисунках постсинаптические изменения потенциала измерялись через 200 мс после начала инъекции. *Обозначения:* а, б — первый трек 40 мВ, второй трек — 8 мВ; д — тормозный химический синапс; Δ — возбуждающий синапс

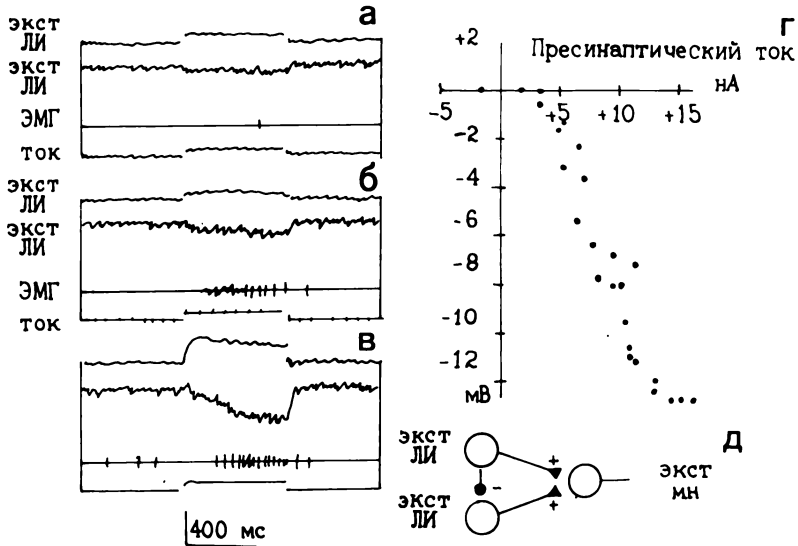


Рис. 13. Градуальное тормозное взаимодействие между двумя локальными интернейронами, которые при деполяризации возбуждают один и тот же мотонейрон медленного экстензора голени саранчи по Bugrows, 1979; а — деполяризация одного интернейрона (первый трек) вызывает гиперполяризацию другого (второй трек) и импульсы в медленном экстензорном мотонейроне (ЭМГ на третьем треке), б, в — возрастание деполяризующего тока, г — зависимость изменений мембранного потенциала постсинаптического экстензорного интернейрона от тока, инжектированного в пресинаптический интернейрон, д — схематическое представление обнаруженной связи между ЛИ. Связь линейна с коэффициентом регрессии 0,97 в области токов от 3 до 12 нА. Обозначения те же, что и на предыдущем рисунке

ных случаях тормозного взаимодействия между парами ЛИ зависимость постсинаптических изменений мембранного потенциала от величины пресинаптического тока имеет линейный участок с быстрым, нелинейным эффектом насыщения (см. рис. 12 г, 13 г). К тому же наименьшие пресинаптические токи, которые вызывают обнаруживаемые изменения в амплитуде постсинаптического потенциала, не более чем 1—2 мВ (Bugrows, Siegler, 1978). Это позволяет изменениям мембранного потенциала, обусловленным всего несколькими синаптическими потенциалами, быть переданными к постсинаптическому нейрону, т. е. осуществлять высокоточный градуальный контроль.

Если тормозные взаимодействия, обнаруженные между безимпульсными ЛИ с ясно антагонистическими действиями, легко объяснимы, поскольку во время ходьбы, например, обычно имеет

место реципрокность в активности флексоров и экстензоров голени, леватора и депрессора лапки, отводящей и приводящей мышц коксы (тазика), то большую сложность представляет объяснение тормозного взаимодействия между двумя интернейронами с явно синергичными действиями, смысл которого, по-видимому, заключается в том, что каждый из интернейронов используется в различных поведенческих контекстах. При этом, когда один ЛИ деполяризован, необходимо исключить действие другого. Например, как будет показано далее, во время рефлексов сопротивления возможна ситуация, когда один и тот же мотонейрон находится под управлением различных ЛИ, один из которых может быть заторможен, а другой активен. В целом, для определения функций этих интернейронов их действия должны быть отнесены по возможности к более широкой области поведенческих реакций. Однако трудность определения в экспериментальных условиях всех связей данного интернейрона может сильно ограничивать функцию этих нейронов. Во всяком случае ясно, что представленная на рис. 14 схема взаимодействий между ЛИ, управляющими мотонейронами задней ноги, неполна. В частности, пока неизвест-

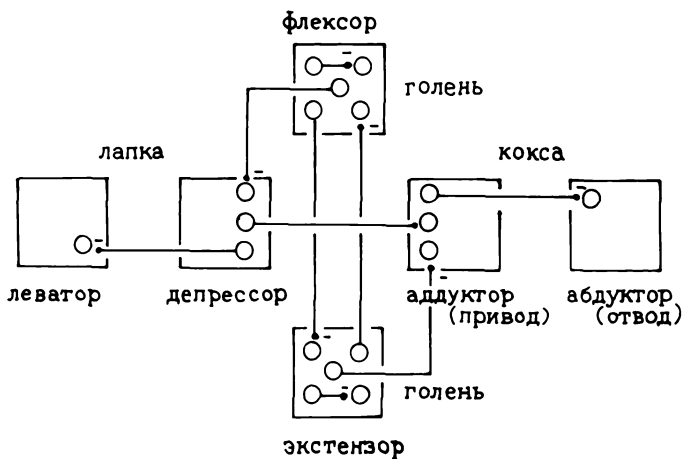


Рис. 14. Схема взаимодействий между некоторыми ЛИ метатарсального ганглия саранчи по Burrows, 1979. На схеме представлены только три сочленения: торако-коксальное, бедренно-голенно-е и голенно-тарзальное. Все обнаруженные взаимодействия — односторонние и тормозные. Квадратами обозначены пулы интернейронов, которые возбуждают группы синергичных мотонейронов. Кружки внутри квадратов — обнаруженные интернейроны. Количество интернейронов внутри квадратов не соответствует общему числу интернейронов ганглия

ны связи представленных интернейронов с ЛИ, управляющими вертлужными мышцами конечности.

Значительную часть безимпульсных ЛИ метаторакального ганглия составляют интернейроны, синаптически не связанные друг с другом. Управление этими интернейронами осуществляется соответствующими комбинациями синаптических входов, получаемых, по-видимому, от импульсных ЛИ или межсегментарных интернейронов, осуществляющих координирующую функцию (Laurent, 1986). Наиболее очевидно существование общего синаптического управления синергичными безимпульсными ЛИ, которые оказывают влияние на одни и те же мотонейроны или группы мотонейронов одной мышцы. Так, вызванные сгибания голени приводят к гиперполяризации в каждом из пары одновременно наблюдавшихся флексорных или экстензорных ЛИ голени, причем с заметным большинством сходных синаптических потенциалов, свидетельствующих об общем пресинаптическом управлении ими (Burrows, 1979).

Ранее, в системе управления уropодами рака уже отмечался облегчающий эффект взаимодействия двух моторных систем — регуляции позы и рефлексов равновесия на безимпульсных ЛИ 6-го абдоминального ганглия, в частности, на «коактивирующих» ЛИ, оказывающих возбуждающий эффект на мотонейроны-антагонисты. По существу, такой же механизм облегчения встречается и в метаторакальном ганглии саранчи, с той лишь разницей, что эффект облегчения достигается не на интернейронах при интеграции входов от различных двигательных систем, а на более низком уровне, т. е. мотонейронах. В данном случае достигается нелинейный эффект временной суммации на мотонейронах при одновременном возбуждении двух не связанных друг с другом безимпульсных ЛИ.

2.3. Организация локальных интернейронов в двигательном центре

Обзор современных данных о локальных нейронах центральной нервной системы насекомых и ракообразных свидетельствует о том, что в ганглионарной организации нервной системы этих животных каждый торакальный или абдоминальный ганглий является локальным центром управления движениями соответствующей пары конечностей или придатков тела. Структурную основу внутриганглионарной организации двигательного управления составляют импульсные и безимпульсные ЛИ, каждый из которых характеризуется рядом специфических характеристик. По своему положению, занимаемому в сегментарном отделе

управления движениями, импульсные ЛИ расположены на самом ее входе, являясь центрами первичной интеграции экстероцептивных и проприоцептивных сенсорных сигналов. Безимпульсные ЛИ, напротив, расположены на премоторном уровне и, следовательно, играют главную координирующую роль в управлении мотонейронной активностью. Казалось бы, что в силу такого расположения внутри ганглия импульсные ЛИ должны отвечать за чисто сенсорную, а безимпульсные ЛИ — за моторную функции в локальном центре. Однако такого полного функционального разделения провести не удастся. Безимпульсные ЛИ отвечают на многие из тех сенсорных сигналов, которые воздействуют на импульсные ЛИ в том же ганглии, например, при касаниях волосковых механорецепторов уроподов и тельсона брюшка рака или движениях омывающей воды, но делают это менее избирательно (Reichert et al., 1982). Безимпульсные ЛИ у саранчи получают сильное сенсорное воздействие от механорецепторов главным образом той ноги, мотонейронами которой они управляют. Тонические или физические изменения мембранного потенциала этих интернейронов можно вызвать, например, навязанными движениями сочленений ноги или стимуляцией кутикулярных механорецепторных волосков, покрывающих ее поверхность.

Вместе с тем безимпульсные ЛИ отвечают на гораздо больший набор сенсорных сигналов и менее специфично, чем импульсные интернейроны, что указывает на более высокий уровень, занимаемый безимпульсными ЛИ в центре управления движениями. С другой стороны, импульсные ЛИ участвуют в поздних локальных рефлексах в качестве элемента трехнейронной дуги «сенсорный нейрон — импульсный ЛИ — мотонейрон» и даже четырехнейронной дуги «сенсорный нейрон — импульсный ЛИ — безимпульсный ЛИ — мотонейрон», как это установлено у насекомых (Siegler, Burrows, 1983; Pflüger, Burrows, 1987). Аналогично и у рака некоторые типы локальных импульсных интернейронов, отвечающие на сенсорные сигналы механорецепторов, могут вызывать двигательные эффекты. При внутриклеточной деполяризации эти интернейроны вызывают заметное увеличение частоты импульсации в эфферентах, идущих к хвостовому плавнику (Reichert et al., 1983). Важное отличие, однако, импульсных и безимпульсных ЛИ заключается в характере управления ими мотонейронами: все до сих пор обнаруженные импульсные ЛИ воздействуют только на единственный мотонейрон, тогда как безимпульсные — чаще оказывают влияние сразу на несколько мотонейронов, производя мощные, хорошо скоординированные движения (Burrows, 1979; Siegler, 1984; Paul, Mulloney, 1985 a).

Такой характер премоторного управления у членистоногих связан в первую очередь с участием унilaterальных безимпульс-

ных ЛИ в генерации локомоторных ритмов, требующих сложнокоординированной активности мотонейронов всей конечности или придатка. Кроме того, внутрисегментарная билатеральная координация — противофазная для шагающих пар конечностей или синфазная в случае плавательных ножек ракообразных и крылового аппарата насекомых — основывается на морфологически и физиологически установленном классе билатеральных ЛИ с импульсным и безимпульсным способом передачи сигналов внутри ганглия. На примере билатеральных ЛИ системы плавательных ножек рака показано, что их влияние на период плавательного ритма намного слабее, чем унилатеральных ЛИ, участвующих в генерации ритма, и, по крайней мере, некоторые из них получают входы одновременно от каждого локального генератора (Paul, Mulloney, 1985). Это дает основание думать, что функция билатеральных ЛИ — внутрисегментарная координация лево- и правосторонних локальных генераторов ритма. Действительно, для координации лево- и правосторонних генераторов слабые связи вполне достаточны и могут эффективно сообщать друг другу о различиях периодов того или другого в определенных ситуациях. В частности, известен поведенческий феномен, когда при наклоне животного относительно продольной оси тела биения плавательных ножек одного сегмента становятся асинхронными и асимметричными (Hughes, Wiersma, 1960; Davis, 1968). Подобные биения являются элементом общей реакции равновесия у ракообразных (Цукерман, 1982), а чтобы выправить положение тела в пространстве, необходимо рассинхронизировать оба генератора ритма. Слабая внутриганглионарная связь, осуществляемая билатеральными ЛИ, вполне достаточна для этой цели.

Другой, еще более высокий уровень координации, достигаемый с помощью билатеральных ЛИ в той же системе плавательных ножек, а именно межсегментарный, подтверждается сильными двигательными эффектами некоторых из этих интернейронов на другие ганглии. Это хорошо коррелирует с известными структурными сведениями о перекрытии областей ветвления ряда билатеральных ЛИ с зоной медиального тракта, где проходят аксоны межсегментарных координирующих нейронов (Stein, 1974). Таким образом, просматривается определенная функциональная специализация ЛИ: одна их часть может участвовать во внутрисегментарных координирующих путях, другая — в межсегментарных. Подтверждение такому заключению можно найти и в системе управления хвостовым плавником рака, где идентифицированы безимпульсные ЛИ двух типов — AL- и PL-интернейроны. Интернейроны PL-типа участвуют преимущественно в сегментарном рефлексе, при котором механический стимул, приложенный к одному уropоду, приводит к билатерально асимметричной конфи-

гурации всего плавника, как части поведенческой реакции избегания опасности, а интернейроны AL-типа в основном относятся к нисходящим межсегментарным путям (Takahata, Hisada, 1986 b).

Вопрос о том, каким образом локальные интернейроны выполняют перечисленные функции, непосредственно связан с их организацией в локальном центре управления движениями, которая будет рассмотрена в следующей главе.

Итак, локальные интернейроны двигательных систем членистоногих выполняют в ЦНС этих животных целый ряд функций: 1) интегрируют механосенсорные экстеро- и проприоцептивные сигналы, поступающие от конечностей и придатков соответствующего сегмента тела; 2) являются элементами нейронного генератора ритма в полуганглии; 3) модулируют активность мотонейронных пулов, вызывая асимметричный двигательный выход; 4) осуществляют билатеральную координацию ритмов лево- и правосторонних генераторов сегмента; 5) участвуют в межсегментарных координирующих системах. Несмотря на такой широкий спектр действий функционального назначения локальных интернейронов, их роль в двигательном поведении членистоногих может быть еще шире, охватывая, например, взаимодействие различных двигательных систем, как в рассмотренных выше системах речного рака.

Глава 3. МЕХАНИЗМЫ ГЕНЕРАЦИИ РИТМИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ

3.1. Возможна ли генерация ритмической активности в изолированном ганглии?

Вопрос, поставленный в названии параграфа, является отнюдь не прозаическим и во многом ключевым в понимании нервных механизмов координации движений у членистоногих. В самом деле, с одной стороны, уже давно подмечена важная особенность сегментарных двигательных центров насекомых — их способность проявлять устойчивую и мало зависящую от периферических сигналов обратной связи ритмическую активность. Особенно наглядна способность к автоматизму у цикад, у которых даже полная изоляция ганглия, иннервирующего тимбальные мышцы, не нарушает ни частоты, ни последовательности нервных импульсов, посылаемых к мышцам (Свидерский, Карлов, 1967). Вполне координированные ходильные движения способен также совершать в течение нескольких суток даже изолированный сегмент грудного отдела саранчи, включающий мезоторакальный ганглий и одну

пару ног (Свидерский, 1973). Автоматизм работы двигательных систем, управляющих ритмически функционирующим мышечным аппаратом членистоногих, оказывается возможным благодаря наличию в сегментарных ганглиях генераторов ритма — такова широко распространенная в настоящее время точка зрения. Детали конструкции нейронной организации таких генераторов ритма, как считает, например, Свидерский, по-видимому, различаются у разных видов членистоногих, но все они обладают ярко выраженными свойствами пейсмекера.

Вместе с тем один из основных и широко дебатированных в последние годы вопросов заключается в том, насколько функциональная деафферентация производит существенные изменения в двигательном паттерне. В этой же связи ставится вопрос и о способности изолированного ганглия реализовать нормальный ритмический выход в отсутствие фазических сигналов обратной связи. Некоторый итог этим дискуссиям могут подвести приведенные ниже данные. В летательной системе саранчи различные фазы двигательного цикла по-разному зависят от сигналов обратной связи: деафферентация не приводит к большим изменениям формы деполяризации и числа импульсов за цикл биений у депрессорных мотонейронов крыла. Напротив, форма леваторных деполяризаций существенно изменяется в результате деафферентации (Wolf, Pearson, 1987).

Самый убедительный довод в пользу центрального управления мотонейронным выходом вытекает из работ, в которых вся ЦНС или ее часть полностью изолируется от оставшегося животного. Доказательства того, что двигательный паттерн может генерироваться в полной изоляции от периферических сигналов обратной связи, получены недавно в той же летательной системе саранчи. Более того, используя для инициации летательной активности долговременную инкубацию в октопамине изолированных ганглиев, удалось доказать существование в торакальных сегментах переднего и заднего крыла отдельных осцилляторов (Stevenson, Kutsch, 1987).

Ритмический моторный выход торакального ганглия речного рака *in vitro* имеет характеристики, общие с моторными программами, используемыми во время ходьбы и качаний ног (у десятиногих раков существует такая форма двигательного поведения). Каждый полуганглий может продуцировать ритмическую активность с реципрокностью между мотонейронными пулами различных мышц, используемых при ходьбе вперед (Sillar, Skogupski, 1986). Так, в изолированном препарате промоторные и леваторные мотонейроны разряжаются вместе, строго чередуясь с ремоторными мотонейронами той же ноги. Однако во время ходьбы депрессорные мотонейроны активируются в фазе с ремоторными

мотонейронами, а в изолированных препаратах депрессорные пачки импульсов наблюдаются очень редко. Кроме того, изолированный ритм активности высоко вариабелен по частоте, а длительность моторных пачек, по-видимому, не контролируется строго (Sillar et al., 1987).

Итак, анализируя имеющиеся на сегодняшний день экспериментальные данные, полученные на препаратах ЦНС членистоногих с функциональной деафферентацией, можно сделать вполне определенный вывод о том, что центральные осцилляторные контуры сегментарного ганглия способны самостоятельно генерировать основной реципрокный двигательный выход к антагонистическим мышцам. Какой же механизм лежит в основе генерации реципрокного паттерна? Имеет ли этот механизм универсальный характер в ганглионарной организации нервной системы членистоногих и какова роль в нем ЛИ?

Все современные гипотезы и представления об организации систем двигательного управления у членистоногих говорят о том, что реализация двигательных синергий, реципрокности и периодической активности осуществляется при участии ЛИ. Кстати отметим, что градуальные (безимпульсные) взаимодействия, столь широко распространенные у насекомых и ракообразных, по-видимому, играют важную роль в образовании осцилляций мембранного потенциала у их интернейронов и мотонейронов. Формирование ритмической активности в ЦНС возможно либо благодаря наличию в ней эндогенно активных нейронов (осцилляторов), либо организации специфических синаптических связей между нейронами, которые не являются спонтанно активными. В последнем случае паттерн электрической активности образуется не только сетевыми, но и внутренними свойствами интернейронов, входящих в генератор ритма; кроме того, тонические и (или) фазические входы в генератор необходимы для установления нормальных временных характеристик циклической активности (Satterlie, 1985).

По мнению Штейна (Stein, 1974), сложность центральной организации интернейронов локального двигательного центра находится в прямой зависимости от числа двигательных синергий исполнительно-двигательного аппарата. Для локомоторных систем всегда существуют, по крайней мере, две синергичные группы мотонейронов и две популяции интернейронов, управляющих ими. В этой ситуации, в частности, одна популяция ЛИ может возбуждать одну синергичную группу и, возможно, также тормозить другую группу мотонейронов. Интернейроны другой популяции точно так же возбуждают вторую группу мотонейронов и тормозят первую. Кроме того, интернейроны одной популяции могут тормозить интернейроны другой популяции. Такой тип синаптических

связей в принципе достаточен для объяснения реципрокной мотонейронной активности, наблюдаемой во время локомоции в исполнительном органе с двумя синергичными группами мотонейронов.

Для локомоторных систем с более чем двумя синергичными группами мотонейронов, вероятно, должны существовать более двух популяций локальных интернейронов. В этом случае каждой группе синергичных мотонейронов должна соответствовать популяция интернейронов в центре, возбуждающая эту группу. Как и прежде, интернейроны одной популяции могут также тормозить мотонейроны других синергичных групп, возбуждать друг друга и тормозить интернейроны других популяций. Таким образом, реализация двигательных синергий конечности требует организации сетей из различных популяций ЛИ, характеризующихся возбуждением внутри популяции и торможением между различными популяциями интернейронов.

Недостаток наших знаний об организации нейронов в двигательном центре не позволяет пока представить полную картину управления движениями конечности в реальных условиях локомоции животного. Тем не менее основываясь на вышеизложенных соображениях и наших модельных исследованиях, можно высказать ряд принципиальных соображений относительно нейронной организации сегментарного отдела двигательного управления. Рассмотрим вначале три основные модели, которые привлекались в различное время для объяснения происхождения ритмического характера мотонейронной активности у животных.

3.2. Некоторые модели нейронных генераторов

Первая, достаточно общая модель основана на гипотезе «полуцентров» (Grillner, 1975). Согласно этой гипотезе центральный генератор ритмических движений конечности состоит из двух групп интернейронов — полуцентров, между которыми существуют реципрокные тормозные отношения, т. е. интернейроны одного полуцентра оказывают тормозные воздействия на интернейроны второго полуцентра и наоборот. Кроме того, интернейроны внутри каждого полуцентра могут возбуждать друг друга. Устойчивому состоянию такой системы соответствует максимальное возбуждение одного полуцентра и максимальное торможение другого. Возникновение ритмического процесса в такой системе возможно при выполнении двух условий: 1) эндогенного тонического возбуждения обоих полуцентров и 2) наличия у интернейронов свойства привыкания или, как иногда говорят, адаптации к пресинаптическим стимулам. Простейший пример такого генера-

тора — двухнейронная сеть с взаимными тормозными связями. Привыкание или снижение выходной активности одного из нейронов приводит к уменьшению его тормозного влияния на второй интернейрон, в результате чего последний возбуждается и полностью затормозит первый интернейрон. Затем начнет снижать свою активность второй интернейрон, и первоначальный процесс повторится. Так возникает ритмический процесс, периодичность которого определяется постоянной времени адаптации нейронов.

Модель имеет достаточно простой смысл и ряд косвенных подтверждений (в частности, в стоматогастральном ганглии лангуста идентифицированы пары интернейронов с реципрокными тормозными связями (Warschaw, Hartline, 1976; Selverston, 1976), такие же взаимодействующие пары найдены в системе генерации плавательного ритма у моллюсков (Getting, 1983, Satterlie, 1985)). Однако в локомоторных системах членистоногих таких пар до сих пор не обнаружено. Более того, в рассмотренной выше системе управления заднегрудной ногой саранчи все тормозные взаимодействия интернейронов локального центра носили сугубо односторонний характер

Вторая, широко известная модель асимметричного генератора предполагает центральное происхождение ритмической активности лишь флексорных мотонейронов, осуществляющих маховую фазу шагового цикла. Модель асимметричного генератора предложена, в частности, для объяснения происхождения ритма шагательных движений таракана (Fourtner, 1976). Особенностью этой модели является то, что центральный генератор ритма (ЦГР), который, периодически возбуждая только мотонейронный пул сгибателей бедра, одновременно должен тормозить тоническую активность мотонейронов разгибателей, т. е. мышц опорной фазы цикла шага. Ряд косвенных данных свидетельствует о том, что генератор маховой фазы состоит из небольшой сети безымпульсных ЛИ, связанных реципрокными тормозными связями. Такая модель имеет следующие экспериментальные подтверждения: 1) ритмические движения ноги таракана сопровождаются сильными противофазными колебаниями мембранных потенциалов безымпульсных ЛИ1 и ЛИ2 (рис. 15); 2) ЛИ1 специфически возбуждает только мотонейронный пул сгибателей тазобедренного и бедроленного суставов ноги; 3) во время гиперполяризационной фазы колебаний мембранного потенциала ЛИ1 мотонейроны флексоров сильно затормаживаются, а длительная внутриклеточная деполяризация этого интернейрона не вызывает в нем ни колебаний мембранного потенциала, ни ритмически чередующейся активности в мотонейронах сгибателей и разгибателей. В модель (см. рис. 15) включен также в качестве интегрирующего элемента безымпульсный ЛИ (морфологической идентификации этого интернейрона провести

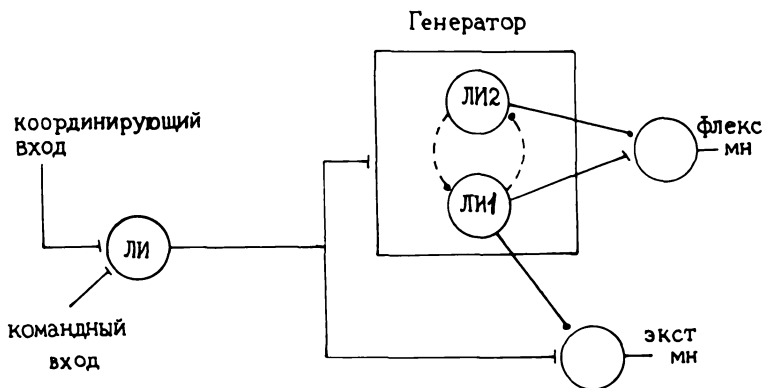


Рис 15 Модель асимметричного генератора ритмических движений ноги таракана по Fournier, 1976. Прямых доказательств реципрокных тормозных связей между ЛИ1 и ЛИ2 пока нет. Возбуждающие синапсы обозначены T образными линиями

не удалось), который демонстрировал слабые колебания мембранного потенциала (менее 2 мВ) в фазе с идентифицированными ЛИ1, но в отличие от последнего при длительной внутриклеточной деполяризации вызывал реципрокные пачки импульсной активности в мотонейронах сгибателей и разгибателей. Более того, во всех случаях деполяризация вызывала начальную активацию мотонейронов разгибателя и последовательность ритмических движений ноги

Работа описанного ЦГР осуществляется следующим образом. Интегрирующий элемент при активации командного и межсегментарных координирующих входов от других сегментарных центров управления движениями и, возможно, используя сигналы обратной связи от собственного ЦГР (имеются некоторые указания на такую возможность), тонически возбуждает мотонейроны разгибателя и одновременно возбуждает генератор флексорных мотонейронов. Начальное возбуждение мотонейронов разгибателя может осуществляться прямым моносинаптическим путем, а возбуждение мотонейронов сгибателя будет отставать по времени вследствие начальной задержки в генераторе маховой фазы (Fournier, 1976). Надо сказать, что последнее объяснение наиболее удачно в связи с тем, что для многих локомоторных систем начало шагового цикла связывается именно с началом активности экстензоров, т. е. мышц опорной фазы, и задержкой флексорных пачек.

Наиболее общей из известных моделей генерации шагательных движений конечности является «кольцевой генератор» (Гур-

финкель с соавт., 1973), состоящий из замкнутой цепочки интернейронов с последовательным возбуждением, причем период его полного обращения в контуре соответствует полной длительности шагового цикла. Такая модель, как частный случай, включает в себя и гипотезу полуцентров, состоящих из двух нейронов. Идея «кольцевого генератора» оказалась наиболее плодотворной и в дальнейшем получила свое развитие в виде моделей генераторов с четным и нечетным числом тормозных связей, примеры которых будут рассмотрены далее.

3.3. Об особенностях нейронных кольцевых генераторов с циклическим торможением

Описанные выше модели хоть и позволяют в той или иной степени объяснить полученные в частных экспериментах результаты, обладают общим недостатком: они не учитывают того факта, что в генерацию выходной активности вовлекаются не два-три или цепочка из нескольких ЛИ, а десятки и, возможно, сотни ЛИ. Для того, чтобы объяснить устройство центрального генератора, включающего такое большое количество интернейронов, необходимы какие-то общие руководящие принципы организации сетей интернейронов. Такими общими принципами построения ритмически активных нейронных сетей могут быть известные принципы организации систем с отрицательной и положительной обратной связью. Причем, с точки зрения структур, обеспечивающих обратную связь в таких сетях, должны быть сами ЛИ, а не периферические сенсорные нейроны. Другими словами, нейронные сети с отрицательной или положительной обратной связью представляют собой замкнутые контуры локальных интернейронов, связанных друг с другом возбуждающими или тормозными синапсами. Можно ли классифицировать такие контуры на ЦГР с отрицательной и ЦГР с положительной обратной связью? Оказывается, можно! ЦГР с отрицательной обратной связью — это замкнутый тормозный или возбуждающе-тормозный контур с нечетным числом тормозных синапсов. Примеры таких систем уже известны в литературе (Friesen, Stent, 1977; Tsutsumi, Matsumoto, 1984). В таком ЦГР возникнет режим колебательной активности, если коэффициент передачи разомкнутого контура равен или больше единицы.

Что же касается ЦГР с положительной обратной связью, то это должны быть замкнутые контуры с четным числом тормозных синаптических связей, таких, как реципрокные тормозные модели, частные случаи которых рассмотрены выше, или возбуждающие нейронные сети. В ЦГР с положительной обратной связью возникнет колебательный режим активности, если в контуре

имеется какой-то механизм, уменьшающий сумму торможения или возбуждения как функцию времени; в теоретических исследованиях моделей нейронных сетей таким механизмом является способность нейронов к адаптации (Matsuoka, 1985; Коган с соавт., 1976).

По-видимому, локомоторные ЦГР членистоногих устроены на комбинированной основе, что предполагает существование у них как замкнутых контуров с положительной, так и с отрицательной обратной связью. Поэтому рассмотрим далее физиологические свойства того и другого в контексте их взаимодействия с сенсорными сигналами. Для ЦГР с отрицательной обратной связью частота колебаний может быть изменена только соответствующим изменением амплитудно-частотной и/или фазово-частотной характеристик разомкнутого контура, как это следует из математической теории колебательных систем (Милсум, 1968). Поэтому, если внешний, ритмически изменяющийся сенсорный вход вводится в колебательную замкнутую систему, результатом будет суперпозиция двух ритмов. Сенсорный вход может, следовательно, управлять частотой колебаний ЦГР только в ограниченной области частот, близких к собственной частоте колебаний контура. Правда, наличие пороговых свойств у нейронов, входящих в состав контура, несколько усложняет его поведение. Так, в модели трехклеточной сети с циклическим торможением отношение минимальной к максимальной длительности периода цикла равно 1:5 (Friesen, Stent, 1977) и зависит от суммарного тонического возбуждающего входа к каждой из клеток. В случае фазических афферентных сигналов частота колебаний ЦГР с отрицательной обратной связью будет определяться частотой фазического входа, т. е. в данном случае нейронный контур становится своего рода «узкополосным фильтром», который определяет область возможных вариаций частоты, но не оказывает влияния на длительность индивидуального цикла в пределах этой области (Bassler, 1986 a).

ЦГР с положительной обратной связью, включающий нейроны с адаптивными свойствами, что, по существу, является механизмом высокочастотной фильтрации, представляет собой релаксационный генератор. Как известно, релаксационный генератор является бистабильной системой, которая переключается из состояния А в состояние Б, когда достигается определенный внутренний порог, и возвращается к состоянию А, когда достигается другой порог. Как уже говорилось ранее, простейший пример такого релаксационного генератора — модель двух нейронов с реципрокными тормозными связями.

Во всех релаксационных генераторах дополнительный положительный вход укорачивает временной интервал между двумя циклами, т. е. ускоряет переключение в противоположное состоя-

ние, а дополнительный отрицательный вход удлиняет этот интервал. В нейронном ЦГР с четным числом тормозных связей возбуждающие сенсорные сигналы, складываясь с эндогенным возбуждением, будут увеличивать частоту колебаний генератора, а тормозные сенсорные сигналы — наоборот, уменьшать. Следовательно, частота ЦГР с четным числом тормозных связей может управляться в широких пределах внешними сенсорными сигналами.

Какими факторами определяется частота генерации в таком контуре? Во-первых, внутренними характеристиками контура (усиление, постоянная времени адаптации нейронов). Во-вторых, суммой эндогенных входов. И, наконец, суммой тонических и фазических сенсорных входных воздействий, поступающих в данный ЦГР. Частотная модуляция в таком контуре может достигаться изменением любого из этих факторов. Отсюда следует, что в ЦГР с четным числом тормозных связей сенсорный вход может изменить частоту колебаний двумя путями: модификацией внутренних параметров и простым суммированием. В последнем случае замкнутый контур остается неизменным, а переход из одного состояния в другое осуществляется на прежних принципах. Другое дело, когда частота колебаний определяется фазическим сенсорным входом в ЦГР. В этом случае временная последовательность возбуждения нейронов производится самими афферентными сигналами, а не ЦГР. ЦГР в этой ситуации отвечает только за быструю смену одного состояния на другое.

Чем замечательны свойства рассмотренного ЦГР с четным числом тормозных связей? Как можно было заметить, не существует особых различий между эндогенным и сенсорным возбуждением нейронов контура. При малом эндогенном возбуждении авторитмичный процесс в нейронах контура затухает, но как только появляются возбуждающие сенсорные сигналы, процесс может запуститься вновь. Другими словами, имеется система, которая при определенных условиях может запускаться извне, т. е. является рефлекторной. Градуальное изменение суммарного эндогенного входа способно резко трансформировать релаксационный нейронный генератор в так называемый «цепной рефлекс», т. е. одна и та же система способна вести себя совершенно по-разному в зависимости только от суммарного эндогенного входа в нее.

Отсюда вытекают важные следствия для экспериментальных исследований на самих животных. Если локомоторный ЦГР животного является релаксационным генератором, подобным тому, который описан выше, можно непосредственно исследовать не только роль периферических сигналов обратной связи в управлении локомоцией, но и изучать функциональные свойства самого ЦГР в интактных или полунтактных препаратах животного.

В этой связи очень интересные результаты получены недавно Бэсслером, который разработал децеребрированный препарат крупного насекомого — палочника *Cuniculina* с одной билатеральной парой передних конечностей, демонстрирующих по ряду показателей движения, близкие к нормальной ходьбе интактного животного (Bassler, 1986 b). В этом препарате с помощью адекватной сенсорной стимуляции удавалось запустить маховую фазу шагательного движения отдельной ноги, несмотря на то, что до этого моторный выход ходьбы спонтанно не генерировался (Bassler, 1986 b). В этом состоянии ходьбу можно рассматривать как «цепной рефлекс». Часто наблюдалось и другое состояние спонтанной активности препарата, но без специфической сенсорной стимуляции моторный выход обычно нерегулярен (Bassler, Wegner, 1983; Bassler, 1986 b). Активности различных групп мышц не становятся координированными до тех пор, пока ЦГР не получит определенных сенсорных сигналов от хордотональных органов и кампаниформной сенсиллы. Таким образом, в этом состоянии, хотя генератор ходьбы спонтанно и производит моторный выход, но он требует сенсорной обратной связи для упорядочения и координированной регуляции мотонейронной активности.

3.4. Четно-нечетные взаимодействия в сетях с циклическим торможением

Новым развитием идеи о кольцевом нейронном генераторе является представление о нем, как сложном сетевом осцилляторе, состоящем из замкнутых нейронных контуров — колец с циклическими тормозными связями. Эта гипотеза, дополненная пока только теоретическими соображениями об «установлении» (адаптивности) центральных нейронов, была проверена посредством компьютерного моделирования. Основная идея такого моделирования заключалась в практической реализации паттернов координированной ритмической активности, возможности управления ими со стороны внешних по отношению к сети входов. Формальным описанием алгоритма функционирования сети служила следующая система уравнений (полный математический анализ условий возникновения и устойчивости колебаний в такого класса сетях дан Matsuoka (1985)):

$$\begin{aligned} \tau X_i + X_i &= -\sum_{j=1}^n a_{ij} Y_j + S_i - b_i X_i' \\ \tau_i X_i' + X_i' &= Y_i \\ Y_i &= g(X_i - \theta_i). \end{aligned}$$

Здесь a_{ij} означает силу тормозных связей между нейронами; $a_{ij} = 0$ для $i = j$ и $a_{ij} \neq 0$ для $i \neq j$ (предполагается отсутствие само-

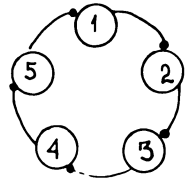
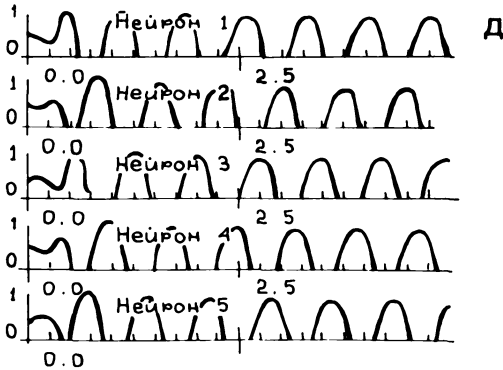
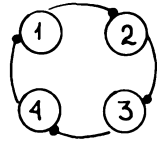
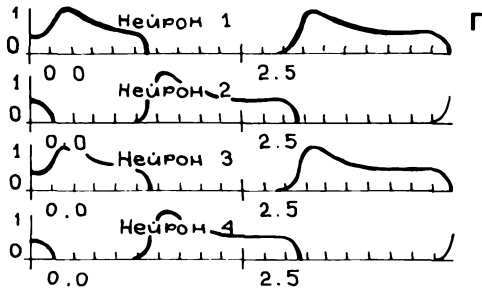
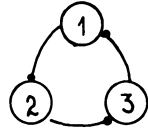
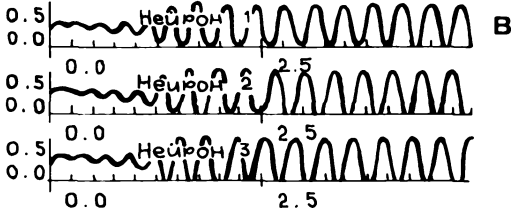
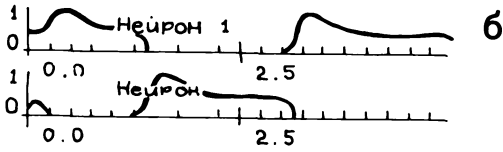
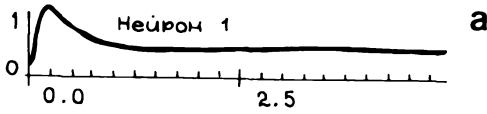
торможения и возбуждающих связей между нейронами). S_i — внешний вход в сеть; τ и T_i — постоянные времени; Θ_i — порог i -го нейрона; X_i — мембранный потенциал; Y_i — выходная активность нейрона. X_i' — переменная, представляющая собой степень адаптации, $T_i > 0$ и $b_i > 0$ — параметры, определяющие постоянную времени и глубину адаптации нейрона. Условием выбора параметров нейрона служило требование отсутствия незатухающих колебаний его выходной активности на ступенчатое входное воздействие (см. апериодический переходный процесс на рис. 16 а), представленное выражением:

$$(T - \tau)^2 \geq 4T\tau b.$$

На рис. 16 последовательно показана динамика двух-, трех-, четырех- и пятинейронных колец в ответ на тоническое возбуждение всех нейронов. Нетрудно заметить, что различные кольца, содержащие четное число тормозных связей, генерируют один и тот же ритм, т. е. имеют одинаковый период и длительность фаз возбуждения и торможения независимо от числа таких связей (см. рис. 16 б, г). Совершенно иной характер имеет активность нейронных колец с нечетным числом циклических тормозных связей. В этом случае периоды и длительности фаз возбуждения и торможения нейронов прямо зависят от «длины», т. е. числа тормозных связей в данном контуре (см. рис. 16 в, д).

Порядок возбуждения нейронов в «нечетных» кольцах в отсутствие внешних возмущений устойчиво сохраняется и напоминает метахрональный ритм «бегущих огней», с той лишь разницей, что начало зажигания (возбуждения) очередного нейрона происходит скачкообразно через ближайшего соседа в направлении циклического торможения. Простое объяснение этому заключается в известном физиологическом феномене «торможении торможения», т. е. двойном торможении, результатом которого является растормаживающий эффект в нейронном кольце. Сказанное хорошо иллюстрируется, в частности, пятинейронным кольцом (см. рис. 16 д) со следующим порядком возбуждения нейронов: $1 \rightarrow 3 \rightarrow 5 \rightarrow 2 \rightarrow 4 \rightarrow 1 \rightarrow \dots$

Если исходить из предположения, что генерация координированных ритмов в ЦНС это процесс, основанный на взаимодействии четных и нечетных нейронных контуров, то интересно было бы рассмотреть некоторые примеры динамики многосвязных колец. Простейшим из таких примеров является схема типа цепочки четных колец (рис. 17 б, справа). Как следует из результатов моделирования, ритмический паттерн двузвенной цепочки состоит из пары синергичных крайних нейронов 1 и 3, работающих в противофазе с центральным нейроном 2. Дополнение цепочки новыми четными звеньями не изменяет базового паттерна: по-прежнему



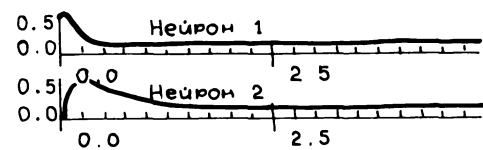
сохраняются две группы нейронов, поочередно активных в течение всего времени возбуждения ее элементов. Цепочку четных колец можно рассматривать как ритмоводящий слой нейронов, задающий постоянный порядок начала ритма (с нечетных номеров нейрона) и образующий временные «окна», заполняемые активностью нейронов-антагонистов.

Другой пример. Если замкнуть простую двузвенную цепочку одиночной тормозной связью, то получится довольно любопытный нейронный модуль, который обладает рядом замечательных свойств. Введение дополнительной тормозной связи преобразует исходную цепочку четных колец в новое нечетное кольцо со свойственным ему метахрональным волновым паттерном, выраженным тем сильнее, чем больше величина одиночной тормозной связи (см. рис. 17 в, г). Конструкция модуля позволяет превращать двухфазный паттерн, свойственный четным кольцам, в трехфазный и, наоборот, с помощью одних лишь внешних входов.

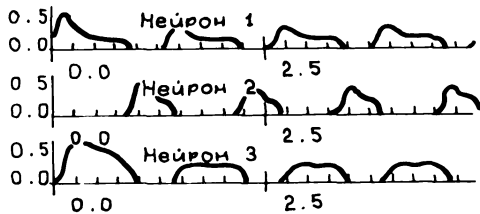
Асимметрия тормозных связей в кольце предполагает неравнозначную (специфическую) роль каждого нейрона в формировании паттерна ритмической активности. В самом деле, нейрон 1 получает два тормозных синапса, в свою очередь, образуя лишь один; нейрон 2 — наоборот, получает один, а образует два тормозных синапса на соседних нейронах; наконец, нейрон 3 получает и образует по два синапса в кольце (см. схемы на рис. 17 в, г). Точные фазовые отношения в сети складываются под действием двух основных факторов: схемы синаптических связей и относительной силы тормозных взаимодействий. Это означает, что для установления конкретного ритмического паттерна помимо общего возбуждения всей сети существует и иной способ: избирательное возбуждение отдельных нейронов. Пользуясь этим способом, можно в точности определить «сферу влияний» каждого нейрона на паттерн ритмической активности модуля.

Следующая схема (рис. 18) представляет собой комбинацию рассмотренных ранее цепочки четных колец и двух нечетных модулей и выбрана в качестве удобного примера для пояснения вышесказанного. На рис. 18 представлены фрагменты динамики нейронной активности в ответ на общее возбуждение всей сети (левая половина записей) и избирательное возбуждение на

Рис 16 Реакция одиночного (а) нейрона и простых нейронных колец с циклическим торможением (б—д) на тоническое возбуждение постоянной амплитуды. По оси абсцисс время t , по оси ординат — выходы нейронов $y(t)$. Параметры нейронов $T_1 = T_2 = T_3 = 1.0$, $S_1 = S_2 = S_3 = 2.0$, $b_1 = b_2 = b_3 = 2$. Цифрами рядом с тормозными синапсами на схемах показаны весовые коэффициенты связей...



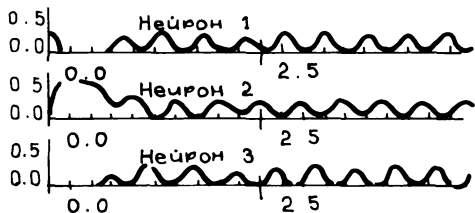
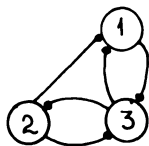
а



б



в



г

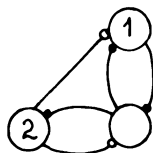


Рис 17 Реакции одиночных (а) быстрого (вверху) и медленного (внизу), а также связанных нейронных колец (б—г) на тоническое возбуждение постоянной амплитуды всех нейронов. Параметры нейронов

$$T_1=0.8, T_2=0.8, T_3=3.0, S_1=S_2=S_3=1.0, b_1=b_2=b_3=4.0$$

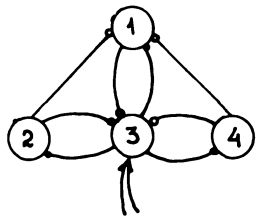
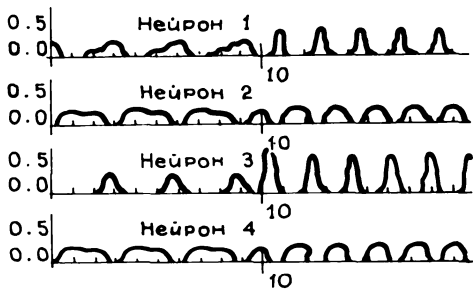
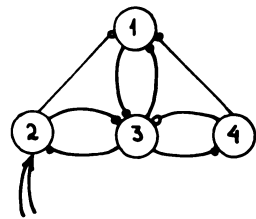
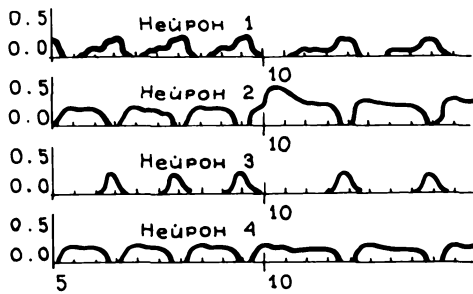


Рис 18 Паттерны ритмической активности сложных многоконтурных сетей. Все параметры нейронов такие же, как и на предыдущем рисунке. Стрелками показано дополнительное тоническое возбуждение отдельных нейронов.

этом фоне отдельного нейрона (показано стрелкой). Ключевой вопрос проблемы управления движениями заключается в том, как входы к генератору паттерна вызывают изменения его частоты и фазовых межнейронных отношений, т. е. относительной временной координации активности функциональных антагонистов. Могут ли частота двигательного выхода и фазовые отношения нейронов изменяться независимым образом или их изменения всегда взаимосвязаны?

Теоретически возможные ответы на эти вопросы могут быть даны при анализе последней нейронной схемы. Действительно, результаты моделирования свидетельствуют о том, что входы к нейронам горизонтального слоя — цепочке четных колец — в одном случае вызывают существенные изменения частоты ритма, сохраняя постоянными фазовые отношения (см. рис. 18 а), в другом — модифицируют и частоту, и фазовые отношения (см. нейроны 1 и 3, рис. 18 б). В первом случае возбуждающий вход к нейрону 2 замедляет ритмическую активность в сети, во втором —

такой же вход к нейрону 3 не только ускоряет ритм, но и пере-страивает его координационный рисунок: бывшие синергистами нейроны 1 и 3 становятся антагонистами, при этом изменяется и порядок следования импульсов этих нейронов в паттерне.

Таким образом, рассмотренный механизм четно-нечетного взаимодействия в центральном генераторе с циклическим торможением при соответствующем воздействии на его нейрон эффективно модифицирует временные параметры координации локомоторного ритма. Подчеркнем, что несмотря на «жесткую» схемную организацию поведение нейронной сети может отличаться большой гибкостью и разнообразием.

3.5. Концепция локального управления движениями

Можно ли на основе проведенного анализа физиологических данных и теоретических исследований построить модель сегментарного отдела двигательного управления у членистоногих животных? С одной стороны, опыт изучения биологических систем управления движениями говорит о том, что современный уровень знаний далеко не исчерпан. И если даже удалось бы построить кибернетическую модель локального управления движениями у членистоногих животных, соответствующую знаниям сегодняшнего дня, то польза от такой модели была бы минимальна. Исследования, которые проводятся в настоящее время в различных лабораториях мира, приносят и будут приносить все новые и новые данные об отдельных элементах и их связях в ЦНС, будут осуществляться попытки интерпретации получаемых сведений в поведенческом контексте (это, кстати, составляет одну из основных, если не основную задачу физиологического исследования), и, безусловно, всякая конкретная модель будет быстро «стареть». Кроме того, существуют и определенные видовые различия в организации двигательного управления, связанные, в первую очередь, с различными средами обитания, а значит, и спецификой решаемых двигательных задач разными представителями мира ракообразных и насекомых.

Значит ли все это, что надо отказаться от попытки построить модель, разобраться в том, что же все-таки делает локальный центр в системе двигательного управления членистоногих? Попытаемся разобраться в этом. Прежде всего подчеркнем, что, видимо, можно согласиться с мнением Аршавского, Гельфанда и Орловского (1984), которые в предисловии к своей книге пишут, что «столбовая дорога физиологии — построение достаточно общих проверяемых концепций», а не конкретных кибернетических моделей, которые обычно строятся на ограниченном экспе-

риментальном материале. Поэтому в дальнейшем речь будет идти именно об концептуальных построениях.

Вероятно, наиболее влиятельной идеей в области двигательного управления является концепция центрального программирования ритмических движений у членистоногих. Особенность этой концепции состоит в том, что основной паттерн мотонейронной активности формируется внутри самой нервной системы, т. е. имеет эндогенное происхождение. Основной чертой большинства моторных программ является их двухфазный характер. Функционально это означает циклическую смену, т. е. чередование активности нейронов силовой и возвратной фаз, например, переноса и опоры в цикле ходьбы, гребной и возвратной фаз в плавании, поднятия и опускания крыльев в летательном цикле и т. д. Несмотря на различную сложность перечисленных двигательных синергий, т. е. координированных движений той или иной фазы, все они, по-видимому, имеют сегментарное происхождение. Это подтверждается данными о существовании полуганглионарных осцилляторов, управляющих гомологичными придатками или конечностями членистоногих животных.

Таким образом, с одной стороны, имеются прямые доказательства существования центрального генератора ритма, двигательных программ, «защитых» в виде нейронных схем и вызывающих стереотипный мотонейронный выход, в значительной степени не зависящий от сигналов проприоцепции. Несмотря на определенные различия ритмических систем есть основания говорить, что именно локальный ЦГР ответствен за реализацию важнейших функций управления движениями — продуцирование основного реципрокного выхода к антагонистическим мышцам, переключение фаз (синергий) локомоторного цикла, а возможно, и самих моторных программ.

Вместе с тем известна удивительная пластичность, как, например, при мгновенной смене походки у краба или переходе от ходьбы к прыжку у саранчи. Реципрокность антагонистов может обратиться в их синергизм. Рефлексы сопротивления базальных сочленений вдруг становятся рефлексами, содействующими моторной программе, и т. д. Разрешение этого парадокса заключается, по нашему мнению, в организации нейронов локального центра. У членистоногих, как известно, число мотонейронов, иннервирующих мышцы конечностей, очень мало, тем не менее экономичность иннервации хорошо согласуется со способом управления мотонейронами со стороны локальных интернейронов: каждый мотонейрон управляется несколькими взаимодействующими ЛИ. Это предполагает, что каждый интернейрон вносит специфический вклад в двигательный выход с учетом активности других ЛИ. Достигается это: а) исключением влияния других ЛИ посредством

торможения и б) суммацией двигательного выхода с другими интернейронами путем общего синаптического управления или временной суммацией непосредственно на мотонейроне.

Другая сторона организации нейронов с тормозными взаимодействиями заключается в том, что каждый интернейрон локального центра должен неизбежно отвечать на входные сигналы только в контексте активности в данный момент времени большого числа других ЛИ. Существующие входы в ЦГР от интегрирующих сенсорных ЛИ могут не только модулировать его ритмическую активность, но и переключать, т. е. изменять программу, следствием чего может стать синергизм бывших до этого мотонейронов-антагонистов. Центральная модуляция рефлекторной активности, в свою очередь, может приводить к синергизму с генерируемым моторным выходом. Таковы общие соображения, связанные с построением концептуальной модели локального центра двигательного управления. Высказанная ранее гипотеза о многосвязном кольцевом генераторе с циклическим торможением и проверка основанного на нем механизма четно-нечетного взаимодействия хорошо укладываются в рамки тех представлений, о которых говорилось выше. В действительности существование в ЦНС «длинных» нейронных цепочек может показаться весьма проблематичным. Следует, однако, вспомнить о большом количестве сенсорных входов, участвующих в регуляции координированных движений. Именно с широкими модуляторными возможностями и специфичностью влияний афферентных сигналов на координацию движений можно связать наличие длинных цепочек и соответственно большого числа точек входа в ЦГР.

Фундаментальные понятия, лежащие в основе многих явлений природы (положительное и отрицательное, четный и нечетный и т. д.), и в данной концептуальной модели существенно расширяют сферу ее полезного применения. В самом деле, не составляет труда прогнозировать поведение любых нечетных колец, содержащих, скажем, 3, 57 или 141 нейрон. То же можно сказать и о любых четных кольцах. Соответственно не теряет своей актуальности при анализе сколь угодно сложных сетей с циклическим торможением и механизм четно-нечетного взаимодействия.

Глава 4. ЦЕНТРАЛЬНЫЕ (ПРОГРАММНЫЕ) МЕХАНИЗМЫ КООРДИНАЦИИ ДВИЖЕНИЙ

4.1. Еще раз о природе центрального генератора ритма

Накоплено уже достаточно примеров, когда в определенных экспериментальных условиях у деафферентированных препаратов нервной системы членистоногих и обездвиженных животных наблюдалась ритмическая активность мотонейронов, или «фиктивная локомоция» (Heitler, 1985; Sillar, Heitler, 1985; Robertson, Pearson, 1985; Paul, Mulloney, 1986; Sillar, Skorupski, 1986; Sillar et al., 1987; Wolf, Pearson, 1987; Stevenson, Kutsch, 1987). В ряде случаев такой паттерн весьма сходен с характером мотонейронной активности интактных животных в условиях их естественного двигательного поведения. Нервная сеть, ответственная за генерацию ритмического двигательного выхода в изолированном препарате ЦНС, получила название центрального генератора ритма (ЦГР), а сам стереотипный координированный паттерн мотонейронной активности — «моторной программы».

Обычно отплывание назад у омаров *Galathea strigosa* начинается с разгибания брюшка, за которым сразу же следует сгибание, а затем с высокой частотой повторяются циклы разгибания-сгибания (Wine, Krasne, 1984). Установлено, что ритмически чередующиеся всплески активности фазических флексорных и экстензорных мотонейронов брюшка генерируются центральным генератором, локализованным в торакальной нервной системе или в подглоточном ганглии. При полном отсутствии сенсорной обратной связи от брюшка можно вызвать активность, сходную во многих отношениях с регистрируемой у интактных свободно плавающих животных. В деафферентированных препаратах разгибание также почти всегда предшествует сгибанию, причем сгибание следует с коротким переменным латентным периодом. Каждая фаза двигательной программы занимает постоянную часть периода цикла в пределах широкого диапазона частот, а латентный период между фазами линейно изменяется с периодом цикла (Sillar, Heitler, 1985).

Деафферентированная саранча способна генерировать двигательный паттерн, который в целом незначительно отличается от паттерна полета интактной саранчи. Характерной особенностью его являются латентности между активностью леватора и депрессора, а также депрессора и леватора, которые возрастают пропорционально росту длительности полного летательного цикла. В результате фаза леваторного разряда остается относительно постоянной независимо от периода летательного цикла. Это ба-

зовое соотношение поразительно устойчиво у всех интактных животных и не меняется существенно в большинстве экспериментов с деафферентацией, хотя длительности периодов циклов при этом могут существенно увеличиваться (Stevenson, Kutsch, 1987).

Поскольку представленные примеры создают впечатление, что, во-первых, основные детали «моторных программ» зависят лишь от эндогенных механизмов и мало связаны с сигналами проприоцепции, а, во-вторых, фундаментальные черты двигательного управления имеют достаточно общий характер у различных представителей членистоногих, возникает правомерный вопрос о природе ЦГР в нервной системе. Является ли ЦГР системой связанных сегментарных осцилляторов или это единая осцилляторная сеть, фрагменты которой распределены по отдельным ганглиям? С одной стороны, имеется уже достаточно доказательств сегментарной природы ЦГР, его локального характера (см. предыдущую главу). Вместе с тем в ряде случаев показано, что генерация «моторных программ» у членистоногих возможна лишь в ганглионарных комплексах, включающих не менее двух соседних ганглиев, причем не всегда произвольно выбранных. Такие сведения получены в тонической моторной системе, управляющей движениями брюшка рака при его попятной локомоции (Kovacs, 1974 a, b), системе плавательных ножек речного рака (Paul, Mulloney, 1986), а также летательной системе саранчи (Wolf, Pearson, 1987). На последнем примере остановимся более подробно.

После деафферентации мезо- и метаторакальный ганглии саранчи при их совместной изоляции способны все-таки генерировать ритмическую двигательную активность, напоминающую интактный двигательный паттерн. Напротив, ритмическая активность, наблюдаемая в мезоторакальном ганглии после его отделения от остальной вентральной нервной цепочки вместе с проторакальным ганглием, имеет мало сходства с интактным двигательным паттерном. Почти все специфические характеристики этих двух паттернов различаются, за исключением чередования активности в депрессорных и леваторных мотонейронах. Большие изменения в паттерне активности мезо- и метаторакальных мотонейронов, сопровождающие перерезку мезо-метаторакальных коннектив, противоречат гипотезе независимых сегментарных осцилляторов, каждый из которых способен генерировать более или менее правильную «моторную программу» для соответствующего сегмента. По мнению Вольфа и Пирсона, нейронные сети в изолированных торакальных сегментах не являются гомологичными в отношении их способности генерировать летательные осцилляции. Ими же сделан вывод о распределенном характере центрального генератора ритма полета саранчи, что является

диаметрально противоположным ранее сделанным выводам. Отмеченное расхождение в оценке природы ЦГР связано, на наш взгляд, с тем, что сегментарные фрагменты распределенной осцилляторной сети, в соответствии с изложенной концепцией, представляют собой замкнутые нейронные контуры с циклическим торможением, при определенных условиях в них могут возникать ритмические колебательные процессы. Но, во-первых, такие колебания не могут поддерживаться долгое время, а во-вторых, вряд ли они представляют собой точную копию «моторной программы», используемой всей цепочкой ганглиев при локомоции. Подтверждение этому можно найти в чрезвычайно тонких и убедительных опытах, проведенных на тараканах.

Декапитированные тараканы или насекомые с перерезанными пучками нервных волокон, связывающих торакальные ганглии, совершают полностью дискоординированные медленные движения при попытках к передвижению и часто вообще не могут ходить, а при переворачивании их на спину демонстрируют активные ритмические движения ног и регулярное образование пачек импульсов в мотонейронах, очень похожих на двигательные ответы при попытках встать на ноги (восстановление исходного положения) интактных животных. Заметим, что членистоногие могут ритмично двигать своими конечностями во время чистки, при попытках встать на ноги и поисках опоры, а не только во время передвижения. Ясно, что ритмический рисунок двигательной активности в мышцах ног может отражать любую из этих активностей. Именно о специфичности ритмического паттерна, связанного в последнем случае с поведенческим феноменом вставания на ноги, говорят опыты Зилла (Zill, 1986).

Тонкие отличия в двигательных паттернах, которые с первого взгляда кажутся сходными, могут иметь существенное значение в экспериментах, направленных на исследование нервной сети, генерирующей конкретный двигательный паттерн. Явное различие, найденное между двигательными паттернами при поисковых движениях ног и при ходьбе таракана (Delcomyn, 1987), говорит о том, что в основе этих двух типов ритмического поведения лежат и различные центральные механизмы координации. Конечно, разные сенсорные условия, сопровождающие эти два типа поведения, вносят определенный вклад в различия между двигательными паттернами, но эти отличия в сенсорной обратной связи (при поисковых движениях нет контакта с опорой) являются не единственным фактором. Каково же основное различие в паттернах мотонейронной активности? Двигательные паттерны, зарегистрированные в ногах таракана во время ходьбы, имеют четкие чередующиеся пачки импульсов мотонейронов мышц-антагонистов, а у ног, ищущих опору, наиболее характерным является

непрерывно модулированный выход, совершенно не похожий на пачечный тип активности, связанный с ходьбой насекомого (Delcomup, 1987).

Итак, возвращаясь к вопросу о природе генератора ритма, необходимо прежде всего уточнить, к какому именно виду двигательного поведения этот ЦГР имеет отношение. Если речь идет о локомоторном ЦГР, то это, безусловно, должна быть распределенная осцилляторная сеть, сегментарные фрагменты которой показывают сходный реципрокный ритмический паттерн. В этом случае координация общего двигательного паттерна для ритмических движений последовательных гомологичных придатков или сегментов тела, таких, как в случае ходьбы, плавания или биений плавательных ножек, может осуществляться центральными межсегментарными связями, т. е. межсегментарными интернейронами, входящими в ЦГР. Существуют, однако, двигательные поведения, целью которых является не перемещение животного в пространстве, что требует координированной работы всех ног, а, например, поиск опоры, обнаружение которой достижимо в принципе и отдельной ногой, вне связи с остальными. Такой тип поведения предъявляет менее жесткие требования к межконечностной координации, поэтому вся сеть может распасться на ряд относительно независимых сегментарных ЦГР, что подтверждается и поведенческими наблюдениями.

4.2. Межсегментарная координирующая система интернейронов

В соответствии с представлениями Штейна (Stein, 1974), впервые применившего понятие «координирующий интернейрон», в коннективах, связывающих между собой отдельные ганглии, имеется группа межсегментарных интернейронов, передающих «копии» ритма одного сегментарного осциллятора другому. Две основные задачи должны решаться межсегментарной системой нервных волокон. Во-первых, она должна «выравнивать» частоты генерации сегментарных ЦГР при локомоции, так как эти частоты могут отличаться. В поведенческих экспериментах с вызванной локомоцией речных раков на тредбане мы иногда замечали, что передние пары ног могут шагать чаще, чем каудальные, т. е. возможно существование врожденного градиента частот сегментарных ЦГР в ростральном направлении. Во-вторых, при локомоции необходимо формирование волн активности, т. е. метахронального ритма движений ипсилатеральных конечностей или придатков. Поскольку в деафферентированных препаратах ЦНС или при фиктивной локомоции правильный метахрональный ритм активности мотонейронов сохраняется практически таким же, как и

у интактных животных, то межсегментарная координирующая система интернейронов должна обязательно входить в качестве структурной основы в распределенную осцилляторную сеть.

Какова организация этой координирующей системы или, другими словами, как распределяются вдоль цепочки ганглиев волокна интернейронов, чтобы могли решаться упомянутые выше задачи? Если координирующие воздействия, как можно было бы предположить, приходят в сегментарный генератор ритма сразу из нескольких сегментов, то можно ожидать, что последовательное уменьшение числа связанных между собой сегментарных ЦГР (например, при перерезках коннектив) вызовет прогрессивное изменение в количественных аспектах межсегментарной координации мотонейронной активности, в частности, в сдвигах по фазе между гомологичными двигательными аксонами. Прямая экспериментальная проверка этой гипотезы была предпринята в ставшей уже популярной системе плавательных ножек речного рака. Неожиданно оказалось, что период и фаза плавательного ритма, продуцируемого цепочкой, укороченной до двух брюшных ганглиев, остаются точно такими же, как и вся нервная цепочка из шести ганглиев (Paul, Mulloney, 1986). Это говорит о том, что для установления правильного метакронального ритма биений плавательных ножек достаточно всего одной пары связанных между собой сегментарных ЦГР. Вероятно, можно утверждать, что межсегментарная координирующая система состоит из волокон, простирающихся не далее соседнего сегмента. Более сложен вопрос о характере и направлении таких связей. Возможно, он носит тормозный характер в восходящем и нисходящем направлениях, однако такое предположение требует еще экспериментального подтверждения.

Другой аспект проблемы изучения межсегментарной координации локомоторных ритмов связан с количественными аспектами взаимодействующих ЦГР. При изучении изолированного препарата нервной системы медицинской пиявки, кстати, являющейся прекрасной биологической моделью формирования метакронального плавательного ритма, было установлено наличие двух факторов, обуславливающих межсегментарную координацию: «собственные» частоты генерации и силы нейрональных связей между сегментами (Pearse, Friesen, 1985).

Исследования математических моделей также показывают, что вне зависимости от конкретных деталей моделей сдвиг по фазе между сопряженными генераторами является функцией разности частот и силы связей между отдельными ЦГР (Cohen et al., 1982; Цукерман с соавт., 1989). Таким образом, все изменения в фазовом сдвиге могут быть отнесены на счет утраты, т. е. изменений связанности генераторов ритма или изменений «собствен-

ных» частот их генерации. Кстати отметим, что если односторонние связи могут приводить к тому, что все генераторы будут функционировать с частотой «ведущего», то система двусторонних связей приведет к «выравниванию» частот генерации всех ЦГР.

Существует предположение (Cohen, 1987), что в развитии от таких примитивных позвоночных, как миноги, к сухопутным четвероногим филогенетические изменения произошли преимущественно в системах, координирующих нейронные генераторы ритма в ЦНС. Вполне возможно, что система межсегментарных координирующих волокон в ганглионарной нервной системе членистоногих также претерпела значительные эволюционные изменения, поскольку известно, что связи между отдельными конечностями при локомоции у насекомых значительно сильнее, чем у ракообразных.

4.2.1. Можно ли шагать одновременно в разные стороны?

Декапитированные насекомые не могут ходить по обычной твердой поверхности — это хорошо известный факт. Однако исследуя поведение декапитированных палочников *Carausius morosus*, фиксированных над скользкой поверхностью, покрытой низковязким силиконовым маслом, Бэсслер с сотр. (Bassler et al., 1985) неожиданно заметили, что при механическом раздражении брюшка насекомые начинают двигать конечностями таким образом, будто передние ноги идут вперед, а задние — назад. Это наблюдение привело их к предположению и дальнейшей экспериментальной проверке того, что врожденным направлением движения передних конечностей является движение вперед, а задних — назад. Под врожденным направлением следует понимать то направление, в котором конечность перемещает тело, когда ее ЦГР лишен координирующих воздействий со стороны соседних ног. Декапитация устраняет координацию между про- и метатаркальными конечностями, потому и проявляются врожденные направления движения ног животных. При стимуляции декапитированных животных к ходьбе по твердой поверхности, когда имеются механические связи между конечностями, движущие вперед усилия передних ног нейтрализуются тянущими назад усилиями задних ног, поэтому пространственного перемещения всего насекомого не происходит. Поскольку обычное направление ходьбы задних ног у интактных палочников — вперед, то описанный феномен прямо указывает на существование какого-то межсегментарного координирующего канала, согласующего различные врожденные направления шагания передних и задних ног. Различие врожденных направлений шагания методически легко обна-

руживается либо у декапитированных насекомых, помещенных, как уже говорилось, над скользкой поверхностью, либо у животных с одной лишь передней или задней парой ног (Bassler, 1986 b). Остается открытым вопрос о том, что лежит в основе указанного координирующего механизма: центральные межсегментарные связи между про- и метаторакальным генераторами ритма или активность межконечностных сенсорных путей, сигнализирующих о соответствующей фазе шагового цикла впереди идущей ноги?

Глава 5. РОЛЬ СЕНСОРНЫХ СИГНАЛОВ В КООРДИНАЦИИ ДВИЖЕНИЙ

Как отмечалось ранее, ритмические виды двигательного поведения членистоногих, формирование у них периодической активности мотонейронов, управляющих двигательным аппаратом, имеют центральную, эндогенную природу. Какая же тогда роль отводится в паттернах ритмической активности сенсорным сигналам обратной связи? Необходимость адаптации движений к специфическим условиям окружающей среды и их изменениям требует от сенсорной обратной связи придания жесткому выходу от ЦГР пластических свойств. Конечно, степень сенсорного участия в формировании гибкого двигательного выхода существенно зависит от окружающей среды, в которой осуществляется то или иное двигательное поведение животного. В частности, наземная локомоция членистоногих требует на каждом шагу постоянной адаптации к поверхности, тогда как перемещения в полете или плавание могут быть более стереотипными, поскольку и вода и воздух являются относительно однородными средами. Неудивительно поэтому, что первое доказательство существования центрального генератора ритмических движений было получено при изучении полета саранчи (Wilson, 1961), который является классическим примером центрально координируемого поведения. И все же последние годы приносят все новые доказательства того, что сенсорные сигналы оказывают не только тоническое, но и мощное фазическое влияние на каждый цикл работы ЦГР даже в системе управления полетом саранчи (Möhl, 1985). Ниже будут рассмотрены различные аспекты сенсорного участия в координированной регуляции движений у членистоногих.

5.1. Взаимодействие сенсорных сигналов с центрально-генерируемыми ритмами

Наиболее сильная зависимость генерации ритмики от сенсорных сигналов проприоцепции установлена в системе управле-

ния ходьбой насекомых. Имеются убедительные доказательства того, что генерация шагательной ритмической активности мотонейронов у крупных насекомых — палочников — возможна лишь в присутствии сенсорного входа. Так, в условиях последовательной денервации всех полуганглиев торакальной нервной системы палочника *Carausius morosus* характер мотонейронной активности не меняется до тех пор, пока хоть одна нога животного остается интактной и ходит по вращающемуся колесу. Причем активность промоторных и ремоторных мотонейронов четко модулируется ритмом шаганий интактной ноги. В частности, когда замедление движения колеса приводит к уменьшению частоты шагов оставшейся ноги, модуляция мотонейронной активности хорошо коррелирует с шагательными движениями. А при остановке колеса чередующийся ритм ремоторной и промоторной активности и вовсе исчезает (Bassler, Wegner, 1983).

Для выяснения характера взаимодействий проприоцептивных сигналов с центрально-генерируемым ритмом ходьбы у ракообразных обычно вносятся различные экспериментальные возмущения. Исследователи иногда пользуются способностью ракообразных отбрасывать собственные поврежденные конечности, т. е. так называемой аутоотомией. Оставшаяся после аутоотомии культя животного состоит всегда из двух сочленений: торако-коксового и коксо-базального. Сохранившиеся проприоцепторы этих двух сочленений могут передавать сенсорные сигналы в нервную систему только о положении и скорости движения культи, продолжающей двигаться назад и вперед при ходьбе животного, и не дают никакой информации о нагрузке, которая обычно существует при постановке интактной ноги на опору.

В ряде работ показано, что проприоцептивные сигналы опорной фазы у животных, испытывающих при локомоции нагрузку на конечности, влияют на длительность только «опорных» пачек импульсов мотонейронов (Evoy, Fourtner, 1973; Clagac, 1977). Вместе с тем в полностью деафферентированных препаратах так же, как и в интактных ходильных ножках, длительность разряда мотонейронов маховой фазы остается относительно постоянной при изменениях длительности периода шага. Неожиданными в определенном смысле по сравнению с полностью деафферентированными препаратами кажутся результаты, полученные Кларак (Clagac, 1978) на аутоотомизированных животных, которые могут рассматриваться как частично деафферентированные препараты. У аутоотомизированных животных продолжительность пачек маховых мышц, в частности леваторной, линейно возрастает с ростом периода шага. В данном случае понятия «период шага» или «длительность опорной фазы» для культи, конечно, имеют условный смысл, однако этими терминами удобно пользоваться

при сравнении движений культи с интактной ножкой. Что же означает результат, связанный с линейным возрастанием длительности маховой фазы культи при соответствующем росте периода шага? Возможное объяснение этому заключается в том, что дефицит сенсорного входа, связанного с нагрузкой на конечность, ослабляет управление маховой фазой шагового цикла. Механизм такого управления может дать, например, известная модель Пирсона и Дуйсенца (Pearson, Duysens, 1976). Сравнивая локомоцию кошки и таракана, эти авторы представили доказательства существования у них двух сенсорных путей, контролирующих «генератор маха»: возбуждающий — от позиционных рецепторов, тормозный — от рецепторов, определяющих нагрузку на конечность. Если аналогичные сенсорные входы в ЦГР существуют и у ракообразных (а такие данные имеются), то модификация длительности маховой фазы после аутомии ноги могла бы обуславливаться, с одной стороны, уничтожением тормозного пути, идущего от рецепторов опорной фазы (рецепторов нагрузки), а с другой — сохранением возбуждающего входа в систему управления, так как рецепторы положения конечности располагаются в сохранившихся проксимальных сочленениях. Таким образом, у ракообразных сенсорные сигналы, контролирующие нагрузку и положение конечности, при локомоции могли бы контролировать отношение длительности опорной фазы/маховая фаза, т. е. рефлекторно регулировать временные параметры шагового цикла.

Двигательные системы членистоногих представляют собой обширное поле исследований роли обратной связи в модуляции центрально генерируемых ритмов. Эта проблема наиболее полно изучена в системе управления плавательными ножками ракообразных. Примечательно, что рефлекторная модуляция в этой системе наблюдалась только в препаратах, проявляющих относительно высокий уровень спонтанной и, как правило, ритмической активности, что свидетельствует о проявлении рефлекторных действий сенсорных сигналов в зависимости от одновременно реализуемой двигательной программы. В этой системе зарегистрированы два различных типа рефлекторных действий, получаемых на отдельной плавательной ножке: статическая компонента, проявляемая, когда ножка удерживается в фиксированном положении, и динамическая компонента, сопровождающая движение ножки (рис. 19).

Статическая компонента подобна рефлексу сопротивления: протракция увеличивает амплитуду деполяризационной фазы колебаний в мотонейронах гребной фазы, стремясь таким образом увеличить их импульсную активность и перевести ножку в фазу ретракции. Этот рефлекс сохраняется все то время, пока ножка



Рис 19. Рефлекторная модуляция ретракции (гребной фазы движений) плавательных ножек речного рака по Heitler, 1986. Первый трек на а и б — внутриклеточное отведение активности идентифицированного мотонейрона быстрого ретрактора в 3-м абдоминальном ганглии, второй и третий треки соответственно — внеклеточные регистрации активности первого корешка 3-го и 4-го ганглиев. Плавательная ножка оставалась связанной с первым корешком 3-го ганглия, а 4-й ганглий изолировался от периферии. а — плавательная ножка смещается (большая стрелка вверх) из положения ретракции в положение протракции и остается в этом положении, б — плавательная ножка смещается из положения протракции (большая стрелка вниз) в положение ретракции. Мотонейроны обоих ганглиев (ГЗ и Г4) кратковременно возбуждаются движением в любом направлении, но только мотонейроны ГЗ, т. е. одноименного ганглия с движущейся ножкой, непрерывно возбуждаются удерживаемым положением протракции.

удерживается в антериальном положении протракции. Напротив, если ножка удерживается в состоянии ретракции, регистрируется очень слабая внеклеточная активность, а мембранный потенциал в тех же мотонейронах показывает лишь слабые колебания, которые, впрочем, нельзя подавить даже в крайнем положении ретракции. Последнее указывает на то, что, по всей видимости, рефлекторному влиянию подвергается не сам ЦГР, а только его выход. Не менее важен при этом и тот факт, что спонтанный ритм мотонейронной активности не подстраивается к приложенному движению.

Главным источником описанного рефлекса является безимпульсный рецептор растяжения, не проявляющий адаптации к сохраняемому положению плавательной ножки (Heitler, 1982). Это подтверждается, с одной стороны, внутриклеточной деполяризацией рецептора растяжения, что имитирует ретракцию и, соответственно, торможение нескольких мотонейронов гребной фазы, а с другой стороны — гиперполяризацией, имитирующей протракцию и возбуждение тех же мотонейронов. И внутри- и внеклеточные отведения активности мотонейронов свидетельствуют о том,

чи модулируется только амплитуда двигательного выхода, частота же спонтанной ритмической активности не меняется (Heitler, 1986).

В отличие от стационарных эффектов в динамической фазе стимуляции наблюдаются и частотная и амплитудная модуляции (см. рис. 19). В некоторых препаратах как протракция, так и ретракция кратковременно увеличивают частоту ритма, указывая на то, что какие-то сенсорные входы имеют доступ к ЦГР. Такие эффекты наиболее заметны, когда плавательная ножка перед этим некоторое время находилась в неподвижном состоянии. Источником описанной модуляции могут быть динамические ответы двух типов рецепторов растяжения — импульсных и безимпульсных, найденных в основании плавательных ножек. Скорее всего, действуя синергично при движениях ножки, эти рецепторы и вызывают динамическую компоненту рефлекторной модуляции у интактных животных.

Как обнаруженная в системе плавательных ножек модуляция двигательной активности согласуется с результатами, полученными при исследовании центрального интернейронного аппарата? По всей видимости, активация рецепторов растяжения в силовой фазе ритма биений сообщает возбуждение описанной ранее популяции ЛИ, которые, в свою очередь, тормозят мотонейроны гребной фазы. Этот вывод еще более усиливается тем, что большинство безимпульсных ЛИ в системе плавательных ножек являются синергистами возвратного или антагонистами гребной фазы движения. Напомним, что здесь речь идет о безимпульсных ЛИ, не входящих в генератор ритма. Итак, вырисовывается следующая картина. ЦГР, инициируя гребок, создает условия для получения премоторными ЛИ сигналов с периферии как о его выполнении, так и для его же завершения. В свою очередь, этот же гребок облегчается рефлекторным действием рецепторов растяжения. Прекрасный пример взаимодействия центра и периферии! Подчеркнем также очень простой, но эффективный путь использования отрицательной обратной связи для стабилизации, инициации и завершения отдельных фаз цикла биений плавательных ножек.

5.2. Зависимость рефлекторных действий сенсорных сигналов от фазы локомоторного цикла

В электрофизиологических экспериментах у членистоногих обнаруживается, на первый взгляд, парадоксальный результат: пассивные движения сочленений (чаще всего базальных) обычно вызывают рефлексы сопротивления, а активные, произвольные движения с той же амплитудой и скоростью этих рефлексов не вызывают (Barnes et al., 1972; Barnes, 1977). В спонтанно актив-

ных препаратах ЦНС иногда отмечается даже смена рефлекса сопротивления на рефлекс «содействия», что с функциональной точки зрения трактуется как изменение контура отрицательной обратной связи на контур положительной (Di Caprio, Clagac, 1981, 1983; Bassler et al., 1985; Bassler, 1986 b, c). Принято считать, что указанное инвертирование знака рефлекса связано с уровнем центральной возбудимости препарата и может являться моделью реальной смены рефлексов в обычной жизнедеятельности животного. Вместе с тем, как теперь уже стало ясным, описанный феномен обусловлен тем, что передача сенсорной информации в ЦНС во время активного поведения животного отличается от таковой у неподвижного, т. е. покоящегося.

Хорошей иллюстрацией к изложенному является рассмотрение системы управления торакальными ножками у некоторых десятиногих раков, в частности речных раков и крабов, в которой одним из источников сенсорных сигналов являются безимпульсные мышечные рецепторные органы (МРО), расположенные в торако-коккальных сочленениях ног. Эти сочленения, как известно, ответственны за протракцию (перенос ноги в маховой фазе) и ретракцию (опорное движение). МРО иннервируются двумя большого диаметра афферентами — S- и T-волоконками и расположены параллельно с промоторной мышцей сочленения (Cannon, Bush, 1981). Понятно, что активация МРО-афферентов происходит при растяжении рецепторной мышцы, осуществляемом в процессе ретракции конечности.

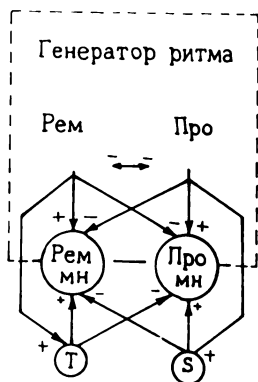
Недавно обнаружено, что нейропилые отростки S- и T-волокон получают центральные синаптические входы в торакальном ганглии, которые сильно коррелируются с ритмическим управлением мотонейронами. Причем центральное возбуждение S- и T-волокон происходит строго в противоположных фазах шагового цикла: S-волоконко деполяризуется в фазе с промоторными, а T-волоконко — в фазе с ремоторными мотонейронами (Sillar, Skogurski, 1986). Во время ходьбы, когда произвольно активируются ремоторные мотонейроны, растяжение ТК МРО рефлекторно возбуждает ремоторные и, возможно, другие синергичные в фазе ретракции мотонейроны иных сочленений. В это же время промоторные мотонейроны вместе со своими синергистами заторможены. В противоположной фазе переноса конечности знак рефлекса изменяется: теперь промоторные мотонейрон возбуждаются мышечным рецептором, в то время как возбуждение ремоторных мотонейронов подавляется. Функционально это соответствует переключению рефлекса положительной обратной связи на рефлекс отрицательной обратной связи при смене опорного на маховое движение. Основным результатом такой фазозависимой модуляции заключается в том, что рефлекторный эффект всегда ока-

зывается синергичным с центрально генерированным двигательным выходом (Skorupski, Sillar, 1986).

Поясним теперь, каким образом вышеописанная модуляция может быть связана с передаваемой в ЦНС специфической информацией, поставляемой МРО-афферентами. Сигналы, связанные с положением ТК-сочленения, передаются в нервную систему S-волоком, которое максимально активно в конце опорной фазы, т. е. по завершении ретракции конечности. Соответствующие рефлекторные действия S-волокна в этот период оказываются возбуждающими на промоторные и тормозящими на ремоторные мотонейроны. Иными словами, усиление отрицательной обратной связи от S-волокна вблизи крайнего положения конечности способствует переключению конечности к маховой фазе и, как предполагалось ранее, в системе управления плавательными ножками ограничивает амплитуду силового движения.

Информация, касающаяся скорости ретракции, передается в ЦНС T-волоком, которое, рефлекторно возбуждая ремоторные мотонейроны, способствует поддержанию постоянной скорости ретракции во время опорной фазы при изменениях нагрузки на конечность в этот период. Интересно, что функционально сходные рефлекторные контуры положительной обратной связи, поддерживающие опорную фазу локомоции, найдены также у кошки и таракана (Pearson, Duysens, 1976). Таким образом, чистый рефлекторный эффект МРО во время произвольной ритмической активности зависит в любой момент времени от баланса между противоположными действиями S- и T-волокна, а это, в свою очередь, определяется центральными входами, которые деполяризуют S-волокно в фазе с промоторными, а T-волокно — в фазе с ремоторными мотонейронами (рис. 20). Следовательно, наличие двух типов

Рис 20 Модель, поясняющая фазозависимую смену рефлексов, вызываемых торако-коксальным мышечным рецептором рака во время ритмического двигательного выхода по Skorupski, Sillar, 1986. Для простоты генератор ритма показан в виде двух взаимно тормозящих промоторного и ремоторного центров. Когда активен ремоторный полуцентр, промоторные мотонейроны заторможены, а ремоторные возбуждены. Торможение промоторных мотонейронов и возбуждение ремоторных мотонейронов T-волоком МРО облегчается в связи с синергичностью с активным ремоторным полуцентром. Обозначения: рем мн — ремоторные мотонейроны, про мн — промоторные мотонейроны, T и S-волокна мышечного рецептора обозначены кружками.



проводящих путей, включенных в контур положительной и отрицательной обратной связи, а также центральная модуляция афферентной активности позволяют осуществлять пластическую перестройку рефлекторных контуров при переходе от пассивных к активным (произвольным) движениям конечности животного.

Глава 6. КООРДИНАЦИЯ ДВИЖЕНИЙ — ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ПРОГРАММНЫХ И РЕФЛЕКТОРНЫХ МЕХАНИЗМОВ УПРАВЛЕНИЯ ДВИЖЕНИЯМИ

Походка членистоногого животного при локомоции определяется той последовательностью, с которой активируются его конечности. Метахрональность движения ног является характерной особенностью локомоции насекомых при медленной ходьбе. На одной стороне тела волна протракций или махов проходит вдоль тела от брюшка к голове. При высоких скоростях ходьбы эти метахрональные последовательности могут перекрываться и тогда волна протракций перемещается от головы к брюшку, а сама межконечностная координация у бегущих насекомых приобретает черты чередующейся, при которой соседние ипсилатеральные ноги движутся в противофазе (Spirito et al., 1979; Foth, Graham, 1983 а).

У ракообразных также описаны два типа координации движений ног при локомоции (см. обзор Evox, Ayers, 1982). Один тип, описываемый моделью «чередующейся» четырехногой походки, предполагает, что ипсилатеральные соседние ноги всегда движутся в противофазе (фаза 0,5) и, что как продолжительность маха, так и продолжительность опоры пропорциональны периоду шага. Эту гипотезу можно объяснить взаимным торможением систем, управляющих движением соседних ног (Pearson, Ples, 1973). Вторая гипотеза предполагает, что последовательные шаги соседних ног контролируются метахрональной волной, бегущей по направлению от брюшка к голове. При этом полагается, что продолжительность маха постоянна и только длительность фазы опоры зависит от периода шага. В соответствии с этой гипотезой разность фаз между двумя соседними ипсилатеральными ногами может отличаться от 0,5 и зависеть от периода шага.

Крузе (Cruse, 1983) представил модель, согласно которой нагрузка является существенным параметром для выбора того или иного типа межконечностной координации, одно лишь изменение величины нагрузки может преобразовать координацию движений ног из «метахрональной» в «чередующуюся» и поэтому вовсе не обязательно, чтобы эти два типа походок требовали

различных форм механизмов координации между ногами, как полагают другие авторы (Evoy, Ayers, 1982). Тем не менее имеющиеся на сегодняшний день сведения говорят о том, что в ЦНС у насекомых и ракообразных имеются механизмы синфазного и противофазного действия, различающиеся по своей пространственно-временной организации. Рассмотрим эти механизмы более подробно.

6.1. Применение математических методов связанных осцилляторов к изучению межконечностной координации

Локальные центры двигательного управления при локомоции генерируют ритмическую мотонейронную активность, которая, в свою очередь, вызывает стереотипную последовательность мышечных сокращений. Поскольку при локомоции каждая конечность движется с той же частотой, что и все остальные, можно заключить, что локальные центры управления связаны друг с другом. Другими словами, система управления шагательной ритмикой животного является связанной осцилляторной системой. А это позволяет в первом приближении использовать математическую теорию связанных осцилляторных систем для описания ритмической активности шагающего животного.

При локомоции период двигательного цикла каждой конечности равен периоду цикла остальных. Более того, движение одной конечности возникает в определенной фазе двигательного цикла каждой другой. Такой тип координации движений шагающего животного называется 1:1, или абсолютной координацией. Возможны и другие типы координаций, т. е. 2:1, 3:2 и т. д., именуемые относительной координацией (Stein, 1977 b).

Исследование межконечностной координации ипсилатеральных задних ног лангуста при вызванной локомоции в условиях тредбана показало существование и абсолютной, и относительной координации у этих животных. Абсолютная координация определяется устойчивым шаговым периодом, который уменьшается или увеличивается в зависимости от скорости движения ленты тредбана. Значение фазового отношения ног в этом случае стабильно и зависит от скорости ходьбы. В цикле шага продолжительность маховой фазы почти постоянна, в то время как длительность опоры — изменяется со скоростью. В относительной координации частота шагов только слабо связана со скоростью тредбана, фазовое отношение постоянно меняется, а длительность маха также переменна, как и период шага (Chasserat, Clarac, 1980). Вообще относительную координацию в экспериментальных условиях можно вызвать довольно легко, причем у самых разных представителей животного мира, на что в дальнейшем будет

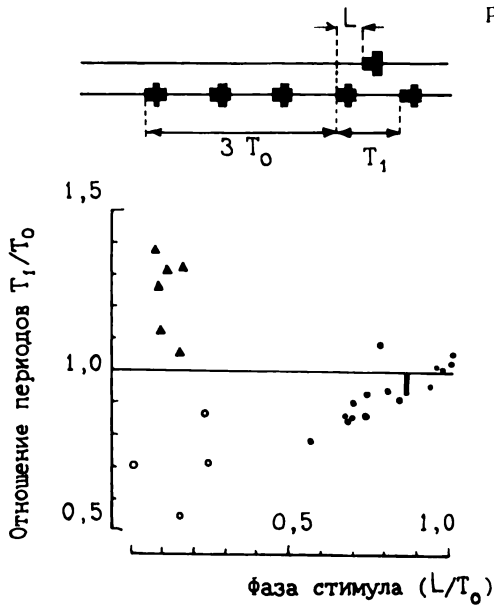
обращено внимание. Здесь же отметим лишь, что относительная координация имеет место, когда ноги шагающего животного идут с разной частотой, но исчезает, как только шаговый период разных ног становится идентичным.

Регуляция фазы двух конечностей может рассматриваться как проблема взаимной синхронизации двух локальных центров управления. Изучая систему плавательных ножек рака, Штейн (Stein, 1974) впервые обнаружил в ЦНС так называемые «координирующие» интернейроны, активность которых была сопряжена с активностью мотонейронов силовой фазы биений ножек даже в отсутствие сенсорных входов. Это позволяет считать, что активность координирующего нейрона является центральной «копией» мотонейронного разряда. Если тракт, содержащий координирующие нейроны, перерезать, то регуляция фаз придатков прекращается.

Каждый отдельный осциллятор может иметь свой собственный ритм — «внутренний» период, т. е. период колебаний в отсутствие активности других осцилляторов. Пусть осциллятор «А» имеет внутренний период A с, а осциллятор «В» — B с. Предположим, что осциллятор «А» может продуцировать импульс (синхромпульс) или, например, пачечный разряд координирующего нейрона каждые A с. Эффект этого импульса (рис. 21) состоит в изменении ритма осциллятора «В». Это изменение называется фазовым сдвигом или сдвигом по фазе. Вообще величина фазового сдвига не постоянна, а зависит от моментов прибытия импульсов «А» в цикл «В». Время прибытия импульса «А» называется латентностью L импульса «А» в цикле «В». Сдвиг по фазе цикла «В» является функцией L , т. е. $F(L)$. Диаграмма $F(L)$ как функция от L называется кривой фазового ответа. В этом случае период осциллятора «В» будет изменяться импульсом «А» так, что он становится равным $B + F(L)$ с. Более того, если имеется L такое, что $A = B + F(L)$, то возможно равенство периодов двух осцилляторов. Это и есть абсолютная координация 1:1 (Stein, 1977 b).

Другой результат, следующий из математических методов связанных осцилляторных систем, имеется тогда, когда невозможно равенство периодов осцилляторов «А» и «В», т. е. не существует такого L , что $A = B + F(L)$. Возможно, однако, чтобы период «А» примерно равнялся двойному периоду «В», т. е. существует такое L , что $A = 2B + F(L)$. Это и есть пример относительной координации 2:1, предсказывающий, что не только период «А» будет равным двум циклам осциллятора «В», но также будет и специфическая фаза цикла «В», в которой появится импульс «А». Как было и в случае координации 1:1, наклон кривой фазовых ответов важен в определении устойчивости связи. Теория предсказывает также, что существуют и другие состояния относительной коор-

Рис 21 Диаграмма фазовых ответов



разряд мотонейронов гребной фазы движений плавательных ножек рака в 3-м абдоминальном ганглии в ответ на разряд координирующего нейрона в 4-м ганглии по Stein, 1974 Пачки вызваны в 3-м ганглии стимуляцией командного интернейрона в антериальном сегменте Залпы координирующего нейрона вызваны короткой управляющей стимуляцией каудального сегмента Треугольниками обозначены моменты времени, в которых начинаются и заканчиваются залпы координирующего нейрона во время пачки Зачерненные кружки показывают моменты, в которых залп координирующего нейрона начинается в промежутке между залпами гребной фазы, а заканчи-

вается во время пачки Незакрашенные кружки показывают, когда координирующий нейрон начинает залп во время гребной пачки, а заканчивает в промежутке Сдвиг фаз измерялся как отношение возмущенного интервала между залпами (T_1) к среднему из трех предыдущих невозмущенных (T_0) Фаза стимула — отношение латентности L к T_0 , где L — интервал между пачкой координирующего нейрона и предшествующей ему гребной пачкой

динамики 3:2, 3:1, 4:3 и т. д.

Изложенные представления о системе связанных осцилляторных систем оказались полезными для экспериментального исследования координирующих каналов между отдельными ногами у различных представителей членистоногих. Для непосредственного применения метода фазовых ответов в экспериментальных исследованиях необходимо прежде всего вызвать различные фазовые отношения шагающих ног. Действительно, если две связанные системы осциллируют с постоянным фазовым сдвигом, невозможно определить механизм, связывающий системы вместе. Ни природа такой связи, ни ее направление не могут быть выявлены экспериментально. Так, одна система может влиять на другую, или наоборот, или влияние может быть взаимным. Такая информация, однако, может быть получена, если два осциллятора введены в различные фазовые отношения. Суть этого метода и заключается в том, что оказывается возможным обнаружение эффектов, сила которых зависит от фазы между двумя ритмически движущимися ногами.

Диаграммы фазовых ответов использовались для изучения координации движений ног у лангустов, которые во время медленной ходьбы могли совершать очень длинные шаги своими задними ногами (Chasserat, Clagac, 1983). Недавно Фот и Бэсслер (Foth, Bassler, 1985 a, b) адаптировали этот метод для изучения координации ног у палочников — крупных насекомых. Наконец, с помощью описанного метода обнаружены два противоположно направленных координирующих канала в системе управления ногами рака (Gruse, Muller, 1986).

6.2. Межсегментарные координирующие связи у ходящих насекомых

Наблюдаемая у ходящих насекомых межконечностная координация движений ног при локомоции является результатом каких-то взаимодействий генераторов ритма отдельных конечностей. Эти взаимодействия определяют не только правильную постановку ног на опору, но и автоматический выбор самой походки при изменении внешних условий, в которых осуществляется локомоция. Существует ли возможность экспериментального обнаружения таких связей у интактных животных, т. е. в поведенческих экспериментах? Как будет показано далее, применение метода построения диаграмм фазовых ответов, рассмотренного выше, позволяет дать утвердительный ответ на этот вопрос. В последнее время этот метод стал наиболее распространенным методом изучения движения и у насекомых, и у ракообразных в условиях вызванной локомоции на тредбане или легком, вращающемся колесе.

Как уже отмечалось выше, для выявления связей между локальными центрами управления ритмическими движениями ног необходимы экспериментальные нарушения нормальной последовательности постановки ног животного на опору. Это можно сделать, навязав какой-либо ноге ритм, отличный от ритма других ног. Если каналы взаимодействия сегментарных центров действительно существуют, в указанной ситуации можно будет наблюдать изменения в движении ног в навязанном ритме, источник возникновения которых находится в другой «возмущаемой» ноге. Такой подход был использован при изучении координирующих каналов связи у палочников. Пять ног закрепленного за торакс палочника шагали по двум параллельным и вертикально расположенным легким колесам, а левая задняя нога шла по ленте, приводимой в движение электромотором. Когда лента двигалась медленнее колеса, третья левая нога (ЛЗ) делала меньше шагов, чем другие ноги, а когда лента двигалась быстрее колеса, ЛЗ делала больше шагов. Когда же все ноги имели одинаковую частоту шагов (координация 1:1), длительность протракции ЛЗ почти не зависела от

периода шага, так же как и задержка между началом протракции ноги Л3 и Л2. Отметим сразу один полученный с помощью такого методического приема результат: нога, расположенная на движущейся ленте, может шагать даже в одиночку, когда все остальные ноги покоятся (Foth, Bassler, 1985 a). Это свидетельствует о том, что все ЦГР находятся в состоянии, при котором отсутствует спонтанная генерация моторной программы локомоции, но в ответ на фазическую афферентацию возможен локальный «цепной рефлекс» отдельной конечности.

Описанный прием, идея которого заключается в создании условий для ходьбы с относительной координацией ипсилатеральных конечностей, позволил сразу же обнаружить существование двух противоположно направленных координирующих связей у палочника. Анализируя длительности (периоды) шагов ноги Л2, когда она ступала в два раза чаще, чем соседняя каудальная нога Л3, Фот и Бэсслер заметили, что те шаги Л2, которые осуществлялись во время маховой фазы ноги Л3, были существенно длиннее других шагов. Аналогично и во всех других случаях относительной координации ног Л3 и Л2, а именно 1:3 и даже 1:4 и 1:5, удлинялся только тот шаг чаще шагающей ноги Л2, который совпадал с протракцией ноги Л3. Это прямо указывало на то, что при переходе к своей маховой фазе нога Л3 каким-то образом задерживает аналогичный переход от опоры к маху соседней передней ноги Л2. Относительно постоянный интервал времени и достаточно широкое распределение фазовых ответов (рис. 22) позволили авторам предположить, что антериально направленные координирующие влияния в большей степени зависят от абсолютного времени, чем от фазы, и задерживают на некоторое время переход от опоры к маху передней ноги (Foth, Bassler, 1985 b).

Координирующие воздействия, идущие в противоположном направлении у палочника, т. е. от ноги Л2 к Л3, заметно отличаются по своим временным характеристикам от описанных выше. Это хорошо иллюстрируется относительной координацией Л3:Л2 2:1 (см. рис. 22 б), когда каудальная нога шагала в два раза чаще, чем нога Л2. Хорошей иллюстрацией также является временной интервал между концом маховой фазы более медленно шагающей ноги и началом маховой фазы быстрее идущей ноги (рис. 23). Временной интервал между ногами Л3 и Л2 короче и более постоянен, чем интервал между Л2 и Л3. Относительно широкое распределение интервала между Л2 и Л3 и высокий коэффициент корреляции диаграммы фазовых ответов предполагают, что влияние от Л2 к Л3 в меньшей степени зависит от абсолютного времени и в большей степени зависит от фазы, чем рассмотренные выше влияния в противоположном направлении. Каудальные воздей-

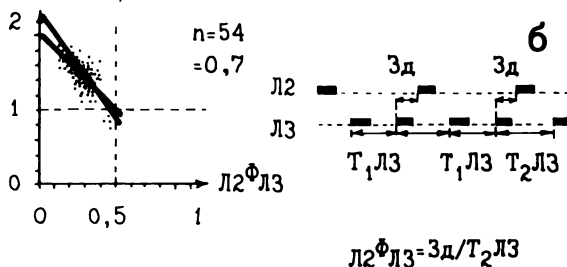
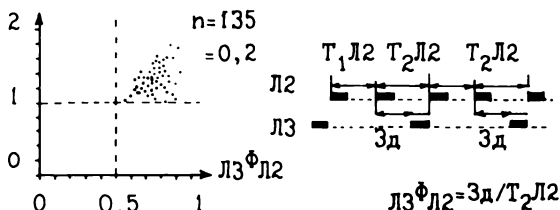


Рис 22 Диаграммы фазовых ответов при различной частоте шагов второй и третьей ног палочника по Foth, Bassler, 1985. а В качестве меры изменения длительности периода принято отношение длительностей второго T_2 и первого T_1 шага ноги L_2 , вследствие его независимости от абсолютного значения периода. Это отношение построено в виде функции от фазы Φ начала маха ноги L_3 относительно второго шага L_2 . Начало маха использовано потому, что его изменение является основной точкой приложения координирующих влияний. Справа пояснен смысл использованных выражений при помощи последовательности шагов двух ног (черные полосы — маховая фаза). а — относительная координация ног L_3 L_2 1 2, б — относительная координация L_3 L_2 2 1. В последнем случае отношение $(T_2 L_3 / T_1 L_3)$ получено в зависимости от фазы L_2 относительно L_3 . Показаны две линии регрессии. Коэффициент корреляции 0,7. Такая фазовая характеристика может быть обусловлена только координирующими воздействиями от L_2 к L_3 . Обозначения $Зд$ — задержка, T — период шага, Φ — фаза.

ствия сказываются в более поздней части фазы источника этих воздействий ноги L_2 . Таким образом, антериально и постериально направленные координирующие воздействия у палочника имеют различную временную организацию, но и те, и другие затормаживают на некоторое время переход ноги от опорной фазы к маховой фазе.

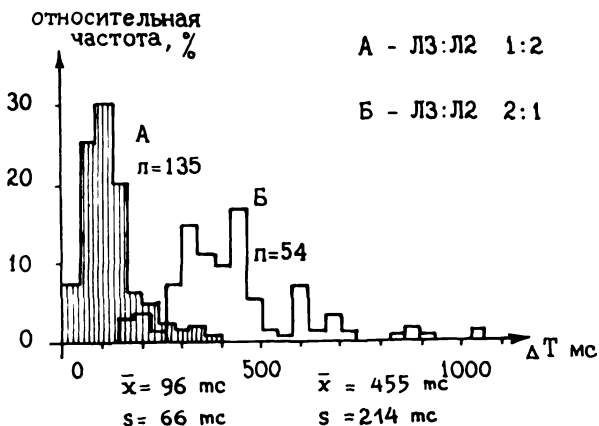
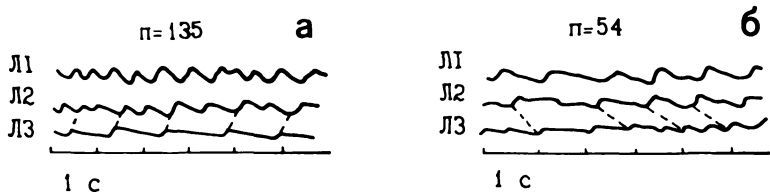


Рис 23 Типичные последовательности ходьбы палочника с относительной координацией Л3:Л2 1:2 (а) и Л3:Л2 2:1 (б) по Foth, Bassler, 1985 b. Ниже представлены гистограммы значений интервалов времени между концом маховой фазы ноги Л3 и началом маховой фазы первого шага Л2 при координации 1.2 (а, заштриховано) и между концом шага Л2 и началом шага первого шага ноги Л3 при относительной координации 2:1 (б, не заштриховано) В целях лучшей сопоставимости для обеих гистограмм использована относительная частота ($n=100\%$) Обозначения \bar{x} —медиана, s —стандартная ошибка усреднения

Как согласуются типы координирующих каналов, обнаруженные у палочников с другими насекомыми? У тараканов ранее уже предполагалось торможение протракций между соседними ногами (Pearson, Pes, 1973). В дальнейшем антериально направленные тормозные связи были экспериментально подтверждены у ходящих кузнечиков. У этих насекомых задние ноги часто осуществляют протракцию с частотой примерно в половину меньшей, чем передние. В этой ситуации периодичность движений средних ног колеблется от шага к шагу и показывает существование тормозящих влияний от задних ног, которые задерживают окончание ретракций (опорной фазы) средних ног каждый раз, когда задняя

нога совершает маховую фазу (Graham, 1978). Таким образом, наличие антериально направленных координирующих связей, тормозящих переключение впереди идущей ноги от опорной фазы к маху, когда соседняя задняя нога находится в той же маховой фазе, по-видимому, является общим феноменом для различных представителей ходящих насекомых.

К сожалению, данные о противоположно направленных временных координирующих связях у других насекомых пока неизвестны. Вместе с тем у тех же палочников Крузе и Сакслер обнаружили заметные синфазные взаимодействия, которые усиливаются при возрастании нагрузки (Cruse, Saxler, 1980). Предполагается, что такие взаимодействия осуществляются в обоих направлениях и приводят к возрастанию двигательных усилий в «управляемой» ноге, когда увеличивается нагрузка на «управляющую» ногу (Cruse, 1980, 1985 b).

6.3. Межсегментарные координирующие связи у ракообразных

Другой способ вызова различных фазовых отношений применили Крузе и Мюллер (Cruse, Muller, 1986), которые посредством коротких экспериментальных препятствий, прикладываемых к ноге речного рака во время опорной фазы, добивались этого результата. Во время такого препятствия нога удерживалась в фиксированном положении относительно тела и скользила по опорной поверхности. После такого возмущения сама «возмущенная» нога и соседние ноги использовали различные тактики для того, чтобы вернуться к нормальным фазовым значениям. Проявление этих эффектов затем было измерено.

Необходимо сказать несколько слов о самом методе исследования. Когда описывается связь между двумя ритмическими событиями, одно из них должно быть принято за «отсчетное». Им может считаться шаговый цикл либо «возмущенной», либо другой ноги. Такое определение одной ноги как «отсчетной» делается только с целью описания и не предполагает, что один осциллятор является управляющим, а другой — контролируемым. Соблазнительно, конечно, но неправильно считать, что отсчетная нога является «источником» и обуславливает эффекты, описываемые в другой ноге. В самом деле, отсчетная нога может быть приемником или могут существовать взаимные влияния. Для идентификации свойств источника и приемника влияния необходим ряд анализов, результаты должны быть описаны дважды, используя каждую из двух ног как «отсчетную» и «тестируемую». При этом не имеет значения, какая из ног подвергается возмущению: значение имеет лишь перевод ног в необычное фазовое отношение.

Такие же, как и описанные здесь эффекты, можно получить, когда соседние ноги выводятся из нормального фазового отношения другими способами, например, посредством нерегулярной ходьбы на тредбане.

В данном случае путем описанных выше возмущений, прикладываемых к отдельной ноге рака во время вызванной на тредбане локомоции с постоянной скоростью (9 см/с), удалось выявить так же, как и у насекомых, два противоположно направленных координирующих канала. Направленный вперед координирующий канал активен только во время опорной фазы постериальной (управляющей) ноги животного. Если при этом передняя соседняя нога находится в фазе опоры, влияние этого канала прерывает ее и вынуждает переднюю ногу перейти к маховой фазе. Если же передняя нога находится в маховой фазе, влияние координирующего канала вынуждает продлить ее мах, длительность которого тем самым увеличивается. При этом скорость переноса ноги в маховой фазе также уменьшается (рис. 24).

Направленный назад координирующий канал активен только во время последней части опоры и первой части маха передней ноги. Если при этом задняя нога находится в маховой фазе, она прерывается и начинается фаза опоры. Если же задняя нога находится в конце своей опорной фазы, эта фаза продлевается. Предполагается, что для третьей и четвертой пары ног, каждая из которых имеет и переднюю, и заднюю соседние ноги, влияния, оказываемые этими двумя координирующими каналами, аддитивно складываются (Cruse, Muller, 1986).

Резюмируя эти результаты, можно сделать следующий вывод: в межганглионарной коннективе ЦНС рака существуют противоположно направленные нервные связи между локальными центрами управления движениями отдельных конечностей. Эти связи специфически активны только в определенное время шагового цикла, а именно в момент нахождения ноги — источника управляющих сигналов — на опоре или в последней части опоры и начале маховой фазы, т. е. в окрестности постериального крайнего положения (ПКП). Функционально же складывается следующая картина. Антериально направленные воздействия являются синергистами маха, т. е. они либо продлевают мах передней ноги, либо переключают на него переднюю ногу, если она находилась на опоре. В то же время постериально направленные воздействия, наоборот, являются синергистами опорного движения: они удлиняют опорную фазу задней ноги и заставляют переключаться на нее, если эта нога находилась в маховой фазе.

Описанная пространственно-временная организация межконечностных каналов связи допускает, как следствие суммации координирующих влияний, «противоборство» их в определенные

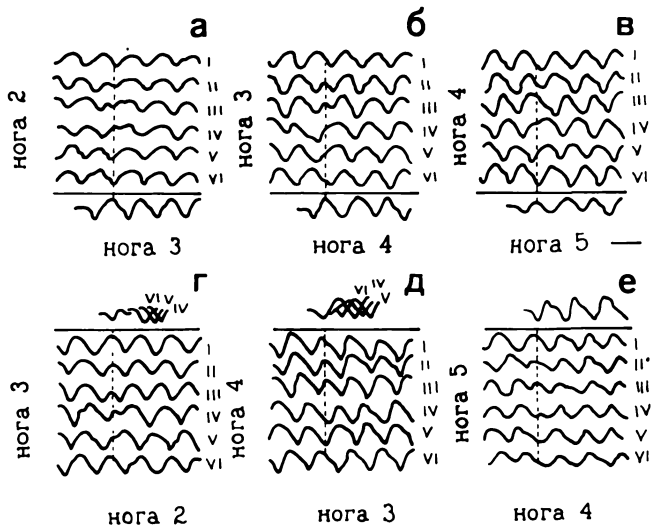
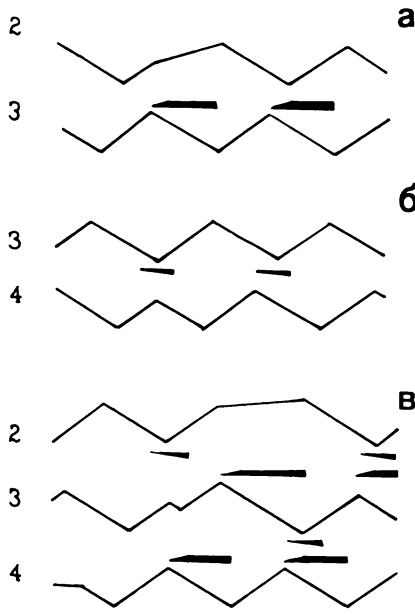


Рис 24 Некоторые оригинальные регистрации, показывающие, что конечности рака при ходьбе сохраняют нормальную координацию после приложения возмущающего стимула по Cruse, Muller, 1986. Для каждой пары ног либо задняя нога (а—в), либо передняя нога (г—е) использовались в качестве отсчетной. Первый трек — нормальная координация. Конец маховой фазы (а—в) или опорной (г—е) отсчетной ноги маркирован пунктиром для того, чтобы показать различные фазовые значения второй ноги. Так как существует взаимное влияние между соседними ногами, то движение отсчетной ноги не является независимым от фазы второй ноги. Это наиболее заметно для второй (г) и третьей (д) ног рака. В этих случаях отклоняющиеся движения отсчетной ноги показаны тремя различными треками, которые также отмечены своими номерами.

моменты времени, в частности, такая ситуация хорошо проиллюстрирована на рис. 25. Антериальное воздействие, приходящее со стороны задней ноги (нога 4 на рис. 25 в), продолжается в течение большей части ее опорной фазы, тогда как постериальное воздействие, исходящее из передней ноги (нога 2 на рис. 25 в), действует только в окрестности постериального крайнего положения второй ноги. Когда оба этих воздействия суммируются в одно и то же время, эффект от передней ноги может быть сильнее и, таким образом, превосходя влияние задней ноги, вызывает опорную фазу в контролируемой ноге (нога 3 на рис. 23 в). Однако вскоре после начала маха передней ноги эффект ее воздействия исчезает, позволяя тем самым опять доминировать влияниям задней ноги, ко-



а Рис 25 Схематическое представление координирующих связей между тремя ипсилатеральными ногами рака по Cruse, Muller, 1986. Длительность обнаруженных влияний изображена длиной горизонтальных зачерненных полос, а их активность - толщиной этих полос **а**—показано только восходящее влияние, которое заставляет антериальную ногу продолжать маховую фазу (про-тракцию) до тех пор, пока постериальная нога совершает опорное движение, **б**—показано только нисходящее влияние, вынуждающее постериальную ногу начать опору, когда антериальная нога находится вблизи окончания своей опорной фазы, **в**—показаны эффекты обоих влияний на третью ногу - одно от антериальной, а другое от постериальной ноги. В некоторых ненормальных фазовых отношениях трех ног оба влияния комбинируются, продуцируя короткое опорное

движение третьей ноги. Во время нормальной координации (последние шаги на б), оба влияния вызывают качественно один и тот же эффект, указывая на избыточность связей.

торые продлевают маховую фазу передней ноги. Иным будет поведение пятой ноги, так как у нее нет более каудальной ноги, она будет задерживаться в ПКП до тех пор, пока координирующий или другой сигнал не разрешит ей начать маховую фазу. Интересно, что у раков очень часто можно наблюдать, как их наиболее каудальная пятая нога задерживается в своем ПКП, свидетельствуя о ее слабых связях с остальными ногами.

Таким образом, каждый локальный центр управления можно рассматривать как бистабильную систему, состояние которой зависит от баланса силы двух координирующих каналов связи с соседними центрами управления и сенсорных органов собственной конечности. Как можно было заметить, описанные поведенческие эксперименты ничего не говорят ни о природе координирующих сигналов, ни о том, какими нервными путями они передаются. Остается неясным, какие сигналы заставляют ногу переключаться с одной фазы на другую: тормозные или возбуждающие? Неизвестно, что является источником этих сигналов: проприорецепторы соседних ног, сигнализирующие о том, что задняя нога начала

опорную фазу, а передняя находится вблизи своего ПКП, или, быть может, это эфферентные «копии» центральных управляющих сигналов, идущих к локальным центрам соседних торакальных сегментов? Кстати, с последней возможностью мы уже встречались в системе управления плавательными ножками в абдоминальном отделе ЦНС рака. В этой системе «копия» гребковой фазы передается непосредственно из локального центра в восходящем направлении к anteriальному центру управления, свидетельствуя о центральной природе межсегментарных координирующих сигналов, передаваемых группой восходящих аксонов в межганглионарной коннективе (Hughes, Wiersma, 1960; Wiersma, Hughes, 1961; Stein, 1974). Структурной особенностью этих интернейронов является их билатеральная сегментарная повторяемость и ограниченность двумя последовательными ганглиями, что делает возможным построение цепочки интернейронов, которая может быть основой метахронального ритма биений плавательных ножек (Paul, Mulloney, 1986). Однако наряду с передачей координирующих сигналов аксонами межсегментарных интернейронов в этой системе модуляция амплитуды и частоты биений плавательных ножек осуществляется рефлекторным путем с помощью сенсорных систем, имеющих входы в ЦГР соседнего ганглия (Heitler, 1986).

Следовательно, даже для координации метахронального ритма движений четырех пар относительно просто устроенных придатков используются и центральные, и периферические связи. Вряд ли это является простым дублированием координирующих каналов между отдельными сегментарными придатками. Более правдоподобным выглядит следующее предположение: в такой сильно связанной двигательной системе центральные межганглионарные связи служат для установления жестких фазовых отношений между последовательными парами придатков (вспомним четкие метахрональные волны активности, следующие в anteriальном направлении), а периферические рефлекторные каналы осуществляют модуляцию амплитуды движений и частоты плавательного ритма одновременно всех четырех пар придатков.

Справедливо ли это для системы управления торакальными конечностями ракообразных? Отметим прежде всего, что описанные выше межсегментарные взаимодействия проявляются лишь во вполне определенные временные интервалы шагового цикла (во время опорной фазы или в окрестностях ПКП). Это, естественно, наводит на мысль о периферической, т. е. сенсорной природе сигналов, осуществляющих такое взаимодействие. Действительно, в отличие от довольно стационарных условий, в которых осуществляется ритм биений плавательных ножек, каждая конечность при локомоции животного в естественной среде встречается с разнообразными препятствиями, т. е. различными условиями

выполнения шагового цикла. По понятной причине это затрудняет или даже делает невозможной координацию движений всех конечностей на основе межцентральных связей локальных генераторов ритма.

Среди известных проприоцепторов ног ракообразных, способных участвовать в передаче сигналов о состоянии опорно-двигательного аппарата при локомоции, можно назвать так называемые кутикулярные детекторы напряжения КДН1 и КДН2. Относительно КДН2 — хордотонального органа, расположенного в базальном сочленении и сопряженного с мягкой кутикулой в ишиоподите, — известно, что, когда нога ставится на опору во время ретракции, появляющаяся при этом деформация мягкой кутикулы возбуждает его рецепторные клетки. Именно в этой фазе шагового цикла нога создает усилия, противодействующие силе тяжести и перемещающие животное относительно земли. Именно в этой фазе КДН2 активны у интактных животных (Klärner, Barth, 1986).

Обычно нога не совершает протракцию, пока идущая сзади нога не установится на опору. Существует ряд доказательств того, что КДН2 входит в восходящий проводящий путь, влияющий на координацию соседних ног при локомоции (Klärner, Barnes, 1986). Аfferентные сигналы, поступающие из задней ноги, могут сообщать о том, что нагруженная нога находится в опорной фазе цикла, а маховая фаза передней ноги может начинаться.

Другим, параллельно действующим с КДН2 проприорецептором, способным участвовать в передаче информации о состоянии соседней конечности, является безимпульсный мышечный рецепторный орган (МРО) торако-коксального сочленения, который активируется в период ремоции этого сочленения.

6.4. Регуляция пространственных параметров локомоции

В пределах шагового цикла существуют две особые точки — точка отрыва конечности в конце опорной фазы, когда начинается маховое движение ноги, и точка установки конечности на опору в конце этого движения. Ясно, что амплитуда шага определяется расстоянием между этими двумя точками. Исследования пространственных параметров шаговой ритмики, проведенные на ходящих насекомых — палочниках (Graham, Cruse, 1981; Dean, 1984), лангустах (Chasserat, Clarac, 1983; Cruse et al., 1983) и речных раках (Cruse, Muller, 1984), свидетельствуют о существенно большем постоянстве значений антериального крайнего положения (АКП) конечности при локомоции, чем постериального (ПКП).

Попытка объяснить причину этого феномена приводит к многочисленным данным о тормозных рефлексах, которые ограничивают амплитуду движения так, что положение конечности в конце маховой фазы становится высокостабильным, даже несмотря на вариабельность начального положения ноги, т. е. ПКП. Так, группа волосковых рецепторов ноги таракана возбуждается во время протракции бедра, а их удаление приводит к ненормально большим маховым движениям. Аfferенты этих рецепторов рефлекторно тормозят мотонейроны флексорной мышцы и одновременно моносинаптически возбуждают мотонейроны разгибательной мышцы (Pearson et al., 1976). Поэтому удаление этих механорецепторов уничтожает тормозный вход к мотонейронам флексора во время протракции и в результате маховое движение увеличивается по амплитуде. Аналогичный тормозный рефлекторный путь описан в системе управления полетом саранчи (Buggows, 1975). Здесь входы от рецепторов растяжения крыла, возбуждаемых при его поднятии, тормозят мотонейроны леваторной мышцы и возбуждают мотонейроны депрессорной (опускающей), вследствие чего ограничивается амплитуда поднятия крыла насекомого. У палочников внутрисегментарный тормозный путь от аfferентов волосковых пластин коксы действует так, чтобы сдмпфировать протракцию ноги и воспрепятствовать различным возмущениям, стремящимся сдвинуть ногу вперед (Dean, Wendler, 1983).

В рассмотренных примерах было показано влияние сегментарных тормозных рефлекторных контуров на установку ноги в конце маховой фазы, т. е. на АКП. Функционально аналогичные тормозные рефлексy были обнаружены в системе управления ног кошки и таракана; эти рефлексy задерживают переход от опорной фазы к маховой, если конечность нагружена. Другими словами, необходимым условием запуска маховой фазы в ПКП является разгрузка конечности (Pearson, Duysens, 1976). Ранее был рассмотрен рефлекторный контур отрицательной обратной связи, включающий S-волокно мышечного рецептора рака, который посредством возбуждения промоторной мышцы в конце ретракции ограничивает амплитуду движения ноги в опорной фазе и способствует переключению к маховой фазе. Принципиально тот же рефлекторный путь от безымпульсных рецепторов растяжения в основании плавательных ножек ограничивает амплитуду гребковой фазы у раков.

Наконец, в экспериментах с вызванной локомоции и лангустов в естественном диапазоне скоростей выяснилось, что положение конечности является важным параметром, влияющим на шагательную ритмику: ходьба животного может быть прервана, если не выполняются пространственные условия завершения как маховой, так и опорной фаз цикла, причем ни средние значения АКП, ни средние значения ПКП не зависят от скорости локомоции (Gruse et al., 1983)

Означают ли все рассмотренные примеры, что регуляция пространственных параметров локомоции у членистоногих ограничивается внутрисегментарными рефлекторными контурами, ограничивающими, как было показано, амплитуду движений в обеих фазах шага? Нет, конечно; однако существует значительная разница в регуляции АКП и ПКП у насекомых и ракообразных, связанная с различной силой межсегментарных влияний и специфическим временем их функционирования у тех и других животных. Межконечностные координирующие влияния выполняют две связанные функции, одна из них — физическая — связана с отслеживанием текущего положения идущих ног для управления постановкой конечностей на опору или, наоборот, удержания вне ее. Другая — тоническая — выражается в смещении средних значений АКП и ПКП в тех или иных условиях выполнения ходьбы, например, изменения нагрузки, которые будут рассмотрены далее.

Определенные различия в регуляции пространственных параметров ходьбы у насекомых и ракообразных выражаются, в частности, в том, что в отличие от насекомых у ракообразных АКП не следует строго за ПКП соседней антериальной ноги (Cruise et al., 1983). Возможно, что точное размещение соседних ног при локомоции является более важным для насекомых, карабкающихся по тонким веткам, стеблям и т. д., чем для ракообразных, передвигающихся по более устойчивым поверхностям и под водой, и на суше. Имеющиеся различия в регуляции пространственных параметров у тех и других животных, безусловно, связаны со спецификой организации временных координирующих влияний между сегментарными центрами управления.

Сравним, например, направленные антериально влияния соседних ног при ходьбе насекомых и ракообразных. У насекомых эти влияния тормозят начало маха передней ноги, сдвигая ее ПКП назад до тех пор, пока сам источник влияний — постериальная нога — находится в маховой фазе (Foth, Graham, 1983 a; Foth, Bassler, 1985 a, b). У рака также существуют направленные вперед влияния, но они активны лишь во время опорной фазы постериальной ноги, прерывая опорное движение передней (если она находится на опоре) или продлевая ее мах, они оказывают воздействие опосредованно на ПКП и АКП впереди идущей ноги.

Направленные в каудальном направлении координирующие влияния также обнаружены у насекомых (Bassler, Wegner, 1983), но и здесь они несколько отличаются от таковых у ракообразных. Таким образом, различие временных параметров координации может приводить и к различиям в пространственных параметрах ходьбы у различных представителей членистоногих животных.

В начале этого параграфа говорилось о том, что АКП конечностей членистоногих при ходьбе имеют значительно меньший

разброс значений, чем ПКП. Высокое постоянство установки ног в конце маховой фазы свидетельствует о достаточно широком значении этого феномена в мире членистоногих. Вендлер (Wendler, 1966) предположил существование синхронизирующего сигнала в пределах временного цикла шага для правильной координации движений ноги. Возможно, такой синхронизирующий сигнал и появляется в момент контакта конечности с опорой.

6.5. Как взаимодействуют программные и рефлекторные механизмы?

При анализе механизмов движений ног можно исходить из того факта, что программа управления ходьбой у всех членистоногих обладает некоторым общим предковым признаком — существование метахрональных волн активности, последовательно смещающихся в антериальном направлении от одного локального центра к другому. Первоначальное движение почти всегда является ретракцией сочленений всех конечностей (Dean, Wendler, 1984). Этот единовременный стартовый толчок представляет собой, по-видимому, наиболее эффективный способ создания мощного проприоцептивного притока афферентных сигналов в ЦНС и активации межсегментарных рефлекторных путей, вносящих свой вклад в плавную координированную протракцию последующей фазы шага. При этом первоначальная протракция, как правило, осуществляется задней ногой.

Центральная программа локомоции «интерферирует» с действиями межсегментарных рефлексов в значительно большей степени при медленной ходьбе, чем при быстрой. Об этом свидетельствуют и результаты экспериментов, проведенных на речных раках в условиях вызванной локомоции на тредбане в диапазоне естественных скоростей от 3 см/с до 10 см/с. Вариабельность пространственных параметров ходьбы была гораздо выше при малых скоростях, чем при больших. Это согласуется с общим различием между в определенной степени «автоматическим» ритмом ходьбы, наблюдаемым при высоких скоростях сильно возбужденных животных, и намного менее регулярными и модулируемыми ритмами, которые характеризуют медленную ходьбу и «исследовательское» поведение животных.

Возникает вопрос: а соответствуют ли динамические характеристики рефлекторной системы центральным программам локомоции? Ответ на этот вопрос не столь уж очевиден, как может показаться на первый взгляд. Например, было показано (Цукерман, 1982), что в системе регуляции пространственной ориентации речного рака две сенсомоторные системы — опорная и гравитационная — имеют различные амплитудно-частотные характеристики,

т. е. настроены на разные динамические диапазоны реагирования, причем опорная является более низкочастотной. Учитывая большой вклад рефлекторных механизмов при низких скоростях локомоции и, по-видимому, вообще инерционные свойства ножных рефлексов, можно было бы предположить «перекрытие» динамических диапазонов центральных и рефлекторных механизмов в низкочастотной области.

На самом же деле оказывается, что и в этой зоне перекрытия, например у омаров (Ayers, Davis, 1977 b), существует специфическая настройка ножных рефлексов на те скорости движения отдельных сочленений, которые встречаются при нормальной ходьбе. Иными словами, интенсивность вызванного рефлекторного разряда прямо связана с угловой скоростью движения сочленения. Поясним, что это означает. Известно, что ракообразные хорошо ходят во всех четырех направлениях. На примере движений отдельной конечности видно, что двигательные синергии при ходьбе в разных направлениях отличаются друг от друга. Ноги ракообразных приводятся в движение тремя основными классами мышц: мышцами опорной фазы, возвратной (маховой) фазы и бифункциональными мышцами (Ayers, Davis, 1977 a). Такую же классификацию можно привести и для мотонейронов:

1) некоторые мотонейроны разряжаются только во время маховой фазы шагового цикла. Длительность пачек этих мотонейронов остается постоянной во время изменений в периоде шага, независимо от направления ходьбы. Примером являются мотонейроны антериальной поднимающей (леваторной) мышцы коксо-базального сочленения;

2) другие мотонейроны, такие, как мотонейроны антериальной депрессорной мышцы того же сочленения, разряжаются только во время опорной фазы, причем длительность их пачек прямо зависит от периода шага, а, следовательно, все изменения частоты шагов можно отнести за счет вариации длительности пачек мотонейронов опорной фазы, за исключением ходьбы с самыми высокими скоростями;

3) наконец, «бифункциональные» моторные единицы разряжаются и во время силовой, и во время возвратной фазы цикла. Эти мотонейроны могут разряжаться пачками импульсов синергично с мотонейронами опорной или маховой фаз. Когда «бифункциональные» моторные элементы разряжаются пачками, длительность этих пачек изменяется с длительностью пачек мотонейронов, с которыми они синергичны (Ayers, Clagac, 1978).

У свободно передвигающихся животных используются два механизма различения моторного выхода при ходьбе в различных направлениях. Первый, когда бифункциональные мотонейроны разряжаются с различными частотами во время разных типов ло-

комоции, например, разряд тонического экстензорного мотонейрона наивысший, когда он «обслуживает» опорную фазу, и наименьший, когда выполняет маховую фазу (Ayers, Clagac, 1978). Вторым механизмом заключается в том, что для различных типов координации, соответствующих разным направлениям ходьбы, избирательно рекрутируются фазические мотонейроны. В пределах каждого типа координации частота разряда фазического мотонейрона остается неизменной в процессе изменений частоты шага; градиция мышечных усилий достигается изменением длительности пачек моторных импульсов (Spirito et al., 1972).

Возвращаясь к вопросу об избирательной настройке ножных рефлексов, отметим, что большинство таких рефлексов настроено на низкие скорости движения именно в бифункциональных моторных единицах, участвующих в опорном движении, а это прямо свидетельствует о функции компенсации нагрузки этими рефlekсами (Ayers, Davis, 1978). Однако, с функциональной точки зрения, рефлекторная система обеспечивает не только компенсацию переменной внешней нагрузки на исполнительно-двигательный аппарат во время локомоции. У членистоногих обнаружен также ряд «распределенных» рефлексов, обеспечивающих внутриконецностную связь «ведущего» сегмента ноги при том или ином направлении ходьбы с остальными «ведомыми» сегментами. Например, бифункциональная коксальная протракторная мышца, сокращаясь совместно с леваторной мышцей базиподита у раков, производит перенос ноги вперед при ходьбе вперед, а сокращаясь с депрессорной мышцей при ходьбе назад, обуславливает опорную фазу при ходьбе назад. Именно такого типа действия возникают при пассивных опускающе-поднимающих движениях коксобазального сочленения, которые соответственно активируют протракторную мышцу как в процессе маховой фазы при ходьбе вперед, так и в процессе опорной фазы при ходьбе назад (Ayers, Davis, 1977 b).

6.5.1. Что такое «однофазная» локомоция?

Современные представления об организации локомоторного двигательного поведения членистоногих основаны на существовании в ЦНС двух систем: центральной (программной) и периферической (рефлекторной). Однако, как уже можно было убедиться, вес проприоцептивных сигналов обратной связи может существенно варьировать при смене характера совершаемых движений. Особую значимость этот факт имеет для ракообразных, локомоторный «репертуар» которых включает уникальную в животном мире ходьбу боком и назад.

Если при ходьбе вперед и назад определяющими локомоцию

являются усилия, развиваемые в базальном торако-коксальном сочленении, а более дистальное, меро-карпоподитное сочленение, обеспечивающее движение в перпендикулярной плоскости, выполняет роль упругой распорки, при ходьбе боком эти сочленения выполняют обратные функции. Можно предположить, что в развитии усилий «ведущих» ТК-сочленений при ходьбе вперед и МК-сочленений при ходьбе боком основной вклад вносят центральные программные механизмы, а вспомогательную опорную функцию обеспечивают рефлекторные. Если это действительно так, можно было бы попытаться искусственно разделить действия обеих систем, специфически загружая одну и выключая другую. С этой целью был осуществлен следующий эксперимент. Известно, что диапазон естественных скоростей локомоции у речных раков ограничен следующими пределами: примерно от 4 см/с до 12 см/с. Мы попытались вызвать локомоцию раков на тредбане в диапазоне сверхнизких скоростей от 0,25 см/с до 1,5 см/с, преследуя при этом одну цель: специфически загрузить рефлекторную систему интактного животного, а посредством неадекватной скорости движения ленты тредбана «выключить» ЦГР (Макарова, Цукерман, 1986).

В результате экспериментально были получены два характерных типа ходьбы вперед. Конечности рака либо пассивно перемещались вместе с дорожкой тредбана во время «опорной» фазы, неестественно сильно сгибаясь при этом в МК- и ТК-сочленениях, а также нерегулярно совершая отрыв конечности от опоры и перенос ее по достижении крайнего заднего положения, либо увеличивали частоту шагов, резко сокращая их амплитуду за счет уменьшения угловых движений в ТК- и МК-сочленениях, т. е. начинали «частить», пытаясь выбежать из тредбана, о чем свидетельствовали значительные усилия, прикладываемые ими к вертикальному ограничителю пространственного перемещения.

Первый тип ходьбы, названный «однофазной локомоцией», так как животное активно совершало только часть шагового цикла — маховый перенос ног вперед, характеризовался полной утратой метахронизма и правильной межконечностной координации. Второй тип представляет собой, по-видимому, серии практически нормальных отрезков локомоции с описанной ранее относительной координацией. С точки зрения поставленной выше задачи наибольший интерес, конечно, представляет анализ однофазной локомоции. Как можно интерпретировать этот результат? Возможны три гипотезы: 1) наблюдаемый поведенческий феномен — это проявление активности асимметричного центрального генератора маховых движений, модель которого рассматривалась ранее; 2) перенос конечностей имеет чисто рефлекторное происхождение; 3) однофазная локомоция имеет смешанную природу и

включает центральную и периферическую компоненты мотонейронной активности.

Казалось бы, первая гипотеза — модель асимметричного генератора — хорошо объясняет полученный экспериментальный результат. В самом деле, периодическая активность генератора маховой фазы должна была бы осуществлять периодический перенос конечности по достижении ею ПКП. Заметим, однако, важную деталь: очень часто ноги животного «зависали» вверху, так и не завершив перенос их в АКП. Кроме того, скорость движения тредбана в этих экспериментах была на порядок ниже естественной скорости локомоции животного, поэтому иногда можно было заметить «включение» ЦГР при попытках животного убежать из тредбана в сторону или вперед.

Может ли однофазная локомоция иметь чисто рефлекторное происхождение? Думаем, что нет, так как сила сегментарных рефлексов обычно невелика, только во взаимодействии с центральными механизмами возбуждения мотонейронов они дают заметный двигательный эффект. Добавим также, что вызванные рефлексы, как описано выше, проявляются в диапазоне скоростей движения сочленений, близком к реальным скоростям локомоции интактного животного; в нашем же случае скорости движения были значительно ниже таковых. Остается третья возможность: обнаруженный поведенческий феномен сильно редуцированной ходьбы, названный «однофазной локомоцией» потому, что вторая фаза — ретракция — совершается пассивно вместе с медленно движущейся лентой тредбана, представляет собой «цепной рефлекс», пример которого описан у палочников (Bassler, 1986 b), правда, в децеребрированных препаратах.

Исходя из представлений о локальном ЦГР с положительной обратной связью, этот рефлекс имеет центральное происхождение и обусловлен переключением активности в замкнутом контуре ЛИ. Сам ЦГР при этом находится в неактивном состоянии, а фазические сенсорные сигналы, имеющие к нему доступ во время пассивной ретракции, вызывают указанное переключение на маховую фазу.

6.5.2. Координационные перестройки при изменениях нагрузки

Гравитационная нагрузка является решающим фактором в нервной регуляции координированной двигательной активности животных. Хорошую возможность для изучения ее влияний на параметры координации движений представляют ракообразные, если учесть, что многие из них, по существу, являются амфибиями, т. е. делят свое существование между сушей и водной средой

обитания. Диапазон изменений нагрузки при переходе из водной среды на сушу столь велик, что это непременно должно отразиться на силовых, временных и пространственных характеристиках двигательного поведения этих животных. Речные раки, например, при выходе на сушу «прибавляют» в весе в 10—12 раз, что, безусловно, должно быть связано с какими-то механизмами компенсации переменной нагрузки, обеспечивающими адаптивную перестройку двигательного поведения в изменившихся условиях внешней среды.

При свободной ходьбе под водой раки обычно развивают небольшие усилия по сравнению с передвижением по суше. Кроме того, амплитуда шагов животных, идущих по суше, почти в два раза меньше, чем при подводной локомоции (Grote, 1981). Отмечено также увеличение длительности опорной фазы движений ног при возрастании нагрузки у краба (Evoy, Fourtner, 1973), пресноводного рака (Barnes, 1977) и лангуста (Cruse, 1983). Наиболее явной реакцией на введение дополнительной нагрузки у краба является изменение временных характеристик шагового цикла. Дополнительная нагрузка приводит к тому, что частота шагов и, следовательно, скорость движения уменьшаются. Частота же разрядов опорных мышц при этом сохраняется. При общем уменьшении частоты шагов длительность фазы опоры возрастает, в то время как длительность маховой фазы остается довольно стабильной (Evoy, Fourtner, 1973).

Интересно сопоставить эти результаты с влиянием нагрузки на временные параметры шагового цикла у насекомых. Фот и Грэхем (Foth, Graham, 1983 a, b) изучали координацию движений взрослых палочников при ходьбе по легкому сдвоенному колесу в зависимости от приложенной к нему силы трения, т. е. создавали специфические условия воздействия нагрузки, параллельной продольной оси тела животных. Выяснилось, что при возрастании нагрузки до уровня порядка 4 мН длительность маховой фазы (протракции) вначале уменьшается до некоторого минимального значения, соответствующего ходьбе с высокой скоростью, и далее уже не зависит от периода. Другими словами, протракции ног животного при возросшей нагрузке совершаются настолько быстро, насколько это возможно при всех периодах шага. Наиболее подверженным влиянию параметром является средний период шага, увеличивающийся при высоких нагрузках, что соответствует результатам, полученным на ракообразных. Возрастание нагрузки свыше уровня в 4 мН увеличивает средний период шага, посредством увеличения времени, занимаемого ретракцией каждой ноги, оставляя, как было сказано выше, неизменным время протракции.

Наиболее примечательным, пожалуй, в описанных экспери-

ментах оказалось влияние возрастающей нагрузки на походку животного. Возрастание периода шага с нагрузкой при примерно постоянной задержке между началом махов ипсилатеральных задней (третьей) и передней (первой) ног изменяло относительную синхронизацию их протракций. Это приводило к замене обычной трехногой координации на новый тип, при котором, по крайней мере, четыре ноги активно совершают ретракцию в любой момент времени, а возврат ног в исходное состояние осуществляется диагональными парами. Эту модификацию двигательного поведения можно рассматривать как эквивалент переключения скоростей в колесных средствах передвижения.

Действительно, в технических средствах передвижения при возрастании нагрузки увеличение усилия сначала достигается за счет увеличения вращательного момента от силового источника. Если этого оказывается недостаточно, следует изменение коэффициента передачи между силовым источником (двигателем) и ведущими колесами для того, чтобы увеличить вращающий момент для колес. В системе управления ногами первой возможностью также является увеличение усилия, а в дальнейшем — одновременное вовлечение большего числа ног в такт ретракции, что и было обнаружено у палочника (Foth, Graham, 1983 a). Ранее уже отмечалось, что локальный центр управления движениями, используя сенсорные сигналы о нагрузке и текущем положении конечности при локомоции, контролирует относительную продолжительность фаз шагового цикла, т. е. отношение опора/мах. Как же в таком случае сказываются изменения нагрузки на межконечностную координацию?

Известен целый ряд экспериментов, связанных с аутономизацией конечностей у членистоногих, в которых удалось ясно показать, что нагрузка оказывает существенное влияние на межконечностную координацию, причем, что наиболее удивительно, изменения в координации практически одинаковы у насекомых и ракообразных. В частности, в случае аутономизации ноги у ракообразных циклические движения культи наблюдаются только тогда, когда другие ноги или хотя бы одна ипсилатеральная нога шагают нормально. Культа «шагает» примерно с тем же периодом, что и другие ноги, однако и у лангустов (Clagac, 1978), и у крабов (Barnes, 1975), и у палочников (Graham, 1977) происходят следующие изменения в относительной координации движений ног и культи: культа всегда движется синфазно со следующей антериальной интактной ногой, если аутономизировано несколько ног, последняя культа движется противофазно со следующей каудальной интактной ногой. Экспериментально показано, что это синфазное воздействие направлено каудально и убывает по силе при увеличении расстояния от интактной ноги. Такая синфазная

связь далеко не очевидна в поведении интактных животных и, следовательно, может быть интерпретирована как особый вид компенсирующего воздействия, специфически проявляющегося после аутоотомии конечности. Однако нога возобновляет нормальную координацию, как только ампутированная часть ноги заменяется искусственной подпоркой у рака (Grote, 1981) или у палочника (Wendler, 1966). Следовательно, ампутация или аутоотомия как таковые не могут являться причиной перестройки в координации движений конечностей, а вот связанные с экспериментальными нарушениями потери информации о нагрузке конечности способны вызвать эти перестройки. Таким образом, можно сделать вывод, что нагрузка является существенным параметром для выработки правильно скоординированной ходьбы у членистоногих животных.

Возникает вопрос: а какие адаптивные перестройки возникают в пространственных параметрах локомоции — АКП, ПКП и амплитуде шагов — при изменениях нагрузки у интактных животных? Например, изучавшимся экспериментальным животным — пресноводным ракам *Astacus leptodactylus* — приходится передвигаться как на суше, так и в воде по неровному грунту, преодолевая при этом разного рода подъемы и спуски, различные препятствия. Благодаря этому обстоятельству рак встречается в своей жизни с весьма разнообразными условиями нагрузки на опорно-двигательный аппарат. Причем, как уже было сказано, при выходе на сушу нагрузка может на порядок и более превышать нагрузку в водной среде. С целью приближения к реальным условиям воздействия нагрузки на интактное животное была разработана методика исследований вызванной локомоции на тредбане с изменяемой ориентацией опорной поверхности. При этом измерялись АКП, ПКП и амплитуда шагов как разность между антериальным и постериальным положениями конечностей при локомоции.

При сравнении пространственных параметров подводной (рис. 26) и сухопутной (рис. 27) локомоции в широком диапазоне скоростей движения ленты тредбана от 3 см/с до 10 см/с обнаружилось:

1. Смещение в каудальном направлении всего диапазона движений четвертой и пятой пар ног в условиях возрастания нагрузки.
2. Противоположные эффекты, оказываемые на амплитуду движений этих ног возросшей нагрузкой: увеличение амплитуды шагов четвертой ноги и уменьшение амплитуды пятой ноги.
3. Изменения пространственных параметров второй и третьей пар ног в подобных случаях не происходили либо они были незначительны.

Чем объясняются такие противоречивые изменения в пространственных параметрах? Рассмотрим вначале влияние нагрузки на движения четвертой ноги. При ходьбе вперед, как извест-

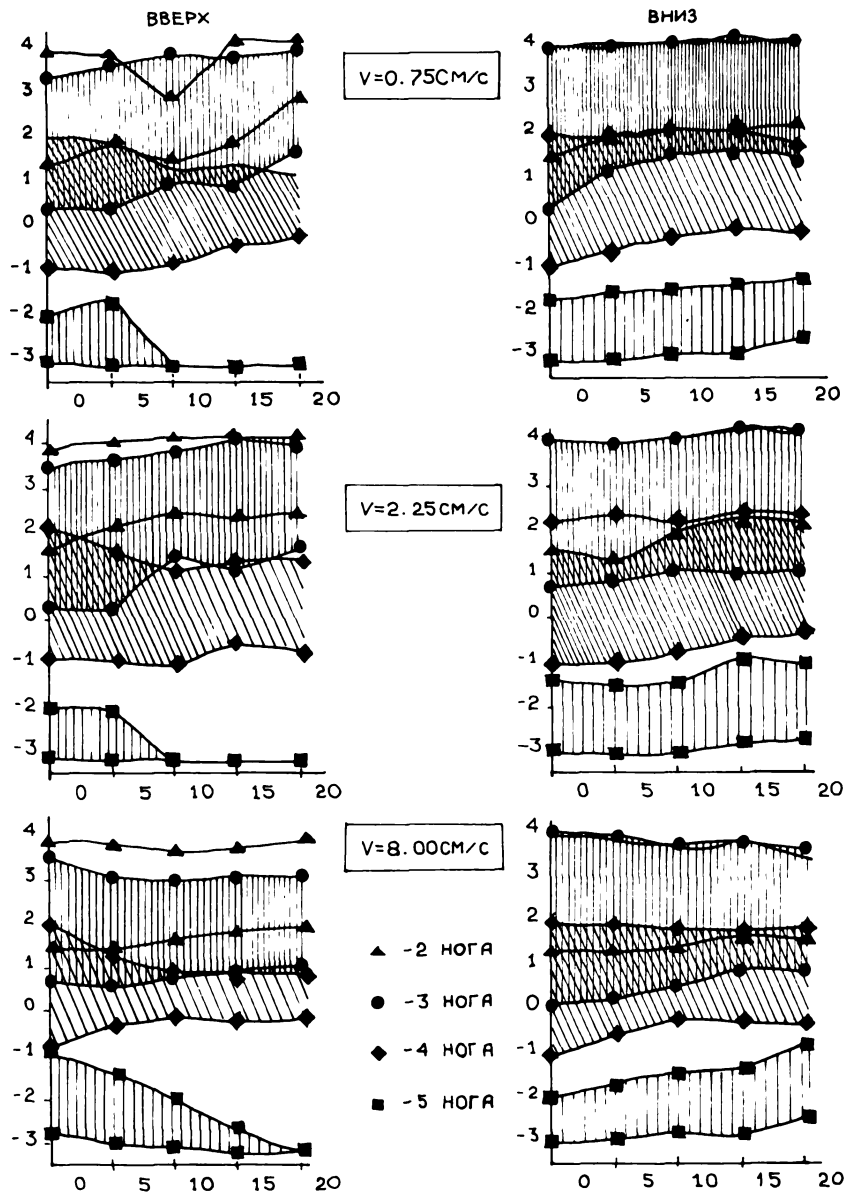


Рис. 26. Вызванная подводная локомоция рака на тредбане. Слева показана ходьба вверх, справа - вниз

СУХОПУТНАЯ ЛОКОМОЦИЯ

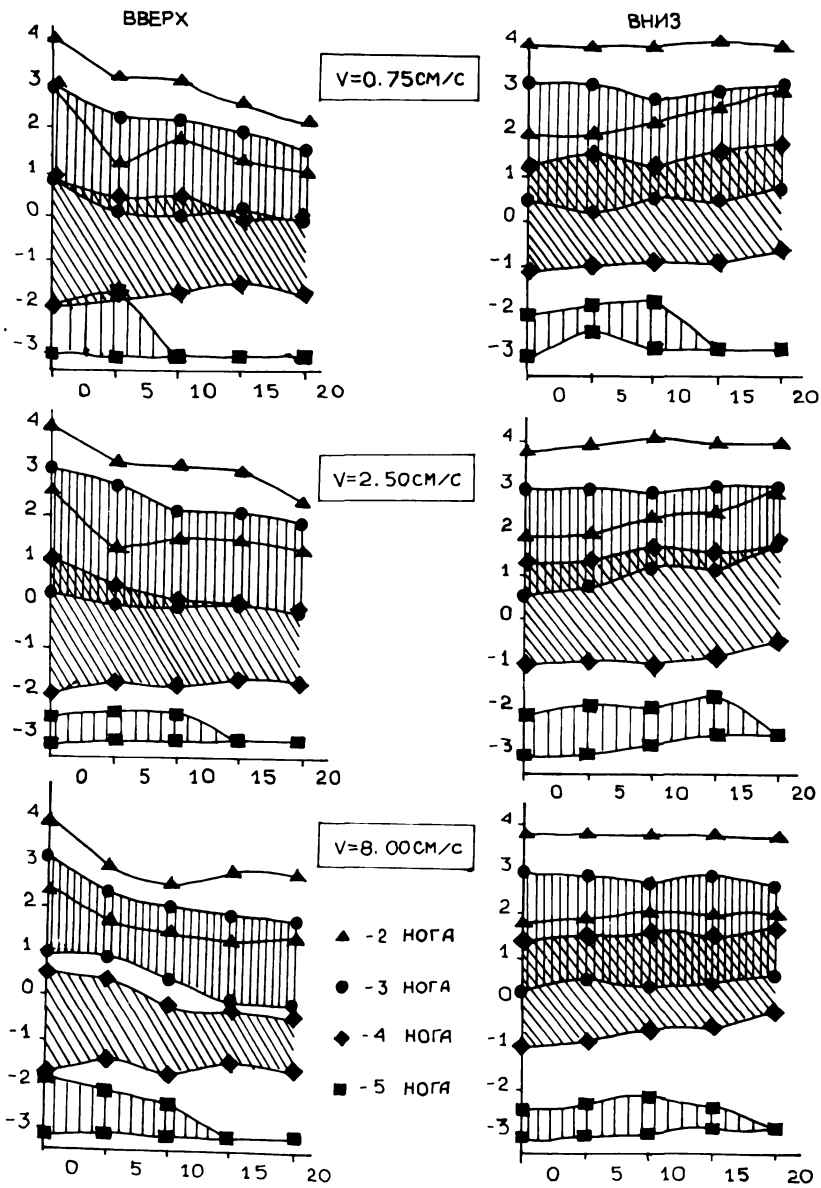


Рис 27 Вызванная сухопутная локомоция рака на тредбане Слева показана ходьба вверх, справа вниз

но, ноги ракообразных нагружаются неравномерно. Так, третья пара производит наибольшую вертикальную силу, а четвертая пара производит основную часть движущей силы (Klagner, Barnes, 1986). Поэтому именно для четвертой пары ног важно одновременное соблюдение двух условий при переходе из опорной в маховую фазу шагового цикла: а) нога должны быть разогнута, т. е. достичь в своем ПКП некоторого порогового значения, и б) нога должна быть разгружена. Как выполняются оба эти условия при переходе из одной среды в другую?

Если первое, позиционное условие на суше выполняется, когда нога достигает своего обычного, «подводного» крайнего положения, то второе условие, т. е. разгрузка конечностей, происходит значительно позже из-за большего веса животного на суше. Вследствие этого опорная фаза четвертой ноги должна удлиниться, а ПКП — сместиться в каудальном направлении. Экспериментальные результаты в точности подтверждают эти рассуждения: несмотря на смещение в каудальном направлении и АКП, и ПКП этой ноги амплитуда шагов возрастает благодаря большему смещению назад ПКП при сухопутной локомоции рака. С точки зрения биомеханики, смещение диапазона движений ноги в каудальном направлении дает выигрыш в силе толчка и способствует более эффективному продвижению тела вперед в условиях возрастания нагрузки.

У ракообразных обычно отмечается сдвиг в каудальном направлении ПКП, когда соседняя постериальная нога подвязана или аутоотомизирована, т. е. не участвует в локомоции (Cruse et al., 1983). Биологический смысл тонического механизма, сдвигающего диапазон движений ноги в каудальном направлении, когда следующая постериальная нога не может участвовать в ходьбе, возможно, заключается в замещении неработающей ноги и перенесении части нагрузки на переднюю интактную ногу. В наших экспериментах, однако, все ноги одновременно испытывали возрастание нагрузки при выходе на сушу, а результатом по-прежнему являлся сдвиг рабочего диапазона ноги назад. Следовательно, можно предположить, что влияние нагрузки опосредуется не только межконечностными координирующими каналами, но связано также с механизмом компенсации нагрузки внутри локального центра управления, что сказывается в адаптивном смещении назад ПКП четвертой ноги рака.

В литературе уже высказывались некоторые гипотезы, предполагающие существование различного рода позиционных сервомеханизмов, в которых положение ноги является управляемой переменной как во время опорной, так и маховой фаз (Cruse, 1980 a, b; Cruse et al., 1983). Недавно в своей работе на палочниках Крузе (Cruse, 1985 a, b) подверг прямой экспериментальной

проверке эти гипотезы. В результате оказалось, что положение ноги при локомоции не является сигналом для механизма управления по положению, контролирующего движение ноги во время опорной фазы. Вместо этого, по всей видимости, положение ноги является лишь важным параметром для принятия локальным центром «решения» об окончании опорной фазы и переходе к маху.

Развивая эту мысль далее с учетом полученных результатов, можно заключить, что текущее значение этого параметра (ПКП) устанавливается в ЦНС с помощью «вычисления» существующей в тот или иной момент внешней нагрузки, иными словами, нагрузка определяет положение ноги, в котором происходит переключение ее на маховую фазу. Если исходить из этого вывода, становится ясным, почему происходит увеличение амплитуды шага и смещение ПКП в каудальном направлении при движении по суше — нагрузка повышает порог отрыва ноги в конце опорной фазы.

Рассмотрим теперь позиционные изменения, вызываемые возрастанием нагрузки у наиболее каудальной пятой пары ног. Как уж отмечалось, уменьшение ее амплитуды происходит за счет большего смещения назад АКП, чем ПКП. Такое поведение пятой ноги связано с ее функциональным назначением при локомоции. Опираясь на опору далеко позади торакса, последняя пара ног при разгибании подталкивает тело вперед в направлении движения, т. е. выполняет толчковую функцию, в отличие от четвертой ноги, осуществляющей перенос всего тела. Целесообразность, с биомеханической точки зрения, направления толчка вдоль продольной оси, при возрастании нагрузки, — очевидна.

Однако один из наиболее важных и интересных результатов, на который следует обратить внимание, заключается в том, что существует заметная корреляция средних значений ПКП третьей и АКП четвертой ноги при изменениях нагрузки. Подчеркнем, что в условиях наших экспериментов можно выделить два поддиапазона, первый из которых соответствует подводной, а второй — сухопутной локомоции, причем второй поддиапазон характеризуется нагрузками на порядок выше, чем первый. В первом поддиапазоне при подводной локомоции животных вверх динамика средних значений ПКП третьей ноги свидетельствует о их сдвиге вперед, т. е. антериальном направлении. Противоположный характер имеет динамика средних значений АКП четвертой ноги при возрастании нагрузки: эти значения сдвигаются назад в каудальном направлении. Иными словами, имеется тенденция уменьшить перекрытие рабочих диапазонов соседних ног, т. е. захватить большее пространство локомоции при возрастании нагрузки. Адаптивный характер подобного эффекта очевиден, поэтому неудивительными выглядят результаты сопоставления с динамикой средних

значений пространственных параметров локомоции тех же ног при резком возрастании нагрузки в условиях сухопутной ходьбы животных вверх. И здесь наблюдается та же тенденция — стремление минимизировать перекрытие диапазонов движения соседних ног, однако сразу же бросается в глаза положительная корреляция тех же АКП четвертой и ПКП третьей ноги в условиях резкого возрастания нагрузки на суше.

Складывается впечатление, что такое переключение, а точнее трансформация отрицательной корреляции пространственных параметров соседних ног в положительную, есть результат включения какого-то механизма межсегментарной координации, используемого животными в условиях повышенных нагрузок при ходьбе на суше. Вполне возможны в данном случае следующие рассуждения: возрастание нагрузки в условиях подводной локомоции компенсируется локальными центрами управления посредством увеличения двигательных усилий каждой из рассматриваемых конечностей. Однако при больших нагрузках на суше единственной возможностью, быть может, остается изменение межконечностной координации, т. е. переход к увеличению числа одновременно совершающих опорную фазу ног, а это достижимо только при соответствующем «вмешательстве» межконечностных координирующих каналов синфазного действия.

Простой, но эффективный путь, с помощью которого достигается определенный тип походки, т. е. межконечностной координации при локомоции, — это взаимодействие локальных центров управления друг с другом, а не управление ими сверху. У членистоногих каждый исполнительный орган — конечность или придаток тела — находится под управлением локального двигательного центра, который сообщается с другими такими же центрами системой межцентральных и периферических связей, в частности, в условиях возросшей нагрузки именно взаимодействие локальных центров, а не команда сверху обуславливает переход животного на такую походку, при которой число одновременно ретрактирующих (совершающих опорную фазу) ног увеличивается.

В задачу мозга входит установление посредством нисходящих команд относительного уровня активности двигательных центров на основе текущего анализа многочисленных факторов внешней среды: от концентрации феромонов до визуальных стимулов. Поясним эту мысль следующим образом. Обычно локомоторное поведение животных редко осуществляется строго прямолинейно и, по существу, представляет собой непрерывную смену направлений перемещения в пространстве. Ясно, что направление пространственного перемещения зависит от двигательных усилий, развиваемых в фазе опоры ипсилатеральными конечностями: при возрастании усилий, а также времени ретракции правосторонних

конечностей животное поворачивается влево и наоборот. Следовательно, изменение направления локомоции осуществляется посредством билатеральной координации двигательных усилий его конечностей. Во многих случаях существенным сигналом для изменения направления локомоции является обнаружение животным направления действия внешнего стимула (так называемые тропизмы — фототропизм, хемотропизм и т. д.). Так, у речного рака хеморецепция направляет пищедобывательное двигательное поведение с помощью соответствующих экстероцентивных входов, расположенных на первой клешненосной паре конечностей и антеннах (Кан, 1976). Песчаный скорпион очень точно определяет направление нападений на мелких животных и осуществляет его благодаря своим высокочувствительным тарзальным щелевидным сенсиллам ног, причем делает он это по разнице во времени стимуляции левых и правых ног, а не по относительной интенсивности приходящих сигналов (Броунел, 1985). Таким образом, асимметричный характер возбуждения лево- и правосторонних ипсилатеральных центров управления конечностями создает необходимую предпосылку для смены направлений пространственных перемещений животного в естественных условиях жизнедеятельности.

Оба известных типа походок членистоногих животных — метакрональный и чередующийся — отражают специфический характер деятельности нервных координирующих механизмов, осуществляющих взаимодействие локальных центров управления в тех или иных условиях внешней среды и в зависимости от типа решаемых животными двигательных задач. В частности, в реакциях бегства конечности членистоногих движутся быстро и не приспособливаются к изменяющимся условиям среды. Характерный при этом способ передвижения — походка с чередующейся межконечностной координацией — указывает на преобладание центральных связующих механизмов. Другое дело при медленной ходьбе, когда нагрузка, ориентация опорной поверхности, ее микроструктура оказывают значительно большее влияние на движения конечностей благодаря периферическим рефлекторным каналам межконечностного взаимодействия.

Итак, координация движений идущего животного складывается под воздействием двух факторов: центрального и периферического. Что следует понимать под этими факторами? Локальный центр управления движениями одновременно с посылкой сигналов к собственной конечности передает эфферентную «копию» к соседним центрам по системе межцентральных связей, образованных аксонами координирующих интернейронов. Так, в системе управления плавательными ножками рака зарегистрирована «копия» гребковой фазы активности, которая передавалась в анте-

риальном направлении к соседнему локальному центру абдоминального отдела ЦНС (Paul, Mulloney, 1986). Взаимодействие локальных центров управления, осуществляемое с помощью подобных межцентральных связей, по-видимому, и является той основой метахронального ритма движений отдельных конечностей или придатков, которая определяет фазовые отношения между ними при локомоции.

Второй важный фактор, определяющий межконечностную координацию у всех членистоногих,— это мощный проприоцептивный комплекс временных сигналов, сообщающих о текущем состоянии опорно-двигательного аппарата в ростральном и каудальном направлениях вдоль цепочки ганглиев. Периферические рефлекторные каналы осуществляют модуляцию амплитуды и частоты ритмических движений исполнительно-двигательного аппарата. Почему локомоция членистоногих всегда начинается с опорного, т. е. с силового движения конечностей? Это, по всей видимости, может являться предпосылкой к тому, чтобы единовременный старт конечностей создал мощный проприоцептивный приток афферентных сигналов, осуществляющих активацию межсегментарных рефлекторных каналов, что, в свою очередь, способствует установлению правильных межконечностных отношений при локомоции.

Однако, как уже отмечалось выше, относительная роль центральных и периферических компонент в регуляции межконечностной координации движений может сильно варьировать у различных представителей членистоногих животных — от сильных межцентральных связей у тараканов и некоторых других быстро бегающих насекомых до очень слабых у речных раков. Более того, даже у одних и тех же ракообразных соотношения центральных и периферических механизмов в различных двигательных системах сильно отличаются. Например, в системе уже упоминавшихся плавательных ножек, по-видимому, межцентральные взаимодействия имеют значительно больший вес, чем периферические, что определяет четкий метахрональный ритм биений этих придатков. В то же время в системе управления торакальными конечностями у раков значительно большую значимость приобрели двусторонние межконечностные рефлекторные связи, специфически активные в определенные фазы шагового цикла. Активность антериально направленных рефлекторных связей здесь синергична маховым движениям: их влияния либо продлевают протракцию впереди идущей ноги, либо переключают на нее эту ногу, если она находилась на опоре. Постериально направленные рефлекторные воздействия, наоборот, являются синергистами опорного движения: они продлевают ретракцию задней ноги или вызывают переключение на нее, если эта нога находилась в маховой фазе.

Поскольку в локомоции у ракообразных участвуют по четыре ипсилатеральных ноги с каждой стороны животного, то пространственно-временная суммация рефлекторных воздействий в управлении движениями каждой конечности может приводить к тому, что они будут «противоборствовать», сталкиваться друг с другом при различных случайных отклонениях от нормальной координации. Эти столкновения, как было показано выше, будут приводить к восстановлению нормальных фазовых отношений конечностей. Таким образом, состояние бистабильной системы, какой является каждый локальный центр управления движениями, зависит от баланса силы двух противоположно направленных (один в ростральном, другой — в каудальном) межконечностных рефлекторных каналов.

Качественно иной смысл имеют координирующие взаимодействия в управлении конечностями у насекомых. Антериально направленные координирующие влияния задерживают ногу в опорной фазе, если при этом задняя находится в маховой фазе, создавая тем самым условия для противофазной координации соседних ног. Постериально направленные координирующие связи у крупных насекомых — палочников также затормаживают на некоторое время переход от опорной к маховой фазе; такая избыточность координирующих связей, стремящихся удержать конечность на опоре, по-видимому, отражает тот факт, что для насекомых, перемещающихся по более неустойчивым поверхностям — стеблям, листьям и т. д., нахождение ноги на опоре, когда соседние ноги совершают протракцию, играет более важную роль.

Описанные временные координирующие взаимодействия у членистоногих, по всей видимости, еще не исчерпывают всего их многообразия. Об этом свидетельствует, в частности, сильная синфазная связь между ногами, специфически проявляющаяся как у насекомых (Cruse, 1980 a, b, 1985 b), так и у ракообразных (Cruse, 1983) при возрастании нагрузки. Вообще нагрузка является важнейшим параметром, определяющим временные, силовые и пространственные характеристики локомоции членистоногих. Изменения нагрузки вызывают координационные перестройки пространственных параметров АКП, ПКП, амплитуды и рабочего диапазона движений ног вследствие деятельности временных координирующих взаимодействий между локальными центрами управления движениями. Сравнение экспериментальных данных, полученных на речных раках в условиях подводной и сухопутной локомоции на тредбане, показало, что перечисленные параметры, в особенности основных движущихся пар конечностей (третьей и четвертой), претерпевают существенные изменения при сильном возрастании нагрузки, благодаря включению координирующих механизмов синфазного действия. Таким образом, наблю-

даемая межконечностная координация членистоногих определяется деятельностью каналов противофазного и синфазного действия между локальными центрами управления движениями конечностей.

Глава 7. РЕГУЛЯЦИЯ ПОЗЫ У ЧЛЕНИСТОНОГИХ ЖИВОТНЫХ

Всякое движение животного начинается из некоторой позы и завершается принятием какой-то позы. Каждая поза членистоногих характеризуется специфическим расположением конечностей и положением брюшка. Хорошо известен целый ряд поз, отражающих тот или иной тип поведения — «поза защиты» от врагов, поза «угрозы» при нападении и т. д. При выборе позы постановка ног на опоре имеет важное значение для животного, поскольку это определяет уровень удержания тела над опорой и его ориентацию, а значит, и визуальный контроль пространства перед собой. У ракообразных (речных раков, лангустов и омаров) и насекомых (скорпионов, саранчи и кузнечиков), обладающих крупными мультисегментарным брюшком, изменение его позы влияет на ориентацию тела, так как смещает центр тяжести этих животных, что, в свою очередь, компенсируется новым расположением конечностей на опоре.

Системы двигательного управления существуют в организме животного в тесной взаимосвязи. Эта взаимосвязь в одних случаях обуславливает коактивацию различных придатков и конечностей, «припасовывая» их движения координированным образом, например в реакциях равновесия. В иных случаях изменение положения одних частей тела «выключает» другие, как это происходит, в частности, в системе управления уropодами при определенных положениях брюшка у рака. Во всех этих случаях в регуляции позы принимают участие проприоцептивные системы (хордотональные органы, волосковые механорецепторы, мышечные и кутикулярные рецепторы напряжения), центральный интернейронный аппарат и тонические нервно-мышечные системы ног и брюшка. По-видимому, общебиологическую значимость имеет один из классических принципов, открытых для позвоночных животных еще Магнусом (1962), о том, что влияние положения тела и установки конечностей на направленность последующих двигательных актов является тоническим и связано с возбудимостью тех двигательных центров нервного управления, в которые приходят команды высших уровней.

7.1. Морфофункциональные характеристики позных интернейронов брюшка рака

В течение двух последних десятилетий считалось, что по крайней мере некоторые поведенческие реакции беспозвоночных производятся в ответ на центральное возбуждение одного или нескольких премоторных интернейронов, которые вызывают координированную активность в группах мотонейронов. Первыми из таких премоторных интернейронов, которые были детально изучены, оказались интернейроны, изолированные в вентральной нервной цепочке (межганглионарной коннективе) рака (Wiersma, Ikeda, 1964; Kennedy et al., 1966; Atwood, Wiersma, 1967). С тех пор многочисленные премоторные интернейроны были идентифицированы у членистоногих, моллюсков и аннелид (Балабан, Литвинов, 1977; Kovac, 1974 a; Bowerman, Larimer, 1976; Fredman, Jahan—Parwar, 1983), которые в силу их способности при электрической стимуляции вызывать координированные двигательные эффекты получили название «командных». Наиболее интенсивно изучались премоторные «командные» интернейроны (КИ), которые управляют положениями брюшка десятиногих ракообразных — омаров, langустов и речных раков.

Брюшко ракообразных (рис. 28) представляет собой многозвенную структуру сочленованных сегментов, в каждом из которых расположены по две пары поверхностных мышц-антагонистов. Сокращения этих мышц определяют величину межсегментарных углов. Было замечено, что, стимулируя токком некоторые интернейроны, можно вызвать перевод брюшка в определенное положение (Evoy, Kennedy, 1967; Kennedy et al., 1967). В соответствии с продуцируемыми двигательными эффектами интернейроны, инициирующие сгибание брюшка, назвали флексорными (сгиба-

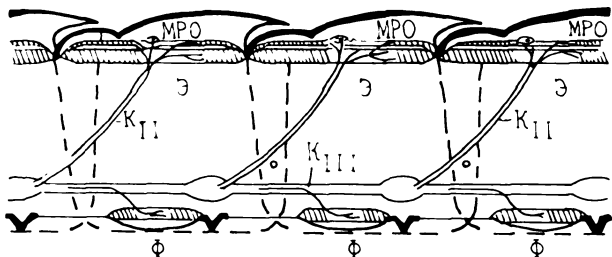


Рис. 28. Схематическое представление поверхностных тонических мышц, их иннервация и экзоскелета трех последовательных сегментов брюшка рака по Fields et al., 1967. Обозначения: Э экстензоры, Ф флексоры, К_I и К_{III} — корешки, иннервирующие эти мышцы

тельными), а вызывающие противоположное действие — экстензорными (разгибательными) КИ.

Несмотря на то, что уже многое известно о двигательных эффектах электрической стимуляции КИ, синаптические взаимодействия этих интернейронов, характер вовлечения ими мотонейронов до самого последнего времени оставались неизвестными. Здесь еще необходимо отметить, что, как правило, для стимуляции КИ использовались высокочастотные до 100 имп/с токи, что может быть несвойственно уровню активности этих нейронов в естественных условиях жизнедеятельности животного. Изначально предполагалось, что КИ могут образовывать прямые синаптические связи либо непосредственно с мотонейронами, либо опосредованно через другие, так называемые «управляющие» интернейроны, ответственные за наблюдаемые паттерны реципрокной активности флексорных и экстензорных мотонейронных пулов. Такая организация предполагает независимое управление каждым КИ лишь по «вертикали» нейронной организации. Все попытки обнаружить взаимодействия «по горизонтали» до недавнего времени были безуспешны, так как ограничивались внеклеточными методами (Williams, Larimer, 1981; Tompson, Page, 1981; Miall, Larimer, 1982).

Дополнительная сложность для понимания структурно-функциональной организации систем регуляции поз брюшка заключается в том, что сгибания и разгибания этого исполнительного органа могут быть вызваны стимуляцией командных волокон, выделенных и в окологлоточных коннективах. Вряд ли это является простым дублированием. Вместе с тем неизвестно, каким образом связаны эти волокна с теми КИ, которые были обнаружены в абдоминальном отделе ЦНС раков. Правда, к настоящему времени уже идентифицировано большое число «позных» КИ, многие из которых снабжены аксонными отростками, направляющимися из головного «мозга» к наиболее каудальному ганглию. Хотя тела этих нейронов идентифицированы во многих ганглиях, их аксонные окончания найдены только в 6-м абдоминальном ганглии (Larimer, Jellies, 1983). Вообще морфологическая организация позных интернейронов весьма своеобразна: аксоны многих клеток, выйдя из ганглия в межганглионарную коннективу, часто раздваиваются, направляясь к головному и последнему абдоминальному ганглиям, образуя систему параллельных интернейронных путей в восходящем и нисходящем направлениях в ЦНС.

Существует, правда, определенная морфологическая специфичность позных сгибательных и разгибательных интернейронов в рассматриваемой двигательной системе. Значительное число вызывающих сгибание интернейронов посылают свои аксоны через окологлоточную коннективу к головному мозгу, хотя их клеточные тела могут быть расположены в абдоминальном, торакаль-

ном или подглоточном ганглиях. В противоположность сгибаемым разгибательные интернейроны очень редко посылают свои аксоны через окологлоточную коннективу в мозг, т. е. восходят выше торакального уровня ЦНС (Larimer, Moore, 1984). Это, по-видимому, отражает функциональную важность инициации разгибательных движений брюшка на более низком, торакальном уровне ЦНС, где, как будет показано далее, находится мощный источник рефлекторных влияний на положение брюшка.

Новейшие исследования с помощью внутриклеточных методик системы регуляции поз открыли необычно сложную организацию интернейронов, которые, строго говоря, теперь уже нельзя назвать просто «командными». Оказалось, что в дополнение к параллельной организации имеются признаки ее иерархичности. Так, между позными командными интернейронами выявлены обширные однонаправленные синаптические взаимодействия, включающие по меньшей мере два уровня. Какие же это взаимодействия? Между всеми исследованными до сих пор парами интернейронов, вызывающими противоположные двигательные эффекты, в основном наблюдалось центральное торможение, а у интернейронов со сходными двигательными эффектами обнаруживались возбуждающие односторонние взаимодействия. Казалось бы, что этого и следовало ожидать в основе центральной организации позных реакций брюшка. Ведь именно такие взаимодействия должны лежать между интернейронами в основе реципрокности и синергии, т. е. координированной активности сегментарных мотонейронов. Между тем и в данной системе, как и прежде, были найдены, правда, пока только в 3-м и 5-м абдоминальном ганглиях, безимпульсные ЛИ, которые опосредовали локальное тормозное воздействие экстензорных позных интернейронов на флексорные мотонейроны (Jellies, Larimer, 1985). Таким образом, и в данной системе, по крайней мере частично, используется механизм торможения антагонистов с помощью ЛИ.

Последние исследования Ларимера и его сотрудников недвусмысленно показывают, что отдельные интернейроны, способные производить координированную регуляцию положений брюшка, не являются независимыми, как казалось ранее, а обладают обширными взаимодействиями как по «вертикали», так и по «горизонтали» нейронной организации. Какой отсюда следует вывод? В естественных условиях регуляция положений брюшка интактного животного скорее всего осуществляется группами взаимодействующих командных нейронов. По-видимому, рано пока говорить о конкретных нейронных схемах взаимодействия интернейронов, тем не менее становится очевидным использование в данной системе как параллельных, так и последовательных процессов.

В заключение отметим, что, подобно рассмотренным ранее

ритмическим типам двигательной активности членистоногих, тонические, позные движения также обуславливаются характерным паттерном, т. е. моторной программой, свойственной принятию определенной позы животного. Функционально моторная программа в рассматриваемой системе представляется следующим образом: флексорный интернейрон при электрической стимуляции производит разряд в возбуждающих эфферентных нейронах флексоров и тормозит активность периферического тормозного нейрона того же мотонейронного пула. Одновременно тормозятся возбуждающие мотонейроны экстензорного пула и активируется его периферический тормозный нейрон. Стимуляция экстензорного позного интернейрона приводит к противоположному эффекту, хотя реципрокность внутри экстензорных возбуждающих и тормозного мотонейронов, а также между экстензорным и флексорными мотонейронами в этом случае выражена в меньшей степени (Fields et al., 1967).

7.2. Сенсорная регуляция позы ракообразных

Итак, в основе центральной организации системы регуляции поз брюшка лежит группа взаимодействующих сгибательных и разгибательных командных интернейронов и, насколько можно судить по имеющимся данным (Jellies, Larimer, 1985), небольшая группа безимпульсных локальных интернейронов, идентифицированных в 3-м и 5-м абдоминальных ганглиях. Новым неожиданным открытием явилось то, что указанные КИ, т. е. премоторные интернейроны, ответственные за координированные движения брюшка, реагируют на тактильную стимуляцию обширных зон экзоскелета, т. е. служат одновременно и сенсорными интернейронами. До сих пор считалось, что КИ находятся достаточно «далеко» от сенсорных входов. Теперь же на основе их реакций на сенсорную стимуляцию удается выделить по крайней мере двухуровневую организацию.

Интернейроны нижнего уровня легко активируются с относительно коротким латентным периодом, тонически разряжаясь импульсами на тактильные стимулы. Клеточные тела этих интернейронов идентифицированы в последнем 6-м абдоминальном ганглии. Для другой части интернейронов установить расположение клеточных тел не удалось, хотя по виду импульсной активности аксонов, проходящих через 3-й, 4-й и 5-й абдоминальные ганглии, их можно отнести к интернейронам I типа, т. е. нижнего уровня (Jellies, Larimer, 1986). Установлены также хорошо выраженные рецептивные поля интернейронов I типа, которые перекрываются на хвостовом плавнике, причем практически всегда реакции этих интернейронов на механосенсорную стимуляцию являются возбуждающими

Описанная группа интернейронов I типа, как оказалось, является пресинаптической по отношению к другой группе интернейронов (II тип). У этих интернейронов наблюдаются уже только подпороговые сенсорные влияния, имеются и морфологические отличия интернейронов II типа: их тела лежат в более рostrальных 2-м—5-м абдоминальных ганглиях (Jellies, Larimer, 1986). Реакции на тактильную стимуляцию указанных интернейронов носят значительно более переменный характер, чем ранее описанные, причем зачастую являются тормозными или возбуждающими. Приведенные факты позволяют говорить о том, что указанные интернейроны II типа занимают более высокий уровень в иерархической организации системы регуляции поз брюшка.

Другой эффективный источник рефлекторных влияний на позы брюшка расположен в торакальных ножках животных и, по-видимому, связан с проприоцептивными сигналами, поступающими от хордотональных органов. Позные, тонические разгибания брюшка могут быть вызваны потерей контакта с опорой, в частности, неожиданным опусканием платформы, на которой находится животное, или, наоборот, подъемом животного с опоры (Larimer, Eggleston, 1971; Sokolove, 1973; Page, 1975 b) и даже простым сгибанием меро-карпоподитного сочленения одной лишь второй торакальной ноги (Page, Jones, 1982 a, b). В наших экспериментах на интактных раках было показано, что абдоминальные позные разгибания являются частью общей реакции равновесия животного при изменении ориентации опоры. Еще один рефлекторный канал регуляции позы брюшка связан с органами равновесия — статоцистами, и, как было установлено, гравитационные амплитудно-частотные характеристики смещены в высокочастотную область, т. е. являются более быстрыми по сравнению с опорными реакциями (Цукерман, 1982).

Хотя отсутствие повторяемости в паттернах мотонейронной активности при неритмических поведенческих реакциях, например таких, как регуляция поз животного, затрудняет их анализ в электрофизиологических экспериментах, тем не менее эти реакции всегда имеют то несомненное преимущество, что они инициируются ограниченным набором сенсорных стимулов. В системе регуляции поз брюшка у раков такими сенсорными входами являются тактильный, проприоцептивный от рецепторов опорно-двигательного аппарата и гравитационный. Определенный интерес вызывает сравнение паттернов мотонейронной активности, т. е. моторных программ, сопровождающих разгибание брюшка при различных рефлекторно вызванных ответах и электрической стимуляции командных интернейронов.

Рефлекторно вызванные реакции флексорных и экстензорных мотонейронов брюшка во многом сходны, несмотря на использо-

вание различных стимулов типа «лифт», «платформа», сгибание МК-сочленения или легкое прикосновение к определенным частям экзоскелета. В частности, общим феноменом оказывается возбуждающее действие сгибания МК-сочленения (Page, Jones, 1982 b) или тактильной стимуляции экзоскелета (Jellies, Larimer, 1986) на флексорные и экстензорные мотонейроны. Во многих случаях этот разряд мотонейронов не создает реального движения брюшка, которое занимает какое-то промежуточное положение. В случае же, когда осуществляются полные разгибания, имеет место сильное возбуждение синергистов разгибания и одновременное подавление активности их антагонистов, т. е. флексорных мотонейронов (Page, Jones, 1982 b).

Если же сопоставить моторную программу, вызываемую стимуляцией командного волокна окологлоточной коннективы (Evoy, Kennedy, 1967; Fields et al., 1967; Page, 1975 a, 1978), с разрядом мотонейронов во время полного разгибания брюшка, вызванного рефлекторно, например, сгибанием МК-сочленения ноги, оказывается, что в последнем случае двигательная реакция имеет более короткий латентный период и характеризуется менее полной реципрокностью. Так, латентные периоды разгибаний, вызванных стимуляцией командного волокна в окологлоточных коннективах, находятся в пределах 0,5–2 с (Page, 1975 a, 1978), а ответы на сгибание МК-сочленения начинаются в пределах 100 мс (Page, Jones, 1982 b).

Указанные различия могут свидетельствовать о том, что поздние разгибания брюшка у интактных животных создаются не за счет разряда отдельных командных интернейронов, что подтверждает ранее сделанный вывод, а системой параллельных и взаимодействующих интернейронов, получающих входы на различных уровнях ЦНС. Интересно, что обычно более каудальный 5-й сегмент активируется раньше 1-го абдоминального сегмента. Это обстоятельство указывает на то, что либо интернейроны, возбуждающие постериальные сегменты, имеют большую скорость проведения, чем управляющие первым сегментом, либо они имеют меньше синаптических задержек в своих проводящих путях (Page et al., 1984).

7.3. О механизме компенсации переменной нагрузки

Тонические мышечные рецепторные органы (МРО) – парные механорецепторные образования — расположены параллельно с экстензорными мышцами 1-го и 5-го сегментов. Последнее обстоятельство свидетельствует о том, что МРО являются датчиками длины мышц подобно мышечным веретенам позвоночных (Гранит, 1973; Сомьен, 1975; Батуев, 1976; Тамар, 1976) и служат элемента-

ми проприоцептивной системы, чувствительной к сгибаниям брюшка (Fields, 1966; Fields et al., 1967).

При пассивном сгибании межсегментарного сочленения брюшка натяжение мышцы увеличивается, в результате деформации дендритов рецепторной клетки МРО частота ее разрядов возрастает (Эрохи, 1973; Eyzaguirre, Kuffler, 1955; Wiersma et al., 1953). Активность рецепторной клетки МРО вызывает рефлекторное возбуждение экстензорного мотонейрона Е2, который иннервирует большинство мышечных волокон экстензорной мышцы и производит в них наибольшие соединительные потенциалы. Другими словами, имеется эффективный путь рефлекторного возбуждения экстензоров брюшка, который противодействует налагаемому извне сгибанию. Предполагается, что, как и большинство подобных рефлексов сопротивления, данный рефлекторный контур отрицательной обратной связи служит для стабилизации пространственного положения брюшных сегментов (Fields, 1966).

Гипотеза сервомеханизма (Page, Sokolove, 1972) предписывает рецепторной клетке МРО функцию определения разности между действительной длиной экстензорной мышцы и некоторой центрально заданной «желаемой» длиной. Последнее обстоятельство позволяет рассматривать МРО как детектор «ошибки», определяющий относительную разность длин рабочей и рецепторной мышц в периферическом сервомеханизме. «Желаемая» длина экстензоров или «установочная» точка сервомеханизма сообщается на периферию путем избирательной активации мотонейрона Е4, иннервирующего одновременно и рабочую, и рецепторную мышцы, обеспечивая тем самым их совместное сокращение в отсутствие нагрузки. Поскольку сокращение рецепторной мышцы в этом случае является практически изотоническим, активность МРО будет низка и соответственно вклад сервомеханизма в развитие напряжения рабочей мышцы мал.

В случае возрастания нагрузки на брюшко сокращение рабочей мышцы отстает от рецепторной, что вызывает натяжение последней и возбуждение рецепторной клетки МРО. Это обусловит рефлекторное возбуждение мотонейрона Е2, который, в свою очередь, сообщит добавочный эфферентный приток экстензорной мышце, необходимый для достижения «желаемой» позиции. Функцию МРО как детектора «ошибки» в периферическом сервомеханизме подтверждает сравнение импульсной активности рецептора при произвольных разгибаниях брюшка и крайней изометрической нагрузки на нем. Пожалуй, один из наиболее важных результатов заключается в том, что в условиях сдерживаемых разгибаний брюшка рефлекторно возбуждается не только мотонейрон Е2, но рекрутируются и другие мотонейроны, а именно Е3 и Е6, иннервирующие экстензоры (Sokolove, 1973).

Последний факт означает, что развитие максимальных мышечных напряжений происходит с участием центрального интернейронного аппарата, получающего сигнал «ошибки» с периферии. И действительно, морфологическая основа такого «восприятия» существует: известно, что МРО-афференты брюшка при входе в ганглий разветвляются и восходят вплоть до головного мозга (Wiersma, 1958). Другая ветвь каждого сегментарного МРО следует в каудальном направлении (Alexsandrowich, 1951), по всей видимости, вплоть до 6-го абдоминального ганглия.

Хорошее подтверждение гипотеза сервомеханизма получила в электрофизиологических экспериментах, в которых, используя внеклеточную стимуляцию командных волокон в околопищеводной коннективе рака, удалось выделить два класса интернейронов, один из которых при электрической стимуляции возбуждал мотонейроны, иннервирующие только экстензорные мышечные волокна, а именно E2, E3, E6, а другой — специфически возбуждал только мотонейроны E4, которые иннервируют и рецепторные, и рабочие мышечные волокна (Page, 1975 а).

Надо сказать, что вопрос о роли рецепторов растяжения в механизме компенсации переменной нагрузки в литературе имеет противоречивое толкование. Попытки прямого экспериментального исследования роли МРО в компенсации нагрузки предпринимались дважды. Так, разгибательные движения брюшка против жесткого ограничителя, вызванные у интактных животных при естественной стимуляции (опускание платформы), сопровождались резким возрастанием активности рецепторной клетки МРО и последующей активацией эфферентов экстензорного пула (Sokolove, 1973). В то же время разгибание брюшка под нагрузкой, вызванное электрической стимуляцией отдельных командных волокон, не всегда сопровождается рецепторной активностью МРО; последнее привело к сомнению в том, что элементами, чувствительными к нагрузке, являются мышечные рецепторы (Page, 1978). Полученные результаты отражают, по-видимому, различие в методиках экспериментов и, строго говоря, ни те, ни другие не могут дать однозначного ответа. В экспериментах, проведенных на интактных животных (Sokolove, 1973), инициация движения брюшка осуществляется естественным путем и, следовательно, вызывается сопряженной активностью разгибательных КИ, среди которых имеются и те, которые специфически возбуждают рецепторные мышцы МРО. Неясным, однако, остается вопрос, чем вызывается возрастание эфферентной активности — рецепторами растяжения или волосковыми механорецепторами дорзальной поверхности экзоскелета, которые возбуждаются, как только ограничитель касается брюшка.

В опытах, в которых разгибательные движения вызываются

электрической стимуляцией отдельных командных волокон, вполне возможной является ситуация, при которой активность МРО может не наблюдаться. Действительно, если стимулирующий электрод попадает на разгибательное командное волокно, имеющее проекции на рабочие мышечные волокна, результатом такой стимуляции будет разгибание брюшка, сопровождающееся молчанием рецепторов растяжения вследствие их «разгрузки», несмотря на внешнюю нагрузку. Таково возможное объяснение различий экспериментальных результатов. Итак, можно сделать важный вывод: постоянная готовность животного к компенсации переменных нагрузок возможна лишь при сопряженной активности командных интернейронов, различающихся по характеру своего воздействия на специфические эфференты экстензоров брюшка. Исследования вычислительной модели, построенной на основе морфологических и электрофизиологических данных, подтверждают участие МРО в механизме компенсации переменных нагрузок (Цукерман, 1982). Вообще участие мышечных рецепторов в компенсации переменной нагрузки имеет достаточно широкий биологический смысл.

Согласно гипотезе Фельдмана (1974, 1979), наиболее эффективный способ управления длиной мышц заключается в центральном изменении порога рефлекса на растяжение, т. е. модификации зависимости «сила — длина» путем ее параллельного переноса в ту или иную область физиологически допустимого диапазона длин мышц. Кроме того, Гранит (1973) указывал на возможное существование «остроумного механизма, поддерживающего постоянство напряжения при изменяющейся длине мышц». В рассмотренной системе регуляции поз брюшка находят свое отражение обе идеи. Так, в основе поддержания постоянства мышечного напряжения при изменяющейся ориентации исполнительного органа (различной длине экстензоров) лежат механизмы обратной связи, использующие сигналы мышечных рецепторов, а задание «установочных точек» в периферических сервомеханизмах осуществляется монопараметрическим управлением активности мотонейронов в соответствии с гипотезой Фельдмана. Необходимо отметить, что постоянная чувствительность регуляторных механизмов к внешним возмущениям обеспечивает двигательному аппарату животных способность к компенсации нагрузок при любых центрально-заданных позах, которым соответствуют и различные длины мышц.

Возможность координированной регуляции мышечных напряжений экстензоров в брюшной позной системе связана с существованием вспомогательных (accessory) тормозных асс-нейронов, иннервирующих дендриты сегментарных МРО. Каждый МРО-эфферент образует возбуждающую связь с вспомогательным тор-

мозным нейроном собственного и соседних сегментов. Наиболее сильная рефлекторная связь обнаружена между МРО и асс-нейроном собственного сегмента. Эффективность всех остальных рефлекторных связей уменьшается с удалением от данного рецептора и практически отсутствует на 4-м сегменте, считая от рассматриваемого (Jansen et al., 1971). В брюшной цепочке мышечных рецепторов обнаружен известный эффект латерального торможения, который, как теперь становится ясным, опосредуется тормозными асс-нейронами (Nja, Walloe, 1975). Кроме того, существование сегментарных асс-нейронов является примечательным в том смысле, что указывает на возможность центральной настройки периферических сервомеханизмов с их помощью. И действительно, в электрофизиологических экспериментах было показано, что асс-нейроны являются синергистами с наиболее крупными флексорными мотонейронами (Sokolove, Tatton, 1975). Это обстоятельство имеет следующий смысл: команда на сгибание брюшка вместе с активацией флексорных мотонейронов может вызвать разряд асс-нейрона, который, в свою очередь, тормозя рецепторную клетку МРО, «выключит» рефлекс сопротивления при произвольных сгибательных движениях.

С другой стороны, несмотря на значительный уровень активности рецептора растяжения, наблюдаемый при разгибаниях брюшка в изометрическом режиме (Sokolove, 1973), рефлекторная активация асс-нейрона обычно не наблюдается. Последнее может говорить о центральном тормозном контроле асс-нейрона, посредством которого осуществляется регуляция вклада рефлекторной дуги «МРО—Е2» в мышечное напряжение экстензора.

Если предположить, что помимо установленного межсегментарного тормозного взаимодействия МРО в нервной системе осуществляется также интеграция сигналов МРО-афферентов на тех КИ, которые задают установочные точки сервомеханизма, окажется возможным «автоматическое» распределение мышечных напряжений в брюшной позной системе рака с учетом различной нагрузки на отдельные сегменты. Впрочем, эта гипотеза требует своего подтверждения в нейрофизиологических опытах и пока была реализована лишь в вычислительном эксперименте.

Итак, каждая поза, принимаемая животным, требует генерации определенного паттерна мотонейронной активности. Эта активность является результатом действия центральных позных команд и рефлекторных реакций на сенсорную стимуляцию животного. На примере брюшной позной системы речного рака было показано существование двух каналов управления:

1. Системы позной регуляции, обеспечивающей достижение и фиксацию строго определенных позиций и связанную с этим компенсацию переменных нагрузок; это достигается центральным

управлением активности мотонейронов, иннервирующих одновременно рецепторные и рабочие мышечные волокна.

2. Системы генерации тонических сгибательно-разгибательных движений брюшка, основанной на избирательной активации с помощью командных интернейронов крупнейших эфферентных нейронов, каждый из которых иннервирует исключительно рабочие («экстрафузальные») мышечные волокна.

Центральное управление активностью тормозных вспомогательных асс-нейронов, контролирующих вклад периферических рефлексов сопротивления в развитие мышечных напряжений, позволяет осуществлять регуляцию относительного уровня напряжения мышц-антагонистов и участие этого механизма в решении статических задач поддержания позы. Важный пример адаптивного управления — регуляция позы, т. е. ситуация, когда животное находит «удобное» для выполнения текущей двигательной задачи положение исполнительных органов, основана на «автоматическом» распределении возбуждающего и тормозного эфферентных сигналов к сегментарным мышцам. Эффективный путь такого распределения — интеграция сигналов МРО-афферентов премоторными интернейронами, специфически связанными с мотонейронами, иннервирующими и рабочие, и рецепторные мышцы в экстензорной системе.

- Аршавский Ю И, Гельфанд И М, Орловский Г Н* Мозжечок и управление ритмическими движениями М, 1984 165 с
- Балабан П М, Литвинов Е Г* Командные нейроны в дуге безусловного рефлекса виноградной улитки//Журнал ВИД 1977 Т 27 С 538 -544
- Батуев А. С* Сенсорная система скелетно-мышечного аппарата//Физиология сенсорных систем//Под ред. А С Батуева Л, 1976 400 с
- Беклемишев В Н* Основы сравнительной анатомии беспозвоночных М, 1964 Т. 2 446 с
- Бернштейн Н А* О построении движений М, 1947 255 с
- Бернштейн Н А* Очерки по физиологии движений и физиологии активности М, 1966 349 с
- Биология речных раков водоемов Литвы Вильнюс, 1979 148 с
- Броунел Ф. Х* Как песчаный скорпион находит свою жертву//В мире науки (Scientific American) 1985 № 2 С 34- 42
- Воскресенская А К* Функциональные свойства нервно-мышечного прибора насекомых М, Л, 1959 191 с
- Воскресенская А К, Свидерский В Л* О влиянии надглоточного ганглия на сегментарный двигательный прибор у насекомых//Физиол ж СССР. 1964. № 50 С 835 840
- Гельфанд И М, Цетлин М Л* О математическом моделировании механизмов центральной нервной системы//Модели структурно-функциональной организации некоторых биологических систем М, 1966 С 9- 26
- Гиляров М С* Закономерности приспособлений членистоногих к жизни на суше М, 1970 276 с
- Гранит Р* Основы регуляции движений. М, 1973. 367 с
- Гудмэн К С, Бастиани М Дж* Как эмбриональные нервные клетки узнают друг друга?//В мире науки (Scientific American) 1985 № 2 С 14—23
- Гурфинкель В С, Коц Я М, Шик М. Л* Регуляция позы человека М, 1965 256 с
- Гурфинкель В С, Костюк П Г., Шик М Л* О некоторых возможных способах нисходящего контроля активности спинного мозга в связи с задачей построения движений//Труды IV Междунар Биофиз Конгр 1973 Т. 4 Ч 1 С 24—40
- Гурфинкель В С, Остапчук В Г, Шнейдер А Ю, Канаев Е М* Координация конечностей шагающего аппарата//Некоторые вопросы механики роботов и биомеханики М, 1978 С 96 104
- Детвер В, Стеллар Э* Поведение животных. Его эволюционные и нейрологические основы Л, 1967 140 с
- Заварзин А А* Избранные труды М; Л, 1950 Т 3 420 с
- Иванов-Муромский К А* Нейрофизиология, нейрокибернетика, нейробионика Киев, 1985 240 с
- Кан Г. С* Исследование нейронной организации управления движениями клешневой конечности речного рака при пищевом поведении//Проблемы interoцепции, регуляции физиологических функций и поведения Л, 1976 С 55-70
- Катц Б* Нерв, мышца, синапс М, 1968 220 с
- Козан А. Б, Ляхов В И, Самарин А И., Цукерман В Д* Принципы организации нейронных сетей в процессах адаптивного функционирования//Проблемы нейрокибернетики Ростов н/Д, 1976 С 79—80.
- Козловская И Б* Аfferентный контроль произвольных движений М, 1976 296 с
- Костюк П Г* Структура и функция нисходящих систем спинного мозга Л., 1973 279 с
- Кэндел Э* Клеточные основы поведения М, 1980
- Лапицкий В П, Русинов А А, Верещагин С М.* Влияние подглоточного ганглия на биоэлектрическую активность нейронов метаторакального ганглия насекомых//Вестник ЛГУ 1976 № 15 С 99- 106

- Лапицкий В. П., Русинов А. А., Платонова В. М.* Влияние надглоточного ганглия на электрическую активность нейронов метаторакального ганглия таракана *Periplaneta americana*//Ж. эвол. биохим. и физиол. 1977. № 13. С. 50–55.
- Магнус Р* Установка тела. М.; Л., 1962. 624 с.
- Макаронова Л. С., Цукерман В. Д.* Соотношение программных и рефлекторных механизмов в управлении локомоцией//Бионика и биомедицинская-85. Бионика-Тез. докл. Всесоюз. конф. Л., 1986. Ч. 1. С. 197–198.
- Мандельштам Ю. Е.* Нейрон и мышца насекомого. Л., 1983. 169 с.
- Мандельштам Ю. Е., Свидерский В. Л.* Мышечный аппарат членистоногих//Развитие сократительной функции мышц двигательного аппарата. Л., 1974. С. 193–228.
- Меншуткин В. В., Свидерский В. Л., Умнов А. А.* Нервные механизмы регуляции полета саранчи (Опыт моделирования системы, контролирующей полет)//Физиология и биохимия беспозвоночных. Л., 1968. С. 110–116.
- Милсум Дж.* Анализ биологических систем управления. М., 1968. 502 с.
- Плотникова С. И.* Структурная организация центральной нервной системы насекомых. Л., 1979. 117 с.
- Рокотова Н. А.* Нервная регуляция двигательной активности//Проблемы физиологии движений. Л., 1980. С. 5–25.
- Руководство по физиологии органов чувств насекомых. М., 1977. 222 с.
- Свидерский В. Л.* Нейрофизиология полета насекомых. Л., 1973. 216 с.
- Свидерский В. Л.* Основы нейрофизиологии насекомых. Л., 1980. 280 с.
- Свидерский В. Л., Карлов А. А.* Генератор (водитель) ритма в двигательном центре цикады *Lyristes Plebejus*//Эволюционная нейрофизиология и нейрохимия. Л., 1967. С. 45–53.
- Соколов Е. Н., Шмелев Л. А.* Нейробионика. М., 1983. 279 с.
- Сомвен Дж.* Кодирование сенсорной информации. М., 1975. 414 с.
- Стивенс Д. К.* Перспективы нейроинженерии//Реальность и прогнозы искусственного интеллекта/Под ред. В. Л. Стефанюка. М., 1987. С. 148–161.
- Тамар Г. А.* Основы сенсорной физиологии. М., 1976. 520 с.
- Титова В. А.* Нейроны протоцеребрального отдела надглоточного ганглия речного рака//Нейрофизиологические механизмы двигательной активности ракообразных. Л., 1983. С. 77–86.
- Тыщенко В. П.* Физиология насекомых. М., 1986. 300 с.
- Фельдман А. Г.* Управление длиной мышцы//Биофизика. 1974. № 19. С. 749–753.
- Фельдман А. Г.* Центральные и рефлекторные механизмы управления движениями. М., 1979. 184 с.
- Хедли Н.* Кутикула членистоногих//В мире науки (Scientific American). 1986. № 9. С. 74–83.
- Хилл А.* Механика мышечного сокращения. М., 1972. 183 с.
- Цвиленева В. А.* К эволюции туловищного мозга членистоногих. Л., 1970. 200 с.
- Цвиленева В. А., Титова В. А., Федосова Т. В.* Архитектоника нервных элементов в первом грудном ганглии речного рака: Тез. докл. V Всесоюз. конф. по нейрокибернетике. Ростов н/Д, 1973. С. 327–328.
- Цукерман В. Д.* Нейрофизиологический анализ и моделирование нервных механизмов адаптивного управления в системе позы регуляции и пространственной ориентации речного рака: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1932. 26 с.
- Цукерман В. Д., Кулаков С. В., Макарова Л. С.* О механизмах и принципах двигательного управления многозвенным исполнительным органом//Проблемы нейрокибернетики. Ростов н/Д, 1980. 118 с.
- Цукерман В. Д., Макарова Л. С., Репина М. В.* Координация движений: организация локального управления ходьбой у членистоногих животных//Проблемы нейрокибернетики. Ростов н/Д, 1989. С. 390–391.
- Шик М. Л., Орловский Г. Н., Северин Ф. В.* Организация локомоторной синергии//Биофизика. 1966. Т. 11. № 6. С. 879–886.
- Эзрохи В. Л.* Синаптические механизмы регуляции импульсной активности ре-

- цепторного нейрона в системе «рецепторы растяжения - брюшная нервная цепочка ракообразных»//Нейрофизиология. 1973. № 5. С. 323- 332.
- Alexsandrowich G. S.* Muscle receptor organs in the abdomen on homarus vulgaris and palinurus vulgaris//Quart. J. Micr. Sci. 1952. 92. P. 163- 199.
- Angaut-Petit D., Clarac F.* A study of a temporal relationship between two excitatory motor discharges in the crayfish//Brain research. 1976. 104. P. 166- 170.
- Angaut-Petit D., Clarac F., Vedel J. P.* Excitatory and inhibitory innervation of a crustacean muscle associated with a sensory organ//Brain research. 1974. 70. P. 148- 152.
- Atwood H. L.* An attempt to account for the diversity of crustacea on muscles//Amer. zool. 1973. P. 357- 378.
- Atwood H. L., Parnas S. J., Wiersma C. A. G.* Inhibitory in crustacean phasic neuromuscular system//Comp. Biochem. Physiol. 1967. 20. P. 163- 177.
- Atwood H. L., Wiersma C. A. G.* Command interneurons in the crayfish central nervous system//J. Exp. Biol. 1967. 46. P. 249- 260.
- Ayers J., Clarac F.* Neuromuscular strategies underling different behavioral acts in a multifunctional crustacean leg joint//J. Comp. Physiol. 1978. 128. P. 81- 94.
- Ayers J., Davis W.* Neuronal control of locomotion in the lobster homarus americanus I. Motor programs for forward and backward walking//J. Comp. Physiol. 1977a. 115. P. 1- 27.
- Ayers J., Davis W.* Neuronal control of locomotion in the lobster homarus americanus. II. Types of walking leg reflexes//J. Comp. Physiol. 1977b. 115. P. 29- 46.
- Ayers J., Davis W.* Neuronal control of locomotion in the lobster homarus americanus. III. Dynamic organization of walking leg reflexes//J. Comp. Physiol. 1978. 123. P. 289- 298.
- Barnes W. J. P.* Nervous control of locomotion in crustacea//«Simple» nervous system//Ed. Isherwood P. N. R., Newth D. R. L., 1975. P. 415- 441.
- Barnes W. J. P.* Proprioceptive influences on motor output during walking in the crayfish//J. Physiol. 1977. 73. P. 543- 564.
- Barnes W. J. P., Spirito C. P., Evoy W. H.* Nervous control of walking in the crab. II. Role of resistance reflex in walking//Z. Vergl. Physiol. 1972. 76. P. 16- 31.
- Bassler U.* Neural basis of elementary behavior in stick insects. Berlin, Heidelberg, N.-Y., 1983.
- Bassler U.* On the definition on central pattern generator and its sensory control//Biol. cybern. 1986a. 54. P. 65- 69.
- Bassler U.* Afferent control of walking movements in stick insect cuniculina impigra. I. Decerebrated animals on a treadband//J. Comp. Physiol. 1986b. 158. P. 345- 349.
- Bassler U.* Afferent control of walking movements in stick insect cuniculina impigra. II. Reflexreversal and release of the swing phase in the retrained foreleg//J. Comp. Physiol. 1986c. 158. P. 351- 362.
- Bassler U., Foth E., Breutel G.* The inherent walking direction differs for the prothoracic and metathoracic legs of stick insects//J. Exp. Biol. 1985. 116. P. 301- 311.
- Bassler U., Wegner U.* Motor output of the denervated thoracic ventral nerve cord in the stick insect carausius morosus//J. Exp. Biol. 1983. 105. P. 127- 145.
- Bowerman R. F., Larimer J. L.* Command neurons in crustaceans//Comp. Biochem. Physiol. 1976. 54. P. 1- 5.
- Braunig P.* Strand receptors associated with the femoral chordotonal organs of locust legs//J. Exp. Biol. 1985. 116. P. 331- 341.
- Bullock T. H.* The neuron doctrine and electrophysiology//Science. 1979. 129. P. 997- 1002.
- Burrows M.* Monosynaptic connections between wing stretch receptors and flight motoneurons of the locust//J. Exp. Biol. 1975. 62. P. 189- 219.
- Burrows M.* Graded synaptic interactions between local premotor interneurons of the locust//J. Neurophysiol. 1979. 42. P. 1108- 1123.
- Burrows M.* The processing of mechanosensory information by spiking local interneurons in the locust//J. Neurophysiol. 1985. 54. P. 463- 478.

- Burrows M, Siegler M V S* Graded synaptic transmission between local interneurons and motoneurons in the metathoracic ganglion of the locust//*J Physiol* (London) 1978 285 P 231-255
- Burrows M, Siegler M V S* Spiking local interneurons mediate local reflexes//*Science* 1982 217 P 650-652
- Burrows M, Siegler M V S* Organization of receptive fields of spiking local interneurons in the locust with inputs from hair afferents//*J Neurophysiol* 1985 53 P 1147-1157
- Bush B M H* Proprioception by the coxo-basal chordotonal organ CB, in legs of the crab *carcinus*//*J Exp Biol* 1965a 42 P 285-297
- Bush B M H* Leg reflexes from chordotonal organs in the crab *carcinus*//*Comp Biochem Physiol* 1965b 15 P 567-587
- Cannon A J, Bush B M H* Reflexes mediated by non-impulsive afferent neurons of thoracic-coxal muscle receptor organs in the crab *carcinus maenas* IV Motor activation of the receptor muscle//*J Comp Physiol* 1981 142 P 113-125
- Chasserat S, Clarac F* Interlimb coordinating factors during driven walking in crustacea//*J Comp Physiol* 1980 139 P 293-306
- Chasserat S, Clarac F* Quantitative analysis of walking in a decapod crustacean the rock lobster II Spatial and temporal regulation of stepping in driven walking//*J Exp Biol* 1983 107 P 219-243
- Clarac F* Motor coordination in crustacean limbs//*Identified neurons and behavior of arthropods*//Ed Hoyle G N-Y-L, 1977 P 167-186
- Clarac F* Locomotory programs in basal leg muscles after limb autotomy in the crustacea//*Brain research* 1978 145 P 401-405
- Clarac F, Cruse H* Comparison of forces developed by the of the rock lobster when walking free or on a treadmill//*Biol Cybern* 1982 43 P 109-114
- Clarac F, Vedel J P, Bush B M H* Intersegmental reflex coordination by a single joint receptor organ (CB) in rock lobster walking legs//*J Exp Biol* 1978 73 P 29-46
- Clarac F, Wales W, Laverack M S* Stress detection at the Autotomy plane in decapod crustacea II The function of the peceptors associated with the cuticle of the basioschiopodite//*Z Vergl Physiol* 1971 73 P 383-407
- Clarac F, Libersat F, Pflugger H I, Rathmayer W* Motor pattern analysis in the shore crab (*Carcinus maenas*) walking freely in water and on lang//*J Exp Biol* 1987 133 P 395-414
- Cohen M J* The function of receptors in the statocyst of the lobster//*J Physiol* (London) 1955 P 9-34
- Cohen M J* The response patterns of single receptors in the crustacean statocyst//*Proc Roy Soc Sb L*, 1960 152 P 30-48
- Cohen M J, Dijkgraaf S* Mechanoreception in crustacea//*The physiology of crustacea* N-Y, 1961 P 65-108
- Cohen M J, Holmes P J, Rand R H* The nature of the coupling between segmental oscillators of the lamprey spinal generator for locomotion A mathematical model//*J Math Biol* 1982 13 P 345-369
- Cohen A H* Intersegmental coordinating system of the lamprey central pattern generator for locomotion//*J Comp Physiol* 1987 160 P 181-193
- Cruse H* A quantitative model of walking incorporating central and peripheral influences I The control of the individual leg//*Biol Cybern* 1980a 37 P 131-136
- Cruse H* A quantitative model of walking incorporating central and peripheral influences II The connections between the different legs//*Biol Cybern* 1980b 37 P 137-144
- Cruse H* The influence of load and leg amputation upon coordination in walking crustaceans a model calculation//*Biol Cybern* 1983 49 P 119-125
- Cruse H* Which parameter control the leg movement of a walking insect? I Velocity control during the stance phase//*J Exp Biol* 1985a 116 P 343-355
- Cruse H* Which parameter control the leg movement of a walking insect? II The start

- of the swing phase//*J Exp Biol* 1985a 116 P 357-362
- Cruse H* Coactivating influences between neighbouring legs in walking insects//*J. Exp. Biol* 1985b. 114 P 513-519.
- Cruse H, Clarac F, Chasserat C* The control of walking movements in the leg of the rock lobster//*Biol Cybern* 1983 47 P. 87-94
- Cruse H, Muller U* A new method measuring leg position of walking crustaceans shows that motor output during return stroke depends upon load//*J Exp Biol* 1984 10 P 319-322
- Cruse H, Saxler G* Oscillations of force in the standing legs of a walking insect *carausius morosus*//*Biol Cybern* 1980 36 P 159-163
- Davis W J* Lobster righting responses and their neural control//*Proc Roy Soc B* 70. 1968 P 435-456
- Davis W J* The integrative action of the nervous system in crustacean fouilibrium reactions//*Gravity and organism*/Ed. Gordon S A and Cohen M. J Univ of Chikago Press 1971 P 237-250
- Dean J* Control of leg protraction in the stick insect a targeted movement showing compensation for externally applied furces//*J Comp Physiol* 1984 155 P 771-781
- Dean J, Wendler G* Stick insect locomotion on a walking wheel interleg coordination of leg position//*J Exp Biol* 1983 103 P 75-94
- Dean J, Wendler G* Stick insect locomotion on a wheel patterns of stopping and starting//*J Exp Biol* 1984 110 P 203-216
- Delcomyn F* Motor activity during searching and walking movements of cocroach legs//*J Exp Biol* 1987 133 P 111-120
- Di Caprio R A, Clarac F* Reversal of a walking leg reflex elicited by a muscle receptor//*J Exp Biol* 1981 90 P 197-203
- Di Caprio R A, Clarac F* Reversal of an intersegmental reflex elicited by a muscle reseptor organ//*J Exp Biol* 1983 103 P 303-306
- Di Caprio R A, Fourtner C K* Neural control of ventilation in the shore crab *Carcinus maenas* II Frequencymodulating interneurons//*J Comp Physiol* 1988 162 P 375 388
- Elson R* Integration of wing proprioceptive and exteroceptive sensory inputs by thoracic interneurons of the locust//*J Exp Biol* 1987 128 P 193-217
- Epstein S, Graham D* Behaviour and motor output of stick insects walking on a slipellry surface I Forward walking//*J Exp Biol* 1983 105 P 215-229
- Evoy W H, Ayers J* Locomotion and control of limbs movements//*Biology of crustacea* Vol 4 Academic Press Inc 1982 P 61-98.
- Evoy W H, Baranek R* Pharmacological Localisation of excitatory and inhibitory synaptic regions in crayfish slow abdominal flexor muscle fibre//*Comp Gen Pharmacol* 1972 3 P 178 186.
- Evoy W H, Fourtner G R* Nervous control of walking in the crab *Cardisoma guanhumi* III Proprioceptive influense on intra- and intersegmental coordination//*J. Comp Physiol* 1973 83 P 303-318
- Evoy W H, Kennedy D* The central revous organisation undelying contro of antagonistic muscles in the crayfish I Types of command fibres//*J Exp Zool* 1967 165 P 223-338
- Evoy W H, Kennedy D, Wilson D M* Discharge patterns of neurons supplying tonic abdominal flexor muscle in the crayfish//*J. Exp Biol* 1967 46. P 393-411
- Eyzaguirre C, Kuffler S W* Processes of excitation in the dendrites and in the soma of single isolated sensory nerve cells of the lobster and crayfish//*J Gen Physiol* 1955. 39 P 87-119
- Fields H L* Proprioceptive control of posture in the crayfish abdomen//*J Exp Biol* 1966 44. P 455-468
- Fields H L, Eloy W H, Kennedy D* Reflex role played by efferent control of an invertebrate stretch receptor//*J Neurophysiol* 1967 30 P 859-874
- Fourtner C R* Central nervous control of cockroach walking//*Neural control of locomotion*/Ed Herman R M N.Y.L., 1976 P 401-418

- Foth E., Graham D* Influence of loading parallel to the body axis on the walking coordination of an insect I Ipsilateral effects//Biol Cybern 1983a 47 P 17- 23
- Foth E., Graham D* Influence of loading parallel to the body axis on the walking coordination of an insect II Contralateral effects//Biol Cybern 1983b 48 P 149- 157
- Foth E., Bassler U* Leg movements of stick insects walking with five legs on a treadwheel and with one leg on a motor-driven belt I General results and I I coordination//Biol Cybern 1985a 51 P 313- 318
- Foth E., Bassler U* Leg movements of stick insects walking with five legs on a treadwheel and with one leg on a motor-driven belt II Leg coordination when step-frequencies differ from leg to leg//Biol Cybern 1985b 51 P 319- 324
- Fredman S I., Jahan-Parwar B* Command neurons for locomotion in aplisia//J Neurophysiol 1983 49 P 1092- 1117
- Friesen W D., Stent G S* Generation of a locomotory phythm by a neural network with recurrent cyclic inhibition//Biol Cybern 1977 28 P 27- 40
- Getling P A* Mechanisms of pattern generation underlying swimming in tritonta II Network reconstruction//J Neurophysiol 1983 49 P 1019- 1035
- Graham D* Simulation of a model for coordination of leg movement in free walking insect//Biol Cybern 1977 26 P 187- 198
- Graham D* The effect of amputation and leg restraint on the free walking coordination of stick insect carausius//J Comp Physiol 1977 116 P 91- 116
- Graham D., Cruse H* Coordinated walking of stick insects on a mercury surface//J Exp Biol 1981 92 P 229- 241
- Grillner S* Locomotion in vertebrates central mechanisms and reflex interaction//Physiol Rev 1975 55 P 247- 304
- Grote J R* The effect of load on locomotion in crayfish//J Exp Biol 1981 92 P 277- 288
- Heitler W J* Non-spiking stretch - receptors in the crayfish swimmeret system//J Exp Biol 1982 96 P 355- 366
- Heitler W J* Motor programme swithing in the crayfish swimmeret system//J Exp Biol 1985 114 P 521- 549
- Heitler W J* Aspects of sensory integration in the crayfish swimmeret system//J Exp Biol 1986 120 P 387- 402
- Heitler W J., Pearson K G* Non-spiking interactions and local interneurons in the central pattern generator of the crayfish swimmeret system//Brain research 1980 187 P 206- 211
- Hofman T., Koch V T., Bassler U* Physiology of the femoral chordotonal organ in the stick insect *cuniculina impigra*//J Exp Biol 1985 114 P 207- 223
- Hoyle G* Arthropod walking//Neural control of locomotion N - Y - L., 1976 P 137- 179
- Hughes G M., Wiersma C A G* The coordination of swimmeret movements in the crayfish//J Exp Biol 1960 37 P 657- 670
- Ikeda K., Wiersma C A G* Autodentic rhythmicity in the abdominal ganglia of the crayfish the control of swimmeret movements//Comp Biochem Physiol 1964 12 P 107- 115
- Jansen J K S., Nja A., Ormstad K., Walldé L.* Inhibition control of the abdominal stretch receptors on the crayfish IV Quantitative descriptions of the central coupling of the accessoryreflex//Acta Physiol Scand 1971 81 P 484- 491
- Jellies J., Larimer J L* Synaptic interactions between neurons involved in the production of abdominal posture in crayfish//J Comp Physiol 1985 156 P 861- 873
- Jellies J., Larimer J L* Activity of crayfish abdominal positioning interneurons during spontaneous and sensory evoked movements//J Exp Biol 1986 120 P 173- 188
- Jork B., Janagisawa K., Wiersma C A G* Input sources and properties of positionsensitive oculomotor fibres in the rock lobster//J Exp Biol 1972 57 P 229- 238
- Joshino M., Takahata M., Hisada M* Statocyst control of the uropod movement in

- response to body rolling in crayfish//J Comp Physiol 1980 139 P 243- 250
- Kennedy D, Evoy W H, Dane B, Hanawalt I T* The central nervous organisation underlying control of antagonistic muscles in the crayfish II Coding of position by command fibres//J Exp Zool 1967 165 P 239 248
- Kennedy D, Evoy W H, Hanawalt J T* Release of coordinated behavior crayfish by single central neurons//Science 1966 154 P 917 -919
- Kennedy D, Takeda K* Reflex control of abdominal flexor muscles in the crayfish I The twitch system//J Exp Biol 1965a 43 P 216 227
- Kennedy D, Takeda K* Reflex control of abdominal flexor muscles in the crayfish II The tonic system//J Exp Biol 1965b 43 P 229 246
- Klarner D, Barth F G* The cuticular stress detector (CSD2) of the crayfish I Physiological properties//J Exp Biol 1986 122 P 149--159
- Klarner D, Barnes W J P* The cuticular stress detector (CSD2) of the crayfish I Activity during walking and influences on leg coordination//J Exp Biol 1986 122 P 161- 175
- Kovac M* Abdominal movements during backward walking in crayfish I Properties of the motor program//J Comp Physiol 1974a 95 P 61-78
- Kovac M* Abdominal movements during backward walking in crayfish II The neural basis//J Comp Physiol 1974b 95 P 79--94
- Larimer J* Command interneurons and locomotor behavior in crustaceans//Neural control of locomotion/Ed Herman R M N Y L, 1976 P 293- 326
- Larimer J, Eggleston A C* Motor programmes for abdominal positions in crayfish//Z Vergleich Physiol 1971 74 P 388 402
- Larimer J, Jellies J* The organization of flexion evoking interneurons in the abdominal nerve cord of the crayfish *procambarus clarkii*//J Exp Zool 1983 226 P 341-351
- Larimer J, Kennedy D* Innervation patterns of fast and slow muscle in the uropods of crayfish//J Exp Biol 1969a 51 P 119 133
- Larimer J, Kennedy D* The central nervous control of complex movements in the uropods of crayfish//J Exp Biol 1969b 51 P 135 150
- Laurent G* Thoracic intersegmental interneurons in the locust with mechanoreceptive inputs from a leg//J Comp Physiol A 1986 159 P 171- 186
- Matsuoka K* Sustained oscillators generated by mutually inhibiting neurons with adaptation//Biol Cybern 1985 52 P 367 376
- Mendelson M* Oscillator neurons in crustacean ganglia//Science 1971 171 P 1170 1173
- Miall R, Larimer J* Interneurons involved in abdominal posture in crayfish structure, function and command fiber responses//J Compr Physiol 1982 148 P 159 173
- Möhl B* The role of proprioception in locust flight control I Asymmetry and coupling within the time pattern of motor units//J Comp Physiol 1985 156 P 93 101
- Nagayama T, Takahata M, Hisada M* Functional characteristics of local non-spiking interneurons as the premotor elements in crayfish//J Comp Physiol 1984 154 P 499 510
- Nja A, Walloe L* Reflex inhibition of the slowly adapting stretch receptors in the intact abdomen of the crayfish//Acta Physiol Scand 1975 94 P 177 183
- Page C H* Command fibre control of crayfish abdominal movements I MRO and extensor motor neuron activities in orconectes and *procambarus*//J Comp Physiol 1975a 102 P 65 76
- Page C H* Command fibre control of crayfish abdominal movements II Generic differences in the extension reflexes of orconectes and *procambarus*//J Comp Physiol 1975b 102 P 77 84
- Page C H* Load compensation in the crayfish abdomen//J Comp Physiol 1978 123 P 349 356
- Page C H* Control of posture//The biology of crustacea Vol 4 Academic Press Inc 1982 P 33 54

- Rage C H, Gadaleta D, Iacopino A* Temporal and spatial spread of an intersegmental reflex in crayfish//*J Exp Biol* 1984 113 P 109 -122
- Rage C H, Jones K A* Abdominal motoneuron responses elicited by flexion of a crayfish leg//*J Comp Physiol* 1982a 99 P 339-347
- Rage C H, Jones K A* Motor program of an intersegmental reflex in fish//*J Exp Zool* 1982b 219 P 119 123
- Rage C H, Sokolove P G* Crayfish muscle receptor organ role in the regulation of postural flexion//*Science* 1972 175 P 647 650
- Parnas I, Atwood H L* Phasic and tonic neuromuscular systems in the abdominal extensor muscles of the crayfish and rock lobster//*Comp Biochem Physiol* 1966 18 P 701-723
- Pasztor V M, Clarac F* An analysis of waving behavior: an alternative motor programme for the thoracic appendages of decapod crustacea//*J Exp Biol* 1983 102 P 59 77
- Paul D H, Mulloney B* Local interneurons in the swimmeret system of the crayfish//*J Comp Physiol* 1985a 156 P 489 502
- Paul D H, Mulloney B* Nonspiking local interneuron in the motor pattern generator for the crayfish swimmeret//*J Neurophysiol* 1985b 54 P 28-39
- Paul D H, Mulloney B* Intersegmental coordination of swimmeret rhythms in isolated nerve cords of crayfish//*J Comp Physiol* 1986 158 P 215 224
- Pearce R A, Friesen O* Intersegmental coordination of the leech swimming rhythm//*J Neurophysiol* 1985 54. P 1444-1472
- Pearson K G* Interneurons in the ventral nerve cord of insects//*Identified neurons and behavior arthropods*/Ed by G Noyle N -Y, 1977 P 329-337
- Pearson K G, Duysens I* Function of segmental reflexes in the control of stepping in cockroach and cats//*Neural control of locomotion*/Ed Herman R M N - Y -L, 1976 P 519-537
- Pearson K G, Fournier C R* Nonspiking interneurons in the walking system of the cockroach//*J Neurophysiol* 1975 38 P 33 52
- Pearson K G, Iles F J* Nervous mechanisms underlying intersegmental coordination of leg movements during walking in the cockroach//*J Exp Biol* 1973 58 P 725-744
- Pearson K G, Wong R K S, Fournier C R* Connections between hairplate afferents and motoneurons in the cockroach leg//*J Exp Biol* 1976 84 P 251-266
- Perkel D H, Mulloney B* Motor pattern production in reciprocally inhibitory neurons exhibiting postinhibitory rebound//*Science* 1974 185 P 181 183
- Pflugger H J, Burrows M* A strand receptor with a central cell synapses upon spiking local interneurons in the locust//*J Comp Physiol* 1987 160 P. 295-304
- Popov A. V, Markovitch A M, Andjan A S* Auditory interneurons in the prothoracic ganglion of the cricket I The large segmental auditory neuron (I.SAN)//*J Comp Physiol* 1978 126 P 183 192
- Reichert H, Plummer M R, Hagiwara G, Roth R L, Wine J J* Local interneurons in the terminal abdominal ganglion of the crayfish//*J Comp Physiol* 1982 149 P 145 -162
- Reichert H, Plummer M R, Wine J J* Identified nonspiking local interneurons as primary integrators of mechanosensory information in the locust//*J Neurophysiol* 1983 50 P 1281 1295
- Reichert H, Rowell C* Integration of non phase-locked exteroceptive information in the control of phytic flight in the locust//*J Neurophysiol* 1985 53 P 1201-1218
- Robertson R M, Pearson K G* Neural circuit in the flight system of locust//*J Neurophysiol* 1985 53 P 110-128
- Satterlie R A* Reciprocal inhibition and postinhibitory rebound produce reverberation in a locomotor pattern generator//*Science* 1985 47 P 402-404
- Schöne H* Gravity receptors and gravity orientation in crustacean//*Gravity and organisms*/Ed Gordon S A and Cohen M J Univ of Chicago Press 1971 P 223 235

- Schrameck I B* Crayfish swimming alternating motor output and giant fibre activity//Science 1970 169 P 698 -700
- Selverston A J* Neuronal mechanisms for rhythmic motor pattern generation in simple system//Neural control locomotion N - Y - L, 1976 P 377 -399
- Siegler M V S* Local interneurons and local interactions in arthropods//J Exp Biol 1984 112 P 253-281
- Siegler M V S, Burrows M* The morphology of local non-spiking interneurons in the metathoracic danglion of the locust//J Comp Neurol 1979 183 P 121 148
- Siegler M V S, Burrows M* Local spiking interneurons as primary integrators of mechanosensory information in the locust//J Neurophysiol 1983 50 P 1281-1295
- Sillar K T, Clarac F, Bush B M H* Intersegmental coordination of central neural oscillators for rhythmic movements of the walking legs in crayfish pacifastacus//J Exp Biol 1987 131 P 245- 264
- Sillar K T, Heitler W J* The neural basis of escape swimming behavior in the squat lobster *Galatea strigosa* I, II, III parts//J Exp Biol 1985 117 P 251-291
- Sillar K T, Skorupski P* Central input to primary afferent neurons in crayfish, *pasifastacus leniusculus*, is correlated with rhythmic motor output of thoracic ganglia//J Neurophysiol 1986 55 P 678- 688
- Skorupski P, Sillar K T* Phase-dependent reversal of reflexes mediated by the thoracocoxal muscle receptor organ in the crayfish, *pasifastacus lentusculus*//J Neurophysiol 1986 55 P 689 - 695
- Sokolove P G* Crayfish stretch recertor and motor unit behavior during abdominal extensions//J Comp Physiol 1973 84 P 251 266
- Sokolove P G, Tatton W G* Analysis of postural motoneuron activity in crayfish abdomen I Coordination by premotoneuron connections//J Neurophysiol 1975 38 P 313- 331
- Spirito C P, Evoy W H, Barnes W J P* Nervous control of walking in the crab I Characteristics of resistance reflex//Z Vergl Physiol 1972 76 P 1 -31
- Spirito C P, Mushrush D L, Green S I* Interlimb coordination during slow walking in the cockroach I Effect of substrate alternations//J Exp Biol 1979 78 P 233-243
- Stein P S G* A comparative approach to the neural control of locomotion//Identified neurons and behavior of arthropods/Ed Hoyle G N - Y - L, 1977a, P 227 -239
- Stein P S G* Application of the mathematics of coupled oscillators system to the analyse of the neural control of locomotion//Federation Proceedings 1977b 36 P 2056- 2059
- Stevenson P A, Kutsch W* A reconsideration of the central pattern generator concept for locust flight//J Comp Physiol 1987 161 P 115- 129
- Takahata M, Hisada M* Statocyst interneurons in the crayfish *procambarus clarkii* girard I Identification and response characteristics//J Comp Physiol 1982 149 P 287 -300
- Takahata M, Hisada M* Statocyst interneurons in the crayfish *procambarus clarkii* girard II Directional sensitivity and its mechanism//J Comp Physiol 1982 149. P. 301 306
- Takahata M, Hisada M* Interactions between the motor systems controlling uropod steering and abdominal posture in crayfish//J Comp Physiol 1985 157 P 547-554
- Takahata M, Hisada M* Sustained membrane potential change of uropod motor neurons during the fictive abdominal posture movement in crayfish//J Neurophysiol 1986a 56. 3 P 702-717
- Takahata M, Hisada M* Local ponspiking interneurons involved in gaiting the descending motor pathway in crayfish//J Neurophysiol 1986b. 56 3 P 718-731
- Takahata M, Yoshino M, Hisada M* The association of uropod steering with postural movement of the abdomen in crayfish//J Exp Biol 1981 92 P 341 -345
- Takahata M, Yoshino M, Hisada M* Neuronal mechanisms underlying crayfish steering behavior as an equilibrium response//J Exp Biol 1985 114 P 599 617

- Tatsumi H, Hargashira H, Suzuki R* Interlations between posture and locomotion in response to body rotation in crayfish//*J Comp Physiol* 1985 157 P 509 -517
- Tatton W G, Sokolove P G* Analysis of postural motoneuron activity in crayfish abdomen II Coordination by excitatory and inhibitory connections between motoneurons//*J Neurophysiol* 1975a 38 P 332 -341
- Tatton W G, Sokolove P G* Intersegmental gradient of motoneuron activity in the invertebrate postural system//*Brain Research* 1975b 85. P 86 -91
- Tompson C, Rage C* Interneuronal control of postural motoneurons in the lobster abdomen//*J Neurobiol* 1981 12 P 87 91
- Tompson C, Page C* Command fiber activation of superficial flexor neurons in the lobster abdominal//*J Comp Physiol* 1982 148 P 515 527
- Tsutsumi K, Matsumoto H* Ring neural network qua a generator of a rythmic oscillation with period control mehanisms//*Biol Cybern* 1984 51 P 181- 194
- Vedel J P, Clarac F* Combined reflex actions by several proprioceptive inputs in the rock lobster walking legs//*J Comp Physiol* 1979 130 P 251-258
- Velez S J, Wyman R J* Synaptic connestivity in a crayfish neuromuscular system I Gradient of innervation and synaptic strength//*J Neurophysiol* 1978a 41 P 75-84
- Velez S J, Wyman R J* Synaptic connestivity in a crayfish neuromuscular system II Nerve-muscle matching and nerve branching patterns//*J Neurophysiol* 1978b 41 P 85 96
- Warshaw H S, Hartlne D K* Simulation of network activity in stomatogastric ganglion of the spiny lobster, panulirus//*Brain Rerearch* 1976 110 P 259 -272
- Wandler G* The coordination of walking movements in arthropods//*Symp Soc Biol* 1966 20 P 229 249
- Weiland G, Koch V T* Sensory feedback during active movements of stick insects//*J Exp Biol* 1987 133 P 137 156
- Wiersma C A G* On the functional connestions of single units in the central nervous system of the crayfish//*J Comp Neurol* 1958 110 P 421 -471
- Wiersma C A G, Fushpan E, Florey E* Physiological and pharmacological observations on muscle receptor organs of the crayfish//*J Exp Biol* 1953 30 P 136 -150
- Wiersma C A G, Hughes G M* On the functional anatomy of neuronal units in the abdominal cord of the crayfish//*J Comp Neurol* 1961 116 P 209 228
- Wiersma S A G, Ikeda K* Interneurons commanding swimmeret movements in the crayfish//*Comp Biochem Physiol* 1964 12 P 509 525
- Williams B J, Larimer J L* Neural pathways of reflex evoked behaviors and command system in the abdominal of the crayfish//*J Comp Physiol* 1981 143 P 27 -42
- Wilson D M* The central nervous control of flight in a locust//*J Exp Biol* 1961 38 P 471- 490
- Wilson D M, Smith D O, Dempster P* Lenght and tension hysteresis during sinusoidal and step function stimulation of arthropod muscle//*Amer J Physiol* 1970 218 P 916 -921
- Wine J J* Neuronal organisation of crayfish escape behavior inhibition of giant motoneuron via a disinaptic pathway from other motoneurons//*J Neurophysiol* 1977a 40 P 1078- 1096
- Wine J J* Crayfish escape behavior II Command-derived inhibition abdominal extension//*J Comp Physiol* 1977b 121 P 173- 186
- Wine J J* Crayfish escape behavior III Monosynaptic and polysynaptic sensory pathways involved in phasic extension//*J Comp Physiol* 1977b 121 P 187 -203
- Wine J J* The structural basis of a innate behavioral pattern//*J Exp Biol* 1984 112 P 293 -319
- Wine J J, Krasne F* The organisation of escape behavior in the crayfish//*J Exp Biol* 1972 56 P 1 18
- Wine J J, Mistick D C* Temporal organisation of crayfish escape behavior delaed

- recoumpment of peripheral inhibition//J Neurophysiol 1977 40 P 904 925
- Wine J J, Mittenthal J E, Kennedy D The structure of tonic flexor neurons in crayfish abdominal ganglia//J Comp Physiol 1974 93 P 315-335
- Wohlers D W, Huber F Intracellular recording and staining of cricket auditory interneurons//J Comp Physiol 1978 127 P 11 28
- Wolf H, Pearson K G Flight motor patterns recorded in surgically isolated sections of the ventral nerve cord of locusta migratoria//J Comp Physiol 1987 161 P 103-114
- Yoshino M, Takeda M, Hisada M Statocyst control of the uropod movement in response to body rolling in crayfish//J Comp Physiol 1980 139 P 243 250
- Zachar I, Zacharova D Potassium contractures in single fibres of the crayfish//J Physiol (London) 1966 186 P 596-613
- Zeit J, Sandeman R, Sandeman D Tactile localisation the function of active antennal movements in the crayfish cherax destructor//J Comp Physiol 1985 157 P 607 617
- Zill S N Plasticity and proprioception in insects//J Exp Biol 1985 116 P 435-480
- Zill S A model of pattern generation of cockroach walking recognition//J of Neurobiology 1986 17 4 P 317-328
- Zucker R S, Kennedy D, Selverston A J Neuronal circuit mediating escape responses in crayfish//Science 1971 173 P 645 650

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Введение	5
Глава 1. Опорно-двигательный аппарат членистоногих животных	6
1.1. Строение и биохимические характеристики двигательного аппарата насекомых и ракообразных	6
1.2. Особенности иннервации скелетной мускулатуры	9
1.3. Сенсорные системы двигательного аппарата	13
Глава 2. Локальные интернейроны в системах двигательного управления членистоногих	15
2.1. Импульсные локальные интернейроны	15
2.2. Безымпульсные локальные интернейроны	22
2.3. Организация локальных интернейронов в двигательном центре	39
Глава 3. Механизмы генерации ритмической активности	42
3.1. Возможна ли генерация ритмической активности в изолированном ганглии?	42
3.2. Некоторые модели нейронных генераторов	45
3.3. Об особенностях нейронных кольцевых генераторов с циклическим торможением	48
3.4. Четно-нечетные взаимодействия в сетях с циклическим торможением	51
3.5. Концепция локального управления движениями	57
Глава 4. Центральные (программные) механизмы координации движений	60
4.1. Еще раз о природе центрального генератора ритма	60
4.2. Межсегментарная координирующая система интернейронов	63
Глава 5. Роль сенсорных сигналов в координации движений	66
5.1. Взаимодействие сенсорных сигналов с центрально-генерируемыми ритмами	66
5.2. Зависимость рефлекторных действий сенсорных сигналов от фазы локомоторного цикла	70
Глава 6. Координация движений — взаимодействие программных и рефлекторных механизмов управления движениями	73
6.1. Применение математических методов связанных осцилляторов к изучению межконечностной координации	74
6.2. Межсегментарные координирующие связи у ходящих насекомых	77
6.3. Межсегментарные координирующие связи у ракообразных	81
6.4. Регуляция пространственных параметров локомоции	86
6.5. Как взаимодействуют программные и рефлекторные механизмы?	89
Глава 7. Регуляция позы у членистоногих животных	105
7.1. Морфофункциональные характеристики позных интернейронов брюшка рака	106
7.2. Сенсорная регуляция позы ракообразных	109
7.3. О механизме компенсации переменной нагрузки	111
Литература	117