

характеристики тока меншої (500 мкА).  
заясь в процес-  
дений и тормо-  
циональной де-  
нт, а также от-  
иваясь в про-  
щать деятель-  
ельный центр  
дечных сокра-  
вии тока боль-  
шоплагать, что  
ердечной дея-  
структуры, свя-  
збудимостью,

am Arising  
lk Pulse

siology

lement of the  
s a result of  
in the same  
eflex activity

uring the ac-  
g the action  
quencies the  
t frequency.  
duration of  
ude value of  
ore distinct  
ber of heart  
uring the ac-  
experiments.  
n as a con-  
ved.

## Електрофізіологічна та гістоморфологічна характеристика рецепторів суглоба

С. І. Фудель-Осипова, Г. Л. Ємець, А. В. Буриченко

Лабораторія фізіології і патоморфології Інституту ортопедії  
і травматології, Київ

Аферентні імпульси, що надходять до центральної нервої системи від суглобів, відіграють важливу роль у складних рухових актах тварин і людини. Відомо, що капсули суглоба мають досить багату іннервацию (Астахова, 1958; Букін, 1958; Ємець, 1957; Громада, 1956; Поляцек, 1956) і що аферентна імпульсація від їх receptorів виникає при натягуванні капсули під час руху. Отже, щоб мати правильне уявлення про координацію рухів, необхідно вивчити особливості receptorного апарату капсули суглоба. В літературі не висвітлено питання про тип і характер receptorів у капсулі і про їх зв'язки з певним видом аферентної імпульсації.

Наши дослідження мали на меті визначити тип і характер receptorів капсули суглоба. Щоб з'ясувати це питання, нами був використаний колінний суглоб кішки, який за своєю рухомістю, структурою і кровопостачанням найбільш близький до колінного суглоба людини (Мажуга, 1956; Гарднер, 1950).

### Методика дослідження

Досліди провадились на наркотизованих гексеналом (85 мг на 1 кг ваги тіла, інтратеритонеально) кішках, у яких відпрепаровували p. articularis medialis, що іннервує передню поверхню капсули, або p. articularis posterior, який іннервує задню поверхню капсули. У верхній частині стегна перерізали p. ischiadicus, p. obturatorius, p. saphenus, волокна яких входять до складу нервових гілок, що іннервують колінний суглоб. Крім того, ми відділяли від суглоба прикріплений до нього м'язи: чотириголовий, краївцевий, ніжний, напівсухожильний, двоголовий, літковий (обидві головки); отже, колінний суглоб ізолявали від побічних впливів і всі реакції, які виникали при подразненні колінної капсули, були суто receptorними. Досліджувану нервову гілочку звільняли від оболонки і в ряді випадків розділяли на окремі невеликі пучки волокон. Кішку під час операції і протягом усього досліду обігрівали грілкою, а суглоб разом з дослідженням нервом перебував під рідким парафіном (+39°).

Реакцію receptorів на різне подразнення капсули колінного суглоба реєстрували шляхом відведення електричних потенціалів окремих гілочок нерва через підсилювач змінного струму (смуга пропускання частотою 5—1500 гц) до катодного осцилографа. Другий промінь осцилографа записував відмітку часу ( $\frac{1}{50}$  сек.), фотографування провадилось на рухомій плівці.

Мікроскопічне дослідження провадили на гістологічних зразках і тотальніх препаратах, які виготовляли шляхом розтягування капсули на скляніх рамках з дальшою фіксацією їх у 20%-ному нейтральному формаліні.

Препарати піддавали срібленню за методом Більшовського—Грос—Лаврентьєва і Рамон Кахала в модифікації де-Кастро. Для створення жовтуватого фону в препаратах з метою чіткішого визначення нервових волокон препарати дофарбовували насиченим розчином пікринової кислоти. Частину препаратів для відповідного профарбування колагенових волокон перед імпрегнацією залишали на 7—8 год. у 5%-ному розчині оцтової кислоти.

### Результати дослідження

При входженні в капсулу задній суглобовий нерв складається із 120—180 волокон (обчислено на 20 нервах), поділяється на дві-три гілочки різної товщини, які самі складаються з 30—100 нервових волокон. Медіальний суглобовий нерв тонший від заднього і складається із 100—140 волокон (встановлено на чотирьох нервах).

Нервові гілки в капсулі мали деревовидну (рис. 1) або кущовидну (рис. 2) форму з більш численними розгалуженнями на задній поверхні

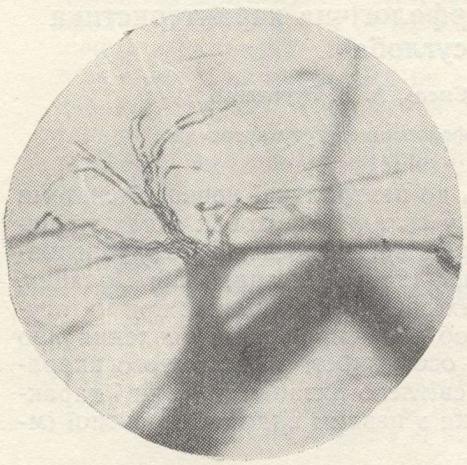


Рис. 1. Древовидное разветвление нервовых волокон, окончания гудзиковидной формы.  $10\times 6$ .

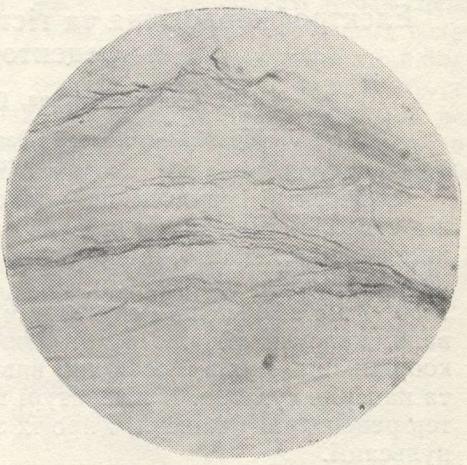


Рис. 2. Кущовидная форма вильных нервовых окончаний. Тотальный препарат капсулы.  $44\times 6$ .

капсули, ніж на передній. Нервові закінчення були найрізноманітнішої форми: у вигляді маленьких кілець або гудзиків та у великих кількості у вигляді вільних нервових закінчень. В багатьох препаратах були виявлені складні нервові закінчення типу Руфіні та пачинійових тілець (рис. 3). Деякі з цих складних тілець розташовувались поблизу судин, іноді стикаючись з їх стінками. Вільні нервові закінчення досить часто закінчувались безпосередньо на стінці судини.

Для визначення наявності тактильних рецепторів ми застосовували різні подразники, які розвивали тиск різної сили на тканину: волосинку Фрея (дотик — 20 мг, тиск — 1500 мг), скляну паличку діаметром в 2 мм (дотик — 150 мг, тиск — 10 г), перо з довгим тонким кінцем (дотик — 150 мг, тиск — 7 г).

Ці подразники прикладали з різною силою до окремих ділянок капсули. Для зручності ми склали карти передньої і задньої поверхні капсули і розбили їх на пронумеровані ділянки.

Отже, ми точно знали, яку ділянку ми подразнююмо і тому мали можливість визначити місце, найбільш чутливі до певного подразника, і перевірити також відповідь з даної ділянки в різних дослідах.

Тактильна чутливість була нами виявлена на всій поверхні капсули, але реакція на інтенсивність тиску була різною. В деяких місцях на дотик волосинкою Фрея або скляною паличкою відповіді в нервовій гілочці не було, але на тиск у цьому самому місці виникала імпульсація. Різною була також відповідь з різних ділянок капсули на тиск різної сили, але закономірність виявилася загальною: при посиленні тиску збільшується кількість імпульсів різноманітного характеру.

В медіальному не при такому положенні  $110^\circ$ . Найменший рух терякої був вивчений Гарднер, Скоглунд).

Передня поверхня задня. При дотику до альянім нервом, особливо м'яза, імпульс зовсім не спостерігалися, повідь була незначною. Поверхня капсули має ливу іннервацию, тут широких розгалужень, ній поверхні капсули.

Повна відсутність у задньому суглобовому застосування подразнення рігала лише в деяких. Найчастіше в стані спокою нерви можна було відібрати імпульси, які відрізнялися в різних дослідах як час і величина. Досить стерігались імпульси до  $25-30 \text{ мкв}$ , частота  $24$  в 1 сек. Лапа кішки в слідах була в злегка під кутом і цьому положенні імпульса була найменшою.

При подразненні з му нерви з'являлись різнякі міжсуглобової та іншими виростками як і ділянках навіть слабке змінення величини.

Ми намагалися відібрати імпульси під час тиску, поряд з рецепторами, дадуть відповідь на певній силі розтягування. З цією метою ми змінювали його інтенсивність.

Ми користувалися середньою силою — 5 г, для заднього нерва і 8 г.

Наводимо осцилографічні дослідів. На початку потім ефект від подразнення зберігався постійно, а імпульсації.

На осцилограмі (рис. 4, б) зображення (дотику) частоти тиску (рис. 4, б) чи-

падається із дві-три гізових воло-  
падається із  
кущовидну  
поверхні

ельних нерво-  
репарат кап-

манітнішої  
кількості  
були вияв-  
вих тілець  
изу судин,  
сить часто  
посували  
волосинку  
ом в 2 мм  
(дотик —

ділянок  
поверхні  
ому мали  
дразника,  
к.  
ші капсу-  
місцях на  
рковій гі-  
пульсація.  
ск різної  
ні тиску

В медіальному нерві стану цілковитого спокою можна домогтися при такому положенні кінцівки, коли вона зігнута в коліні під кутом  $110^{\circ}$ . Найменший рух у колінному суглобі викликав імпульсацію, характер якої був вивчений та описаний деякими авторами (Бойд і Роберт, Гарднер, Скоглунд).

Передня поверхня капсули менш чутлива до дотиків і тиску, ніж задня. При дотику до деяких ділянок капсули, що іннервуються медіальним нервом, особливо в ділянці розташування сухожилля чотириголового м'яза, імпульси в нерві зовсім не спостерігалися, або відповідь була незначною. Передня поверхня капсули має менш чутливу іннервацію, тут нема таких широких розгалужень, як у задній поверхні капсули.

Повна відсутність імпульсів у задньому суглобовому нерві без застосування подразнення спостерігалася лише в деяких випадках. Найчастіше в стані спокою в цьому нерві можна було зареєструвати імпульси, які відрізнялися у різних дослідах як частотою, так і величиною. Досить часто спостерігались імпульси з амплітудою  $25-30 \text{ мкв}$ , частотою  $12-24$  в 1 сек. Лапа кішки в цих дослідах була в злегка зігнутому положенні, під кутом в  $170^{\circ}$ . При цьому положенні імпульсація була найменшою.

При подразненні задньої поверхні капсули (дотик, тиск) в задньому нерві з'являлися розряди імпульсів. Особливо чутливими були ділянки міжсуглобової щілини і ділянки між медіальними та латеральними виростками як стегнової, так і великогомілкової кістки. В цих ділянках навіть слабке подразнення викликає значний потік імпульсів різної величини.

Ми намагалися віддиференціювати імпульси, що виникають при дотиках, від імпульсів під впливом тиску, вважаючи, що при застосуванні тиску, поряд з рецепторами, які відповідають на легке подразнення (дотик), дадуть відповідь і інші рецептори, які зачучаються до подразнення при певній силі розтягування капсули, що обов'язково виникає при натискуванні. З цією метою, не змінюючи місця і способу подразнення, ми змінювали його інтенсивність.

Ми користувалися трьома градаціями: слабке подразнення —  $0,2 \text{ г}$ , середньої сили —  $5 \text{ г}$ , сильне —  $10 \text{ г}$ . Було проведено 18 таких дослідів для заднього нерва і 8 для медіального.

Наводимо осцилограмами заднього нерва, одержані в одному з типових дослідів. На початку досліду фотографували загальний стан (фон), а потім ефект від подразнення. В цьому досліді стан відносного спокою зберігався постійно, а під впливом подразнення змінювався характер імпульсації.

На осцилограмі (рис. 4, а) видно, як під впливом легкого подразнення (дотику) частота й амплітуда імпульсів збільшились. При легкому тиску (рис. 4, б) частота цих імпульсів ще збільшилась (на осцило-

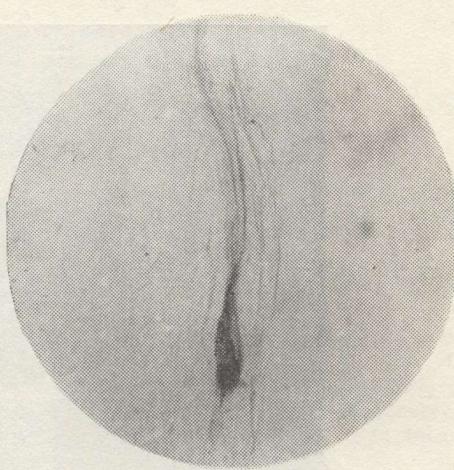


Рис. 3. Поздовжній розріз фатер-пачині-  
йового тільця. Сполучнотканинна кап-  
сула, складена з пластин. М'якушеве  
нервове волокно в середині капсули.  
 $44 \times 6$ .

грамі видно лише початок тиску). Сильний тиск викликає появу великого потоку імпульсів значної частоти (рис. 4, в). Пошук і кінець подразнення на рис. 4, в побачити не можна, оскільки рисунок зроблений через 2 сек. після початку подразнення, коли імпульсація досягла найбільшої інтенсивності. З таблиці видно, що збільшення сили подразнення підвищує частоту всіх імпульсів і викликає появу нових високовольтних імпульсів, яких не було в стані спокою. При легкому тиску частота імпульсів у 10—12 мкв уже через 0,5 сек. від початку тиску повертається

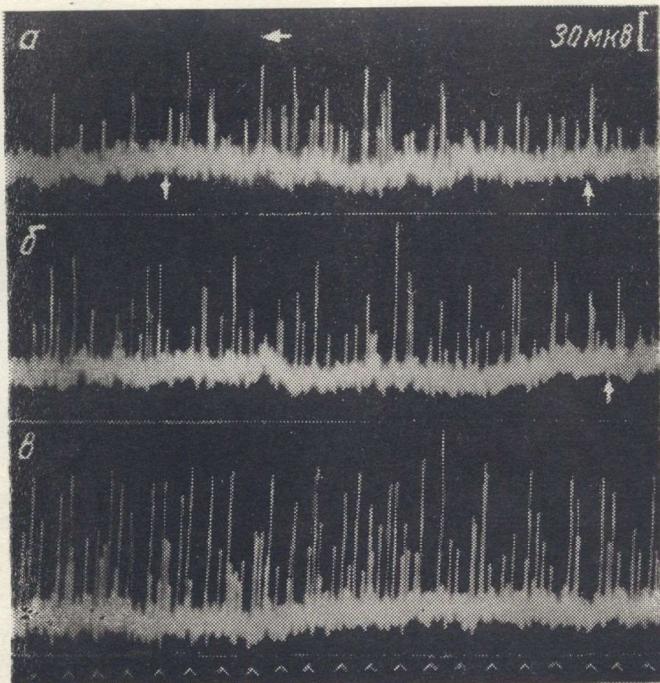


Рис. 4. Розряд імпульсів у задньому нерві суглоба:  
а — при дотику скляною паличкою до капсули (початок і кінець подразнення позначені стрілками); б — при легкому натискуванні (початок подразнення позначено стрілкою); в — при сильному натискуванні. Пояснення в тексті. Всі осцилограми читати справа наліво.

ся до вихідної величини. Частота всіх інших імпульсів через 0,5 сек. також зменшується, залишаючись постійно низькою до припинення подразнення. Тільки імпульси в 36—42 мкв в кінці подразнення зовсім зникають.

Протилежна картина спостерігається при сильному подразненні. При продовженні подразнення частота імпульсів для всіх видів потенціалів зростає, досягаючи максимальної величини через 2 сек. після початку подразнення. Досягнувши максимуму, частота імпульсів, незважаючи на продовження подразнення такої самої інтенсивності, починає знижуватись і ще до припинення подразнення більшість імпульсів зберігає частоту, яка спостерігалася в стані спокою.

Імпульси в 36—42 мкв, які з'явилися лише при подразненні, досягали найбільшої частоти при сильному тиску і зникали відразу після припинення подразнення. Цей вид імпульсації відзначався досить рідко. Можна було б припустити, що він властивий рецепторам особливово-

го виду, які приходять тогід, коли відсутнє подразнення великої кількості різновидів тільце типу Паши. Інкапсульовані ті Гарднером, Самюелем ній кількості. Скоглини типу Руфіні в задніх ках капсули і два-три чині в задній стінці каг в передній.

Питання про наявність більових рецепторів не з'ясоване. Деякі думають, що інтенсивні будь-якого рецептора міг бути більове відчуття.

Розглядаючи імпульси повідніх подразненнях, знайти в ній будь-які хвильові властивості лише більовому. Для цього були застосовані більових подразненій — укол, термічний опік.

Укол голкою в будь-які капсули викликає імпульси слід відзначити, що в вованих медіальним не виник розряд імпульсів, при дотику і тиску. Такі ляники капсули, які інне

#### Амплітуда (в мкв) і час

##### Вид подразнення

Спокій . . . . .	10—
Початок дотику . . . . .	20—
Так само . . . . .	30—
» » . . . . .	15—
Подразнення припинено . . . . .	10—
Легкий тиск . . . . .	25—
Так само . . . . .	40—
» » . . . . .	10—
» » . . . . .	10—
Подразнення припинено . . . . .	10—
Сильний тиск . . . . .	15—
Так само . . . . .	25—
» » . . . . .	40—
» » . . . . .	50—
» » . . . . .	20—
Подразнення припинено . . . . .	10—

появу вели-  
ї кінець по-  
ок зроблений  
досягла най-  
ни подразнен-  
високовольт-  
ниску частота  
 повертається

го виду, які приходять в активний стан при деформаціях капсули. Гістологічне дослідження видаленої ділянки капсули показало, що, крім великої кількості різноманітних нервових закінчень, тут є інкапсульоване тільце типу Пачині (рис. 3).

Інкапсульовані тільця в капсулі колінного суглоба були описані Гарднером, Самюелем, Скоглундом. Вони виявляли їх у дуже обмеженій кількості. Скоглунд описав тільця типу Руфіні в задній і передній стінках капсули і два-три тільця типу Пачині в задній стінці капсули й одне-два в передній.

Питання про наявність специфічних бальзових рецепторів до цього часу не з'ясоване. Деякі дослідники вважають, що інтенсивне подразнення будь-якого рецептора може викликати бальзове відчуття.

Розглядаючи імпульсацію при відповідних подразненнях, ми намагалися знайти в ній будь-які характерні риси, властиві лише бальзовому подразненню. Для цього були застосовані кілька видів бальзових подразників: механічний — укол, термічний — опік, хімічний — опік.

Укол голкою в будь-яку ділянку капсули викликає імпульсацію, причому слід відзначити, що в місцях, іннервованих медіальним нервом, де не було відповіді на дотик, при уколі виник розряд імпульсів, які мало відрізнялись від імпульсів, що виникли при дотику і тиску. Такі самі імпульси з'явилися при уколах і в інші ділянки капсули, які іннервуються медіальним нервом.

#### Амплітуда (в мкв) і частота (в гц) імпульсів при подразненнях різних видів

Вид подразнення	Величина імпульсів					Час від початку подразнення в сек.
	10—12	15	18	24—30	36—42	

#### Частота

Спокій . . . . .	10—15	5—10	5—10	15—20	0	
Початок дотику . . . . .	20—25	15—20	14	15—20	5	Початок подразнення
Так само . . . . .	30—40	25—30	20	25	20	0,2
» » . . . . .	15—20	20—25	15	20	5	0,3
Подразнення припинено . . . . .	10—15	10	10	20	0	0,4
Легкий тиск . . . . .	25—30	20—25	20—25	30	10	Початок подразнення
Так само . . . . .	40—50	35—40	30	40	20—25	0,2
» » . . . . .	10—15	15—25	20—25	25—30	25—30	0,5
» » . . . . .	10—15	15—20	15—20	20—25	20	0,7
Подразнення припинено . . . . .	10—15	10—15	15—20	20—25	1	1,2
Сильний тиск . . . . .	15—20	15	10—15	25—30	0	Початок подразнення
Так само . . . . .	25—30	20—25	30	30—35	35	0,6
» » . . . . .	40—45	30—40	30—35	30—35	40—45	1,4
» » . . . . .	50—60	50	40	45	45—50	2,0
» » . . . . .	20	15—20	10—20	25—30	15—20	2,4
» » . . . . .	10—15	10	5—10	20—25	10—15	2,8
Подразнення припинено . . . . .	10—15	10	5—10	15—20	0	3,1

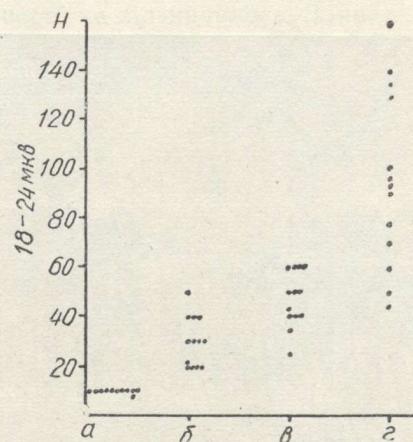


Рис. 5. Зміна частоти імпульсів у 18—24 мкв при різних подразненнях капсули (результати 13 дослідів).

На абсцисі: а — спокій, б — дотик, в — тиск, г — укол; на ординаті — частота імпульсів в гц.

В задньому нерві при уколі в капсулу завжди виникає розряд імпульсів, який характеризується високою частотою, особливо для імпульсів у 18—24 мкв. У 13 дослідах ми подразнювали різні ділянки капсули, застосовували в усіх випадках у тій самій ділянці подразнення трьох видів — дотик, тиск, укол. Результати цих дослідів наведені на графіку (рис. 5). Збільшення частоти імпульсів у 18—24 мкв при уколі,

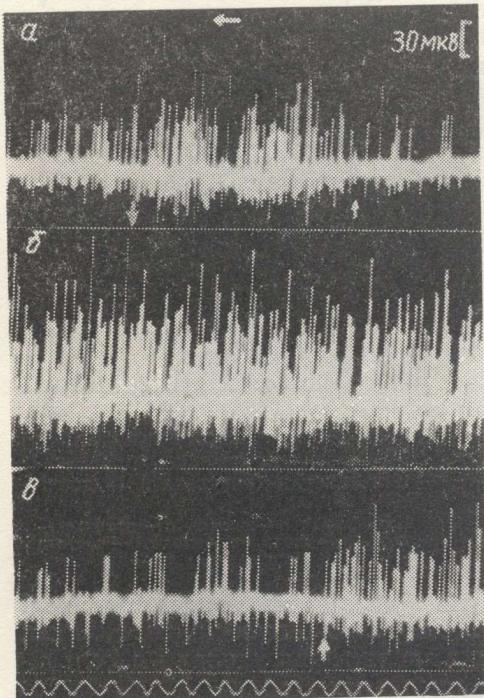


Рис. 6. Аферентна імпульсація в задньому нерві суглоба:

так само як і на інших, видно імпульси найрізноманітнішої амплітуди. серед яких імпульси у 18—24 мкв переважають і при уколі досягають 160 гц.

Цей приклад є типовим, тому можна зробити висновок про відсутність специфічної імпульсації у відповідь на укол, коли відзначається лише збільшення частоти всіх видів імпульсів, переважно у 18—24 мкв.

При проколі капсули також виникало значне, але короткочасне прискорення імпульсів, яке припинялось відразу після виведення голки.

Термічний опік заподіювали на передній поверхні капсули за допомогою підігрітої скляної палички. Оскільки при такому методі здійснення опіку обов'язково наявний елемент дотику, для диференціювання більових імпульсів від тактильних ми спочатку зафіксували відповідь на дотик тією самою паличиною, але не підігрітою. При дотику можна зареєструвати кілька розрядів короткочасних імпульсів, між якими виникають поодинокі імпульси. При опіку відразу виникає великий залп імпульсів, що складається з імпульсів, які спостерігались при дотику, та імпульсів у 45—55 мкв (рис. 7, а). Всі імпульси характеризувались

досить високою частотою давали імпульс дразнення потік імпульсів на фону. Отже, сигнал, що в момент подразнення

Після цього експе-  
години, але ніяких роз-  
ся, що опік призводи-  
40 хв. ми перевірили ч-

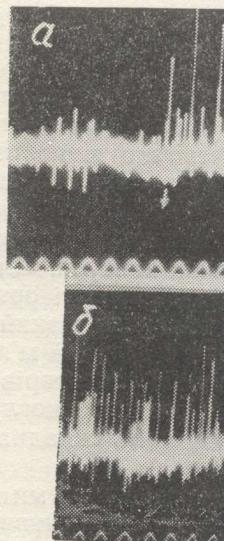


Рис.

на нерві виникали окончання складалися із 4—

Опік поверхні капсульмічний опік. При дові відзначалися поодинокими інтервалами. У відповідь на паличкою виникали окремо з паузами в 0,08—0,1 с. Після припинення подачі поодинокі імпульси.

Крім описаних досторів ми впорскували гарячий розчин Рінгера ці подразники впорскували запобігти розтягненню та до 4 мл рідини. Отже відповідно до своїх я Подразнююча дія укол

розряд імпульсів капсульного подразнення введені на при уколі, в окремих, але воно одразнень дослідів досягає до максимуму при ці, а при

відповіді відповіді в ряді наведений очки задноторкуючи, робить саму першій частині видно виникли потік імпульсів під час частини (рис. а) які є ще зовнішніх відповідей ви- тограмах, амплітуди. виягають

о відсутнічається -24 мкв. всне при- толки, за допо- дійснен- діювання відповідь у можна кими ви- кий залп дотику, вувались

досить високою частотою, значно більшою, ніж при дотику. Найбільшу частоту давали імпульси у 18—24 мкв, а відразу після припинення подразнення потік імпульсів зменшується і залишається звичайна картина фону. Отже, сигнал у центральну нервову систему надсилається лише в момент подразнення.

Після цього експерименту спостереження провадились протягом години, але ніяких розрядів імпульсів у нерві не відзначалось. Здавалося, що опік призводить до повної деструкції живих елементів. Через 40 хв. ми перевірили чутливість місця опіку легким дотиком до нього, і

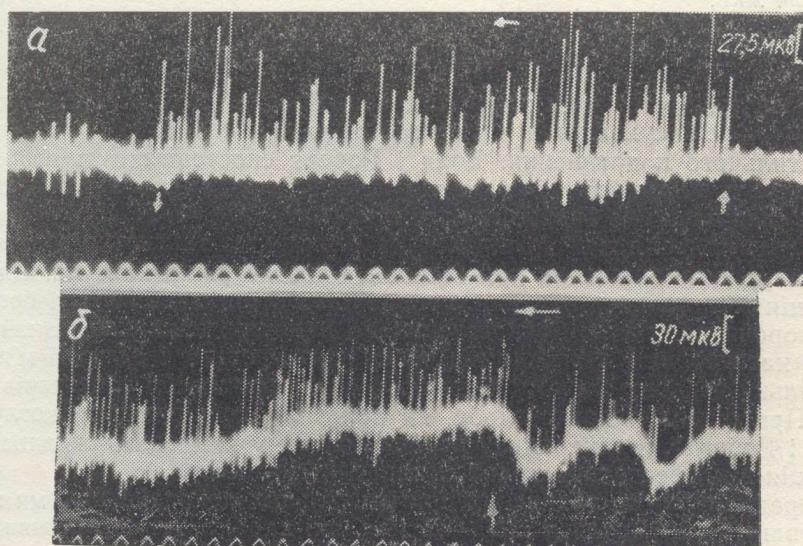


Рис. 7. Імпульсація в медіальному нерві:

а — при опіку капсули (момент дотику підігрітою паличкою позначено стрілкою);  
б — при впорскуванні в капсулу гарячого (+56°) розчину Рінгера (момент впорскування позначено стрілкою).

на нерві виникали окремі короткі залпи, тривалістю 0,03—0,05 сек., вони складалися із 4—10 імпульсів такого самого типу, як і до опіку.

Опік поверхні капсули скіпидаром ми заподіювали так само, як і термічний опік. При дотику скляною, обмотаною ватою, паличкою у нерві відзначалися поодинокі імпульси різної напруги, з досить значними інтервалами. У відповідь на такий самий дотик змоченою скіпидаром паличкою виникали окремі залпи імпульсів, тривалістю 0,03—0,12 сек., з паузами в 0,08—0,1 сек. Загальна тривалість залпів становила 1,5 сек. окремі з них складалися з потенціалів різної амплітуди того самого типу, який спостерігався при звичайному дотику, але з більшою частотою. Після припинення подразнення протягом деякого часу відзначались поодинокі імпульси.

Крім описаних дослідів для визначення наявності болювих рецепторів ми впорскували подразнюючу речовину в порожнину суглоба — гарячий розчин Рінгера (+56°), скіпидар і 20%-ний розчин НСІ. Всі ці подразники впорскували в невеликих дозах (0,3 мл) для того, щоб запобігти розтягненню капсули. Встановлено, що в капсулу можна ввесити до 4 мл рідини. Отже, впорскування рідини не розтягувало капсули, а відповідно до своїх якісних особливостей мало характер подразника. Подразнююча дія уколу і проколу капсули не виявилась, бо впорску-

вання здійснювалось через голку, введену за кілька хвилин перед цим і імпульсація в нерві на подразнення цього виду вже припинилась. Всі подразники, введені в капсулу, викликали досить інтенсивну імпульсацію в нерві. Особливо виразна реакція спостерігалаась у задньому нерві при впорскуванні гарячого розчину Рінгера (рис. 7, б). Тут так само, як і при застосуванні інших ноцицептивних подразників, імпульси в 18—24 мкв виникали з великою частотою — до 60 гц. У цих випадках ми та-кож спостерігали імпульси всіх видів, які завжди реєструються при по-дразненні капсули, але частота їх була вищою, особливо для імпульсів у 18—24 мкв.

### Обговорення результатів досліджень

Наше дослідження показало, що вся поверхня капсули, за винятком ділянки злиття сухожилля чотириголового м'яза з капсулою, чутлива до тактильного подразнення. Бойд і Роберт спостерігали відповідь на тиск лише в обмеженій ділянці, що пояснюється, можливо, тим, що ці автори спеціально не вивчали цього питання.

В наших дослідженнях відповідна реакція на тактильне подразнення була різкіше виражена при більшому розтягуванні капсули. Ця сигнализація має велике значення в природних умовах діяльності організму. Скорочення м'язів, прикріплених до капсули, викликає різний ступінь її натягнення і, залежно від місця застосування і сили дії м'яза, в центральну нервову систему надходить сигналізація від рецепторів капсули. При різних рухах суглоба, як показали дослідження Скоглунда, Бойда і Роберта, в центральну нервову систему надходить складна сигнализація від аферентних волокон капсули суглоба.

Серед імпульсів, виявлених при тактильних подразненнях, ми звернули увагу на ті імпульси в 36—42 мкв, які характеризуються швидкою адаптацією і виникають при подразненні певної ділянки капсули. При гістологічному дослідженні цієї ділянки було виявлено капсуларизоване нервове закінчення типу Пачині, яке, на нашу думку, давало імпульси великої амплітуди.

Грей і Метьюз, характеризуючи імпульсацію пачинійових тілець, закладених у сухожильній ямці лапи кішки, відзначили велику амплітуду цих потенціалів і швидку адаптацію, типову для описаних нами імпульсів.

Наши дослідження показали, що при подразненнях усіх видів виникає різноманітна імпульсація, але при ноцицептивних подразненнях вона найбільш активна. Специфічних імпульсів, властивих лише відповідям на ноцицептивні подразнення, ми не виявили. Проте, чітко виявилось особливо значне збільшення частоти імпульсів у 18—24 мкв. Якому виду рецепторів властива ця імпульсація, важко сказати, бо на поверхні капсули є різноманітні нервові закінчення.

Деякі автори (Воллард, Фейндель та інші) вважають, що вільні нервові закінчення є більзовими рецепторами; вони закінчуються в тканині і поширяють свою дію на дрібні судини, які і самі вважаються джерелом більзових відчуттів (Воллард). У капсулі колінного суглоба розташована велика кількість вільних нервових закінчень. Особливо багато їх у задній частині капсули, де вони тісно прилягають до судин.

Усі застосовані нами ноцицептивні подразнення викликали короткочасну імпульсацію, яка припинилася відразу після усунення подразника. Отже, можна зробити висновок, що тривале відчуття болю, яке виникає при таких подразненнях, залежить не від безпосереднього подразнювального впливу імпульсів на таламус і коркові центри, а від

тривалого зберігання слів перечні докази того, що були для кішки більзові нервові стовбури, до суті, не перерізали, при ні рухова реакція, а дихання стосуванні тактильних підразненнях. Реакція ніколи не відбувається та тативних реакцій при силі капсули.

Одержані нами дані структуру рецепторів капсуль

1. Капсула колінного шеві нервові волокна. Нехалуження кущовидної і дільниці нервовими утвореннями: підразненням зваженням типу Руффі

2. У відповідь на механічне подразнення в нерві виникають відповідь на імпульси.

3. Тактильне подразнення відповідь на імпульси різноманітної амплітуди збільшується частота і характеризуються імпульсами.

4. При сильних деформаціях (36—42 мкв), які супроводжуються швидкою адаптацією.

5. Більша частота імпульсів відповідннях, спостерігається збільшення частоти при всіх подразненнях від 24 мкв. Вся імпульсація здійснюється відповідно до подразника.

Астахова А. Т., Труды Кропивницького фізіологічного інститута, Букин Ю. В., Тезисы докторантур, Емець Г. Л., Сб. реф. Української Академії наук, с. 179.

Мажуга П. М., Доклады Академии наук ССР, 1948, № 119, 1949, № 120, 1950, № 121, 1951, № 122, 1952, № 123, 1953, № 124, 1954, № 125, 1955, № 126, 1956, № 127, 1957, № 128, 1958, № 129, 1959, № 130, 1960, № 131, 1961, № 132, 1962, № 133, 1963, № 134, 1964, № 135, 1965, № 136, 1966, № 137, 1967, № 138, 1968, № 139, 1969, № 140, 1970, № 141, 1971, № 142, 1972, № 143, 1973, № 144, 1974, № 145, 1975, № 146, 1976, № 147, 1977, № 148, 1978, № 149, 1979, № 150, 1980, № 151, 1981, № 152, 1982, № 153, 1983, № 154, 1984, № 155, 1985, № 156, 1986, № 157, 1987, № 158, 1988, № 159, 1989, № 160, 1990, № 161, 1991, № 162, 1992, № 163, 1993, № 164, 1994, № 165, 1995, № 166, 1996, № 167, 1997, № 168, 1998, № 169, 1999, № 170, 2000, № 171, 2001, № 172, 2002, № 173, 2003, № 174, 2004, № 175, 2005, № 176, 2006, № 177, 2007, № 178, 2008, № 179, 2009, № 180, 2010, № 181, 2011, № 182, 2012, № 183, 2013, № 184, 2014, № 185, 2015, № 186, 2016, № 187, 2017, № 188, 2018, № 189, 2019, № 190, 2020, № 191, 2021, № 192, 2022, № 193, 2023, № 194, 2024, № 195, 2025, № 196, 2026, № 197, 2027, № 198, 2028, № 199, 2029, № 200, 2030, № 201, 2031, № 202, 2032, № 203, 2033, № 204, 2034, № 205, 2035, № 206, 2036, № 207, 2037, № 208, 2038, № 209, 2039, № 210, 2040, № 211, 2041, № 212, 2042, № 213, 2043, № 214, 2044, № 215, 2045, № 216, 2046, № 217, 2047, № 218, 2048, № 219, 2049, № 220, 2050, № 221, 2051, № 222, 2052, № 223, 2053, № 224, 2054, № 225, 2055, № 226, 2056, № 227, 2057, № 228, 2058, № 229, 2059, № 230, 2060, № 231, 2061, № 232, 2062, № 233, 2063, № 234, 2064, № 235, 2065, № 236, 2066, № 237, 2067, № 238, 2068, № 239, 2069, № 240, 2070, № 241, 2071, № 242, 2072, № 243, 2073, № 244, 2074, № 245, 2075, № 246, 2076, № 247, 2077, № 248, 2078, № 249, 2079, № 250, 2080, № 251, 2081, № 252, 2082, № 253, 2083, № 254, 2084, № 255, 2085, № 256, 2086, № 257, 2087, № 258, 2088, № 259, 2089, № 260, 2090, № 261, 2091, № 262, 2092, № 263, 2093, № 264, 2094, № 265, 2095, № 266, 2096, № 267, 2097, № 268, 2098, № 269, 2099, № 270, 2000, № 271, 2001, № 272, 2002, № 273, 2003, № 274, 2004, № 275, 2005, № 276, 2006, № 277, 2007, № 278, 2008, № 279, 2009, № 280, 2010, № 281, 2011, № 282, 2012, № 283, 2013, № 284, 2014, № 285, 2015, № 286, 2016, № 287, 2017, № 288, 2018, № 289, 2019, № 290, 2020, № 291, 2021, № 292, 2022, № 293, 2023, № 294, 2024, № 295, 2025, № 296, 2026, № 297, 2027, № 298, 2028, № 299, 2029, № 300, 2030, № 301, 2031, № 302, 2032, № 303, 2033, № 304, 2034, № 305, 2035, № 306, 2036, № 307, 2037, № 308, 2038, № 309, 2039, № 310, 2040, № 311, 2041, № 312, 2042, № 313, 2043, № 314, 2044, № 315, 2045, № 316, 2046, № 317, 2047, № 318, 2048, № 319, 2049, № 320, 2050, № 321, 2051, № 322, 2052, № 323, 2053, № 324, 2054, № 325, 2055, № 326, 2056, № 327, 2057, № 328, 2058, № 329, 2059, № 330, 2060, № 331, 2061, № 332, 2062, № 333, 2063, № 334, 2064, № 335, 2065, № 336, 2066, № 337, 2067, № 338, 2068, № 339, 2069, № 340, 2070, № 341, 2071, № 342, 2072, № 343, 2073, № 344, 2074, № 345, 2075, № 346, 2076, № 347, 2077, № 348, 2078, № 349, 2079, № 350, 2080, № 351, 2081, № 352, 2082, № 353, 2083, № 354, 2084, № 355, 2085, № 356, 2086, № 357, 2087, № 358, 2088, № 359, 2089, № 360, 2090, № 361, 2091, № 362, 2092, № 363, 2093, № 364, 2094, № 365, 2095, № 366, 2096, № 367, 2097, № 368, 2098, № 369, 2099, № 370, 2000, № 371, 2001, № 372, 2002, № 373, 2003, № 374, 2004, № 375, 2005, № 376, 2006, № 377, 2007, № 378, 2008, № 379, 2009, № 380, 2010, № 381, 2011, № 382, 2012, № 383, 2013, № 384, 2014, № 385, 2015, № 386, 2016, № 387, 2017, № 388, 2018, № 389, 2019, № 390, 2020, № 391, 2021, № 392, 2022, № 393, 2023, № 394, 2024, № 395, 2025, № 396, 2026, № 397, 2027, № 398, 2028, № 399, 2029, № 400, 2030, № 401, 2031, № 402, 2032, № 403, 2033, № 404, 2034, № 405, 2035, № 406, 2036, № 407, 2037, № 408, 2038, № 409, 2039, № 410, 2040, № 411, 2041, № 412, 2042, № 413, 2043, № 414, 2044, № 415, 2045, № 416, 2046, № 417, 2047, № 418, 2048, № 419, 2049, № 420, 2050, № 421, 2051, № 422, 2052, № 423, 2053, № 424, 2054, № 425, 2055, № 426, 2056, № 427, 2057, № 428, 2058, № 429, 2059, № 430, 2060, № 431, 2061, № 432, 2062, № 433, 2063, № 434, 2064, № 435, 2065, № 436, 2066, № 437, 2067, № 438, 2068, № 439, 2069, № 440, 2070, № 441, 2071, № 442, 2072, № 443, 2073, № 444, 2074, № 445, 2075, № 446, 2076, № 447, 2077, № 448, 2078, № 449, 2079, № 450, 2080, № 451, 2081, № 452, 2082, № 453, 2083, № 454, 2084, № 455, 2085, № 456, 2086, № 457, 2087, № 458, 2088, № 459, 2089, № 460, 2090, № 461, 2091, № 462, 2092, № 463, 2093, № 464, 2094, № 465, 2095, № 466, 2096, № 467, 2097, № 468, 2098, № 469, 2099, № 470, 2000, № 471, 2001, № 472, 2002, № 473, 2003, № 474, 2004, № 475, 2005, № 476, 2006, № 477, 2007, № 478, 2008, № 479, 2009, № 480, 2010, № 481, 2011, № 482, 2012, № 483, 2013, № 484, 2014, № 485, 2015, № 486, 2016, № 487, 2017, № 488, 2018, № 489, 2019, № 490, 2020, № 491, 2021, № 492, 2022, № 493, 2023, № 494, 2024, № 495, 2025, № 496, 2026, № 497, 2027, № 498, 2028, № 499, 2029, № 500, 2030, № 501, 2031, № 502, 2032, № 503, 2033, № 504, 2034, № 505, 2035, № 506, 2036, № 507, 2037, № 508, 2038, № 509, 2039, № 510, 2040, № 511, 2041, № 512, 2042, № 513, 2043, № 514, 2044, № 515, 2045, № 516, 2046, № 517, 2047, № 518, 2048, № 519, 2049, № 520, 2050, № 521, 2051, № 522, 2052, № 523, 2053, № 524, 2054, № 525, 2055, № 526, 2056, № 527, 2057, № 528, 2058, № 529, 2059, № 530, 2060, № 531, 2061, № 532, 2062, № 533, 2063, № 534, 2064, № 535, 2065, № 536, 2066, № 537, 2067, № 538, 2068, № 539, 2069, № 540, 2070, № 541, 2071, № 542, 2072, № 543, 2073, № 544, 2074, № 545, 2075, № 546, 2076, № 547, 2077, № 548, 2078, № 549, 2079, № 550, 2080, № 551, 2081, № 552, 2082, № 553, 2083, № 554, 2084, № 555, 2085, № 556, 2086, № 557, 2087, № 558, 2088, № 559, 2089, № 560, 2090, № 561, 2091, № 562, 2092, № 563, 2093, № 564, 2094, № 565, 2095, № 566, 2096, № 567, 2097, № 568, 2098, № 569, 2099, № 570, 2000, № 571, 2001, № 572, 2002, № 573, 2003, № 574, 2004, № 575, 2005, № 576, 2006, № 577, 2007, № 578, 2008, № 579, 2009, № 580, 2010, № 581, 2011, № 582, 2012, № 583, 2013, № 584, 2014, № 585, 2015, № 586, 2016, № 587, 2017, № 588, 2018, № 589, 2019, № 590, 2020, № 591, 2021, № 592, 2022, № 593, 2023, № 594, 2024, № 595, 2025, № 596, 2026, № 597, 2027, № 598, 2028, № 599, 2029, № 600, 2030, № 601, 2031, № 602, 2032, № 603, 2033, № 604, 2034, № 605, 2035, № 606, 2036, № 607, 2037, № 608, 2038, № 609, 2039, № 610, 2040, № 611, 2041, № 612, 2042, № 613, 2043, № 614, 2044, № 615, 2045, № 616, 2046, № 617, 2047, № 618, 2048, № 619, 2049, № 620, 2050, № 621, 2051, № 622, 2052, № 623, 2053, № 624, 2054, № 625, 2055, № 626, 2056, № 627, 2057, № 628, 2058, № 629, 2059, № 630, 2060, № 631, 2061, № 632, 2062, № 633, 2063, № 634, 2064, № 635, 2065, № 636, 2066, № 637, 2067, № 638, 2068, № 639, 2069, № 640, 2070, № 641, 2071, № 642, 2072, № 643, 2073, № 644, 2074, № 645, 2075, № 646, 2076, № 647, 2077, № 648, 2078, № 649, 2079, № 650, 2080, № 651, 2081, № 652, 2082, № 653, 2083, № 654, 2084, № 655, 2085, № 656, 2086, № 657, 2087, № 658, 2088, № 659, 2089, № 660, 2090, № 661, 2091, № 662, 2092, № 663, 2093, № 664, 2094, № 665, 2095, № 666, 2096, № 667, 2097, № 668, 2098, № 669, 2099, № 670, 2000, № 671, 2001, № 672, 2002, № 673, 2003, № 674, 2004, № 675, 2005, № 676, 2006, № 677, 2007, № 678, 2008, № 679, 2009, № 680, 2010, № 681, 2011, № 682, 2012, № 683, 2013, № 684, 2014, № 685, 2015, № 686, 2016, № 687, 2017, № 688, 2018, № 689, 2019, № 690, 2020, № 691, 2021, № 692, 2022, № 693, 2023, № 694, 2024, № 695, 2025, № 696, 2026, № 697, 2027, № 698, 2028, № 699, 2029, № 700, 2030, № 701, 2031, № 702, 2032, № 703, 2033, № 704, 2034, № 705, 2035, № 706, 2036, № 707, 2037, № 708, 2038, № 709, 2039, № 710, 2040, № 711, 2041, № 712, 2042, № 713, 2043, № 714, 2044, № 715, 2045, № 716, 2046, № 717, 2047, № 718, 2048, № 719, 2049, № 720, 2050, № 721, 2051, № 722, 2052, № 723, 2053, № 724, 2054, № 725, 2055, № 726, 2056, № 727, 2057, № 728, 2058, № 729, 2059, № 730, 2060, № 731, 2061, № 732, 2062, № 733, 2063, № 734, 2064, № 735, 2065, № 736, 2066, № 737, 2067, № 738, 2068, № 739, 2069, № 740, 2070, № 741, 2071, № 742, 2072, № 743, 2073, № 744, 2074, № 745, 2075, № 746, 2076, № 747, 2077, № 748, 2078, № 749, 2079, № 750, 2080, № 751, 2081, № 752, 2082, № 753, 2083, № 754, 2084, № 755, 2085, № 756, 2086, № 757, 2087, № 758, 2088, № 759, 2089, № 760, 2090, № 761, 2091, № 762, 2092, № 763, 2093, № 764, 2094, № 765, 2095, № 766, 2096, № 767, 2097, № 768, 2098, № 769, 2099, № 770, 2000, № 771, 2001, № 772, 2002, № 773, 2003, № 774, 2004, № 775, 2005, № 776, 2006, № 777, 2007, № 778, 2008, № 779, 2009, № 780, 2010, № 781, 2011, № 782, 2012, № 783, 2013, № 784, 2014, № 785, 2015, № 786, 2016, № 787, 2017, № 788, 2018, № 789, 2019, № 790, 2020, № 791, 2021, № 792, 2022, № 793, 2023, № 794, 2024, № 795, 2025, № 796, 2026, № 797, 2027, № 798, 2028, № 799, 2029, № 800, 2030, № 801, 2031, №

перед цим і  
нилась. Всі  
у імпульса-  
льому нерві  
ак само, як  
ьси в 18—  
ках ми та-  
ся при по-  
імпульсів

а винятком  
о, чутлива  
дповідь на  
тим, що ці  
подразнен-  
ні. Ця сиг-  
ні організ-  
мійний сту-  
її м'яза, в  
торів кап-  
лакоглунда,  
ладна сиг-

, ми звер-  
швидкою  
сули. При  
ляризова-  
то імпуль-

их тілець,  
ку амплі-  
ніх нами  
видів ви-  
разненнях  
ше відпо-  
ко вияви-  
мкв. Яко-  
бо на по-

що вільні  
ся в тка-  
ться дже-  
лоба роз-  
во багато  
н.  
ли корот-  
я подраз-  
бolio, яке  
нього по-  
ри, а від

тривалого зберігання слідів подразнення в цих центрах. Ми мали неза-  
перечні докази того, що застосовані нами ноцицептивні подразнення  
були для кішки бальовими. Саме в тих випадках, коли один з великих  
нервових стовбурів, до складу якого входить нерв, що іннервує капсулу, не перерізали, при ноцицептивних подразненнях у кішки виникала  
рухова реакція, а дихання ставало більш частим і глибоким. При за-  
стосуванні тактильних подразнень різноманітної інтенсивності подібна  
реакція ніколи не відбувалась. Гарднер і Джакобіс описали ряд веге-  
тативних реакцій при сильному електричному подразненні нервів колін-  
ної капсули.

Одержані нами дані доповнюють сучасні знання про морфологічну  
структуру рецепторів капсули та їх аферентну імпульсацію при різних  
подразненнях.

### Висновки

1. Капсула колінного суглоба має численні мієлінові та безм'яку-  
шеві нервові волокна. Нервові волокна, входячи в капсулу, мають роз-  
галуження кущовидної і деревовидної форми, які закінчуються різними  
нервовими утвореннями: петельками, гудзиками і вільними тонкими без-  
м'якушевими волокнами. В обмеженій кількості виявлені складні нер-  
вові закінчення типу Руффіні і пачинійових тілець.

2. У відповідь на механічні, термічні і ноцицептивні подразнення  
капсули в нерві виникають розряди різних за своїм характером і три-  
валістю імпульсів.

3. Тактильне подразнення капсули викликає в нерві потік імпуль-  
сів різноманітної амплітуди і частоти. При підвищенні сили подразнен-  
ня збільшується частота імпульсів. При цьому найбільшою частотою  
характеризуються імпульси в 10—12 мкв.

4. При сильних деформаціях капсули виникають високовольтні ім-  
пульси (36—42 мкв), які стосуються капсульованих тілець типу Пачині  
і швидко адаптуються.

5. Більша частота імпульсів, значно вища, ніж при тактильних по-  
дразненнях, спостерігається при ноцицептивних подразненнях. Найбіль-  
шої частоти при всіх подразненнях цього типу досягали імпульси у 18—  
24 мкв. Вся імпульсація здійснювалась лише під час дії ноцицептивно-  
го подразника.

### ЛІТЕРАТУРА

- Астахова А. Т., Труды Красноярск. мед. ин-та, № 3, 1958, с. 54.  
 Букин Ю. В., Тезисы докл. на VI Всес. съезде анат., гистол., эмбр., 1958.  
 Емец Г. Л., Сб. реф. Укр. научно-исслед. ин-та ортоп. и травматол., Киев, 1957, с. 179.  
 Мажуга П. М., Доклады АН ССР, № 6, 1956, с. 903.  
 Boyd A. a. Roberts T., J. Physiol. 122, 1953, p. 38.  
 Feindel W., Wedell G., Singlair D., J. N. Neurosurg., II, 1948, p. 113.  
 Gardner E., Physiol. Rev., 30, 1950, p. 127.  
 Gardner E., Anat. Rec., 83, 1942, p. 401.  
 Gardner E. a. Jacobis J., Amer. J. of Physiol., 153, 1948, p. 567.  
 Gray J. a. Matthews P., J. Physiol., 113, 1951, p. 175.  
 Hromada G., Acta chir. orthop. et traumat. Čechosl., 23, 1956, p. 277.  
 Poláček P.; Acta chir. orthop. et traumat. Čechosl., 23, 1956, p. 286.  
 Samuel S. J. Anat., 83, 1949, p. 80.  
 Scoglund S., Acta physiol. Scand., 36, Suppl. N. 124, 1956.  
 Wollard H., Wedell G., Nagrman J., J. Anat., 74, 1940, p. 713.

Надійшла до редакції  
4.III 1960 р.

## Электрофизиологическая и гистоморфологическая характеристика рецепторов сустава

С. И. Фудель-Осипова, Г. Л. Емец, А. В. Буриченко

Лаборатория физиологии и патоморфологии Института ортопедии и травматологии

### Резюме

Работы, которые освещали бы вопрос о видах рецепторов, заложенных в суставной капсуле, и их связи с определенным видом афферентной импульсации, мы не нашли. Знание же характера и вида рецепторного аппарата капсулы сустава имеет важное значение для суждения о координации движений.

Мы поставили перед собой задачу определить тип и характер рецепции капсулы и, по возможности, увязать физиологические представления с гистоморфологическими. Для решения поставленного вопроса мы избрали коленный сустав кошки, который очень близок по своей структуре и кровоснабжению к коленному суставу человека.

У кошек под гексеналовым наркозом вскрывали капсулу коленного сустава и отпрепарировали подходящие к ней нервы: задний суставной либо медиальный суставной. При этом перерезали все крупные нервные стволы бедра, а также сухожилия прикрепляющиеся к коленному суставу мышц; таким образом, сустав оказывался изолированным от постоянных влияний.

Для выяснения наличия различного рода рецепторов в капсule мы применяли тактильные и ноцицептивные раздражители. Афферентные импульсы, возникающие при этих раздражениях, регистрировались путем отведения электропотенциалов нерва через усилитель постоянного тока к катодному осциллографу. На втором луче осциллографа записывалась отметка времени (0,02 сек.); фотографирование производилось на движущейся пленке. Опыты были поставлены на 30 кошках, различного рода эксперименты зафиксированы на 707 фотоснимках.

По окончании опыта капсулла поступала в гистологическую лабораторию. Препараты серебрили по способу Бильшовского — Гросс — Лантьева и по Рамон Кахалю в модификации де-Кастро.

В капсулле обнаружено большое количество миelinовых и амиelinовых нервных волокон, заканчивающихся разнообразными неинкапсулированными и иногда инкапсулированными нервными окончаниями.

При тактильных раздражениях капсуллы в нерве возникали импульсы различной величины и частоты. Вся поверхность капсуллы отвечает на тактильное раздражение, за исключением области прикрепления сухожилия четырехглавой мышцы. Различен был ответ в разных участках капсуллы на давление различной силы, но закономерность была общая: чем сильнее давление при прочих равных условиях, тем большее количество импульсов возникало при этом и тем разнообразнее они были по своему характеру. Наибольшей частотой при всех тактильных раздражениях обладали импульсы амплитудой в 10—12 мкв. В некоторых местах капсуллы при сильном давлении появлялись быстро адаптирующиеся импульсы в 36—42 мкв, которые, как показало гистологическое исследование, принадлежали рецепторам типа пачиниевых телец.

При ноцицептивных раздражениях (механических, химических, термических) капсуллы в нерве возникали разряды импульсов, величина и продолжительность которых зависели от качества раздражителя. Всех случаях частота импульсов при ноцицептивных раздражениях была

выше, чем при тактильных раздражениях, характерным являлось то, что в 18—24 мкв, которые имели наивысшую частоту этих импульсов.

Для ноцицептивных раздражений импульсации лишь в моменте возникновения раздражения.

## Electrophysiological and Histological

S. I. Fudel-Osipova

Laboratory of Physiology and Histology

The surface of the cat knee joint capsule was investigated by applying pressure nociceptive agent. Impulses from the capsule were recorded by an oscillographically recorded from the posterior or medial joint capsule. The highest frequency of impulses was found at 18—24 mV.

Impulses varying in intensity and frequency were observed. Other conditions being equal, the number of impulses was higher at higher pressure. The highest frequency of impulses was found at 18—24 mV. The highest frequency of impulses was found at 18—24 mV.

With nociceptive stimulation, the number of impulses are of higher frequency. Under these conditions the highest frequency of impulses was found at 18—24 mV.

The afferent responses to mechanical, chemical and thermal stimulation, and vanishing under the influence of noxious stimuli.

выше, чем при тактильных раздражениях. Для ноцицептивных разрядов характерным являлось наибольшее учащение импульсов амплитудой в 18—24 мкв, которые достигали 160 гц, в то время как максимальная частота этих импульсов при давлении не превышала 60 гц.

Для ноцицептивных раздражений всех видов характерно наличие импульсации лишь в момент раздражения и исчезновение ее при прекращении раздражения.

## Electrophysiological and Histological Characteristics of the Joint Capsule Receptors

S. I. Fudel-Osipova, G. L. Emets and A. V. Burichenko

Laboratory of Physiology and Pathomorphology of the Kiev Institute of Orthopedics and Traumatology

### Summary

The surface of the cat knee joint capsule was stimulated by various pressure nociceptive agents, and the response of the receptor was studied from oscillographically recorded potentials of afferent impulses in the posterior or medial joint nerves. The forms of the receptors in the capsule were investigated histologically.

Impulses varying in intensity and frequency are produced by pressure. Other conditions being equal, the higher the pressure, the greater the number of impulses and their variability. Impulses of 10—12  $\mu$ v possess the highest frequency. Potentials of 36—42  $\mu$ v appeared with high pressure, and histological examination showed that they were produced by Pacinian corpuscles.

With nociceptive stimulation (mechanical, chemical, thermal) the impulses are of higher frequency than in the case of tactile stimulation. Under these conditions the 18—24  $\mu$ v impulses have the highest frequency.

The afferent responses to nociceptive stimulation appeared only during stimulation, and vanished when it ceased.