

ТОРАКАЛЬНЫЙ И АБДОМИНАЛЬНЫЙ КОМПОНЕНТЫ БИОЭЛЕКТРИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ДЫХАТЕЛЬНЫХ МЫШЦ ПРИ РАЗДРАЖЕНИИ СЕНСОМОТОРНОЙ КОРЫ МОЗГА У КРЫС

В.И. Беляков, Н.А. Меркулова¹

В экспериментах на крысах показано, что торакальный компонент является преобладающим по сравнению с абдоминальным в паттерне активности дыхательных мышц при различных экспериментальных воздействиях на сенсомоторную кору мозга. Рассматриваются возможные механизмы неравнозначности корковых влияний на деятельность исследуемых мышц. Кроме того, данная проблема обсуждается в эволюционном аспекте.

В течение многих лет в физиологии дыхания одним из основных остается вопрос о центральных механизмах регуляции дыхания. Выявлено, что различные структуры головного мозга определенным образом влияют на деятельность бульбарного дыхательного центра. Особое место среди всех супрабульбарных отделов, несомненно, занимает кора головного мозга. Имея совершенную сигнализацию о разнообразных изменениях во внутренней и внешней среде организма, кора мозга обеспечивает тонкое и совершенное приспособление функции дыхания к изменяющимся условиям жизнедеятельности [9, 11]. В плане дальнейшего изучения центральных механизмов регуляции дыхания представляется интересным проанализировать значение нисходящих корковых влияний на паттерн активности основных видов дыхательной мускулатуры-диафрагмы и наружных межреберных мышц. Это определило цель и содержание данного исследования.

1. Методика исследования

В опытах на 18 белых крысах, наркотизированных нембуталом (75мг/кг), изучали реакции суммарной электромиограммы (ЭМГ) наружных межреберных мышц обеих сторон грудной клетки и обоих куполов диафрагмы при электрической стимуляции и угнетении функциональной активности сенсомоторной коры (СМК) мозга. Последнее достигалось аппликацией на поверхность СМК 25% раствора хлорида калия ("распространяющаяся калиевая депрессия"). Стимуляцию СМК проводили сериями прямоугольных импульсов электрического тока (напряжение 1-6В, частота 50Гц, длительность импульса 1мс). В ЭМГ, регистрируемой с помощью

¹Владимир Иванович Беляков, Нина Андреевна Меркулова, кафедра физиологии человека и животных, Самарский государственный университет

игольчатых электродов биполярным способом, анализировались следующие параметры: длительность залпа и межзалпового интервала, – с; частота – имп./с и амплитуда осцилляций, – мкВ в залпе. Статистическую обработку данных проводили методом прямых разностей.

2. Результаты исследования

Анализ полученных данных показал, что электрическое раздражение, функциональное выключение СМК крыс приводят к разнообразным изменениям всех анализируемых параметров ЭМГ исследуемых мышц. Выявлены как общие, так и принципиально различные закономерности реагирования наружных межреберных мышц и диафрагмы на эти экспериментальные воздействия. Мы не останавливаемся на описании характера изменений биоэлектрической активности наружных межреберных мышц и диафрагмы, поскольку наши данные в целом хорошо согласуются с результатами наблюдений других авторов по анализу корковых влияний на активность инспираторных мышц крыс и других видов млекопитающих животных [9-11]. Основной целью наших исследований был сравнительный анализ изменений активности исследуемых мышц при раздражении СМК. Особенности реагирования наружных межреберных мышц и диафрагмы выразились в следующем. Как во время электрической стимуляции, так и при функциональной декорткации СМК асимметричные изменения в деятельности наружных межреберных мышц возникали чаще и (или) были ярче выражены, чем таковые изменения в деятельности диафрагмы (рис.1 и 2).

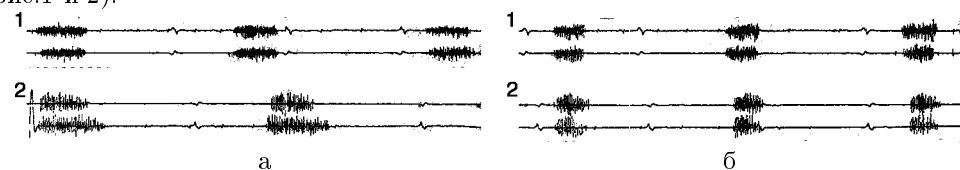


Рис. 1. Реакции наружных межреберных мышц (а) и диафрагмы (б) на раздражение электрическим током СМК правого полушария: 1 – исходная ЭМГ; 2 – ЭМГ при раздражении; п – правая сторона грудной клетки (правый купол диафрагмы); л – левая сторона грудной клетки (левый купол диафрагмы)

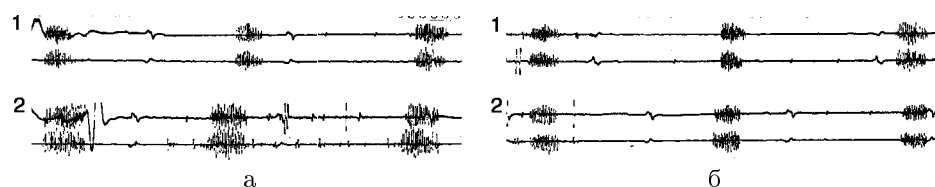


Рис. 2. Реакции наружных межреберных мышц (а) и диафрагмы (б) при функциональной декорткации СМК правого полушария: 1 – исходная ЭМГ; 2 – ЭМГ при функциональной декорткации СМК; п – правая сторона грудной клетки (правый купол диафрагмы); л – левая сторона грудной клетки (левый купол диафрагмы)

Об этом свидетельствуют и установленные пороги раздражения для исследуемых мышц. Величина напряжения тока, необходимая для вызова минимальной ответной реакции для наружных межреберных мышц, оказалась в абсолютном большинстве

случаев более низкой, чем для диафрагмы (2В ($p < 0,05$) – для наружных межреберных мышц; 4В ($p < 0,05$) – для диафрагмы, при одинаковых значениях частоты тока 50 Гц).

3. Обсуждение результатов

Результаты проведенного исследования свидетельствуют о том, что кора мозга, по всей видимости, может оказывать различное влияние на паттерн активности различных видов дыхательной мускулатуры. Каковы же основные, принципиальные механизмы, обеспечивающие неравнозначность корковых влияний на деятельность диафрагмы и наружных межреберных мышц? Каково общебиологическое, физиологическое значение этой неравнозначности?

Установленные выше закономерности в какой-то степени можно объяснить исходя из особенностей механизмов управления деятельностью наружных межреберных мышц и диафрагмы на каждом из центральных уровней регуляции дыхания. Итак, спинальный уровень. По мнению ряда исследователей [3, 8, 12, 16] деятельность диафрагмальных ядер целиком находится под контролем нейронов ДЦ; на посторонние неспецифические сигналы в диафрагмальном нерве возникает слабый ответ с длительным латентным периодом, опосредуемый структурами ДЦ. Ядра же межреберных нервов представляют более лабильную систему нейронов, которые легко активируются "побочными" импульсами, вызванными раздражением соматических нервов, структур пирамидной и экстрапирамидной систем [3, 8, 12, 13, 16]. Возможно, что в основе такой подверженности всякого рода рефлекторным реакциям лежит развитая система синаптических связей вставочных нейронов моторных ядер межреберных нервов как с центральными, так и периферическими источниками возбуждений, обильная система проприоспинальных связей [5, 6, 7]. В нашей работе в подтверждение этому положению мы производили сравнение выраженности ответов исследуемых мышц при раздражении седалищного нерва у крыс. Результаты показали довольно выраженную степень изменений активности наружных межреберных мышц на фоне относительной стабильности диафрагмы (рис. 3).

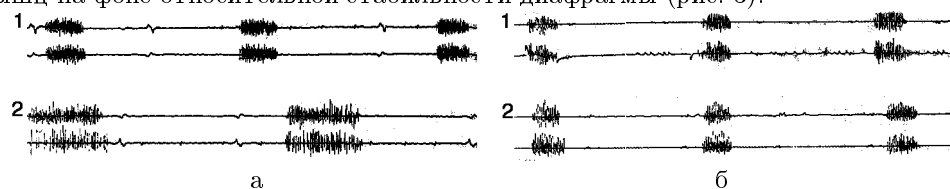


Рис. 3. Реакции наружных межреберных мышц (а) и диафрагмы (б) на электрическую стимуляцию седалищного нерва: 1 – исходная ЭМГ; 2 – ЭМГ при раздражении седалищного нерва; П – правая сторона грудной клетки (правый купол диафрагмы); Л – левая сторона грудной клетки (левый купол диафрагмы)

На основании этих данных и данных литературы можно говорить о том, что спинальные центры межреберных мышц способны к большей интеграции разномодальных импульсов, в том числе, возможно, и тех, которые поступают от коры мозга, чем спинальные центры диафрагмы. Такая интеграция выступает в роли вспомогательного механизма регуляции дыхания на спинальном уровне при целостных реакциях организма. В этом плане функциональная значимость наружных межреберных мышц в реализации этого механизма больше, чем у диафрагмы.

Следующий уровень регуляции – собственно ДЦ. На уровне ДЦ продолговатого мозга имеются особенности функциональной значимости его структур в деятельности нижележащих спинальных центров дыхательных мышц, а именно: дорсальная респираторная группа (DRG) наиболее тесно функционально связана с мотонейронами диафрагмы, а вентральная респираторная группа (VRG) – преимущественно с ядрами межреберных нервов [15]. При различных экспериментальных воздействиях на основную инспираторную зону ДЦ-DRG – авторами [4, 14] отмечается относительно выраженная стабильность диафрагмы. Можно полагать, что в процессе эволюции возникли и закрепились определенные внутрицентральные компенсаторные механизмы, стабилизирующие и координирующие возбуждение симметричных право- и левосторонних нейронов DRG, симметричных пулов диафрагмальных мотонейронов, что, в конечном счете, и обеспечивает автономность деятельности главной инспираторной мышцы.

Следует обратить внимание еще на одну важную структуру ДЦ-ретикулярное гигантоклеточное ядро. Эта область ДЦ, имея в силу структурно-функциональных особенностей развитую систему прямых и обратных связей со всеми отделами центральной нервной системы (ЦНС), в том числе и с корой мозга, выполняет интегративно-координирующую функцию, обеспечивая связь ДЦ с другими функциональными системами [2]. Важную роль в этом играют ретикулярные нейроны (РН), которые легко активируются центральной (пирамидная и экстрапирамидная системы) и периферической неспецифической для ДЦ афферентацией [1, 5, 7]. Локальное раздражение РН продолговатого мозга вызывает ответную реакцию в диафрагмальном нерве с более длительным латентным периодом, чем в межреберных нервах [18]. Все вышесказанное свидетельствует о том, что ретикулоспинальная афферентация, содержащая и кортикофугальные влияния, имеет большее функциональное значение в регуляции межреберного дыхания, чем диафрагмального. По всей видимости, это обусловлено отмеченными выше особенностями структурно-функциональной организации спинальных центров исследуемых мышц.

И, наконец, "высший" уровень регуляции дыхания (кора и другие надбульбарные отделы головного мозга). Межреберные мышцы, являющиеся общим эффекторным органом дыхательной и двигательной систем, находятся под прямым контролем структур пирамидной и экстрапирамидной систем. В то время как диафрагма в норме выполняет только дыхательную функцию, а слабые рефлекторные ответы на неспецифические афферентные импульсы можно рассматривать как результат "пробоя" сопротивлений, ограничивающих поступление этой афферентации к центрам регуляции диафрагмы [3, 16, 17]. Вполне вероятно, что раздражение коры мозга через структуры пирамидной и экстрапирамидной систем оказывает большее функциональное влияние на деятельность наружных межреберных мышц, чем диафрагмы.

Таким образом, рассмотренные выше закономерности регуляции исследуемых мышц на различных уровнях ЦНС, возможно, и лежат в основе различных по своей выраженности корковых влияний на активность наружных межреберных мышц и диафрагмы.

На основании проведенного исследования можно высказать мысль о том, что диафрагма обеспечивает преимущественно основной базисный фон дыхания, генетически запрограммированные параметры дыхательного цикла, а межреберные мышцы, будучи более тесно функционально связанными с надбульбарными отделами, в частности с корой мозга, принимают более многообразное и выраженное участие в адаптационно-приспособительных реакциях дыхания. Интересным представляется

рассмотрение этой проблемы в эволюционном аспекте. Еще на ранних этапах эволюции животного мира была установлена тесная функциональная связь дыхательной и двигательной систем, поскольку дыхание являлось в сущности компонентом общего поведения организма. В этом плане становление механизмов регуляции деятельности наружных межреберных мышц осуществлялось в направлении тесной интеграции этих двух систем на различных уровнях ЦНС (в том числе и на уровне коры мозга). Эволюция же диафрагмы шла по пути узкой специализации – выполнения чисто дыхательной функции. Особенности механизмов регуляции деятельности наружных межреберных мышц, обеспечивающих их большую функциональную подвижность по сравнению с диафрагмой, по-видимому, явились в эволюции предпосылкой для возникновения произвольной формы управления дыханием у человека в связи с развитием речи и абстрактного мышления.

Таким образом, неравнозначность корковых влияний на активность диафрагмы и наружных межреберных мышц предопределена (в частности) всем ходом эволюционного процесса. В общебиологическом плане эта неравнозначность может лежать в основе принципа надежности функциональной системы дыхания, когда наряду со стабильными ее звеньями (в нашем случае диафрагма) существуют более лабильные и гибкие (наружные межреберные мышцы).

Литература

- [1] Бродал А. Ретикулярная формация мозгового ствола. М., 1960.
- [2] Габдрахманов Р.Ш. Роль медиальной зоны продолговатого мозга в ритмичной деятельности нейронов дыхательного центра // Физиол. журн. им. И.М. Сеченова. 1972. Т.58. N10. С.1514-1519.
- [3] Глебовский В.Д. Об особенностях реакций диафрагмы на "побочные" афферентные импульсы // Бюлл. exper. биол. и мед. 1970. Т.69. N7. С.10-14.
- [4] Инюшкин А.Н., Меркулова Н.А. Влияние микроинъекций тиролиберина в область ядра солитарного тракта на показатели дыхания и кровообращения // Физиол. журн. им. И.М. Сеченова 1993. Т.79. N11. С.52-58.
- [5] Коган А.Б. О возможном участии ретикулярных нейронов дыхательного центра в организации дыхательного ритма // Физиол. журн. им. И.М. Сеченова 1971. Т.57. N5. С.673-676.
- [6] Костюк П.Г. Структурно-функциональные основы конвергенции кортикальных и афферентных импульсов в спинном мозге // Конвергенция и синапсы. М., 1973. С.104-112.
- [7] Костюк П.Г. Физиология центральной нервной системы. Киев, 1977.
- [8] Кочерга Д.А. К функциональной характеристике дыхательных нейронов продолговатого и спинного мозга // Материалы XI съезда Всесоюз. физиол. об-ва им. И.П. Павлова. Л., 1970. С.256-257.
- [9] Меркулова Н.А., Песков В.Б. Значение коры головного мозга в асимметричной деятельности дыхательного центра у кроликов // Физиол. журн. им. И.М. Сеченова. 1964. Т.50. N2. С.161-167.
- [10] Меркулова Н.А., Сергеева Л.И., Ведясова О.А. Роль кортикальных влияний в деятельности дыхательного центра как парного образования // Биол. науки. 1986. N6. С.46-51.
- [11] Сергиевский М.В. Регуляция дыхания корой головного мозга. М., 1955.
- [12] Песков В.Б., Спинальный уровень регуляции дыхательного акта // Успехи физиол. наук. 1977. Т.8. N1. С.55-68.

- [13] Попов Ю.М. Роль специфической и неспецифической афферентации в деятельности дыхательного центра. //Материалы обл. конф. "Физиол. вегет. нерв. системы". Куйбышев, 1988. С.103-104.
- [14] Шимарева Т.Н., Прокофьева И.Г. Дыхание у кошки после разрушения дорсального дыхательного ядра // Физиол. журн. им. И. М. Сеченова. 1990. Т.76. N5. С.571-579.
- [15] Bianchi A. Localisation et etude des neurones pespiratoires bulbaires // J.Physiol. 1971. V.63. N1. P5-40.
- [16] Campbell E.J.M. The respiratory muscles. Mechanic and neural control. London, 1970.
- [17] Massion J., Meulders M. Founction posturale des muscles respiratoires. Arcu. Jnt. Physiol. 1960. V.68. P.314-326.
- [18] Sears T.A. Pathway of supra-spinal origin regulating the activity of respiratory motoneurones. Stockholm, 1966. P.187-196.

THORACAL AND ABDOMINAL COMPONENTS IN BIOELECTRICAL ACTIVITY OF RESPIRATORY MUSCLES CAUSED BY STIMULATION OF SENSOMOTOR CORTEX IN RATS

V. Belyakov, N. Merkulova²

The data obtained at the experiments show thot the thoracal component prevates in activity of respiratory muscles caused by stimulation of cortex in rats. The possible mechanisms of the differance in effects on diaphragmal and external intercostal muscles are discussed.

²Vladimir Belyakov, Nina Merkulova, departament of physiology of human and animals, Samara state university