

УДК 612.28

ДЫХАТЕЛЬНАЯ МОДУЛЯЦИЯ ЭЛЕКТРИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ В ДИАФРАГМАЛЬНОМ НЕРВЕ ВО ВРЕМЯ РЕФЛЕКСОВ ВЗДРАГИВАНИЯ¹

© 2006 С.И. Еманов²

Исследована эфферентная активность в диафрагмальном нерве во время рефлексов вздрагивания. При стимуляции высокопороговых афферентов в диафрагмальном нерве наблюдали рефлекторные разряды: ранние (проприоспинальные) и поздние (надсегментарные). Описана динамика и обсуждаются механизмы всех ответов в течение дыхательного цикла. Проанализирован механизм дыхательной модуляции рефлекторных ответов.

Введение

Рефлекс вздрагивания (РВ) – это быстрый генерализованный моторный ответ на разнообразные сенсорные воздействия, который у свободноподвижных животных сопровождается различными вегетативными, в частности дыхательными, реакциями [1,2]. Характеристики и нейрофизиологические механизмы рефлекторной активности в соматических нервах при развитии РВ довольно хорошо изучены, главным образом, на экспериментальной модели вздрагивания у наркотизированных хлоралозой животных [1,2]. Описаны спинальные и надсегментарные (ретикулярные) механизмы соматических РВ, вызванных низкوپороговыми – тактильными [1], акустическими [2] раздражениями (ТР и АР соответственно) и высокопороговой соместетической стимуляцией [1]; последний вид РВ известен как спино-бульбо-спинальный (СБС) рефлекс [3].

Обнаружена и исследована дыхательная модуляция разных видов РВ в нервах конечностей и нижних межреберных нервах [2], обеспечивающих, в частности, экспираторную функцию [4,5]. Однако рефлекторные процессы, которые возникают при этом в «инспираторных», в первую очередь диафрагмальных, нервах (ДН), совершенно не исследованы. Поэтому целью настоящей работы явилось изучение характеристик эфферентной рефлекторной активности в ДН во время развития соматических РВ, вызванных различными сенсорными раздражениями в разные фазы дыхательного цикла.

¹ Представлена кандидатом педагогических наук доцентом Г.Л. Рытовым.

² Еманов Сергей Иванович, кафедра физиологии и психологии Тольяттинского государственного университета, 445048, Россия, г. Тольятти, ул. Баныкина, 14.

1. Методика проведения опыта

Опыты были проведены на 16 кошках, наркотизированных хлоралозой; (65 мг/кг, внутривенно). Животные либо находились на естественном дыхании, либо обездвигались флаксидилом (или трикураном) и переводились на искусственное дыхание; частота дыхательной ритмики, определяемой по записи активности ДН, в таких опытах составляла от 8 до 16/мин. Артериальное давление поддерживалось на уровне не менее 100 – 110 мм рт. ст.

Исследовалась рефлекторная активность в левом (ипсилатеральном) ДН (били или монополярно; в последнем случае нерв перерезался), а также в наружных межреберных нервах НМН₁₀₋₁₁, иннервирующих наружные межреберные мышцы, внутренних межреберных нервах (ВМН₉₋₁₁), иннервирующих одноименные мышцы и мышцы живота.

Рефлекторная активность вызывалась электрической стимуляцией сегментарных нервов – ВМН_{10, 11}, *n. suralis* – с силой 7 – 10 порогов, достаточной для активации как низко-, так и высокопороговых афферентов. Для выяснения надсегментарных механизмов СБС-рефлексов раздражались инспираторные и экспираторные места, описанные [3-5]. Величина рефлекторных ответов оценивалась по их площади, измеренной на фотоотпечатках осциллограмм с помощью морфометрического анализатора.

2. Результаты исследования

Стимуляция нервов, вызывающая в нижних межреберных и нервах конечностей СБС-ответы, приводила к появлению в ДН многокомпонентных реакций с преобладанием возбуждения. При низкопороговом (2,5 – 3,5 порога) раздражении нервов наблюдались реакции с преобладанием тормозного компонента (рис. 1, в). В половине наблюдений это было первичное подавление инспираторной фоновой активности средней продолжительностью $27,1 \pm 4,3$ мс (рис 1, в, I).

Однако с повышением силы стимуляции и вовлечением высокопороговых афферентов на фоне тормозных реакций появлялись и начинали преобладать ответы возбудительного типа – рефлекторные разряды. При стимуляции ВМН ответы в ДН, как и в межреберных нервах, можно было разделить на ранние и поздние. Результаты опытов с холодовой блокадой спинальной проводимости на уровне С₁ показали, что ранний компонент являлся проприоспинальным, а поздний – надсегментарным (рис. 2, б). Оба компонента появлялись при равной (2,5-3 порога) силе стимуляции нервов, хотя в одних случаях при меньших силах возникал ранний (рис. 2, в) в других – поздний компонент (2, а).

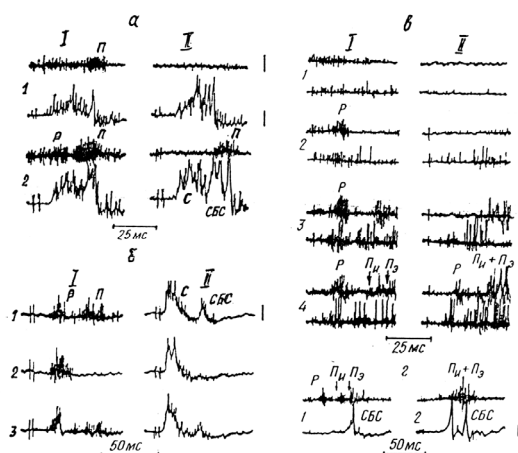


Рис. 1. Рефлекторные реакции в диафрагмальном и соматических нервах на стимуляцию периферических нервов: *a* – одновременные записи рефлекторной активности в диафрагмальном нерве – ДН (верхний луч) и в девятом внутреннем межреберном нерве – ВМН₉ (нижний луч) при стимуляции ВМН₁₀ с силой 3 (1) и 6 (2) порогов в инспираторной (I) и экспираторной (II) фазах. *P* – ранние, *П* – поздние ответы в ДН, *C* – спинальные, *СБС* – спино-бульбо-спинальные ответы в ВМН₉; *б* – ответы в ДН (I) и в ВМН₉ (II) до (1), во время (2) и после (3) холодовой блокады спинальной проводимости: на уровне С₂; *в* – I – активность в ДН (верхние лучи) и в 10-ом наружном межреберном нерве (нижний луч) при стимуляции ВМН₁₁ с силой 2 (1), 3 (2), 4 (3) и 6 (4) порогов в фазе инспирации; II – то же, что и I, но в фазе экспирации. *P*, *П_и*, *П_э* – ранние, инспираторные и экспираторные поздние ответы в ДН соответственно; *г* – рефлекторные ответы в ДН (верхний луч) и в нерве к задней двубрюшной и полусухожильной мышцам задней конечности (нижний луч) при стимуляции ВМН₁₀ в инспираторной (1) и экспираторной (2) фазах дыхательного цикла. Калибровка усиления 100 мкВ

Характеристики обоих компонентов ответов существенно зависели от фаз дыхательного цикла. Во всех случаях ранний компонент был наибольшим в инспираторной фазе; по ее окончании он постепенно – в течение первой трети или половины экспираторной фазы – уменьшался до нуля и вновь возникал только перед самым вдохом. Скрытые периоды (СП) проприоспинальных ответов в фазе инспирации составляли 10 – 13,5 (среднее 12,9±0,7), в фазе экспирации – 14,5 – 17,5 мс (16,1±0,6 мс). Что же касается позднего компонента, то в значительной части опытов (около 3/4) он также наблюдался в основном в инспираторной фазе («инспираторный» поздний ответ). При умеренной (3 – 5 порогов) силе стимуляции он почти совпадал с этой фазой; с усилением стимуляции (6 – 10 порогов) он мог отмечаться и в первой трети экспираторной фазы, но почти никогда во второй ее половине. Другими словами, при дыхании инспираторный поздний ответ изменялся примерно так же, как и ранний ответ, но прямо противоположно дыхательным колебаниям наблюдаемых одновременно СБС-ответов в нижних межреберных нервах. Это хорошо иллюстрируют также кривые изменения величин соответствующих ответов в течение дыхательного цикла. СП

поздних ответов в инспираторной фазе равнялся 26,6 – 43,1 ($33,2 \pm 1,9$), в первой трети экспираторной фазы – 30,8 – 40,6 ($34,3 \pm 1,4$) мс.

С целью выяснения надсегментарных механизмов поздних диафрагмальных ответов был проведен также анализ рефлекторных реакций, вызываемых в инспираторных нервах (ДН, НМН) прямой стимуляцией ряда так называемых инспираторных точек (мест) медиальной и латеральной зон дыхательного центра [5], а также других структур ретикулярной формации (РФ). Стимуляция инспираторных точек дыхательного центра вызывала в ДН обычно ранние (СП = 3-5 мс) и поздние разряды (СП = 8-15,5 мс), появляющиеся преимущественно в инспираторной фазе.

Близкие по структуре и характеру дыхательной модуляции ответы наблюдались при стимуляции точек медиальной зоны, расположенных в латеральной (координаты Р 11,0; L 2,0; Н 4,0) и медиальной областях ретикулярного гигантоклеточного ядра (ГЯ) (координаты Р 10,0; L 0,5; Н 3,5), однако в этих случаях преобладали поздние (СП = 8-15,5 мс) разряды. При активации соседних с данными точками структур РФ появлялись вторые поздние ответы, модулируемые при дыхании подобно поздним экспираторным разрядам. На рис. 2 показаны трехкомпонентные ответы в ДН и НМН₈, вызванные интенсивной стимуляцией (80 мкА) инспираторного места медиальной части ГЯ. Ранний компонент (СП = 3,3 мс) наблюдался только в инспираторной фазе, тогда как первый поздний ответ (СП = 15,5 мс) – в инспираторной и первой трети экспираторной. Второй же поздний ответ (СП = 30,3 мс) отмечался почти исключительно в экспираторной фазе. Кривая его дыхательной модуляции напоминала таковую позднего экспираторного ответа (рис. 2,б), а также соматического СБС-ответа в ВМН (рис. 2,а) и нервах конечностей. Аналогичные по структуре и характеру модуляции рефлекторные ответы наблюдались при этом в НМН₈, передающем инспираторную активность (рис 2,б).

3. Обсуждение результатов

Полученные в работе данные отчетливо свидетельствуют о том, что во время развития соматического РВ в ДН возникают рефлекторные процессы двух видов: подавление инспираторной активности (кратковременное прерывание вдоха) и возбудительные реакции в виде рефлекторных ответов. Оба вида поздних диафрагмальных ответов – инспираторные и экспираторные – являются по своей природе надсегментарными и, по-видимому, возникают по принципиально однотипной с соматическими РВ рефлекторной дуге, т. е. с вовлечением стволовой РФ. Каковы же механизмы описанных диафрагмальных ответов?

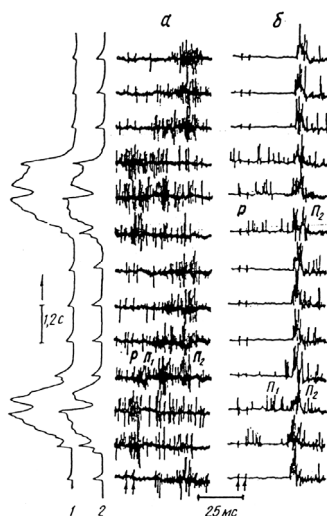


Рис. 2. Дыхательная модуляция рефлекторных ответов на прямую стимуляцию медиальной ретикулярной формации (РФ), отводимых от инспираторных нервов:

а, б – последовательные (снизу вверх) параллельные отведения от диафрагмального нерва – ДН (*а*) и от восьмого наружного межреберного нерва – НМН₈ (*б*) при стимуляции инспираторной точки РФ с координатами Р 10; L 0,5; Н 3,5 в различных фазах дыхания (показаны вертикальные записи – интегрированная активность в ДН (1) и НМН₈ (2)). *P*, *П₁*, и *П₂* —ранние, первые и вторые поздние компоненты ответов соответственно

Очевидно, что РВ соответствуют именно поздние ответы, так как ранние разряды определенно являются проприоспинальным, межреберно-диафрагмальным рефлексом. Судя по четкому «инспираторному» типу дыхательной модуляции, поздний инспираторный ответ, вероятно, связан с переключением активности через специфические дыхательные (инспираторные) бульбарные структуры, в первую очередь расположенные в области латеральной зоны дыхательного центра, – через дорсальное респираторное ядро (основу которого составляет солитарный комплекс [4]), а также дыхательные структуры медиальной зоны дыхательного центра (в первую очередь инспираторные точки ГЯ РФ). Согласно данным настоящей работы, стимуляция этих точек вызывает разряды (ранние и первые поздние), которые моделируются так же, как и поздние инспираторные ответы.

Дуги позднего экспираторного ответа в ДН, модулируемого при дыхании подобно СБС-ответам в нижних межреберных и нервах конечностей, замыкаются, по-видимому, в основном через неспецифические (недыхательные) ретикулярные области, ответственные за создание соматических РВ, в первую очередь через медиальную бульбарную РФ – основной надсегментарный центр СБС-рефлексов [1]. Об этом свидетельствует близость характеристик поздних экспираторных ответов (в частности, характера их модуляции) и вторых поздних разрядов, вызванных стимуляцией структур ГЯ, которые окружают инспираторные

точки. Приведенные данные позволяют нам назвать поздние инспираторные и экспираторные ответы диафрагмальными (дыхательными) СБС-рефлексами.

Литература

- [1] Гокин, А.П. Исследование ретикулярных структур мозга кошки, участвующих в рефлексах вздрагивания при соматических раздражениях различных модальностей / А.П. Гокин, М.В. Карпухина // *Нейрофизиология*. 1985. – Т. 17. – №3. – С.380 – 390 .
- [2] Гокин, А.П. Дыхательная модуляция рефлексов вздрагивания / А.П. Гокин, М.В. Карпухина // *Нейрофизиология*. – 1985. – №5. – С.593-603.
- [3] Shimamura, M. Longitudinal conduction systems serving spinal and brain-stem coordination / M. Shimamura, R.B. Livingston // *J. Neurophysiol.* 1963. – Т. 26. – №2. – Р. 258-272.
- [4] Структурно-функциональная организация дыхательного центра / М.В. Сергиевский [и др.] – Новосибирск: НГУ. – 262с.
- [1] Якунин, В.Е. Функциональная организация медиальных и латеральных ядер дыхательного центра и нейронные механизмы их взаимодействия: автореф. дис. ... д-ра. мед. наук. В.Е. Якунин. – Казань, 1987. – 34 с.
- [5] Изучение связей дыхательных ядер ствола мозга с использованием метода ретроградного аксонного транспорта пероксидазы хрена / В.Е. Якунин [и др.] // *Нейрофизиология*. 1982. – Т. 14. – №2. – С. 149-157.

Поступила в редакцию 25/IX/2006;
в окончательном варианте – 4/X/2006.

MODULATION BREATHING OF THE ELECTRICAL ACTIVITY IN THE PHRENIC NERVE DURING STARTLES REFLEXES³

© 2006 S.I. Emanov⁴

In the paper the reflex activity in the phrenic nerve is studied in chloralose anesthetized cats during development of somatic startle reflexes. Modulation of responses during the respiratory cycle is described. Organization of possible neurophysiologic mechanisms of phrenic responses during startle reflexes is discussed.

Paper received 25/IX/2006.
Paper accepted 4/X/2006.

³ Communicated by Ph. D. (Biology) G.L. Rytov.

⁴ Emanov Sergey Ivanovich, Dept. of Physiology and Psychology, Togliatti State University, Togliatti, 445048, Russia.