

УДК: 612.816:612.017

ИНДИВИДУАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ МОНОСИНАПТИЧЕСКОГО Н-РЕФЛЕКСА ИКРОНОЖНОЙ МЫШЦЫ ПРИ ОСТРОЙ ГИПОКСИИ*

И.А. Позняков, М.И. Бочаров

Ухтинский государственный технический университет

С участием здоровых молодых людей (19 – 23 лет) изучены индивидуальные особенности моносинаптического Н-рефлекса и прямого М-ответа медиальной головки икроножной мышцы (ИМ) в контроле и при понижении оксигенации крови (до 80%). Выявлено, что у лиц с низким и средним порогом рекрутирования Н-рефлекса при гипоксии уменьшается пресинаптическое торможение более чувствительных афферентных волокон Ia, а у лиц с относительно высоким порогом – усиливается торможение высокопороговых афферентов, о чем говорит увеличение силы тока вызова H_{max} -ответа без изменения его амплитуды. В группе «низкопороговых» гипоксия приводит к увеличению доли рефлекторно возбужденных мотонейронов, а в группе с относительно средним порогом вызова Н-рефлекса – к повышению активности максимально рекрутированных мышечных волокон ИМ на электростимуляцию.

Ключевые слова: моносинаптический Н-рефлекс, острая гипоксия, икроножная мышца.

Одна из важных проблем адаптивных перестроек деятельности нейромышечного аппарата под влиянием развивающейся гипоксии заключается в изучении функциональных изменений на уровне мотонейронного пула мышцы или ее головки. Это находит свое отражение в ряде работ [1; 3; 6; 7; 9 – 12], в которых на разных моделях имитации состояния гипоксии выявлены определенные особенности моносинаптических двигательных рефлексов человека. Так, по одним данным [11] кратковременная гипобарическая (высокогорная) гипоксия приводила к уменьшению Н-ответа *musculus soleus*, а по другим [9; 10] – к его увеличению. При острой кислородной недостаточности уменьшались Н-ответ *m. soleus* и нормированный показатель (Н/М) [12]. Обследования спортсменов-бегунов как модели лиц с разной устойчивостью к гипоксии нагрузки показали, что в покое и после дозированной локальной нагрузки возбудимость спинальных мотонейронов у стайеров была выше, чем у спринтеров [6]. При подобных исследованиях [1] установлена зависимость выраженности пресинаптического торможения Ia афферентов *m. soleus* и *m. quadriceps femoris* от направленности тренировочного процесса. Более ранние исследования [3], направленные на выявление прямого влияния искусственно вызываемой ишемии нижней конечности на моносинаптический двигательный рефлекс, указывают на выключение низкопороговых афферентов при сохранности проведения по высокопороговым афферентам Н-рефлекса *m. gastrocnemius*. Сама рефлекторная возбудимость и прямой М-ответ зависят от ишемической «деафферен-

* Работа выполнена при частичной поддержке НИШ 2452.2008.04

тации» и ее длительности. При всем разнообразии имеющихся научных фактов, до сих пор остается открытым вопрос о характере возможных изменений деятельности разных звеньев моносинаптического двигательного рефлекса и их индивидуально-типологических особенностей при быстро развивающейся гипоксемии у человека.

Целью настоящей работы послужило изучение особенностей рефлекторной возбудимости мотонейронного пула икроножной мышцы при регламентированном понижении оксигенации крови у индивидуумов с разными пороговыми значениями силы вызова максимального Н-ответа.

Методика. Исследования выполнены с участием 53 здоровых испытуемых в возрасте от 19 до 23 лет. Для изучения активности мотонейронного пула медиальной головки икроножной мышцы (ИМ) использовали общепринятый метод стимуляционной электромиографии [4]. Регистрацию Н- и М-ответа ИМ осуществляли на нейромиоанализаторе НМА-4-01 «Нейромиан» при нарастающей стимуляции смешанного (большеберцового) нерва одиночными стимулами длительностью 0,7 мс, с интервалом 10 с, начиная с подпороговой (4 мА) до супрамаксимальной (50 мА) силы раздражения, с шагом 2 мА. Эта процедура выполнялась в положении испытуемого лежа на животе со спущенными с края кушетки стопами. Первая серия исследования проведена в покое (контроль), вторая – с этим же контингентом повторена через 24 часа при гипоксическом воздействии (ГВ) – дыхание воздухом, обедненным кислородом (7,2 – 7,6%), с помощью дыхательного тренажера (изготовитель ГУ НИИ физиологии СО РАМН, свидетельство на полезную модель № 24098), под контролем содержания O_2 на мониторе «OxiQuant В» (Германия). Важным условием проведения второй серии исследования было доведение оксигенации крови (SaO_2), регистрируемой пульсоксиметром «NONIN 8500» (Англия), до 80%. После чего начиналось исследование с электростимуляцией.

Материал исследования обработан статистически с использованием критериев Стьюдента (t), и Фишера (F), с применением кластерного анализа.

Результаты и обсуждение. Установлено, что за кратчайший период времени ($102,5 \pm 13,4$ с) дыхания воздухом, обедненным кислородом, происходило существенное уменьшение оксигенации крови (с $97,7 \pm 0,17$ до 80%, $p < 0,001$) и повышение частоты сердечных сокращений (с $77,5 \pm 2,17$ до $89,6 \pm 2,07$ уд. мин, $p < 0,001$), а через следующие 230 с, соответствующих длительности интервальной электростимуляции, SaO_2 достигало в среднем $69,7 \pm 1,19\%$, ЧСС – $99,8 \pm 2,23$ уд. мин, соответственно. Интенсивность изменений SaO_2 (на $-28,0 \pm 1,15\%$) и ЧСС (на $22,3 \pm 1,89$ уд. мин) в исследуемом диапазоне нарастающей стимуляции (от 4 до 50 мА) свидетельствует о прогрессирующем характере развития гипоксического состояния организма [2].

Замечено, что вызов H_{max} -ответа икроножной мышцы в зависимости от силы электрической стимуляции был не одинаковым в контроле и при экспериментальном гипоксическом воздействии. Так, в целом по группе в контроле H_{max} -ответ наиболее часто вызывался при силе стимуляции 8 – 12 мА, а с ее увеличением уменьшалось представительство лиц (в пределах 1,9 – 9,4%), отвечающих максимальным ответом ИМ (рисунок). На фоне гипоксии происходило заметное смещение распределения лиц по порогам H_{max} -ответа в сторону

меньших значений силы стимула (6 мА). С увеличением силы раздражения, особенно в диапазоне 8 – 32 мА, отмечалась более выраженная направленность к уменьшению частоты возникновения H_{\max} -ответа относительно контроля.

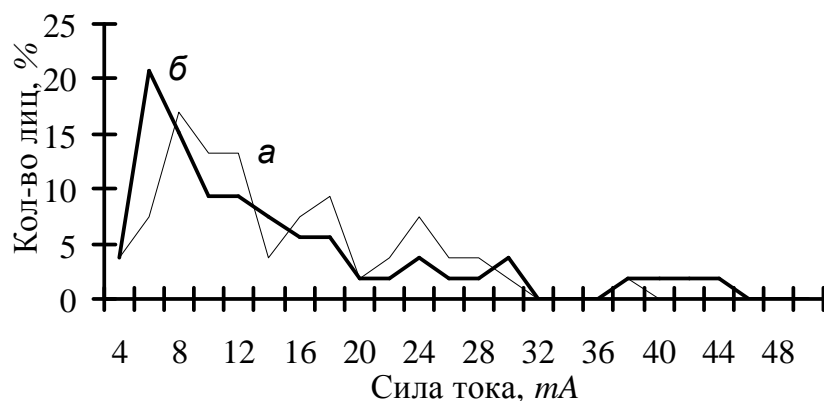


Рисунок. Распределение исследуемых (ось ординат) по силе тока (ось абсцисс) вызова максимального Н-ответа икроножной мышцы в контроле (а) и при острой гипоксии (б)

Таким образом, при существенном понижении оксигенации крови увеличивалось число лиц (с 7,5 до 20,8%), отвечающих максимальной реакцией мотонейронов икроножной мышцы через моносинаптическую рефлекторную дугу на малую величину силы тока (6 мА). Заметно уменьшалось число случаев (с 86,8 до 67,9%) с большими пороговыми значениями силы раздражения (8 – 32 мА), вызывающими этот рефлекс. По-видимому, развивающаяся гипоксия оказывает неодинаковое влияние на афферентное звено Н-рефлекса ИМ у индивидуумов, когда у одних может повышаться чувствительность низкороговых, а у других, с относительно большими пороговыми значениями, понижаться чувствительность высокопороговых афферентов. Это положение лишь отчасти согласуется с экспериментальными данными [3], свидетельствующими об увеличении силы раздражения, вызывающей Н-рефлекс ИМ при искусственной ишемии нижней конечности, когда отмечалось вовлечение более высокопороговых афферентных волокон, как более устойчивых к данному фактору, наряду с ишемическим выключением быстропроводящих афферентов.

С целью более детального описания индивидуальных особенностей моносинаптического Н-рефлекса ИМ в контроле и при гипоксическом воздействии испытуемые были разбиты на три группы: с низким (НП) – 4 – 10 мА, относительно средним (СП) – 12 – 20 мА и высоким порогом (ВП) – 22 – 50 мА стимула, вызывающего максимальный Н-ответ.

Оказалось, что в контроле из общего количества испытуемых (n = 53) по признакам НП, СП и ВП составляло 41, 36 и 23%, а при ГВ – 49, 30 и 21%, соответственно (см. таблица). Как видно, при ГВ увеличение количества лиц с

низким по силе порогом рекрутирования Н-рефлекса ИМ происходило в основном за счет уменьшения представительства со СП значениями. Причем, испытуемые с НП стимула в контроле, при ГВ сохраняли свой статус в 78% случаях, а у остальных (22%) пороговая сила тока несколько увеличивалась (на 2 – 8 мА). Характерно, что на фоне ГВ во всех группах отмечалась тенденция к уменьшению силы тока H_{\min} -ответа ИМ и ее закономерное ($p < 0,05$) уменьшение для вызова M_{\min} -ответа в НП и СП группах. Сила тока H_{\max} -ответа у лиц с НП и СП мало изменялась, а у ВП – заметно ($p < 0,05$) увеличивалась. Сила раздражения, вызывающая M_{\max} -ответ ИМ при ГВ во всех группах не отличалась ($p > 0,05$) от контроля.

По-видимому, одним из эффектов опосредованного влияния острой гипоксии на мотонейронный пул икроножной мышцы является повышение чувствительности низкопороговых афферентов в реализации моносинаптического Н-рефлекса, о чем свидетельствует увеличение представительства лиц (на 8%) с относительно низким порогом H_{\max} -ответа. У лиц с относительно высоким порогом силы вызова H_{\max} -ответа ИМ при гипоксии требуется еще большая сила раздражения, что свидетельствует о понижении чувствительности высокопороговых афферентов. Очевидно, также, что при гипоксии понижается порог чувствительности двигательных единиц икроножной мышцы к прямому электрическому раздражению, особенно у испытуемых с низким и средним порогом силы вызова H_{\max} -ответа, о чем говорит существенное уменьшение силы тока, вызывающей минимальный М-ответ.

Выявлено (таблица), что в контроле и, особенно при ГВ, самое большое численное значение H_{\min} -ответа ИМ характерно для лиц с НП, а малое – для ВП. Амплитуда H_{\max} -ответа существенно не отличалась у представителей разных групп. Обнаруженная обратная зависимость H_{\min} -ответа от силы электрического раздражения очевидна. Высокая чувствительность низкопороговых афферентных волокон Ia определяет более быстрое начальное рекрутирование Н-рефлекса в отличие от высокопороговых афферентов [8]. В свою очередь, одинаковые амплитуды H_{\max} -ответа ИМ вне зависимости от исследуемой группы указывают на относительное равенство максимально активизирующихся афферентов, но разных по порогам своей чувствительности к электрическим стимулам [3].

При ГВ относительно контроля H_{\min} -ответ ИМ увеличивается в группе с НП ($p < 0,05$) и мало изменяется ($p > 0,05$) у лиц со СП и ВП (таблица). Максимальный Н-ответ значимо ($p < 0,05$) увеличивается только в группах с НП и СП. Эти особенности вызова рефлекторного ответа мотонейронного пула ИМ под влиянием гипоксии, по-видимому, обуславливаются степенью изменения пресинаптического торможения разных групп афферентов Ia, когда у лиц с НП уменьшается торможение низкопороговых, а у других (СП) – относительно тонких (высокопороговых) афферентных волокон Ia, что подтверждается увеличением амплитуды H_{\max} -ответа. В группе лиц с отчетливо выраженным высоким порогом H_{\max} -ответа, при гипоксическом воздействии, надо полагать, повышается пресинаптическое торможение высокопороговых афферентов. Об этом может свидетельствовать увеличение силы вызова максимального Н-ответа ИМ, который мало изменяется в данной группе, а также заметное

уменьшение H_{\min} -ответа. Характерно также, что гипоксическое воздействие приводит к уменьшению ($p < 0,01$) дисперсии минимального H -ответа в группе с ВП H_{\max} -ответа ИМ (табл.), что является признаком повышения однородности пороговой возбудимости мотонейронного пула данной мышцы.

Анализ прямого начального мышечного ответа на электрическую стимуляцию показал, что в контроле у лиц с НП H_{\max} -ответа M_{\min} -ответ был больше ($p < 0,001$), чем в группах со СП и ВП (таблица). При ГВ эти различия сглаживались. Максимальный M -ответ ИМ в контроле был меньше в группе со СП ($p < 0,05$) относительно группы с НП, а у ВП не отличался от таковых значений для других групп ($p > 0,05$). При ГВ разность амплитуд M_{\max} -ответа ИМ между группами стиралась.

Понятно, что такой способ сравнения прямого M -ответа по критерию различий пороговых раздражений вызова H_{\max} -ответа весьма относителен. Поэтому, можно лишь предполагать наличие структурно-функционального сопряжения этих двух разных физиологических отправлений в цепи единого двигательного рефлекса, на что указывают некоторые данные [3]. Приведенные выше факты свидетельствуют о том, что в контроле для лиц с низким порогом рекрутирования H -рефлекса (НП) характерна большая степень вовлечения мышечных волокон при малой силе раздражения, чем это происходит у представителей с более высокими порогами H_{\max} -ответа (СП, ВП). При увеличении силы электрического раздражения различия в рекрутировании двигательных единиц ИМ между исследуемыми группами минимальны, за исключением лиц со «среднепороговыми» значениями H_{\max} -ответа, у которых, по видимому, понижена чувствительность мышечных волокон к стимулу, о чем свидетельствует самое малое численное значение отношения M_{\max} -ответа к силе тока относительно других групп. Следует заметить, что развивающаяся гипоксия нивелирует абсолютный уровень, как минимального, так и максимального рекрутирования двигательных единиц икроножной мышцы вне связи с типологическими особенностями порога H_{\max} -ответа.

Одной из особенностей влияния ГВ на M_{\min} -ответ является его уменьшение у группы с НП ($p < 0,05$) и увеличение у СП ($p < 0,05$) (таблица). Максимальный M -ответ значимо увеличивался только в группе со СП ($p < 0,05$). Нормированный показатель – H/M при ГВ увеличивался ($p < 0,05$) лишь у «низкопороговых» испытуемых. Следовательно, гипоксическое воздействие, как показано выше, приводя у испытуемых с НП и СП к повышению пороговой чувствительности двигательных единиц икроножной мышцы к электрическому стимулу, сопровождается уменьшением количества возбуждаемых мышечных волокон у лиц с низким и увеличением – с относительно средним порогом H_{\max} -ответа. Очевидно, также, что у лиц со СП при развивающейся гипоксии организма с увеличением силы электрической стимуляции повышается способность к приросту активности максимально рекрутированных мышечных волокон, или двигательных единиц, а возрастание доли рефлекторно возбужденных мотонейронов медиальной головки икроножной мышцы происходит только в «низкопороговой» группе.

Изменение электронейромиографических параметров икроножной мышцы в контроле и при острой гипоксии в группах лиц с разными порогоми максимального Н-ответа ($M \pm m, S^2$)

Показатели	Группы					
	«низкопороговая» (4-10 мА)		«среднепороговая» (12-20 мА)		«высокопороговая» (22-50 мА)	
	контроль	гипоксия	контроль	гипоксия	контроль	гипоксия
	n=22 (42 %)	n=26 (49 %)	n=19 (36 %)	n=16 (30 %)	n=12 (23 %)	n=11 (21 %)
Сила тока H_{\min} , мА	6,64 ± 0,31 2,05	5,92 ± 0,26 1,75	12,32 ± 0,59 6,34	10,88 ± 0,82 10,12	19,17 ± 1,19 15,61	16,73 ± 1,75 30,62
Сила тока H_{\max} , мА	7,91 ± 0,41 3,61	7,23 ± 0,36 3,22	15,05 ± 0,65 7,72	14,88 ± 0,68 6,92	26,33 ± 1,33 19,52	31,64 ± 2,16* 51,27
Сила тока M_{\min} , мА	7,73 ± 0,43 3,92	6,38 ± 0,42* 4,49	13,58 ± 0,68 8,26	11,75 ± 0,53* 4,20	16,17 ± 1,98 43,24	14,18 ± 1,91 36,36
Сила тока M_{\max} , мА	40,27 ± 3,12 204,68	35,77 ± 3,03 229,54	41,37 ± 2,28 93,80	39,75 ± 2,92 127,93	38,83 ± 2,71 81,06	42,36 ± 2,92 85,45
H_{\min} , мВ	0,88 ± 0,11 0,27	1,32 ± 0,18* 0,77**	0,64 ± 0,10 0,20	0,84 ± 0,16 0,37	0,52 ± 0,22 0,52	0,24 ± 0,05 0,02**
H_{\max} , мВ	1,36 ± 0,12 0,28	1,94 ± 0,24* 1,46**	1,25 ± 0,15 0,41	1,70 ± 0,12* 0,23	1,30 ± 0,27 0,80	1,43 ± 0,39 1,52
M_{\min} , мВ	2,46 ± 0,47 4,55	1,32 ± 0,32* 2,49	0,65 ± 0,12 0,28	1,26 ± 0,27* 1,09**	0,49 ± 0,11 0,13	0,97 ± 0,46 2,12**
M_{\max} , мВ	10,81 ± 1,15 27,69	12,08 ± 0,90 20,46	7,57 ± 1,00 17,85	11,87 ± 1,19* 21,19	9,54 ± 1,72 32,73	10,73 ± 1,87 35,02
Н/М, %	14,09 ± 1,39 40,68	20,07 ± 2,62* 143,59**	18,77 ± 2,38 101,74	16,96 ± 2,37 84,15	19,13 ± 4,67 239,70	17,97 ± 5,81 338,08

Примечание. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ – значимость различий по критериям t и F относительно контроля.

Заключение. Проведенные исследования показали, что понижение оксигенации крови до 80% и ниже, вызванное дыханием воздухом с содержанием O_2 7,2 – 7,6%, сопровождается неодинаковыми изменениями разных звеньев моносинаптического Н-рефлекса медиальной головки икроножной мышцы в зависимости от его индивидуально типологических особенностей. У лиц с низким (4 – 10 мА) и средним (12 – 20 мА) порогом рекрутирования Н-рефлекса при гипоксии уменьшается пресинаптическое торможение более чувствительных афферентных волокон Ia, а у лиц с относительно высоким (22 – 50 мА) порогом – усиливается торможение высокопороговых афферентов, о чем свидетельствует увеличение силы тока вызова H_{max} -ответа без изменения его амплитуды. В группе «низкопороговых» испытуемых гипоксия приводит к увеличению доли рефлекторно возбужденных мотонейронов, а в группе с относительно средним порогом вызова Н-рефлекса – к повышению активности максимально рекрутированных мышечных волокон ИМ на электростимуляцию.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Городничев Р.М., Фомин Р.Н.* Пресинаптическое торможение альфамотонейронов спинного мозга человека при адаптации к двигательной деятельности разной направленности // Физиология человека. 2007. Т. 33, №2. С. 98 – 103.
2. *Колчинская А.З., Цыганова Т.Н., Остапенко Л.А.* Нормобарическая интервальная гипоксическая тренировка в медицине и спорте. М., 2003.
3. *Коц Я.М.* Организация произвольного движения. М., 1975.
4. *Персон Р.С.* Двигательные единицы и мотонейронный пул // Физиология движений. Руководство по физиологии. Л., 1976. С. 69 – 101.
5. *Персон Р.С.* Спинальные механизмы управления мышечным сокращением. М., 1985.
6. *Цветков М.С.* Н-рефлекс и М-ответ в связи с особенностями свойств мышц и их резервных возможностей у бегунов на короткие и длинные дистанции // Вестн. НовГУ. Сер. Медицинские науки. 1998. №7. С. 19 – 21.
7. *Шилов А.С., Бочаров М.И.* Влияние гипоксической гипоксии и антиортостатической гипокинезии на активность мотонейронных пулов икроножной и камбаловидной мышц человека // Вестник ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2008. Вып. 7, №7(67). С. 37 – 42.
8. *Энока Р.М.* Основы кинезиологии / Под ред. Б. Кифоренко, А. Приймакова Киев, 1998.
9. *Delliaux S., Jammes Y.* Effects of hypoxia on muscle response to tendon vibration in humans // Muscle & Nerve. 2006. V. 34, №6. P. 754 – 761.
10. *Kayser B., Vucenkamp R., Binzoni T.* Alpha-motoneuron excitability at high altitude // European Journal of Applied Physiology & Occupational Physiology. 1993. V. 66, №1. P. 1 – 4.
11. *Schmeling W.T., Forster H.V., Hosko M.J.* Effect of sojourn at 3200-m altitude on spinal reflexes in young adult males // Aviation, Space & Environmental Medicine. 1977. V. 48, №11. P. 1039 – 1045.

12. Willer J.C., Miserocchi G., Gautier H. Hypoxia and monosynaptic reflexes in humans // Journal of Applied Physiology. 1987. V. 63. P. 639 – 645.

**INDIVIDUAL PECULIARITIES OF MONOSYNAPTIC H-REFLEX
IN MUSCULUS GASTROCNEMIUS UNDER THE ACUTE HYPOXIA**

I.A. Pozdnyakov, M.I. Bocharov

Ukhta State Technical University

Individual peculiarities of both the monosynaptic H-reflex and the direct M-response of the medial head of m. gastrocnemius (MG) in control and under decreased oxygenation of the blood (down to 80%) have been studied in a group of healthy young men of 19-23 years old. Individuals with low or median level of H-reflex recruitment showed decrease in presynaptic inhibition of more sensitive afferent fibers Ia, while those with higher level of the mentioned reflex showed the increase in inhibition of high-level afferents. This was indicated by the increase of current strength without change in amplitude. Hypoxia caused the increased share of reflex-stimulated motoneurons in a group of “low-levels”, whereas “medium-levels” showed the increase in the activity of maximally recruited muscular fibers of MG under the electric stimulation.