

Дніпропетровський державний університет

На правах рукопису

ЛЯШЕНКО ВАЛЕНТИНА ПЕТРІВНА

ДОСЛІДЖЕННЯ ВПЛИВУ СТАТИЧНОГО ЗУСИЛЛЯ ТА ЛОКАЛЬНОЇ  
ВІБРАЦІЇ ФЛЕКСОРНИХ М'ЯЗІВ НА ЦЕНТРАЛЬНІ ПРОЦЕСИ  
В СПИННОМУ МОЗКУ ЛЮДИНИ

03.00.13 фізіологія людини та тварин

Автореферат дисертації на здобуття наукового ступеня  
кандидата біологічних наук

Дніпропетровськ - 1993

AB 28798

Дисертацією є рукопис.

Робота виконана на кафедрі фізіології людини та тварин Дніпропетровського університету.

Науковий керівник:  
кандидат біологічних наук, доцент Мурфін Олексій Борисович

Офіційні опоненти:  
1. Доктор медичних наук, професор Сердюченко Іван Яковлевич  
2. Доктор біологічних наук, професор Рибальченко Володимир Корнійович

Провідна організація: Інститут фізіології ім.О.О.Богомольця АН України

Захист відбудеться "22" червня 1993 року о 13-тій годині на засіданні спеціалізованої вченої ради к 053.24.06 у Дніпропетровському державному університеті за адресою: 320625, м. Дніпропетровськ, ГСП-10, пр.Гагаріна, 72, університет, біолого-екологічний факультет, корп.17, ауд.407.

З дисертацією можна ознайомитися у бібліотеці Дніпропетровського університету.

Автореферат розісланий "20" листопада 1993 року.

Вчений секретар спеціалізованої вченої ради П.С. Чорна В.І.

ЛННБ України ім.В.Стефаніка



00802986 (X)

ЛННБ ім. В. Стефаніка  
АН України

## ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

**Актуальність проблеми.** Однією з актуальних задач сучасної фізіології є вивчення механізмів виконання довільних рухів та впливу на їх реалізацію потоку імпульсів від різних рецепторних структур.

Ведучим механізмом у координації рухових актів є взаємодія гальмівних і збуджувальних процесів. Процеси збудження висвітлені в літературі достатньо повно: нині відомі шляхи, зв'язки та локалізація збуджувальних нейронів. Питання, пов'язані з процесами гальмування, вивчені ще недостатньо та потребують подальших з'ясуванняв та доробки. Відомо, що у процесах гальмування ведучими механізмами є пре- та постсинаптичні взаємодії. Дослідження, проведені на тваринах /Джкс Дж., 1977; Hultborn H., 1972; Stuart G.J., Redman S.J., 1990; Konrad P.E., 1990; Tacker W.A., 1990; Thompson P.D., Day B.L., 1993 / та людині / Hagberth K.E. 1962;

Персон П.С., 1985; Forget et al., 1989; Плещинский Н.Н., Столярова С.В., 1990; Katz R., Penicaud A., Rossi A., 1991. дозволили з'ясувати основні закономірності дії гальмівних процесів у мотонейронному апараті спинного мозку: часовий плин, глибину та деякі механізми цих двох видів гальмування.

Рядом дослідників / Schierpati M., 1984; Нестеренко Г.А., 1990; Hayashi K. et al., 1992 встановлено, що активність мотонейронів може змінюватись під впливом різних факторів, зокрема світла, звуку, вібрації, положення тіла, температури й т. ін.

Змінювання функціонального стану мотонейронів під впливом потоку імпульсів від різних рецепторних систем тягне за собою й змінювання в руховій діяльності, оскільки мотонейрон є кінцевою керуючою ланкою реалізації довільних рухів. Регуляція рухової активності при змінюванні сенсорного потоку здійснюється шляхом різних впливів на механізми пре- та постсинаптичного гальмування, тобто взаємодії антагоністичних м'язів. Існуючі літературні дані /Мльинский О.Б., 1966; Matthews P.B.C., 1966 a; 1966 b; Martin R.J., Roll J.P., Ganthier G.M., 1986; Claus D., Mills K.K., Murray H.M.F., 1988; Agostino R., Hallett M., Sanez J.N., 1992 / висвітлюють деякі сторони взаємодії м'язів-антагоністів при ураженні центральної нервової системи, зміні положення тіла в просторі, уольбі, подразнюванні рецепторів шкіри. Системних відомостей про вплив на-

пруження м'язів та дії локальної вібрації на реципрокну взаємодію м'язів нині не виявлено.

В поданій роботі показані результати дослідження центральних механізмів взаємодії антагоністичних м'язів передпліччя людини та можливі шляхи дії на ці механізми вібраційного впливу та довільного напруження м'язів.

Отримані дані можуть послужити основою для пояснення механізмів дії імпульсивних потоків від різних рецепторних систем на організацію довільних рухів, тобто на процеси взаємодії збуджувачів та гальмівних дій на мотонейронному рівні.

Мета і завдання дослідження. Мета цієї роботи полягала в дослідженні впливу локальної вібрації та статичної напруги на взаємодію антагоністичних м'язів верхніх кінцівок людини.

Конкретними задачами даної роботи було вивчення:

- процесів взаємодії антагоністичних м'язів передпліччя людини в стані відносного фізіологічного спокою за змінюванням амплітуди Н-рефлексу флексорних м'язів;

- впливу статичної напруги флексорних м'язів на динаміку змінювання Н-рефлексу флексорів при кондиціонуєчому подразнюванні екстензорних м'язів;

- дія локальної вібрації сухожилів напружених м'язів на реципрокну взаємодію флексорів та екстензорів;

- поворотного гальмування в пулах мотонейронів флексорних м'язів передпліччя;

- впливу статичної напруги та локальної вібрації на поворотне гальмування флексорних мотонейронів передпліччя людини.

Наукова новизна отриманих результатів. Одержані нові дані про вплив напруження м'язів та їх вібрації на реципрокну взаємодію антагоністичних м'язів верхніх кінцівок людини.

Вперше наведені кількісні результати змінювання величини реципрокного Іа гальмування при фоновому впливі вібрації та напруження м'язів.

Наведений кількісний аналіз величини пресинаптичного гальмування та її змінювання при активації вібрацією та напруженням різних рецепторних структур.

Виявлено порушення поворотного гальмування в умовах сумісного впливу статичної напруги та вібрації, зисловлені можливі механізми цих процесів.

Теоретичне та практичне значення роботи. Одержані результати розкривають можливі механізми впливу напруження м'яза та вібрації його сухожилків на центральні інтегративні процеси у спинному мозку, зокрема на реципронку взаємодію, пост-, пре- та поворотне гальмування.

Робота має теоретичне значення для пояснення деяких порушень рухового апарату людини, викликаних змінюванням сенсорних потоків різних рецепторних систем.

Практичне значення одержаних результатів полягає у використуванні їх у фізіологічних дослідженнях адапційних можливостей людини в умовах локальної вібрації та статичного зусилля.

Апробація роботи. Результати досліджень, наведених в дисертаційній роботі, були представлені на Всесоюзній школі фізіологів /Одеса, 1990/, на засіданні Вченої ради біолого-екологічного факультету /Дніпропетровськ, 1993/, на наукових конференціях ДДУ /Дніпропетровськ, 1990-1993/.

Об'єм та структура дисертації. Робота викладена на 129 сторінках машинописного тексту та складається з вступу, 6 розділів, висновків та бібліографічного покажчика. Дисертація ілюстрована 14 рисунками. Бібліографічний покажчик налічує 337 джерел, з них 52 - російськомовних та 285 - англomовних.

### МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕНЬ

Дослідження проводились на практично здорових людях у віці від 19 до 27 років. Загальна кількість досліджуваних - 86 чоловік. Досліджувана рука розміщувалась на спеціальному столику, ліктьовий суглоб трохи зігнутий / під кутом  $120^{\circ}$ /. При такому положенні досягалось найбільше розслаблення м'яз.

В експериментах використовувались поверхневі електроди, виготовлені зі срібла. Шкіру в місцях накладання електродів протирали спиртом. Для кращого контакту відвідних електродів з м'язом використовувалась спеціальна електродна паста.

В експериментах по вивченню реципронної взаємодії м'язів верхніх кінцівок людини використовували методику, запропоновану Day B.L. et al., 1984.

Кондиціонує під час виконання завдавалось на п. radialis у ділянці спіральної борозни силою, що дорівнює 0,75 П, для викликання моторної відповіді екстензорів. При такій силі починала спостерігатися пригніченість флексорного H-рефлексу і не спричинялась моторна відповідь екстензорів.

Тест-подразнювання низькопорогової інтенсивності завдавалось на *n. medianus* у кубітальній ямці на ліктьовому згині. Сила подразнювання добиралась таким чином, щоб вона викликала приблизно половину максимальної Н-відповіді у флексорах /при мінімальній М-відповіді/.

Для вивчення динаміки реципрокних взаємодій екстензорних та флексорних м'язів завдавалось два подразнювання з інтервалами від 0,5 до 1500 мс. У кожному часовому інтервалі робили по три парних подразнювання та обчислювали середнє значення. Н-відповідь вимірювали від піка до піка. Парні подразнювання нервів проводились з інтервалом 10-15 с /мінімальний час для відновлювання мотонейронної активності/.

Відповідні поверхневі електроди розміщувались над черевцем *m. flexor carpi radialis*. Цей м'яз лежить безпосередньо під шкірою та досить доступний для різних маніпуляцій: встановлення електродів, відхилення міограми, вібраційного подразнювання. Після спостереження реципрокних взаємодій у стані спокою були проведені аналогічні дослідження в умовах довільного напруження флексорних м'язів, а потім і одночасного впливу локальної вібрації.

Напруження флексорних м'язів створювалось досліджуванним довільно за допомогою тарованого кистьового динамометра із значенням 50 Н і контролювалось за міограмою. У стискуванні динамометра приймає участь складний ансамбль м'язів кисті, передпліччя, плеча й тулуба. Основна роль в ньому належить флексорним м'язам передпліччя та, зокрема *m. flexor carpi radialis*, на якому ми й проводили дослідження.

При одночасній дії статичної напруги та вібрації зусилля було таким же, вібрація створювалась спеціальним приладом, який вібрував внутрішню сторону зап'ястя. В цьому місці прикріплюється більшість флексорних м'язів передпліччя. Вібрація мала такі параметри: амплітуда 0,15 мм, частота 100 Гц.

Як допоміжний критерій ідентифікації вібраційних та статичних дій на м'яз використовувалась електроміограма /ЕМГ/, оскільки нині виявлена залежність між рівнем ЕМГ і рефлекторною збудливістю /амплітудою Н-відповіді/ / Chauhan S., Part N.J., 1992/. ЕМГ відводилась тими самими поверхневими електродами, що використовувались для відведення Н-відповіді. Підраховувалась частота проходження основних коливань /кількість перетинань нульової лінії/ за 1 с і виводилось середнє по всім досліджуванним. Амплі-

туда вимірювалась від піка до піка й підраховувалось середнє значення за 5 с.

Результати були оброблені статично за допомогою ПЕОМ "Електроніка МС 507". Різниці оцінювались як достовірні при рівні значення не більше 0,05.

Для виявлення поворотного гальмування у флексорних мотонейронах м'язів передпліччя людини використовували методику, запропоновану П'єро Деселіньї та Бусселем / Pierrot - Deseilligny E. - Bussel B., 1975/, відповідно до якої тестуючі та кондиціонуючі подразнювання /прямокутні імпульси тривалістю 1 мс/ через один той самий уніполярний електрод задавали на n.medianus у кубітальній ямці. Тест-інтервал між цими подразнюваннями був 10 мс.

Сила першого, кондиціонуючого стимула підбиралась індивідуально таким чином, щоб вона викликала максимально можливу Н-відповідь без виявлення М-відповіді. Сила другого, тестуючого подразнювання була така, що викликала максимальна М-відповідь /Н-відповідь при такій силі подразнювання не спостерігалась/. При парній стимуляції Н-відповідь на перший кондиціонуючий стимул, який збудив тільки деякі мотонейрони, не реєструється, тому, що він гаситься в аксонах мотонейронів антидромною хвилею збудження. Ця антидромна хвиля викликана у моторних аксонах тестуючим супра-максимальним стимулом, який збуджує велику кількість мотонейронів. Така парна стимуляція дає можливість виявитися Н-відповіді на другий стимул /що позначається  $H^I$ /, яка при поодинокій стимуляції не спостерігається. Цей  $H^I$ -рефлекс є відповіддю тільки тих мотонейронів, в аксонах яких спочатку сталося вже зіткнення тестуючої Н-відповіді та антидромної хвилі збудження.

Автори методики, ґрунтуючись на результатах багаторічних досліджень, вважають, що основним гальмовим механізмом, що впливає на амплітуду  $H^I$ -відповіді, є поворотне гальмування, викликане першим стимулом. Відношення амплітуди  $H^I$ -відповіді до амплітуди кондиціонуючої Н-відповіді розглядається цими авторами як міра вираження поворотного гальмування / Pierrot - Deseilligny E., Bussel B., 1975; Bussel B., Pierrot - Deseilligny E., 1977; Hultborn H., Pierrot-Deseilligny E. 1979/. Якщо значення  $H^I/H$  дорівнює одиниці, то мотонейрони даного м'яза не мають поворотних впливів. Якщо відношення менше одиниці, це може свідчити про наявність поворотного гальмування. Зменшення значення  $H^I/H$  вказує на посилювання гальмування, збільшення - на його ослаблення. Якщо  $H^I/H > 1$ ,

то можна говорити про переважання збуджувальних процесів над гальмівними.

Дослідження проводились на тому самому м'язі /*m. flexor carpi radialis* / з накладанням біополярних відвідних електродів.

Порядок проведення експериментів та реєструємі показники були такими самими, як і у попередній групі досліджень.

При підрахунку середньо статистичних значень величина  $N^I/N = 1$  була прийнята за 100%. По відношенню до цієї величини розраховувалися значення  $N^I/N$  у відсотках в кожному досліді. Далі здійснювався розрахунок середньої арифметичної, її похибки та порівняння відмінностей різниці двох середніх за  $t$  -критерієм Стьюдента у кожній серії даних експериментів.

### РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕННЯ

#### Виявлення реципрокних взаємодій у мотонейронах м'язів верхніх кінцівок людини

У першій групі експериментів досліджували відповіді флексорних м'язів при кондиціонуванні *m. radialis*. Було проведено 14 експериментів у трьох експериментальних ситуаціях: досліджувані м'язи знаходились у стані спокую; випробуваний довільно напружував флексори; напруження флексорів поєднувалось з дією вібрації. Всі ці експериментальні ситуації передбачали збудження тих або інших рецепторних структур і таким чином давали можливість виявити їх вплив на реципрокну взаємодію м'язів.

Крім викликаних відповідей, реєструвалися і ЕМГ досліджуваного м'яза, який використовувався для ідентифікації тих або інших дій та інтерпретації отриманих результатів /Fuylsang - Frederik A. et al., 1984; 1985/.

В початкових умовах амплітуда Н-відповіді *m. flexor carpi radialis* типового дослідження становила 270 мкВ, середня амплітуда зубців ЕМГ за 5 с -  $9,05 \pm 4,83$  мкВ, частота проходження основних коливань -  $104 \pm 1,30$ .

Наступна експериментальна ситуація передбачала довільне напруження досліджуваним флексорним м'язів із зусиллям 50 Н, що становить 25-30% від максимально розвинутого зусилля. В цих умовах амплітуда окремої тестової відповіді в даному досліді зростала до 687 мкВ, а ЕМГ до  $57,75 \pm 3,50$  мкВ, частота проход-

ження основних коливань становила  $140,67 \pm 4,49$ . Зростання частоти і амплітуди ЕМГ із зростанням напруги свідчить про активну участь м'яза в досліджуваному процесі.

Вібрація області сухожилів напруженого м'яза /тобто сумісна дія вібрації та зусилля/ амплітуда окремої Н-відповіді складала 333 мкВ, середня амплітуда зубців ЕМГ в даній експериментальній ситуації -  $71,20 \pm 4,75$  мкВ, частота -  $112,67 \pm 1,87$ .

При побудові кривої змінювань амплітуди рефлекторної Н-відповіді м. flexor carpi radialis при кондиціонуючій стимуляції п. radialis протягом 0,5 - 1500 мс за даними 14 дослідів амплітуду Н-відповіді виражали у відсотках відносно до контрольної тестуючої /без кондиціонування/ відповіді, яка приймається за 100%. Латентність Н-відповіді в дослідях становила 18,8 - 22,9 мс /для досліджуваних, у яких зріст дорівнює 156-182 см/, що відповідає літературним даним /Day B.L. et al., 1984; Абузярова М.В., Теулин С.Ж., 1987 та ін./ для м'язів верхніх кінцівок людини і залишалась незмінною протягом всього експерименту.

Спостерігалось три фази гальмування флексорної відповіді. На 1 мс спостерігався максимум першої фази гальмування. Друга фаза гальмування починалась з інтервалу 5 мс, досягаючи максимуму  $/60,1 \pm 8,45 \%$  до інтервалу 10 мс. Ця фаза гальмування поверталась до величини біля 77,9% від контролю при часовому інтервалі

50 мс. Далі спостерігалась третя фаза гальмування аж до 1500 мс, де амплітуда Н-відповіді становила  $37,09 \pm 8,47\%$ .

#### Змінювання реципрокного Іа гальмування флексорних мотонейронів при напруженні м'язів і дії вібрації

В поданому матеріалі показані результати дослідження впливу активації деяких рецепторних структур на реципрокне Іа гальмування флексорів. Активація цих структур здійснювалась напруженням досліджуваного м'яза із зусиллям 50 Н і застосуванням вібрації частотою 100 Гц на напружений м'яз.

Середньостатистичні дані 14 дослідів цієї серії свідчать про те, що в початковому стані максимум реципрокного Іа гальмування флексорів припадає на тест-інтервал 1 мс. Day B.L. et al., 1984, ґрунтуючись на дані про відстань в'їзду стимулюючих ток, проведення збудження у спинному мозку та нервах, визначили, що, по-перше, ця фаза спинального походження; по-друге, оптимум тест-

інтервалу для максимуму виявлення цього гальмування для флексорної Н-відповіді становить 0,6-0,9 мс для досліджуваних різного зросту.

При збільшенні тест-інтервалу до 3 мс гальмування послаблюється. При довільному напруженні флексорів гальмування, спостережуване у початковому стані, замінюється потужним підсиленням /до 120-135%/ з максимумом виявлення при тест-інтервалі 0,5 мс.

Вібрація, діюча на напружений м'яз, зменшувала підсилення, спостережуване при напруженні м'язів. Максимум виявлення цього явища припадає на тест-інтервал 1 мс і становить  $117,8 \pm 12,8\%$  / $P < 0,05$ /. При збільшенні інтервалу до 5 мс спостережуване невелике підсилення слабшало і амплітуда Н-відповіді зміщувалась в область вихідних величин. При тест-інтервалі 5 мс вона дорівнювала  $99,0 \pm 6,4\%$ .

#### Досліджування тривалого гальмування у реципрокній взаємодії м'язів передпліччя людини

Великий науковий інтерес викликають у дослідників дві фази гальмування, які відбуваються за реципрокним Іа гальмуванням. Перша має максимум свого виявлення при тест-інтервалі 10-20 мс, друга - 150 мс. Далі ми будемо називати їх як перша і друга фази тривалого гальмування.

За середньостатистичними даними в початкових умовах амплітуда Н-відповіді на максимумі першої фази гальмування /10-20 мс/ становила  $60,10 \pm 8,45$  і  $61,61 \pm 7,86\%$  відповідно. На максимумі виявлення другої фази гальмування /150 мс/ амплітуда тестуваної Н-відповіді становила лише  $28,24 \pm 6,62\%$ , що свідчить про більш потужний вплив гальмівних процесів на реципрокну взаємодію м'язів при тривалих тест-інтервалах /більш за 50 мс/.

Під час напруження флексорних м'язів перша фаза гальмування на максимумі її виявлення /10 мс/ послаблювалась, при більш тривалих тест-інтервалах /більш за 20 мс/ спостерігалось невелике підсилення.

Слід відзначити, що це підсилення частково зменшувалось при тих тест-інтервалах, в яких спостерігався максимум виявлення другої тривалої фази гальмування в умовах спокою: на 150, 300, 500 мс.

Під впливом вібрації та напружений м'яз зменшувалась як перша, так і друга фаза гальмування. Причому, якщо перша фаза гальмування в таких умовах нівелювалась майже повністю: амплітуда тестуючої Н-відповіді становила  $91,67 \pm 2,99\%$  /тест-інтервал 10 мс., то друга фаза ще зберігала своє вираження, але на відміну від початкових умов була нетривалою. Вже при тест-інтервалі 1500 мс амплітуда тестуючої Н-відповіді становила  $105,47 \pm 8,79\%$ . Всі наведені дані мають високу міру достовірності  $P < 0,05\%$ , причому ця міра тим менша, чим триваліший тест-інтервал.

Слід відзначити, що вібрація, впливаючи разом з підсиленням, зменшує останнє та збільшує гальмування, які мали місце в умовах впливу одного лише зусилля. Якщо розглянути ці умови у порівнянні зі станом спокою, то можна помітити, що вібрація із зусиллям у меншій мірі послаблює як першу, так і другу тривалі фази гальмування в порівнянні з довільним напруженням м'язів.

#### Дослідження зворотного гальмування у флексорних мотонейронах м'язів передпліччя людини

Ми вивчали зворотне гальмування мотонейронів флексорних м'язів у двох серіях експериментів. У першій /13 експериментів/ досліджували вплив статичного напруження м'язів кисті та динаміку змінювання зворотного гальмування.

У вихідних умовах значення  $H^I/N$  становило  $49,0 \pm 8,0\%$   $P < 0,05\%$ . Значення  $H^I/N = 1$  було прийнято за 100%. При напруженні досліджуваного м'язу з зусиллям 50 Н відношення  $H^I/N$  становило вже  $88,0 \pm 15,0\%$   $P < 0,05\%$ . Як показано, при розвитку статичного напруження зворотне гальмування по відношенню до вихідного стану зменшувалось.

Друга серія експериментів зключала 14 експериментів по виявленню впливу напруження м'язу та вібрації його в області сухожилів на зворотне гальмування в мотонейронах флексорних м'язів.

Середньостатистичні дані свідчать, що у вихідних умовах значення  $H^I/N$  становило  $49,0 \pm 8,0\%$   $P < 0,05\%$ , під впливом вібрації та статичного зусилля це значення зросло до  $123,0 \pm 32,0\%$   $P < 0,05\%$ .

Порівнюючи результати першої та другої серії експериментів можна відзначити, що напруження м'язів викликає зменшення зворотного гальмування.

При одночасному впливі вібрації сухожиллів і напруження даного м'язу спостерігалось найбільше ослаблення гальмування, аж до підсилення збуджувальних процесів.

### ОБГОВОРЮВАННЯ РЕЗУЛЬТАТІВ

Динаміка змінювання амплітуди Н-відповіді в створених експериментальних ситуаціях пов'язана з нисхідними та сегментарними впливами на мото- та інтернейрони. Перша фаза гальмування в реципрокній взаємодії м'язів передпліччя пов'язана, цілком імовірно, з Іа реципрокним гальмуванням флексорних мотонейронів /Cawallari P. et al., 1984; Day B.L. et al., 1987; Nakashima K. et al., 1989; Rody - Brami A., Bussel B., 1990 и др./.

Виявлено також Vallbo A.B. et al., 1979; Baldissera F., Hulthoru M., Illert M., 1981; Rothwell J.C. et al. 1984/, що в організації цього гальмування беруть участь як нисхідні /пре- та постсинаптичні/, так і сегментарні процеси, що активують  $\alpha$ -мотонейрони та гальмінівні Іа інтернейрони. Друга і третя фази зобов'язані своїм походженням виникненню імпульсів в полісинаптичних рефлекторних шляхах. Взаємодія цих імпульсів на пре- та постсинаптичних мембранах флексорних мотонейронів викликає полегшення або гальмування рефлекторних процесів. Багато авторів /Berardelli A. et al., 1987; Day B.L. et al., 1987; Nakashima K. et al., 1990; Rody - Brami A., Bussel B., 1990/ схильються до припущення про те, що ведучим механізмом в спостережуваних процесах є пресинаптичне гальмування. Не виключена також можливість участі в організації тривалого гальмування й інших механізмів, що запускаються активацією Іа афферентів антагоніста /Mizuno Y., Tanaka R., Yanagisawa N., 1971/.

Статичне напруження та вібрація викликають активацію безлічі різних систем, які послаблюють всі три фази гальмування, а іноді ведуть навіть до деякого підсилювання збуджувальних процесів. Подібне спостерігається і при досліджуванні зворотного гальмування.

Нині відомо, що невелика довільна активація досліджуваного м'язу полегшує Н-відповідь /Персон Р.С., 1985; Плещинский К.Н., Тарасова Л.А., 1986; Пилявский А.Н. и др. 1988; Burke D.,

Adams R. J., Skuse N.F. 1989; Forget et al., 1989/.

Це пов'язується як з послабленням пресинаптичного блокування волокон Іа нисхідними впливами /Персон Р.С., 1985, Forget K et al., 1989/, так і з активацією  $\gamma$ -петлі /Granit R., 1970 Vallbo A.B. et al., 1971/.

Статичне напруження, яке створює досліджуваний, не змінювало робочого положення кінцівки та довжини м'яза у порівнянні з вихідним станом. Спостерігалось лише скорочення екстрафузальних м'язових веретен і як наслідок зниження частоти імпульсації інтрафуза зних волокон, що могло викликати зменшення збуджування мотонейронів цього м'яза. Друга група рецепторів м'яза - сухожильні органи - в цих умовах могли, навпаки, збільшувати імпульсацію, тому що вони розташовані паралельно по відношенню до екстрафузальних волокон. Відомо, що волокна від сухожильних органів мають не тільки гальмівні зв'язки зі "своїми" мотонейронами, але також дісинаптичні збуджувальні зв'язки з мотонейронами антагоністів / Eccles J.C., 1957; 1969; Haase J., Cleveland S., Ross H.-G., 1975/. Тому зниження частоти імпульсації інтрафузальних волокон і активація сухожильних органів веде до підгальмування мотонейронів. Однак слід зробити застереження, що зусилля, яке застосовувалось у наших експериментах, становило біля чверті максимального зусилля досліджуваних. Таким чином, проведені експерименти не дозволяють дати однозначну відповідь щодо внеску сухожильних органів та інтрафузальних м'язових веретен у динаміку змінювання Н-рефлекса флексорних м'язів при статичному їх напруженні.

Друга група афферентів - афференти групи II - впливають на рух кінцівок в цілому / Lundberg A., Malmgren K., Schomburg E.D., 1977/. Можливо, вони "підтримують" виконуваний рух і тому в умовах наших експериментів будуть зменшувати гальмування флексорних мотонейронів у реципрокній взаємодії. Те ж можна відзначити стосовно волокон групи III, шкірних і високопорогових суглобових афферентів. Не можна також виключити і впливу  $\gamma$ -мотонейронів.

Деякі дані / Eccles J.C., Magni F., Willis W. D., 1962; Свердлов Д.С., 1967; Barnes C.D., Pompeiano O., 1970 a,b, Day B.L. et al., 1984; Retwell J.C. et al., 1984/ вказують і на участь пресинаптичного механізму в регуляції реципрокної взаємодії м'язів з антагоністів.

Розглядаючи вплив нисхідних команд, слід відзначити, що експериментальна ситуація виключила зміни положення тіла або окремих кінцівок. Виходячи з цього можна припустити, що вплив вестибуло-спинних шляхів буде, очевидно, зводитися до мінімуму. Оскільки напруження м'язів, створюване досліджуваним, носило довільний характер, то можливі впливи кортикоспинального тракту будуть справляти збуджувальну дію на мотонейрони згиначів і гальмівну - розги-

начів. Такий самий вплив можуть справляти дубро-спинальний та латеральний ретикулоспинальний тракти при можливій їх активації. Медіальний тракт буде справляти протилежний вплив. Можна припустити, що подібний вплив нисхідних трактів буде аналогічним для  $\alpha$ - і "споріднених" Іа гальмівних інтернейронів /Baldissola F., Nulthorn H., Illect M., 1981/, оскільки з'ясовано, що тільки Іа інтернейрони активуються аналогічно  $\alpha$ -мотонейронам.

Отже, існують два рівня впливів на реципрокну взаємодію флексорних м'язів під час дії статичного зусилля: сегментарні механізми та нисхідні впливи. Причому знак їх впливу може виявитися протилежним. В умовах розвитку статичного зусилля спинальні механізми будуть посилювати, а центральні - послаблювати всі три фази гальмування в реципрокній взаємодії м'язів передпліччя.

Виходячи з отриманих даних і аналізу літератури можна припустити, що центральні команди роблять більш суттєвий внесок до м'язової реципрокної взаємодії при напруженні м'язів. На користь цього припущення свідчить і той факт, що у функціонально різних м'язів-синергістів /"швидких" та "повільних"/ вираження полегшення Н-рефлексу при збільшенні сили та швидкості руху змінювалось по-різному, що говорить про гнучке кіркове керування спинальними рефлексами у відповідності з функціональними вимогами /Moritani T., Odmisson L., Thorstenson A., 1990/. Якщо розглядати сумісний вплив вібрації та зусилля на реципрокну взаємодію м'язів передпліччя, то можна відзначити, що ці впливи послаблюють ті підсилювання, які викликані дією одного лише напруження м'язів. Це може бути викликано впливом вібрації на шкірні, м'язові структури та нервові волокна.

Слід зробити застереження, що ще не визначена чітка межа між вібрацією чистих та високих частот і автори різних робіт розходяться у погляді щодо цього питання. Очевидно, ця межа полягає в області 60-150 Гц, і вібрація, яка застосовується в наших експериментах, лежить у діапазоні цих частот. Відомо, що низькочастотна вібрація, хоча і розповсюджується на великі відстані, активує поверхневі структури, а високочастотна - ті, що залягають глибоко. Тому в своїй роботі будемо виходити з того, що вібрація, яка застосовується в наших експериментах, буде справляти вплив як на поверхневі, так і на глибокі структури шкіри та м'язів. Здебільшого це шкірні аналізатори, аференти груп Іа та Ів.

Цілком імовірно, що активація поверхневих структур, які сприймають вібрацію, теж буде певним чином змінювати активність  $\alpha$ -мотонейронів. Зв'язки цих реципрокних структур /Тілець Пачині та Гольджи-Маццоні/ з мотонейронами та механізмами впливу їх на центральні процеси вивчені ще дуже мало. Існуючі незначні літературні свідчення з цього питання /Berardelli A. et al., 1987; Vissel B., 1990 та ін/ схиляють до припущення, що стимуляція рецепторів шкіри пресинаптично послаблює фази гальмування в реципрокній взаємодії м'язів.

Питання про те, що вібрація активує афференти шкірних рефлексів не викликає сумнівів, але центральні механізми цих реакцій ще недостатньо зрозумілі.

Вплив вібрації на сухожильні органи Гольджи та афференти Ів може йти декількома шляхами. По-перше, сухожильні органи можуть відповідати на високочастотну вібрацію, але тільки у випадку активного напруження м'язів /Matthews P.V.C., 1966; Brooke J.D., Mellroy W.E., 1990/, що мало місце в наших експериментах. По-друге, вібрація через активацію первинних зчлнчень може привести до аутогенного гальмування. Зусилля, що дає водночас з вібрацією, також веде до напруження м'язів. Цілком імовірно, що напруження м'язів, викликане аутогенним рефлексом і зусиллям, може забезпечити більш сильну активацію сухожильних органів, ніж при дії одного тільки зусилля.

Вплив вібрації на моносинаптичний рефлекс полягає в тому, що закінчення волокон Ia через полісинаптичні шляхи гальмують ті ж афференти, які закінчуються на мотонейронах моносинаптично. Більшість авторів пов'язують вплив вібрації з полісинаптичним механізмом, оскільки у хворих з порушенням рухового контролю вібрація суттєво менше впливає на H-рефлекс, ніж у здорових людей /Delwaide P.J., 1973; Evans L.L., Harrison L.M., Stephens J.A., 1989; Butchart P. et al., 1990/.

Наведені дані свідчать про те, що вплив різних факторів на мотонейрони може йти двома шляхами: сегментарним і нисхідним. Показано, що деякі рефлексорні реакції знаходяться під подібним подвійним /афферентним і нисхідним/ пресинаптичним контролем /Persson P.C., Кожина Г.В., 1989/.

Питання щодо впливу вібрації досить багатогранне, оскільки досі не виявлені шляхи впливу вібростимуляторів на мотонейрони. Необхідно також урахувати впливи, спрямовані не прямо на мотонейрони.

нейрони, а на інтернейрони, які беруть участь у реципрокній взаємодії м'язів, бо є результати, котрі свідчать, що полегшення або гальмування нейронів опосередковується через різні групи інтернейронів / Malmgren K., Pierrot - Deseilligny E., 1988; Forget R. et al., 1989/.

При дослідженні зворотного гальмування в мотонейронах флексорних м'язів було встановлено, що у вихідних умовах воно спостерігалось досить виразно, а при напруженні м'язів - значно послаблювалось. Спільна дія зусилля та вібрації приводила, як правило, до підсилення рефлексу. Спостережувані явища можуть бути пов'язані як з сегментарними, так і з супраспинальними впливами на мотонейрони і клітки Реншоу.

На підставі одержаних нами результатів можна зробити висновок, що ці впливи повинні підвищувати активність мотонейронів та підгальмувати клітини Реншоу.

Послаблення зворотного гальмування пов'язане, ймовірноше за все, з переважанням супраспинальних впливів, зокрема з супраспинальним пригніченням клітин Реншоу. Дійсно сегментарні впливи / імпульсація інтрафузальних м'язових веретен, сухожильних органів Гольджі, волокон групи II/, які активуються при напруженні м'язів, можуть вести до підгальмування мотонейронів і не дають пояснення явищам, що спостерігаються.

Ймовірноше за все, ведучу роль в нисхідному контролі буде грати кортикоспинальний тракт. Тому що зусилля, створюване досліджуваним, носило довільний характер, а положення тіла і кінцівок не змінювалось, то інші тракти будуть активуватися в меншій мірі. Не виключена можливість внеску впливів  $\gamma$ -петлі та волокон групи II, які справляють полегчувальний вплив на мотонейрони.

При спільному впливі статичного зусилля і вібрації зворотне гальмування змінювалось деяким підсиленням Н-рефлексу, що пов'язане з впливом додаткового фактора - вібрації м'язів.

Відомо, що розряди клітин Реншоу ефективно гальмуються в результаті природного подразнення шкіри та залпами імпульсів, які приходять за системою АФР / Wilson V.J., Talbot W.H., Kato M., 1964; Haase J., Cleveland S., Ross H.G., 1975; Fromg C., Haase J., Wolf E., 1977/.

Останнім часом / Романов С.П., 1987/ з'явилися дані, які свідчать, що існує критичний потік від  $\alpha$ -мотонейронів, який приводить не до активації, а до гальмування клітин Реншоу. У цьому

зв'язку особливий інтерес викликають роботи, в яких показано, що стимуляція інтрафузальних м'язових волокон приводила до зростання моносинаптичного рефлексу і водночас до зменшення активності клітин Реншоу /Koshler W. et al., 1978/. Подібне - коли активація мотонейронів приводила до гальмування клітки Реншоу - могло спостерігатися при активації мотонейронів як нисхідними, так і сегментарними впливами. Проте неможна говорити однозначно про послаблення зворотного гальмування при напруженні м'язів та вібрації їх сухожилів, оскільки саме по собі /тобто незалежно від рівня збудливості мотонейрона/ зворотне гальмування не може кегувати амплітудою моносинаптичного рефлексу /Caraday S., Stein R.V., 1989/. Для цього необхідна ще й участь пресинаптичного гальмування. В наших експериментальних умовах воно може спосередковуватися через шкірні, суглобні афференти флексорного рефлексу.

Багато досліджень, які проводились як на тваринах, так і на людині, вказують на те, що клітини Реншоу можуть загальмовуватися при викликаних рухах /Северин Ф.В., Орловский Г.Н., Шик М.Л., 1968; Hultborn H., Pierrot - Deseilligny E., 1979; Kato R., Pierrot - Deseilligny E., 1984 и др./. Це пов'язане з тим, що клітини Реншоу обмежують частоту імпульсивної активності як  $\alpha$ -мотонейронів, так і відповідних Ia інтернейронів, що сприяє виконанню руху в цілому /Hultborn H., Jankowska E., Lindstrom S., 1971; Pierrot - Deseilligny E., Morin C., 1980; Cavallari P. et al., 1984/.

Розглядаючи функціональні зв'язки клітин Реншоу, Ia інтернейронів і  $\alpha$ -мотонейронів, багато дослідників /Hultborn H., Jankowska E., Lindstrom S., 1968; 1971 c; Hultborn H., 1972; Hultborn H., Lundberg A., 1972; Hultborn H., Pierrot - Deseilligny E., 1979; Pierrot - Deseilligny E., Morin C., 1980; Cavallari P. et al., 1984; Тлеулин С.Ж., Абузярова М.Б., Чемерис К.В., 1989/ приходять до висновку, що подібна організація забезпечує сталу глибину реципрокного гальмування під час різної міри активності антагоністів. Якщо реципрокне гальмування буде грат. ведучу роль в організації руху, то клітини Реншоу в подібних випадках можуть бути загальмовані /Grillner S., Udo M., 1971; Cleveland S., Ross H.-G., 1975; Baldissera F., Illert M., 1971/.

Подібні припущення знаходять підтвердження в наших експериментах, тому що спостерігається залежність між динамікою змін реципрокного Ia та зворотного гальмування як у вихідних умовах, так і при напруженні флексорних м'язів. Різниця у динаміці галь-

мувань при одночасному впливі вібрації та напруження пов'язані, очевидно, з нисхідним контролем функцій як  $\alpha$ -мотонейронів, так і інтернейронів, що сприяє цілеспрямованому виконанню руху.

### ВИСНОВКИ

1. Статичне напруження флексорних м'язів передпліччя супроводжується збільшенням Н-рефлексу та зростанням частоти і амплітуди хвиль ЕМГ цих м'язів, що свідчить про підвищення збудження центральної ланки рефлекторної дуги флексорних рефлексів.
2. Вплив вібрації на фоні статичного напруження м'язів передпліччя викликає зменшення Н-рефлексу у порівнянні з спостережуваними у стані тільки статичного напруження. Одночасно з цим виявляється подальше збільшення амплітуди хвиль ЕМГ і зменшення їх частоти. Зазначені процеси пояснюються, напевно, впливом вібрації як на поверхневі, так і на глибокорозташовані рецепторні структури.
3. Реципрокна взаємодія антагоністичних м'язів передпліччя виявляється у вигляді складної динаміки змін амплітуди Н-рефлексу флексорних м'язів - трьох фаз гальмування з максимумами на 1, 10-20 та 150 мс.
4. Перша фаза гальмування в динаміці реципрокної взаємодії антагоністичних м'язів, обумовлена постсинаптичними механізмами, при статичному напруженні досліджуваного м'яза інвертується з підсилення, а одночасний вплив напруження та вібрації флексорних м'язів частково послаблює це підсилення, що, певно, зв'язано з сегментарними та низхідними впливами на мото- і інтернейрони.
5. Вплив статичного напруження на другу і третю фазу гальмування в динаміці реципрокної взаємодії антагоністичних м'язів, де припускається участь сегментарних та пресинаптичних низхідних впливів, виявляється в значному послабленні цих двох гальмівних фаз, а додатковий вплив вібрації знижує це послаблення.
6. Встановлена наявність зворотного гальмування флексорних мотонейронів, іннервуваних м'язи передпліччя. При статичному напруженні цих м'язів останнє значно знижується. Спільний вплив статичного зусилля і вібрації зумовлює не перетворення гальмування в підсилення, що дає змогу припустити участь пост- і пресинаптичних впливів на мотонейрони та клітини Реншоу.

7. Порівняння динаміки змін реципрокного Іа з зворотного гальмування флексорних мотонейронів у початковому стані, напруженні і вібрації м'язів дозволяє припустити наявність позитивних зворотних зв'язків у системі вказаних гальмівних процесів та визначити ведучу роль низхідних впливів у спостережуваних явищах.

Список опублікованих робіт за темою дисертації

1. Донцова З.С., Шквирская Л.А., Голобородько В.П. О влиянии стрихнина на возвратное торможение мотонейронов спинного мозга до и после разрушения красного ядра: рук. Деп. в ВИНТИ № 431-В 86, 21.01.86.
2. Бокачев О.В., Ляшенко В.П., Мурзин А.Б. Изменение реципрокного Іа торможения флексорных мышц предплечья в условиях развития статического усилия.- Деп. рук. в ВИНТИ № 2362-В 91 от 5.06.91.
3. Ляшенко В.П., Мурзин А.Б. Совместное влияние вибрации и статического усилия на возвратное торможение мотонейронов флексорных мышц верхних конечностей человека.-Деп. рук. в Укр. ИНТЭИ № 1665 -Ук 92 от 17.10.92.
4. Ляшенко В.П. Исследование ВТ мотонейронов флексорных мышц предплечья человека в условиях развития статического усилия.- Деп. рук. в Укр.ИНТЭИ № 1664-УК 92 от 17.10.92.
5. Murzin A., Lyashenko V., Kutsenko V. The ergonomics study of Working places with manual and mechanised labour in light industry //Ergonomics in russia, the other independent states, and around the World: Past, Present and Future.-1993.- June 1.- P.D. 19-22. St.Petersburg.
6. Murzin A., Lyashenko V., Kutsenko V. Ergonomics and Safety labor of workers at a street knitted goods //Societie Italis na di Ergonomia. Federata alla International Ergonomics Association. Sci. 5th National conference and iea international Symposium 4-7 october 1993.-Palermo /в печати/.

464 740

ЛНБ ім. В. Стефани  
АМ України

AB 28.798

м.п. ДГУ зак. 443 м.п. 100