

Возбудимость мотонейронов шейного отдела спинного мозга при вибрации различных мышц руки в статических условиях и при ритмических движениях руки, инициируемых различными способами.

Блинов Егор^{1,2}, Солопова Ирина² и Селионов Виктор²

¹ Московский физико-технический институт (ГУ), Долгопрудный, Московская область, Россия

² Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича, РАН, Москва, Россия

Аннотация. Исследовали зависимость возбудимости спинальных α -мотонейронов шейного отдела спинного мозга от положения тела в пространстве (стоя, сидя, лежа) и от влияния вибрации различных мышц руки у здоровых испытуемых методом Н-рефлекса срединного нерва руки. В положении лёжа сравнивали также величины Н-рефлекса в стационарных условиях и при произвольных, пассивных и вызванных вибрацией движениях руки. При вибрации каждой из мышц плеча неподвижной руки наблюдалось подавление Н-рефлекса. Влияние вибрации мышц подвижной руки на возбудимость нейронов цервикального отдела спинного мозга зависело от вибрируемой мышцы и от положения тела в пространстве. При произвольных, пассивных и вызванных движениях Н-рефлекс был подавлен по сравнению с его величиной при неподвижной руке. Суммарный проприоцептивный приток, сформированный вибрацией мышцы и движением, вызванным этой вибрацией, в большей степени подавлял Н-рефлекс, чем произвольные движения руки. Тип ритмических движений руки определял величину Н-рефлекса, что, по-видимому, связано с различным уровнем возбудимости мотонейронов во время различных двигательных задач.

Ключевые слова: вибрация, Н-рефлекс, вызванные движения руки.

1 Введение

Механическая вибрация с частотой 20–60 Гц и амплитудой 0.8–1.0 мм, приложенная к сухожилию или брюшку мышцы, вызывает повышение импульсации мышечных афферентов группы Ia. В исследованиях, проведенных на мышцах ног человека, показано, что вибрация мышц бедра или голени подавляет рефлекторную возбудимость их мотонейронного пула, вызывая сильное торможение моносинаптических рефлексов посредством пресинаптического торможе-

ния [1,2]. Степень подавления Н-рефлекса зависит от места приложения вибростимулов. В частности, наибольшее подавление Н-рефлекса камбаловидной мышцы у сидящего человека наблюдалось при её вибрации и при вибрации мышцы-антагониста (флексора стопы), для более отдаленных мышц тормозное влияние вибрации было меньшим [2]. Также показана зависимость рефлекторного ответа от положения тела в пространстве [3, 4], что, предположительно, обусловлено повышением уровня пресинаптического торможения, связанного с увеличением супраспинальных влияний.

Активация проприоцепторов при вибрации мышц приводит к тоническому напряжению мышц, или, изменяя состояние генераторных сетей спинного мозга, может вызывать произвольные шагательные движения в воздухе [5], сходные с таковыми при произвольном шагании. Повышенный проприоцептивный приток импульсов, который является результатом вибростимуляции, изменяет уровень возбудимости ЦГШ, активируя его работу. Недавно была показана возможность активации произвольных ритмических движений верхних конечностей вибрацией их мышц в условиях разгрузки [6]. Предполагается, что механизмы генерации ритмических движений человека сходны для рук и ног. Как при движениях рук, так и при движениях ног, наблюдается подавление Н-рефлекса при активных и пассивных движениях по сравнению с его значением в покое, а также модуляция Н-рефлекса в цикле движения конечностей [7-9].

На интернейронах генераторов ритмики, локализованных в спинном мозге, конвергируют как сенсорные, так и центральные входы, которые могут как повышать, так и понижать их активность. Например, показаны различия в возбудимости нейронов поясничного отдела спинного мозга при произвольном и вызванном шагании в условиях разгрузки ног, что обусловлено, по-видимому, не только различием в сенсорных притоках при этих 2-х типах движений, но и различным участием моторной коры в этих движениях [10]. В этой же работе показано то, что существует зависимость степени подавления Н-рефлекса в ногах от вибрируемой мышцы ног и что различия в Н-рефлексе при активных и вызванных движениях ног модулируются в цикле шага. Однако при вызванных вибрацией произвольных качаниях руки не ясно состояние нейронов шейного отдела спинного мозга. Целью настоящей работы была оценка возбудимости мотонейронов шейного отдела спинного мозга, участвующих в генерации произвольных ритмических движений руки, вызванных вибрационной стимуляцией её мышц в условиях разгрузки.

2 Методы

В исследовании приняли участие 13 здоровых испытуемых, 32 ± 4 года, давших согласие на участие в эксперименте. Исследование проводилось в соответствии с основополагающими этическими принципами Хельсинкской Декларации.

Для исследования возбудимости мотонейронов, иннервирующих мышцу-сгибатель кисти (*m. flexor carpi rad. (FCR)*) использовали метод регистрации Н-рефлекса. Эксперимент состоял из двух сессий. В первой сессии мы исследова-

ли зависимость Н-рефлекса, регистрируемого в FCR от положения тела в пространстве (стоя, сидя, лежа) и от вибрируемой мышцы: m.deltoideus posterior (DP), m. triceps brahii (ТВ), m. biceps brahii (BB) при неподвижных руках. Во второй сессии регистрировали величины Н-рефлекса при произвольных, пассивных и вызванных вибрацией движениях руки. Для активации произвольных движений руки вибрацию (40–60 Гц, амплитуда ~0,8 мм) прикладывали к m. triceps brahii (ТВ). В этой части эксперимента приняли участие 7 испытуемых, у которых удалось активировать произвольные ритмические движения руки. Для уменьшения влияния гравитации испытуемые лежали на левом боку, ноги и руки были вывешены (Рис.1А). Нижние конечности в ходе сессии оставались неподвижными. Для предотвращения вращения туловища в трансверсальной плоскости его фиксировали при помощи упоров под спину и под грудь.

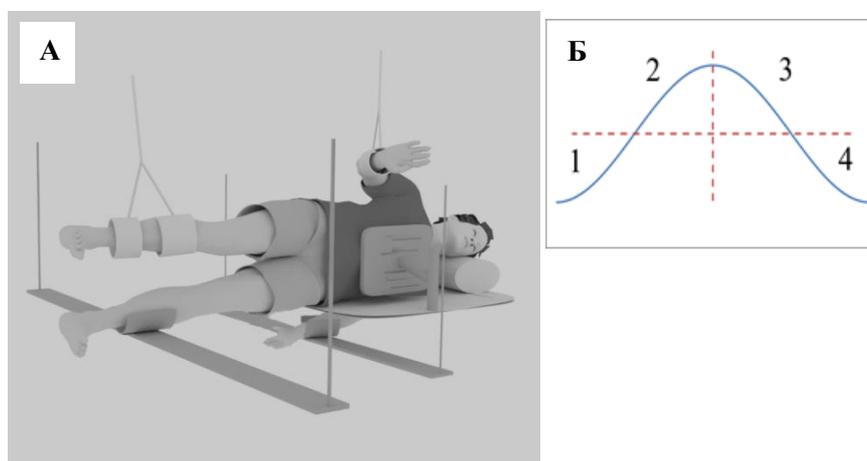


Рис.1. А. Ритмические движения правой рукой в положении лежа на боку. Б. Схема деления механограммы изменений угла в плечевом суставе на интервалы, в которые наносились стимулы. Интервалы 1-2 соответствуют сгибанию в суставе, 3-4 – разгибанию.

Н-рефлекс вызывался монополярной стимуляцией срединного нерва правой руки с использованием электростимулятора “Nihon Kohden”. Длительность электрических стимулов равнялась 1 мс. Для предотвращения следовых процессов стимулы наносились не чаще одного раза в 5 секунд. Во второй сессии для оценки постоянства величины Н-рефлекса регистрировали по 7 Н-рефлексов в стационарных условиях без вибрации в начале, середине и конце эксперимента. Дополнительно у 5 испытуемых регистрировали Н-рефлекс при двух стационарных положениях руки, соответствующих максимальному сгибанию и разгибанию в плечевом суставе при совершении движений рукой. Также регистрировали Н-рефлекс при этих положениях неподвижной руки при вибрации ТВ. Длительность каждой пробы, в которой рука совершала движения, составляла 60 секунд, для каждого условия было записано по 5-6 проб.

Регистрировали электрическую активность (ЭМГ) мышц предплечья FCR и *m. extensor carpi radialis* (ECR) правой руки при помощи беспроводного усилителя Delsys. Углы в плечевом и локтевом суставах регистрировали гониометрами, расположенными соосно данным суставам. Полученные данные оцифровывали с частотой 1000 Гц.

Величина каждого М- и Н-ответа измерялась как разность между минимальным и максимальным значением миограммы на заданном промежутке времени от момента нанесения стимула. Для каждого испытуемого измерялась максимальная величина М-ответа (Mmax), М-ответы и Н-ответы выражались в процентах от него (%Mmax). Для анализа были отобраны только те Н-ответы, для которых величина М-ответа составляла 6-25% Mmax. В последствии Н-ответы нормировали на величину Н-ответа при стационарных руках без вибрации для каждого положения тела в пространстве. Уровень фоновой активности мышц FCR и ECR вычисляли как интеграл выпрямленного сигнала ЭМГ на интервале 0.02 с, предшествующем стимулу, нормированный на длительность этого интервала. Определяли амплитуду движений в суставах рук, а также их частоту. Поскольку период нанесения стимулов был больше, чем средний период движения рук, то стимулы попадали в разные фазы цикла движения, который был условно разделен на 4 интервала по амплитуде. Интервалы 1 и 2 соответствовали сгибанию в суставе, а 3 и 4 – разгибанию (Рис.1Б.). Определялось, в какой интервал цикла движения руки в плече была произведена стимуляция. Данные в работе представлены в виде среднего значения \pm стандартная ошибка среднего (SE). Для определения статистической достоверности результатов применяли парный т-тест Стьюдента. Результаты статистического анализа считались достоверными, если вероятность ошибки не превышала 0.05.

3 Результаты

3.1 Влияние вибрации мышц руки в стационарных условиях

При вибрации мышц DP, BV, TB при положениях тела в пространстве стоя, сидя и лежа существенных различий как в величинах фоновой активности мышц FCR, ECR, так и в амплитудах М-ответов не наблюдалось. Среднее значение амплитуды М-ответов - $12.17 \pm 0.11\%$.

Как при вибрации мышц DP, TB, так и без неё величина Н-рефлекса при положении лежа была значимо больше, чем при положении стоя ($P < 0.05$), а при вибрации BV существенных различий в амплитуде Н-рефлекса при различных положениях тела не наблюдалось (Рис.2А). Амплитуда Н-рефлекса в положении сидя была значимо больше, чем в положении стоя, только в условии без вибрации ($P < 0.01$). Амплитуда Н-рефлекса в положении лежа была существенно больше, чем в положении сидя, только при вибрации DP ($P < 0.02$).

При вибрации каждой из мышц плеча неподвижной руки наблюдалось значимое подавление Н-рефлекса по сравнению с условием без вибрации (Рис.2Б). В положениях лежа и стоя подавление Н-рефлекса при вибрации DP было су-

щественно меньше, чем при вибрации мышц ВВ и ТВ ($P < 0.02$). Как лежа, так и стоя при вибрации мышц ВВ, ТВ подавление Н-рефлекса было сходным. В положении сидя вибрация каждой из 3 мышц вызвала сходное подавление Н-рефлекса.

Вибрация DP вызвала значимо большее подавление Н-рефлекса при положении сидя, чем при положениях лежа и стоя ($P < 0.02$). Наименьшее подавление при вибрации ВВ наблюдалось в положении стоя. При вибрации ТВ подавление при каждом из 3 положений тела было сходным.

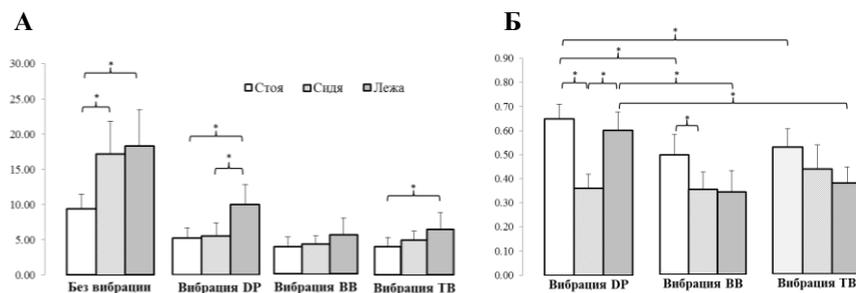


Рис.2. А. Усредненные по всем испытуемым Н-рефлексы FCR ($n=13$) при 3 положениях тела и вибрации 3 различных мышц руки, а также без вибрации. Величины выражены в % от M_{max} . * - значимые различия между амплитудами Н-рефлекса при различных положениях тела и вибрации одной мышцы или в отсутствии вибрации.

Б. Усредненные по всем испытуемым Н-рефлексы FCR ($n=13$) при 3 положениях тела и вибрации 3 различных мышц руки. Величины выражены в % от их значений в условии без вибрации при данном положении тела. * - значимые различия между амплитудами Н-рефлекса при различных положениях тела и вибрации одной мышцы или при одном положении тела и вибрации различных мышц.

3.2 Сравнение Н-рефлекса при разных типах движений руки.

При неподвижной руке, произвольных, пассивных и вызванных вибрацией движениях руки существенных различий, как в величинах фоновой активности мышц FCR, ECR, так и в амплитудах М-ответов не наблюдалось. Среднее значение М-ответов $12.93 \pm 0.05\%$. Период для произвольных, пассивных и вызванных вибрацией ритмических движений руки был сходным, в среднем - 1.68 ± 0.07 с. Амплитуды движений в плече ($12 \pm 3^\circ$) и локте ($6 \pm 2^\circ$) при активных и вызванных движениях значимо не различались.

Когда рука находилась в положении сгибания или разгибания в плечевом суставе, Н-рефлекс как в условии без вибрации, так и при вибрации ТВ, значимо не отличался от соответствующей величины Н-рефлекса при положении руки вдоль туловища (Рис.3). При пассивных движениях руки наблюдалась фазовая модуляция Н-рефлекса: на интервалах 1 и 2 его амплитуда была существенно больше, чем на интервале 4 ($P < 0.03$), а при активных и вызванных движениях фазовая модуляция не наблюдалась (Рис.4). В сравнении со стационарной рукой активные движения руки вызвали значимое подавление Н-рефлекса на 4 ин-

тервале, пассивные на 1,3,4, а вызванные вибрацией на всех интервалах цикла движения. При активных движениях амплитуда Н-рефлекса была существенно больше по сравнению с пассивными движениями на 3 интервале цикла движения, а по сравнению с вызванными на всех интервалах цикла ($P < 0.04$). Амплитуда Н-рефлекса при пассивных движениях руки была значимо больше, чем при вызванных вибрацией движениях на 1 и 2 интервалах цикла ($P < 0.04$), а на 3 и 4 значимых различий не обнаружено.

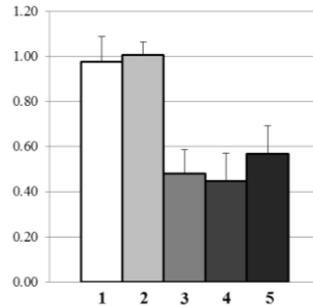


Рис.3. Усредненные по всем испытуемым ($n=5$) Н-рефлексы FCR при стационарных положениях руки, соответствующих максимальному сгибанию (столбцы 1,4) и разгибанию (столбцы 2,5) в плечевом суставе при совершении движений рукой. Столбцы 1,2 соответствуют условию без вибрации, а 4,5 – с вибрацией ТВ. Столбец 3 соответствует условию с вибрацией ТВ и положении руки вдоль туловища. Величины выражены в % от их значений в условии без вибрации и положении руки вдоль туловища.

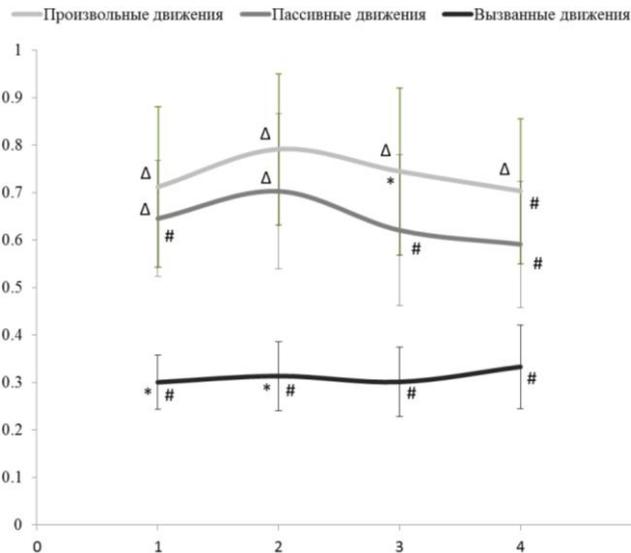


Рис.4. Усредненные по всем испытуемым ($n=7$) Н-рефлексы FCR при произвольных, пассивных и вызванных вибрацией движениях на 4 интервалах цикла движений. Величины выражены в % от их значений в стационарных условиях без вибрации. # - значимые отличия от стационарных условий, Δ - значимые отличия от вызванных движений на том же интервале, * - значимые отличия от пассивных движений на том же интервале.

4. Обсуждение результатов

В настоящей работе было показано значимое подавление Н-рефлекса при вибрации мышц плеча неподвижной руки по сравнению с условием без вибрации. В исследованиях, проведенных на мышцах ног, показано, что вибрация мышц бедра или голени подавляет рефлекторную возбудимость мотонейронного пула, иннервирующего камбаловидную мышцу [1,2]. Одновременная вибрация мышцы-сгибателя и -разгибателя кисти подавляет Н-рефлекс в мышце-сгибателе кисти [11]. Мы не нашли работ, в которых бы исследовалось влияние вибрации проксимальных мышц рук на Н-рефлекс в сгибателе кисти. Наши данные согласуются с результатами вышеупомянутых работ в том, что вибрация мышц оказывает тормозное влияние на возбудимость мотонейронов. Предполагается, что это влияние вибрации проксимальных мышц связано с увеличением импульсации Ia афферентов, приводящего к увеличению проприоцептивного притока, который, по-видимому, является источником сильного пресинаптического торможения [12]. Как в положении лежа, так и стоя подавление Н-рефлекса при вибрации DP было существенно меньше, чем при вибрации мышц ВВ и ТВ. Мы предполагаем, что эти различия могут быть связаны с метамерией вышеперечисленных мышц, то есть с различной удаленностью их мотонейронных пулов от мотонейронного пула FCR и, как следствие, большим затуханием афферентного притока от вибрируемой мышцы DP.

Ранее было показано, что подавление Н-рефлекса камбаловидной мышцей при вибрации четырехглавой или двухглавой мышц бедра вывешенной ноги значительно больше в положении лежа на боку, чем в положении стоя [10]. В нашей работе наименьшее подавление при вибрации мышцы ВВ также наблюдалось в положении стоя. Различия степени подавления Н-рефлекса при различных положениях тела в пространстве зависят, по-видимому, от суммарного уровня афферентных проприоцептивных притоков к интернейронам спинного мозга, которые существенно различаются в положении стоя и лежа, поэтому оказывают различное влияние на степень возбудимости мотонейронов, иннервирующих мышцу FCR. Снижение импульсации ряда рецепторов, активных во время поддержания вертикальной стойки, приводит к более выраженному влиянию на рефлекторную возбудимость вибрационного воздействия.

В сравнении со стационарной рукой активные движения руки вызывали значимое подавление Н-рефлекса на 4 интервале, а пассивные на 1,3,4 интервалах цикла движения. При активных движениях амплитуда Н-рефлекса была существенно больше по сравнению с пассивными движениями только на 3 интервале цикла движения. Эти результаты частично согласуются с работой [9], в которой показано значимое подавление Н-рефлекса при активных и пассивных движениях руки по сравнению с Н-рефлексом в стационарной руке. Значимые различия между величинами Н-рефлекса при активных и пассивных движениях руки в работе [9] не наблюдались. Возможные причины различий в результатах состоят в том, что в работе [9] эксперименты проводились сидя, а не лежа на боку, как в нашей работе, и амплитуда движений руки в их экспериментах была существенно большей. Подавление амплитуды Н-рефлекса при движении рук

предполагает, что обратная связь от движущейся руки взаимодействует с центральными механизмами (по-видимому, связанными с генераторами ритмики, локализованными в шейном отделе спинного мозга), что приводит к модификации периферической обратной связи от движущейся конечности.

Во время вызванных вибрацией движений значимое подавление Н-рефлекса по сравнению с Н-рефлексом в стационарных условиях наблюдалось в течение всего цикла качания руки. К тому же амплитуда Н-рефлекса при вызванных вибрацией движениях была меньше, чем при пассивных движениях руки в фазу сгибания руки, а в фазу разгибания значимых различий не обнаружено. Поскольку влияние вибрации при сгибании и разгибании руки на Н-рефлекс было сходным, это, по-видимому, свидетельствует в пользу повышения возбудимости спинного мозга в фазу разгибания руки вследствие повышенного участия моторной коры в эту фазу движений. Аналогичные результаты в исследовании на ногах были получены в работе [10], где показано, что различия в Н-рефлексе камбаловидной мышцы при активных и вызванных движениях ног также модулируются в цикле шага.

Таким образом, для активации произвольных движений рук моторная кора, по-видимому, должна повысить уровень возбудимости мотонейронов спинного мозга, поэтому влияние афферентного проприоцептивного притока от движущейся конечности меньше. Во время пассивных движений это влияние коры минимальное, поэтому афферентный приток взаимодействует с более низким уровнем возбудимости, что приводит к более сильному подавлению Н-рефлекса. Во время вызванных движений руки дополнительный источник (вибростимуляция) повышения проприоцептивного притока, взаимодействуя с низким уровнем возбудимости мотонейронов (сниженное участие моторной коры в вызванных движениях), приводит еще к большему подавлению Н-рефлекса.

Работа поддержана грантами РФФИ №15-04-02825 и №16-29-08181

Литература

1. Van Boxtel A.: Differential effects of low frequency depression, vibration-induced inhibition, and posttetanic potentiation on H-reflexes and tendon jerks in the human soleus muscle. *J. Neurophysiol.* V. 55. № 3. P. 551 (1986).
2. Iles J.F., Roberts R.C.: Inhibition of monosynaptic reflexes in the human lower limb. *J.Physiol.* V. 385. P. 69 (1987).
3. Zehr E.P.: Training-induced adaptive plasticity in human somatosensory reflex pathways. *J. Appl. Physiol.* V. 101. P. 1783 (2006).
4. Bove M., Trompetto C., Abbruzzese G., Schieppati M.: The posture-related interaction between Ia-afferent and descending input on the spinal reflex excitability in humans. *Neurosci. Lett.* V. 24. № 3. P. 301 (2006).
5. Selionov V., Ivanenko Yu., Solopova I., Gurfinkel V.: Tonic central and sensory stimuli facilitate involuntary air-stepping in humans. *J. Neurophysiol.* V. 101. P. 2847 (2009).

6. I. A. Solopova, V. A. Selionov, D. S. Zhvansky, V. S. Gurfinkel, Y. Ivanenko Human cervical spinal cord circuitry activated by tonic input can generate rhythmic arm movements. *J Neurophysiol.* №115: P.1018. (2016).
7. Brooke JD, Cheng J, Collins DF, McIlroy WE, Misiasek JE, and Staines WR: Sensory afferent conditioning with leg movement: gain control in spinal reflex and ascending paths. *Prog Neurobiol.* № 51:P.393 (1997).
8. Zehr EP, Hesketh KL, Chua R.: Differential regulation of cutaneous and H-reflexes during leg cycling in humans. *J Neurophysiol.* 85: P. 1178 (2001).
9. Zehr EP, Collins D. F., Frigon A., Hoogenboom N.: Neural Control of Rhythmic Human Arm Movement: Phase Dependence and Task Modulation of Hoffmann Reflexes in Forearm Muscles. *J Neurophysiol.* №89: P. 12 (2003).
10. Солопова И.А., Селионов В.А.: Влияние вибрации на возбудимость спинальных α -мотонейронов в статических условиях и во время вызванного шагания у человека. *Физиология человека.* Том 38, № 2, с. 57 (2012)
11. Bock O., Pipereit K., Mierau A.: A method to reversibly degrade proprioceptive feedback in research on human motor control. *Journal of Neuroscience Methods,* №160, P. 246 (2007)
12. Barnes C., Pompeiano O.: Presynaptic and postsynaptic effects in the monosynaptic reflex pathway to extensor motoneurons following vibration of synergic muscles. *Arch Ital Biol* №108, P. 259–94 (1970)