

ФИЗИОЛОГИЯ НЕЙРОМОТОРНОГО КОНТУРА СИСТЕМЫ ДЫХАНИЯ

Г. А. Иваничев, А. Р. Гайнутдинов

Кафедра традиционной медицины (зав.—проф. Г. А. Иваничев)
Казанского института усовершенствования врачей

Настоящая статья посвящена нейрофизиологии отдельных звеньев нейромоторного контура системы дыхания, которая включает в себя респираторную мускулатуру с рецепторным аппаратом, афферентные пути, спинномозговые и супрасегментарные центры дыхательных мышц, а также их эфферентные пути.

Афферентная система дыхательной мускулатуры

В дыхательных мышцах встречаются два типа механорецепторов — мышечные и сухожильные веретена [2]. Основные величины, измеряемые мышечными рецепторами (веретенами и сухожильными органами), — это изменения длины и напряжения, происходящие при растяжении и сокращении мышцы.

Сухожильные органы Гольджи находятся в местах соединения мышц с сухожилиями и в апоневрозах (натягиваемых мышцами). Физиологическое значение рецепторов Гольджи велико, так как их включение предупреждает возможность повреждения мышцы при чрезмерном сокращении. В межреберных мышцах преобладают мышечные веретена (примерно в 13 раз), в диафрагме — сухожильные рецепторы (примерно в 1,25 раза) [1]. Диафрагма, в отличие от межреберной и вспомогательной дыхательной мускулатуры, бедна проприорецепторами. В данной мышце соотношение между афферентами от мышечных веретен и от сухожильных органов ниже (0,8), чем в скелетных (1,6) и межреберных мышцах (2,9).

Результаты нейрофизиологических исследований показали, что в диафрагме пропорция сухожильных органов и мышечных веретен составляет 47 : 38, в то время как в межреберных мышцах данное соотношение совершенно иное — 28 : 168. Таким образом, межреберные мышцы имеют наибольшую плотность веретен на единицу веса и относительно небольшое количество сухожильных рецеп-

торов. Сухожильные органы (датчики давления) увеличивают свою активность в фазе вдоха и противопоставлены мышечным веретенам (датчикам длины) [5].

Мышечные веретена межреберных мышц находятся под фузимоторным контролем и активны во время вдоха. Доминизация проприорецепторных афферентов в межреберных мышцах обусловлена участием данных мышц не только в поддержании дыхания, но также в выполнении позно-тонических функций.

Механорецепторы респираторной мускулатуры принимают активное участие в центральной регуляции дыхания. Любое препятствие к достижению «заданного» дыхательного объема вызывает усиление импульсации из первичных окончаний мышечных веретен и вовлечение большего числа альфа- и гамма-мотонейронов.

Афферентная иннервация диафрагмы обеспечивается диафрагмальными нервами, за исключением краев диафрагмы, которые иннервируются ветвями VI—XII межреберных нервов. Диафрагмальный нерв формируется из III—V шейных нервов и наряду с большим количеством двигательных волокон несет также и чувствительные. В свою очередь, афферентная иннервация интеркостальной мускулатуры осуществляется межреберными нервами. В межреберных нервах афферентные волокна составляют около 45% всех волокон, в диафрагмальных — лишь 3—10% [3].

Афферентные волокна диафрагмы и межреберных мышц проводят импульсы от трех видов механорецепторов: сухожильных органов, мышечных веретен и быстро адаптирующихся рецепторов. В спинном мозгу они частично заканчиваются в сером веществе на нейронах, дающих начало соответствующим трактам (волокна группы I, III, IV), либо образуют восходящие пути в белом веществе (волокна группы II). Предполагают, что афферентным путем, по которому поступа-

ет сигнализация от проприорецепторов дыхательных мышц, является спиноталамический тракт [6].

Спинальные центры респираторной мускулатуры

Двигательные центры диафрагмы находятся в вентральных частях вентрального рога шейного отдела спинного мозга (в основном С3-С5). Там диафрагмальные мотонейроны сгруппированы в компактные столбы, расположенные вдоль оси спинного мозга в латеромедиальном ядре пластины IX по Рекседу. Из верхних сегментов иннервируется вентромедиальная часть, из нижних — дорзолатеральная часть диафрагмы.

Количество мотонейронов в спинальном ядре диафрагмального нерва очень незначительно. Большинство из этих клеток относится к вставочным нейронам, которые, как предполагают, влияют на интеграцию эфферентных импульсов, а также выполняют защитную функцию по отношению к внутриспинальным влияниям. В свою очередь, активность самих нейронов диафрагмального нерва спинального ядра практически полностью подчиняется нейронам продолговатого мозга. Аксоны к диафрагмальным ядрам поступают в основном от нейронов ядра одиночного пучка, а также по аксонам бульбоспинальных нейронов [8].

Между диафрагмальными мотонейронами и мышечными афферентами межреберных мышц выявлены тесные синаптические связи. Раздражение афферентных волокон межреберных нервов или активное смещение каудальных ребер вызывает фазное возбуждение диафрагмальных мотонейронов — так называемый возбуждающий межреберно-диафрагмальный рефлекс.

Двигательные центры межреберной мускулатуры расположены в вентральных рогах серого вещества грудных сегментов. Здесь находятся инспираторные и экспираторные альфа- и гамма-мотонейроны, а также интернейроны.

Межреберные гамма-нейроны по характеру активности делятся на две группы: ритмические (синхронны с фазами дыхания) и тонические (функционируют непрерывно). Активация ритмических гамма-нейронов происхо-

дит параллельно с активацией соответствующих альфа-мотонейронов. Активность гамма-нейронов, как и альфа-мотонейронов, определяется деятельностью бульбарного дыхательного центра [7]. Деятельность тонических гамма-мотонейронов связана с участием межреберных мышц в познотонических рефлексах. Их активность в большей степени подвержена воздействию мозжечка.

Предполагают, что вставочные нейроны оказывают влияние на интеграцию эфферентных импульсов. В них, как и в мотонейронах, обнаруживается ритмическое возбуждение в такт с дыханием.

Дыхательный центр

Под дыхательным центром, или, точнее, «бульбопонтинным дыхательным механизмом», следует понимать совокупность центральных структур, постоянно участвующих в регуляции дыхательных движений и способных обеспечить адекватную вентиляцию легких. Он работает под непрерывным влиянием сигналов, поступающих из хеморецепторов артериальных сосудов и стволовой части мозга, а также афферентного потока из механорецепторов легких и дыхательных мышц. Рекомендуется различать минимум структур, необходимых для формирования периодического дыхания (бульбарный дыхательный механизм), и структуры для полноценного эйпноэ в состоянии покоя [9]. К ним относятся, кроме бульбарного механизма, комплексы нейронов моста, а также более ростальные отделы мозга и некоторые супрапонтинные структуры (мозжечок, средний и промежуточный мозг, большие полушария).

Совокупность нейронов бульбарного и пневмотаксического центров, соединенных двусторонними связями, принято называть бульбопонтинным (либо просто центральным) дыхательным механизмом [4]. Дыхательный центр находится под регулирующим влиянием супрабульбарных отделов центральной нервной системы: мозжечка, среднего промежуточного мозга, лимбической системы, а также больших полушарий. Данные структуры нервной системы координируют дыхание с другими сопряженными с ними функциями организма с целью адаптации организма к меняющимся условиям среды. Более того, у человека, по-ви-

димому, в супрабульбарных отделах мозга существует резервная, страховочная «дыхательная программа», которая может включаться даже при отсутствии адекватной хеморецепторной стимуляции дыхания.

Эфферентная система дыхательной мускулатуры

Эфферентное звено дыхательного центра — система эфферентных стволовых дыхательных нейронов, управляющих активностью спинальных дыхательных мотонейронов, а через них — мышечными веретенами респираторных мышц. Стволовые нейроны для спинальных дыхательных альфамотонейронов расположены в дыхательных ядрах ствола (дорзальное и вентральное ядро Бианчи, экспираторное ядро Баумгартена). Предполагают, что стволовые нейроны для гамма-эфферентных спинальных дыхательных нейронов локализируются, вероятно, в пневмотаксическом центре [10].

Кроме дыхательных бульбарных нейронов имеются дополнительные источники управления мотонейронами дыхательных мышц, в первую очередь, медиальная ретикулярная формация, мозжечок, а также сенсомоторная область коры больших полушарий.

Нисходящие влияния при обычном дыхании проходят по ретикулоспинальному тракту. Все волокна этого тракта делятся на две группы — волокна для альфа-эфферентных и на волокна для гамма-эфферентных спинальных дыхательных нейронов.

Мышечные волокна респираторной мускулатуры имеют автономную иннервацию: экстрафузальное волокно иннервируется альфа-эфферентным спинально-дыхательным нейроном (СДН), или альфа-СДН переднего рога спинного мозга, интрафузальные — гамма-эфферентным СДН, или гамма-СДН. Названия «альфа»- и «гамма»- связаны с тем, что аксоны этих нейронов имеют разную толщину и относятся соответственно к альфа- и гамма-волокнам.

Функция альфа-гамма-сопряжения имеет важное физиологическое значение, заключающееся в том, что сокращение экстрафузального волокна продолжается только до тех пор, пока соответствующее веретено не уменьшится до длины, при которой его импульсация исчезает (несмотря на про-

должающееся сокращение интрафузальных волокон) [6].

Степень гамма-эфферентной стимуляции мышечных веретен определяет необходимую для организма в данный момент степень сокращения дыхательных мышц (в конечном счете — необходимый объем легочной вентиляции). Чем сильнее гамма-эфферентная стимуляция, тем сильнее должно быть сокращение дыхательных мышц, чтобы нейтрализовать деполяризующее действие мышечного веретена.

Таким образом, мышечные веретена как бы настраиваются на ту или иную степень сокращения респираторных мышц. Данная «настройка», как и само альфа-гамма-сопряжение, обусловлена общим источником возбуждения для альфа- и гамма-СДН в виде активации хеморецепторов через бульбарно-дыхательные нейроны. Чем сильнее хеморецепторная стимуляция, тем выше степень альфа-гамма-сопряжения. Этим отличается сопряжение в дыхательных мышцах от соматических.

Альфа-гамма-сопряжение в полной мере выражено в межреберных мышечных веретенах и слабо — в диафрагмальных. Для последних характерна несопряженная гамма-эфферентная коррекция. Большинство мышечных веретен диафрагмы импульсирует в фазе выдоха, но не вследствие простого ее расслабления, а как результат активного растяжения, осуществляемого брюшным прессом и внутрибрюшным давлением.

Благодаря механизму несопряженной гамма-эфферентной коррекции, мышечные веретена дыхательных мышц продолжают свою фазную дыхательную импульсацию и без активного растяжения, то есть в отсутствие дыхательных движений. Указанные движения как бы имитируются, так как аннулоспинальные окончания продолжают посылать в ствол мозга такие же залпы импульсов, как и до паралича, вызванного релаксантами. Характерно, что частота импульсов мышечных веретен остается нормальной, несмотря на ослабление, а затем и полное прекращение дыхательных движений. Несопряженная гамма-эфферентная коррекция является источником центральных дублирующих (имитационных) гамма-механорецептивных дыхательных рефлексов [10].

ЛИТЕРАТУРА

1. Глебовский В. Д., Шимараева Т. Н. Актуальные вопросы регуляции дыхания.— Куйбышев, 1979.
2. Гранит Р. Основы регуляции движений.— М., 1973.
3. Исаев Г. Г. Регуляция дыхания при мышечной работе.— Л., 1990.
4. Сергиевский М. В., Меркулова Н. А., Габдрахманов Р. Ш., Якунин В. Е. Дыхательный центр.— М., 1975.
5. Campbell E. J. M. Assessor muscles./In: The Respiratory, Muscles: Mechanics and Neural Control, edited by E. J. M. Campbell, E. Agostoni, J. N. Dawes, Ed. 2. W. B. Saunders.— Philadelphia, 1970.
6. Cherniack N. S.//Chest.— 1990.— Vol. 97.— P. 52—57.
7. Duron B./In: Lung biology in health and disease: regulation of breathing.— Vol. 17.— Part 1.— New-York; Marcel Decker, 1981.— P. 509—514.
8. Euler C. von Proprioceptive control in respiration./In: Nobel symposium «Muscular afferent and motor control», Stockholm, 1966.— P. 193—207.
9. Jung Caillot M. C., Duron B.//IN-SERM, 4—6 March. 1976.— Vol. 59.— P. 165—173.
10. Sears T. A.//Chest.— 1990.— Vol. 97.— P. 45—51.

Поступила 20.12.94.

УДК 618.531/.532—075.78

К ПРОБЛЕМЕ ПЕРИНАТАЛЬНОЙ НЕЙРОРАДИОЛОГИИ

М. К. Михайлов, Р. Ф. Акберов, В. В. Фаттахов

Кафедра лучевой диагностики (зав.—акад. АНТ, проф. М. К. Михайлов)
Казанского института усовершенствования врачей

В классификации детского травматизма особо выделяется родовой травматизм, который составляет, по литературным данным, от 3 до 20—30% [10]. Велика доля родовых повреждений позвоночника, спинного мозга, позвоночных артерий [4, 5]. Они являются причиной смерти 10—33% всех умерших новорожденных. Доказано, что в родах максимальная механическая и манипуляционная нагрузка падает на шейных отдел позвоночника, спинного мозга и проходящие в узких каналах поперечных отростков позвоночные артерии [5].

Впервые вопросы рентгеносемиотики родовых повреждений шейного отдела позвоночника, спинного мозга, позвоночных артерий освещены в работах М. К. Михайлова. Натально обусловленная нестабильность шейных позвонков является одной из наиболее частых причин развития спинальных и церебральных сосудистых нарушений [10].

Межпозвоночный диск менее устойчив к растяжению и торсионным силам, одновременное же воздействие компрессионных и торсионных сил может вызвать разрыв фиброзного кольца. Ротационные подвывихи атланта, обусловленные родовой травмой шейного отдела позвоночника, составляют 51,3%. У 65% погибших от родовой травмы плодов на ангиограммах позвоночных артерий обнаружены тромбоз, сужение, смещение, патологическая извилистость позвоночных артерий [4].

Теоретическое и практическое преодоление самой трудной фазы человеческой жизни, обусловленное эволюцией патологии рождения, только намечается. Понятие «родовая травма» требует строгого научного определения. Лишь тогда может быть дан ответ на дискутируемый во всем мире вопрос, что же так «естественно», а на самом деле так опасно на этом отрезке жизни, когда нередко матери и дети или умирают, или новорожденные остаются до конца своей жизни физически изуродованными либо умственно отсталыми.

Ставшая в процессе эволюции более крупной голова ребенка с ее драгоценными структурами должна быть протиснута через воронкообразный, сильно изогнутый родовой тракт. «Физиологическая конфигурация» представляет собой не что иное как глобальную черепно-мозговую травму. Этим объясняются тяжелые многочисленные повреждения мозгового и лицевого черепа, основания черепа и краниошейного перехода в связанном с нервной деятельностью осевом органе ребенка. В результате вместе с неизбежными искривлениями и переломами скелета неминуемы и необратимы сжатия и ущемления вещества головного и спинного мозга. Методы наглядного изображения и исследований с помощью МР, КТ, УЗИ значительно расширили познания в области церебрососудистых нарушений в связи с морфологическими изменениями в головном и спинном мозгу. Они соответствуют результатам аутоп-