

Lidia KLUKOWSKA-SICZEK

**Zmiany reaktywności mięśni
w warunkach przedłużonej stymulacji aferentnej**

Изменения мышечной реактивности в условиях продолжающейся афферентной стимуляции

Changes of the Muscle Reactivity in Conditions of Longlasting Afferent Stimulations

Pobudliwość reakcji odruchowych ulega zmianom w wyniku ich wielokrotnego wywoływania. Zmiany te mają charakter dynamiczny, co wykazano zarówno w reakcjach wegetatywnych, jak i w odruchach mięśni szkieletowych (4, 8). Reaktywność mięśni zmienia się nie tylko pod wpływem aktualnie działającego bodźca, lecz także może być wywołana pobudzeniami poprzednimi. Oznacza to, że przedłużone drażnienie aferentne może pozostawiać trwały ślad w postaci następczej depresji pobudliwości, która zmienia reaktywność mięśni na kolejne pobudzenia (3, 4, 8).

Z badań poprzednio przeprowadzonych wynika, że ośrodkowy układ nerwowy działa regulująco na reaktywność mięśni szkieletowych (11, 12). Związane jest to zarówno ze stopniem organizacji łuku odruchowego, jak i może być zależne od zróżnicowania funkcjonalnego mięśni szkieletowych. Dlatego też wydawało się interesujące zbadanie zmian pobudliwości odruchowej mięśni antagonistycznych w warunkach wielokrotnego wywoływania reakcji na różnych poziomach ośrodkowego układu nerwowego.

Praca niniejsza miała na celu zbadanie zmienności reakcji odruchowej mięśni antagonistycznych u żab rdzeniowych i opuszkowych.

MATERIAŁ I METODA

Doświadczenia przeprowadzono na 250 żabach gatunku *Rana temporaria*. Po wstępnej narkozie eterowej wykonywano cięcie na granicy rdzenia kręgowego i przedłużonego, otrzymując w ten sposób preparat rdzeniowy. O poprawności zabiegu

świadczył brak odruchów postawnych. Zwierzęta opuszkowe otrzymywano przez wykonanie cięcia na granicy tylnej linii oczodołowej. Występowanie u zwierzęcia odruchów postawnych wskazywało na poprawność zabiegu. U tak przygotowanych zwierząt odsłaniano i preparowano mięsień półścięgnisty i trójgłowy uda (tj. zginacz i prostownik), a następnie łączono je z dźwignią miografu. W celu wywołania odpowiedzi odruchowej preparowano nerw skórny uda boczny, który układano na elektrodach. Do stymulacji stosowano bodźce o sile 10 V, częstotliwości 50 c/s i czasie trwania pojedynczego impulsu 0,5 ms. Reaktywność mięśni badano w warunkach wielokrotnego wywoływania odpowiedzi odruchowej.

Cykl drażnienia składał się z V serii (I—V). W każdej serii stosowano 5 drażeń trwających 10 sek. Przerwy między poszczególnymi drażnieniami w serii wynosiły 10 sek. Pomiedzy każdą z V serii drażeń stymulację przerywano na 10 min. Tak więc wielokrotną reakcję uzyskiwano przez wywołanie 25 odpowiedzi odruchowych w V seriach, z których każda zawierała 5 drażeń 10-sekundowych, powtarzanych co 10 sek.

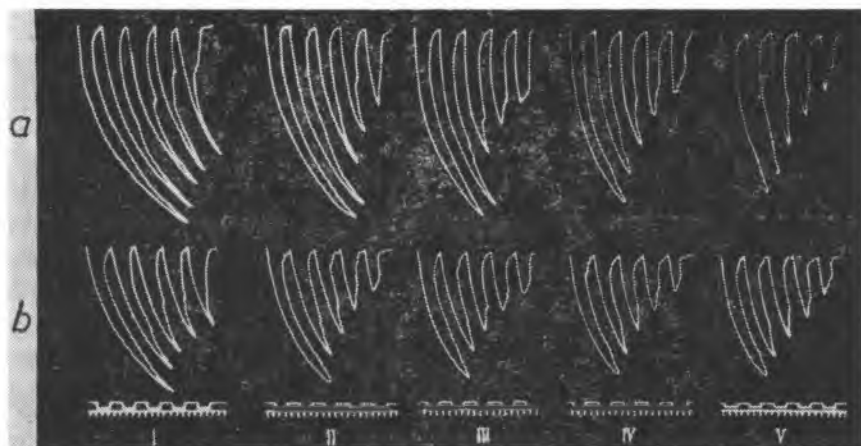
Reaktywność badanych mięśni oceniano przy pomocy pomiaru amplitudy każdej z 25 kolejnych odpowiedzi odruchowych. Jako wartość kontrolną przyjęto reakcję odruchową mięśnia wywołaną w pierwszej kolejności. Analizę statystyczną przeprowadzono przy pomocy testu *t* Studenta. Za statystycznie znamienne różnice przyjęto wartość $p < 0,05$.

WYNIKI BADAŃ

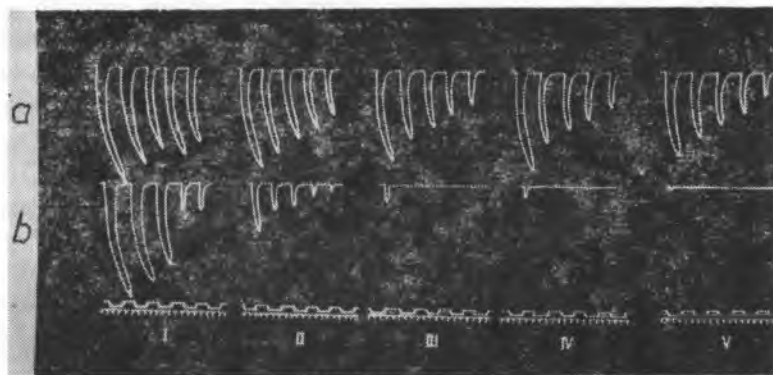
Wielokrotne drażnienie aferentne wywołuje w preparacie rdzeniowym depresję pobudliwości, obejmującą prostowniki i zginacze. Reakcja ta ma w obu badanych grupach podobny przebieg, tak pod względem nasilenia, jak i trwania efektów depresyjnych. Jak wynika z ryc. 1 w obrębie każdej serii (I—V) reakcje prostownika (zapis górny) i zginacza (zapis dolny), otrzymywane przy 10-sekundowych odstępach między drażnieniami, ulegają stopniowemu osłabieniu. Reaktywność badanych mięśni wzrasta ponownie po 10-minutowej przerwie między kolejnymi seriami. Wzrost ten jednakże nie osiąga wartości kontrolnych, a depresja pobudliwości w kolejnych seriach nieznacznie się pogłębia.

Wyżej opisane reakcje prostowników i zginaczy mają podobny przebieg w badanych preparatach żab rdzeniowych (ryc. 3A). Jedynie w obrębie poszczególnych serii (I—V) obserwowano osłabienie reakcji, jednakże w przerwie między seriami I—II, II—III, III—IV, IV—V reaktywność zarówno prostowników, jak i zginaczy niewiele różni się od wartości wyjściowych. Pomimo niewielkich różnic, ogólny charakter zmian pobudliwości badanych mięśni jest zbliżony. Ten dość jednolity przebieg reaktywności antagonistów potwierdza w pełni analiza statystyczna ($p < 0,02$).

Taki przebieg reakcji stanowi potwierdzenie ekwiwalencji czynnościowej preparatu rdzeniowego w warunkach wielokrotnego odruchowego pobudzania mięśni. Na szczególną uwagę zasługuje fakt, że w jednakowy



Ryc. 1. Reakcje odruchowe prostownika (a) i zginacza (b) w preparacie rdzeniowym
The extensor (a) and flexor (b) responses in the spinal preparation



Ryc. 2. Reakcje odruchowe prostownika (a) i zginacza (b) w preparacie opuszkowym
The extensor (a) and flexor (b) responses in the bulbar preparation

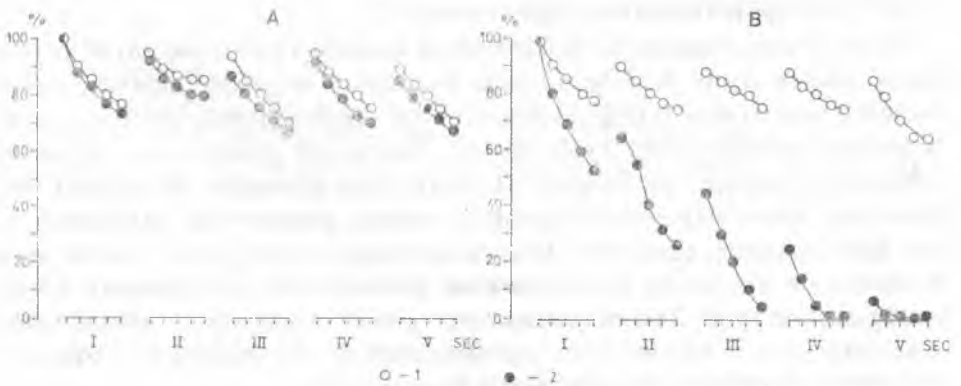
przebieg reakcji włączone są antagonistyczne grupy mięśniowe. Brak różnicowania między efektami depresyjnymi prostowników i zginaczy wydaje się zasadniczą cechą charakteryzującą wieloetapową reakcję preparatu rdzeniowego.

Reaktywność badanych mięśni antagonistycznych ulega zasadniczej zmianie w preparacie opuszkowym. W odpowiedzi na wielokrotne drażnienie aferentne ujawniają się silne właściwości adaptacyjne zginaczy oraz znaczna „odporność” prostowników. W konsekwencji prowadzi to do różnic w reaktywności badanych grup mięśniowych.

Jak ilustruje ryc. 2, adaptacja w zginaczach przebiega o wiele szybciej niż w prostownikach. Już w serii III drażnienia obserwowano „wypadanie” reakcji zginacza. Prostownik natomiast wykazuje znacznie słabszą depresję. W okresie całkowitego zniesienia pobudliwości zginacza, reaktywność prostownika utrzymuje się na dość wysokim poziomie.

W zestawieniu reakcji preparatu opuszkowego zwracają uwagę znaczne różnice między prostownikami i zginaczami (ryc. 3B). Reaktywność zginaczy w kolejnych seriach sukcesywnie spada. W sytuacji całkowitej areaktywności zginaczy (seria IV i V) pobudliwość prostowników utrzymuje się na poziomie odpowiednio 80 i 70% w stosunku do wartości wyjściowej. Różnice między badanymi mięśniami są wysoce znamienne statystycznie ($p < 0,001$).

W warunkach wielokrotnie powtarzanego pobudzenia aferentnego znaczna asymetria reaktywności mięśni antagonistycznych wydaje się zasadniczą cechą określającą preparat opuszkowy i w wyraźny sposób odróżnia go od zwierzęcia rdzeniowego, u którego badane mięśnie reagują jednolicie.



Ryc. 3. Procentowe zmiany reaktywności prostowników (1) i zginaczy (2) w preparacie rdzeniowym (A) i opuszkowym (B)
Percent changes of extensor (1) and flexor (2) reactivities in spinal (A) and bulbar preparation (B)

OMÓWIENIE WYNIKÓW I WNIOSKI

Z przedstawionego materiału wynika, że wielokrotne wywoływanie reakcji odruchowych powoduje powstawanie i pogłębianie się depresji pobudliwości w mięśniach szkieletowych. Charakter zmian zależy zarówno od struktury łuku odruchowego, jak i od zróżnicowania funkcjonalnego mięśni.

W preparatach zab rdzeniowych częstotliwa stymulacja aferentna powoduje zmniejszanie pobudliwości zarówno w prostownikach, jak i w zginaczach. Efekty depresyjne obserwowano w obrębie poszczególnych serii, natomiast po dłuższej, 10-minutowej, przerwie między seriami drażeń pobudliwość badanych mięśni wzrasta ponownie. Wiadomo, że dłuższe drażnienie aferentne powoduje zmniejszanie odpowiedzi odruchowej, a czas trwania efektów depresyjnych trwa różnie długo (3, 4, 9, 14). Obserwowana przez nas depresja pobudliwości w preparacie rdzeniowym ma bardzo zbliżoną wielkość zarówno w prostownikach, jak i zginaczach, a więc w mięśniach o antagonistycznym działaniu.

Można przypuszczać, że jednakowo wyrażone efekty depresyjne antagonistów związane są z mechanizmami odpowiedzialnymi za dystrybucję napięcia mięśniowego. Na poziomie rdzenia kręgowego tonus utrzymywany jest przez uruchomienie łuku odruchów własnych mięśni, co umożliwia wywoływanie najprostszych odpowiedzi odruchowych, jednakże brak jest odruchów postawnych (1, 3, 13, 14).

Wydaje się, że jednakowy przebieg efektów depresyjnych w prostownikach i zginaczach preparatu rdzeniowego potwierdza z jednej strony ekwiwalencję czynnościową rdzenia kręgowego, z drugiej wskazuje na niewielki udział tej części układu nerwowego w różnicowaniu napięcia między antagonistycznymi grupami mięśni.

Reaktywność badanych mięśni ulega zasadniczym zmianom w preparacie opuszkowym. W całym cyklu drażnienia w grupie zginaczy obserwowano narastanie i pogłębianie efektów depresyjnych prowadzące do zupełnej areaktywności tych mięśni. Natomiast prostowniki wykazują znaczną „oporność” na długotrwałe drażnienie aferentne. W sytuacji całkowitego braku odpowiedzi zginacza, reakcje prostownika utrzymują się na dość wysokim poziomie. W konsekwencji w preparacie opuszkowym dochodzi do znacznego zróżnicowania pobudliwości odruchowej mięśni antagonistycznych. Ten niejednakowy sposób reagowania antagonistów związany jest z włączeniem nadrdzeniowych mechanizmów odpowiedzialnych za zróżnicowanie napięcia mięśniowego.

Układy nadrdzeniowe charakteryzuje szeroki zakres oddziaływania na motoneurony rdzeniowe. Mogą to być wpływy torujące na motoneurony prostowników, powodujące zmniejszanie depresji w tych mięśniach (5,

6, 9). Na szczególną uwagę zasługuje jądro przedsionkowe, którego działanie na motoneurony rdzeniowe ma charakter pobudzający (2, 3, 5, 6, 8, 9, 10). Przyjmując, że rdzeniowy układ depresyjny włącza się na drodze sprzężenia zwrotnego, przedsionkowe wpływy pobudzające prowadzą do spotęgowania depresji. Biorąc to pod uwagę, mechanizm oparty wyłącznie na torowaniu, wydaje się nie w pełni wyjaśniający mniejszą depresję prostowników.

Według licznych autorów, niejednakowa reaktywność mięśni antagonistycznych może być wywołana również wpływami zstępującymi, które wybiórczo tłumią efekty depresyjne prostowników (5, 7, 9, 13). Według innych autorów, przyczyny niejednakowego przebiegu depresji w antagonistach należy szukać we wpływach hiperpolaryzujących na struktury hamowania pre- i postsynaptycznego mięśni wyprostnych (1, 3, 4). Nie jest także wykluczony udział innych wpływów pobudzających, które zstępując na motoneurony rdzenia kręgowego wzmacniają reakcje prostowników (7, 13—16).

PIŚMIENNICTWO

1. Brookhart T. H., Fadiges E.: Potential Field Initiated during Monosynaptic Activation of Frog Motoneurons. *J. Physiol.* **150**, 633, 1960.
2. Caston J.: L'activité vestibulaire efferente chez la *Grenouille* Pflüg. *Archiv* **331** (4), 365, 1972.
3. Curtis D. R., Eccles J. C.: Synaptic Activation during and after Repetitive Stimulation. *J. Physiol.* **150**, 374, 1960.
4. Eccles J. C., Miledi R.: Delayed Effects of Peripheral Severance of Afferent Nerve Fibres on the Efficacy of Their Central Synapses. *J. Physiol.* **145**, 204, 1959.
5. Fredricson J. M. i wsp.: Convergence and Interaction of Vestibular and Deep Somatic Afferents upon Neurones in the Vestibular Nuclei of the Cat. *Acta Oto-Laryng.* **61**, 168, 1966.
6. Gernandt B., Thulin C. A.: Vestibular Mechanisms of Facilitation and Inhibition of Cord Reflexes. *Amer. J. Physiol.* **172** (3), 653, 1953.
7. Gokin P., Slovacek M.: Reticular Structures and Reticulospinal Pathways Involves into the Initiation and Inhibition of Spino-bulbo-spinal Activity. *Neurofizjologia* **8** (4), 383, 1976.
8. Grinnell A. D.: A Study of the Interaction between Motoneurons in the Frog Spinal Cord. *J. Physiol.* **182**, 612, 1966.
9. Hongo T. i wsp.: Effects from the Vestibulospinal Tract on the Contralateral Hindlimb Motoneurons in the Cat. *Brain Res.* **31**, 220, 1971.
10. Klinke R., Schmidt C. L.: Efferent Influence on the Vestibular Organ during Active Movements of the Body. *Pflüg. Archiv* **318** (4), 325, 1970.
11. Klukowska L.: Wzajemne unerwienie mięśni antagonistycznych na tle następujących zmian pobudliwości odruchowej. XI Zjazd PTF, Szczecin, Streszczenia referatów i komunikatów, PZWL, Warszawa 1969.

12. Klukowska L., Tokarski J.: Plastyczność preparatu rdzeniowego na tle następczych zmian pobudliwości odruchowej. *Acta Physiol. Pol.* **4**, 629, 1969.
13. Lund S., Pompejano O.: Monosynaptic Excitation of α -Motoneurons from Supraspinal Structures in the Cat. *Acta Physiol. Scand.* **73** (1), 1, 1968.
14. Solomonow M. i wsp.: Fatigue Considerations of Muscle Contractile Force during High-frequency Stimulation. *Amer. J. Phys. Med.* **63** (3), 117, 1983.
15. Sprague J. M., Chambers W. W.: Control of Posture by Reticular Formation and Cerebellum in the Intact Anesthetized and Unanesthetized and in the Decerebrate Cat. *Am. J. Physiol.* **176**, 52, 1954.
16. Thulin C.: Motor Effects from Stimulation of the Vestibular Nuclei of the Reticular Formation. *Acta Physiol. Scand.* **28** suppl. 103, 1953.

Otrzymano 2 IV 1984.

РЕЗЮМЕ

Исследовали влияние продолженной афферентной стимуляции на реактивность антагонистических мышц у спинно-мозговых и бульбарных лягушек. У спинно-мозговых лягушек продолженная афферентная стимуляция вызывает снижение реактивности как разгибателей так и сгибателей. Различия в реактивности исследованных мышц оказались статистически несущественные. У бульбарных лягушек наблюдали отчетливую депрессию сгибателей, реактивность разгибателей лишь незначительно снижалась. Статистический анализ проявляет значительные различия в реактивности антагонистических мышц.

SUMMARY

In the spinal and bulbar frogs the effect of prolonged afferent stimulation on reactivity of antagonistic muscles was investigated. In the spinal frogs prolonged afferent stimulation decreases the reactivity both in extensor and in flexor muscles. The differences between reactivities of these two groups proved to be statistically non-significant. In bulbar frogs a large decrease in reactivity concerned flexor muscles while reactivity of the extensors was depressed only to some extent. Statistical analysis showed important differences between reactivity of the antagonistic muscles.