

16. Сауткина Т. А., Поликсенова В. Д. Размножение растений : пособие для студентов. Минск, 2001.
 17. Хржановский В. Г. Курс общей ботаники : в 2 ч. М., 1976. Ч. 1.
 18. Левина Р. Е. Многообразие и эволюция форм размножения растений. М., 1964.
 19. Лодкина М. М. Значение спорогенеза на разных этапах эволюции растений // Бот. журн. 1969. Т. 54, № 7. С. 28.
 20. Петров Д. Ф. Апомиксис в природе и опыте. Новосибирск, 1988.
 21. Солнцева М. П. Эмбриологические основы апомиксиса покрытосеменных : автореф. дис. ... д-ра биол. наук : 03.00.05. М., 1991.
 22. Водоросли : справочник / С. П. Вассер [и др.]. Киев, 1989.
 23. Жизнь растений : в 6 т. / под ред. М. М. Голлербаха. М., 1977. Т. 3 : Водоросли. Лишайники.
 24. Саут Р., Уиттик А. Основы альгологии. М., 1990.
- Поступила в редакцию 18.03.2015.

Тамара Александровна Сауткина – кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники биологического факультета БГУ.

Валентина Дмитриевна Поликсенова – кандидат сельскохозяйственных наук, доцент, заведующая кафедрой ботаники биологического факультета БГУ.

УДК 612.822.2

НАДЖАТ АЛИ МОХАМЕД ЭЛЬНАДЖАР (ЛИВИЯ), К. М. ЛЮЗИНА, А. Г. ЧУМАК

ВЛИЯНИЕ ОСТРОЙ СИМПАТИЧЕСКОЙ ДЕНЕРВАЦИИ НА ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ МЕХАНОРЕЦЕПТОРОВ КОЖИ

Приведены доказательства существования нервного механизма, регулирующего чувствительность рецепторов ушной раковины. Охарактеризованы основные компоненты рефлекторной дуги, определяющей состояние нервных окончаний в коже, возбуждаемых неболевыми и повреждающими стимулами. Они представлены механорецепторами, локализованными в тканях ушной раковины, и симпатическими проводниками, следующими от верхнего шейного симпатического сплетения. Это доказано с применением методики перерезки постганглионарных ветвей краниального шейного симпатического ганглия, вызывающей интенсификацию потока нервных импульсов в большом ушном нерве. При адекватном раздражении механорецепторов кожи с помощью зажима фиксировали более выраженный в частотном отношении ответ кожных рецепторов, чем до симпатической денервации. Установлено, что механорецепторы кожи, обладающие свойствами ноцицепторов, реагируют на повышение концентрации адреналина в межклеточном пространстве. Подкожное введение адреналина в близких к физиологическим концентрациях значительно усиливало действие механического стимула, что выражалось в многократном увеличении частоты импульсов в нерве.

Ключевые слова: скрытый нерв бедра; ушной нерв крысы; механорецепторы кожи; симпатическая нервная система; адреналин.

The article presents the evidence for the existence of a nervous mechanism regulating the sensitivity of receptors of the ear. Describes the main components of the reflex arc, the regulatory status of the nerve endings in the skin, non-painful and damaging excited by stimuli. They are represented by mechanoreceptors, localized in the tissues of the ear and sympathetic conductors, following from the upper cervical sympathetic plexus. This is proved by using the method of transection postganglionic branches of the cranial cervical sympathetic ganglion, causing an intensification of the flow of nerve impulses in the big ear nerve. With adequate stimulation of mechanoreceptors in the skin with a clamp fixed more pronounced in relation to the frequency response of skin receptors than to sympathetic denervation. It is also found that skin mechanoreceptors having properties of nociceptors respond to increasing concentrations of adrenaline in the intercellular space. Subcutaneous injection of adrenaline in near physiological concentrations significantly enhances the effect of the mechanical stimulus, which was reflected in an increase in the frequency of multiple pulses in the nerve.

Key words: *n. saphenous*; *n. auricularis*; skin mechanoreceptors; sympathetic nervous system; adrenalin.

Афферентная (чувствительная) сигнализация, дающая начало регуляторным и ноцицептивным (болевым) рефлекторным реакциям кожного происхождения, отражает процесс возбуждения рецепторных окончаний в коже при действии адекватных и повреждающих стимулов [1, 2]. Однако механизмы и условия, при которых возникает возбуждение рецепторных окончаний в коже, пока до конца не исследованы [3].

В настоящее время в качестве триггерного события в развитии ноцицептивной реакции рассматривается периферическая сенситизация рецепторных аппаратов в тканях [4, 5]. Относительно афферентных волокон кожи определенные данные по периферической сенситизации получены в наших экспериментах на крысах [6]. Механизмы сенситизации рецепторов полностью не изучены, хотя в общей форме полагают, что она сопряжена с развитием деполяризации мембраны афферентных окончаний, вызванной изменением трансмембранных ионных потоков. Процессы трансдукции механического и химического воздействия на чувствительные окончания афферентных нейронов в электрический сигнал дискутируются несколько десятилетий [7, 8].

Результаты экспериментов с использованием различных методических подходов позволили связать возбудимость чувствительных нейронов с Ca^{2+} -зависимыми ионными потоками через их

мембрану [9], однако до сих пор нет полной ясности в том, какие конкретные механизмы приводят к формированию генераторного потенциала рецепторов и возникновению распространяющегося потенциала в афферентных нервных волокнах при влиянии как повреждающих, так и адекватных стимулов.

Как установлено в классических руководствах [10], факторами, сенсibiliзирующими ноцицепторы кожи являются катехоламины, симпатомиметики. Адреналин в малых дозах вызывает повышение чувствительности кожных механорецепторов. Большие его дозы ($1 \cdot 10^5$ г/мл) обуславливают фазный эффект [10]. Подобное изменение действия катехоламинов следует рассматривать как фактор не только защитного приспособления, но и создания условий, при которых нарушается местный тканевый обмен, являющийся добавочным раздражением болевых рецепторов. Действие симпатической нервной системы на рецепцию механических стимулов до конца не изучено.

Цель работы – определение вклада симпатической иннервации кожи в формирование чувствительности кожных рецепторов.

Материалы и методы исследования

Эксперименты (острые опыты) выполнены на наркотизированных уретаном (1 г/кг) лабораторных крысах (самцах) с учетом положений, предусмотренных Европейской конвенцией и Законом Республики Беларусь об обращении с лабораторными животными. С помощью электрофизиологических методических приемов регистрировали и анализировали центростремительную импульсацию в скрытом нерве бедра *n. saphenous*, ушном нерве *n. auricularis* по методике [11].

Каждому механическому воздействию на рецептивное поле предшествовала оценка чувствительности кожных рецепторов на стандартный механический стимул (наложение на 1 мин миниатюрного зажима на кожную поверхность в зоне иннервации нерва). Давление на кожу между браншами зажима ($2,5$ г/см²) не приводило к появлению ноцицептивной двигательной реакции у наркотизированного животного [1, 2].

Запись и анализ полученных данных производились с помощью пакета программ, разработанных в Институте физиологии НАН Беларуси [12].

Регистрация импульсации после аналого-цифрового преобразования осуществлялась в виде файлов на жесткий диск компьютера. В последующем проводился компьютерный анализ частоты импульсов, после чего выводился протокольный график изменений этого параметра в опыте.

Для устранения тонического влияния симпатических эфферентных волокон на кожу осуществляли перерезку симпатических нервов на шее (постганглионарных ветвей краниального шейного симпатического ганглия). Подкожно вводили физиологический раствор (контроль) и 0,1 % раствор адреналина (*adrenalin hydrochloridum*) в объеме 0,1–0,2 мл. Поскольку в предварительных экспериментах получены доказательства того, что цифровые показатели, характеризующие потоки импульсации в нервах (частота импульсов и ее амплитуда), подчиняются законам нормального распределения, для анализа использованы параметрические методы статистики (парный *t*-критерий сравнения средних Стьюдента). Применена длительная регистрация показателей, проанализированы сотни тысяч нервных импульсов. Показатель *n*, приведенный в подписях к рисункам и в тексте, обозначает количество использованных в сериях лабораторных крыс.

Результаты исследования и их обсуждение

Известно, что так называемая спонтанная афферентная импульсация от кожи является отражением возбуждения механорецепторов и терморекцепторов [13]. Согласно нашим данным, полученным в опытах на крысах в условиях стабильной температуры препарата, колебания частоты и амплитуды импульсации афферентных волокон в нервах отражали изменения активности механо- и терморекцепторов.

В опытах, проведенных на крысах, применены повторяющиеся продолжительные (1 мин) тактильные и ноцицептивные раздражения кожи, с паузой между пробами 5 мин. Оказалось, что вслед за наложением зажима в периферическом конце соответствующего кожного нерва отмечалось усиление центростремительной импульсной активности (рис. 1).

После прекращения действия зажима импульсация не возвращалась к фоновому уровню, но несколько превышала фон. Повторное наложение зажима сопровождалось более выраженным увеличением афферентной активности в кожном нерве. В результате компьютерной обработки записей сигналов оказалось, что ее прирост при повторяющихся наложениях зажима оказывался достоверным, при этом увеличивалась фоновая активность в перерывах между пробами. Однако прежде всего количественная обработка сигналов позволила оценить динамические изменения интенсивности суммарной

афферентной импульсации, регистрируемой при действии тактильного раздражителя. Выяснилось, что в ответе афферентов на наложение зажима можно выделить несколько стадий. В литературе описаны две фазы [14]. Первую фазу, отражающую быстрое усиление активности, принято называть динамической составляющей, вторую, соответственно, статической. Поэтому согласно данным литературы и собственным наблюдениям статистическая обработка сигналов проводилась прежде всего для моментов наложения зажима и спустя 10 с после начала действия зажима.

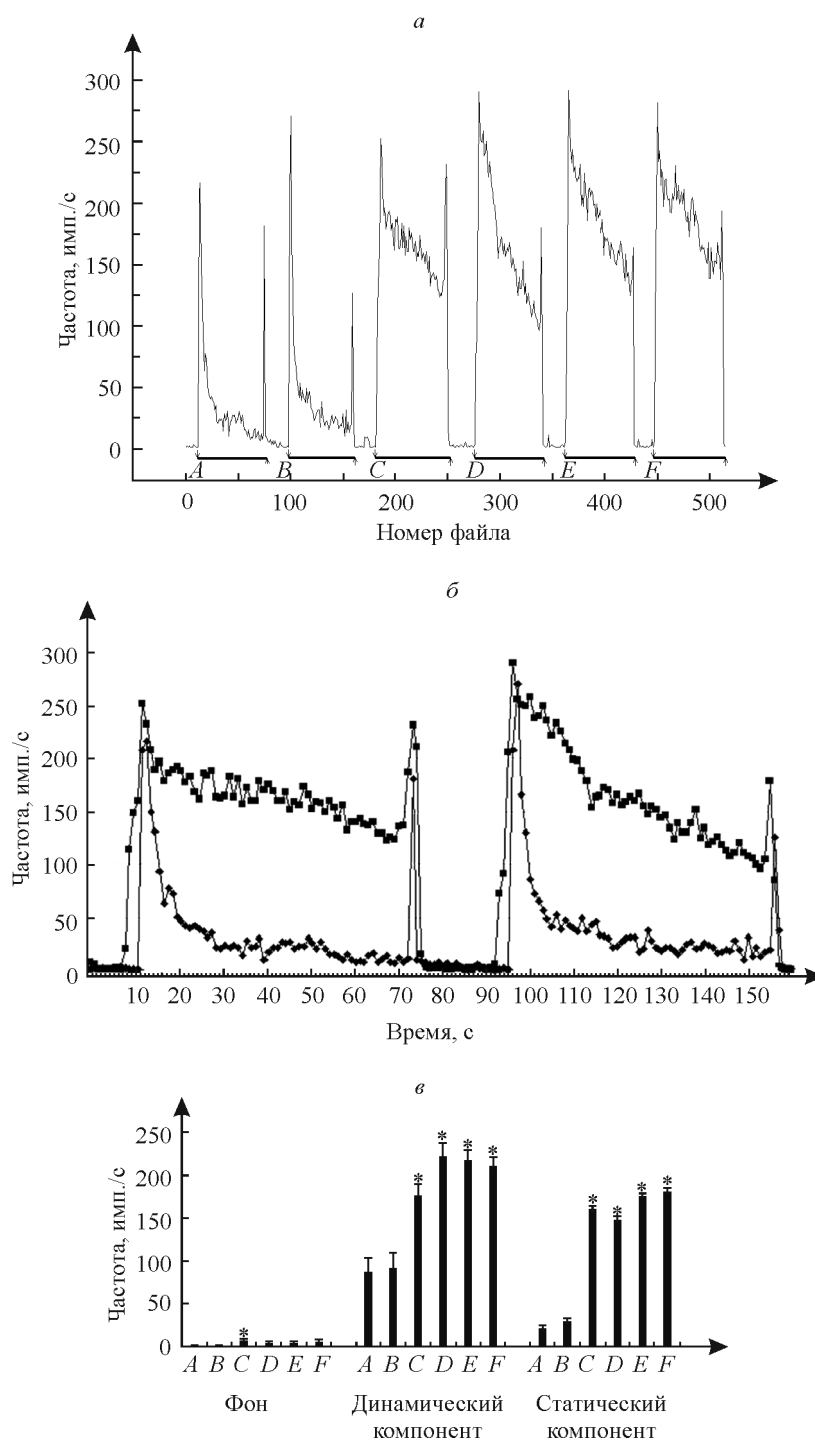


Рис. 1. Изменение афферентной импульсации в скрытом нерве бедра при повторяющихся стимуляциях кожи зажимом. Длительность действия зажима – 1 мин (показано линией на рис. 1, а). Данные одного опыта: А, В – тактильный раздражитель, 0,5 г/см²; С, D, E, F – ноцицептивный раздражитель, 2,5 г/см²; а – график компьютерной обработки; б – график сравнения А- и С-, В- и D-проб: ◆ – тактильные; ■ – ноцицептивные; в – диаграмма изменений средней частоты импульсации; * – $p < 0,05$

Динамический компонент реакции афферентных волокон при ноцицептивном раздражении достоверно увеличивается с каждым следующим воздействием, достигая в последней пробе более 200 % по отношению к первой. Аналогично повышается значение статического компонента (в несколько раз), если сравнивать результаты первого и последнего наложения зажима (см. рис. 1). Это означает, что при ноцицептивном воздействии в ответ включаются еще дополнительно «спящие» рецепторные С-волокна.

Аналогично механическое раздражение ушной раковины сопровождалось активацией механорецепторов, что вызывало усиление импульсации в *n. auricularis*. Вслед за наложением зажима в периферическом конце ушного нерва отмечалось увеличение центростремительной активности (рис. 2, а). После прекращения действия зажима импульсация не возвращалась к фоновому уровню, но несколько его превышала.

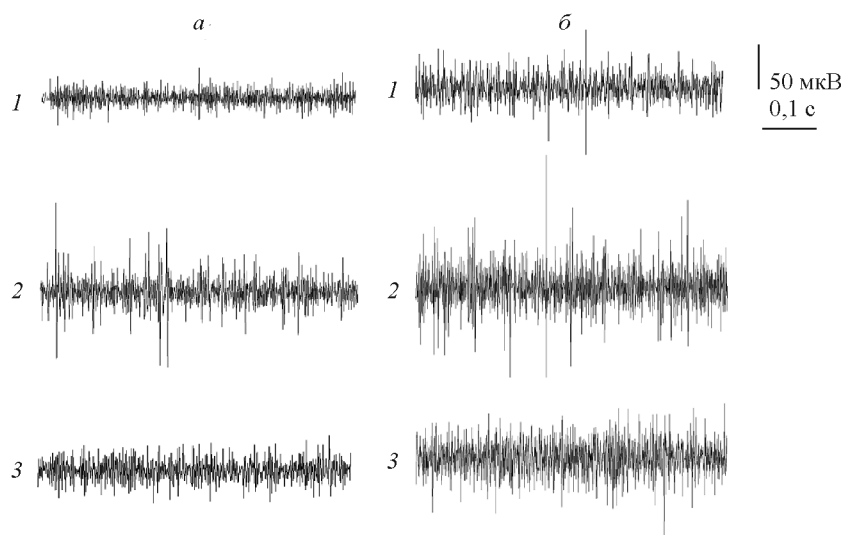


Рис. 2. Изменение афферентной импульсации в ушном нерве при механорецептивном ($2,5 \text{ г/см}^2$) раздражении кожи ушной раковины: а – в контрольной серии; б – после подкожного введения 0,1 мл 0,1 % раствора адреналина; 1, 2, 3 – записи, соответствующие фону, динамической и статической фазам

После компьютерной обработки записей сигналов оказалось, что прирост частоты импульсации при наложении зажима был достоверным. Частота центростремительной сигнализации в динамической фазе увеличивалась в 4,2, в статической – в 2,0 раза (фон $31,4 \pm 4,7$ имп./с, максимумы в динамической фазе – $128,9 \pm 23,8$ имп./с, статической – $63,2 \pm 6,3$ имп./с соответственно, $p < 0,05$). В случае подкожного введения адреналина происходило усиление афферентной импульсации (рис. 2, б). По отношению к контролю частота импульсации выросла в 2,4 раза (максимум импульсации после подкожной инъекции адреналина – $74,8 \pm 25,5$ имп./с, $p < 0,05$). При наложении зажима на фоне действия адреналина получены следующие результаты. Максимумы в динамической и статической фазах составили $183,3 \pm 33,7$ имп./с и $103,8 \pm 24,4$ имп./с ($p < 0,05$) соответственно. После подкожной инъекции адреналина и раздражения механорецепторов частота центростремительной сигнализации в динамической фазе увеличивалась в 5,9 раза по отношению к фоновому значению в контрольной серии.

Подкожное введение адреналина значительно усиливало действие зажима, что выражалось в многократном увеличении частоты афферентной импульсации в нерве при регистрации реакции кожных рецепторов. Полученные результаты не расходятся с данными литературы по активирующему действию адреналина на ноцицепторы [10, 15].

Усиление активности рецепторов кожи зафиксировано в наших опытах с перерезкой симпатических нервов на шее. В экспериментах этой серии препарировали симпатические нервы, до перерезки которых регистрировали изменение афферентной импульсации в ушном нерве до и после наложения зажима (рис. 3).

При раздражении механорецепторов кожи с помощью зажима фиксировали более выраженный по частоте ответ кожных рецепторов, чем до симпатической денервации. Более того, еще до наложения зажима возрастала частота импульсации с первых минут после перерезки симпатических нервов на шее (см. рис. 3).

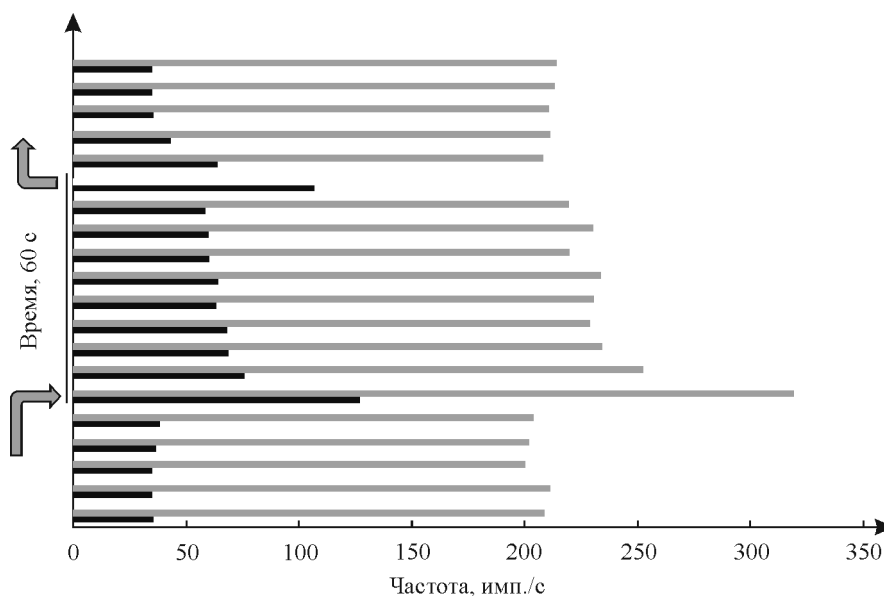


Рис. 3. Изменение центростремительной сигнализации в ушном нерве при механорецептивном ($2,5 \text{ г/см}^2$) раздражении кожи ушной раковины: стрелками указаны моменты наложения и снятия зажима; \square – действие зажима на фоне симпатической денервации; \blacksquare – действие зажима

Статистическая обработка позволила установить, что частота центростремительной импульсации в ушном нерве после перерезки симпатических нервов увеличилась до $82,6 \pm 15,2$ имп./с (фон $31,4 \pm 4,7$ имп./с, $p < 0,05$). В ответ на действие зажима частота импульсации увеличивалась до $290,3 \pm 29,7$ имп./с ($p < 0,01$), что многократно превышает значения, зарегистрированные в контроле.

Таким образом, в опытах получены доказательства существования нервного механизма, направленного на сдерживание центростремительной сигнализации афферентных волокон ушного нерва при ноцицептивном раздражении ушной раковины. Афферентным звеном, как это установлено, могут выступать симпатические нервы, идущие от шейного сплетения. Афферентное звено представлено механорецепторами, локализованными в тканях ушной раковины крысы. Процессы детекции механических стимулов в коже находятся под контролем специальных симпатических рефлексов.

Согласно последним данным [15, 16] болевые рецепторы реагируют на агонисты адреналина во время воспалительных процессов либо после повреждения нервов. Установлено, что внутривенное введение адреномиметиков может активировать болевые нервные волокна в воспаленной ткани [17]. Есть сообщения, согласно которым блокирование альфа-адренергических рецепторов снижает чувствительность C-волокон к механической стимуляции при их сенситизации внутрикожным введением капсаицина [18, 19]. Все эти сведения согласуются с теми наблюдениями, которые приведены в настоящей статье.

Таким образом, полученные данные могут служить аргументом в пользу заключения о том, что механорецепторы кожи, обладающие свойствами ноцицепторов, реагируют на повышение концентрации адреналина в межклеточном пространстве и что рецепторная функция кожи находится под контролем симпатической нервной системы.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Солтанов В. В. Механизмы саморегуляции вегетативных функций. Минск, 1989.
2. Чумак А. Г., Чичкан Д. Н., Улащик В. С. Влияние полихроматического поляризованного света на афферентную импульсацию в кожных ветвях соматических нервов // Антология светотерапии. Киев, 2009. С. 338–341.
3. Чичкан Д. Н., Чумак А. Г., Улащик В. С. Механизмы действия линейно поляризованного света // Здоровоохранение. 2003. № 6. С. 18–21.
4. Кульчицкий В. А. Как победить боль // Наука и инновации. 2011. Т. 1, № 95. С. 24–30.
5. Кульчицкий В. А. Нейрофизиология защитных рефлексов. Минск, 1998.
6. Роль монооксида азота в модулирующем влиянии поляризованного света на афферентную импульсацию в кожных ветвях соматических нервов / А. Г. Чумак [и др.] // Антология светотерапии. Киев, 2009. С. 750–753.
7. Peripheral and central mechanisms of cutaneous hyperalgesia / R. D. Treede [et al.] // Prog. Neurobiol. 1992. Vol. 38. P. 397–421.
8. Peripheral and central contributions to hyperalgesia in irritable bowel syndrome / D. D. Price [et al.] // J. Pain. 2006. Vol. 8, № 8. P. 529–535.
9. Scheff N. N., Yilmaz E., Gold M. S. The properties, distribution and function of $\text{Na}^+ - \text{Ca}^{2+}$ exchanger isoforms in rat cutaneous sensory neurons // J. Physiol. 2014. Vol. 592, № 22. P. 4969–4993.

10. *Кассиль Г. Н.* Наука о боли. Сер. Проблемы науки и технического прогресса. М., 1975.
11. Морфологические характеристики соматического нерва, имплантированного в стенку магистральной артерии / Д. М. Голуб [и др.] // Докл. АН БССР. 1986. Т. 30, № 7. С. 663–667.
12. *Солтанов В. В., Бурко В. Е.* Компьютерные программы обработки электрофизиологических сигналов // Новости мед.-биол. наук. 2005. № 1. С. 90–96.
13. *Бульгин И. А., Солтанов В. В.* Электрофизиологический анализ висцеральных афферентных систем. Минск, 1973.
14. *Ильинский О. Б.* Физиология механорецепторов : руководство по физиологии. Л., 1975.
15. *Smith A. K., O'Hara C. L., Stucky C. L.* Mechanical sensitization of cutaneous sensory fibers in the spared nerve injury mouse model [Electronic resource] // Mol. Pain. 2013. 9: 61. URL: <http://www.molecularpain.com/content/9/1/61> (date of access: 12.02.2015).
16. Cutaneous afferent regulation of motor function / I. Panek [et al.] // Acta Neurobiol. Exp. (Wars). 2014. Vol. 74. P. 158–171.
17. Responses of cutaneous mechanoreceptors within fingerpad to stimulus information for tactile softness sensation of materials / J. Hu [et al.] // Cogn. Neurodyn. 2013. Vol. 7. P. 441–447.
18. *Акоев Г. Н.* Catecholamines, acetylcholine and excitability of mechanoreceptors // Progress in neurobiology. 1981. Vol. 15. P. 269–294.
19. *Nagi S. S., Mahns D. A.* Mechanical allodynia in human glabrous skin mediated by low-threshold cutaneous mechanoreceptors with unmyelinated fibres // Exp. Brain. Res. 2013. Vol. 231. P. 139–151.

Поступила в редакцию 18.03.2015.

Наджат Али Мохамед Эльнаджар – магистрант кафедры физиологии человека и животных биологического факультета БГУ. Научный руководитель – К. М. Люзина.

Ксения Михайловна Люзина – кандидат биологических наук, доцент кафедры физиологии человека и животных биологического факультета БГУ.

Анатолий Георгиевич Чумак – доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой физиологии человека и животных биологического факультета БГУ.