

УДК 577.3

В.М. Сорока, асп., Д.М. Ноздренко, канд. біол. наук,
М.С. Мірошніченко, проф.

ДИНАМІКА СКОРОЧЕННЯ РУХОВОЇ ОДИНИЦІ М'ЯЗА ЩУРА ЗА ДІЇ ЧАСТОТНОЇ МОДУЛЬОВАНОЇ СТИМУЛЯЦІЇ

Проведено пошук оптимального еферентного впливу для створення цільового руху – переміщення між двома рівноважними станами проти дії постійного зовнішнього навантаження. Показано, що спостерігається лінійна залежність характеру скорочення від частоти стимуляції до 60 Гц. При більших частотах стимуляції лінійність зникає. Результати досліджень, динаміки м'язового скорочення при зміні зовнішнього навантаження продемонстрували залежність динамічних і статичних характеристик м'яза від напрямку руху.

In work the search of the optimum efferential influencing is conducted, for creation of motion having a special purpose, namely, moving between two equilibrium states against action of quiescent external load. It is shown, that there is linear dependence of character of abbreviation on frequency of stimulation to 60 Hz. At greater frequencies of stimulation the linear disappears. Results of researches, dynamics of muscular abbreviation, at the change of the external loading showed dependence of dynamic and static descriptions to the muscle from direction of motion.

Вступ. Гістерезисні ефекти скорочення є характерною нелінійною особливістю м'яза. Ця нелінійність виявляється у вигляді гістерезисних петель, тобто м'язові волокна виробляють додаткову м'язову силу (ДМС) без надходження до м'яза еферентної активності. Дослідження зміни довжини м'яза при еферентному впливі важливі для розуміння його механізму роботи. [1–6]

Коркові нейрони не генерували стимуляцію протягом усього скорочення м'яза, уся інформація, про рух знаходилася в динамічній компоненті моторної команди. Отже, нервовий стимул, який надходить до м'яза і викликає скорочення, уже містить інформацію про нелінійні властивості скорочення волокна, у тому числі ДМС.

В електроміограмній (ЕМГ) – активності рухових одиниць виявлено феномен рівноважної фіксації сили (РФС), який складається з короткочасної генерації сили руховим волокном за відсутності еферентної активності. Дослідження нелінійності в м'язових скороченнях показали, що мотонейрони спинного мозку, які є продовженням еферентного ланцюга, не змінюють моторну команду, а тільки передають її на рухову одиницю [3, 7–9]. Адекватного пояснення цих феноменів поки що не має. На наш погляд вони зумовлені молекулярними механізмами скорочення м'язових волокон і не є продуктом взаємодії комплексу рухових одиниць на макрорівні. Для підтвердження цієї гіпотези проведено серію дослідів на м'язовому волокні жаби, у результаті яких виявлено наявність короткочасної (до 2 мс) ДМС на дотетанічній ділянці скорочення при застосуванні модульованого стимулюючого сигналу з наростаючою частотою [7]. Характерно, що поява цієї ДМС виникала за певних параметрів стимулюючого імпульсу, а саме прямокутному стимулюючому сигналі з амплітудою від 5 до 7 В, тривалістю 2 мс з наростаючою частотою (15–75 Гц). Незначна зміна цих параметрів викликає зниження ДМС, а більш значні зміни – до повного зникнення ДМС. Зокрема, залишаючи незмінними всі параметри, крім частоти, ДМС повністю зникає при 75 Гц.

Оскільки наші попередні досліді проводилися на ізольованому м'язовому волокні при стимуляції електричним струмом, з механічним виділенням препарату, подібна експериментальна методика не позбавлена недоліків. Метою цих дослідів було вивчення скорочення рухової одиниці м'яза щура при мінімальному впливі на препарат.

Матеріали та методи. Досліді проводили на щурах лінії Вістер вагою 200–250 г. Тварин оперували під загальним барбітуратовим наркозом (загальна доза

40 мг/кг). Операцію проводили за допомогою стереотаксичного приладу СЕЖ-4, обладнаного маніпуляційними насадками. У ході операції сепарували відповідні м'язи від зовнішніх тканин, сухожилля перерізували. Після ламінектомії отримували вільний доступ до спинного мозку в поперековому відділі хребта. Із спинного мозку виділяли вентральні корінці, які перерізували в місці виходу з мозку. Дистальні частини корінців розділяли на 3–5 окремих пучків. З шкіри тварини утворювали ванночку, яку заповнювали вазеліновим маслом, що запобігало засиханню нервових корінців.

Стимуляцію здійснювали за допомогою АЦП, який формував стимулюючу команду та подавав її на сконструйований нами стимулятор, що дозволяв реалізовувати сигнал із заданою частотою, тривалістю й амплітудою. З відсепарованого м'яза кінцівки, виділяли окрему рухову одиницю й разом з фасцією поміщали в омиваючий розчин Кребса. Кріплення м'яза до датчика сили та двигуна здійснювалося через остаточне сухожилля.

Лінійний електродвигун, з кроком 8 мкм, що контролювався через посилювач АЦП, завдяки тросикам і шківам був сполучений з тензOMETРИЧНИМ датчиком сили, чутливість якого становила 1 г на 10 В. На одному з тросиків кріпилася шторка, яка разом з ФЕУ виконувала функцію датчика довжини, з кроком 1 мм на 10 В. За допомогою сервосистеми обидва датчика працювали у синхронному режимі. Сервосистема, пристрою дозволяла встановлювати потрібний рівень зворотного зв'язку і тривалості затримки. Устаткування сервосистеми дозволяло змінювати довжину волокна по заданій траєкторії в часовій точці досягнення сили, відповідного рівня, заданого в процесі експерименту. Усі наведені в даній роботі криві усереднені за 10–15 дослідями.

Результати та обговорення. На рис. 1 наведено зміну динамічних параметрів рухової одиниці м'яза щура при застосуванні модульованого стимулюючого сигналу. Метод модульованої стимуляції показує, що для досягнення об'єднаних скорочень рухових одиниць м'яза в досить низькому інтервалі стимуляції, прикладеної до окремого нервового волокна, на початку кожного досліді, стимуляція має відбуватись в ізометричних умовах (контроль довжини, як позначено на рис. 1). Після досягнення стаціонарного рівня розтягнення, двигун перемикали на контроль сили (вертикальні лінії на рисунку). Після завершення необхідних змін у модульованій стимуляції, двигун перемикали на контроль довжини й стимуляцію припиняли. Час релаксації між дослідями становив 2 хв.

Особливість скорочення м'яза за дії модульованої стимуляції полягала в асиметрії укорочення залежно від частоти стимуляції. Так, при частоті 50 Гц м'яз у-

рочувався на 55,2 % і досягав максимального значення (100 %) при частоті 75 Гц.

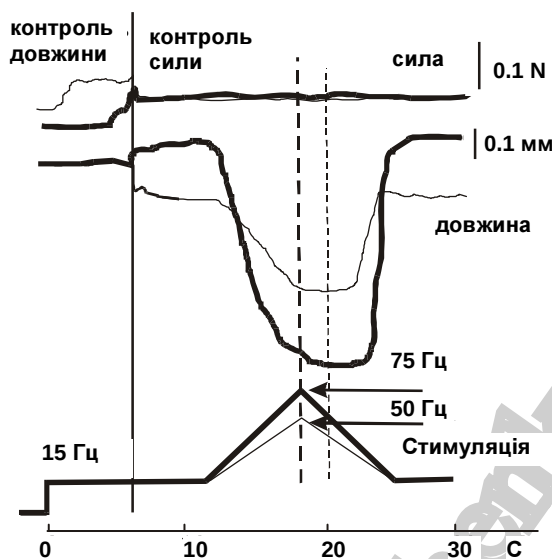


Рис. 1. Зміна довжини м'яза під дією модульованої частоти стимуляції

Слід зазначити особливість зміни параметрів скорочення м'яза за дії частотної модульованої стимуляції, яка пов'язана з асиметрією укорочування по співвідношенню: стимуляція – довжина. Протягом значної частини спадаючої фази стимуляції зміна довжини м'яза не спостерігалась, тривалість стимуляції яка супроводжувалась відсутністю ізотонічного руху була близько 50–60 % щодо повного діапазону тривалості спадаючого стимулюючого сигналу, і в деяких випадках досягала 75 %.

На початку повільного лінійного збільшення частоти стимуляції м'яз спочатку скорочувався досить швидко, (початок руху міг бути ідентифікований через 300–400 мс, для частоти 50 Гц, і 350–450 мс, для частоти 75 Гц). В основному лінійний рух скорочення спостерігався протягом збільшення стимуляції до 40–60 Гц, тоді як наступний приріст частоти міг викликати деяке уповільнення швидкості укорочування.

Гістерезисні ефекти скорочення м'яза враховує ЦНС, у даному випадку вона вносить динамічні зміни в еферентні команди, спрямовані до м'яза, який здійснює скорочення з довільною малою швидкістю. Отже, залежно від напрямку руху, центральні команди до м'язів мають бути змінені. Це може створювати проблеми у використанні спрощеної моделі переміщення. Збудження еферентів з повільним лінійним збільшенням частоти розряду викликало укорочування м'яза з поступовим зменшенням швидкості. Згадана нелінійність може бути переборена за допомогою лінійного збільшення розрядів еферентного компонента з інтервалом в 1 Гц. Таким чином, піддатливість еферентного розряду з двома діапазонами могла бути причиною для прогресивного приросту еферентного впливу у випадку великої амплітуди руху.

Подібні експериментальні результати були отримані й іншими авторами [3, 8, 9]. Особливістю цього методу полягає в мінімізації препарату (досліджували рухові одиниці, а не комплекс м'язів агоністів – антагоністів), відведення одночасно довжини й сили м'яза, застосування системи зворотного зв'язку у вигляді сервосистеми, що дозволяє компенсувати еластичну компоненту

у процесі скорочення і можливість незалежно змінювати довжину препарату за заданою амплітудно-часовою траєкторією, яка задається з комп'ютера, з кроком 8 мкм.

Ймовірно, що застосований методичний підхід, використання модульованої частотної стимуляції не дозволяє моделювати точно еферентні сигнали. Використання стимуляції з різною максимальною частотою стимуляції та перехід до зменшення частоти стимулюючого сигналу не зупиняв укорочування м'яза відразу. Незважаючи на ці розходження подальша поведінка м'яза була подібною в обох випадках. Асиметрія в зменшенні довжини при подразненні м'яза в зазначених межах змін стимуляції спостерігалась у всіх експериментах для дуже широкого діапазону навантаження м'яза та максимальних значень частот подразнення. Результати наших досліджень динаміки м'язового скорочення при сервоконтрольованих змінах зовнішнього навантаження продемонстрували залежність динамічних і статичних характеристик активного м'яза від напрямку руху.

1. Серенко С.Г., Черкаський В.Л., Страфун С.С. // Нейрофізіологія. – 1998. – Т. 30. – С. 212–235.
2. Тальнов А.Н., Костюков А.И. // Нейрофізіологія. – 1994. – Т. 26. – С. 83–90.
3. Тальнов А.Н., Ноздренко Д.Н. // Нейрофізіологія. – 1998. – Т. 28. – С. 321–345.
4. Фельдман А.Г. Центральные и рефлекторные механизмы управления движениями. – М., 1979.
5. Edman K.A., Tsuchia T. // J. Physiol. Lond. – 1996. – Vol. 490. – P. 191–205.
6. Feldman A.G., Levin M.F. // Behav. Brain Sci. – 1995. – Vol. 18. – P. 723–806.
7. Запоіло І.А., Ноздренко Д.М., Сорока В.М., Мірошніченко М.С. // Вісн. Київ. ун-ту. Біологія. – 2002. – № 36–37. – С. 106–108.
8. Костюков А.И. // Нейрофізіологія. – 1985. – Т. 17, № 3. – С. 334–443.
9. Kostyukov A.I. // Neuroscience – 1998. – Vol. 83, № 1. – P. 303–20.

Надійшла до редколегії 10.09.04.