

стик, починаючи з 12-ї хвилини досліду. Слід зазначити, що амплітуда сили скорочення зростала швидше порівняно зі зміною довжини м'язового волокна. На 16-й хвилині експерименту відбувалося повне відновлення показників сили й довжини м'язового волокна до їхнього вихідного рівня. Процес повного відновлення параметрів скорочення скелетного волокна при відмиванні розчину кверцетину в концентрації 10^{-4} моль/л відбувався також дуже повільно. Повне відновлення параметрів скорочення відбувалось тільки після 15-ї хвилини досліду, з проясом численних флуктуацій рівнів динамічних параметрів скорочення великої амплітуди та тривалості.

У результаті проведених експериментів було встановлено, що відмивання розчину кверцетину викликає повне відновлення параметрів скорочення м'язових волокон. Поновлення параметрів м'язового скорочення відбувається асиметрично. Отримані експериментальні результати можна пояснити в рамках попередніх досліджень на молекулярному рівні, що стосувалися впливу флавоноїдів на АТФазу активності міозину й актоміозину. У більшості проведених експериментів [9] невеликі концентрації флавоноїдів ($10\text{--}20$ мкмоль/л) кверцетину та рутину активували АТФазу актоміозину. Подальше збільшення концентрації флавоноїдів викликало поступове інгібування АТФази актоміозину. При концентрації кверцетину 150 мкмоль/л АТФазна активність актоміозину зменшувалась в $1,8$ раза, а міозину – в $1,33$ раза. У разі додавання до розчину актоміозину АТФ і дво валентних іонів (за фізіологічної іонної сили) відбувалась суперпреципітація актоміозину, яка є спрощеною моделлю м'язового скорочення. Кверцетин викликав значний інгібуючий ефект суперпреципітації актоміозину в інтервалі концентрацій від 10 до 50 мкмоль/л. При 50 мкмоль/л

кверцетину ступінь преципітації актоміозину зменшувалась більше ніж у чотири рази [9]. Показано, що навіть додавання невеликих концентрацій флавоноїдів (менше 10 мкмоль/л) викликає пригнічення скорочення міофібрил, за концентрації 50 мкмоль/л кверцетин майже повністю інгібував скорочення міофібрил.

Проведені експерименти показали, що для повного відновлення параметрів м'язового скорочення після дії розчину кверцетину необхідно пропорційно збільшувати тривалість відмивання препарату в міру підвищення використаних концентрацій кверцетину. Показано, що поява флуктуаційних спалахів у процесі відновлення параметрів скорочення не відбувається за низьких концентрацій кверцетину, а з'являється при відмиванні розчинів кверцетину в концентраціях від $5 \cdot 10^{-5}$ до 10^{-4} моль/л. На нашу думку, механізм впливу кверцетину на механіку м'язового скорочення слід у першу чергу пов'язувати з впливом даної речовини на роботу АТФазних систем скелетних волокон.

1. Apisariyakul A., Chaichana N., Takemura H. – 1999. – Vol. 1, № 105 (1–2). – P. 129–138.
2. McKenna E., Smith J.S., Coll K.E. et al. // The American soc. for biochem. and molec. biol. – 1996. – Vol. 271, № 40. – P. 24517–24525.
3. Umarova F.T., Khushbactova Z.A., Batirov E.H. // Membr. cell. biol. – 1998. – Vol. 1, № 12 (1). – P. 27–40.
4. Middleton E., Kandaswami J.C., Theoharides T.S. // Pharmacol. Rev. – 2000. – Vol. 52, № 4. – P. 673–751.
5. Shoshan V., MacLennan D.H. // J. of biol. chem. – 1981. – Vol. 256, № 2 (25). – P. 887–892.
6. Kurebayashi N., Ogawa Y. // J. Muscle res. cell. motil. – 1986. – Vol. 1, № 7 (2). – P. 142–150.
7. Watras J., Glezen S., Seifert C. et al. // Life Sci. – 1983. – Vol. 17, № 32 (3). – P. 213–219.
8. Kurebayashi N., Ogawa Y. // J. Muscle res. cell. motil. – 1985. – Vol. 1, № 6 (2). – P. 189–195.
9. Zyma V.L., Miroshnichenko N.S., En Gin E. // Gen. physiol. biophys. – 1988. – № 7. – P. 165–175.

Надійшла до редколегії 10.09.04.

УДК: 577.3

Д.М. Ноздренко, канд. біол. наук, К.І. Богуцька, канд. біол. наук

ТЕМПЕРАТУРНО-ЗАЛЕЖНІ ЗМІНИ НЕЛІНІЙНОЇ ДИНАМІКИ М'ЯЗОВОГО СКОРОЧЕННЯ СКЕЛЕТНОГО ВОЛОКНА ЖАБИ

Досліджено процес приросту сили скорочення поодиноких волокон скелетного м'яза жаби в ізометричному режимі під впливом двокомпонентної модульованої стимуляції. Показано наявність нелінійного характеру проходження скоротливих процесів. Продемонстровано асиметрію часового плину в установленні рівноважного стаціонарного стану залежно від температури омиваючого розчину. Результати даної роботи дають можливість феноменологічно описати деякі властивості м'язової динаміки й можуть бути корисними надалі при створенні моделей м'язового скорочення.

We investigated the process of a force contractility gain of frog ordinary skeletal muscle fibers in isometric regime under effect of two-component modulating stimulation. Nonlinearity of the contractile processes was shown. We demonstrated the asymmetry of passing in time of equilibrium state establishing in dependence on circumambient solution temperature. Obtained data let us to describe some properties of muscle dynamics phenomenologically and can be used in formation of muscle contraction model in future.

Вступ. Різноманіття проявів і форм нелінійних ефектів м'язового скорочення ускладнюють їхнє всебічне дослідження [1–6]. Систематизація й облік гістерезисних ефектів, дозволяє висловити серйозні сумніви в універсальності теорії ковзання і стимулює пошук альтернативних рішень, що дозволяють сформулювати всебічне пояснення існуючих на сьогоднішній день експериментальних даних. Метою цієї роботи є дослідження нелінійних динамічних параметрів скорочення скелетного м'язового волокна при зміні температури омиваючого розчину.

Матеріали та методи. Досліди проводили на поодиноких волокнах *m. tibialis Rana temporaria*. З використанням сервосистеми, яка здійснювала дискретний контроль сили та довжини м'яза в будь-який момент скорочення препарату. Поодинокі волокна скелетного м'яза виділяли механічним шляхом. Нативні волокна розмі-

щували в дослідницькій камері з проточним фізіологічним розчином, температура якого контролювалась охолоджуючим пристроєм. Фіксація препарату здійснювалась з допомогою алюмінієвих затискачів та хірургічного клею. При проведенні експериментів застосовували модульований стимуляційний сигнал тривалістю імпульсу 2 мс, з частотою від 0 до 30 Гц, загальною тривалістю 4 с. Період релаксації м'язового волокна після кожної стимуляції становив 3 хв. Детальніше цю методику описано в роботі [4]. Кожна із зображених на рисунках кривих є результатом усереднення серії з 10 аналогічних експериментів.

Результати досліджень та їх обговорення. На рис. 1 показано, що незалежно від температури навколишнього розчину і напрямку скорочень, викликаних модульованою електростимуляцією, жорсткість м'язового

волокна зменшувалася порівняно з попереднім значенням у разі збігу напрямків поточного й наступного руху і збільшувалася при зміні напрямків поточного руху порівняно з попереднім. Важливим вважається той факт, що час досягнення силою свого максимального значення (ділянка Δt_3) не збігалася з часом досягнення стимулюючим сигналом максимальної частоти (ділянка Δt_1).

Часове запізнювання $\Delta t_3 - \Delta t_1$ лінійно зменшувалось з підвищенням температури омиваючого розчину. Зниження температури цього розчину викликало зміни в динаміці генерації сили тільки на дотетанічній ділянці скорочення, що виявлялось у збільшенні часу досягнення максимальної сили незалежно від характеру й частотних характеристик еферентного стимулюючого сигналу.

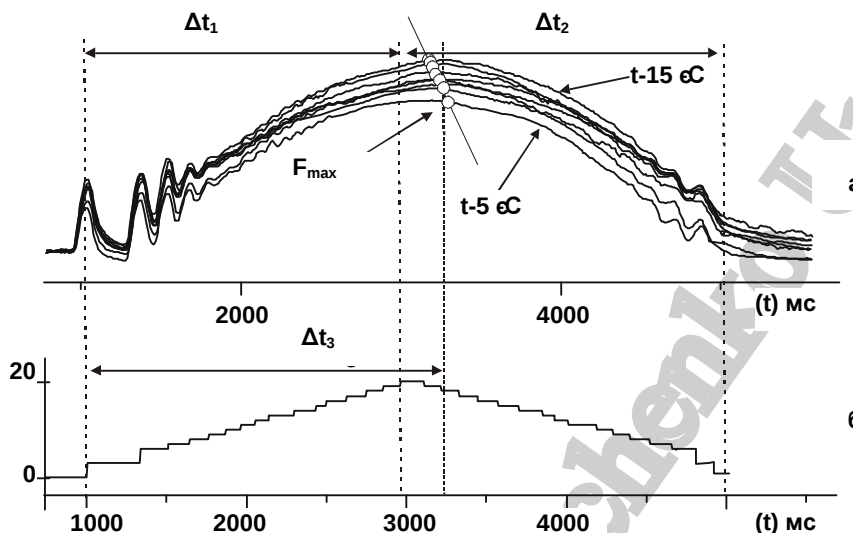


Рис. 1. Криві генерації сили при застосуванні модульованого стимулюючого сигналу максимальною частотою 20 Гц і змінюваній температурі омиваючого розчину від 5 $^{\circ}\text{C}$ до 15 $^{\circ}\text{C}$: а) – криві зміни силової відповіді м'язового волокна. б) – часова й геометрична форма прикладеної електричної стимуляції. Δt_1 – час досягнення максимальної частоти стимулюючих імпульсів при наростаючому характері стимуляційного сигналу; Δt_2 – час зменшення частоти стимуляції від максимального значення до 0 Гц; Δt_3 – усереднений час досягнення силою максимального значення. Вертикальними лініями показано межі наростаючих і спадаючих фаз частоти стимуляційного сигналу. На кривій генерації сили крапками позначено моменти досягнення максимального значення силової відповіді для кожної із застосовуваних температур омиваючого розчину. Залежність часу досягнення максимальних значень сили від температури показано прямою, яка з'єднує крапки максимумів генерації сили кожної з кривих

У даному випадку фактично спостерігалась виражена асиметрія часового плину у встановленні рівноважного стаціонарного стану залежно від температури омиваючого розчину. Усе викладене може бути свідченням зв'язку динамічних властивостей м'яза з напрямком руху скорочення волокна та його температурою, а не тільки зі зміною частоти еферентної стимуляції. Ймовірно також, що при зміні температури в процесі скорочення волокна може виникати асиметрія інтенсивності виходу із саркоплазматичного ретикулума іонів кальцію, які, як відомо, відіграють важливу роль у регуляції процесів скорочення. Не виключено, що виявлена асиметрія плину дотетанічних ділянок скорочення – це результат резонансного структурного переходу в молекулах титину під впливом специфічної електростимуляції чи температурних змін. Наявність температурно-

залежних невизначеностей у функціонуванні елементів рухової системи робить актуальним пошук механізмів спрямованих на їх компенсацію.

1. Костюков А.И. // Нейрофизиология. – 1985. – Т. 17, № 3. – С. 334–443.
2. Серенко С.Г., Черкаський В.Л., Страфун С.С. // Нейрофизиология. – 1998. – Т. 30. – С. 212–235.
3. Тальнов А.Н., Костюков А.И. // Нейрофизиология. – 1994. – Т. 26. – С. 83–90.
4. Мірошніченко М.С., Залоїло І.А., Ноздренко Д.М., Прилуцький Ю.І. // Фізика живого. – 2001. – Т. 9, № 2. – С. 71–78.
5. Nozdrenko D.M., Miroshnichenko M.S. Hysteresis effects of isolated muscle fiber contraction with modulated stimulation at isometric condition: Proc. of the International symposium biological motility, Pushchino, Russia, 2004. – Pushchino, 2004. – С. 262–264.
6. Soroca V.M., Nozdrenko D.M. Dynamic of rat muscles motor unit contraction under the action of modulated stimulation: Proc. of the International symposium biological motility, Pushchino, Russia, 2004. – Pushchino, 2004. – P. 273–275.

Надійшла до редколегії 12.09.04