

УДК.577.3

Д. Ноздренко, канд. біол. наук,
І. Бардадим, студ.,
Д. Заводовський, студ.

ЗАЛЕЖНІСТЬ ВСТАНОВЛЕННЯ РІВНОВАЖНОГО СТАЦІОНАРНОГО СТАНУ СКОРОЧЕННЯ КАМБАЛОПОДІБНОГО М'ЯЗУ ЩУРА ВІД ЗМІНИ ЧАСТИТИ МОДУЛЬОВАНОЇ ЕЛЕКТРОСТИМУЛЯЦІЇ

В роботі досліджені параметри скорочення камбалоподібного м'язу щура викликаного модулюючим стимуляційним сигналом. Отримані результати показують що гістерезис м'язового скорочення є важливою нелінійною властивістю активного м'язу. Він модернізує та змінює макропараметри скорочення залежно від зміни зовнішніх умов.

In this article, parameters of rat salens muscle contraction induced with modulating stimulative signal were investigated. Obtained data demonstrate the muscle contraction hysteresis as important nonlinear property of active muscle. It is pointed out that hysteresis determines macroparameters of muscle contraction according to environment.

Вступ. Відомо, що природний стимулюючий сигнал, знаходячись у досить вузьких межах частотних, амплітудних та часових характеристик в нормі, широко варіює при відхиленні м'язу від фізіологічного стану [1–3]. Очевидно, що зміна характеристик стимулюючого сигналу може вагомо впливати на загальний процес скорочення. Дане питання є на сьогодні малодослідженим. Скорочення скелетного м'язу є складним, багатоступеневим процесом. Незважаючи на широкий спектр досліджень м'язової активності, механізм скорочення остаточно не встановлено. Існуючі концепції часто носять суто гіпотетичний характер і наразі, не можуть повною мірою пояснити експериментальні результати. Одним з таких феноменів є нелінійність скоротливих процесів, що протирічить широко розповсюдженій гіпотезі ковзання, згідно якої процес скорочення повинен здійснюватися лінійно. Гістерезис м'язового скорочення в деякій мірі враховується та компенсується на рівні ЦНС [4–6], при функціонуванні найпростіших спінальних рефлексів центральні нервові команди збільшують швидкість руху. В той же час питання про відношення нелінійних властивостей м'язу та еферентних сигналів і закономірності перетворення еферентної активності центральних нейронів в динамічний компонент м'язового скорочення залишається відкритим.

Методика. Експерименти, виконували на дорослих щурах масою від 0,2 до 0,3 кг. Стандартна підготовка полягала в препаруванні й канюлюванні (для введення фармпрепаратів і для виміру тиску), трахеотомії та ламінектомії на рівні поперекового відділу спинного мозку. У досліджах, для підготовки до модульованої стимуляції еферентів у сегментах L7-S, перерізували вентральні корінці безпосередньо в місцях їхнього виходу зі спинного мозку. Стимуляцію здійснювали електричними імпульсами прямокутної форми тривалістю 2 мс, сформованими за допомогою генератора імпульсів, керованим АЦП. У ході експерименту препарували камбаловидний м'яз. М'яз ретельно звільняли від оточуючих тканин, його васкуляризація при цьому не порушувалася. Сухожилля м'яза перерізували та приєднували до механостимулятора. Зміну сили виміряли за допомогою чотирьох тензорезисторів, наклеєних із двох сторін на сталеву пластину й включених у мостову вимірювальну схему. Вимірювання довжини м'яза здійснювали прецизійним потенціометричним датчиком [7].

Результати та обговорення. Реакція м'язу на ступінчасту зміну довжини складалась з вираженої динамічної компоненти та наступного переходу до нового рівня сили. Слід відмітити, що постійні часу спаду динамічного компоненти були більші в випадках вкорочення м'язу, що відповідає асиметрії часового плину перехідних процесів: зовнішнє навантаження – довжина м'язу.

Як видно з рисунку 1, гістерезисні ефекти характеризуються вираженою післядією при повільних змінах довжини та тривалому утриманні досягнутого рівноважного стану, час переходу зусилля до нового рівня після закінчення руху досягав 6–7 секунд та більше, а сам цей рівень був більшим при подовженні м'язу або меншим при вкороченні.

На рисунку 2 показана залежність часової затримки початку руху при використанні ступінчатої модульованої стимуляції з різним рівнем постійного модульованого стимуляційного сигналу та з різним рівнем постійного навантаження. Як видно з рисунку 2 встановлені значення сили при змінах довжини майже у всіх випадках відрізнялись від максимальних значень сили. Ця різниця була чітко виражена в фазах подовження, при цьому м'яз розвивав більше зусилля під час повільної зміни довжини, гістерезисні ефекти які виникали в м'язі під час змін довжини приводили до випередження зусилля.

Таким чином, показана гістерезисна зміна сили м'язу яка складалась в її збільшенні при попередньому подовженні та зменшенні при скороченні приводила до розбіжностей в встановленні рівноважної довжини м'язу залежно від передісторії її руху. При однакових значеннях частоти еферентної стимуляції та зовнішнього навантаження в залежності від напрямку руху встановлюються значення довжини м'язу що закономірно відрізняються: більша довжина при вкороченні та менша довжина при подовженні. Одже, гістерезисні ефекти м'язового скорочення можуть приводити до розбіжностей в встановленні рівноважних значень стаціонарних станів активного м'язу та сили взаємодії м'язів антагоністів.

Слід відмітити, що за даних умов стимуляційного сигналу тривалість утримання рівноважного стаціонарного стану відповідала саме ділянкам на фазах лінійного спаду стимуляції, а утримання стаціонарної ділянки скорочення значно перевищувало по часу генерацію максимальної частоти подразника. В той же час у випадках використання максимальних частот стимуляції (і, відповідно, максимальних швидкостей приросту подразнення) дотетанічна ділянка м'язової відповіді співвідносилася з утриманням максимальної частоти стимуляції протягом декількох секунд. Однак, слід зазначити майже повну відсутність кореляційної залежності часової затримки початку скорочення камбалоподібного м'язу з величиною прикладеного зовнішнього навантаження. Виходячи з цього можна вважати, що за даних умов, запізнення виходу скорочення на стаціонарний рівень компенсується більш тривалим утриманням цього рівня на фазах лінійного зменшення стимуляційного сигналу. Це в свою чергу веде до залежності швидкості вкорочення не тільки від максимальної частоти і швидкості приросту на дотетанічних ділянках, а і швидкості зменшення подразнюючого стимулу до фоновому рівня імпульсації.

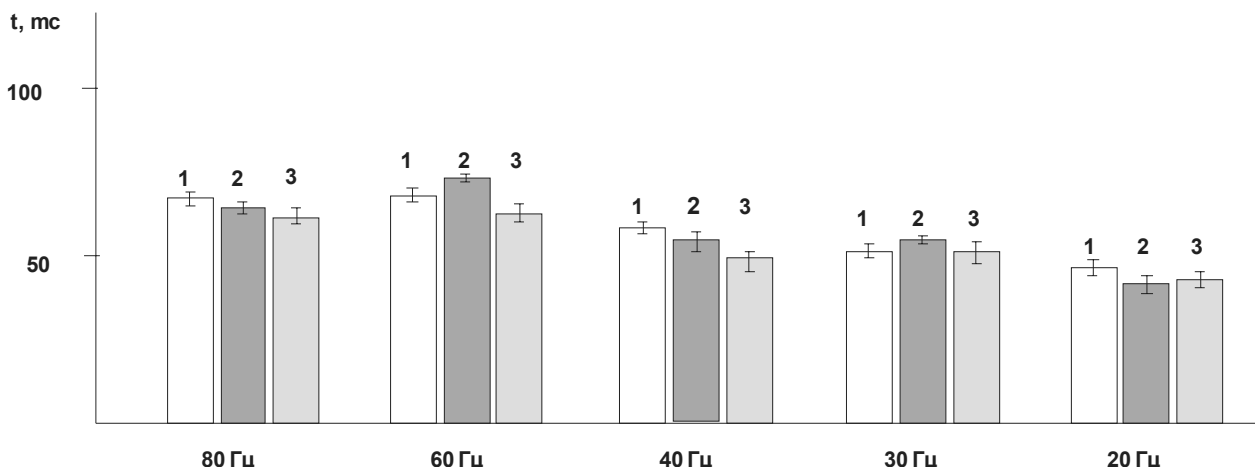


Рис. 1 Залежність часової затримки початку скорочення камбалоподібного м'язу при використанні модулюючого стимуляційного сигналу з лінійним збільшенням частоти від рівня прикладеного зовнішнього навантаження (трикутна стимуляція).
1, 2, 3 – рівні зовнішнього навантаження 0,4, 0,3 та 0,2 Н/м відповідно.

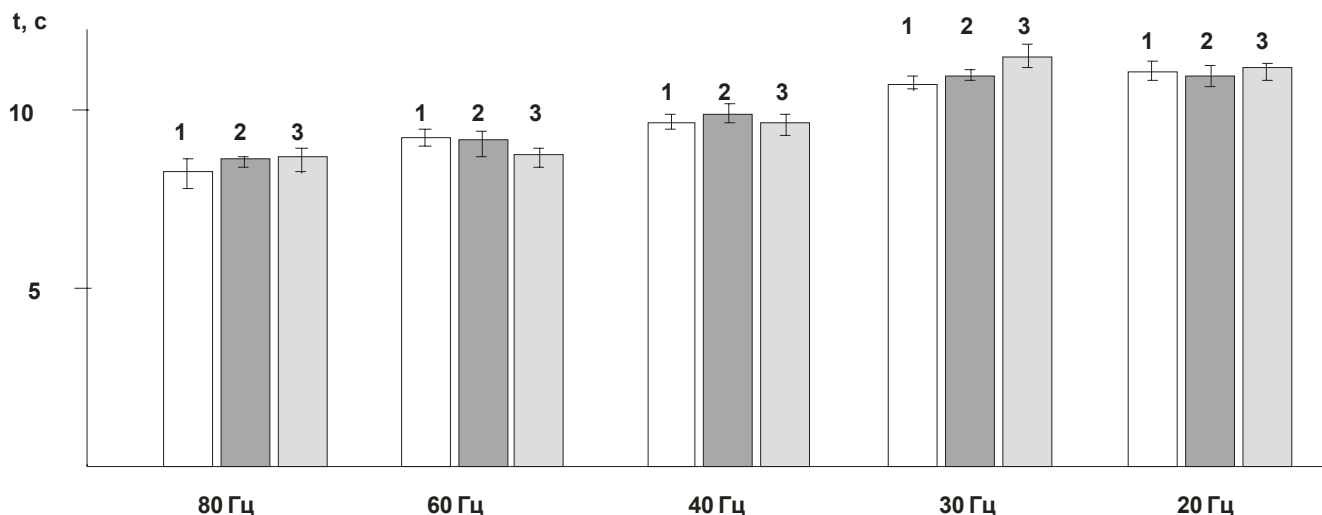


Рис. 2. Діаграма часової залежності встановлення рівноважного стаціонарного стану скорочення камбалоподібного м'язу щура.
1, 2, 3 – рівні зовнішнього навантаження 0,4, 0,3 та 0,2 Н/м відповідно.

Наведені данні показують, що при аналізі рухових реакцій м'язу необхідно враховувати динамічні властивості перетворення сегментарної та низхідної активності на рівні спинного мозку, в тому числі й окремими мотонейронами. Результати експериментів свідчать про існування певної "вимикаючої" структури, яка припиняє процес скорочення незалежно від параметрів прикладеної зовнішньої стимуляції. На сьогодні подібного утворення не виявлено на жодному з досліджених рівнів (група м'язів, поодинокі м'яз, нейрони), що свідчить про її молекулярний характер.

Отже, проведене дослідження показує наявність нелінійного гістерезисного зв'язку між основними макропараметрами, що контролюють стан активного м'язу: рівень еферентної стимуляції, зовнішнє навантаження, сила – довжина. Це призводить до розбіжностей між встановленням рівноважного стаціонарного стану скорочення і частотою імпульсації еферентів. Частотно модульована активність мотонейронних пулів, котра і є первісним компонентом активації процесу скорочення м'язу, корегує процес скорочення залежно від попереднього

стану м'язу, так і від зміни зовнішніх умов в процесі скорочення – передісторії руху. Таким чином, продемонстровані лабільні властивості гістерезисних ефектів скорочення здатні перетворювати лінійні або циклічні еферентні сигнали в нелінійну м'язову відповідь і трансформувати її в невідповідні до еферентного сигналу скорочення.

1. Мірошніченко М.С., Залоїло І.А., Ноздренко Д.М., Прилуцький Ю.І. // Динаміка скорочення ізолюваного м'язового волокна" // Фізика живого – 2001. – 9, №2. – с. 71–78. 2. Kostyukov A.I., Korchak O.E. Length changes of soleus muscle under frequency-modulated distributed stimulation of efferents in isotony // Neuroscience. – 1998. – V.82. – P. 943–955. 3. Edgley SA, Lemor RN. Experiments using transcranial magnetic brain stimulation in man could reveal important new mechanisms in motor control // J Physiol. 1999 Dec 15;521 Pt 3:565. 4. Костюков А.И. // Динамические свойства двигательной системы млекопитающих. – К.: ФАДА, ЛТД, 2007 – 199 с. 5. Tal'nov A.M., Cherkassky V.L., Kostyukov A.I. Movement-related and steady state electromyographic activity of human elbow flexors in slow transition movements between two equilibrium states // Neuroscience – 1997. – V. 79, №3. – P. 923–933. 6. Edman K.A.P. Myofibrillar fatigue versus failure of activation // Adv. Exp. Med. Biol. – 1995. – V. 384. – P. 29–43. 7. Мірошніченко Н.С., Ноздренко Д.Н., Залоїло І.А. // Динаміка скорочення ізолюваного м'язового волокна жаби при високочастотній модульованій стимуляції. – Фізика живого. – 2002. – 10, №1. – С. 41–48.

Надійшла до редколегії 15.03.08