

УДК 577.3

БІОФІЗИКА СКЛАДНИХ СИСТЕМ

НЕЛІНІЙНА ЗМІНА ДОВЖИНИ КАМБАЛОВИДНОГО М'ЯЗУ ЩУРА ЗА СТИМУЛЯЦІЇ ЕФЕРЕНТІВ

Д.М. Ноздренко, Ю.І. Прилуцький

Київський національний університет імені Тараса Шевченка, вул. Володимирська, 64, 01033 Київ

Надійшла до редакції 25 вересня 2006 р.

Приведені результати експериментального дослідження процесу скорочення камбаловидного м'язу щура при змінах частоти еферентної стимуляції та зовнішнього навантаження. Виявлена нелінійність протікання різних фаз скорочення вказує на асиметрію роботи скорочувального апарату внаслідок наявності передісторії руху.

КЛЮЧОВІ СЛОВА: ізометричне та ізотонічне скорочення м'язу, нелінійність, модульована стимуляція

На сучасному етапі наукових досліджень досить інтенсивно розвиваються напрямки, які пов'язані зі з'ясуванням механізмів центральної регуляції довільних рухових актів [1-4]. Незважаючи на це, залишається відкритим питання про зв'язок між динамікою м'язового скорочення і особливостями формування еферентної активності та її подальшого перетворення на рівні м'язових волокон. Відсутність цих відомостей істотно ускладнює розуміння фізіологічних процесів, які лежать в основі керування рухом.

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ

Експерименти проводилися на дорослих щурах лінії Вістер масою від 0,2 до 0,3 кг. Під час підготовки до експерименту анестезію здійснювали внутрішньочеревинним введенням нембутала (40 мг/кг). Стандартна підготовка також включала препарування й канюлірування (для введення фармпрепаратів), трахсотомію та ламінектомію на рівні поперекового відділу спинного мозку. Під час підготовки до використання модульованої стимуляції еферентів у сегментах L7-S робили розріз вентральних корінців безпосередньо в місцях їхнього виходу зі спинного мозку. Зміну сили скорочення камбаловидного м'язу вимірювали за допомогою тензорезисторів. Вимірювання довжини м'язу здійснювали прецизійним потенціометричним датчиком.

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ

Представлені на рис. 1 результати свідчать про суттєву різницю як форми, так і швидкості траєкторії руху зі зміною частоти еферентної стимуляції саме на фазах синусоїдального відрізка стимуляції (ділянка Δ_2 стим.). У той же час зміна частотних характеристик лінійного відрізка стимуляції суттєво не змінювала динамічних параметрів скорочення. Слід зауважити, що більш повільною була зміна довжини м'язу при співвідношенні кривих з протилежно направленими змінами зовнішнього навантаження. Як видно з рис. 1, при ступінчатій перебудові частоти стимуляції еферентів довжина м'язу за умов ізотонічного навантаження починала змінюватися на протязі декількох десятків мілісекунд, а траєкторія усього руху могла бути апроксимована експонентою. Нелінійність м'язової динаміки при швидких змінах частоти стимуляції у цьому випадку проявлялася у різниці часу перехідних процесів вкорочення та видовження. У першому випадку ці значення були значно вищими. При переході до трапецевидної форми зміни частоти подразнення еферентів (ділянка Δ_1 стим.) та використанні різнонаправлених сигналів модульованої стимуляції з великою тривалістю фази лінійної зміни частоти була виявлена асиметрія реакції вкорочення та видовження на відрізках експоненціального руху до рівноважного стану вже після закінчення цієї фази скорочення (ділянка Δ довж.). На самому початку фази лінійної зміни стимуляційного сигналу чітко спостерігалось запізнення м'язової реакції та її більш тривалий (у порівнянні з тим, як це мало відбуватись у лінійній динамічній системі) розвиток.

На нашу думку, при аналізі частотно-модульованих змін довжини м'язу потрібно розглядати статичну характеристику "частота-довжина", яка реєструється за умов дуже повільного (на протязі декількох секунд) видовження (зменшення частоти стимуляції) та вкорочення м'язу (збільшення частоти стимуляції).

Прояв нелінійних ефектів на різних довжинах фізіологічного діапазону скорочення м'язу був неоднаковим - з укороченням довжини м'язу зменшувалась і відстань між статичними характеристиками ("частота-довжина") вкорочення та видовження, що у подальшому проявлялось на формуванні траєкторій руху при зміні пірамідального еферентного сигналу (ділянка, яка відповідає переходу з Δ_1 стим. до Δ_2 стим.). Причина початкового сповільнення реакції м'язу на повільну зміну частоти

Нелінійна зміна довжини камбаловидного м'язу щура...

створеній пов'язана безпосередньо з гістерезисом м'язового скорочення [2-3, 5]. Конкретне значення залежності початку руху змінювалося зі зміною амплітудно-часових параметрів модулюючого електричного сигналу. Слід відмітити, що у випадках симетричних модулюючих стимуляційних сигналів, при збільшенні чи зменшенні частоти подразнюючих стимулів, реєстрували більше ніж двократне перевищення реакції видовження у порівнянні з початковим вкороченням м'язу.

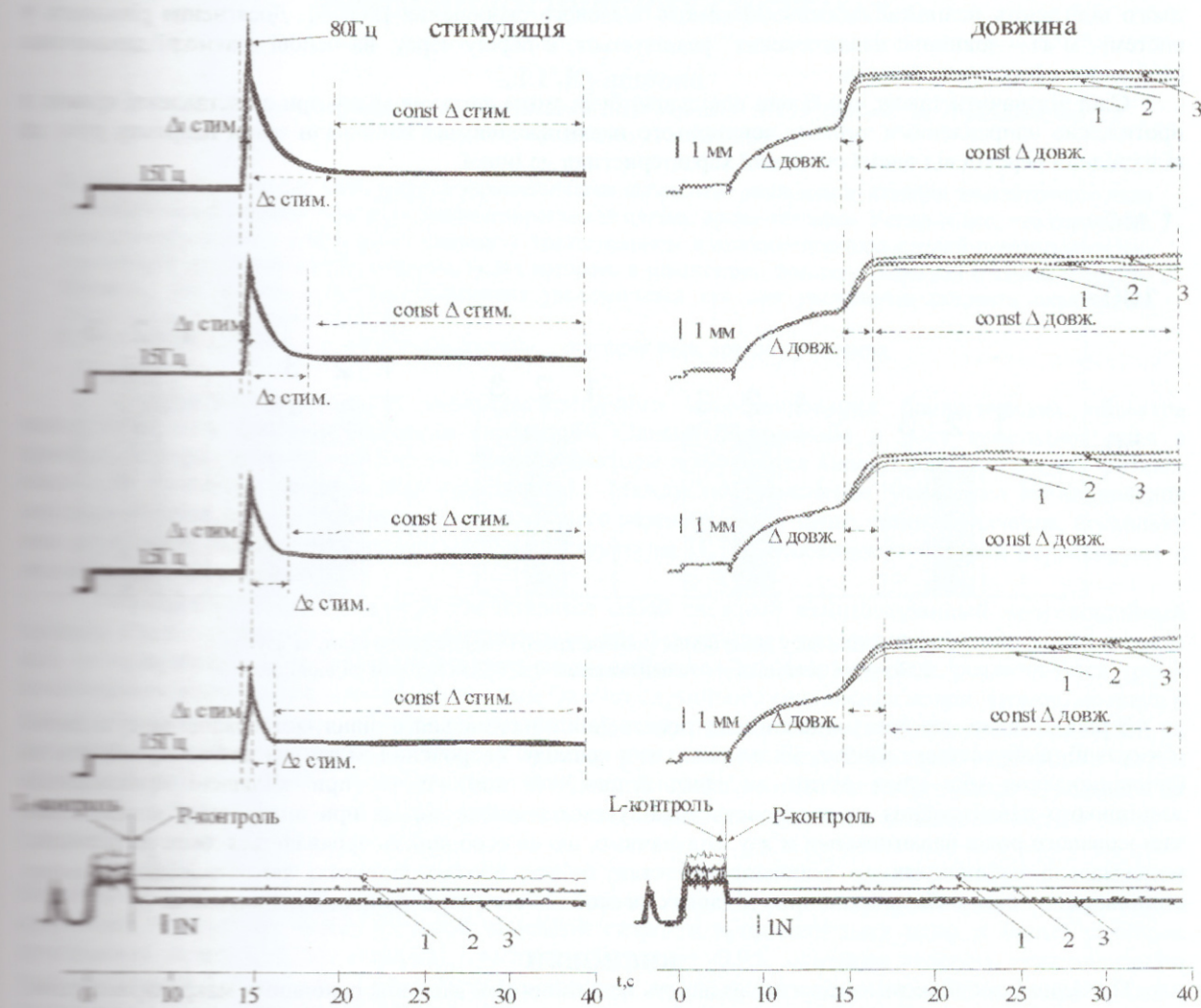


Рис. 1. Зміна довжини м'язу при використанні модульованого стимуляційного сигналу та прикладанні зовнішнього навантаження різного рівня.

Вертикальними лініями показано початок та кінець модульованої стимуляції; вертикальною пунктирною лінією показано початок постійного рівня стимуляційного сигналу; Δ стим. – загальна тривалість стимуляційного сигналу; const Δ стим. – постійний рівень стимуляційного сигналу; Δ довж. – загальне скорочення камбаловидного м'язу щура відповідно до значення Δ стим.; const Δ довж. – скорочення камбаловидного м'язу щура відповідно до величини const Δ стим.; L – контроль зміни довжини (ізотонічний режим скорочення); P – контроль постійного рівня навантаження (ізотонічний режим скорочення); 1, 2, 3 – різні рівні прикладеного зовнішнього механічного навантаження; Δ_1 стим. – час досягнення максимального рівня модульованої стимуляції; Δ_2 стим. – час спаду максимального рівня модульованої стимуляції до значення const Δ стим.

Крім того, виходячи з показаних на рис. 1 нелінійних закономірностей "частота стимуляції – довжина", реальна траєкторія руху повинна визначатись додатковим зсувом по відношенню до повільних рухів та лінійно залежати від швидкості вкорочення (динамічний компонент рухової реакції).

Отримані дані свідчать, що стійкі нелінійні зміни сили м'язу, які проявляються у її збільшенні при попередньому видовженні м'язу та зменшенні при його вкороченні, призводять до неоднозначності встановлення рівноважної довжини м'язу в залежності від передісторії його руху.

Таким чином, можна припустити, що стаціонарний рівень еферентної команди є лише одним з можливих факторів, що відповідає за утримання довжини м'язу. Очевидно, що істотну роль у визначенні цього відіграють нелінійні властивості самого м'язового скорочення [2-3, 5]. Досягнення рівноваги у системі "м'яз – зовнішнє навантаження" реалізується, в першу чергу, на основі взаємодії динамічних складових еферентних команд.

Слід відзначити також, що більш повільною була зміна довжини м'язу при співставленні кривих з протилежно направленими змінами зовнішнього навантаження, які викликали зміни напрямку руху та відповідний перехід від однієї статичної характеристики до іншої.

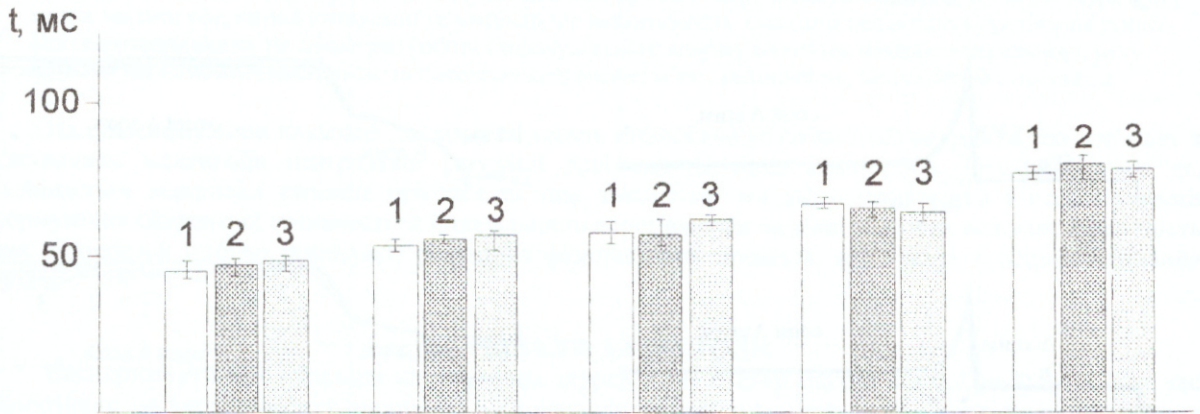


Рис. 2. Зміна часу досягнення рівноважного стаціонарного стану м'язу.
1, 2, 3 - рівні зовнішнього навантаження: 0,4, 0,3 та 0,2 Н/м, відповідно.

З рис. 2 видно, що при зменшенні часу досягнення максимального рівня застосованої модульованої стимуляції відбувається лінійне збільшення часу виходу скорочення м'язу на стаціонарний рівень (співвідношення між $\text{const } \Delta \text{стим.}$ та $\text{const } \Delta \text{довж.}$). У той же час при збільшенні прикладеного зовнішнього навантаження ця залежність зменшується і майже зникає при використанні максимально застосованого рівня навантаження м'язу. Відзначимо, що ця особливість проявляється лише на ділянках, максимально наближених до стаціонарного стану м'язу, або на ділянках, які відповідають цьому стаціонарному стану. На дотетанічних ділянках ця особливість скорочення не була виявлена.

ВИСНОВКИ

Проведене дослідження вказує на наявність нелінійного зв'язку між основними макропараметрами, що контролюють стан активного м'язу: рівень еферентної стимуляції, зовнішнє навантаження, "сила – довжина". Це призводить до невідповідності між встановленням рівноважного стаціонарного стану скорочення та частоти імпульсації еферентів. Частотно-модульована активність мотонейронних пулів, яка є первісним компонентом активації процесу скорочення м'язу, корегує процес скорочення як в залежності від попереднього стану м'язу, так і від зміни зовнішніх умов у процесі скорочення – передісторії руху. Отже, продемонстровані лабільні властивості ефектів скорочення здатні перетворювати лінійні або циклічні еферентні сигнали у нелінійну м'язову відповідь (внаслідок зміни зовнішніх умов) і трансформувати її у невідповідні до еферентного сигналу скорочення.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Edgley S.A., Lemor R.N. Experiments using transcranial magnetic brain stimulation in man could reveal important new mechanisms in motor control // *J Physiol.* – 1999. – V. 563 – P. 61-65.
2. 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 – P. 923-933.
3. Мірошніченко Н.С., Ноздренко Д.М., Залоїло І.А. Динаміка скорочення ізольованого м'язового волокна жаби при високочастотній модульованій стимуляції // *Фізика живого.* – 2002. – Т. 10 – С. 41-48.
4. Мірошніченко Н.С., Ноздренко Д.Н., Прилуцький Ю.І., Шут А.Н. Влияние температуры на динамику мышечного сокращения скелетного волокна лягушки, вызванного модулированной электростимуляцией // *Фізика живого.* – 2005. – Т. 13 – С. 71-78.
5. Kostyukov A.I., Cherkassky V.L. Movement-dependent after-effects in the firing of the spindle endings from de-efferented muscles of the cat hindlimb // *Neuroscience.* – 1992. – V. 46 – P. 989-999.