

УДК 612.217

ВПЛИВ ЧАСТОТИ ПОДРАЗНЕННЯ НА ТЕПЛОПРОДУКЦІЮ ІЗОЛЬОВАНОГО СКЕЛЕТНОГО М'ЯЗА ЖАБИ

Є. М. Горбань

Кафедра нормальної фізіології Київського медичного інституту

Вплив частоти подразнення на теплопродукцію м'яза при його тетанічному скороченні вперше описаний Фіком [11], який встановив, що при ізотонічному тетанусі збільшення частоти подразнення підвищує теплопродукцію м'яза тільки доти, поки збільшується висота скорочення. Коли ж досягається максимальний суцільний тетанус, далі збільшення частоти подразнення не приводить до будь-яких змін теплопродукції.

Вплив частоти подразнення на теплопродукцію м'язів при зубчастому та суцільному ізометричному тетанусі згодом описав Хілл [12]. Автор вказує, що підвищення частоти подразнення до межі, коли досягнуто суцільний тетанус, ніколи не зменшує, а майже незмінно збільшує теплопродукцію м'яза. Після того, як суцільний тетанус досягнутий, теплопродукція м'яза на одиницю розвинутого і підтримуваного напруження абсолютно не залежить від частоти збудження, при зміні її з 17 до 100 гц.

Останнім часом, коли детально вивчені різні фракції теплопродукції, встановлено, що теплоутворення при тетанічному скороченні м'яза, так звана «теплота підтримання» — це сума «теплот активаций», що виникають у відповідь на кожний подразний стимул [9, 13]. Тому можна припустити, що в разі збільшення частоти подразнення (у межах «оптимальних» частот) виділяється і більша кількість порцій «теплоти активаций», а, значить, і збільшується загальна теплопродукція м'яза, незалежно від того, що суцільний тетанус уже досягнутий.

Ці наведені точки зору демонструють деяку невизначеність, що існує в уявленнях про взаємозв'язок теплоутворення м'яза з частотою його подразнення, якщо частота подразнення не виходить за межі частот, «оптимальних» для м'яза.

Не менш важливим є також дослідження впливу на теплопродукцію м'язів і більш високих частот подразнення — «песимальних». Численні літературні дані свідчать про зміни різних фізичних та електрофізіологічних властивостей м'язів [2, 5—8], а також про зміни температури м'язів при подразненні їх з «песимальною» частотою [3, 4]. Однак, у літературі нема даних по вимірюванню загальної теплопродукції м'язів при песимумі методом прямої калориметрії.

Ми вивчали залежність теплопродукції м'яза від частоти його подразнення в діапазоні частот, як «оптимальних», так і «песимальних» методом прямої калориметрії для визначення температури не окремих ділянок м'яза (як це має місце при вимірюванні температури термопарою або термобатареею), а загальної теплопродукції м'яза в калоріях.

Досліди проведені з допомогою термоелектричної системи, яка була розроблена кафедрою Інституту технічної теплофізики на підсилювач постійного струму з електронним самописцем. Калориметр встановлений на діаграмі теплопродукції на підсилювач постійного струму. Відносно низька інерційність системи дозволила цим ходом теплопродукції.

Підготовка м'язів до дослідів здійснювалася за допомогою відпрепарування обох литкових м'язів 8%-ним формаліном на рибному м'ясі. Убитий м'яз був конструйований спеціальних станочках, у яких він встановлювався в калориметричній камері.

Час від моменту від початку дослідів до моменту, коли м'яз починав скорочуватися, становив 10—15 сек. Це робилося для того, щоб інактивувати фізіологічний ефект повного вивільнення даного диференціального м'яза.

Використовувалися спеціальні пристрої. Система подразнення м'яза типу «ІСЕ-01» та імпульси, генеровані створювачем імпульсів, що стоїть за ним, забезпечували розмикання контактів для подразнення м'яза, щоб це привело до збільшення теплопродукції. Середня (90 мс відстані) розмикання та замикання контактів були близько однакові.

Проведені нами дослідження м'язів можна розділити на частоти 100, 200 та 300 гц, тобто подразнення з частотами «оптимальних».

При дослідженні впливу частот подразнення м'яза на теплопродукцію наносилися з «оптимальними» частотами подразнення перед постановкою дослідів літературних даних [1] були 100 гц, а друге подразнення тривалість кожного подразнення у досліді результату було неврівноваженою та «песимальними» було неврівноважено виводити середньому функціональний стан м'язів частотою.

Контролем служило використання частоти подразнення тільки в ізометричному тетанусі. Оскільки перераховували на 1 г сил.

Крім цього, перед початком дослідів контрольні дослідження теплових ефектів, з різною частотою крізь м'язів. Їх результати свідчать про результати дослідів по впливу частоти подразнення на теплопродукцію м'язів.

Методика досліджень

Досліди проведені на литкових м'язах жаб. Теплопродукцію м'язів вимірювали з допомогою термоелектричного диференціального калориметра, конструкція якого була розроблена кафедрою нормальної фізіології Київського медичного інституту та Інститутом технічної теплофізики АН УРСР. Сигнал термобатарей калориметра подавався на підсилювач постійного струму типу «Ф-18» і після підсилення реєструвався електрошним самописцем типу «ЕПП-09-М3» на діаграмній стрічці у вигляді кривої теплопродукції на діаграмній стрічці самописця, залежно від застосованого діапазона чутливості підсилювача постійного струму, може відповідати від 0,11 до 2,88 мкал. Відносно низька інерційність калориметра (150 сек) дає змогу слідкувати за загальним ходом теплопродукції м'яза в часі.

Підготовка м'язів до дослідів полягала в тому, що після децеребрації жаби і відпрепаровки обох литкових м'язів один з них убивали 40-хвилинною обробкою 8%-ним формаліном на рінгерівському розчині, потім промивали рінгерівським розчином. Убитий м'яз був контрольним. Після цього живий і мертвий м'язи закріплювали у спеціальних станочках, у м'язи вводили електроди і потім станочки з м'язами вміщали в калориметричні камери диференціального калориметра.

Час від моменту відпрепаровки м'язів до моменту нанесення подразнення у всіх дослідах дотримувався однаковий — 1 год 40 хв. Цей проміжок часу необхідний для того, щоб інактивувати формаліном контрольний м'яз, зафіксувати м'язи в станочках і діждатися повного вирівнювання теплового балансу обох калориметричних камер даного диференціального калориметра.

Використовували подразнення м'язів індукційними ударами. Подразнення м'язів пряме. Система подразнення складається з індукційного апарата, електронного стимулятора типу «ІСЕ-01» та перетворювача імпульсів, який служив для їх узгодження. Імпульси, генеровані стимулятором з необхідною частотою, подавалися на перетворювач імпульсів, що стояв у ланцюгу первинної котушки індукційного апарата, і забезпечували розмикання і замикання цього ланцюга з необхідною частотою. Використати для подразнення м'язів безпосередньо електронний стимулятор не можна було тому, що це приводило до електричних наводок, які впливали на якість реєстрації теплопродукції. Сила застосовуваного для подразнення індукційного струму — середня (90 мВ відстані між котушками індукційного апарата, скорочення м'яза на розмикання та замикання ланцюга первинної котушки індукційного апарата приблизно однакові).

Проведені нами досліди по вивченню впливу частоти подразнення на теплопродукцію м'язів можна розділити на дві групи: вивчення впливу подразнення з частотами 100, 200 та 300 гц, тобто з частотами «оптимальною» та «песимальною», а також подразнення з частотами 60 та 100 гц, тобто, з частотами, які не виходять за межі «оптимальних».

При дослідженні впливу на теплопродукцію м'язів «оптимальної» та «песимальної» частот подразнення один і той же м'яз подразнювали тричі. Перше та третє подразнення наносили з «оптимальною» частотою 100 гц (для кожного м'яза окремо перед постановкою досліду не визначали «оптимум» частоти подразнення, але на основі літературних даних [1] була використана, як «оптимальна», частота подразнення 100 гц), а друге подразнення — наносили з «песимальною» частотою: 200 або 300 гц. Тривалість кожного подразнення — 3 сек. Вид скорочення — ізотонічний тетанус. Одержані у досліді результати теплопродукції м'язів при подразненні їх з «оптимальною» та «песимальними» частотами не перераховували на 1 г сирої ваги, тому що було неввірно виводити середню величину теплопродукції таким чином, ігноруючи при цьому функціональний стан кожного окремого м'яза при подразненні його з «песимальною» частотою.

Контролем служило триразове подразнення м'яза з однаковою частотою 100 гц. В досліді з частотою подразнення м'язів 60 та 100 гц кожний окремий м'яз використовувався тільки один раз. Тривалість подразнення 1 сек. Вид скорочення — ізометричний тетанус. Одержані у кожному з цих дослідів результати теплопродукції перераховували на 1 г сирої ваги м'яза.

Крім цього, перед постановкою дослідів на живих м'язах були проведені спеціальні контрольні досліди на мертвих м'язах з метою встановити величину тих побічних теплових ефектів, які могли б виникнути при проходженні індукційних ударів з різною частотою крізь м'язову тканину, і не бути зумовленими самим скороченням м'язів. Їх результати свідчать про те, що ці побічні ефекти ніякого впливу на результати дослідів по вимірюванню теплопродукції м'язів не мали.

УДК 612.217

ТЕПЛОПРОДУКЦІЮ У ЖАБИ

ого інституту

м'яза при його те-
який встановив, що
разнення підвищує
ся висота скорочен-
танус, далі збіль-
ких змін теплопро-

м'язів при зубчасто-
исав Хілл [12]. Ав-
межі, коли досяг-
же незмінно збіль-
ий тетанус досягну-
о і підтримуваного
удження, при зміні

ракції теплопродук-
у скороченні м'яза,
пот активацій», що
[9, 13]. Тому мож-
разнення (у межах
ість порцій «тепло-
на теплопродукція
е досягнутий.

невизначеність, що
я м'яза з частотою
одить за межі час-

ву на теплопродук-
песимальних». Чис-
ячних та електрофі-
зміни температури
ую [3, 4]. Однак, у
теплопродукції м'я-

ід частоти його по-
ак і «песимальних»
ратури не окремих
температури термо-
дукції м'яза в ка-

Результати досліджень

При дослідженні величин теплопродукції м'язів при подразненні їх з «оптимальною» та «песимальними» частотами було проведено 20 дослідів. У всіх дослідах відзначалося зменшення теплопродукції м'яза при підвищенні частоти подразнення з 100 гц до 200 та 300 гц. При зміні частоти подразнення з 100 гц на 200 гц зменшення теплопродукції було не дуже значним, але при зміні частоти подразнення з 100 на 300 гц — у всіх дослідах відзначалося різке зменшення теплопродукції в порівнянні з термогенезом при частоті подразнення 100 гц. У деяких дослідах це було настільки вираженим, що теплопродукція м'яза у відповідь на подразнення зовсім не підвищувалася і залишалася такою ж, якою вона була у стані спокою м'яза. Результати деяких дослідів наведені в таблиці.

Вплив «песимальної» частоти подразнення на теплопродукцію литкових м'язів жаби (результати деяких дослідів; для контролю наведені результати теплопродукції м'яза при триразовому його подразненні з однаковою частотою 100 гц, тобто «оптимальною» частотою подразнення)

№ дослі- ду	Довжина м'яза (в мм)	Вага м'яза (в мг)	Частота подразнен- ня (в гц)	Теплопро- дукція м'яза (в мкал)	№ дослі- ду	Довжина м'яза (в мм)	Вага м'яза (в мг)	Частота подразнен- ня (в гц)	Теплопро- дукція м'яза (в мкал)
43 а	35	1294	100	84,17	47 а	34	1151	100	86,08
б	35	1294	100	75,12	б	34	1151	300	4,23
в	35	1294	100	67,25	в	34	1151	100	82,02
44 а	39	1319	100	40,02	56 а	34	1002	100	81,74
б	39	1319	200	32,52	б	34	1002	300	0,00
в	39	1319	100	44,39	в	34	1002	100	59,83
41 а	36	1207	100	68,71	58 а	32	779	100	60,80
б	36	1207	200	49,63	б	32	779	300	0,00
в	36	1207	100	60,96	в	32	779	100	43,04
46 а	37	1312	100	66,24	60 а	35	1101	100	68,67
б	37	1312	300	0,68	б	35	1101	300	13,64
в	37	1312	100	59,70	в	35	1101	100	56,88

При дослідженні впливу подразнення з частотою 60 та 100 гц на теплопродукцію литкових м'язів жаби було проведено 20 дослідів: десять з частотою подразнення 60 гц і десять з частотою подразнення 100 гц. Результати цих дослідів свідчать про статистично достовірне збільшення теплопродукції м'язів при підвищенні частоти подразнення з 60 до 100 гц ($p < 0,001$). Так, при односекундному ізометричному тетанусі при частоті подразнення 60 гц виділяється $26,96 \pm 1,16$ мкал/г, а при частоті подразнення 100 гц виділяється $32,91 \pm 0,66$ мкал/г.

У цих дослідах з технічних причин не реєструвалося розвинуте при ізометричному скороченні напруження м'яза і тому нема можливості порівняти підвищення теплопродукції при частоті подразнення 100 гц з величинами розвинутого м'язом напруження при частотах подразнення 60 і 100 гц.

Ми вважаємо, що існуюча різниця між результатами теплопродукції м'яза при частоті подразнення 60 і 100 гц зумовлена збільшенням кількості виділюваних порцій «тепла активації» в міру збільшення

частоти подразнення. «тепла активації» при тетанічній активації здійснюється по якійсь припущення свідчить про фазний характер: вона різко знижується підтримується на низькому рівні [10, 13]. Якщо це буває, то не відзначається «затримання» в часі і в міру продовження

1. Дослідження ізолюваних литкових м'язів, свідчить про подразнення їх.

2. Підвищення частоти подразнення з 100 гц до 300 гц зменшує продукцію м'язів.

3. Підвищення частоти подразнення в межах до збільшення тепло-

1. Введенский Н. Е.—
2. Воронцов Д. С.—
3. Коркач В. И.— Дипл.
4. Коркач В. И.— Физиол.
5. Костюк П. Г.— Биофиз.
6. Костюк П. Г.— Биофиз.
7. Ливанов М. Н.— Биол.
8. Магницкий А. Н.—
9. Abbott B.— J. Physiol.
10. Aubert X., Godfray
11. Fick A.— Цит. за [12]
12. Hill A. V.— J. Physiol.
13. Hill A. V.— Trails at London, 1965.

THE EFFECT OF STIMULATION ON THE PRODUCTION OF THE

Department of

The paper deals with the production in short tetanic electrical differential calorimetry used for measuring the total

зів при подразненні було проведено 20 теплопродукції м'яза 200 та 300 гц. При підвищення теплопродукції подразнення з 100 на підвищення теплопродукції 100 гц. У деяких продукції м'яза у від- алишалася такою ж, деяких дослідів на-

нія
аби
ати теплопродукції м'яза
гц, тобто «оптимальною»

м'яза (г)	Частота подразнен- ня (в гц)	Теплопро- дукція м'яза (в мкал)
151	100	86,08
151	300	4,23
151	100	82,02
002	100	81,74
002	300	0,00
002	100	59,83
779	100	60,80
779	300	0,00
779	100	43,04
101	100	68,67
101	300	13,64
101	100	56,88

уютою 60 та 100 гц на дено 20 дослідів: де- стотою подразнення атистично достовірне частоти подразнення ному ізометричному 26,96±1,16 мкал/г, 1±0,66 мкал/г. рувалося розвинуте і тому нема можли- частоті подразнення ення при частотах

татами теплопродук- овлена збільшенням в міру збільшення

частоти подразнення. Однак, цілком імовірно, що сумація «теплот активації» при тетанічному скороченні м'яза не є просто арифметичною, а здійснюється по якихось більш складних законах. На користь такого припущення свідчить і той факт, що «теплота підтримання» має дво- фазний характер: вона має високу початкову величину (лабільна фрак- ція), яка різко знижується до сталого рівня, тоді як амплітуда тетану- са підтримується на майже стійкому рівні, або знижується повільно [10, 13]. Якщо це була б проста арифметична сумація «теплот актива- цій», то не відзначалося б подібної фазовості в перебігу «теплоти під- тримання» в часі і вона підтримувалася б на одному й тому ж рівні в міру продовження тетанізації.

Висновки

1. Дослідження впливу частоти подразнення на теплопродукцію ізольованих литкових м'язів жаби, проведене методом прямої калори- метрії, свідчить про залежність теплопродукції м'язів від частоти подразнення їх.

2. Підвищення частоти подразнення при ізотонічних тетанічних скороченнях з 100 гц до 200 та 300 гц приводить до зменшення тепло- продукції м'язів.

3. Підвищення частоти подразнення при ізометричних тетанічних скороченнях в межах «оптимальних» частот (з 60 до 100 гц) приводить до збільшення теплопродукції м'язів.

Література

1. Введенский Н. Е.— Полн. собр. соч., Л., 1951, 2.
2. Воронцов Д. С.— Физиол. журн. СССР, 1937, 24, 3-4, 317.
3. Коркач В. И.— Динамика изменения температуры и окислит. процессов в ске- летной мышце при различ. функц. сост. Автореф. дисс. канд., К., 1964.
4. Коркач В. И.— Физиол. журн. АН УРСР, 1965, 11, 6, 808.
5. Костюк П. Г.— Биофизика, 1959, 3, 3, 274.
6. Костюк П. Г.— Биофизика, 1959, 4, 2, 134.
7. Ливанов М. Н.— Бюлл. eksper. биол. и мед., 1937, 4, 5, 386.
8. Магницкий А. Н.— Бюлл. eksper. биол. и мед., 1937, 4, 5, 383.
9. Abbott W.— J. Physiol. (London), 1951, 112, 438.
10. Aubert X., Godfraind de Becker A.— J. Physiol. (Paris), 1965, 57, 5, 542.
11. Fick A.— Цит. за [12].
12. Hill A. V.— J. Physiol. (London), 1913, 47, 305.
13. Hill A. V.— Trails and Trials in physiology. Edward Arnold (Publishers) L. T. D., London, 1965.

Надійшла до редакції
5.XI 1970 р.

THE EFFECT OF STIMULATION FREQUENCY ON HEAT-PRODUCTION OF THE FROG ISOLATED SKELETAL MUSCLE

E. N. Gorban

Department of Normal Physiology, Medical Institute, Kiev

Summary

The paper deals with a study of the effect of stimulation frequency on the heat- production in short tetanic contractions of the frog gastrocnemius muscles. A thermo- electrical differential calorimeter with high sensitivity and relatively low inertia was used for measuring the total quantity of heat produced during muscular contractions.

The effect of stimulations with frequencies of 100, 200 and 300 Hz in isotonic tetanus lasting for 3 sec, as well as stimulations with frequencies of 60 and 100 Hz in isometric tetanus lasting for 1 sec, on heat-production of the isolated skeletal muscle was closely examined.

The results of the experiments show that an increase in the frequency of stimulation ranging from 100 to 200 and 300 Hz leads to a decrease in heat-production of muscles. In some experiments on muscle stimulation with a frequency of 300 Hz, no increase in heat-production was recorded as compared to thermogenesis of the muscle at rest.

The increase in the frequency of stimulation within the limits of "optimal" frequencies ranging from 60 to 100 Hz leads to a statistically reliable increase in heat-production.

ПОРУШ

Лабораторія пат

При пухлина
нітні психічні пор
них авторів), то
ванням павловсь
дозволить виявит
пухлиною головою

Роль дослідж
діагностиці пухли
ги [7, 13, 26, 32].

В літературі
новних нервових
11, 23, 46, 47], су
а також є вказів
подразників та їх
рів [1—4, 20, 21,
тико-синтетичної
гальмування в к
вчали також і де
залежно від вира
логічного сну при

Ці дані стан
вищої нервової д
діагностики. Про
суперечного хара
ною. Тільки в пр
чо поєднуються
нервової діяльно
якісному аналізу
ми», тобто на п

Ми вивчали пс
залежно від локаліз
іншої ділянки кожно
клад, вентро-латерал
кових вузлів, ядер г
структурою новоутво
лин (найменш вивче
нення загальномозко
ня нових методів ф
порушення вищої не

5 — К-71