

УДК 612.217

**ДИНАМІКА ЕНЕРГОВИТРАТ
ІЗОЛЬОВАНОГО ЛІТКОВОГО М'ЯЗА ЖАБИ ПРИ СТОМЛЕННІ
ЗАЛЕЖНО ВІД ЧАСТОТИ ПОДРАЗНЕННЯ**

А. Г. Козлов

Кафедра нормальної фізіології Київського медичного інституту

На думку І. П. Павлова [6], діяльність — це баланс двох процесів: стомлення і відновлення. Саме від співвідношення цих двох протидіючих процесів залежать енергетичні характеристики діяльності м'яза, оцінюваної чи з допомогою температурного критерію [7], чи з допомогою вивчення інфрачервоного випромінювання [5, 8], чи якимось іншим методом.

Новим етапом у вивченні енерговитрат м'яза стала пряма мікрокалориметрія, що не тільки підтвердила дані термометрії [1, 2, 9], але й дозволила навести кількісну характеристику енерговитрат під час діяльності м'яза, чого не могла дати термометрія.

Проте в літературі немає даних про мікрокалориметричні дослідження стомлення м'яза у динаміці, тобто як кількісно характеристики енерговитрат при цьому, хоча температурна характеристика стомлення добре відома [3, 4, 10].

Велике значення для вивчення енергетичної діяльності м'яза має частота подразнення [11, 12]. Однак, кількісно вплив частоти на енерготрати стомлення також не вивчено. Все це й зумовило наші дослідження, спрямовані на вивчення динаміки енерговитрат м'яза при стомленні залежно від частоти подразнення.

Методика досліджень

Досліди провадились восени на ізольованих літкових м'язах жаб. Теплопродукцію вимірювали з допомогою термоелектричного диференціального мікрокалориметра, що має високу чутливість і відносно низьку інерційність, яка не мала великого значення в дослідах, тому що вимірювалась сумарна теплопродукція.

Теплопродукцію м'яза реєстрували у вигляді термограм на діаграмній стрічці самописця типу ЕПП-09-М3, на який подавався підсиленний підсилювачем Ф116/1 сигнал термобатареї калориметра.

Скорочення реєстрували міографічно. Під контролем міографії стимуляція пропинялась на певних фазах діяльності м'яза: по закінченню фази впрацюування, в період стійкої працездатності (час діяльності м'яза у цій фазі дорівнював подвійному часу впрацюування), в початковий період стомлення, в середині стомлення (амплітуда скорочення дорівнює $\frac{1}{2}$ максимальної), при глибокому стомленні (амплітуда скорочення дорівнює 0). Після припинення стимуляції термографія тривала ще 30—40 хв.

Подразнення — пряме з допомогою стимулятора ICE-01, частота подразнення — 1, 2, 5 гц. Навантаження на м'яз постійне вагою 20 г.

Результати досліджень

Добре відомо, що температура знижується на фоні стомлюючої діяльності м'яза [4, 5].

Як видно з рисунка, стомлення ізольованого літкового м'яза жаби дає нам таку ж динаміку і при прямій мікрокалориметрії. Співвідношення «теплоутворення : праця» $(\frac{Q}{A})$ в певній мірі дає можливість оцінити ефективність енерговитрат. При дослідженнях нами частотах (1, 2 і 5 гц) цей показник змінюється нелінійно (таблиця), причому коливання його найбільш значні при частоті подразнення 5 гц. Відзначимо, що динаміка $\frac{Q}{A}$ при кожній частоті має два мінімуми: перший — в період стійкої праце-

Динаміка калоричного еквівалента праці $\frac{Q}{A}$ та темпу теплопродукції $\frac{Q}{t \cdot P}$ при стомлюючій діяльності м'яза залежно від частоти подразнення	Частота подразнення			
	1 гц	2 гц	5 гц	
Досліджуваний показник	$\frac{Q}{A}$	$\frac{Q}{t \cdot P} (\frac{\partial \Delta Q}{\text{сек} \cdot \omega})$	$\frac{Q}{t \cdot P} (\frac{\partial \Delta Q}{\text{сек} \cdot \omega})$	
Впрацюування	$8,7 \pm 1,06$ $<0,001$ 8	$(6,2 \pm 0,84)10^{-9}$ $<0,001$ 8	$23,3 \pm 3,93$ $<0,002$ 6	$(17,1 \pm 3,57)10^{-9}$ $<0,01$ 6
ρ				$(23,0 \pm 0,24)10^{-9}$ $<0,01$ 5
n				

Динаміка калоричного еквівалента праці $\frac{Q}{A}$ та темпу теплонпродукції $\frac{Q}{t \cdot P}$ при стоматоючій діяльності м'яза залежно від частоти подразнення

Досліджуваний показник	1 зу		2 зу		частота подразнення		5 зу	
	$\frac{Q}{A}$	$\frac{Q}{t \cdot P} (\frac{\partial \Delta E}{\text{сек.з}})$	$\frac{Q}{A}$	$\frac{Q}{t \cdot P} (\frac{\partial \Delta E}{\text{сек.з}})$	$\frac{Q}{A}$	$\frac{Q}{t \cdot P} (\frac{\partial \Delta E}{\text{сек.з}})$	$\frac{Q}{A}$	$\frac{Q}{t \cdot P} (\frac{\partial \Delta E}{\text{сек.з}})$
Вправовування	8,7±1,06 $p < 0,001$	(6,2±0,84)10 ⁻⁹ $n = 8$	23,3±3,93 $p < 0,002$	(17,1±3,57)10 ⁻⁹ $n = 6$	71,0±12,8 $p < 0,01$	(23,0±0,24)10 ⁻⁹ $n = 5$		
Стійка працездатність	8,15±1,18 $p < 0,001$	(2,94±0,635)10 ⁻⁹ $n = 6$	13,01±4,85 $p < 0,05$	(16,25±5,84)10 ⁻⁹ $n = 6$	9,5±1,96 $p < 0,01$	(19,4±1,67)10 ⁻⁹ $n = 5$		
Початок стомлення	44,0±7,7 $p < 0,001$	(7,8±1,3)10 ⁻⁹ $n = 12$	16,5±1,67 $p < 0,001$	(11,63±2,18)10 ⁻⁹ $n = 5$	7,7±0,61 $p < 0,001$	(26,0±1,14)10 ⁻⁹ $n = 11$		
Середина стомлення	20,6±3,75 $p < 0,001$	(8,9±1,62)10 ⁻⁹ $n = 12$	26,9±4,3 $p < 0,01$	(17,42±3,32)10 ⁻⁹ $n = 5$	56,0±5,05 $p < 0,001$	(17,6±1,79)10 ⁻⁹ $n = 8$		
Глибоке стомлення	13,2±1,025 $p < 0,001$	(5,84±2,52)10 ⁻⁹ $n = 13$	18,1±1,96 $p < 0,001$	(11,25±2,24)10 ⁻⁹ $n = 6$	59,2±4,78 $p < 0,001$	(13,0±1,87)10 ⁻⁹ $n = 8$		
Повне стомлення	52,0±7,9 $p < 0,001$	(2,7±0,93)10 ⁻⁹ $n = 8$	20,5±3,8 $p < 0,05$	(5,08±1,4)10 ⁻⁹ $n = 5$	15,5±2,68 $p < 0,01$	(8,5±1,1)10 ⁻⁹ $n = 6$		

здатності, другий — в період глибокого або повного стомлення, які дещо переміщуються вправо відносно шкали часу при зростанні частоти.

Вивчення темпу тепlopродукції «тепlopродукція : тривалість діяльності м'яза» \times вага м'яза $\frac{Q}{t \cdot P}$ (таблиця) також показало нелінійність його з розвитком стомлення.



Динаміка тепlopродукції стомлюючої діяльності м'яза в зіставленні з міограмою.

Дослід № 231 від 10 жовтня 1971 р. Частота подразнення 1 гц, навантаження 20 г. По вертикальні — значення сигналу термобарієр калориметра (після підсилення) на діаграмній стрічці ЕПП-09-МЗ.

Динаміка $\frac{Q}{t \cdot P}$ має зниження при частотах 1 і 5 гц під час стійкої працездатності, а при частоті 2 гц по її закінченні, причому це зменшення найбільше при частоті 1 гц, а найменше — при 5 гц.

Обговорення результатів досліджень

Зниження теплоутворення м'яза з розвитком стомлення (див. рисунок) свідчить, що стомлення є не тільки порушенням специфічних функціональних можливостей м'яза у вигляді скорочення, але й порушенням механізму загальних енерговитрат (навіть у такій нерациональній формі, як тепло). Про це свідчить і зменшення темпу тепlopродукції $\frac{Q}{t \cdot P}$ (таблиця). Привертає увагу нелінійність динаміки калоричного еквівалента праці $\frac{Q}{A}$ (таблиця), що має характер коливання з двома мінімумами. Перше зниження цього показника можна пояснити енергетичною ефективністю саме періоду стійкої працездатності (з таким поясненням узгоджується і динаміка темпу теплоутворення $\frac{Q}{t \cdot P}$ в цей період; таблиця). Друге зниження, напевно, пов'язане із зменшенням загальних енерговитрат (як у вигляді праці, так і тепла), причому, зменшення теплоутворення більш значне.

Як ми вже відзначили вище, ці два мінімуми в динаміці показника $\frac{Q}{A}$ із зростанням частоти переміщуються по шкалі часу праворуч. Це можна пояснити тим, що біохімічні механізми утворення та витрат енергії із зростанням інтенсивності своєї діяльності змінюють свою динаміку, що дістаеть відображення саме в такому ході енерговитрат.

Висновки

- Стомлення м'яза супроводжується не тільки зменшенням його скоротливої здатності, але й зменшеннем кількості і темпу тепlopродукції.
- Калоричний еквівалент праці при стомлюючій діяльності м'яза змінюється нелінійно, знижуючись у період стійкої працездатності та глибокому стомленні.

Література

- Горбань Є. М.—Фізіол. журн. АН УРСР, 1971, XVII, 4, 492.
- Горбань Є. М.—Фізіол. журн. АН УРСР, 1971, XVII, 6, 785.
- Кондрашов С. И.—В сб.: Процессы утомл. и восстан. в деят. организма, К., 1958, 51.

- Кондрашов С. И.—В сб.: Физиология и экспериментальная медицина, К., 1958, 151.
- Муратов А. А.—В сб.: Физиология и экспериментальная медицина, К., 1958, 151.
- Павлов И. П.—Полн. собр. соч., К., 1954, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 54, 55, 56, 57, 58, 59, 60, 61, 62, 63, 64, 65, 66, 67, 68, 69, 70, 71, 72, 73, 74, 75, 76, 77, 78, 79, 80, 81, 82, 83, 84, 85, 86, 87, 88, 89, 90, 91, 92, 93, 94, 95, 96, 97, 98, 99, 100, 101, 102, 103, 104, 105, 106, 107, 108, 109, 110, 111, 112, 113, 114, 115, 116, 117, 118, 119, 120, 121, 122, 123, 124, 125, 126, 127, 128, 129, 130, 131, 132, 133, 134, 135, 136, 137, 138, 139, 140, 141, 142, 143, 144, 145, 146, 147, 148, 149, 150, 151, 152, 153, 154, 155, 156, 157, 158, 159, 160, 161, 162, 163, 164, 165, 166, 167, 168, 169, 170, 171, 172, 173, 174, 175, 176, 177, 178, 179, 180, 181, 182, 183, 184, 185, 186, 187, 188, 189, 190, 191, 192, 193, 194, 195, 196, 197, 198, 199, 200, 201, 202, 203, 204, 205, 206, 207, 208, 209, 210, 211, 212, 213, 214, 215, 216, 217, 218, 219, 220, 221, 222, 223, 224, 225, 226, 227, 228, 229, 230, 231, 232, 233, 234, 235, 236, 237, 238, 239, 240, 241, 242, 243, 244, 245, 246, 247, 248, 249, 250, 251, 252, 253, 254, 255, 256, 257, 258, 259, 260, 261, 262, 263, 264, 265, 266, 267, 268, 269, 270, 271, 272, 273, 274, 275, 276, 277, 278, 279, 280, 281, 282, 283, 284, 285, 286, 287, 288, 289, 290, 291, 292, 293, 294, 295, 296, 297, 298, 299, 300, 301, 302, 303, 304, 305, 306, 307, 308, 309, 310, 311, 312, 313, 314, 315, 316, 317, 318, 319, 320, 321, 322, 323, 324, 325, 326, 327, 328, 329, 330, 331, 332, 333, 334, 335, 336, 337, 338, 339, 340, 341, 342, 343, 344, 345, 346, 347, 348, 349, 350, 351, 352, 353, 354, 355, 356, 357, 358, 359, 360, 361, 362, 363, 364, 365, 366, 367, 368, 369, 370, 371, 372, 373, 374, 375, 376, 377, 378, 379, 380, 381, 382, 383, 384, 385, 386, 387, 388, 389, 390, 391, 392, 393, 394, 395, 396, 397, 398, 399, 400, 401, 402, 403, 404, 405, 406, 407, 408, 409, 410, 411, 412, 413, 414, 415, 416, 417, 418, 419, 420, 421, 422, 423, 424, 425, 426, 427, 428, 429, 430, 431, 432, 433, 434, 435, 436, 437, 438, 439, 440, 441, 442, 443, 444, 445, 446, 447, 448, 449, 450, 451, 452, 453, 454, 455, 456, 457, 458, 459, 460, 461, 462, 463, 464, 465, 466, 467, 468, 469, 470, 471, 472, 473, 474, 475, 476, 477, 478, 479, 480, 481, 482, 483, 484, 485, 486, 487, 488, 489, 490, 491, 492, 493, 494, 495, 496, 497, 498, 499, 500, 501, 502, 503, 504, 505, 506, 507, 508, 509, 510, 511, 512, 513, 514, 515, 516, 517, 518, 519, 520, 521, 522, 523, 524, 525, 526, 527, 528, 529, 530, 531, 532, 533, 534, 535, 536, 537, 538, 539, 540, 541, 542, 543, 544, 545, 546, 547, 548, 549, 550, 551, 552, 553, 554, 555, 556, 557, 558, 559, 560, 561, 562, 563, 564, 565, 566, 567, 568, 569, 570, 571, 572, 573, 574, 575, 576, 577, 578, 579, 580, 581, 582, 583, 584, 585, 586, 587, 588, 589, 589, 590, 591, 592, 593, 594, 595, 596, 597, 598, 599, 600, 601, 602, 603, 604, 605, 606, 607, 608, 609, 610, 611, 612, 613, 614, 615, 616, 617, 618, 619, 620, 621, 622, 623, 624, 625, 626, 627, 628, 629, 630, 631, 632, 633, 634, 635, 636, 637, 638, 639, 640, 641, 642, 643, 644, 645, 646, 647, 648, 649, 650, 651, 652, 653, 654, 655, 656, 657, 658, 659, 660, 661, 662, 663, 664, 665, 666, 667, 668, 669, 670, 671, 672, 673, 674, 675, 676, 677, 678, 679, 680, 681, 682, 683, 684, 685, 686, 687, 688, 689, 690, 691, 692, 693, 694, 695, 696, 697, 698, 699, 700, 701, 702, 703, 704, 705, 706, 707, 708, 709, 710, 711, 712, 713, 714, 715, 716, 717, 718, 719, 720, 721, 722, 723, 724, 725, 726, 727, 728, 729, 730, 731, 732, 733, 734, 735, 736, 737, 738, 739, 740, 741, 742, 743, 744, 745, 746, 747, 748, 749, 750, 751, 752, 753, 754, 755, 756, 757, 758, 759, 760, 761, 762, 763, 764, 765, 766, 767, 768, 769, 770, 771, 772, 773, 774, 775, 776, 777, 778, 779, 779, 780, 781, 782, 783, 784, 785, 786, 787, 788, 789, 789, 790, 791, 792, 793, 794, 795, 796, 797, 798, 799, 799, 800, 801, 802, 803, 804, 805, 806, 807, 808, 809, 809, 810, 811, 812, 813, 814, 815, 816, 817, 818, 819, 819, 820, 821, 822, 823, 824, 825, 826, 827, 828, 829, 829, 830, 831, 832, 833, 834, 835, 836, 837, 838, 839, 839, 840, 841, 842, 843, 844, 845, 846, 847, 848, 849, 849, 850, 851, 852, 853, 854, 855, 856, 857, 858, 859, 859, 860, 861, 862, 863, 864, 865, 866, 867, 868, 869, 869, 870, 871, 872, 873, 874, 875, 876, 877, 878, 879, 879, 880, 881, 882, 883, 884, 885, 886, 887, 888, 889, 889, 890, 891, 892, 893, 894, 895, 896, 897, 898, 899, 899, 900, 901, 902, 903, 904, 905, 906, 907, 908, 909, 909, 910, 911, 912, 913, 914, 915, 916, 917, 918, 919, 919, 920, 921, 922, 923, 924, 925, 926, 927, 928, 929, 929, 930, 931, 932, 933, 934, 935, 936, 937, 938, 939, 939, 940, 941, 942, 943, 944, 945, 946, 947, 948, 949, 949, 950, 951, 952, 953, 954, 955, 956, 957, 958, 959, 959, 960, 961, 962, 963, 964, 965, 966, 967, 968, 969, 969, 970, 971, 972, 973, 974, 975, 976, 977, 978, 979, 979, 980, 981, 982, 983, 984, 985, 986, 987, 988, 989, 989, 990, 991, 992, 993, 994, 995, 996, 997, 998, 999, 999, 1000, 1001, 1002, 1003, 1004, 1005, 1006, 1007, 1008, 1009, 1009, 1010, 1011, 1012, 1013, 1014, 1015, 1016, 1017, 1018, 1019, 1019, 1020, 1021, 1022, 1023, 1024, 1025, 1026, 1027, 1028, 1029, 1029, 1030, 1031, 1032, 1033, 1034, 1035, 1036, 1037, 1038, 1039, 1039, 1040, 1041, 1042, 1043, 1044, 1045, 1046, 1047, 1048, 1049, 1049, 1050, 1051, 1052, 1053, 1054, 1055, 1056, 1057, 1058, 1059, 1059, 1060, 1061, 1062, 1063, 1064, 1065, 1066, 1067, 1068, 1069, 1069, 1070, 1071, 1072, 1073, 1074, 1075, 1076, 1077, 1078, 1079, 1079, 1080, 1081, 1082, 1083, 1084, 1085, 1086, 1087, 1088, 1089, 1089, 1090, 1091, 1092, 1093, 1094, 1095, 1096, 1097, 1097, 1098, 1099, 1099, 1100, 1101, 1102, 1103, 1104, 1105, 1106, 1107, 1108, 1109, 1109, 1110, 1111, 1112, 1113, 1114, 1115, 1115, 1116, 1117, 1118, 1119, 1119, 1120, 1121, 1122, 1123, 1124, 1125, 1125, 1126, 1127, 1128, 1129, 1129, 1130, 1131, 1132, 1133, 1134, 1135, 1135, 1136, 1137, 1138, 1139, 1139, 1140, 1141, 1142, 1143, 1144, 1145, 1145, 1146, 1147, 1148, 1149, 1149, 1150, 1151, 1152, 1153, 1154, 1155, 1155, 1156, 1157, 1158, 1159, 1159, 1160, 1161, 1162, 1163, 1164, 1165, 1165, 1166, 1167, 1168, 1169, 1169, 1170, 1171, 1172, 1173, 1174, 1175, 1175, 1176, 1177, 1178, 1179, 1179, 1180, 1181, 1182, 1183, 1184, 1185, 1185, 1186, 1187, 1188, 1189, 1189, 1190, 1191, 1192, 1193, 1193, 1194, 1195, 1196, 1197, 1197, 1198, 1199, 1199, 1200, 1201, 1202, 1203, 1203, 1204, 1205, 1206, 1207, 1207, 1208, 1209, 1209, 1210, 1211, 1212, 1213, 1213, 1214, 1215, 1215, 1216, 1217, 1217, 1218, 1219, 1219, 1220, 1221, 1221, 1222, 1223, 1223, 1224, 1225, 1225, 1226, 1227, 1227, 1228, 1229, 1229, 1230, 1231, 1231, 1232, 1233, 1233, 1234, 1235, 1235, 1236, 1237, 1237, 1238, 1239, 1239, 1240, 1241, 1241, 1242, 1243, 1243, 1244, 1245, 1245, 1246, 1247, 1247, 1248, 1249, 1249, 1250, 1251, 1251, 1252, 1253, 1253, 1254, 1255, 1255, 1256, 1257, 1257, 1258, 1259, 1259, 1260, 1261, 1261, 1262, 1263, 1263, 1264, 1265, 1265, 1266, 1267, 1267, 1268, 1269, 1269, 1270, 1271, 1271, 1272, 1273, 1273, 1274, 1275, 1275, 1276, 1277, 1277, 1278, 1279, 1279, 1280, 1281, 1281, 1282, 1283, 1283, 1284, 1285, 1285, 1286, 1287, 1287, 1288, 1289, 1289, 1290, 1291, 1291, 1292, 1293, 1293, 1294, 1295, 1295, 1296, 1297, 1297, 1298, 1299, 1299, 1300, 1301, 1301, 1302, 1303, 1303, 1304, 1305, 1305, 1306, 1307, 1307, 1308, 1309, 1309, 1310, 1311, 1311, 1312, 1313, 1313, 1314, 1315, 1315, 1316, 1317, 1317, 1318, 1319, 1319, 1320, 1321, 1321, 1322, 1323, 1323, 1324, 1325, 1325, 1326, 1327, 1327, 1328, 1329, 1329, 1330, 1331, 1331, 1332, 1333, 1333, 1334, 1335, 1335, 1336, 1337, 1337, 1338, 1339, 1339, 1340, 1341, 1341, 1342, 1343, 1343, 1344, 1345, 1345, 1346, 1347, 1347, 1348, 1349, 1349, 1350, 1351, 1351, 1352, 1353, 1353, 1354, 1355, 1355, 1356, 1357, 1357, 1358, 1359, 1359, 1360, 1361, 1361, 1362, 1363, 1363, 1364, 1365, 1365, 1366, 1367, 1367, 1368, 1369, 1369, 1370, 1371, 1371, 1372, 1373, 1373, 1374, 1375, 1375, 1376, 1377, 1377, 1378, 1379, 1379, 1380, 1381, 1381, 1382, 1383, 1383, 1384, 1385, 1385, 1386, 1387, 1387, 1388, 1389, 1389, 1390, 1391, 1391, 1392, 1393, 1393, 1394, 1395, 1395, 1396, 1397, 1397, 1398, 1399, 1399, 1400, 1401, 1401, 1402, 1403, 1403, 1404, 1405, 1405, 1406, 1407, 1407, 1408, 1409, 1409, 1410, 1411, 1411, 1412, 1413, 1413, 1414, 1415, 1415, 1416, 1417, 1417, 1418, 1419, 1419, 1420, 1421, 1421, 1422, 1423, 1423, 1424, 1425, 1425, 1426, 1427, 1427, 1428, 1429, 1429, 1430, 1431, 1431, 1432, 1433, 1433, 1434, 1435, 1435, 1436, 1437, 1437, 1438, 1439, 1439, 1440, 1441, 1441, 1442, 1443, 1443, 1444, 1445, 1445, 1446, 1447, 1447, 1448, 1449, 1449, 1450, 1451, 1451, 1452, 1453, 1453, 1454, 1455, 1455, 1456, 1457, 1457, 1458, 1459, 1459, 1460, 1461, 1461, 1462, 1463, 1463, 1464, 1465, 1465, 1466, 1467, 1467, 1468, 1469, 1469, 1470, 1471, 1471, 1472, 1473, 1473, 1474, 1475, 1475, 1476, 1477, 1477, 1478, 1479, 1479, 1480, 1481, 1481, 1482, 1483, 1483, 1484, 1485, 1485, 1486, 1487, 1487, 1488, 1489, 1489, 1490, 1491, 1491, 1492, 1493, 1493, 1494, 1495, 1495, 1496, 1497, 1497, 1498, 1499, 1499, 1500, 1501, 1501, 1502, 1503, 1503, 1504, 1505, 1505, 1506, 1507, 1507, 1508, 1509, 1509, 1510, 1511, 1511, 1512, 1513, 1513, 1514, 1515, 1515, 1516, 1517, 1517, 1518, 1519,