

ЕНЕРГОУТВОРЕННЯ В ІЗОЛЬОВАНОМУ СКЕЛЕТНОМУ М'ЯЗІ ЖАБИ ПРИ ІЗОТОНІЧНИХ СКОРОЧЕННЯХ ДО СТОМЛЕННЯ

В. В. Агафонов

Кафедра нормальної фізіології Київського медичного інституту

При роботі до стомлення м'яз використовує кількість енергії, що значно перевищує запас енергії, акумульований в наявних сполуках з макроергічними зв'язками. Джерелом додаткової енергії можуть бути гліколіз або окисне фосфорилування.

Ми вивчали співвідношення їх потужностей при ізотонічних скороченнях до стомлення в умовах роботи на повітрі ізолюваного скелетного м'яза жаби (*m. sartorius*).

Літературні дані з цього питання суперечливі. Є ряд вказівок на важливе значення гліколізу [4, 9, 10, 11]. Висловлюється думка про те, що при роботі *m. sartorius* у згаданих умовах головним джерелом енергії є окисне фосфорилування [1].

Пряма мікрокалориметрія при роботі м'яза дає змогу виміряти загальну кількість звільненої енергії, оскільки енергія, що витрачається на підняття м'язом вантажу, при вільному опусканні останнього, практично цілком виділяється у м'язі у вигляді тепла і реєструється поряд з теплом, що супроводжує катаболізм, утворення та гідроліз АТФ [2].

Відомо, що окисне фосфорилування супроводжується значним (не менш як 50—60%) звільненням енергії у вигляді тепла. В літературі [9] є вказівки на те, що утворення АТФ при глікогенолізі в м'язах пов'язане із значно меншими тепловими витратами енергії. Це дає змогу, порівнюючи при роботі м'яза в азоті і в аеробних умовах можливий приріст у виконаній роботі з приростом звільненого тепла, оцінити напруженість дихання в останньому випадку. Різниця у ступені приросту теплопродукції (в процентах) і ступені приросту виконаної роботи буде тим більша, чим інтенсивнішим буде дихання.

Методика досліджень

Досліди провадили в осінній період, на ізолюваних симетричних *m. sartorius* однієї і тієї ж жаби. Проксимальну частину м'язів виділяли з прилеглою частиною тазової кістки, для чого останню лезом для гоління роз'єднували на ліву і праву половини. Один з м'язів працював в анаеробних умовах, другий — на повітрі. Реєстрували: роботу — міографічно на кімографі; звільнену енергію, у вигляді тепла з допомогою термоелектричного диференційного мікрокалориметра [8]. Анаеробні умови створювали продуванням через камеру мікрокалориметра ємкістю 10 см³ понад 2 л азоту, що забезпечувало концентрацію кисню, нижчу ніж у повітрі понад у 200 разів. Подразнення м'яза починали через 30 хв після продування і припиняли при зниженні амплітуд скорочень — на 90—95%. Отвір, через який проходила нитка міографа, герметизували краплею рицинової олії. Пряме подразнення здійснювали прямокутними надпороговими імпульсами частотою 1 гц. М'яз піднімав вантаж вагою 10 г.

У другій серії дослідів окремо реєстрували роботу і звільнену енергію до і в період розвитку стомлення, для чого подразнення провадили з 10-хвилинною перервою (на початку періоду стомлення). На форму ергограми це істотно не впливало.

Результати досліджень та їх обговорення

Результати досліджень першої серії наведені в табл. 1.

При попарному порівнянні [6] достовірної різниці ні для виконаної роботи ($t_a=0,2$; $p>0,8$), ні для звільненої енергії ($t_a=0,1$; $p>0,9$) знайдено не було.

Звідси можна зробити висновок, що джерело енергопостачання в обох випадках однакове, тобто ним є гліколіз.

Відсутність істотної ролі дихання, на нашу думку, слід пов'язати з невеликим числом мітохондрій у білих м'язах, до яких належить і *m. sartorius*, а також малою проникністю кисню в м'язи, тим більш за відносно короткий проміжок роботи.

Між тим енергетичні можливості гліколізу достатні для забезпечення виконаної роботи.

Згідно з даними літератури [3], 4 мг глікогену, розкладаючись до молочної кислоти, звільнюють 0,75 кал, тобто 3,14 дж. При 1%-ній концентрації глікогену в м'язах [9] і вазі використаних у досліді м'язів понад 100 мг, останні утримують його близько 1 мг. Розклад тільки половини цієї кількості приведе до звільнення 0,39 дж енергії, що наближається до одержаної величини.

Привертає увагу також висока механічна ефективність м'яза, яка становить близько 32%, що значно перевищує можливу максимальну величину (25%) при енергоутворенні за рахунок окисного фосфорилування [3].

Таблиця 1
Звільнення енергії і виконана робота при ізотонічних скороченнях до стомлення частотою 1 гц в анаеробних умовах і на повітрі

Умови дослідів	Кількість дослідів	Виконана робота, 10^{-3} дж	Звільнена енергія, 10^{-3} дж
Анаеробні	11	$114,14 \pm 10,03$	$355,7 \pm 36,7$
На повітрі	11	$114,68 \pm 10,43$	$355,0 \pm 35,0$
$d_m + m_d$		$0,54 \pm 2,69$	$0,7 \pm 10,1$
Достовірність різниці		$t_d = 0,2 \quad p > 0,8$ (недостовірно)	$t_d = 0,1 \quad p > 0,9$ (недостовірно)

Ряд дослідників [1, 4, 5, 7 та ін.] вказують на те, що в основі розвитку процесів стомлення лежить порушення енергозабезпечення. Одержані дані дозволяють пояснити їх механізм в досліджуваних умовах. В цілому потужність гліколізу визначається такими параметрами: 1) відношення $\frac{АДФ}{АТФ}$ 2) ферментативною активністю системи гліколізу; 3) концентрацією глікогену.

Причому, в зв'язку з невеликою енергетичною вартістю субстратів у гліколізі, має місце швидкий розклад глікогену при роботі [9]. По умовах кінетики ферментативних реакцій, зниження концентрації субстрату нижче деякої «критичної» величини і накопичення, відповідно, продуктів реакції неминуче приведе до різкого зниження швидкості реакції. Концентрація глікогену з цього моменту почне обмежувати швидкість гліколізу, зниження її викличе відповідне зменшення швидкості гліколізу. Все це створить передумови для порушення «steady state», дисоціації між витратами і утворенням енергії, що викличе зниження рівня АТФ і накопичення неорганічного фосфату (НФ). Накопичення НФ згідно з [5] викликає порушення функції м'яза і припиняє його діяльність. До цього ж спонукає і зниження рівня АТФ.

Важливо відзначити, що вміст глікогену може при цьому бути відносно високим, але, проте, не забезпечувати необхідної для «steady state» швидкості гліколізу.

Загальна кількість звільнюваної енергії залежатиме перш за все від різниці між наявною концентрацією глікогену і тією, при якій за даних умов діяльності починається зменшення швидкості гліколізу. Деяка кількість енергії звільниться ще в період від порушення «steady state» до припинення діяльності.

Виходячи з наведених міркувань, слід було б чекати, що період стомлення характеризується не тільки зниженням працездатності, але й зменшенням енергоутворення і, відповідно, енергозвільнення. Були проведені вимірювання виконаної роботи і звільненої енергії до і в період розвитку зниження амплітуди скорочень (табл. 2) до рівня незначних здригувань (в умовах описаних раніше).

Видно, що період розвитку стомлення визначається як зниженням працездатності, так і зменшенням звільненої енергії. Проте, працездатність зменшується все ж більше,

Таблиця 2
Звільнена енергія і виконана робота до і в період розвитку стомлення при ізотонічних скороченнях частотою 1 гц

Період роботи	Кількість дослідів	Виконана робота, 10^{-3} дж	Звільнена енергія, 10^{-3} дж
До стомлення	11	$59,3 \pm 4,1$	$173,6 \pm 21,2$
При стомленні	11	$32,3 \pm 3,3$	$110,8 \pm 13,8$
$d_m \pm m_d$		$27,0 \pm 2,6$	$62,8 \pm 9,0$
Достовірність різниці		$t_d = 10 \quad p < 0,001$	$t_d = 7 \quad p < 0,001$