

где P_{O_2} — напряжение кислорода в растворе, уравновешенном с атмосферой воздуха, P'_{O_2} — напряжение кислорода над плоскостью мембраны до ее разрушения, P''_{O_2} — напряжение кислорода над плоскостью мембраны после ее разрушения, R — диффузионное сопротивление отверстия, R_m — диффузионное сопротивление мембраны, R_1 — диффузионное сопротивление слоев раствора, расположенных ниже плоскости мембраны.

Как известно [5], диффузионное сопротивление отверстия определяется: $R = \frac{\pi d}{4D}$ (3), где d — диаметр отверстия, D — коэффициент диффузии.

Используя выражения (1), (2), (3), получаем:

$$R_m = \frac{\pi d (P'_{O_2} - P''_{O_2})}{4D (P_{O_2} - P'_{O_2})}.$$

Определенное таким образом диффузионное сопротивление липидного бислоя составило $(0,75 \pm 0,13) \cdot 10^3$ с/см, что соответствует проницаемости $(1,63 \pm 0,28) \cdot 10^{-3}$ см/с.

Как установлено ранее, величина проницаемости эритроцитарной мембраны к кислороду по порядку величины приближается к 0,1 см/с [7,8]. Сравнение этой величины с полученными данными свидетельствуют в пользу того, что транспорт кислорода через эритроцитарную мембрану осуществляется не только путем физической диффузии.

Л и т е р а т у р а

1. Березовский В. А., Петунин Ю. И., Сушко Б. С. К вопросу о механизмах транспорта кислорода через биологические мембраны. — Цитология, 1976, 18, № 1, с. 53—57.
2. Березовский В. А., Горчаков В. Ю., Сушко Б. С. Кинетика транспорта кислорода через осадочные фосфолипидные пленки. — Физиологический журнал, 1977, 23, № 5, с. 641—644.
3. Сушко Б. С. К методике изготовления открытых платиновых микроэлектродов для хроноамперометрического определения кислорода в клетках и тканях. — В кн.: Полярнографическое определение кислорода в биологических объектах. Киев, 1972, с. 108.
4. Россельс А. Н. Фосфолипидные модели клеточных мембран. — В кн.: Структура и функция биологических мембран. М., 1971, с. 312.
5. Хил О. Фотосинтез. — М.: Мир, 1972. 314 с.
6. Mueller P., Rubin D. O., Tien H. T., Wescott W. S. Methods for the formation of single bimolecular lipid membranes in aqueous solution. — J. Phys. Chem., 1963, 67, p. 534—535.
7. Roughton F. J. W. Progress in Biophysics. — London, 1959, 9 chap. 2, p. 56—103.
8. Franco F., Hershey D. Membrane resistance and diffusion coefficients: the intact red cell. In: Blood oxygenation. N. Y. 1970, p. 62.

Отдел физиологии дыхания
Института физиологии им. А. А. Богомольца
АН УССР, Киев

Поступила в редакцию
8.XII 1977 г.

УДК 612.745.5

В. М. Прудников, А. М. Бахарев

ИЗМЕНЕНИЕ КАЛОРИЧЕСКОГО ЭКВИВАЛЕНТА РАБОТЫ ПРИ УТОМЛЕНИИ ИЗОЛИРОВАННОЙ СКЕЛЕТНОЙ МЫШЦЫ

Установлено, что при утомлении изолированной скелетной мышцы изменяется соотношение между выделенным мышцей теплом и выполненной работой [1, 3, 5, 10—12]. Среди возможных причин, обуславливающих такое явление, выделяют нарушение эффективности анаэробного ресинтеза АТФ [13], дискоординацию процессов затраты и ресинтеза макроэргов [3], разобщение окислительного фосфорилирования [5]. Однако

экспериментальных данных, указывающих на конкретные механизмы снижения механической эффективности при утомлении, все еще недостаточно.

Проведенные нами ранее исследования показали [4], что при стимуляции мышц до глубокого утомления отношение выделенного тепла к выполненной работе, калорический эквивалент работы (КЭР) уменьшается, что соответствует увеличению механической эффективности. Это, в первую очередь, обусловлено уменьшением интенсивности дыхательного ресинтеза АТФ в процессе утомляющей деятельности мышцы. Отсутствие снижения механической эффективности в этих исследованиях, по-видимому, было связано с тем, что оценивалась суммарная эффективность выполненной работы до глубокого утомления, а не эффективность работы уже утомленной мышцы.

Нами проведена оценка и анализ калорического эквивалента работы глубоко утомленной мышцы.

Методика исследований

Опыты проведены в осенне-зимний период на парных изолированных портняжных мышцах лягушек весом 80—120 мг.

Прямую стимуляцию мышцы осуществляли с помощью стимулятора «ЭСЛ-1» прямоугольными импульсами. Длительность импульса 1 мс, частота — 1 имп, напряжение 5 В. Мышца работала в изотоническом режиме с грузом 10 г. Сокращение регистрировали миографически на кимографе. Теплопродукцию измеряли с помощью микрокалориметра [6] и регистрировали электронным самописцем «ЭПП-09 МЗ», на который подавали усиленный усилителем «И-37» сигнал термобатарей калориметра. Общая чувствительность установки $3,93 \times 10^{-3}$ Дж/см² диаграммной ленты самописца. Постоянная времени микрокалориметра 90 с.

Для изолированного исследования КЭР в утомленной мышце нами была проведена серия опытов со стимуляцией мышцы до глубокого утомления (падение амплитуды сокращений на 95—98% от максимальной), после чего мышце предоставлялся 15 мин отдыха и проводилась повторная стимуляция до падения амплитуды сокращений мышцы также на 95%. Исследования проводились в аэробных (95% O₂ и 5% CO₂) и анаэробных (95% N₂ и 5% CO₂) условиях.

Кроме того были проведены опыты по измерению теплообразования полностью утомленных мышц и при искусственном разобщении электромеханического сопряжения в глубоко утомленных мышцах с помощью гипертонического раствора NaCl (270 ммоль/л). Функциональное состояние возбудимого звена мышцы в опытах с действием разобщителя оценивалось визуально по амплитуде потенциала действия, регистрируемого внеклеточно с помощью усилителя «УБП 1-02» и осциллографа «С1-19Б».

Исследовали также восстановление работоспособности глубоко утомленных мышц после 4 ч пребывания их в растворе Рингера. Статистическую обработку полученных данных проводили на ЭВМ «МИР-1». Принятая в опытах достоверность — $p < 0,05$.

Результаты исследований и их обсуждение

Как показали проведенные исследования, при повторной стимуляции глубоко утомленных мышц КЭР значительно возрастает в аэробных условиях (см. таблицу). При этом форма эргограммы мышц после отдыха напоминает участок эргограммы мышцы до отдыха, соответствующий периоду глубокого утомления (см. рисунок).

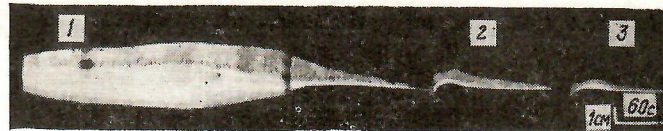
Незначительная величина выполненной при повторной стимуляции мышцы работы (11%) и данные литературы [2, 7] позволили предположить, что наблюдаемый рост КЭР обусловлен повышением тепловых потерь при аэробном ресинтезе макроэргов вследствие разобщения окислительного фосфорилирования. Однако проведенное сравнение рассчитываемого КЭР для повторной стимуляции глубоко утомленных мышц в аэробных и анаэробных условиях показало (см. таблицу), что его увеличение существенно не зависит от условий инкубации. Так, если величина прироста КЭР в аэробных условиях составила 57%, то в анаэробных — 55% ($p > 0,6$).

Следовательно, увеличение КЭР при повторной стимуляции глубоко утомленных мышц практически не связано с разобщением окислительного фосфорилирования. По-

этому следует проанализировать другие источники образования тепла в мышце, которые могли бы привести к росту этого показателя как в аэробных, так и в анаэробных условиях.

Возможно, что источником дополнительного тепла в глубоко утомленной мышце является увеличение так называемой фракции «отставленной» анаэробной теплопродукции, отражающей усиление анаэробного ресинтеза АТФ [13].

Если это так, то при третьей стимуляции глубоко утомленных мышц должен наблюдаться прирост работоспособности. Однако наши исследования показали, что третья



Форма эргограмм при стимуляции мышцы до глубокого утомления (1), при повторной стимуляции после 15 мин отдыха (2) и при третьей стимуляции после 15 мин отдыха (3).

Калибровка относится только к периодам работы мышцы.

стимуляция (после 15 мин отдыха) сопровождалась еще большим снижением работоспособности (см. рисунок) и увеличением КЭР на 68%.

Предположение же о том, что рост КЭР связан с нарушением самого механизма анаэробного ресинтеза АТФ, уменьшением его эффективности и, соответственно, увеличением тепловых потерь на единицу образуемой АТФ, не подтверждается ни биохимическими данными [9], ни нашими наблюдениями, свидетельствующими о значительном (50—100%) восстановлении работоспособности глубоко утомленных мышц, если отдых длится порядка 4 ч.

Изменение калорического эквивалента работы (Q/A) глубоко утомленных мышц

Условия исследования	n	$Q/A (M+m)$		p
		до отдыха	после отдыха	
Аэробные	9	$3,80 \pm 0,11$	$5,95 \pm 0,79$	$p_1 < 0,001$
Анаэробные	6	$3,72 \pm 0,18$	$5,75 \pm 0,69$	$p_1 < 0,001$
p		$p_2 > 0,1$	$p_2 > 0,6$	

Примечание. p_1 —достоверность различия величин по горизонтали; p_2 —достоверность различия величин по вертикали.

По нашему мнению, важное значение в повышении КЭР в утомленных мышцах может иметь нарушение при этом электромеханического сопряжения [8]. В этом случае будет выделяться значительное количество тепла активации, так как амплитуда потенциала действия изменяется незначительно, но существенно уменьшается амплитуда сокращения, а, следовательно, и теплопродукция, связанная с выполняемой работой. Поэтому в рассчитываемом КЭР знаменатель уменьшится гораздо быстрее, чем числитель, а это, соответственно, приведет к увеличению дроби.

Для проверки данного предположения были проведены исследования величины теплообразования глубоко утомленных мышц, подвергнутых трех-четырёхкратной повторной стимуляции, в результате чего они теряли способность совершать внешнюю работу. При этом выделилось в расчете на один импульс раздражения $9,9 \times 10^{-4}$ Дж/г тепла.

Близкое значение величины теплообразования было получено в наблюдениях, в которых глубоко утомленная мышца погружалась еще на 30 мин в гипертонический раствор NaCl, который, согласно литературным данным [8], является разобщителем электро-

механического сопряжения. В этом случае при отсутствии внешней работы выделилось $9,0 \times 10^{-4}$ Дж/г тепла в расчете на один импульс раздражения.

Если вычесть выявленное количество тепла активации из общего теплообразования и рассчитать после этого КЭР для опытов со стимуляцией мышцы до глубокого утомления и опытов с повторной стимуляцией глубоко утомленных мышц, то получим величины этого показателя, соответственно, 3,23 и 3,93, различие между которыми составляет 21%. В то же время различие средних значений КЭР в этих опытах с учетом тепла активации значительно больше (3,72 и 5,76 соответственно) и составляет 55%. Это указывает на то, что тепло активации может составлять существенную часть в величине теплообразования утомленной мышцы, и, следовательно, о преимущественной направленности энергообеспечения при этом функции возбудимого звена.

Эти наблюдения, с одной стороны, подтверждают нарушения электромеханического сопряжения при утомлении мышцы, а с другой стороны, заставляют искать и другие источники образования тепла, которые приводят к росту КЭР как в аэробных, так и в анаэробных условиях. Таким образом, проведенные исследования показали, что выполнение глубоко утомленными мышцами внешней работы сопровождается увеличением КЭР, связанным с нарушением электромеханического сопряжения и удельным ростом при этом энергообеспечения возбудимого звена.

Л и т е р а т у р а

1. Агафонов В. В. Энергоутворения в ізолюваному скелетному м'язі жаби при ізотонічних скороченнях до стомлення.— Фізіол. журн., 1975, 21, № 1, с. 124—126.
2. Иванов К. П. Биоэнергетика и температурный гомеостазис.— М.: Наука, 1972.— 172 с.
3. Козлов А. Г. Обмін макроергів і теплоутворення за умов м'язового стомлення.— Укр. біохім. журн., 1973, 45, № 4, с. 393—397.
4. Прудніков В. М. Динаміка відновлення працездатності та відновної теплопродукції при стомленні скелетного м'яза жаби.— Фізіол. журн., 1976, 22, № 1, с. 61—64.
5. Путилин Н. И. Динамика энергетических показателей внутренних органов и скелетных мышц при утомлении и переутомлении.— Теор. и практ. вопросы терморегуляции в норме и патол. Тез. докл. Л., 1974, с. 14—16.
6. Путилин Н. И., Чимисов Ю. М., Геращенко О. А., Карпенко В. Г., Горбань Е. Н., Хрипко П. Л. Дифференциальный калориметр для медико-биологических исследований. Авт. свид. № 298841 от 25. XII. 1969 г. Опубликовано 16.III 1971, Бюл. № 11.
7. Хаскин В. В. Энергетика теплообразования и адаптация к холоду.— Новосибирск: Наука, 1975.— 200 с.
8. Циркин В. И. Скелетная мышца как модель многозвеньеовой утомляемой системы.— Физиол. журн. СССР, 1971, 57, № 1, с. 68—73.
9. Ambrosoli G., Di Prampero P. E., Ceretelli P. L'influenza del contenuto in fosfato (PC+ATP) sul rendimento meccanico del muscolo.— Boll. soc. ital. biol. sper., 1969, 45, N 11, p. 768—771.
10. Fenn W. O. A quantitative comparison between the energy liberated and the work performed by the isolated sartorius muscle of the frog.— J. Physiol., 1923, 58, p. 175—203.
11. Fisher E. The oxygen consumption of isolated muscle for isotonic and isometric twitches.— Amer. J. Physiol., 1931, 96, p. 78—88.
12. Godfraind—de Becker A. Heat production and fluorescence changes of toad sartorius muscle during aerobic recovery after a short tetanus.— J. Physiol. (Brit.), 1972, 223, N 3, p. 719—734.
13. Hill A. V. *Trails and trails in Physiology*. London, 1965. 374 p.
14. Hill D. K. The time of course of evolution of oxidative recovery heat of frog's muscle.— J. Physiol., 1940, 98, N 4, p. 454—459.

Кафедра нормальной физиологии
Киевского медицинского института

Поступила в редакцию
2.III 1978 г.