

7. Дардымов И.В. Женьшень, элеутерокок. (К механизму биологического действия). — М.: Наука, 1976. — 182 с.
8. Каплан В.Я., Цыренжапова О.Д., Шантанова Л.Н. Оптимизация адаптивных процессов организма. — М.: Наука, 1990. — 94 с.
9. Лунандин А.В. О роли катехоламинергических синапсов в механизме формирования адаптаций при участии полифенольных адаптогенов // Физиол. журн. СССР. — 1989. — 75, № 8. — С. 1082—1088.
10. Меерсон Ф.З. Адаптация, стресс и профилактика. — М.: Наука, 1981. — 278 с.
11. Попович И.Л., Стеценко Г.И., Ивасивка С.В. Ксенобиотико-адаптогенная концепция механизма действия питьевых лечебных вод // Актуал. пробл. медицины и биологии. — К.: Б.и., 1990. — 1. — С. 227—236.
12. Савицький І.В. Біологічна хімія. — К.: Вища школа, 1973. — 486 с.
13. Nakamura J., Shigeyuki T., Noboru O. et al. An assessment of gastric ulcers in vivo: enhancement of urinary recovery after oral administration of phenolsulphonphthalein in rats // J.Pharm. Dyn. — 1984. — 7, № 7. — P. 485—491.

Ин-т фізіології ім. О.О.Богомольця
НАН України, Київ

Матеріал надійшов
до редакції 13.09.93

УДК 612.741

Ю.А.Коряк

Сравнение сократительных свойств мышц нижних конечностей у человека

Скорочувальні властивості м'язів-згинувачів стопи, представлені переднім великогомілковим м'язом (ВГМ), і розгиначів — триголовим м'язом гомілки (ТМГ), оцінювали за механічними параметрами довільних і електрично визваних скорочень у 11 практично здорових людей віком від 15 до 17 років. Усі обстежені виявили толерантність до супрамаксимальної сили електричного подразнення *n. tibialis та in. peroneus profundus* частотою $150 \text{ імн.}\cdot\text{с}^{-1}$ (для ТМГ), а також $150 \text{ імн.}\cdot\text{с}^{-1}$ і $250 \text{ імн.}\cdot\text{с}^{-1}$ (для ВГМ). ВГМ проявив високі прискорені і прискорено-силові властивості ($P < 0,05$ — $0,001$); ТМЗ — високі силові показники ($P < 0,05$ — $0,01$). Величина силового дефіциту, яку виявили при довільному скороченні цих м'язів була меншою у ВГМ і більшою у ТМЗ ($P < 0,05$). Результати дозволять припустити, що відмінність у скорочувальних властивостях м'язів, які вивчали, зумовлена різним питомим вкладом периферичних і центрально-нервових факторів.

Введение

В многочисленных исследованиях для оценки сократительных свойств скелетных мышц у человека использовали параметры электрически вызванного одиночного сокращения [20, 22, 26]. В качестве объекта исследования использовали, в основном, мелкие мышцы рук [20, 22], стопы [22, 26], лица [20]. Вместе с тем были исследования [17] по изучению сократительных свойств больших и дистальных мышц конечности, выполняющих важную функцию в локомоторном акте, поддержании позы. Однако эти исследования ограничивались, во-первых, применением субмаксимальной силы электрического раздражения, которая вызывала приблизительно 30 %-ю

силу сокращения мышц, во-вторых, исследовали только скоростные свойства мышц. В литературе практически отсутствуют данные по сравнению функциональных свойств мышц-антагонистов одного сустава. Было выполнено несколько исследований в которых сравнивали сократительные свойства двух групп мышц-сгибателей и разгибателей плеча [8], а в другом [7], помимо исследований мышц-антагонистов плеча, оценивали сократительные свойства мышц-антагонистов голеностопного сустава. Авторы этих работ использовали методические приемы, которые, как уже указывалось [17], имеют ряд недостатков. В этой связи, полученные результаты [7, 8, 17] не могут вносить прямой вклад в понимание сократительного механизма мышц. Мы предполагаем, что информация, полученная при использовании частот стимуляции для развития полного (слитного) тетанического напряжения быстрых и медленных скелетных мышц у человека может быть полезной для понимания изменений в сократительных механизмах, ответственных за функциональные свойства мышц.

Цель нашей работы — попытаться оценить механические характеристики разных мышц нижних конечностей в условиях их изометрических произвольных (волевых) и электрически вызванных (непроизвольных) сокращений у молодых людей.

Методика

В исследовании принимали участие 11 молодых людей, без каких-либо заметных клинических неврологических заболеваний, в возрасте 15—17 лет (средний возраст $16,3 \pm 1,2$ лет, массой $66,8 \pm 7,8$ кг, ростом $169,8 \pm 8,9$ см). Все участники эксперимента были добровольцами и вели обычный двигательный образ жизни.

Сократительные свойства мышц-антагонистов голеностопного сустава — передней большеберцовой мышцы (ПБМ) и трехглавой мышцы голени (ТМГ), изучали в условиях их изометрического сокращения, с использованием метода тендометрии, позволяющего регистрировать активность отдельной мышцы по степени изменения напряжения их дистального сухожилия [6]. Установка для регистрации электрически вызванного и произвольного сокращения ТМГ или ПБМ была описана ранее [2—4]. Максимальную силу изометрического одиночного сокращения (ОС) и тетанические ответы мышечного сокращения регистрировали в ответ на электрическое раздражение одиночными или ритмическими тетаническими импульсами соответственно, прямоугольной формой супрамаксимальной силы, приложенной к *p. tibialis* или *p. peroneus profundus*. Критерием супрамаксимальной силы электрического раздражения была сила раздражения, превышающая на 30—40 % силу, при которой впервые достигался максимальный электрический ответ мышцы (М-ответ). Одиночные и ритмические тетанические импульсы подавали от нейромышечного стимулятора ЭСУ-1 через изолирующую приставку. Применяли импульсы длительностью 1 мс, частотой следования 150 имп.·с⁻¹ для ТМГ, а также 150 и 250 имп.·с⁻¹ для ПБМ [4].

Электрическую активность мышц измеряли биполярно Ag-AgCl электродами (диаметр 8 мм, межэлектродное расстояние 18 мм). Электроды располагали ниже, приблизительно на 3 см, начала головок *m. gastrocnemius* вдоль средней линии *m. soleus*. Место под электродами тщательно обрабатывали так, что межэлектродное сопротивление составляло менее 5.000 Ω. Потенциалы действия увеличивали усилителем УБП-1-02 с полосой пропускания 1,0—250 Hz и измеряли на запоминающем осциллографе С8-9А с

последующей записью на регистрирующем осциллографе К-115. Большой пластинчатый электрод заземления устанавливали в проксимальной части большеберцовой кости. Регистрацию тендограмм осуществляли на шлейфном осциллографе К-115.

Тестирование. В ответ на максимальный одиночный электрический стимул регистрировали механические параметры мышцы: силу ОС (F_{OC}), время сокращения (t_{OC}), время полурасслабления ($t_{1/2}$). Регистрировали также F_{OC} на парное раздражение [9], когда второй импульс наносили через 3, 4, 5, 10, 20 мс после первого [2, 4]. Каждый последующий стимул наносили в случайном порядке с интервалами 30 с после предыдущего. Затем испытуемые выполняли три максимальных произвольных сокращения при условии «сократить максимально сильно» с интервалом отдыха 1 мин между каждой последующей попыткой. Наибольшую величину сокращения принимали за показатель максимальной произвольной силы ($F_{пс}$). При условии «сократить максимально быстро и сильно» — определяли скоростно-силовые свойства мышц, используя относительные показатели, то есть время развития напряжения до 25, 50, 75 и 90 % максимума [2, 3]. После 5-ти мин отдыха наносили ритмическое тетаническое электрическое раздражение с определением максимальной тетанической силы сокращения ($F_{тс}$) и скоростно-силовых свойства мышц [4]. Максимальную скорость развития изометрического напряжения (dp/dt) определяли дифференцированием кривой «сила — время» с помощью аналоговой машины МН-10 м. В заключительной части выполняли калибровку динамометра, нагружая его весом 5 кг, и 1/5 амплитуды вертикального отклонения луча на экране осциллографа принимали за одну условную единицу силы сокращения.

Рассчитывали: величину тетанического индекса (ТИ) — отношение $F_{OC}/F_{тс}$; силовой дефицит (F_d) — разница между $F_{пс}$ и $F_{тс}$, выраженная в процентах к $F_{тс}$.

Статистика. В ходе статистической обработки результатов рассчитывали средние значения показателей, ошибки средних ($M \pm m$) и достоверность различий по критерию t Стьюдента с 5 %-ным уровнем достоверности.

Результаты

Согласно результатам исследований (таблица) все силовые показатели мышц-сгибателей стопы, в частности ПБМ, были существенно ниже по сравнению с мышцами-разгибателями — ТМГ. Так, величины F_{OC} , $F_{пс}$ и $F_{тс}$ ТМГ в среднем на 53,1; 32,1 и 41,0 % соответственно были больше по сравнению с показателями ПБМ ($P < 0,05 - 0,01$). Величина $F_{пс}$ как у ПБМ, так и у ТМГ, была постоянно меньше, чем $F_{тс}$ этих же мышц. Показатель F_d , то есть разница между $F_{пс}$ и $F_{тс}$, по двум исследованным мышцам составил в среднем $25,9 \% \pm 5,7 \%$ и $31,4 \% \pm 1,9 \%$ соответственно ($P < 0,05$).

Динамика изменения механического ответа изучаемых мышц при парном раздражении с разным межимпульсным интервалом и средние результаты изменения силы сокращения представлены на рис. 1 и рис. 2 соответственно. Крутизна падения силы сокращения с увеличением межимпульсного интервала характеризует временной ход активного состояния мышечных волокон. Из рис. 2 видно, что, во-первых, общая величина суммированного механического ответа мышц (амплитуда второго сокращения) в некоторых пределах возрастает по мере уменьшения интервала между импульсами. Во-вторых, активное состояние в мышечных волокнах ТМГ в среднем продолжительнее по сравнению с активным состоянием мышечных волокон

Изменение показателей электрически вызванных и произвольных механических свойств мышц-антагонистов голеностопного сустава у человека

Показатель	Объект исследования		Δ , %	Р
	Передняя большеберцовая мышца (ПБМ)	Трехглавая мышца голени (ТМГ)		
Сила одиночного сокращения (F_{oc}), усл. ед.	5,3 $\pm$ 0,8	11,1 $\pm$ 0,6	53,1	<0,01
Максимальная произвольная сила (F_{nc}), усл. ед.	22,9 $\pm$ 3,1	33,0 $\pm$ 2,8	32,1	<0,05
Сила тетанического сокращения (F_{tc}), усл. ед.	29,9 $\pm$ 8,9	50,7 $\pm$ 2,2	41,0	<0,01
Тетанический индекс (ТИ)	0,17 $\pm$ 0,01	0,22 $\pm$ 0,01	22,7	<0,05
Силовой дефицит (F_d), %	25,9 $\pm$ 5,7	31,4 $\pm$ 1,9	17,5	<0,05
Время до пика одиночного сокращения (t_{oc}), мс	84 $\pm$ 1,8	113 $\pm$ 2,3	25,7	<0,001
Время полурасслабления ($t_{1/2}$), мс	67,7 $\pm$ 3,1	99,7 $\pm$ 4,9	32,1	<0,01

ПБМ. Наибольший межимпульсный интервал при котором в среднем развивается максимальный сократительный ответ мышц составил у ПБМ — 5 мс, а у ТМГ — 10 мс. При интервалах между импульсами 3—5 мс сила сокращения ПБМ в среднем одинакова, хотя наибольшая сила сокращения достигается при межимпульсном интервале 3 мс ($P<0,01$). Сила сокращения ТМГ в среднем одинакова при межимпульсных интервалах 5—10 мс, но наибольшая сила сокращения впервые обнаруживается при интервале 5 мс ($P<0,01$). Увеличение или уменьшение межимпульсных интервалов выше указанных приводит к статистически значимому уменьшению амплитуды суммированного (второго) механического ответа исследуемых мышц. Вместе с тем относительный прирост силы сокращения на второй импульс при одних и тех же межимпульсных интервалах был существенно больше у ПБМ, чем у ТМГ ($P<0,001$).

Анализируя средние результаты, характеризующие временные параметры развития изометрического ОС разных мышц (см. рис. 1, таблица), мы обнаружили, что ПБМ и ТМГ значительно отличаются по скорости сокращения. Так, t_{oc} ПБМ в среднем составило 84,0 мс $\pm$ 1,8 мс, а $t_{1/2}$ —

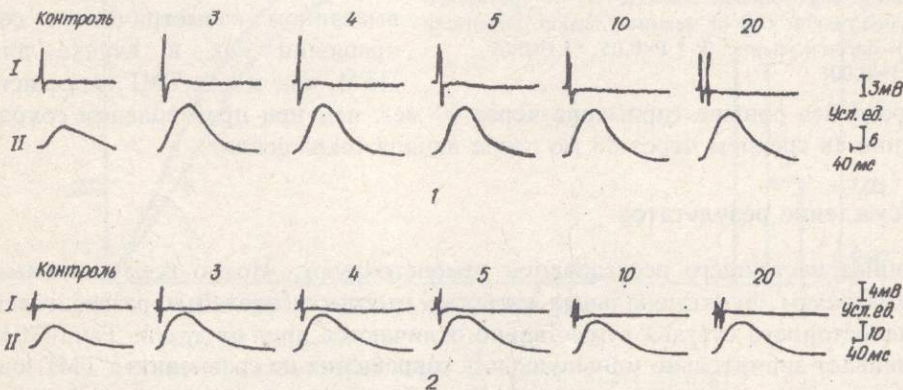


Рис. 1. Оригинальные записи электрических (I) и механических (II) ответов передней большеберцовой мышцы (1) и трехглавой мышцы голени (2) при одиночном (контроль) и парном раздражении. Цифры над записями — межимпульсные интервалы (мс).

67,7 мс±3,1 мс; у ТМГ эти показатели были больше на 25,7 % и 32,1 % соответственно ($P<0,01-0,001$). Другим показателем, характеризующим скоростные свойства мышц, является величина ТИ ($F_{oc}/F_{тс}$). Согласно нашим результатам (см. таблицу) величина ТИ у ПБМ составила в среднем $0,17\pm0,01$ и для ТМГ — $0,22\pm0,01$ ($P<0,05$).

Для того, чтобы сравнить скорость развития изометрического тетануса для разных мышц и у разных людей, напряжение выражали в процентах от максимума. На рис. 3 графически представлены усредненные результаты изменения изометрического напряжения и скорость этого изменения (dp/dt) в начале сокращения ПБМ и ТМГ. Как следует из анализа графиков, во-первых, скорость нарастания изометрического произвольного сокращения (при волевом усилии самого испытуемого) как ПБМ, так и ТМГ (см. рис.3,а), была значительно меньше по сравнению с электрически вызванным (непроизвольным) сокращением (см. рис.3,б), что проявляется по времени достижения любого относительного уровня напряжения мышцы. Причем, при произвольном сокращении отмечается гораздо большее «замедление» скорости подъема напряжения по сравнению с электрически вызванным сокращением. Во-вторых, скорость развития изометрического напряжения как при произвольном, так и электрически вызванном сокращении, была выше у мышц-сгибателей стопы — ПБМ, по сравнению с ТМГ.

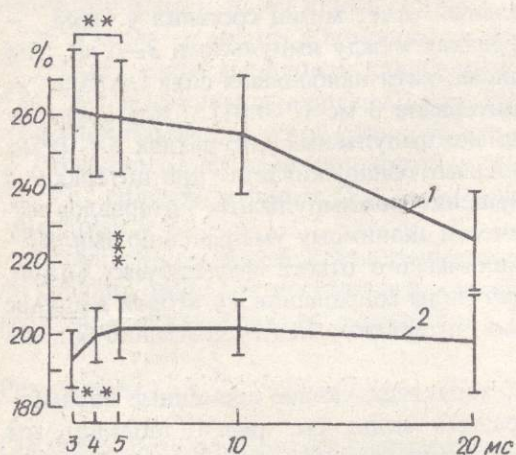


Рис. 2. Зависимость максимальной силы сокращения (% амплитуды парного раздражения) передней большеберцовой мышцы (I) и трехглавой мышцы голени (II) от межимпульсного интервала (мс). Здесь и на рис. 3: * $P<0,05$, ** $P<0,01$, *** $P<0,001$.

риговалась раньше (примерно через 40 мс), чем при произвольном сокращении (в среднем через 83 мс после начала сокращения).

Обсуждение результатов

Данные настоящего исследования демонстрируют, что по всем основным показателям функциональные свойства мышц-сгибателей и разгибателей голеностопного сустава существенно отличаются друг от друга. Так, ПБМ развивает значительно меньшую силу сокращения по сравнению с ТМГ как при максимальном произвольном, так и электрически вызванном тетаническом изометрическом сокращении. Мы предполагаем, что это определяется в значительной степени особенностями как их собственно-сократительных

Максимальная скорость нарастания относительного напряжения (% P_0 /мс) двух групп мышц в среднем мало отличалась (см. рис. 3,б, II). Когда t_{oc} сопоставлялось с максимальной скоростью развития изометрического электрически вызванного тетанического напряжения, то обнаруживались две различных популяции точек представляющих быструю ПБМ и медленную ТМГ (рис. 4). Анализ результатов, характеризующих максимальную величину dp/dt , показал, что этот dp/dt была постоянно больше при электрически вызванном изометрическом сокращении как в случае для ПБМ, так и для ТМГ, и регистрировалась раньше (примерно через 40 мс), чем при произвольном сокращении (в среднем через 83 мс после начала сокращения).

свойств (управляемой структурой), так и характером их центрально-нервного управления (управляющей структуры). Величина F_{TC} мышцы определяется прежде всего ее структурной организацией, в частности, суммарной площадью поперечного сечения (ППС) миофибрил и(или) мышцы [21], соотношением числа и толщины (диаметра) двух основных типов мышечных волокон [5]. Вероятно эти факторы и определяют различия в F_{TC} ПБМ и ТМГ, поскольку ППС, толщина и число волокон у мышц-разгибателей стопы больше, чем у сгибателей [12, 16]. Кроме того, суммарная ППС быстрых мышечных волокон также больше у мышц-разгибателей, чем у сгибателей [8], чей вклад в общее напряжение, развиваемое мышцей, существенен [10]. В обычных условиях сокращение мышц происходит при сокращении многих мышц-синергистов и антагонистов, действующих на данный и другие суставы. Поэтому одним из основных механизмов, определяющих F_{TC} в этих условиях, является межмышечная координация.

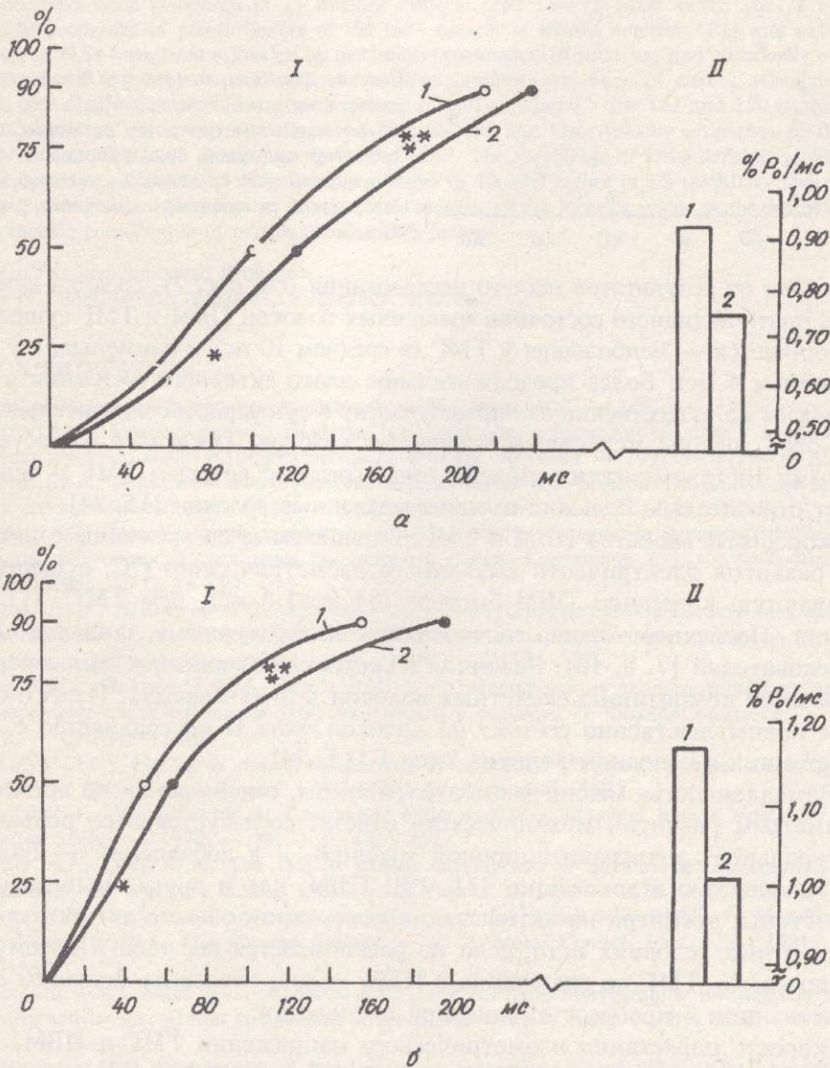


Рис. 3. Усредненные кривые «сила-время» взрывного произвольного (а) и электрически вызванного (б) сокращений передней большеберцовой мышцы (1) и трехглавой мышцы голени (2), выраженные в «относительных» значениях (I), и средняя максимальная скорость изменения силы в начале развития изометрического сокращения (II).

Количественным показателем совершенства центрального управления мышечным аппаратом может быть величина F_d : чем меньше эта величина, тем соответственно выше центральное (произвольное) управление мышечным аппаратом в задаче «развить $F_{пс}$ ». Анализ результатов нашего исследования показывает, что средняя величина $F_{пс}$ больше у ТМГ и меньше у ПБМ. Вместе с тем, величина F_d , выявляемая при максимальном произвольном сокращении этих мышц, меньше у ПБМ, чем у ТМГ (см. таблицу). Следовательно, можно предположить, что механизм центрального управления мышечным аппаратом у ПБМ более совершенен по сравнению с ТМГ.

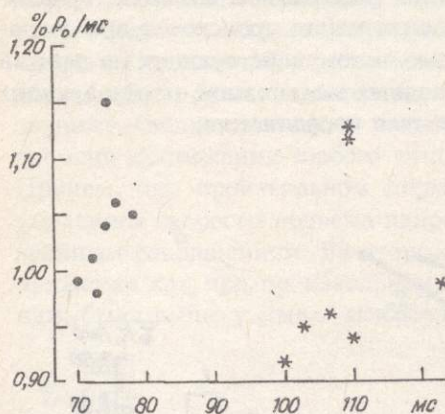


Рис. 4. Зависимость максимальной скорости нарастания относительного ($\% P_0$ /мс) напряжения при изометрическом тетаническом сокращении передней большеберцовой мышцы (кружочки) и трехглавой мышцы голени (звездочки) от времени одиночного сокращения (мс).

Исходя из результатов нашего исследования (см. рис. 2), средняя длительность плато активного состояния мышечных волокон ПБМ и ТМГ существенно отличается — наибольшая у ТМГ (в среднем 10 мс) и наименьшая у ПБМ (в среднем 4 мс). Более продолжительное плато активного состояния у ТМГ указывает на существенно значимое участие в суммарном сократительном ответе этой мышцы медленных мышечных волокон. Последнее согласуется с данными гистохимических исследований, согласно которым ТМГ у человека имеет относительно больший процент медленных волокон [15, 24].

Скоростные свойства ПБМ и ТМГ, оцениваемые по временным параметрам развития электрически вызванного изометрического ОС, существенно отличаются: в среднем ПБМ быстрее ($84 \text{ мс} \pm 1,8 \text{ мс}$), чем ТМГ ($113 \text{ мс} \pm 2,3 \text{ мс}$). Последнее хорошо соотносится с литературными данными других исследователей [7, 8, 13]. Различия в скоростных свойствах мышц отражают разную композицию скелетных волокон в этих мышцах. Известно, что ПБМ преимущественно состоит из волокон типа II по сравнению с ТМГ, содержащих в основном волокна типа I [15, 24].

«Замедленность» мышц-разгибателей стопы, оцениваемая по временным параметрам развития механического ответа, согласуется с ее ролью, как постральной, антигравитационной мышцей, и в добавлении — большой загруженностью в локомоции [11, 19]. ПБМ, как и другие мышцы-сгибатели стопы, несмотря на активацию в локомоции, обычно активны лишь в стандартных условиях и то, если не раскачивается вес тела. Поэтому «замедленность» ТМГ по сравнению с ПБМ можно объяснить большим ее использованием в процессе ежедневной активности.

Скорость нарастания изометрического напряжения ТМГ и ПБМ, как в произвольном, так и электрически вызванном сокращении, также различается. Возможно, что это обусловлено разной композицией (составом) волокон этих мышц. Сообщалось о различиях в скорости развития напряжения «быстрой» мышцы по сравнению с «медленной» [12]. Различие в кривой

«сила-время» произвольного сокращения исследованных мышц обусловлено, по-видимому, разной частотой импульсации мотонейронов, иннервирующих ПБМ и ТМГ, во время выполнения произвольных быстрых («взрывных») сокращений (движений). Можно предположить, что механизм повышения частоты импульсации мотонейронов у ПБМ более совершенен, чем у ТМГ, что и обеспечивает значительный и с большей скоростью прирост усилия у мышц-сгибателей стопы по сравнению с мышцами-разгибателями. Согласно результатам нашего исследования (см. таблицу) отношение F_{0c}/F_{rc} меньше у ПБМ, чем у ТМГ. Это также может приводить к различию в скорости нарастания произвольной силы ПБМ и ТМГ.

Yu. A. Koryak

A COMPARISON OF CONTRACTILE PROPERTIES OF HUMAN LEG MUSCLES

The physiological features of two antagonistic muscle groups, the dorsiflexors and plantarflexors of the ankle, have been compared in 11 healthy subjects aged 15—17 years ($\pm SE$; 16 ± 1.2 years). Contractile properties of plantarflexors of the foot, namely of tibialis anterior (TA) and extensors triceps surae (TS) have been estimated by mechanical parameters of voluntary and electrically evoked contractions. All test subjects exhibited tolerance to supramaximal force of electric stimulation of n.tibialis and n.peroneus profundus at a frequency of 150 impulses $\cdot s^{-1}$ (for TS) and 150 impulses $\cdot s^{-1}$ and 250 impulses $\cdot s^{-1}$ (for TA). TA displayed high velocity and force-velocity properties ($p < 0.05$ —0.001); TS had high force parameters ($p < 0.05$ —0.01). The magnitude of force deficiency observed during voluntary contraction of these muscles is lower in TA and higher in TS ($p < 0.05$). The results permit supposing that differences in contractile properties of the muscles under study depend on a various specific contribution of peripheral and CNS factors.

Institute of Medico-Biological Problems,
Ministry of Public Health of Russian Federation, Moscow

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гранин Р. Основы регуляции движений. — М.: Мир, 1973. — 367 с.
2. Коряк Ю.А. Сократительные свойства передней большеберцовой мышцы у спортсменов разных специализаций и неспортсменов // Физиол. человека. — 1991. — 17. — С. 81—88.
3. Коряк Ю.А. Функциональные свойства нервно-мышечного аппарата и факторная модель легкоатлетов-многоборцев // Науч.-спорт. вест. — 1990. — № 1. — С. 23—27.
4. Коряк Ю.А. Исследование скоростно-силовых свойств мышечного аппарата человека // Резерв. возможности организма спортсменов / Ред. Коражанов Б.Б. — Алма-Ата: КазИФК, 1985. — С. 86—97.
5. Коряк Ю.А., Шенкман Б.С., Кузнецов С.Л. Связь сократительных свойств мышцы с ее композицией // Адаптационно-компенсаторные и восстановительные процессы в тканях опорного двигательного аппарата. — К., 1990. — С. 184—185.
6. Коц Я.М., Абсалямов Т.М., Зорин В.П., и др. Модификация тендометрического метода измерения силы сокращения отдельных мышц у человека // Физиол. человека. — 1976. — 2. — С. 1045—1048.
7. Belanger A.G., McComas A.J. A comparison of contractile properties in human arm and leg muscles // Eur. J. Appl. Physiol. — 1985. — 54. — P. 326—330.
8. Buchthal F., Schmalbruch H. Contraction times and fiber in intact human muscle // Acta Physiol. Scand. — 1970. — 79. — P. 435—452.
9. Buller A.J., Lewis D.M. The rate of tension development in isometric tetanic contraction of mammalian fast and slow skeletal muscle // J. Physiol. — 1965. — 176. — P. 337—354.
10. Burke R.E. Motor units: anatomy, physiology, and functional organization // Handbook of Physiology, Sect. 1. The Nervous System. — V. II. Motor Control. Part. 1. — 1981. — P. 345—422.
11. Campbell K.M., Biggs N.L., Belanton P.L., Lehr R.P. Electrimyographic investigation of the relative activity among four components of the triceps surae // Amer. J. Phys. Med. — 1973. — 52. — P. 30—41.
12. Christensen M.D. Topography of terminal motor innervation in striated muscles from stillborn infants // Ibid. — 38. — P. 65—78.
13. Davies C.T.M., Mecrow I.K., White M.J. Contractile properties of the human triceps surae with some observations on the effects of temperature and exercise // Eur. J. App. Physiol. — 1982. — 49. — P. 255—269.