

Реакция скелетной мышцы у человека на снижение гравитации

Исследовали функциональные свойства трехглавой мышцы голени (ТМГ) у шести обследуемых, находящихся в условиях сниженной гравитационной нагрузки, вызванной воздействием «сухой» иммерсии, в течение 7 сут. После воздействия уменьшилась максимальная произвольная сила (МПС) на 33,8 % ($P < 0,01$), несущественно изменились тетаническое сокращение ($P_{тс}$) и сила одиночного сокращения ($P_{ос}$) - 8,2 и 9,9 % соответственно. Силовой дефицит увеличился на 44,1 % ($P < 0,01$). Время одиночного сокращения ($t_{ос}$) не изменилось, а время полурасслабления ($t_{1/2}$) уменьшилось на 5,3 %. Отношение $P_{ос}/P_{тс}$ уменьшилось на 8,7 % ($P < 0,01$). Длительность поверхностного потенциала действия увеличилась на 18,8 % ($P < 0,01$), а амплитуда и площадь уменьшились на 14,6 % ($P < 0,05$) и 2,8 % ($P < 0,01$) соответственно. Сравнение электрических и механических изменений мышцы, допускает, что в результате сниженных функциональных требований изменяются не только периферические процессы, ассоциируемые с сокращениями, но также центральная (моторная) «посылка» (команда), поступающая к исполнительному аппарату. Предполагается, что среди периферических факторов внутриклеточные процессы играют большую роль в ухудшении (ослаблении) регистрируемых механических параметров мышечных сокращений.

Введение

Физиологические свойства скелетных мышц показывают высокую приспособительную реакцию к различным экспериментальным условиям [19, 27]. Одним из таких условий может быть невесомость (гипогравитация), встречающаяся при космическом полете [27, 32], которая сопровождается значительным снижением количества выполняемых движений/сокращений мышц нижних конечностей. Изучение влияния неупотребления скелетных мышц указывает на снижение ряда показателей, характеризующих физиологические и морфологические свойства мышц [10, 23, 26]. Эти изменения коррелировали со снижением синтеза и увеличением скорости распада белка [11]. Кроме того обнаружено, что неиспользование мышц сопровождается уменьшением запасов креатинфосфата, гликогена и окислительных ферментов [11, 29]. Эти изменения могут быть причиной снижения работоспособности мышечного аппарата.

Данные, характеризующие влияние неиспользования на сократительную кинетику скелетных мышц у человека, весьма противоречивы. В большинстве случаев признано, что ограничение подвижности медлен-

ных мышц сопровождает (то) и время гласуется с оценкой жили изменений [44]. Изменения слабения мышцы отмечалось увеличением противоречивых вает и пик скорости медленной мышечного напряжения мышцы и концентрации, что изменение уменьшение сокращения

Настоящее исследование оценкой функций у человека, находясь. В качестве объектов ответов трехглавой антигравитационно

Методика

В эксперименте участвовали от 18 до 40 лет (средний 176,3 ± 10,5 кг), которые прошли специальную подготовку, в которой устойчивость информированы о цели письменное согласие

В качестве возмездия использовали модели горизонтального положения тканевой пленкой, Температура воды поддерживалась на уровне 37°C экспозиции мужчине с опытом тренировок. Функциональные исследования проводили дважды -

Для регистрации мышечной активности человека использовали закон разложения тановка для измерения сокращения отдельных мышц. Изометрические сокращения регистрировали электрическим раздражением импульсы длительно импульс [1, 2] от

ных мышц сопровождается укорочением времени одиночного сокращения (t_{oc}) и времени полурасслабления ($t_{1/2}$) [26, 38], но это не согласуется с оценкой быстрых мышц. Причем одни авторы не обнаружили изменений t_{oc} [26, 38, 40], а другие отмечали его замедление [44]. Изменения максимальной скорости развития напряжения и расслабления мышцы также противоречивы. Если в медленной мышце и отмечалось увеличение этих параметров, то в быстрой зарегистрированы противоречивые данные [38]. Неоднозначное изменение обнаруживает и пик скорости развития напряжения мышцы - уменьшается в медленной мышце и постоянен в быстрой [44]. Снижение механического напряжения мышцы не пропорционально уменьшению массы мышцы и концентрации сократительных белков [16, 17, 40]. Предполагают, что изменение электрической активности может определять уменьшение сократительных свойств в неиспользованной мышце [10].

Настоящее исследование является первой работой с количественной оценкой функциональных свойств отдельной мышцы в условиях *in situ* у человека, находящегося в условиях длительной «сухой» иммерсии. В качестве объекта изучения были выбраны параметры механических ответов трехглавой мышцы голени (ТМГ), являющейся постуральной, антигравитационной мышцей [13].

Методика

В эксперименте приняли участие 6 мужчин-добровольцев в возрасте от 18 до 40 лет (средний $22,7 \pm 3,5$), при росте от 168 до 180 см (средний $176,3 \pm 2,5$) и массой от 64 до 80 кг (средняя $68,5 \pm 2,4$), которые прошли специальный медицинский отбор и отличались высокой устойчивостью к ортостатической нагрузке. Обследованные были информированы о всех процедурах, применяемых в эксперименте и дали письменное согласие на участие в нем.

В качестве воздействия, имитирующего эффект гипогравитации, использовали модель «сухой» иммерсии [18]. Обследуемого помещали в горизонтальном положении в специальную ванну с высокоэластической тканевой пленкой, изолирующей поверхность тела от жидкости - воды. Температура воды была постоянной на уровне $33,4^\circ\text{C}$ и автоматически поддерживалась в течение всего воздействия (7 сут). Во время экспозиции мужчины постоянно находились под медицинским наблюдением. Функциональные свойства нервно-мышечного аппарата исследовали дважды - до и после иммерсионного воздействия.

Для регистрации механической активности скелетной мышцы у человека использовали метод тендометрии, основанный на физическом законе разложения сил по принципу параллелограмма. Методы и установка для измерения произвольной и электрически вызванной силы сокращения отдельной мышцы у человека описаны ранее [1-4, 6]. Изометрические одиночные и тетанические сокращения ТМГ вызывали электрическим раздражением *n. tibialis*, используя прямоугольные импульсы длительностью 1 мс супрамаксимальной силы и частотой 150 имп/с [1, 2] от нейромышечного стимулятора типа ЭСУ-1 через изо-

трехглавой мышцы голени в условиях сниженной гравитации «сухой» иммерсии, в которой максимальная про-
(0,01), несущественно изменила одиночного сокращения
ловый дефицит увеличился
сокращения (t_{oc}) не изменилось на 5,3 %. От-
($P < 0,01$). Длительность
ичилась на 18,8 % ($P <$
сь на 14,6 % ($P < 0,05$)
равнение электрических и
и, что в результате сни-
ются не только перифе-
рениями, но также цент-
поступающая к исполни-
среди периферических фак-
большую роль в ухудшении
параметров мышечных со-

показывают высокую при-
периментальным условиям
быть невесомость (гипогра-
полете [27, 32], которая
ичества выполняемых дви-
ей. Изучение влияния не-
снижение ряда показате-
морфологические свойства
ровали со снижением син-
[11]. Кроме того обнару-
ется уменьшением запасов
ферментов [11, 29]. Эти
работоспособности мышеч-

льзования на сократитель-
весьма противоречивы. В
ние подвижности медлен-

лирующую приставку. Для раздражения *n. tibialis*, использовали монополярный электрод - активный электрод (диаметром 1 см), который устанавливали под коленной ямкой (место наименьшего сопротивления), пассивный (размером 6 см × 4 см) - на нижней трети передней поверхности бедра. Большой электрод заземления (7,5 см × 6,5) устанавливали в проксимальной части голени между отводящими и раздражающими электродами. Электрическую активность (электромиографический сигнал или поверхностный потенциал действия - ППД - М-ответ) мышцы регистрировали поверхностными биполярными чашечными (8 мм) Ag-AgCl электродами с межэлектродным расстоянием 25 мм. Электроды располагали параллельно мышечным волокнам на уровне 6 см ниже головок *m. gastrocnemius* по средней линии *m. soleus*. По тендограмме изометрического одиночного сокращения в ответ на одиночный электрический стимул рассчитывали амплитуду (силу) сокращения мышцы (P_{oc}), время от момента нанесения раздражения до пика одиночного сокращения (t_{oc}), время от пика сокращения до половины расслабления ($t_{1/2}$) мышцы. ЭМГ активность *m. soleus* анализировали с определением амплитуды, длительности и площади негативной фазы ППД. При парном раздражении, когда второй импульс наносили через 3, 4, 5, 10, 20, 50 мс [1, 2, 7], определяли максимальную амплитуду (силу) сокращения мышцы. Произвольное сокращение ТМГ, развиваемое при максимальном волевом усилии самого обследуемого, регистрировали трижды с интервалами отдыха не менее 1 мин между каждой последующей попыткой и наибольшую величину принимали за показатель МПС. По тендограмме изометрического произвольного сокращения, выполненного по команде «сократить максимально быстро и сильно», рассчитывали время достижения относительного уровня (% от МПС). Аналогично определяли время нарастания электрически вызванного сокращения при стимуляции *n. tibialis* частотой 150 имп/с [2, 7] и время снижения тетанического напряжения мышцы после нанесения последнего импульса в тетанической серии. Амплитуда (сила) тетанического сокращения (P_{tc}) являлась количественным показателем максимальной силы сокращения мышцы. Рассчитывали также максимальную скорость (dP/dt) развития произвольного и электрически вызванного P_{oc} и P_{tc} . По разнице между P_{tc} и МПС, отнесенной к P_{tc} и выраженной в процентах, определяли величину силового дефицита (P_d).

После 4-5 мин полного отдыха оценивали утомляемость скелетной мышцы. Сократительные свойства ТМГ тестировали путем супрамаксимальной стимуляции (50 имп/с) *n. tibialis* стандартной серией из 60 одноконтрактных сокращений, отдельных с 1-секундными интервалами отдыха [15]. Механические и электрические ответы мышцы записывали на протяжении 1 с после начала тетанизации нерва, а затем короткими (около 0,2 с) отрезками в конце каждого сокращения. Рассчитывали индекс утомления (ИУ) по отношению средней силы 5 последних сокращений к средней силе 5 первых сокращений [4, 5]. Электрическую активность *m. soleus* оценивали по амплитуде, длитель-

ности и площади ритмического сокращения.

Результаты обследования студентов и непа-

Результаты

Результаты настоящих исследований в области физиологии и электробиологии этих изменений в сокращениях. Электробиологическим эффектом неупотребления и одиночные ответы были получены на

Средние результаты сниженных функций в таблице. У всех обследованных на 33,8 % ($P < 0,01$) несущественно изменилось $\pm 1,4$ против 14,2 % (ответственно). Значение центральной нервной системы аппаратом (25,4 $\pm$ 3,1 против 14,2 % в таблице). Анализ парного раздражения 10, 20, 50 мс после стимуляции в этих условиях 4-10 мс (рис. 1). Значение сверхуказанных значений ($P < 0,01$) напряжения мышц кривых при одном приросте силы сокращения в сравнении с контролем.

У человека максимальное сокращение - сокращение максимального стимула (максимальная регистрируемая реакция) и один из показателей, что в мерсии. Амплитуда 14,6 % ($P < 0,01$). Площадь ППД по таблице). Описанные существенные механические. Сопутствующая не обнаружила су-

tibialis, использовали моно- (диаметром 1 см), который на наименьшего сопротивление на нижней трети передней поверхности (7,5 см × 6,5) усиления между отводящими и разгибательной активностью (электромиография действия - ППД - М-ответ) чашечными (8 мм) электродными 25 мм. Электроды на уровне 6 см ниже *m. soleus*. По тенденции в ответ на одиночный стимул (силу) сокращения раздражения до пика одиночного сокращения до половины расстояния *m. soleus* анализировали с площадью негативной фазы импульс наносили через электроды максимальную амплитуду сокращения ТМГ, развиваемого обследуемого, регистрируемое 1 мин между каждой стимуляцией принимали за показатель произвольного сокращения максимально быстро и сильно, достигая уровня (% от амплитуды электрически вызванного сокращения частотой 150 имп/с [2], сокращения мышцы после нанесения стимула). Амплитуда (сила) сокращения количественным показателем считывали также максимальную и электрически вызванную МПС, отнесенной к $R_{тс}$ причину силового дефицита

и утомляемость скелетной мускулатуры исследовали путем супрамаксимальной стимуляции стандартной серией из 60-секундными интервалами ответов мышцы записывали стимуляцию нерва, а затем каждого сокращения. Расчет средней силы 5 последних сокращений [4, 5]. По амплитуде, длительности

и площади негативной фазы ППД в конце 1- и 121-секундного ритмического сокращения мышцы.

Результаты обрабатывали с помощью параметрического критерия *t* Стьюдента и непараметрического критерия Вилкоксона.

Результаты

Результаты настоящего исследования - в существенном изменении механической и электрической активности скелетной мышцы, и важность этих изменений в различиях произвольных и электрически вызванных сокращениях. Электрические и механические изменения связаны с эффектом неупотребления мышцы, поскольку контрольные тетанические и одиночные ответы (сокращения) после иммерсионного воздействия были получены на одной и той же конечности (мышце) у человека.

Средние результаты изменения силовых свойств ТМГ в результате сниженных функциональных требований (запросов) представлены в таблице. У всех обследуемых отмечалось уменьшение МПС в среднем на 33,8 % ($P < 0,01$). Показатель электрически вызванных $R_{ос}$ и $R_{тс}$ несущественно изменился по отношению контрольной величины ($12,8 \pm 1,4$ против $14,2 \pm 1,9$ и $65,6 \pm 3,5$ против $60,2 \pm 5,8$ кг соответственно). Значение R_d , показателя количественно характеризующего центральную (нервную) команду произвольного управления мышечным аппаратом, после иммерсии увеличилось в среднем на 44,1 % ($25,4 \pm 3,1$ против $45,4 \pm 4,9$ % соответственно; $P < 0,01$, см. таблицу). Анализ результатов изменения силы сокращения ТМГ при парном раздражении, когда второй импульс наносили через 3, 4, 5, 10, 20, 50 мс после первого, показал, что наибольшая сила сокращения в этих условиях отмечается при интервалах между импульсами 4-10 мс (рис. 1). Уменьшение или увеличение межимпульсного интервала сверхуказанных значений сопровождается существенным ее уменьшением ($P < 0,01-0,001$), не изменяя общей тенденции развиваемого напряжения мышцы. Одновременно изменяется характер расположения кривых при одном и том же межимпульсном интервале, относительный прирост силы сокращения после иммерсии был значительно больше по сравнению с контрольной величиной ($P < 0,05-0,01$).

У человека может быть исследована в условиях *in situ* связь возбуждения - сокращения посредством нанесения одиночного супрамаксимального стимула длительностью 1 мс на моторный нерв с сопутствующей регистрацией кривой развития силы сокращения (механического ответа) и одиночного ППД мышцы (М-ответа). Наши результаты показывают, что ППД *m. soleus* был существенно изменен после иммерсии. Амплитуда негативной фазы ППД уменьшилась в среднем на 14,6 % ($P < 0,01$) и увеличилась длительность на 18,8 % ($P < 0,01$). Площадь ППД после иммерсии уменьшилась в среднем на 2,8 % (см. таблицу). Описанные различия в изменении ППД не ассоциируются с существенным механическим изменением одиночного сокращения мышцы. Сопутствующая регистрация механического одиночного ответа ТМГ не обнаружила существенных изменений $R_{ос}$ (9,9 %; $P < 0,05$) и

Электрические и механические свойства скелетной мышцы у человека после длительной иммерсии ($M \pm m$, $n = 6$)

Показатель	До иммерсии (контроль)	После иммерсии	Δ , %
Максимальная произвольная сила, кг	49,1 $\pm$ 3,6	32,5 $\pm$ 3,4**	-33,8
Одиночное сокращение			
сила (P_{oc}), кг	14,2 $\pm$ 1,9	12,8 $\pm$ 1,4	-9,9
время (t_{oc}), мс	118,2 $\pm$ 3,6	118,8 $\pm$ 3,4	0,5
время полурасслабления ($t_{1/2}$), мс	93,7 $\pm$ 3,3	88,7 $\pm$ 3,8*	-5,3
максимальная скорость развития одиночного сокращения (dP_{oc}/dt), г/мс	210 $\pm$ 30	180 $\pm$ 20*	-14,3
Тетаническое сокращение			
сила (P_{tc}), кг	65,6 $\pm$ 3,5	60,2 $\pm$ 5,8	-8,2
максимальная скорость развития тетанического сокращения (dP_{tc}/dt), г/мс	520 $\pm$ 60	560 $\pm$ 70*	7,1
отношение силы одиночного сокращения к силе тетанического сокращения (P_{oc}/P_{tc})	0,23 $\pm$ 0,02	0,21 $\pm$ 0,02**	-8,7
силовой дефицит (P_d), %	25,4 $\pm$ 3,1	45,4 $\pm$ 4,9**	44,1
Поверхностный потенциал действия			
амплитуда, мВ	4,1 $\pm$ 0,6	3,5 $\pm$ 0,5**	-14,6
длительность, мс	10,4 $\pm$ 1,0	12,8 $\pm$ 0,7**	18,8
площадь негативной фазы, мВ · мс	21,6 $\pm$ 3,6	21,0 $\pm$ 3,4**	-2,8

* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$.

в кривой развития его времени: t_{oc} не изменилось (0,5 %; $P > 0,005$), тогда как $t_{1/2}$ уменьшилось в среднем на 5,3 % ($P < 0,05$). Максимальная dP_{oc}/dt , выраженная в абсолютных величинах, существенно снизилась (210 $\pm$ 30 против 180 г/мс $\pm$ 20 г/мс; $P < 0,05$). Нормализованная величина (% P_{oc}) dP_{oc}/dt уменьшилась в среднем на 5,3 % ($P < 0,05$). Отношение P_{oc}/P_{tc} уменьшилось на 8,7 % (см. таблицу).

Снижение МПС сопровождалось существенным замедлением времени (обратная величина скорости) развития произвольного изометрического сокращения мышцы (рис. 2,а, слева) и снижением максимальной dP_{tc}/dt (330 $\pm$ 40 против 230 г/мс $\pm$ 40 г/мс), когда выражали в

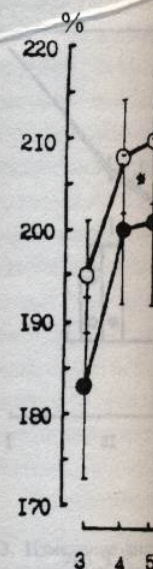


Рис. 1. Изменение максимальной скорости развития тетанического сокращения при различных уровнях раздражения (* $P < 0,01$, ** $P < 0,001$).

абсолютных величин (dP_{tc}/dt уменьшилось на 0,01). Анализ кривой развития тетанического сокращения (слева), тогда как (рис. 2,б, справа). Скорость развития тетанического сокращения после иммерсии.

Сравнение электрических и механических свойств на протяжении 2-х суток иммерсии в контроле показывало, что в той же степени (рис. 2,а, справа) с одной стороны, составило 36,2 $\pm$ 5,3 (рис. 2,б), а с другой стороны, электрических и механических свойств в процессе развития тетанического сокращения в условиях иммерсии. Тест на утомление в последующем анализе мышц. Уменьшение скорости развития тетанического сокращения на протяжении 5 суток иммерсии не было связано с ассоциацией

ицы у человека после длительной

После иммерсии	Δ , %
$32,5 \pm 3,4^{**}$	-33,8
$12,8 \pm 1,4$	-9,9
$118,8 \pm 3,4$	0,5
$88,7 \pm 3,8^*$	-5,3
$180 \pm 20^*$	-14,3
$60,2 \pm 5,8$	-8,2
$560 \pm 70^*$	7,1
$0,21 \pm 0,02^{**}$	-8,7
$45,4 \pm 4,9^{**}$	44,1
$3,5 \pm 0,5^{**}$	-14,6
$12,8 \pm 0,7^{**}$	18,8
$21,0 \pm 3,4^{**}$	-2,8

илось (0,5 %; $P > 0,005$),
3 % ($P < 0,05$). Макси-
к величинах, существенно
г/мс; $P < 0,05$). Нор-
меньшилась в среднем на
нылось на 8,7 % (см.

ным замедлением времени
вольного изометрического
снижением максимальной
г/мс), когда выражали в

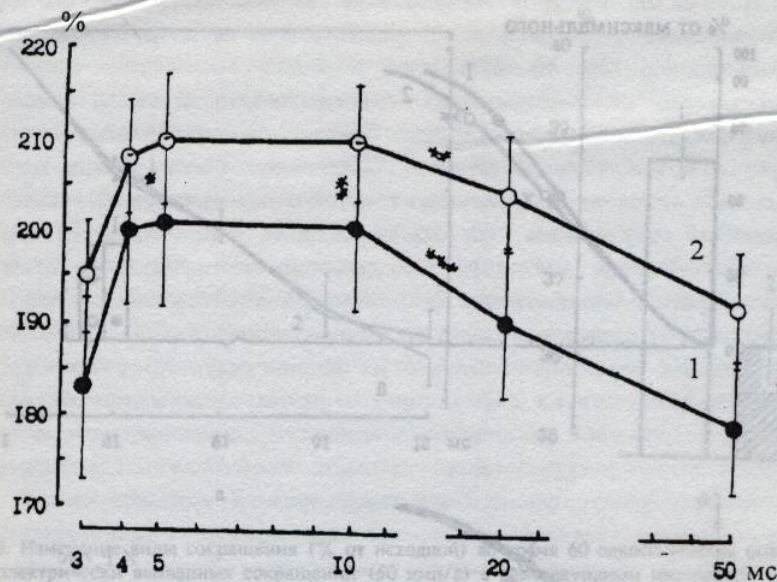


Рис. 1. Изменение максимальной силы сокращения трехглавой мышцы голени при парном раздражении с разными межимпульсными интервалами. Здесь и на рис 2 и 3: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$; 1 - контроль, 2 - после иммерсии.

абсолютных величинах. Нормализованная величина (% от МПС) dP_{TC}/dt уменьшилась (рис. 2,а, справа) в среднем на 9,6 % - ($P < 0,01$). Анализ кривой сила - время электрически вызванного тетанического сокращения не обнаружил существенных различий (рис. 2,б, слева), тогда как максимальная dP_{TC}/dt слегка увеличилась (см. рис. 2,б, справа). Скорость расслабления изометрического тетанического напряжения после иммерсии обнаружила некоторое увеличение (см. рис. 2,в).

Сравнение электрически вызванных ритмических сокращений мышцы на протяжении 2-минутного теста на утомление после иммерсии и в контроле показывает, что механическое напряжение снижалось в равной степени (рис. 3,а). Иными словами, кинетика развития утомления, с одной стороны, не отличалась существенно от контрольной - ИУ составил $36,2 \pm 5,4$ и $38,6 \% \pm 2,8 \%$ соответственно ($P > 0,05$, рис. 3,б), а с другой стороны, результаты не позволяют выделить важность электрических и механических изменений в неиспользованной мышце в процессе развития утомления. Экспериментально это можно исследовать в условиях *in situ* у человека во время выполнения стандартного теста на утомление при электрической стимуляции моторного нерва с последующим анализом изменений электрических свойств изучаемой мышцы. Уменьшение силы сокращения, наблюдаемое после иммерсии на протяжении стандартного теста на утомление, существенно не отличалось от контрольного значения (см. рис. 3,а), допуская, что утомление не было большим после иммерсии. Это оригинальное наблюдение не ассоциируется с соответствующими изменениями параметров

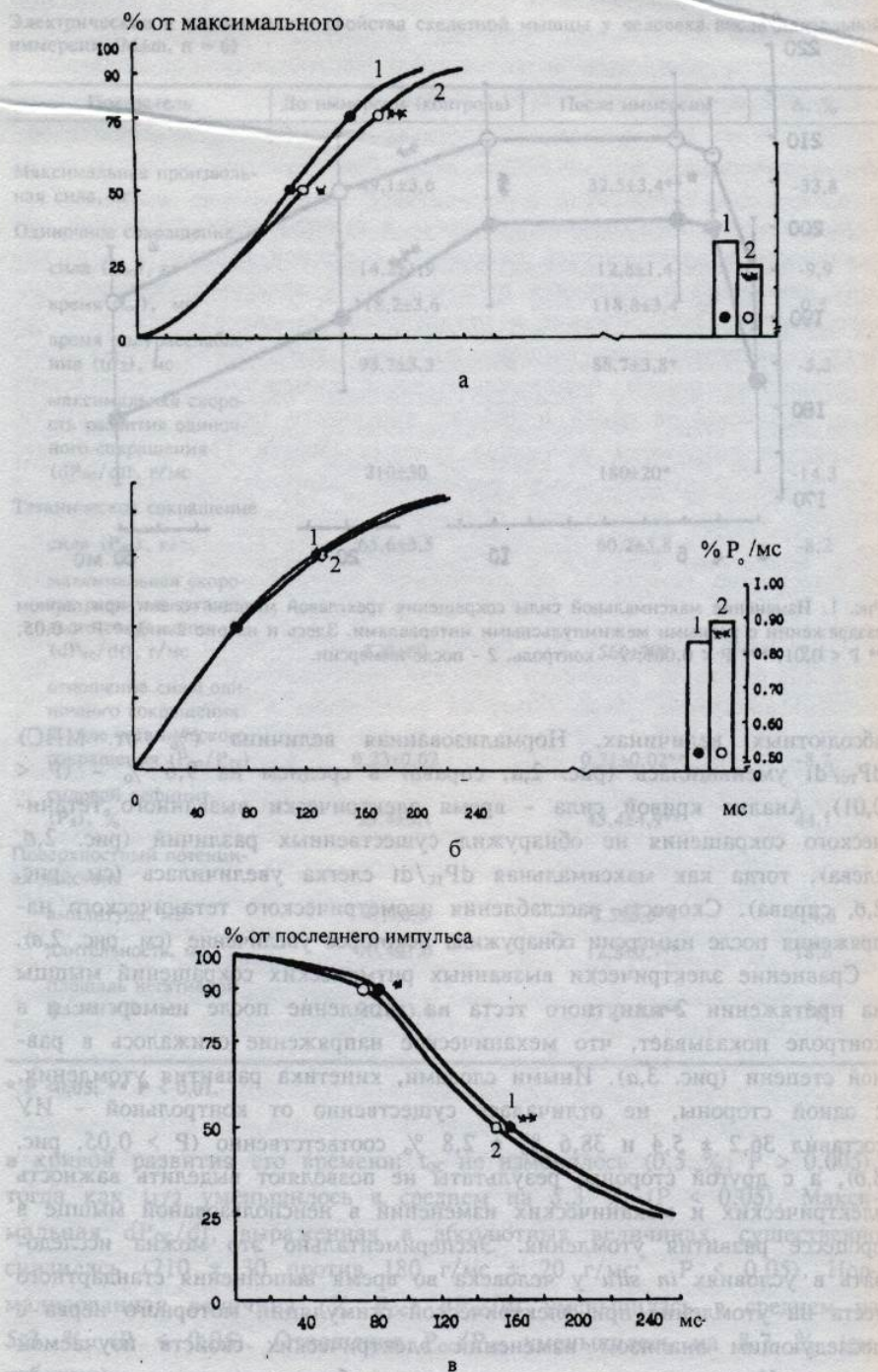


Рис. 2. Усредненные кривые сила - время трехглавой мышцы голени, рассчитанные в относительных величинах (слева) и средняя максимальная скорость развития силы (справа) при выполнении взрывного произвольного сокращения (а) и электрически вызванного сокращения частотой 150 имп/с (б). Усредненные кривые расслабления трехглавой мышцы голени при электрически вызванном сокращении (в).

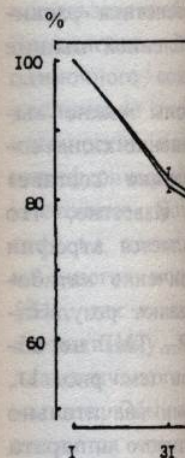
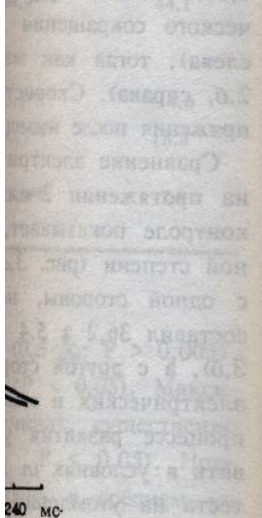
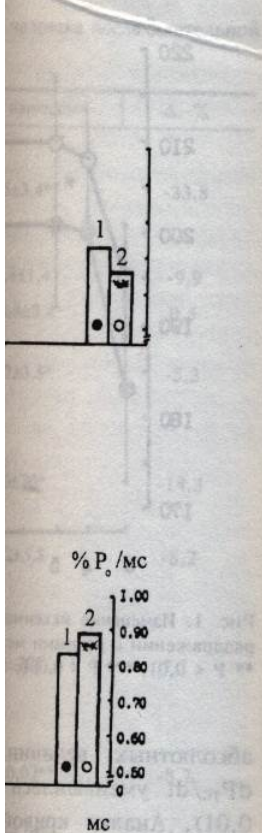


Рис. 3. Изменение электрических свойств между сокращениями

электрических свойств электрическое нарушение иммерсии амплитуды стандартного ± 10,7 % и для мышце в идентично только на 45,0

Обсуждение

Влияние снижения мышечного сокращения, исследованного физиологически [44]. Однако это сколько они по мышечного аппарата, результатом изменения к исследованию отделов [- изменения в риферическими меняется во время рических процесса важность относ Остается откры



и, рассчитанные в относительности силы (справа) при вызванном сокращении лавой мышцы голени при

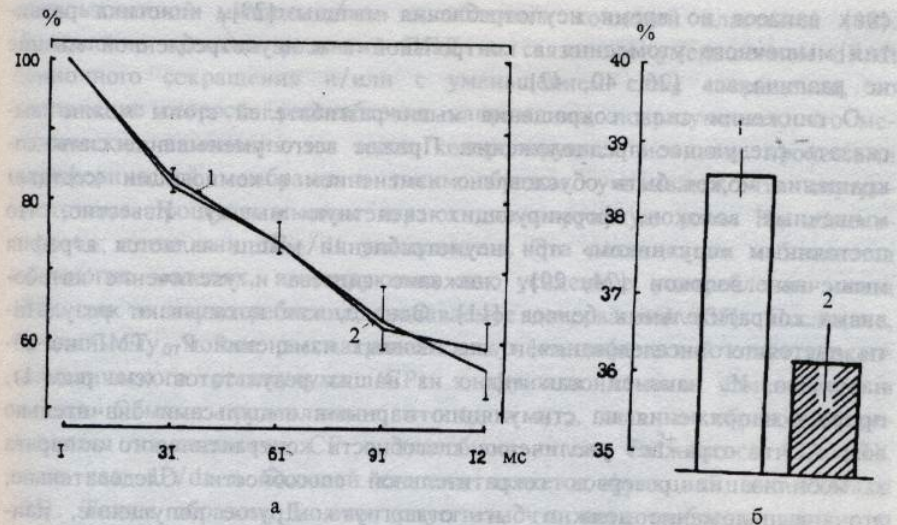


Рис. 3. Изменение силы сокращения (% от исходной) во время 60 односекундных ритмических электрически вызванных сокращений (50 имп/с) с односекундным интервалом отдыха между сокращениями (а) и индекс утомления в контроле и после иммерсии (б).

электрических ответов мышцы (см. рис. 3,б), предполагая, что электрическое нарушение было большим в неиспользованной мышце. После иммерсии амплитуда негативной фазы ППД на 121-й секунде ритмического стандартного теста на утомление была уменьшенной на $77,3 \% \pm 10,7 \%$ и длительность увеличена на $70,2 \% \pm 3,6 \%$ по сравнению с амплитудой в конце 1-й секунды, тогда как в контрольной мышце в идентичном тесте на утомление амплитуда была снижена только на $45,0 \% \pm 3,1 \%$ и увеличена длительность на $52,2 \% \pm 12,2 \%$.

Обсуждение

Влияние сниженной двигательной активности на характеристики мышечного сокращения, моделируемой разными экспериментальными условиями, исследовали в связи с морфологическими, биохимическими и физиологическими изменениями [11, 16, 18, 22, 23, 26, 29, 36, 42, 44]. Однако эти данные трудно интерпретировать для человека, поскольку они получены в основном в опытах на животных. Адаптация мышечного аппарата к экспериментальным условиям может быть результатом изменений в пределах моторной (нервной) команды, поступающей к исполнительному аппарату [30, 31], или/или периферических отделов [25, 36]. В этой связи остается не совсем ясным вопрос - изменения в сократительном ответе мышцы объясняются только периферическими процессами или моторной командой, которая также изменяется во время неупотребления мышцы [20, 36, 42]. Из периферических процессов в неупотребляемых мышцах не возможно выделить важность относительно электрических изменений против механических. Остается открытым вопрос, что несмотря на уменьшение энергетиче-

ских запасов во время неупотребления мышцы [29], кинетика развития мышечного утомления в контрольной и в неупотребленной мышце не различалась [26, 40, 42].

О снижении силы сокращения мышц-разгибателей стопы можно высказать следующее предположение. Прежде всего уменьшение силы сокращения может быть обусловлено изменением в композиции (составе) мышечных волокон, формирующих скелетную мышцу. Известно, что постоянным «спутником» при неупотреблении мышц является атрофия мышечных волокон [24, 29], снижение синтеза и увеличение катаболизма сократительных белков [11]. Однако, как показывают результаты настоящего исследования, существенных изменений $P_{тс}$ ТМГ не обнаружено. И, наконец, как видно из наших результатов (см. рис. 1), прирост напряжения на стимуляцию парными импульсами значительно возрос, что отражает увеличение способности контрактильного аппарата к мобилизации резервов сократительной способности. Следовательно, это предположение должно быть отвергнуто. Другое допущение, наиболее вероятное, состоит в том, что под влиянием сниженных функциональных требований (запросов) изменяется нервная команда (посылка).

Большее уменьшение механического напряжения, зарегистрированное во время произвольного сокращения, по сравнению с электрически вызванным (см. таблицу), свидетельствует, что снижение силы сокращения во время выполнения произвольного максимального сокращения обусловлено в значительной мере изменениями в нервной команде. Эта точка зрения подтверждается наблюдениями, что в ответ на неупотребление мышцы при выполнении произвольных усилий обнаруживается уменьшение амплитуды и изменение интерференционного паттерна произвольной электромиограммы [15-17, 20]. Снижение максимальной частоты разряда, по-видимому, связано с изменениями в проприорецептивных афферентах мотонейронов [28] и/или урежением способности к активации двигательных единиц [20, 36]. Эта последняя точка зрения подтверждается нашими результатами, что после иммерсионного воздействия величина силового дефицита увеличилась почти в два раза (см. таблицу), указывая на снижение центральной (моторной) команды произвольного управления мышечным аппаратом. Подобное наблюдение согласуется с ранее полученными данными [3, 4].

Исследование связи возбуждение - сокращение мышцы, при сравнении параметров одиночного ППД и соответственно одиночного механического ответа, свидетельствует о электромеханической диссоциации связи возбуждение - сокращение. Это является важным аргументом, указывающим, во-первых, что механическое ослабление не тесно связано с периферическими электрическими изменениями, а во-вторых, что электрические и механические изменения в неиспользованной мышце отражают периферическую природу. Наблюдаемое в нашем исследовании замедление ППД после иммерсии, ассоциируемое с уменьшением амплитуды и площади, можно, по-видимому, объяснить замедлением скорости проведения вдоль мембраны мышечной клетки в не-

использованной м
Замедление време
одиночного сокра
увеличение скорос
ханические измене
периферической м
клеточные процесс
ется $t_{ос}$, тогда как
во многих моделях
[34], так и неупо
по-видимому, мож
лазматического ре
мышце. Обычно п
деляются изменен
тогда как dP/dt
[33]. Таким образ
некоторой степени
возбуждение-сокра
потенциала действ
ственно прямое в

Кинетика разви
контрольной мыш
точкой зрения пр
время ритмическо
рис. 3,а). Это мож
единиц не изменя
валось модуляцией
негативной фазы
снижение напряже
зованной и контр
факторов, электр
сле гипoaктивност
дениями, что при
мембраны и ум
мышцы [10, 11,
гистрированных в
вым уменьшением
ские изменения
что в неиспользо
сов играют домин
после неупотребле

Форма кривой
вания, мало изме
гласуется с наблю
тетанического сок
ков) мышечного с
вой сила - время

цы [29], кинетика разви-
в неупотребленной мышце

бателей стопы можно вы-
его уменьшение силы со-
и в композиции (составе)
о мышцу. Известно, что
мышц является атрофия
за и увеличение катабо-
как показывают результа-
менений $P_{тс}$ ТМГ не об-
результатов (см. рис. 1),
импульсами значительно
контрактильного аппарата
собности. Следовательно,
Другое допущение, наи-
анием сниженных функ-
нервная команда (по-

ния, зарегистрированное
нию с электрически вы-
нижение силы сокраще-
ксимального сокращения
и в нервной команде.
и, что в ответ на не-
ьных усилий обнаружи-
интерференционного пат-
20]. Снижение макси-
с изменениями в про-
28] и/или урежением
20, 36]. Эта последняя
ами, что после иммер-
та увеличилась почти
е центральной (мотор-
ным аппаратом. Подо-
ми данными [3, 4].

мышцы, при сравне-
нно одиночного меха-
нической диссоциации
важным аргументом,
бление не тесно свя-
ениями, а во-вторых,
в неиспользованной
юдаемое в нашем ис-
социируемое с умень-
ому, объяснить замед-
шечной клетки в не-

использованной мышце и/или ослаблением концевой пластинки [10]. Замедление времени развития ППД не связано с уменьшением dP/dt одиночного сокращения и/или с уменьшением силы сокращения, но увеличение скорости расслабления напряжения, подразумевает, что механические изменения не тесно контролируются ионными процессами периферической мембраны и таким образом, указывают, что внутриклеточные процессы мышцы играют доминирующую роль. Не изменяется t_{oc} , тогда как dP_{oc}/dt уменьшается. Эта диссоциация наблюдается во многих моделях, имитирующих как усиленное употребление мышц [34], так и неупотребление, создаваемое денервацией [35]. Последнее, по-видимому, можно рассматривать как неспецифический ответ саркоплазматического ретикулума (СР) к функциональным изменениям в мышце. Обычно предполагают, что t_{oc} и $t_{1/2}$, главным образом, определяются изменениями СР и способностью его Ca^{2+} -насоса [33, 37], тогда как dP/dt в большей степени является функцией мио-АТФазы [33]. Таким образом, можно допустить, что неупотребление мышц до некоторой степени может отрицательно воздействовать на цикл связи возбуждение-сокращение. Возможно вызывает изменения в сарколемме потенциала действия, движении заряда по Т-трубочке, и/или посредственно прямое влияние на каналы СР освобождение Ca^{2+} .

Кинетика развития утомления не отличается в неиспользованной и контрольной мышце [26, 40, 42]. Наши результаты согласуются с этой точкой зрения при выполнении стандартного теста на утомление во время ритмической электрической стимуляции моторного нерва (см. рис. 3,а). Это может указывать, что частота импульсации двигательных единиц не изменялась и/или снижение силы сокращения компенсировалось модуляцией двигательных единиц [45]. Сравнение изменений негативной фазы ППД (уменьшение амплитуды и длительности) и снижение напряжения, наблюдаемое во время утомления в неиспользованной и контрольной мышце, указывает, что из периферических факторов, электрическое ослабление изменяется в большей степени после гипоактивности (иммерсии). Эти результаты согласуются с наблюдениями, что при неиспользовании мышц изменяются ионные процессы мембраны и уменьшаются внутриклеточные энергетические запасы мышцы [10, 11, 36]. Существенные различия изменений ППД, зарегистрированных в неиспользованных мышцах и контроле, с одинаковым уменьшением в силе сокращения, предполагают, что электрические изменения не тесно связаны с механическими. Это допускает, что в неиспользованных мышцах изменения внутриклеточных процессов играют доминирующую роль в значительном мышечном утомлении после неупотребления [9, 24, 29].

Форма кривой сила - время, как показывают результаты исследования, мало изменяется под влиянием неупотребления мышц, что согласуется с наблюдениями [43] об относительно постоянной механике тетанического сокращения и современной теории (поперечных мостиков) мышечного сокращения [39]. Исходя из посылки, что форма кривой сила - время определяется скоростью образования и разрыва связи

поперечных мостиков, которая пропорциональна активности миозин АТФазы [14], то можно предположить, что цикличность поперечных мостиков и активность мио-АТФазы мало изменяется (или совсем не изменяется) под воздействием иммерсии, и что не активность мио-АТФазы является причиной измененной кинетики сокращения после неупотребления. Увеличение нормализованной dP/dt тетанического сокращения, некоторые авторы [41], связывают с изменением активности мио-АТФазы и максимальной скорости укорочения в результате неупотребления.

Увеличение скорости расслабления тетанического сокращения позволяет предположить, что СР и митохондрии были не менее изобильны, чем до иммерсии и проницаемость клеточной мембраны СР оставалась не измененной (по крайней мере не увеличенной) для ионов Ca , как отмечалось ранее [40]. Поэтому допущение, что после неупотребления уменьшается активность мио-АТФазы СР и число Ca^{2+} -помп, контролирующих скорость расслабления мышцы [21], может быть отвергнутым. Изменение характеристик мышечного сокращения, наблюдаемое в нашем исследовании под влиянием сниженных функциональных требований (запросов), является результатом изменений нервной команды и периферических механизмов, ассоциируемых с сокращением. Из периферических факторов, модификация внутриклеточных процессов мышцы, по-видимому, играют основную роль в контроле механических ухудшений, зарегистрированных в неупотребляемых мышцах.

Автор выражает свою признательность всем кто помогал успешно провести эксперимент. Он также выражает благодарность за техническое оформление работы А.Доценко и особенно благодарит всех обследуемых, принявших участие в эксперименте, без которых невозможно было бы получить фактический материал.

Yu.A.Koryak

SKELETAL MUSCLE RESPONSES TO UNWEIGHTING IN HUMANS

Functional characteristics the triceps surae muscle were studied in sex subjects exposed for 7 days to decreased unweighting induced by «dry» immersion (DI). After DI, the maximal voluntary contraction was a significant reduced by 33,8 %, and the electrically evoked tetanic contraction (P_o), and the twitch tension (P_t) was not significantly changed (8,2 and 9,9 %, respectively). The force deficiency increased by 44,1 % ($P < 0,01$). The twitch time-to-peak did not change, and to half-relaxation decreased by 5,3 %. The $P_t:P_o$ ratio was decreased by 8,7 % ($P < 0,01$) after «dry» immersion. The muscle surface action potential increased by 18,8 % ($P < 0,01$), and a decrease of the amplitude and the area by 14,6 % ($P < 0,05$), and 2,8 % ($P < 0,01$), respectively. A comparison of the electrical and mechanical alterations recorded in the muscle suggests that due to decreased functional

demands there may associated with the to the acting app intracellular process impairment recorded

Institute of Biomedical Pro
Moscow

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Коряк Ю.А. Исследо В кн.: Резервные во - С. 86-97.
2. Коряк Ю.А. Методы ИМБП, 1992. - С. 63
3. Коряк Ю.А. Сократи модели, имитирующие
4. Коряк Ю.А., Козлов кинезии на функции журн. - 1992. - 38. -
5. Коряк Ю.А., Поляко работоспособности п Физиологические ос 1975. - С. 73-74.
6. Коц Я.М., Абсальмо измерения силы сокра - 2. - С. 1045-1048.
7. Коц Я.М., Коряк Ю. ческого изометричес физкультуры. - 1981
8. Шульженко Е.В., Вл сии методом «сухогос - С. 82-84.
9. Bigland-Ritchie B.R., during human muscula
10. Booth F.W. Effect of P. 1113-1118.
11. Booth F.W., Seider M rats // Ibid. - 1979. -
12. Brody I. Regulation o P. 673-683.
13. Campbell K.M., Bigg relative activity among 52. - P. 30-41.
14. Close R.I. Dynamic p P. 129-197.
15. Duchateau J., Haina firing rates of human
16. Edgerton V.R., Barna the gelego senegalensi
17. Fournier M., Roy R.I. Ibid. - 1983. - 80. - 1
18. Fischbach G.D., Rob J.Physiol. - 1969. - 2
19. Fitts R.H., Metger J.I. suspension and immob
20. Fuglsang-Frederiksen lization in man // J.N
21. Gillis J.M. Relaxati physiological approach
22. Kim D.H., Witzmann skeletal muscle // Am

нальна активности миоэпизодическая цикличность поперечных изменяется (или совсем не что не активность мио-АТ-тики сокращения после не- dP/dt тетанического сокра- с изменением активности рочения в результате неу-

ческого сокращения позво- были не менее изобильны, й мембраны СР оставалась (енной) для ионов Ca , как что после неупотребления число Ca^{2+} -помп, контро- [21], может быть отвергну- окрашения, наблюдаемое в ах функциональных требо- нений нервной команды и с сокращением. Из пери- леточных процессов мыш- в контроле механических ляемых мышцах.

тем кто помогал успешно благодарности за техниче- но благодарит всех обсле- без которых невозможно

muscle were studied in sex eighting induced by «dry» untary contraction was a electrically evoked tetanic t) was not significantly force deficiency increased eak did not change, and t:Po ratio was decreased The muscle surface action and a decrease of the , and 2,8 % ($P < 0,01$), nd mechanical alterations to decreased functional

demands there may be an alteration not only in peripheral processes associated with the contraction, but also in the central (motor) command to the acting apparatus. We suppose that among peropheral sites, intracellular processes of contraction play the major in the contractile impairment recorded during «dry» immersion.

Institute of Biomedical Problems,
Moscow

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Коряк Ю.А. Исследование скоростно-силовых свойств мышечного аппарата человека. - В кн.: Резервные возможности организма спортсменов. - Алма-Ата: КазИФК, 1985. - С. 86-97.
2. Коряк Ю.А. Методы исследования нервно-мышечного аппарата у спортсменов. - М.: ИМБП, 1992. - С. 63.
3. Коряк Ю.А. Сократительные свойства трехглавой мышцы голени у человека в условиях модели, имитирующей невесомость // Физиология человека. - 1992. - 18. - С. 39-46.
4. Коряк Ю.А., Козловская И.Б. Влияние длительной постельной антиортостатической гипокинезии на функциональные свойства нервномышечного аппарата у человека // Физиол. журн. - 1992. - 38. - С. 67-75.
5. Коряк Ю.А., Поляков В.В., Поцепаев А.И., Мартыанов В.А. Исследование динамической работоспособности периферического нервно-мышечного аппарата спортсменов. - В кн.: Физиологические основы управления движениями / Ред. Коробков А.В. - М.: ВНИИФК, 1975. - С. 73-74.
6. Коц Я.М., Абсальмов Т.М., Зорин В.П. и др. Модификация тендометрического метода измерения силы сокращения отдельных мышц у человека // Физиология человека. - 1976. - 2. - С. 1045-1048.
7. Коц Я.М., Коряк Ю.А. Длительность «активного состояния» и скорость развития тетанического изометрического напряжения мышц-антагонистов голени // Теория и практика физкультуры. - 1981. - 2. - С. 16-21.
8. Шульженко Е.В., Виль-Вильямс И.Ф. Возможность проведения длительной водной иммерсии методом «сухого» погружения // Косм. биология и авиакосм. медицина. - 1976. - 10. - С. 82-84.
9. Bigland-Ritchie B.R., Words J.J. Changes in muscle contractile properties and neural control during human muscular fatigue // Muscle Nerve. - 1984. - 7. - P. 691-699.
10. Booth F.W. Effect of limb immobilization on skeletal muscle // J.Appl. Physiol. - 1982. - 52. - P. 1113-1118.
11. Booth F.W., Seider M.J. Recovery of skeletal muscle after 3 mo of hindlimb immobilization in rats // Ibid. - 1979. - 47. - P. 974-977.
12. Brody I. Regulation of isometric contraction in skeletal muscle // Exp. Neurol. - 1976. - 50. - P. 673-683.
13. Campbell K.M., Biggs N.L., Blanton P.L., Lehr R.R. Electromyographic investigation of the relative activity among four components of the triceps surae // Amer. J. Phys. Med. - 1973. - 52. - P. 30-41.
14. Close R.J. Dynamic properties of mammalian skeletal muscles // Physiol. Rev. - 1972. - 52. - P. 129-197.
15. Duchateau J., Hainaut K. Effects of immobilization on contractile properties, recruitment and firing rates of human motor units // J.Physiol. - 1990. - 422. - P. 55-65.
16. Edgerton V.R., Barnard R.J., Peter J.B. et al. Properties of immobilized hind-limb muscles of the gelege senegalensis // Exp. Neurol. - 1975. - 46. - P. 115-131.
17. Fournier M., Roy R.R., Perham H. et al. Is limb immobilization a model of muscle disuse? // Ibid. - 1983. - 80. - P. 147-156.
18. Fischbach G.D., Robbins N. Changes in contractile properties of disused soleus muscles // J.Physiol. - 1969. - 201. - P. 305-320.
19. Fitts R.H., Metger J.M., Riley D.A., Unsworth B.R. Models of disuse: a comparison of hindlimb suspension and immobilization // J.Appl. Physiol. - 1986. - 60. - P. 1946-1953.
20. Fuglsang-Frederiksen A., Scheel U. Transient decrease in number of motor units after immobilization in man // J.Neurol. Neurosurg. and Psychiat. - 1978. - 41. - P. 924-929.
21. Gillis J.M. Relaxation of vertebrate skeletal muscle. A synthesis of the biochemical and physiological approaches // Biochim. et Biophys. Acta. - 1985. - 811. - P. 97-145.
22. Kim D.H., Witzmann F.A., Fitts R.H. Effect of disuse on sarcoplasmic reticulum in fast and slow skeletal muscle // Amer. J.Physiol. - 1982. - 243. - P. C156-C160.

23. Krieger D.A., Tate C.A., McMillin-Wood J., Booth F.W. Populations of rat skeletal muscle mitochondria after exercise and immobilization // J. Appl. Physiol. - 1980. - 48. - P. 23-28.
24. MacDougall J.D. Morphological changes in human skeletal muscle following strength training and immobilization. - In.: Human Muscle Power/Eds. Jones N.J., McCarthy N., McComas A.J. Champaign. - IL: Human Kinetics., 1986. - P. 281-305.
25. MacDougall J.D., Sale D.G., Moroz J.R., Sutton J.R., Howald H. Mitochondrial volume density in human skeletal muscle following heavy resistance training // Med. Sci. Sports Exerc. - 1979. - 11. - P. 164-166.
26. Maier R., Crockett J.L., Simpson D.R. et al. Properties of immobilized guinea pig hindlimb muscles // Amer. J. Physiol. - 1976. - 231. - P. 1520-1526.
27. Martin T.P., Edgerton V.R., Grindeland R.E. Influence of spaceflight on rat skeletal muscle // J. Appl. Physiol. - 1988. - 65. - P. 2318-2325.
28. Mayer R.F., Burke R.E., Toop J. et al. The effect of long-term immobilization on the motor unit population of the cat medial gastrocnemius muscle // Neuroscience. - 1981. - 6. - P. 725-739.
29. MacDougall J.D., Ward B.R., Sale D.C., Sutton J.R. Biochemical adaptation of human skeletal muscle to heavy resistance training and immobilization // J. Appl. Physiol. - 1977. - 43. - P. 700-703.
30. Milner-Brown H.S., Stein R.B., Lee R.G. Synchronization of human motor units: possible roles of exercise and supraspinal reflexes // Electroencephalog. Clin. Neurophysiol. - 1975. - 38. - P. 245-254.
31. Moritani T., De Vries H.R. Neural factors versus hypertrophy in the time course of muscle strength gain // Amer. J. Physiol. Med. - 1979. - 58. - P. 115-130.
32. Riley D.A., Ilyina-Kakueva E.I., Ellis S. et al. Skeletal muscle fiber, nerve, and blood vessel breakdown in space-flown rats // FASEB J. - 1990. - 4. - P. 84-91.
33. Reiser P.J., Moss R.L., Guilian G.G., Greaser M.L. Shortening velocity in single fibers from adult rabbit soleus muscles in correlated with myosin heavy chain composition // J. Biol. Chem. - 1985. - 260. - P. 9077-9080.
34. Roy R.R., Meadows I.D., Baldwin K.M., Edgerton V.R. Functional significance of compensatory overloaded rat fast muscle // J. Appl. Physiol. - 1982. - 52. - P. 473-478.
35. Roy R.R., Sacks R.D., Baldwin K.M. et al. Interrelationships of contraction time, V_{max} and myosin ATPase after transection // Ibid. - 1984. - 56. - P. 1594-1601.
36. Sale D.G., McComas A.J., MacDougall J.D., Upton A.R. Neuromuscular adaptation in human thenar muscles following strength and immobilization // Ibid. - 1982. - 53. - P. 419-424.
37. Salviati G., Sorenson M.M., Eastwood A.B. Calcium accumulation by the sarcoplasmic reticulum in two populations of chemically skinned human muscle fibers // J. Gen. Physiol. - 1982. - 79. - P. 603-632.
38. Simard C.P., Spector S.A., Edgerton V.R. Contractile properties of rat hind limb muscles immobilized at different lengths // Exp. Neurol. - 1982. - 77. - P. 467-482.
39. Simmons R.M., Jewell B.R. Mechanics and models of muscular contraction // Rec. Adv. Physiol. - 1974. - 9. - P. 87-147.
40. St. Pierre D., Gardiner P.F. Effect of «disuse» on mammalian fast-twitch muscle: joint fixation compared with neurally applied tetrodotoxin // Exp. Neurol. - 1985. - 90. - P. 635-651.
41. Unsworth B.R., Witzmann F.A., Fitts R.H. A comparison of rat myosine from fast and slow skeletal muscle and the effect of disuse // J. Biol. Chem. - 1982. - 25. - P. 15127-15136.
42. White M.J., Davies C.T.M. The effects of immobilization, after lower leg fracture, on the contractile properties of human triceps surae // Clin. Sci. - 1984. - 66. - P. 277-282.
43. Witzmann F.A., Kim D.H., Fitts R.H. Recovery time course in contractile function of fast and slow skeletal muscle after hind limb immobilization // J. Appl. Physiol. - 1982. - 52. - P. 677-682.
44. Witzmann F.A., Kim D.H., Fitts R.H. Hindlimb immobilization: length-tension and contractile properties of skeletal muscle // Ibid. - 53. - P. 335-345.
45. Woods F.F., Farbus F., Bigland-Ritchie B.R. Evidence for a fatigue-induced reflex inhibition of motoneuron firing rates // J. Neurophysiol. - 1987. - 58. - P. 125-137.

Ин-т медико-биол. проблем МЗ РФ,
Москва

Материал поступил
в редакцию 01.01.94

Вікові особливості та фізіологічна регуляція синтезу кератину

Изучали физиологические особенности синтеза кератина у курчат и гусей. Установлено, что синтез кератина регулируется уровнем содержания серы в амнио- и 60-суточного возраста. Сульфатом натрия и гусей интенсивно

Вступ

Пір'яний покрив є який відрізняє їх фізіологічними процесами. Зумовлено обставинами життя птахівництвом фізіологічний процес крив постійно онотичних і енергетичних ворення 100 г пір 100 г м'язової тка

Дуже важливе значення має вміст сірки в тканині її кількість у пір'ї білку і сірці пояснює білка-кератину, що птахівництва важливе явище у зв'язку з недостатньо вивченим

Метою нашого дослідження є вивчення росту курчат з біохімічних показників білка натрію як ч

Методика

Досліди проводили на курчатах. Під час дослідження зважували для виз