

Н. А. АЛАДЖАЛОВА

ЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ МЫШЦ С РАЗЛИЧНОЙ ФУНКЦИЕЙ

(Представлено академиком Л. А. Орбели 29 XII 1949)

Изучение электрических параметров различных типов мышц должно способствовать установлению связи между физической структурой мышцы и ее функциональной способностью.

Л. А. Орбели выдвинул и обосновал представление, что различные сократительные образования имеют общее происхождение, претерпев различные изменения в ходе эволюции, и что с момента появления нервного прибора развитие функции сократительной ткани связано с влиянием двигательной иннервации (¹).

Развитие функции мышцы в ходе эволюции должно найти свое отражение в изменении электрической структуры ткани. В этом разрезе интересно изучить омическое и емкостное сопротивление (импеданс) мышц, различных по своей функциональной организации, а также возвращенных на более низкий уровень развития путем перерезки двигательных нервов.

Импеданс, в зависимости от частоты переменного тока, на котором ведется измерение, характеризует различные стороны электрической структуры субстрата. На низких частотах (порядка 10^3 — $5 \cdot 10^4$ гц) преобладающее влияние на значение импеданса имеет концентрация ионов на поляризуемых границах*. В высокочастотном диапазоне (10^5 — 10^6 гц) доминирующее влияние на импеданс оказывает поляризация ориентации. На этих частотах проводимость тока обуславливается ориентацией полярных молекул по направлению внешнего поля (образованного между измеряющими электродами) и количеством свободных зарядов. Здесь импеданс зависит от дипольного момента молекул, от электростатического взаимодействия между ними и т. д.

Для живых объектов наиболее исследован низкочастотный диапазон. Низкочастотный импеданс чувствителен к различным физиологическим сдвигам в ткани (²⁻⁴). Это согласуется с известными представлениями о значительной роли в жизненных процессах ионной концентрации на поляризуемых образованиях. Можно думать, что именно концентрационные условия особенно чувствительны к изменениям функции. Для сравнения поляризационных свойств различных объектов удобно взять отношение их импедансов на низкой и высокой частотах. Как было впервые отмечено Тарусовым, отношение сопротивлений ткани на низкой и высокой частотах может быть показателем ее «жизнеспособности»; для живой ткани это отношение значительно выше, чем для мертвой.

* Мы не связываем поляризуемые границы обязательно с мембранным построением.

Назовем отношение омического сопротивления на низкой частоте к омическому сопротивлению на высокой частоте омическим частотным коэффициентом $R_{нч}/R_{вч}$ и соответствующее отношение емкостных сопротивлений — емкостным частотным коэффициентом $X_{нч}/X_{вч}$.

Усложнение структуры мышцы в ходе эволюционного развития должно сказаться на частотных коэффициентах. С этой точки зрения интересно исследовать частотные коэффициенты различных мышц одного и того же организма, а также денервированных мышц, поскольку перерезка двигательных нервов возвращает скелетную мышцу на более низкую ступень эволюции.

Мы произвели измерение частотных коэффициентов ряда мышц на частотах 10^4 и $1,8 \cdot 10^5$ гц. Измерительная блок-схема и конструкция электродной камеры были описаны нами ранее (4). Использовался вы-

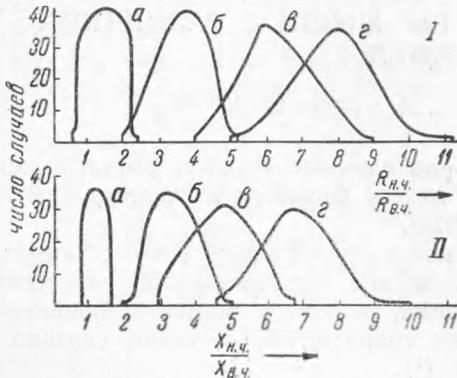


Рис. 1. Кривые распределения частотных коэффициентов для различных мышц лягушки: I — омический коэффициент, II — емкостной; а — мышца желудка, б — прямая мышца живота, в — икроножная мышца, г — портняжная мышца

сокочастотный мостик, балансирование которого производилось с помощью эталонов сопротивления и емкости по схеме параллельного включения. Мышца, фиксированная на концах, заключалась между электродными серебряными пластинками длиной 15 мм и шириной 1,5 мм. После подачи на электроды напряжения наблюдается изменение (дрейф) сопротивления и емкости мышцы, резкое в первые минуты после включения и более медленное впоследствии (5). Скорость дрейфа импеданса зависит, главным образом, от частоты и силы тока, идущего через мышцу, и связана, вероятно, с возникновением в мышце под действием внешнего поля концентрационных сдвигов, обратных поляризационных эдс и других явлений. Поэтому чувствительность измерительной схемы должна быть такова, чтобы напряжение на электродах могло быть установлено достаточно малым (в нашем случае оно меньше четверти порогового значения), а частота измерения (в низкочастотном диапазоне) должна быть выбрана, во избежание сильного дрейфа, не ниже 10 000 гц. Отсчет параметров должен производиться через определенный интервал времени после включения напряжения на мышцу (этот интервал выбран нами равным 15 мин.). Для сравнимости результатов должны быть по возможности постоянны напряжение на электродах, температура в камере, физиологическое состояние мышцы и степень ее деформации при фиксации, контакт между электродами и мышцей, интервал между включением напряжения на мышцу и отсчетом и др. Однако, ввиду трудности точного контроля некоторых условий (в особенности физиологического состояния мышцы), мы прибегли к построению кривых по гауссовскому принципу на основе статистического экспериментального материала.

Измерение частотных коэффициентов гладкой, тонической, смешанной и нетонической мышц лягушки (зимние *Rana ridibunda*) позволило нам построить для этих мышц кривые распределения частотных коэффициентов (рис. 1). Из построения видно, что нетоническая портняжная мышца занимает область наивысших частотных коэффициентов — в наибольшем числе случаев омический коэффициент равен 8, емкостный — 6,8 (рис. 1, г). Будучи предназначена для выполнения сложной функции, портняжная мышца оказывается далеко продвинутой

по шкале частотных коэффициентов. Тоническая мышца (прямая мышца живота) занимает, сравнительно с нетонической, область низших коэффициентов: соответственно, 3,6 и 3,2 (рис. 1, б). Смешанная мышца (икроножная) занимает на шкале коэффициентов промежуточное место между тонической и нетонической мышцами — ее коэффициенты равны, соответственно, 6 и 4,8 (рис. 1, в). В самом начале шкалы располагается гладкая мышца желудка с коэффициентами 1,5 и 1,2 (рис. 1, а).

Сравнение частотных коэффициентов трех мышц кролика при сохраненном кровообращении (с помощью другой электродной системы) дало нам подобную же относительную картину: матка имеет в среднем омический коэффициент 1,4, емкостной 0,5; прямая мышца живота, соответственно, 2,2 и 6,2; икроножная мышца 2,9 и 8,3. Эти данные подтверждают для мышц кролика ту же зависимость частотных коэффициентов от функциональной сложности ткани, которая установлена для мышц лягушки.

Повидимому, для отнесения мышцы к тому или иному уровню функциональной организации может быть использован частотный коэффициент как критерий, основанный на электрических свойствах субстрата.

Денервация мышцы лягушки (портняжная и икроножная мышцы), начиная с 6—7-го дня после перерезки седалищного нерва (послеоперационное содержание при температуре 10—12°), сопровождается уменьшением частотных коэффициентов, которые достигают своего минимума на 11—13-й день (рис. 2). При этом коэффициенты денервированной мышцы меньше, чем контрольной на 25—40%. Однако на 14—18-й день такое сильное различие исчезает, и с этого периода коэффициенты денервированной мышцы стабилизируются на уровне, лежащем лишь на 10—15% ниже уровня контроля. С этого же периода денервированная портняжная мышца начинает отвечать контрактурой на ареколин (1 : 10 000). Несмотря на появление этой тонической ответной реакции, та структура мышцы, которая оценивается импедансом, изменяется не настолько, чтобы денервированная мышца заняла место тонической на шкале частотных коэффициентов. Наличие ясно выраженного минимума в кривых частотных коэффициентов денервированной мышцы в дни, предшествующие стабилизации, повидимому, связано с процессами физико-химического и химического характера и требует дополнительной расшифровки. Для некоторых партий денервированных лягушек эти резкие изменения, проявляющиеся на 11—13-й день, происходят в сторону увеличения (рис. 3), но затем скачком сменяются обычной стабилизацией частотного коэффициента денервированной мышцы на пониженном уровне (интересно отметить, что сокращение мышцы сопровождается изменениями импеданса, также не всегда однозначными) (4).

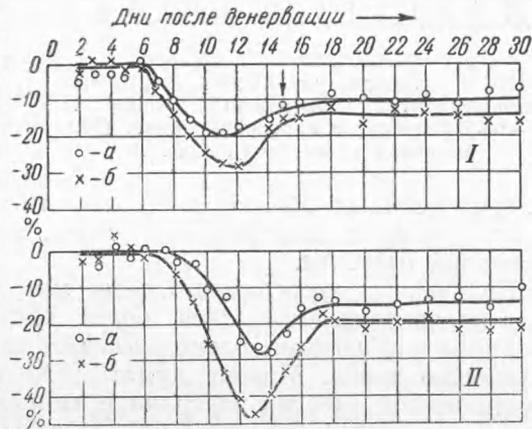


Рис. 2. Изменения частотных коэффициентов денервированной мышцы по отношению к симметричной контрольной мышце в %; I — портняжная мышца, II — икроножная мышца; стрелкой показано время появления реакции на ареколин (1 : 10000). а — $\Delta \frac{X_{нч}}{X_{вч}}$, б — $\Delta \frac{R_{нч}}{R_{вч}}$

Таким образом, мышцы, менее сложные по своей функциональной организации, характеризуются меньшими частотными коэффициентами. Возврат мышцы под влиянием двигательной денервации к типу более

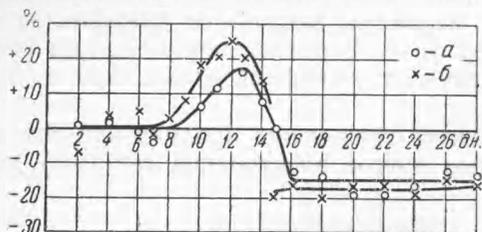


Рис. 3. Случай увеличения частотных коэффициентов портняжной мышцы на 8—14-й день после перерезки нерва. Обозначения те же, что на рис. 2

раннего развития сопровождается уменьшением частотных коэффициентов. Наблюдавшиеся изменения, судя по экспериментальным данным, происходят в основном за счет низкочастотных параметров. А это указывает, что заметно изменяются поляризационные свойства — высокоорганизованные ткани оказываются сильнее поляризованными. Низкочастотные омическая и емкостная составляющие импеданса зависят от данных различных

поляризационных образований, мыслимых в ткани, в том числе и от свойств двойных электрических слоев, образованных у ионизованных окончаний мицеллы.

Полученный экспериментальный материал дает основание полагать, что поляризационные слои более организованной мышечной ткани образуются большими электрическими зарядами и связывают большее количество ионов. Можно думать, что количество аккумулялированной электрической энергии на границе «мицелла — среда» у мышц, способных к сложной функциональной деятельности, выше, чем у мышц с более элементарной функцией.

Физиологический институт
им. И. П. Павлова
Академии наук СССР

Поступило
24 XII 1949

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Л. А. Орбели, Тр. Физиол. ин-та им. И. П. Павлова, 1, 3 (1945).
² А. В. Лебединский, Физиол. журн. СССР, 16, 1, 111 (1933). ³ А. М. Алексанян, Тр. Ин-та эволюц. физиологии и патологии высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова, 1, 417 (1947). ⁴ Н. А. Аладжалова, Тр. Физиол. ин-та им. И. П. Павлова, 4, 221 (1949). ⁵ I. W. Duff, Bijdragen tot de Biologie, 32, 1 (1942/43).