

БИОФИЗИКА

Н. А. АЛАДЖАЛОВА

СИМПАТИЧЕСКОЕ ВЛИЯНИЕ НА ЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ
СКЕЛЕТНОЙ МЫШЦЫ И РИТМИЧЕСКИЙ ХАРАКТЕР
ИХ ИЗМЕНЕНИЙ

(Представлено академиком Л. А. Орбели 27 IV 1950)

Вопрос об адаптационно-трофическом влиянии симпатической нервной системы на скелетную мускулатуру был поставлен Л. А. Орбели в 1923 г. ⁽¹⁾. В результате появились исследования, направленные к уточнению механизма этого влияния. Были получены также данные А. В. Лебединским ^(2,3) на икроножной мышце лягушки и А. М. Александровой и О. А. Михалевой ⁽⁴⁾ на сердце, указывавшие, что при раздражении симпатического нерва изменяется низкочастотная электропроводность мышцы.

Измерение импеданса мышцы на низкой (10^4 Гц) и высокой ($1,8 \cdot 10^5$ Гц) частотах, которое мы предприняли в данной работе, способствует физико-химическому истолкованию явлений. Для понимания их роли в физиологическом механизме мы прибегли к исследованию симпатического влияния на электрические параметры скелетной мышцы на различных уровнях развития ее функциональных свойств. Измерялись омическая и емкостная составляющие импеданса икроножной мышцы лягушки (зимние *Rana ridibunda*) при электрическом раздражении симпатического нерва. Раздражение производилось в области 7—8-го ганглия симпатической цепочки в течение 30—40 сек. остроконечными импульсами частотой 90 Гц амплитудой 0,3 в. В некоторых опытах раздражение симпатического нерва производилось наложением на 7—8—9-й ганглии фитилька, смоченного в 2% растворе ацетилхолина. Нетоническая портняжная и тоническая прямая мышцы живота, а также денервированные портняжные мышцы исследовались при воздействии адреналина ($1 : 10^5$) — симпатомиметического вещества, близкого по составу и эффекту к симпатическому медиатору. Денервация производилась по двигательным нервам (послеоперационное содержание при температуре $11—14^\circ$). Растворенные (не более чем на 20%) мышцы помещались между электродами — серебряными пластинами $15 \times 1,5$, мм, с которыми соприкасались. В опытах с адреналином мышца с электродами помещалась в кювете с раствором Рингера (2 см^3). Сопротивление и емкость (в поперечном направлении) измерялись на высокочастотном мостике ⁽⁵⁾; в балансирующем плече эталоны сопротивления и емкости включались параллельно. Точность измерения на низких частотах: по сопротивлению 0,2%, по емкости 0,1%, на высоких — 0,3 и 0,2%. На мышцах каждого типа было поставлено по 40—50 опытов.

Функциональное состояние мышцы к моменту симпатического влияния можно характеризовать частотными коэффициентами — омическим и емкостным ⁽⁶⁾. Омическим коэффициентом $R_{n\mu}/R_{\nu\mu}$ мы называем отношение омического сопротивления на низкой частоте к омическому сопротивлению на высокой частоте; емкостным коэффициентом — со-

ответствующее отношение емкостных сопротивлений* $X_{\text{нч}}/X_{\text{вч}}$. Частотные коэффициенты отображают степень концентрации электрических зарядов на поляризуемых внутримышечных образованиях. Мышца в хорошем физиологическом состоянии имеет высокие коэффициенты (в пределах той области шкалы частотных коэффициентов, которую занимает мышца данной функциональной организации (*)), в плохом — низкие. Несколько примеров приведено в табл. 1. В зависимости от

Таблица 1

	Начальные частотные коэффициенты		Изменение коэффициентов после воздействия в %	
	омический.	емкости.	омический.	емкости.
Икроножная мышца, электрическое раздражение симпатического пера	5,45	5,50	-4,6	-2
	5,05	4,70	-2,0	-5
	5,32	3,88	-2,25	-6
	4,57	3,20	-4,7	+2,2
	4,90	4,30	-2	-2,3
	3,95	2,23	+3,8	+2
	4,48	2,77	+2,7	+1,8
	4,44	3,05	+2,7	+1,5
	3,48	2,96	-3,7	-2
	4,36	2,48	-4,6	+4
Прямая мышца живота в Рингере. Адреналин 1 : 10 ⁵	3,37	2,37	-6	-1,2
	4,90	2,80	-8,8	-3
	4,30	3,00	-5,8	-5
	3,38	2,77	-3	-1,2
	2,28	1,80	+9	+5
	2,21	2,00	+5,7	+3,8
	7,5	4,68	-4	-0,5
	8,5	4,27	-1,2	+2
	8,4	4,47	-1,2	+1,8
	7,1	4,5	-1,4	без измен.
Портняжная мышца в Рингере. Адреналин 1 : 10 ⁵	6,75	3,9	-3	-1
	5,42	3,92	-2	-1
	3,34	3,1	+2,1	+2
	3,6	2,38	+2,75	+2,5

того, низкими или высокими были вначале коэффициенты мышцы, раздражение симпатического нерва или воздействие адреналином соответственно повышает или уменьшает их. Так, в случае икроножной мышцы в зависимости от того, больше или меньше омический коэффициент значения 4,5—4,8, а емкостный 3,2—3,5, раздражение симпатического нерва вызывает их уменьшение или увеличение на 2—6%.

Для прямой мышцы живота такими граничными значениями для омического коэффициента является 3—3,35, для емкостного 2,4—2,7. Воздействие адреналином изменяет коэффициенты до 9%.

Граничные значения для портняжной мышцы более расплывчаты: по омическому коэффициенту 5—5,5, по емкостному 3,9—4,5. Адреналиновый эффект на портняжной мышце, функционально более высокоорганизованной по сравнению с прямой мышцей живота, проявляется менее резко: частотные коэффициенты изменяются на 1—4% и через 10—15 мин. возвращаются к начальным значениям, в то время как у прямой мышцы живота эффект длится 30—50 мин. и имеются остаточные изменения. Симпатический эффект наблюдается для портняжной мышцы в 45% случаев, для прямой мышцы живота в 55% и для икроножной в 70%. В остальных случаях воздействие или никак не влияло на медленное изменение параметров мыши, сопутствующее переживанию препарата, или (в 10% случаев) изменяло их направление.

* Емкостное сопротивление X является реактивной компонентой импеданса и обратно пропорционально емкости C ($X = 1/2\pi fC$, где f — частота).

На рис. 1 представлен ход кривых сопротивления и емкости по низкой ($R_{нч}$, $C_{нч}$) и высокой ($R_{вч}$, $C_{вч}$) частотам во времени для икроножной и портняжной мышц. Контрольные мышцы после помещения их между электродами дают постепенные изменения низкочастотных параметров с течением времени, не всегда однозначные по направлению, причем R и C преимущественно изменяются противоположно. Высокочастотное сопротивление более стабильно, а если изменяется, то в одном направлении с низкочастотным. Через 2—4 мин. после симпатического влияния примерно на протяжении 10 мин. происходит закономерное изменение этих параметров (во время электрического раздражения симпатического нерва изменения не обнаруживаются). Увеличение омического коэффициента всегда вызывается падением $R_{нч}$ и $R_{вч}$, в уменьшение — возрастанием $R_{вч}$; $R_{нч}$ при этом обычно падает, иногда почти не изменяется или даже незначительно увеличивается. Увеличение емкостного коэффициента вызывается увеличением $C_{вч}$ при падении $C_{нч}$, его уменьшение связано с падением $C_{нч}$. Закономерность изменения высокочастотных параметров отличается большим постоянством.

Под действием адреналина изменение параметров прямой мышцы живота (см. рис. 2) принимает колебательный характер с периодом 8—10 мин. Амплитуда колебаний, обычно равная 2—3%, в некоторых опытах достигала 5—8%. Ритмичность длится в течение 30—60 мин. после введения адреналина и выявляется для сопротивления более четко, чем для емкости. У нетонической портняжной мышцы лягушки, возвращенной на более низкий уровень развития перерезкой двигательных нервов (при сохранении симпатических путей), уже на 8—9-й день после денервации появляются неправильные колебания, длиющиеся в течение 30 мин. после воздействия адреналином. На 13-й день (рис. 2) колебательный процесс наблюдается в течение 70 мин. (симметричная мышца неоперированной стороны дает обычный адреналиновый эффект, подобный рис. 1, II). Портняжная нетоническая мышца в период 8—14 дней после денервации еще не приобретает тонических свойств и не реагирует контрактурой на ареколин (1:10⁴). Однако ритмический процесс уже выявляется в этот период. Тоническая реакция на ареколин появилась на 16-й день.

Можно принять следующее предположительное истолкование полученных данных *. Симпатическое влияние на мышцу, находящуюся

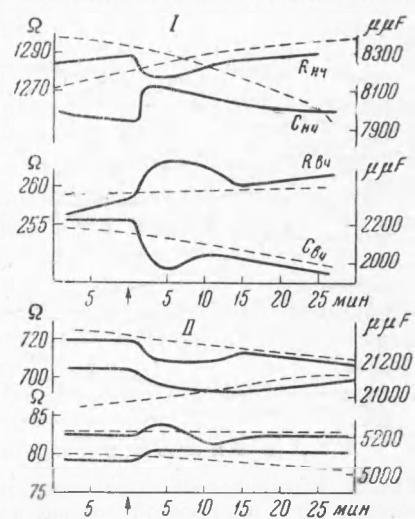


Рис. 1. Электрические параметры икроножной (I) и портняжной (II) мышц. Стрелкой на рис. I указан момент раздражения симпатического нерва, на рис. II — момент добавления адреналина в кювету. Пунктиром показан характерный ход кривых для контрольных мышц

* Допустимо наметить ориентировочную схему объяснения изменений электрических параметров, прибегнув к весьма упрощенной, рабочей модели. На границах „мицелла — среда“ существуют двойные электрические слои. Одну сторону слоя образуют ионизированные группы цепей мицеллы и адсорбированные заряды, другую — ионы среды, которыедерживаются силами электростатического поля вблизи мицеллы и в то же время подвергаются действию сил диффузии. Стороны слоя разделяются гидратной прослойкой из ориентированных диполей воды. На низких частотах ионы среды, сконцентрированные в сфере электрического влияния мицеллы, не участвуют

в пониженном функциональном состоянии, сказывается в освобождении дополнительных электрических зарядов (поскольку при этом происходит увеличение проводимости по высокой частоте и диэлектрической постоянной). Эти заряды имеют, вероятно, ионный характер и принимают участие в увеличении низкочастотной проводимости. Если мышца находится в хорошем функциональном состоянии, то симпатическое влияние, повидимому, направлено на сохранение энергетических возможностей мышцы: ее электрический заряд уменьшается (высокочастотная проводимость понижается, диэлектрическая постоянная уменьшается). Часть ионов, ранее сконцентрированных вблизи поллярных групп больших молекул, теперь освобождается и увеличивает низкочастотную проводимость. Последняя, с другой стороны, должна была бы уменьшиться, поскольку общий заряд уменьшен. Повидимому, преобладанием того или другого влияния объясняется неоднозначность изменения R_{nc} в этом случае.

Таким образом, можно предположить, что трофическое влияние симпатической нервной системы на скелетную мышцу связано с регуляцией электрического заряда мышечной ткани. В тонической мышце и денервированной нетонической

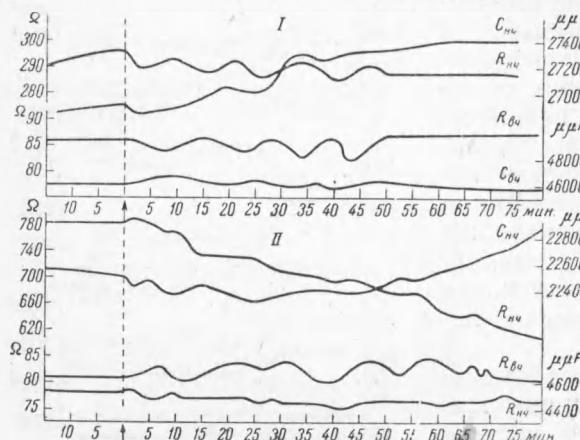


Рис. 2. Электрические параметры прямой мышцы живота (I) и портняжной мышцы на 13-день после денервации (II). Стрелкой указан момент воздействия адреналином

эта регуляция приобретает ритмический характер, что соответствует периодическому освобождению и связыванию зарядов.

Тоническая мышца лягушки находится на промежуточном этапе развития, когда она уже подчинена моторной иннервации и уже не обнаруживает спонтанной автоматической деятельности, свойственной гладким мышцам. Импедансный метод позволяет проследить за интимными физико-химическими и структурными процессами и поэтому с его помощью удается подметить в тонической мышце ритмические явления под симпатическим влиянием. Возможно, что процессы, определяющие ритмические колебания электрической природы, существуют, но имеют различное физиологическое значение на разных ступенях функциональной организации мышечной ткани.

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

Поступило
23 IV 1950

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Л. А. Орбели, Изв. Научн. ин-та им. Лесгата, 6, 1 (1923). ² А. В. Лебединский, Русск. физiol. журн., 9, 2, 183 (1926). ³ А. В. Лебединский, Физiol. журн. СССР, 16, 1, 111 (1933). ⁴ А. М. Александри и О. А. Михалева, там же, 18, 6, 889 (1935). ⁵ Н. А. Аладжалова, Тр. Физiol. ин-та им. Павлова АН СССР, 4, 221 (1949). ⁶ Н. А. Аладжалова, ДАН, 71, № 1 (1950).

в проводимости тока. Низкочастотная емкость имеет преимущественно поляризационный характер. На высоких частотах в проводимости участвуют и эти ионы и другие электрические заряды (заряды мицеллы, ионизированные окончания низкомолекулярных соединений и пр.). На емкость доминирующее влияние оказывает диэлектрическая постоянная.