

А. Г. АНИКИН

## ЭНДОТЕРМИЧЕСКАЯ ФАЗА СОКРАЩЕНИЯ МЫШЦ ЛЯГУШКИ

*(Представлено академиком А. И. Опариным 14 X 1952)*

Известно, что тепловые эффекты, сопровождающие процесс сокращения мышц, тесно связаны с энергетикой мышцы, с механизмом самого процесса сокращения. Именно поэтому исследованию термике мышц уделено было большое внимание (1-5). Однако объектом исследований при этом была отдельная изолированная мышца лягушки, вырезанная из целого организма и потому лишенная как нервных, так и гуморальных связей со всем организмом. В соответствии с учением Павлова объектом таких исследований должна быть мышца целого, живого организма, в условиях естественного эксперимента.

Сокращение изолированной мышцы существенно отлично от сокращения той же мышцы в живом организме. Мышца живого организма сокращается под влиянием серии импульсов, исходящих из коры головного или спинного мозга, импульсов, специфика и биофизические параметры которых выработаны в течение всего филогенеза и онтогенеза организма. Изолированная же мышца сокращается под влиянием искусственных, совершенно произвольных электрических импульсов, качественно отличных от импульсов коры головного или спинного мозга и совершенно неспецифичных для данного организма. При различных раздражениях будут и различные сокращения.

Таким образом, в качестве объекта исследования в данном случае должна быть взята мышца целого живого организма с сохранением всех нервных и гуморальных связей с остальным организмом.

Условия проведения такого естественного эксперимента требуют значительно более совершенных методов исследования.

Методические трудности исследований тепловых эффектов в мышцах во время их одиночного сокращения определяются тем, что эти эффекты, с одной стороны, очень малы (у малых животных изменения температуры составляют сотые и тысячные доли градуса Цельсия), а с другой, они протекают очень быстро (сотые и тысячные доли секунды). Это предъявляет к измерительным приборам два требования: большую чувствительность и малую инерционность. Но эти два требования часто противоречат друг другу. Противоречивость этих условий видна на примере Хилла (1). В качестве термоэлемента он применял металлические термодпары. Для увеличения чувствительности он брал не одну, а около сотни термодпар, соединенных последовательно. Это существенно увеличило чувствительность термоэлемента, но и значительно увеличило его размеры. В качестве регистрирующего прибора Хилл применял зеркальный гальванометр с большой чувствительностью. Но такие гальванометры имеют большой период колебания, т. е. очень инерционны. Таким образом, Хилл в своем методе пользовался приборами с большой чувствительностью, но с большой инерцией. Это привело к тому, что в его исследованиях измерялись

не непосредственно быстрые тепловые колебания в сокращающейся мышце, а какие-то усредненные, запаздывающие тепловые эффекты, что, по словам самого Хилла, вносило ошибки в данные опыта.

Быстрое развитие науки о полупроводниках и радиотехники позволило нам вместо металлических термопар использовать термисторы из полупроводников с большой чувствительностью и малой инерцией, а в качестве регистрирующего прибора, вместо зеркального гальванометра — усилитель переменного тока низкой частоты с осциллографом (шлейфовым или катодным). Полоса частот усилителя от 1 до 3000 гц. Коэффициент усиления —  $12 \cdot 10^6$ . Максимальное искажение кривой составляло 4,5%. Запись колебаний велась на осциллографической бумаге.

В исследованиях Хилла батарея термопар накладывалась на поверхность мышцы, что связано было с большим размером батареи из нескольких десятков термопар, которую нельзя было ввести внутрь мышцы. В наших исследованиях применялся термистор значительно меньшего размера, что позволило вводить его непосредственно внутрь мышцы без сильного ее повреждения. Для предохранения термистора от механического повреждения во время сокращения мышцы он впивался в малую инъекционную иглу с внешним диаметром менее 1 мм так, чтобы полупроводниковый шарик находился у самого острия иглы. Измерение температуры во время сокращения производилось внутри мышцы, т. е. непосредственно там, где образуется теплота сокращения мышцы, а не на поверхности, куда теплота сокращения доходит из внутренних слоев мышцы измененной как из-за рассеивания по всей мышце и в окружающем ее пространстве вследствие теплопроводности, так и из-за биохимических процессов, которые протекают в уже покоящейся мышце, так как прохождение тепла изнутри мышцы на ее поверхность запаздывает и идет обычно уже после одиночного сокращения, по покоящейся мышце.

Методика исследования. Лягушка (*Rana temporaria*) фиксировалась за 4 конечности в парафиновой ванночке, вниз брюшком. Опыт велся в камере, имеющей тепло-, звуко- и электромагнитно-изолирующие стенки. Термистор вкалывался в мышцы икры задней конечности лягушки так, чтобы его острие находилось в икроножной мышце (*m. gastrocnemius*), из которой обычно готовится нервно-мышечный препарат. Сокращение мышц ноги вызывалось механическим раздражением (легкий удар стеклянной палочкой по концу лапки). Обычный электрический метод раздражения в данном случае оказался негодным, так как сам электрический импульс раздражающего тока фиксировался на осциллографе и маскировал запись термотока, вызванного сокращением мышцы; механическое же раздражение не давало никаких наводок.

Результаты исследования. Сначала опыты велись при визуальном наблюдении теплового эффекта на осциллографе. После многократных визуальных наблюдений была произведена запись эффекта на осциллографической бумаге. На рис. 1 приведена осциллографическая запись теплового эффекта одиночного сокращения икроножной мышцы задней конечности лягушки. По абсциссе отложено время, по ординате — температура.

Термистор включался так, что на снимке движение кривой вверх соответствовало нагреванию, движение вниз — охлаждению. Исходный уровень кривой до сокращения мышцы соответствовал температуре покоящейся мышцы и составлял в данном случае  $+18^\circ$ .

Кривая теплового эффекта сокращения мышцы лягушки состоит из 2 резко отличных частей: первая — колебание кривой вниз, соответствующее охлаждению мышцы, и вторая — колебание вверх, соответствующее нагреванию мышцы. Качественное истолкование первой части кривой состоит в обнаружении эндотермической фазы сокращения икроножной мышцы лягушки, которая во времени предшествует экзотермической фазе сокращения мышцы, обнаруженной ранее (1).

Количественная характеристика кривой определялась следующим образом. Время теплового эффекта определялось непосредственным сопоставлением абсцисс кривой с отметками времени в верхней части осциллограммы (50 гц). Температурная градуировка определялась из сопоставления чувствительности термистора и коэффициента усиления. Время охлаждения составило 0,08 сек., время нагрева 0,25 сек. По температуре: охлаждение составило 0,029°, нагрев 0,042°.

Следует отметить, что, в соответствии с данными прошлых исследований, общий термический эффект одиночного сокращения икроножной мышцы лягушки является экзотермическим, т. е. проходит с выделением тепла и повышением температуры. Однако, в отличие от прошлых исследований, нам удалось показать, что этот общий экзотермический эффект одиночного сокращения мышц лягушки является суммарным эффектом и состоит из двух фаз: I — охлаждения мышцы и II — нагревания мышцы. Фаза охлаждения меньше фазы нагревания и по времени и по тем-

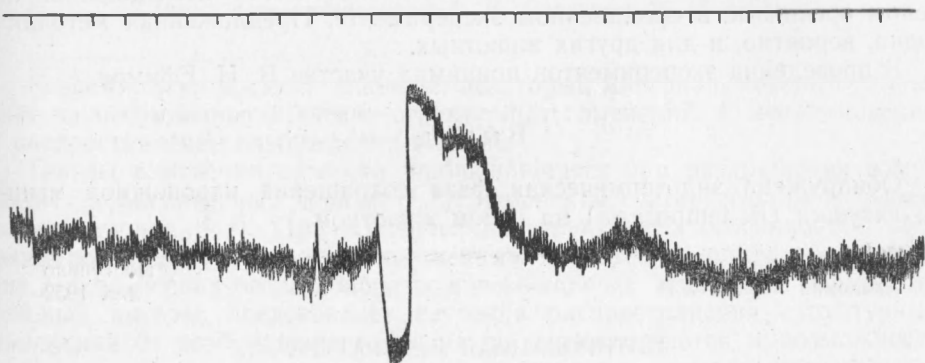


Рис. 1

пературе, а потому общий эффект и оказывается экзотермическим. Хилл не мог обнаружить фазу охлаждения, так как он регистрировал термоток на зеркальном гальванометре с периодом колебания в несколько секунд, в то время как фаза охлаждения мышцы лягушки длится сотые доли секунды. В отличие от данных Хилла, полученные нами цифры повышения температуры сокращающейся мышцы также значительно больше, что объясняется тем, что Хилл исследовал одиночное сокращение изолированной отдельной мышцы (*m. gastrocnemius*), а в нашем случае исследовалось одиночное сокращение той же мышцы в группе икроножной мышцы лягушки. Кроме того, в методе Хилла термопары накладывались на поверхность мышцы в отличие от введения внутрь термистора в нашем случае.

Наконец, в исследованиях Хилла могли получиться заниженные цифры теплового эффекта и потому, что зеркальный гальванометр с периодом колебания в несколько секунд регистрировал не истинный тепловой эффект, длящийся десятые доли секунды, а суммарный тепловой эффект, состоящий из охлаждения и нагревания во время сокращения мышцы и охлаждения ее после сокращения.

В связи с эндотермической фазой сокращения икроножной мышцы лягушки следует упомянуть о работе Сендоу (6), который показал при помощи пьезо-кварца, что процесс одиночного сокращения икроножной мышцы лягушки (*R. temporaria*) состоит из двух фаз: I — более короткая — фаза удлинения или расслабления мышцы и II — более длинная — фаза сокращения мышцы. Сопоставляя данные Сендоу с нашими результатами, следует отметить следующее обстоятельство. Сендоу установил фазу расслабления мышцы лягушки, предшествующую фазе ее сокращения. Нами показано наличие эндотермической фазы сокращения мышцы,

предшествующей экзотермической фазе. Естественно напрашивается сопоставление фазы расслабления Сендоу с эндотермической фазой в нашей работе и, соответственно, фазы сокращения Сендоу с экзотермической фазой в нашей работе. С энергетической точки зрения представляется очень вероятным, что механическая фаза расслабления или удлинения мышцы термически соответствует фазе охлаждения, а механическая фаза сокращения соответствует фазе нагревания. Это не требует обязательного совпадения фаз во времени, так как Сендоу регистрировал механическую сторону сокращения мышцы и притом изолированной, а мы регистрировали тепловой эффект сокращения икроножной мышцы и притом в группе мышц икры на целом животном. Сопоставление наших опытов с опытом Сендоу косвенно подтверждает существование эндотермической фазы сокращения икроножной мышцы лягушки.

Таким образом, применение нового метода исследования термики мышц позволило открыть новую — эндотермическую фазу сокращения. Кроме того, применение этого метода позволяет вести исследования на целом организме в естественном эксперименте. Предложенная методика годна, вероятно, и для других животных.

В проведении экспериментов принимал участие В. Н. Ефимов.

### Вывод

Обнаружена эндотермическая фаза сокращения икроножной мышцы лягушки (*R. temporaria*) на целом животном.

Институт биофизики  
Академии наук СССР

Поступило  
2 X 1952

### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> А. Хилл, Работа мышц, 1929. <sup>2</sup> A. Hill, O. Meyerhof, *Erg. Physiol.*, **22**, 299 (1923). <sup>3</sup> А. Хилл, Эпизоды из области биофизики, 1936. <sup>4</sup> J. Fenn, *J. Physiol.*, **58**, 175 (1923); **58**, 373 (1923). <sup>5</sup> R. Azuma, *Proc. Roy. Soc.*, **B 96**, 338 (1924). <sup>6</sup> A. S andow, *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, **46**, Art., 3, 153 (1945).