

8. Скрипа І. Д. Вплив постійного магнітного поля на ростові процеси у рослин / І. Д. Скрипа, М. В. Пашковський, К. О. Скварко // Біофізичні механізми функціонування живих систем. – Тернопіль : [б. в.], 2008. – С. 88–89.
9. Совински П. К вопросу о механизме действия постоянного магнитного поля на проростки кукурузы, выявляемого по повышению устойчивости к холоду / П. Совински, Л. Быкова, М. Шепановска // Препр. объедин. ин-т ядерных исслед. – Дубна : [б. и.], 1990. – С. 1–7.
10. Increase of seed germination, growth and membrane integrity of wheat seedlings by exposure to static and a 10-KHz electromagnetic field / A. Payez, F. Ghanati, M. Behmanesh [et al.] // Electromagn Biol Med. – 2013. – P. 23.

Бено Юрий, Дикая Мария, Скварко Константин. Биометрический анализ воздействия постоянного магнитного поля на семена дурмана обыкновенного (*Datura stramonium* L.). В статье приведены результаты экспериментального исследования влияния постоянного магнитного поля на прорастание семян, интенсивность роста корня и стебля и динамику изменения площади листовой поверхности дурмана обыкновенного (*Datura stramonium* L.). Обнаружено стимулирующее влияние постоянного магнитного поля напряженностью 5,0 Эрстед и продолжительностью действия 0,5 и 15 часов на всхожесть семян дурмана обыкновенного. При этой же экспозиции и напряженности поля 30,0 и 60,0 Эрстед эффект стимулирования прорастания семян был менее выраженным. При 24-часовой экспозиции чувствительность семян к изучаемому фактору не отмечена, а при 3-часовой экспозиции мы наблюдали торможение прорастания семян. При исследовании влияния постоянного магнитного поля на рост корня и стебля дурмана обыкновенного стимулирующий эффект был незначительным, что может объясняться его видовыми особенностями чувствительности к исследуемому фактору. При длительном воздействии магнитного поля наблюдали пожелтение листовой поверхности, что свидетельствует о негативном воздействии исследуемого фактора.

Ключевые слова: дурман обыкновенный, постоянное магнитное поле, динамика прорастания семян.

Beno Yuriy, Dyka Mariya, Skvarko Kostyantyn. Biometric Analysis Early Stages of Development *Datura stramonium* L. Action under Constant Magnetic Field. The article contains results of the experimental study of the constant magnetic field effect on seed germination, root growth, stem and leaf surface area *Datura stramonium* L. Discovered the stimulating effect of constant magnetic field tension 5,0 E and duration of 0,5 and 15 hours on germination of *Datura stramonium* L. By the same exposure and field intensity 30,0, 60,0 E effect of seed germination stimulation was less pronounced. Over 24 hour exposure to the test sensitivity factor seeds were observed, and in 3 hour exposure, we observed inhibition of seed germination. At research of the constant magnetic field influence on the roots growth, stems of *Datura stramonium* L. stimulating effect was insignificant, which may be explained by the specific features of its sensitivity to the investigated factor. By long-term impact of the magnetic field was observed leaf surface yellowing, that testifies to negative effect of the investigational factors.

Key words: *Datura stramonium* L., constant magnetic field, seed germination.

Стаття надійшла до редколегії
30.04.2014 р.

УДК 577.353.9

Данило Заводовський

Дмитро Ноздренко

Василь Сорока

Олександр Хома

Олександр Мотузюк

Диверсифікація динаміки розвитку втомі ішемізованого м'яза

Досліджено розвиток втомі штучно ішемізованих м'язів при модульованих змінах частоти еферентної стимуляції. Найстрімкіші зміни втомлюваності відбуваються у проміжку між 30 хвилинами та 1 годиною після ішемічного ураження, за цей час втомлюваність м'яза збільшується на 2/3. Отже, можна стверджувати, що

© Заводовський Д., Ноздренко Д., Сорока В., Хома О., Мотузюк О., 2014

ішемізація *m. gastrocnemius* викликає зменшення максимальної силової продуктивності, пришвидшує виникнення і розвиток процесів втоми та зменшує порогову частоту стимуляційного сигналу, який викликає вихід скорочення на тетанічний рівень.

Ключові слова: скелетний м'яз, ішемія, динаміка скорочення.

Постановка наукової проблеми та її значення. Базовою тензометричною характеристикою скоротливої функції м'яза є зміна в часі відповіді м'яза (реалізована через зміну сили або/та довжини м'яза) на тривалий подразник, тобто розвиток м'язової втоми.

Розвиток втоми, нездатність м'яза повноцінно скорочуватися може бути наслідком його виснаження через попередні скорочення або індикатором біохімічних чи біомеханічних патологічних змін всередині самого м'яза. Так, наприклад, кальмодулінзалежна кіназа легких ланцюгів міозину відіграє важливу роль у функціонуванні саркомера – вона каталізує фосфорилування легких ланцюгів міозину при м'язовому скороченні. При дизфункції відповідного їй гена в мишей втома м'язів при тетанічній періодичній стимуляції упродовж 5 хвилин зумовлює падіння сили до 60 % порівняно з контролем [7]. Відомо, що під час ішемічного ураження у м'язі спостерігаються спочатку зворотні, а надалі – незворотні патологічні процеси, пов'язані насамперед із закисленням внутрішньоклітинного середовища та руйнацією скоротливого апарату саркомера [4; 5]. Тому зміни в динаміці м'язового скорочення, що відбуваються при ішемічному ушкодженні, напевне, впливають і на процес розвитку втоми, який також може бути індикатором ішемічного ушкодження.

Матеріали та методи дослідження. Досліджуючи розвиток втоми, використовували стимуляційні пули тривалістю 8 с при частоті 3 Гц, період релаксації між пулами складав 3 с, тривалість експериментів – 3 год. Експерименти проводили на 20 дорослих щурах масою від 0,2 до 0,3 кг. Стимуляцію здійснювали електричними імпульсами прямокутної форми тривалістю 2 мс, сформованими за допомогою генератора імпульсів, керованим АЦП, через платинові електроди. Для реєстрації сили скорочення пучків волокон скелетного м'яза використовували тензометричну установку, створену на кафедрі біофізики Київського національного університету імені Тараса Шевченка [1; 3]. Тривалість дослідів складала 8 год, час гострої ішемії – 3 год. При попередній підготовці до експерименту анестезію здійснювали внутрішньочеревним введенням нембуталу (40 мг/кг). Для ішемізації м'язів використовували розріз шкіри ($L = 1,5\text{--}2,5$ см) по внутрішній поверхні стегна та гомілки. Гілку стегнової артерії та вени разом з іншими перфорантними судинами, що забезпечують кровопостачання експериментального м'яза, перетягували лігатурами. Статистичну обробку результатів дослідження проводили за методами варіаційної статистики за допомогою програмного забезпечення Origin 8.0.

Кожна з кривих, що відображена на рисунках у цій роботі, є результатом усереднення 12-ти аналогічних експериментів.

Виклад основного матеріалу й обґрунтування отриманих результатів дослідження. В експерименті тривалість ішемії складала 3 год, оскільки саме упродовж перших 3-х годин ішемізації відбувається розвиток основних патологічних процесів у пошкодженій м'язовій тканині і водночас саме 3 год ішемізації є часом глобальних динамічних модифікацій скоротливої функції уражених м'язів.

При стимуляційних безрелакційних патернах стимуляції, які викликають швидку втомлюваність нативного м'яза (рис. 1), сила скорочення поступово зменшувалася упродовж перших 15 хв експерименту, надалі вона утримувалася (до кінця експерименту) на рівні періоду F_2 , який складав 41 % від вихідного рівня сили – F_1 , згенерованого у відповідь на перший пул імпульсів. На графіках швидкості зміни сили спостерігається картина, аналогічна до графіків зміни сили.

На часових шкалах відображені інтервали тривалістю 8 с, упродовж яких проходив один стимуляційний патерн та відповідна йому силова відповідь м'яза. 15 хв – проміжок часу, упродовж якого проводили стимуляції. Рівень сили представлений у відсотках (за 100 % брали максимальну фіксовану силу, згенеровану м'язом).

Співвідношення значень сил та швидкості зміни сил, що ми спостерігали у цих експериментах, були такі:

$$F1a/F2a=100/41;$$

$$F1b/F2b=100/50.$$

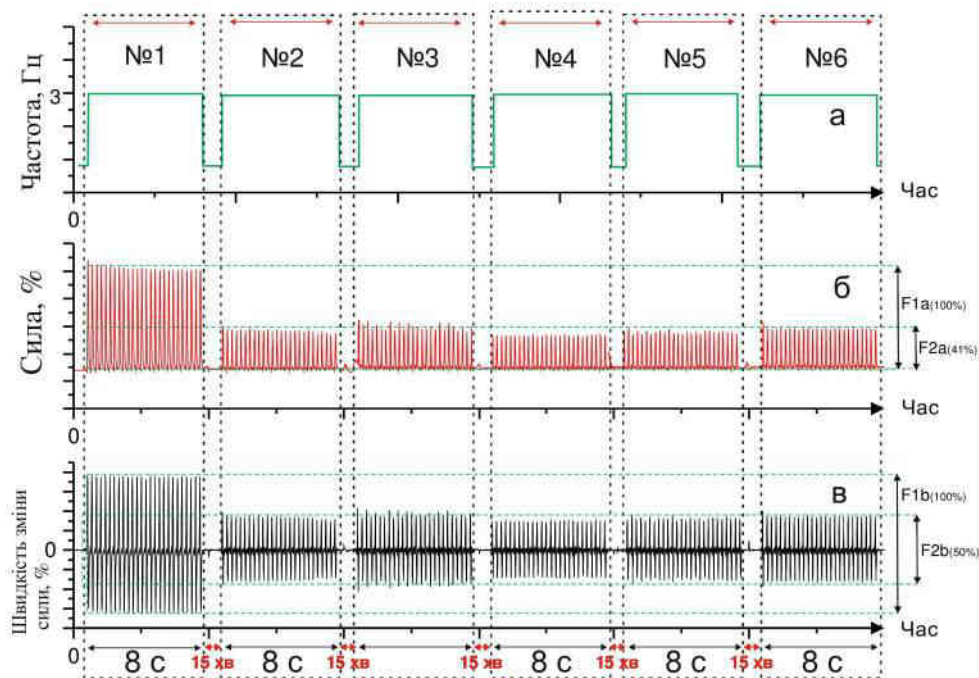


Рис. 1. Криві генерації сили нативного м'яза: а – стимуляційний сигнал, б – силова відповідь, в – швидкість зміни сили. F1a – максимальний рівень силової відповіді, згенерованої м'язом; F2a – рівень силової відповіді, що утримувався після 15-хвилинної безперервної стимуляції; F1b – максимальне значення швидкості зміни сили, згенерованої м'язом; F2b – значення швидкості зміни сили, що утримувалася після 15-хвилинної безперервної стимуляції

Зменшення сили скорочення ішемізованого м'яза було зафіксовано, починаючи з відповіді на перший пул стимуляційних сигналів (рис. 2).

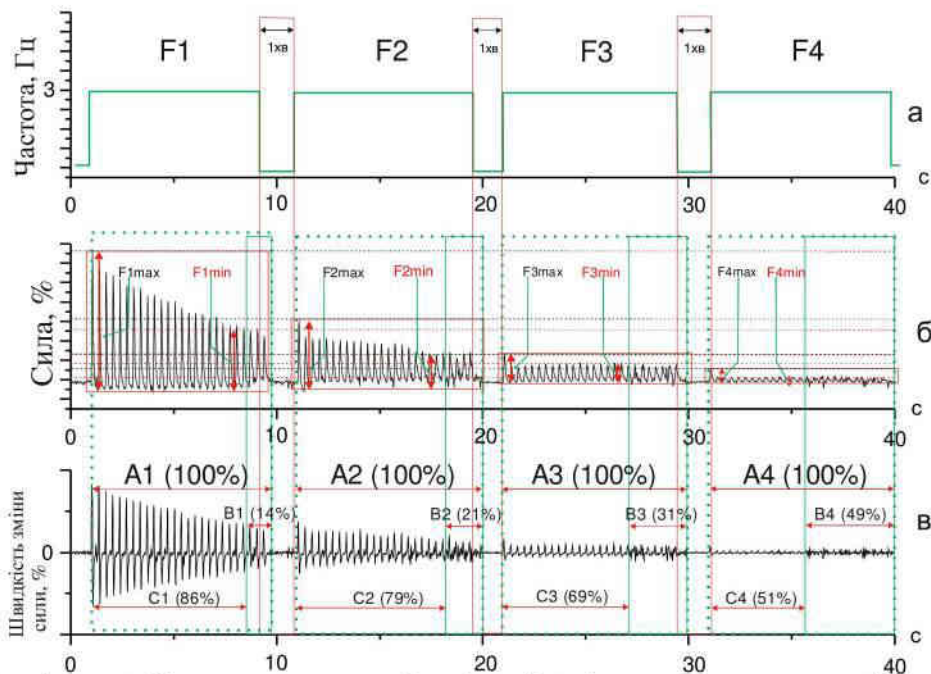


Рис. 2. Криві генерації сили ушкодженого ішемією м'яза (тривалість васкулярної ішемії 3 год): а – стимуляційний сигнал, б – силова відповідь, в – швидкість зміни сили; n – номери пробігу експерименту; Fn – стимуляційний патерн; F_{nmax} – максимальний рівень відносної сили для даного n; F_{nmin} – мінімальний рівень відносної сили для даного n; A_n – ділянка загальної відносної тривалості для даного n; B_n – ділянка відносної тривалості скорочень для даного n; C_n – ділянка відносної тривалості скорочень з фоновим тремором для даного n. На часових шкалах відображені інтервали тривалістю 8 с, упродовж яких відбувався один стимуляційний патерн та з'являлася відповідна йому силова відповідь м'яза, далі – період релаксації тривалістю 1 хв

В експерименті співвідношення величин розвинутої сили та швидкості зміни сили у відсотках становило (за 100 % брали максимальну фіксовану силу, згенеровану м'язом):

$$\begin{aligned} A1/B1 &= 100/14; \\ A2/B2 &= 100/21; \\ A3/B3 &= 100/31; \\ A4/B4 &= 100/49. \end{aligned}$$

З рисунка 2 видно, що величина максимальної сили на ділянках кривих, що відповідають стимуляційним пулам, стосовно $F1_{\max}$ спадає. Якщо взяти за 100 % значення $F1_{\max}$, то значення наступних F_{\max} буде складати половину попереднього значення F_{\max} (рис. 3).

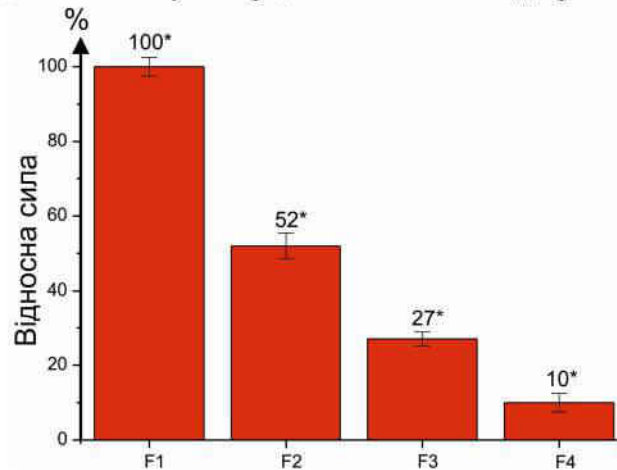


Рис. 3. Зміна максимальної відносної сили (F_{\max})

Як видно з рисунка 3, часові проміжки між вимірами F становили 1 хвилину. За цей час відносна максимальна сила впала у другому пулі на 50 % порівняно з першим, у третьому – на 70 % порівняно з першим, а в четвертому – на 90 % порівняно з контролем (F1). Якщо порівнювати максимальне значення відносної сили $F_{n_{\max}}$ кожного пулу з максимальним значенням відносної сили попереднього $F_{n-1_{\max}}$, то співвідношення між описаними періодами м'язового скорочення будуть такими: $F2 = 52 \% F1$, $F3 = 48 \% F2$, $F4 = 63 \% F3$ (рис. 4).

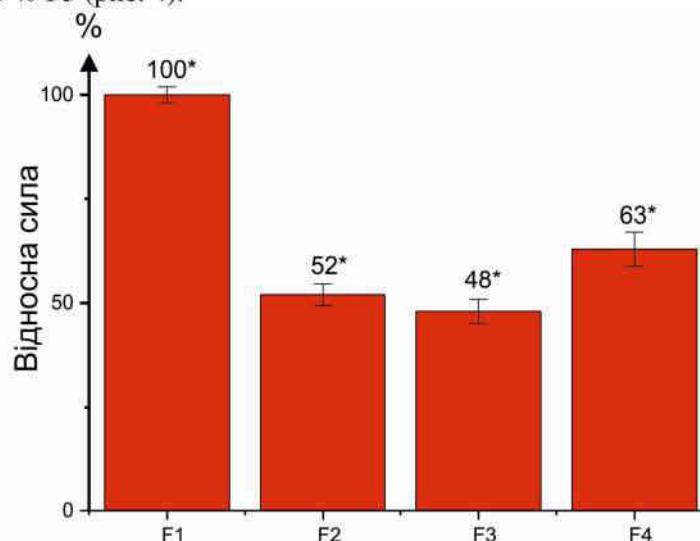


Рис. 4. Зміна максимальної відносної сили ($F_{n_{\max}}$) щодо максимальної відносної сили попереднього пробігу ($F_{n-1_{\max}}$): F_n – стимуляційний патерн

Отже, аналіз наведених даних вказує на те, що під час кожного наступного стимуляційного пулу максимальна відносна сила зменшується удвічі порівняно з максимальною відносною силою попереднього пулу. Зважаючи на умови побудови силової кривої на рисунку 2, час між пулами, що

порівнюються, складав 1 хв, упродовж якої тривала релаксація. Так, для наведених вище умов виконувалася закономірність:

$$F_{n_{\max}} \approx 1/2 F_{n-1_{\max}}$$

Отже, максимальна відносна сила в патернах поступово спадала щодо свого максимального значення у першому патерні, наближаючись до лінійного зменшення за законом $F_{n_{\max}} \approx 1/2 F_{n-1_{\max}}$.

Ще однією характеристикою, яка відображає зміни динаміки на тривалий одноманітний пул сигналів, є зміна відносної сили в межах силової відповіді на кожний із патернів стимуляційних імпульсів. Графік зміни відносної сили представлено на рисунку 5.

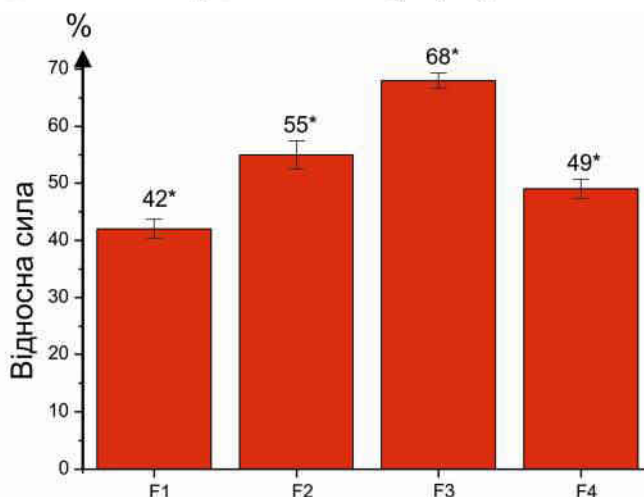


Рис. 5. Зміна відносної сили в межах силової відповіді на кожний з патернів стимуляційних імпульсів: F_n – стимуляційний патерн

Як видно з графіка, зміна відносної сили в межах силової відповіді кожного патерна поступово зростала і лише на ділянці F4 стала меншою, ніж в попередньому патерні.

Розглядаючи співвідношення зміни сили в межах кожного пулу (як певний відсоток від максимального значення) й максимальної сили в даному пулі (вважаємо за 100 % відносної сили), а також максимальної сили, розвинутої м'язом (вважаємо за 100 % відносної сили), бачимо, що існують суттєві відмінності (рис. 6).

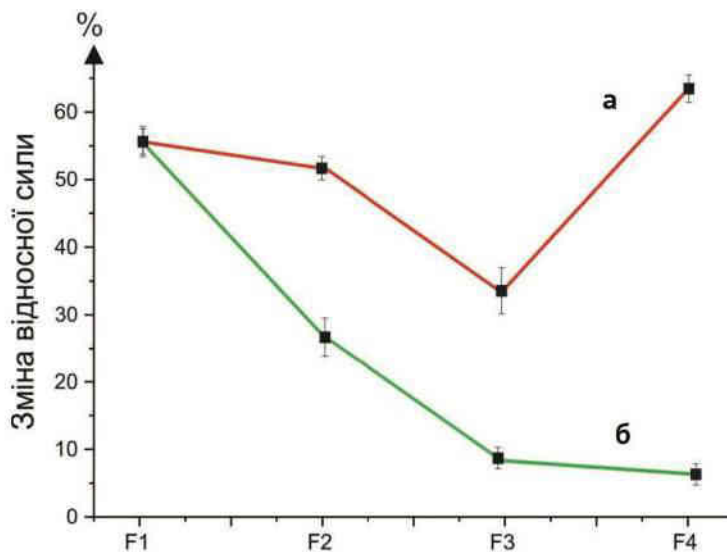


Рис. 6. Зміна відносної та максимальної сили в межах стимуляційних пулів: F_n – стимуляційний патерн; а – зміни відносної сили в межах кожного пулу щодо максимальної сили в даному пулі; б – зміни відносної сили в межах кожного пулу щодо максимальної відносної сили, розвинутої м'язом

Крива максимальної відносної сили м'яза спадає на всіх ділянках, а з точки, відповідної пулу F1, до точки, відповідної пулу F3, зменшення зміни сили наближається до лінійного. У випадку кривої зміни сили в межах кожного пулу щодо максимальної сили в цьому пулі спостерігається поступове зменшення зміни відносної сили від пулу F1 до пулу F2, яке пришвидшується на ділянці F2–F3 та стрімко збільшується на ділянці до найменших значень сили – пулу F4. Тому з погляду інформативності та простоти у можливій надалі розробці методів діагностування патології вважаємо більш інформативною залежність зміни відносної сили в межах кожного пулу щодо максимальної відносної сили, розвинутої м'язом.

Як видно з рисунка 2, поряд із загальним прогресуючим у часі зменшенням сили, що може розвивати м'яз, ішемічне пошкодження м'яза призвело до виникнення тремору під час скорочення. Проте характеристики тремору силових кривих також змінювалися у часі, що представлено на рисунку 7.

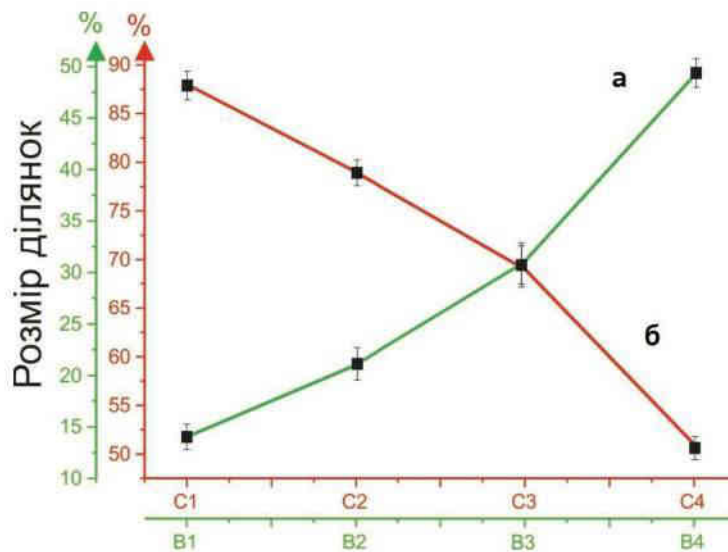


Рис. 7. Співвідношення ділянок скорочень із тремором і без тремору: а – крива зміни розмірів ділянок з тремором; б – крива зміни розмірів ділянок без тремору; Cn – ділянка силової кривої в межах пулу Fn (не спостерігається тремор); Bn – ділянка силової кривої в межах пулу Fn (спостерігається тремор)

Зазначимо, що саме виникнення тремору на силових кривих значно краще фіксується не безпосередньо на графіках сили, а саме на графіках швидкості зміни сили (пролагарифмований графік зміни сили) (рис. 2).

Отже, з рисунка 7 видно, що тремор кривих наявний у всіх пулах. З'являється він наприкінці силової відповіді та прогресує в часі, поширюючись усе ближче до початку пулу. Так, у першому пулі F1 тривалість фонового тремору B1 становила 14 % загальної тривалості пулу, у другому пулі F2 тривалість фонового тремору B2 становила 21 %, у третьому пулі F3 тривалість фонового тремору B3 сягала 31 %, у четвертому пулі F4 тривалість фонового тремору B4 становила 49 %. На нашу думку, появу тремору в ішемізованому м'язі можна розглядати як наслідок порушення регуляції нормального процесу вивільнення Ca^{2+} в екстрацелюлярний простір та повернення йонів у термінальні цистерни.

На наступному етапі дослідження розвитку втоми ми використали безперервно повторювані стимуляційні пули тривалістю 8 с із частотою 3 Гц та періодом релаксації між пулами 3 с. Для досліджень ми обрали такі часові проміжки тривалості ішемії: 0,5; 1,0; 1,5; 2,0; 2,5; 3,0; 3,5 год.

За наведеним вище протоколом отримано силові криві, представлені на рисунках 8 та 9.

Відмінність, яка характерна для силових кривих, отриманих після півгодинної ішемії (рис. 8 А), порівняно з кривими, отриманими при більш тривалих ішеміях (рис. 8 В, С, D та рис. 9 Е, F, G), полягала у тому, що разом зі зменшенням сили спостерігалось ускладнення повернення м'яза у релаксований стан через підвищення початкового рівня сили, з якого починається кожне наступне елементарне скорочення в складі пулу. З іншого боку, картина нагадує формування зубчастого тетанусу, але при наднизькій частоті стимуляції – 3 Гц порівняно з нормою > 20 Гц.

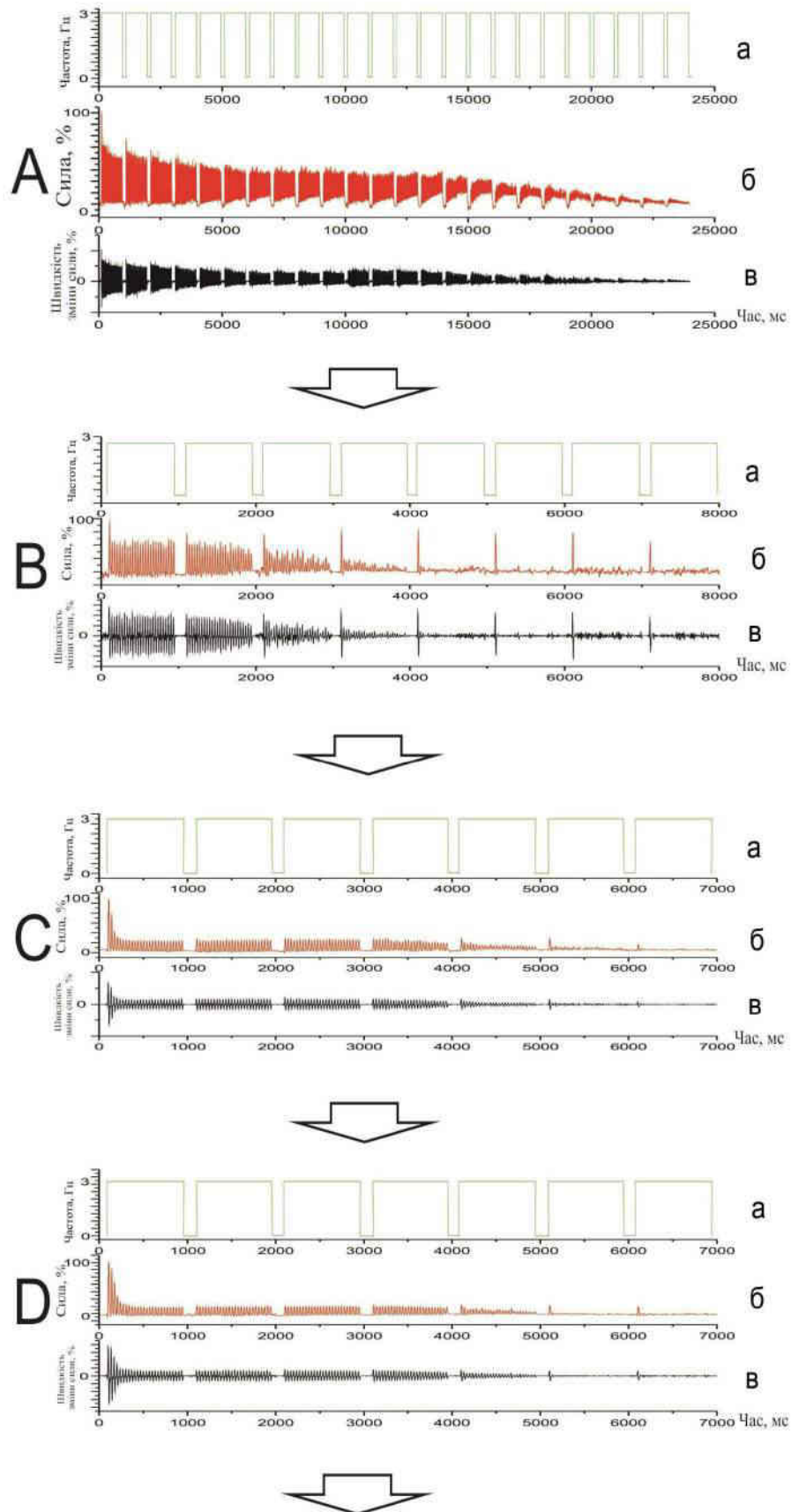


Рис. 8. Розвиток втоми після повної васкулярної ішемії тривалістю: А – 0,5 год, В – 1,0 год, С. – 1,5 год, D – 2,0 год; а – стимуляційний сигнал, б – силова відповідь, с – швидкість зміни сили

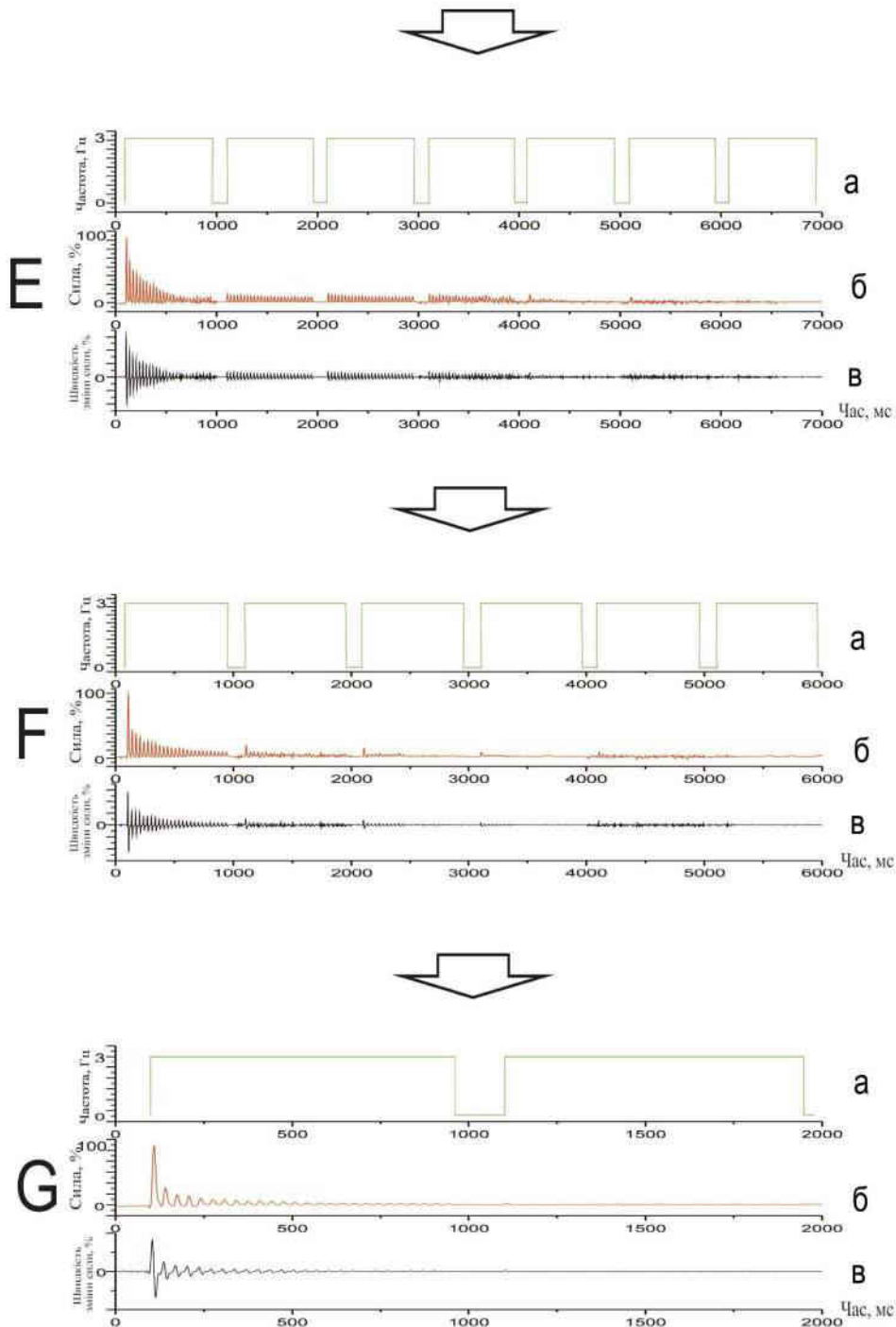


Рис. 9. Розвиток втоми після повної васкулярної ішемії тривалістю: E – 2,5 год, F – 3,0 год, G – 3,5 год;
а – стимуляційний сигнал, б – силова відповідь, в – швидкість зміни сили

Аналізуючи зміни у силових відповідях з боку кількості пулів силової відповіді, яку м'яз може продукувати через певні проміжки повної васкулярної ішемії, отримаємо графіки, представлені на рисунках 8, 9.

Якщо порівняти кількість пулів силової відповіді із зовнішньою стимуляцією, то можна побачити, що найстрімкіші зміни відбуваються в проміжку між 30 хв та 1 год. За цей час втомлюваність м'яза (виражена через максимально можливу кількість продукованих пулів) збільшується на 2/3 з 24 до 8. Надалі втомлюваність збільшується майже лінійно. Отже, тут маркерною особливістю ішемічного ураження є саме це стрімке падіння сили. На нашу думку, воно може бути пов'язане зі стрімким закисненням середовища та накопиченням метаболітів, яке відбувається через припинення кровопо-

стачання. Припускати якісь механічні ушкодження чи деградацію структури самого скоротливого апарату дуже сумнівно – через невелику часову тривалість васкулярної ішемії.

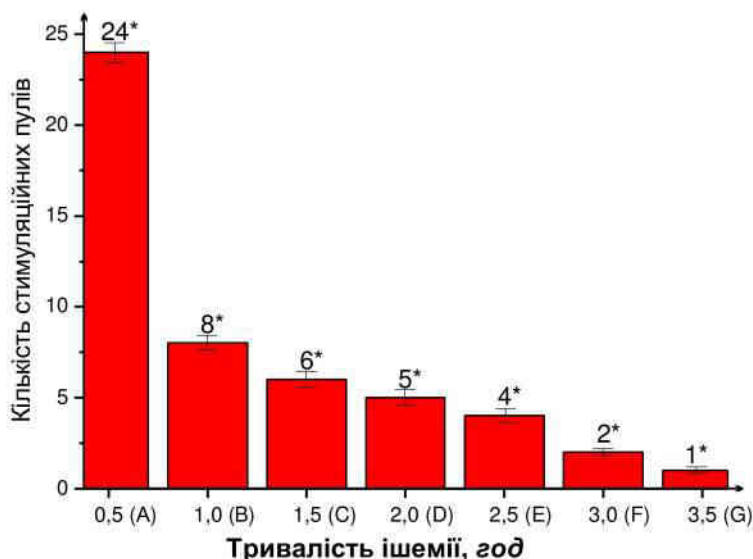


Рис. 10. Кількість пулів силової відповіді на зовнішню стимуляцію, які згенерував ішемізований м'яз після повної васкулярної ішемії тривалістю: А – 0,5 год, В – 1,0 год, С – 1,5 год, D – 2,0 год, Е – 2,5 год, F – 3,0 год, G – 3,5 год

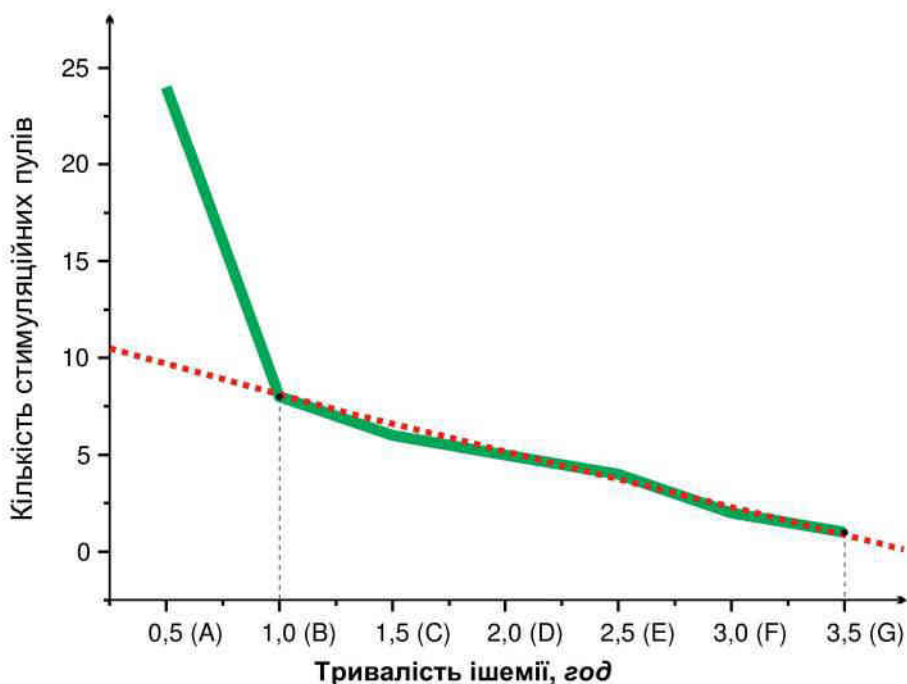


Рис. 11. Графік кількості пулів силової відповіді на зовнішню стимуляцію, які згенерував ішемізований м'яз після повної васкулярної ішемії тривалістю: А – 0,5 год, В – 1,0 год, С – 1,5 год, D – 2,0 год, Е – 2,5 год, F – 3,0 год, G – 3,5 год

Висновки та перспективи подальших досліджень. Падіння сили у відповіді ішемізованого м'яза було помітно, починаючи з відповіді на перший пул стимуляційних сигналів.

Максимальна відносна сила в патернах поступово спадала щодо свого максимального значення у першому патерні, наближалася до лінійного зменшення за законом:

$$F_{n_{\max}} \approx 1/2 F_{n-1_{\max}}$$

Зміна відносної сили в межах кожного пулу щодо максимальної відносної сили, розвинутої м'язом, була спадною по всій довжині, на відміну від зміни відносної сили в межах кожного пулу щодо максимальної відносної сили в цьому пулі.

Найшвидші зміни втомлюваності відбуваються в проміжку між 30 хв та 1 год після ішемічного ураження, за цей період втомлюваність м'яза збільшується на 2/3. Отже, ішемізація *m. gastrocnemius* викликає зменшення максимальної силової продуктивності, пришвидшує виникнення і розвиток процесів утоми та зменшує порогову частоту стимуляційного сигналу, який викликає вихід скорочення на тетанічний рівень. При ішемічному пошкодженні м'язових клітин найбільший розвиток втомлюваності відбувається в проміжку між 30 хв та 1 год ішемічного ураження.

Дослідники показали, що ішемія в скелетних м'язах викликає підвищення підфасціального тиску, що, у свою чергу, призводить до зменшення внутрішньокісткового тиску [2; 6]. У результаті поєднаного вимірювання внутрішньокісткового тиску у проксимальній метафазі великогомілкової кістки та підфасціального тиску у латеральному кісткофасційному футлярі гомілки при турнікетній ішемії встановлено щільний зворотний зв'язок цих показників [2; 8]. Цей факт значно ускладнює ідентифікацію патологій, пов'язаних саме з ішемічними ушкодженнями м'яза на фоні загального зменшення його силової продуктивності. Застосування описаного аналізу фіксації рівня зменшення сили ішемізованого м'яза дає змогу значно покращити діагностику цих патологій.

Джерела та література

1. Зміна параметрів скорочення скелетних м'язів за умов гострої ішемії / О. В. Долгополов, Д. М. Ноздренко, С. С. Страфун, М. С. Мірошніченко // Фізика живого. – 2010. – 18, № 3. – С. 64–69.
2. Зміни підфасціального та внутрішньокісткового тиску в умовах гострої турнікетної ішемії кінцівки в експерименті / С. С. Страфун [та ін.] // Вісник ортопедії, травматології та протезування. – 2007. – № 4 – С. 9–13.
3. Мірошніченко М. С. Динамика сокращения изолированного мышечного волокна лягушки при высокочастотной модулированной стимуляции / М. С. Мірошніченко, Д. М. Ноздренко, И. А. Залоило // Фізика живого. – 2002. – № 1. – С. 41–48.
4. Allen D. G. Skeletal Muscle Fatigue: Cellular Mechanisms / D. G. Allen, G. D. Lamb, H. Westerblad // *Physiol. Rev.* – 2008. – 88, № 1. – P. 287–332.
5. Force decline during fatigue is due to both a decrease in the force per individual cross-bridge and the number of cross-bridges / M. Nocella, B. Colombini, G. Benelli [et al.] // *J. Physiol.* – 2011. – 589, № 13. – P. 3371–3381.
6. Skeletal muscle ischemia-reperfusion injury: a review of endothelial cell-leukocyte interactions / F. Sabido [et al.] // *J. Invest Surg.* – 1994. – № 7. – С. 39–47.
7. The effect of skeletal myosin light chain kinase gene ablation on the fatigability of mouse fast muscle / W. Gittings [et al.] // *Journal of Muscle Research and Cell Motility.* – 2011. – № 31. – С. 337–348.
8. The therapeutic angiogenesis of critical lower limb ischemia. Review of the literature and prospects of research on stem cells / R. Di Stefano [et al.] // *Ital. Heart. J. Suppl.* – 2004. – № 5. – С. 1–13.

Заводовский Даниил, Ноздренко Дмитрий, Сорока Василий, Хома Александр, Мотузиук Александр. Диверсификация динамики развития усталости ишемизированной мышцы. Исследовано развитие усталости искусственно ишемизированных мышц при модулированных изменениях частоты эфферентной стимуляции. Стремительные изменения утомляемости происходят в промежутке между 30 мин. и 1 часом после ишемического поражения, за это время утомляемость мышцы увеличивается на 2/3. Таким образом, ишемизация *m. gastrocnemius* вызывает уменьшение максимальной силовой производительности, ускоряет возникновение и развитие процессов усталости и уменьшает пороговую частоту стимуляционного сигнала, который вызывает выход сокращения на тетанический уровень.

Ключевые слова: скелетная мышца, ишемия, усталость.

Zavodovskiy Danylo, Nozdrenko Dmytro, Soroka Vasyl, Khoma Oleksander, Motuziuk Oleksander. Diver-sification of Dynamics of the Ischemic Muscle Fatigue. Fatigue development in response to repeated frequency-modulated electrical stimulation of ischemised rat muscle was investigated. The most significant changes happened between 30 and 60 minutes after ischemia induction, fatigue increased up to 2/3 relatively to control. Thereby it is possible to conclude that ischemia of rat's *m. gastrocnemius* causes decline in maximum tetanic force value, potentiates fatigue process and reduces stimulation frequency which is sufficient to reach fully fused tetanic contraction.

Key words: skeletal muscle, ischemia, contraction dynamics, fatigue.

Стаття надійшла до редколегії
29.04.2014 р.