

VILNIAUS UNIVERSITETAS

Gamtos mokslų fakultetas

Biochemijos ir biofizikos katedra

Biofizikos studijų programos II magistratūros kurso studentė

Monika Kvedaraitė

Magistro darbas

Raumens skaidulos susitraukimo savybių tyrimas

Darbo vadovas:

Doc. A. Alaburda

Vilnius 2011

# **Raumens skaidulos susitraukimo savybių tyrimas**

Darbas atliktas Vilniaus universiteto Biochemijos ir biofizikos katedroje.

Monika Kvedaraitė

Darbo vadovai:

Doc. A. Alaburda

# Turinys

<b>TURINYS</b> .....	<b>3</b>
<b>SANTRUMPOS</b> .....	<b>4</b>
<b>IVADAS</b> .....	<b>5</b>
<b>1. LITERATŪROS APŽVALGA</b> .....	<b>6</b>
1.1. SKELETO RAUMENS MECHANIZMAS .....	6
1.1.1. <i>Motorinis vienetas</i> .....	6
1.2. RAUMENŲ FUNKCIJOS .....	7
1.2.1. <i>Raumens sandara</i> .....	7
1.2.2. <i>Raumenų skaidulų sandara</i> .....	9
1.2.3. <i>Raumenų gijos (miofibrilės) ir sarkoplazmai</i> .....	11
1.2.4. <i>Aktino siūlelių sandara</i> .....	11
1.2.5. <i>Raumens susitraukimas</i> .....	12
1.2.6. <i>Raumens atsipalaidavimas</i> .....	13
1.2.7. <i>Raumens susitraukimo tipai</i> .....	14
1.2.8. <i>Raumenų nuovargis</i> .....	16
1.3. JAUDRIOSIOS LAŠTELĖS .....	16
1.3.1. <i>Elektriniai reiškiniai neuronuose</i> .....	16
1.3.2. <i>Elektrinių signalų kilmė</i> .....	17
1.3.3. <i>Elektrinių signalų kaita neurone</i> .....	17
1.4. SINAPSINIAI RYŠIAI TARP NEURONŲ .....	18
1.4.1. <i>Elektrinės sinapsės</i> .....	19
1.4.1. <i>Cheminės sinapsės</i> .....	20
1.4.2. <i>Nervo ir raumens jungtis</i> .....	20
1.5. ELEKTRINIAI SIGNALAI NERVŲ SISTEMOJE .....	21
1.5.1. <i>Membranos potencialų registravimas ir savybės</i> .....	22
1.6. RAUMENS FUNKCIJŲ TYRIMAS .....	22
1.6.1. <i>Elektromiografija</i> .....	22
1.6.2. <i>Jėgos matavimas</i> .....	24
<b>2. TYRIMO METODIKA</b> .....	<b>25</b>
2.1. TYRIAMASIS OBJEKTAS.....	25
2.2. PREPARAVIMAS .....	25
2.3. RAUMENS JĖGOS MATAVIMO PRIETAISAS .....	26
2.4. RAUMENS SKAIDULOS ĮTVIRTINIMAS .....	27
2.5. SUSITRAUKIMO REGISTRAVIMAS.....	28
2.6. TYRIMO METODIKA .....	29
<b>3. REZULTATAI</b> .....	<b>33</b>
<b>4. REZULTATŲ APTARIMAS</b> .....	<b>45</b>
<b>IŠVADOS</b> .....	<b>47</b>
<b>SANTRAUKA</b> .....	<b>48</b>
<b>SUMMARY</b> .....	<b>49</b>
<b>LITERATŪROS SĄRAŠAS</b> .....	<b>50</b>
<b>PRIEDAI</b> .....	<b>53</b>

## Santrumpos

(CNS)	Centrinė nervų sistema
(MV)	Motorinis vienetas
(EMG)	Elektromiografija

## **Ivadas**

Raumenys – svarbūs judėjimui. Jie padeda judėti visam kūnui ir atskiroms jo dalims. Griaučių raumenys palaiko kūno pusiausvyrą ir atlieka judesius. Šie raumenys sausgyslėmis yra prisitvirtinę prie kaulų. Svarbu tai, kad raumens susitraukimą, o tuo pačiu ir visą judesį galima tiksliai ir greitai valdyti. Šį valdymą atlieka centrinė nervų sistema (CNS) atsižvelgdama į raumens mechanines savybes bei būseną. Iš visų neuronų, dalyvaujančių judesio valdyme reikėtų išskirti motorinius neuronus. Jie ypatingi tuo, kad jų kūnai yra nugaros smegenyse, o ataugos – aksonai tiesiogiai įnervuoja raumens skaidulas. Kalbant apie raumens valdymo organizavimą reikėtų išskirti motorinį vienetą. Motorinis vienetas yra motoneuronas ir viso jo aktyvuojamos raumenų skaidulos. Raumenų skaidulos susitraukia tada, kai jas aktyvuoja iš motoneurono aksonu atėjęs veikimo potencialas.

Kalbant apie raumens susitraukimą, paprastai jis tiriamas taikant pavienius stimulus arba tam tikro dažnio stimulų sekas. Fiziologiškai raumenys yra aktyvuojami impulsų ateinančių iš motorinių neuronų. Pastaruoju metu parodyta (Berg R.W. et al 07b; Berg R.W.08; Alaburda A. et al 05; Berg R.W. et al 07a), kad motoneuronai generuoja nereguliaraus dažnio veikimo potencialų sekas. Todėl kyla klausimas, ar skiriasi susitraukimo savybės, kai raumuo aktyvuojamas reguliaraus dažnio bei realistine veikimo potencialų dažnio seka.

### **Darbo tikslas:**

Nustatyti, ar skiriasi raumens skaidulos susitraukimo savybės aktyvuojant reguliaraus dažnio bei realistinėmis impulsų sekomis.

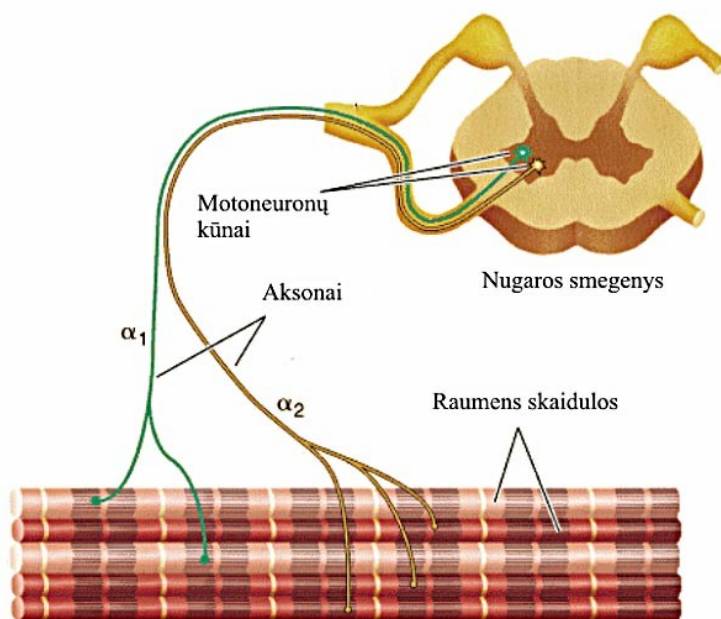
### **Uždaviniai:**

1. Adaptuoti turimą eksperimentinę įrangą varlės šlaunies raumens skaidulos susitraukimo savybių tyrimui;
2. Užregistruoti raumens susitraukimo jėgą stimuliuojant reguliaraus ir realistinėmis stimulų sekomis;
3. Palyginti raumens skaidulos susitraukimo savybes stimuliuojant reguliaraus dažnio ir realistinėmis stimulų sekomis;
4. Palyginti raumens skaidulos susitraukimo savybes prie skirtingų stimulų dažnių.

# 1. Literatūros apžvalga

## 1.1. Skeleto raumens mechanizmas

### 1.1.1. Motorinis vienetas



1 pav. Motorinis vienetas

Motorinį vieneta sudaro nugaros smegenyse esantis motoneuronas, ir prie jo ilgosios ataugos aksono terminalių, jo inervuojamos raumenų skaidulos. Kaip žinome, raumenų skaidulos susitraukia tada, kai jose atsiranda veikimo potencialas, kurį sukelia nervinis impulsas, atėjęs iš motoneurono jo ilgąja atauga aksonu.

Pagal laiką nuo atsikiro susitraukimo pradžios iki maksimalios jėgos lygio ir atsparumą nuovargiui, motoriniai vienetai skirstomi į tris tipus: greiti, greitai vargstantys (FF), greiti, atsparūs nuovargiui (FR) ir lėti, atsparūs nuovargiui (S) (Bourne G. H. 72; Sherwood L. 10).

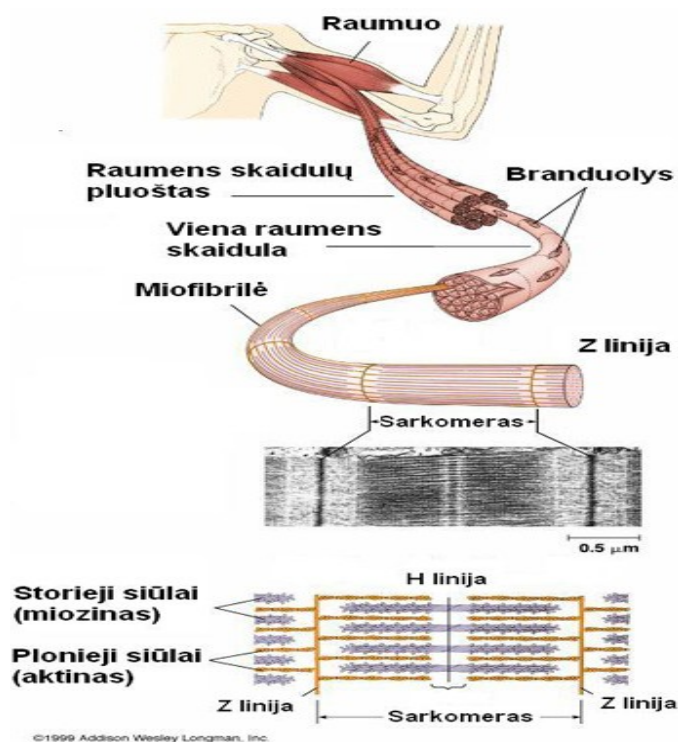
Šių motorinių vienetų raumenų skaidulos skiriasi biocheminėmis ir histologinėmis ypatybėmis. **FF** motorinių vienetų raumenų skaidulos pasižymi dideliu ATF-azės aktyvumu ir vyraujančia anaerobine medžiagų apykaitos sistema. Šalia raumenų skaidulų yra mažai kapiliarų, mitochondrijų bei mioglobino (kuris gali prisijungti deguonį), todėl skaidulos yra baltos spalvos. Motoriniai vienetai (m.v.) ir raumenys sudaryti iš šių skaidulų, kurios pasižymi greitu susitraukimu ir atsipalaidavimu. Jos nėra atsparios nuovargiui, nes joms būdingas didelis energijos sunaudojimo greitis ir silpnai išsivystyta aerobinė medžiagų apykaitos sistema. **S** - pasižymi mažu miozino

ATFazės aktyvumu ir galinga aerobine medžiagų apykaitos sistema. **FR** skaidulos užima tarpinę padėtį tarp S ir FF motorinių vienetų skaidulų. Jos pasižymi dideliu miozino ATF-azės aktyvumu, gerai išvystyta aerobinė ir anaerobinė medžiagų apykaitos sistema. Todėl šios skaidulos susitraukia greitai, tačiau yra atsparios nuovargiui (Millman B.M. 81).

## 1.2. Raumenų funkcijos

Kiekvienas raumuo sudarytas iš raumeninių skaidulų, o pastarosios iš maždaug 200 raumeninių ląstelių – miofibrilių. Miofibrilės kontraktinis vienetas yra sarkomeras. Kiekvienas sarkomeras turi aktino ir miozino baltyminių siūlų tinklą. Susitraukiant miofibrilėms, baltyminiai siūlai slysta vieni prie kitų, todėl miofibrilės, o tuo pačiu ir visas raumuo sutrumpėja.

### 1.2.1. Raumens sandara



2 pav. Raumens sandara

Raumuo sudarytas (2 pav.) iš raumens pilvelio ir sausgyslės. Raumens pilvelį sudaro stroma (jungiamasis audinys) ir parenchima (skersaruožių raumenų skaidulos). Kiekvieną raumenį supa jungiamojo audinio dangalas. Nuo jo vidinio paviršiaus į raumens vidų eina jungiamojo audinio tarpsluoksniai, kurie suskirsto raumenines skaidulas į pluoštus. Jungiamajame audinyje išsišakoję raumenines skaidulas maitinančios kraujagyslės ir nervai. Iš raumeninių skaidulų galų išeina

jungiamojo audinio skaidulos, kurios susijungusios sudaro raumens sausgyslę. Sausgyslė prisijungia prie raumens kaulo. Sausgyslė gali būti gana ilga raumenyje ( Nudell B. M. 82).

Apvalus raumuo baigiasi virvės formos sausgysle, plokščias raumuo – sausplėve.

Raumenys, kurių skaidulos eina kampu į išilginę ašį, vadinami plunksniškai (musculus pennatus). Raumeninių skaidulų gali būti vienas sluoksnis (m. unipennatus), du sluoksniai (m. bipennatus) arba daugiau sluoksnių (m. multipennatus). Per kai kuriuos raumenis - sausgyslės pereina ištisai (Bourne G. H. 72; Jones D. and Round J. M. 90).

Vienas raumens galas prisitvirtina prie nejudrios skeleto dalies, o kitas galas yra judrus. Nejudrus raumens galas vadinamas raumens pradžia (origo), judrus – raumens pabaiga (insertio).

Skeleto raumuo pasižymi elastingumu ir klampumu. Šios raumens savybės priklauso nuo raumens nuosekliųjų ir lygiagrečiųjų elastinių komponentų, kuriuos formuoja raumeninės skaidulos sarkolema, citoskeletas (titinas, nebulinas, C-baltymas, M-baltymas ir kt.), sarkoplazminio retikulumo vamzdeliai, miozino ir aktino filamentai, raumens jungiamojo audinio trijų sluoksnių plėvelės ir sausgyslė. Tai priklauso nuo šių veiksnių:

1. Miozino ir aktino filamentų persiklojimo laipsnio sarkomere. Raumens ilgis, kuriam esant sarkomerai išvysto didžiausią jėgą, vadinamas ramybės ilgiu.
2. Raumens pasyvaus pasipriešinimo. Ištempiant raumenį iki didesnio nei ramybės ilgio, atsiranda raumens pasyvus pasipriešinimas. Atliekant paprastus judesius, raumens darbo ilgis prilgsta ramybės ilgiui (Sugi H. 83).
3. Raumens išvystomos jėgos peties, t.y. trumpiausio atstumo nuo atramos taško iki jėgos veikimo linijos.
4. Raumens susitraukimo tipo. Susitraukimo jėga priklauso ne tik nuo raumens ilgio, bet ir nuo kitimo tipo (ilgėjimo ar trumpėjimo) bei greičio. Didžiausią jėgą raumuo išvysto ekscentrinio darbo metu, t.y. net apie du kartus didesnę negu izometrinio darbo metu.

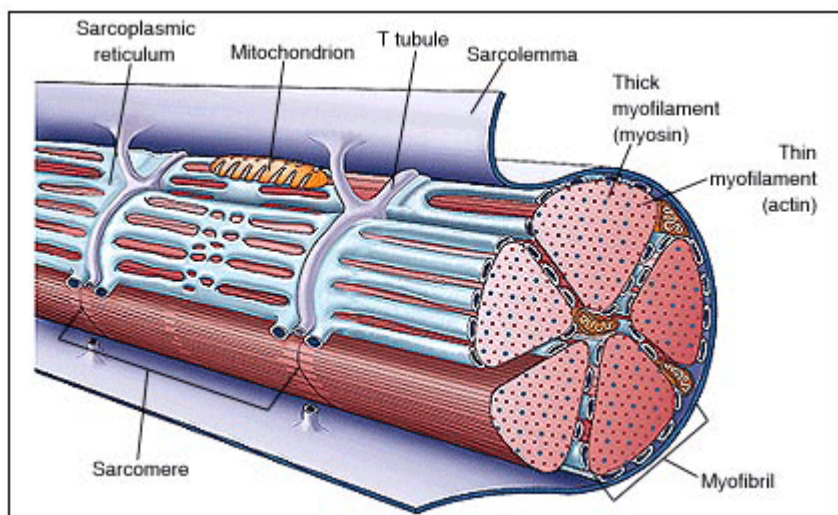
Skeleto raumenų yra du tipai: faziniai bei toniniai arba posturaliniai raumenys. Raumenų fazinis susitraukimas užtikrina struktūros, prie kurios tvirtinasi raumuo, judesį. Faziniai raumenys didžiąja dalimi susideda iš taip vadinamų "greitųjų" skaidulų, sugebančių staigiai susitraukti - jų funkcija yra greitų judesių realizavimas. Minėtoje skaiduloje yra palyginti mažai kapiliarų, todėl šios skaidulos greičiau nuvargsta. Faziniams raumenims būdingas greitas pieno rūgšties (laktato) kaupimasis. Esant raumenų pažeidimams faziniai raumenys nusilpsta (Jones D. and Round J. M.90).

Toniniai arba posturaliniai raumenys sugeba išlikti iš dalies įtempti ilgą laiką. Toninio sutraukimo atveju vienu metu būna įtempti tik dalis raumens skaidulų, o likusios skaidulos atpalaiduotos.



Toninio susitraukimo atveju atskiros raumenų skaidulos dirba asinchroniškai – tai įsitempia, tai atsipalaiduoja, todėl raumens įtempimas gali būti palaikomas ilgą laiką. Toks įtampų kaitaliojimas yra normalus. Šie raumenys didžia dalimi sudaryti iš, taip vadinamų, "lėtųjų skaidulų". Jie gerai kapiliarizuoti (gerai aprūpinami krauju, o su juo ir maistinėmis medžiagomis), todėl gali ilgai dirbti nenuvargdami. Jiems būdingas lėtas laktato kaupimosi greitis. Raumenų disfunkcijos atveju toniniai raumenys sutrumpėja (Dr.Heinz Schmidt M.D. and Wendelin Emser M.D. 85).

### 1.2.2. Raumenų skaidulų sandara



3 pav. Raumens skaidulos struktūra

Raumeninė skaidula (3 pav.) sudaro branduoliai, miofibrilės, sarkoplazma, mitochondrijos, mikrosomos. Iš išorės dengia jungiamojo audinio apvaskalėlis-sarkolema. Raumeninė skaidula, turinti daugiau kaip tūkstantį branduolių. Jos storis yra 10-100 $\mu$ m, ilgis 1-40cm. Skersaruožių raumenų ląstelė gali turėti net kelis šimtus branduolių. Išilgai skaidulos eina miofibrilės, kurios sudaro stori miozino A siūlai, o diską I (izotropini) - dviejų gretimų sarkomerų ploni aktino siūlai. Storieji ir plonieji siūlai miofibrileje yra išsidėstę griežta tvarka. Kiekvieną storą siūlą supa 6 ploni siūlai ir išsiskvoja daug skersinių tiltelių. Išilgai issidesčiusios mitochondrijos. Mitochondrijos aprūpina miofibriles ATP.

Raumenines skaidulas jungia trijų sluoksnių jungiamojo audinio plėvelės:

- jungiamojo audinio tarpfluksnis supa kiekvieną raumeninę skaidulą;

- raumeninių skaidulų pluoštus jungia raumens dangalas ir visą raumenį gaubia išorinis raumens dangalas. Raumeninės skaidulos sukelia jėgą, kurią per šias jungiamojo audinio plėveles perduoda sausgyslėms ir kaulams (su sausgyslėmis jungiasi tik kolageninės skaidulos). (Squire J.M. 90 ; Sherwood L. 10). Kiekvieną raumeninę skaidulą iš išorės dengia membrana (sarkolema). Raumeninės skaidulos citoplazma vadinama sarkoplazma. Joje driekiasi išilginių vamzdelių sistema, vadinama sarkoplazminiu tinklu.

Į raumenų skaidulas įeina T(transversiniai) vamzdeliai. Šie vamzdeliai - sarkolemos įlinkimai, susidarę A ir I diskų sąlyčio vietose. Abipus T vamzdelių yra sarkoplazminio tinklo sustorėjimai, kurie vadinami galinėmis talpyklomis. Šios trys struktūros (T vamzdelis ir jam iš abiejų pusių esančios sarkoplazminio tinklo galinės talpyklos) vadinamos triada. Specialios baltyminės struktūros, panašios į pėdą, jungia T vamzdelius ir galines sarkoplazminio tinklo talpyklas. Pėdos struktūros dalyje, susisiekiiančios su T vamzdeliu, yra membranos potencialo valdomi (elektriniai)  $Ca^{2+}$  kanalai. Sarkoplazminio tinklo galinės talpyklos membranoje yra  $Ca^{2+}$  kanalai, pro kuriuos iš sarkoplazminio tinklo koncentracijos gradiento kryptimi išsiskiria  $Ca^{2+}$  jonai (Denoth J. 01).

Raumenų skaidulų trūkinėjimai susiję su pačiu susitraukimo režimu. Ekscentrinis susitraukimas dažniau sukelia neadekvačius pažeidimus.

Raumenų kompozicija – skirtingo tipo raumeninių skaidulų santykis raumenyse. Tai vienas iš svarbiausių raumenų susitraukimą lemiančių veiksnių. Griaučių raumenys susideda iš raumeninių skaidulų. Grupė vienu nervu inervuojamų raumeninių skaidulų sudaro motorinį vienetą. Manoma, kad to paties motorinio vieneto raumeninės skaidulos faktiškai nesiskiria pagal struktūrą ir funkciją. Raumeninių skaidulų pagrindinė funkcija yra susitraukimas. Atliekant vieno tipo judesius (ilgas bėgimas ar ėjimas), reikalingas mažai vargstantis, o kitus (šuoliai, metimai, trumpų nuotolių bėgimas) – trumpalaikis, greitas ir stiprus raumeninių skaidulų susitraukimas.

Yra skiriami šie raumeninių skaidulų tipai:

I tipas lėtai susitraukiančios ir atsparios nuovargiui;

II A tipas greitai susitraukiančios ir santykinai atsparios nuovargiui (šio tipo raumeninės skaidulos dar vadinamos tarpinėmis);

II B tipas greitai susitraukiančios ir neatsparios nuovargiui (Sherwood L.10).

### 1.2.3. Raumenų gijos (miofibrilės) ir sarkoplazmai

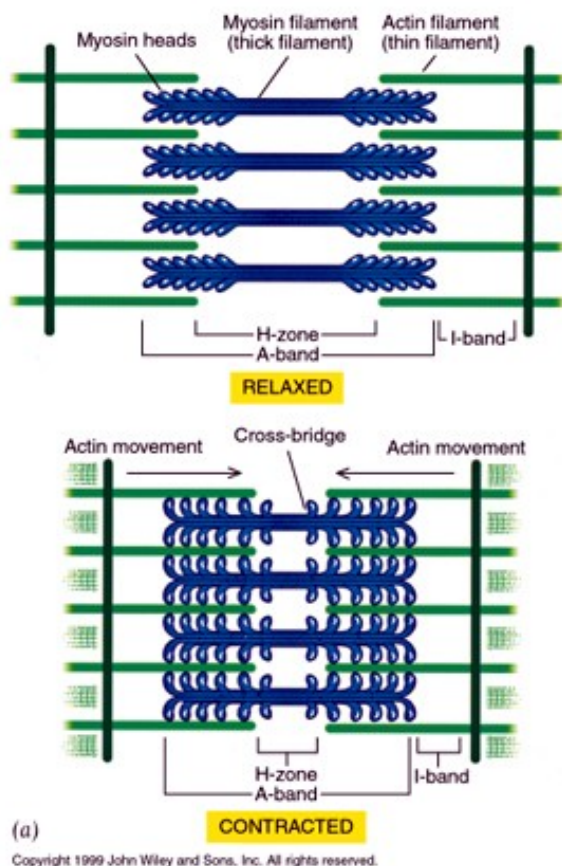
Vienoje raumeninėje skaiduloje yra nuo kelių šimtų iki kelių tūkstančių raumeninių gijų (miofibrilių), kurių kiekviena vidutiniškai susideda iš 1500 aktino ir 3000 miozino siūlelių (miofilamentų). Raumenų gijos skersmuo – apie 1 μm. Miozino ir aktino siūleliai iš dalies persidengia, todėl šios juostos vadinamo I diskais. Tamsios juostos, turinčios miozino ir aktino siūlelių, yra anizotropiškos poliarizuotai šviesai ir vadinamos A diskais.

Storieji raumenų siūleliai (miofilamentai) sudaro apie 45% visų raumeninės skaidulos baltymų. Jie susideda iš daugelio (200 - 400) miozino molekulių. Raumeninės skaidulos viename kvadratiname mikrometre yra apie 1600 miozino siūlelių. Kiekviena miozino molekulė susideda iš 2 sunkiųjų grandinių ir 4 lengvųjų grandinių. Abi sunkiosios miozino grandinės yra susisukusios. Tačiau viename gale jos atsiranda viena nuo kitos ir sudaro miozino galvutę. Vienai miozino galvutei tenka po dvi skirtingo tipo lengvasias grandines (šarmines ir reguliacines). Jos, kontroliuodamos miozino galvutės padėtį, garantuoja geresnį signalo transformavimą. Kitas dviejų susisukusių miozino sunkiųjų grandinių galas vadinamas miozino uodega. Miozino molekulė turi dvi paslankias vietas: tarp miozino galvutės ir uodegos bei miozino uodegoje. Miozino molekulių uodegos, susipindamos kartu, sudaro miozino kūną. Miozino galvutė ir dalis uodegos suformuoja skersinius tiltelius, kurie jungiasi su aktinu (Edman K. A. P. 10).

### 1.2.4. Aktino siūlelių sandara

Plonieji raumenų siūleliai (miofilamentai) yra sudaryti iš aktino, tropomiozino ir trijų troponino baltymų. Aktino šerdis sudaryta iš dviejų susisukusių F aktino (fibrilinio aktino) grandinių, kurių kiekviena susideda iš apie 200 polimerizuotų G aktino (globulininio aktino) molekulių. F aktino grandinė visiškai apsisuka apie išilginę savo ašį kas 70 nm, tai yra kas 13 G aktino molekulių. Prie F aktino grandinių paslankiomis jungtimis yra prisitvirtinusios dvi tropomiozino molekulių grandinės. Jos išsidėsto dviejų aktino grandinių suformuotoje ilduboje. Prie tropomiozino periodiškai jungiasi trijų troponino baltymų kompleksas, susidedantis iš troponino C ( $\text{Ca}^{2+}$  jonų prisijungimas), troponino I (slopinamasis) ir troponino T (tropomiozino prisijungimas).

### 1.2.5. Raumens susitraukimas



4 pav. Raumens susitraukimas

Raumenims susitraukiant proceso metu cheminė energija paverčiama mechaniniu darbu. Raumens susitraukimas priklauso nuo ATP ir  $\text{Ca}^{2+}$  jonų.

Kalcio jonais, kaip signalais, yra valdoma daug įvairiausių vyksmų ląstelėje.  $\text{Ca}^{2+}$  koncentracijos pokyčiai valdo/reguliuoja daug efektorių, ir  $\text{Ca}^{2+}$  koncentracija ląstelės viduje (dažnai žymima  $[\text{Ca}^{2+}]_i$ , i – angl. *intracellular*) yra valdoma/reguliuojama daugelio mechanizmų. Signalo perdavimas kalcio jonais yra būdingas praktiškai visoms ląstelėms: bakterijoms ir archėjoms, grybų, augalų ir gyvūnų ląstelėms.

$\text{Ca}^{2+}$  yra ypatinga signalinė molekulė. Dauguma ląstelės viduje veikiančių molekulių gaminamos pačioje ląstelėje ir greitai suardomos po to, kai atlieka savo darbą. Pvz., cAMP gamina aktyvinta adenilato ciklazė ir suardo fosfodiesterazė. Kalcio jonai yra kitokie - jų būna visada, tik  $\text{Ca}^{2+}$  koncentracija ląstelės skyriuje greta neaktyvinto efektoriaus būna labai maža. Perduodant signalą,  $\text{Ca}^{2+}$  koncentracija staigiai padidėja šimtus kartų. Staigūs  $\text{Ca}^{2+}$  koncentracijos svyravimai citozolyje, juos surišant, išmetant ir vėl įleidžiant, yra esminė kalcio jonų savybė (Contantin L.73).

Aktino siūlams prasiskverbūs į tarpus tarp miozino siūlų sarkomeras sutrumpėja, todėl trumpėja miofibrilė ir raumens skaidula. ATP veikia aktino siūlus versdama juos judėti. Susidaro fosforilinti baltymai (miozinas). Vykstant reakcijai, kuriai reikia  $Mg^{2+}$  jonų pasikeičia ir miozino antrinė struktūra ir jis gali reaguoti su aktinu. Reakcijos metu susidaro makroenerginis junginys aktomiozinas, kuris gali susitraukti. Atlikti mechaninį darbą. Raumuo susitraukia sudirginus sarkomera. Nervo ir raumens kontakto vietoje išsiskiria neurotransmiteris acetilcholiną, kuris sąveikauja su sarkolemos baltymais ir įvyksta sarkolemos depoliarizacija. Jos metu iš sarkoplazmos tinklo išsiskiria  $Ca^{2+}$  jonai. Procesui reikiama energija tiekia ATP. Dirginimui pasibaigus raumuo atsipalaiduoja (Squire J.M. 90).

Raumens susitraukimo procesai nuo veikimo potencialo susidarymo sarkolemoje iki raumens jėgos išsvystymo vadinami elektromechaniniu ryšiu.

Raumuo susitraukia atsakydamas į nervinį impulsą, po to grįžta į pradinę padėtį. Esant disfunkcijai raumuo pajėgus susitraukti, bet negrįžta į normalią būseną. Jis lieka sutrumpėjęs, kas dažnai sąlygoja kraujo ir limfos apytakos sutrikimus ir judesio apribojimus (amplitudės sumažėjimą). Didelis kiekis skaidulų susitraukia sudarytas raumenų įtempimą. Raumenų skaidulos geba daugiau įtempti mažesniuose raumenyse skaidulų.

Ilgalaikė raumens įtampa (susitraukimas) gali sukelti raumeninio audinio pakitimus tiek atskiruose motoriniuose vienetuose (motoneurono aksomas ir raumeninė skaidula), tiek visame pluošte.

Raumens įtempimas pereina ne tik į raumenų skaidulas, bet taip pat ir su kitomis sujungtomis skaidulomis (Bagni M. A.10).

Raumens susitraukimo etapai:

1. Motoneuronų sujaudinimas ir veikimo potencialo generavimas juose;
2. Veikimo potencialo plitimas motoneurono aksonu į raumenines skaidulas;
3. Nervo-raumens sinapsėje veikimo potencialas sukelia acetilcholino išsiskyrimą, kuris lemia galinės plokštelės potencialo susidarymą postsinapsinėje membranoje;
4. Galinės plokštelės potencialas sukelia raumens sarkolemos veikimo potencialą (Rios et al 91).

### **1.2.6. Raumens atsipalaidavimas**

Manoma, kad, kai  $Ca^{2+}$  sukimba su parvalbuminu, esančiu sarkoplazmoje, ir per  $Ca^{2+}$  siurblių grąžinami į sarkoplazminį retikulumą, ląstelėje sumažėja  $Ca^{2+}$  koncentracija, tada tropomiozinas užblokuoja aktyvias aktino vietas ir, jei tarp miofibrilių yra pakankamas ATF

kiekis, raumuo atsipalaiduoja. Kuo daugiau sarkoplazmoje yra parvalbumino, tuo greičiau atsipalaiduoja raumuo. Miozino skersinių tiltelių atkibimui nuo aktino reikia ATF (Homsher E. and Kean C. 87; Fuchs and Wang 91).

Vadinasi, raumens susitraukimas ir atsipalaidavimas yra skirtingi procesai. Raumens susitraukimo jėga priklauso nuo miozino skersinių tiltelių sukibimo su aktinu jėgos bei kiekio, o raumens atsipalaidavimo greitis – nuo  $Ca^{2+}$  siurblio efektyvumo, parvalbumino bei ATF koncentracijos raumenyse.

### 1.2.7. Raumens susitraukimo tipai

Yra šie pagrindiniai raumens susitraukimo tipai:

- izometrinis (raumuo išvysto jėgą, tačiau jo ilgis nekinta) ;
- dinaminis (raumuo, keisdamas ilgį, išvysto jėgą).

Dinaminis susitraukimo tipas skirstomas į:

- koncentrinį (raumuo trumpėja),
- ekscentrinį (raumuo ilgėja).

Pagal tai, kaip kinta susitraukimo metu raumens ilgis ir jėga, susitraukimas skirstomas į izokinetinį (sukamasis judesys per sąnarį atliekamas pastoviu greičiu) ir izotoninį (raumuo susitraukia, bet jo jėga nekinta – atliekamas laboratorinėse sąlygose). Dažniausiai judesio atlikimo metu panaudojami skirtingi susitraukimo tipai. Pvz. šuolio metu - ekscentrinis, izometrinis ir koncentrinis. Tai ne atskirų susitraukimo tipų suma, bet mišrus susitraukimo tipas (Byrne C. and Eston R. 02).

Jei raumenį stimuliuosime ne viena impulsų serija, o daugiau impulsų serijų, tai susitraukimo jėga dar daugiau padidės. Tačiau ši jėga negali didėti iki begalybės – ji pasiekia tam tikrą maksimalią reikšmę. Šis maksimalus susitraukimas vadinamas tetaniniu susitraukimu.

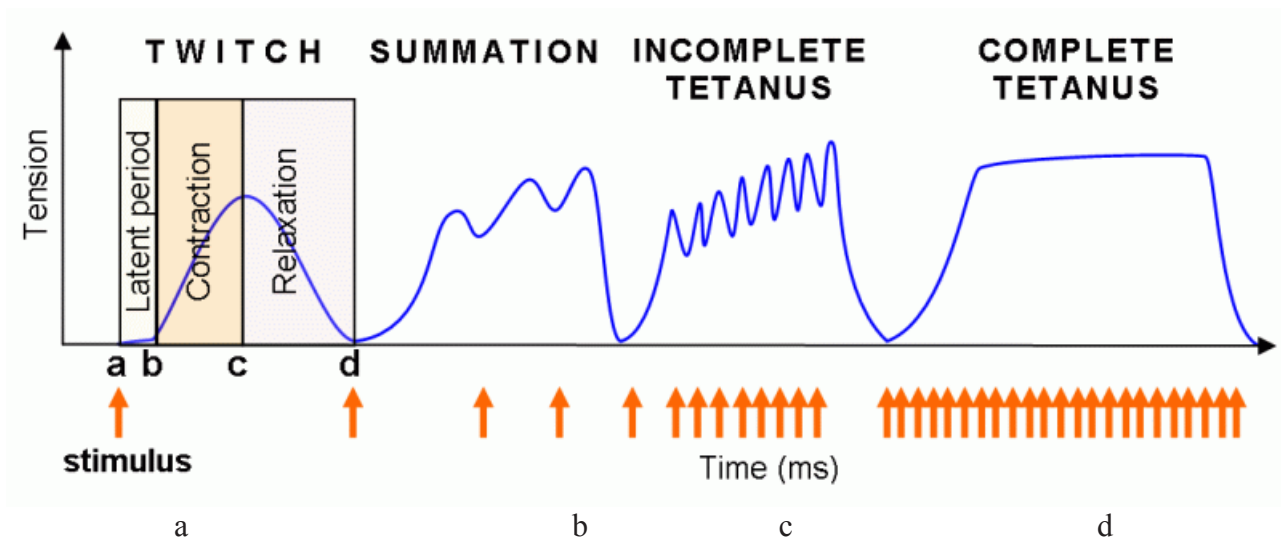
Norint gerai suprasti, kaip veikia vienkartinė banga raumeniui susitraukiant arba įsitempiant, reikia išsiaiškinti bangų tarpusavio sąveiką, kai jos kyla viena po kitos.

Raumuo, gaudamas iš nervų sistemos impulsą arba vienkartinį dirginimą, sudaro vienkartinę susitraukimo arba įsitempimo bangą.

Pakartotinis nervo ar raumenų įaudrinimas (suerzinimas) eksperimento metu leidžia išsiaiškinti tetanuso – labai sudėtingo susitraukimo, kuris vyksta organizme normaliomis sąlygomis – mechanizmą. Išaiškinta, kad raumens mechaninės reakcijos greitis priklauso nuo įaudrinimo dažnio ir vienkartinės susitraukimo bangos trukmės santykio. Jei raumenį stimuliuosime vos pasibaigus veikimo potencialo refrakteriniam periodui, tai jo mechaninis atsakas bus didesnis, negu

stimuliuojant tik vienu impulsu. Toks efektas vadinamas sumavimu (Gordon A. et al 66 ; Bugnard L. 34). Kai intervalai tarp įaudrinimų ilgesni už atskirų susitraukimo bangų laiką, raumenyje atsiranda atskirų susitraukimo bangų eilės. Jeigu intervalai tarp įaudrinimų yra trumpesni už vienkartinį susitraukimą, tai raumuo pradeda naują susitraukimą dar nepasibaigus ankstesnei įaudrinimo bangai. Taip atsitinka todėl, kad vienos susitraukimo bangos užėina ant kitų – vyksta superpozicija, kuri ir sudaro tetanuso pagrindą. Šioms bangoms uždengiant vienai kitą, sutrumpėja raumens dydis ir ilgis. Nuo įaudrinimo dažnio priklauso tetanus formos (5 pav.) (Godt R.E. and Maughan D. W.77).

Jeigu įaudrinamas raumuo yra atsipalaidavimo fazėje, tai tetanusas bus dantytas (nelygus). Esant dideliame įaudrinimo dažniui, kiekviena banga užklumpa raumenį dar pagreitėjimo fazėje ir tuomet tetanusas būna susiliejęs arba lygus. Normaliomis sąlygomis skeleto raumenys dirba lygaus tetanuso režimu. Vykstant tetanusui, raumenys gali labiau išsitempti ir susitraukti negu vienkartinės bangos įaudrinimo metu.



5 pav. Raumens susitraukimas, kai: a) raumens susitraukimas, b) reti pasikartojantys dažniai (impulsai) sukelia vienkartinius susitraukimus (sumavimas); c) dantytą tetanusą; d) pilną tetanusą.

### **1.2.8. Raumenų nuovargis**

**Raumenų nuovargis** - tai raumenų susitraukimo jėgos ir galingumo mažėjimas.

Nuovargio mechanizmo pagrindinė paskirtis yra apsaugoti nuo sutrikimo energetinį ir struktūrinį raumens potencialą. Raumenų nuovargis atsiranda dėl metaboliniu ir nemetaboliniu prižasčių. Metabolinis nuovargis išryškėja atliekant intensyvius neilgai trunkančius fizinius pratimus, esant dideliai hipoksijai, metabolinei oksidozei, deguonies trūkumui, o nemetabolinis nuovargis siejamas su ilgos trukmės fiziniu darbu, širdies ir kraujagyslių sistemos nepajėgumu tiekti toki deguonies kieki, kuris užtikrintu ATP sinteze aerobiniu būdu.

Šie mechanizmai gali būti tarpusavyje susiję, pvz., dėl acidozės mažėja ATF hidrolizės ir resintezės greitis. Atsižvelgiant į atliekamo darbo specifiką (darbo intensyvumą, trukmę, darbo ir poilsio santykį, raumens susitraukimo tipą), nuovargio mechanizmai gali pasireikšti tam tikrose raumenų skaidulos vietose: nervo - raumens sinapsėje, sarkolemoje, T sistemoje, jungtyje tarp T sistemos ir sarkoplazm tinklo, sarkoplazminio tinklo  $Ca^{2+}$  kanaluose,  $Ca^{2+}$  siurblyje, troponino - tropomiozino komplekse, miozino jungimosi su aktinu jungtyje ir sarkomerų ar citoskeleto mechanikoje (McCutcheon L. J. et al 92 ; Ratkevičius A. et al 98 ; Gandevia S. et al 81 ; Kėvelaitis E. et al 06).

## ***1.3. Jaudriosios ląstelės***

### **1.3.1. Elektriniai reiškiniai neuronuose**

Neuronas yra pagrindinis signalų nervų sistemoje generatorius. Dažniausiai šie signalai yra elektrinės prigimties. Nepaisant nervinių ląstelių įvairovės, elektriniai reiškiniai jose vyksta vienodai. Išskiriami keturių tipų signalai keturiose ypatingose neuronų vietose:

1. Įėjimo signalai (sensoriniuose neuronuose jie vadinami receptoriniais potencialais, o motoneuronuose ir interneuronuose - sinapsiniais).
2. Sumimiai (integraciniai) signalai.
3. Perdavimo signalai (veikimo potencialai, nerviniai impulsai).
4. Išėjimo signalai (įvairių mediatorių sekrecija).

Visi šie signalai priklauso nuo neurono membranos elektrinių savybių.



### 1.3.2. Elektrinių signalų kilmė

Nesudirgintos būsenos neuronai, kaip ir visos kitos ląstelės, palaiko pastovų neigiamą membranos potencialą, kuris dažniausiai yra lygus  $-70\text{mV}$ . Šis potencialas vadinamas membranos ramybės potencialu. Ramybės potencialo dydį lemia  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Cl}^-$  ir kai kurių organinių anijonų pasiskirstymas abiejose membranos pusėse. Įvairių nervinių ląstelių ramybės potencialas gali būti tarp  $-40\text{ mV}$  ir  $-80\text{mV}$ . Raumens ląstelėje jis siekia apie  $-90\text{mV}$ . Skirtingas jonų koncentracijas abipus membranos palaiko metabolinių procesų varomas  $\text{Na}^+$  ir  $\text{K}^+$  siurblys. Šis siurblys išvaro  $\text{Na}^+$  iš ląstelės vidaus, o  $\text{K}^+$  - iš išorės į ląstelės vidų, palaikymas  $\text{Na}^+$  koncentraciją ląstelės išorėje apie 10 kartų didesnę negu viduje, o  $\text{K}^+$  koncentraciją ląstelės viduje iki 50 kartų didesnę negu išorėje. Dėl šių koncentracijos gradientų bei skirtingo membranos pralaidumo  $\text{Na}^+$  ir  $\text{K}^+$  jonams ramybės būsenos ląstelės vidus tampa neigiamai įkrautas išorės atžvilgiu. Visas šis procesas gali trukti labai ilgai ir vadinamas ramybės potencialo palaikymu (Šatinskas R. 07).

Kai ląstelės ramybės potencialas dėl išorinio poveikio yra sumažinamas iki sleksčio, membranoje prasideda griūtinis veikimo potencialo generavimas. Pagrindinė šio proceso priežastis –  $\text{Na}^+$  ir  $\text{K}^+$  pralaidumo pasikeitimas. Iš pradžių staigiai padidėja  $\text{Na}^+$  pralaidumas, dėl to neigiamas membranos potencialas staigiai mažėja, pasiekia nulinę vertę ir keičia savo ženklą į teigiamą. Vėliau šis pralaidumas mažėja ir smarkiai padidėja  $\text{K}^+$  pralaidumas, dėl to membraninis potencialas grįžta į ramybės potencialo būseną. Visas šis greitas griūtinis procesas trunka 1 – 2 ms, ir vadinamas veikimo potencialo generavimu.

### 1.3.3. Elektrinių signalų kaita neurone

**Įėjimas.** Bet koks adekvatus stimulus sensorinių neuronų vietose sukelia membranos pralaidumo pokyčius, dėl to generuojamas receptorinis potencialas. Šis potencialas yra gradualus: jo amplitudė ir trukmė atitinkamai proporcingos dirgiklio amplitudei ir trukmei, tačiau sklidimo atstumas yra labai nedidelis. Receptoriniai signalai, kaip ir sinapsiniai bei elektrotoniniai signalai, beveik užgęsta už 1 – 2 mm nuo jų generavimo vietos. Visi šie signalai vadinami įėjimo signalais. Viena iš svarbiausių įėjimo signalų savybių yra ta, kad jie gali tarpusavyje algebriskai sumuotis, t. y. neuronas gali atlikti signalų integravimo funkciją.

**Integracija.** Daugelyje neuronų prie aksoninio kalnelio arba prieš pirmąją Ranvjė sąsmauką yra membranos sritis, kurioje labai padidėjęs  $\text{Na}^+$  joninių kanalų tankis gerokai sumažina

jos sužadavimo slenkstį. Ši sritis vadinama trigerine arba impulsų generavimo zona. Čia baigiasi įėjimo signalų algebrinis sumavimas ir generuojami nerviniai impulsai. Vykstant šiam procesui, įėjimo signalai transformuojami į veikimo potencialų sekas. Impulsų generacijos zonoje informacija, esanti gradualiniame įėjimo signale, perkoduojama į veikimo potencialų dažninį kodą: didesnės amplitudės įėjimo signalas sukelia didesnio dažnio veikimo potencialų seką, didesnės trukmės signalas – ilgiau trunkančią impulsaciją (Šatinskas R. 07).

**Perdavimas.** Veikimo potencialas, atsiradęs ant slenkstį pasiekusios suminio įėjimo signalo bangos, toliau regeneratyviai plinta aksonu, nekeisdamas savo amplitudės, formos ir trukmės. Skirtingai nuo pasyvaus įėjimo signalų sklidimo nedideliais atstumais, veikimo potencialas, bet kokio ilgio aksonais sklinda aktyviai, nuolatos atkurdamas savo elektrinius parametrus. Jo atsiradimas ir sklidimas paklūsta „viskas arba nieko“ dėsniai. Posinapsinio neurono atžvilgiu veikimo potencialas – tai iki 110mV amplitudės, 1 – 2 ms trukmės depoliarizuojantis įėjimo signalas (priešsinapsinis).

**Išėjimas.** Kai veikimo potencialai pasiekia aksono terminalės sinapsinį svogūnėlį, jie depoliarizuoja priešsinapsinę membraną ir tuo sukelia cheminės medžiagos – mediatoriaus sekreciją į sinapsinį plyšį. Pagal impulsacijos dažnį į sinapsinį plyšį patenka daugiau ar mažiau mediatoriaus, kuris, priklausomai nuo cheminės sudėties ir posinapsinės membranos receptorių tipo, gali sukelti didesnę ar mažesnę depoliarizuojantį arba hiperpoliarizuojantį posinapsinį potencialą.

#### ***1.4. Sinapsiniai ryšiai tarp neuronų***

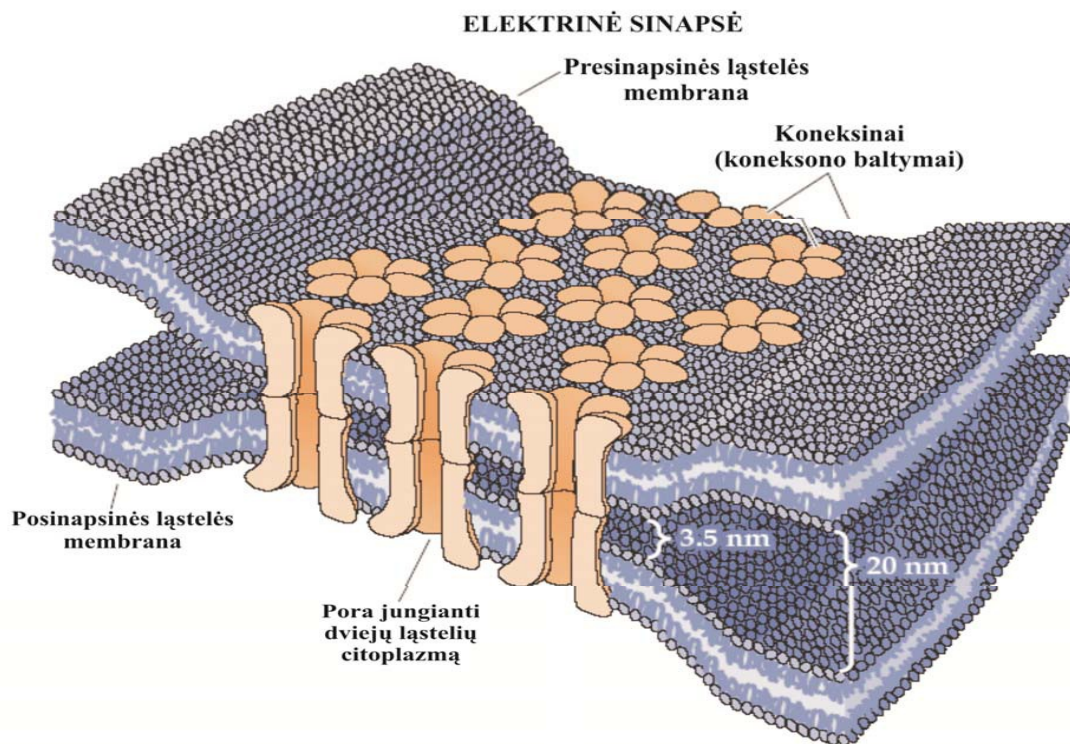
Neuronų pasikeitimas informacija, t. y. elektrinių signalų perdavimas iš vieno ląstelių kitoms, vyksta per specialias tarpneuronines struktūras – sinapses. Dažniausiai elektrinis signalas iš perduodančiojo neurono (priešsinapsinio) aksono terminalės perduodamas į priimančią (posinapsinį) neuroną.

Kai posinapsinė membrana yra neurono kūne, tai sinapsinis kontaktas vadinamas aksosomatinis, kai ji yra kito neurono aksone, - aksoaksoniniu, kai jis yra kito neurono dendrite, - aksodendritiniu. Be minėtų, yra ir dendrodendritiniai kontaktai.

Be tarpneuroninių kontaktų, nervų sistemoje yra sinapsiniai kontaktai tarp neuronų ir raumeninių bei įvairių liaukų ląstelių. Kontaktas tarp motoneurono ir raumens skaidulos vadinamas nervo ir raumens jungtimi arba sinapse. Pagal tai, koku būdu signalai iš vieno ląstelių perduodami į kitas, sinapsės skirstomos į elektrines ir chemines (Svirskis G. 07).

### 1.4.1. Elektrinės sinapsės

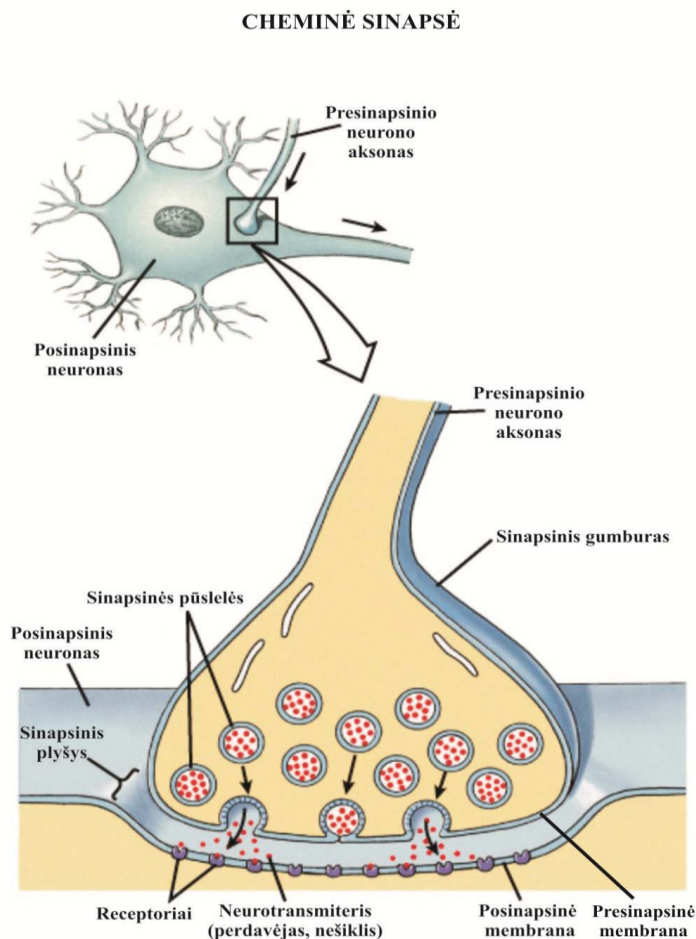
Šios rūšies sinapsių yra gerokai mažiau negu cheminių. Jos susidaro, kai priešsinapsinės ir posinapsinės membranos priartėja viena prie kitos iki 2 – 5 nm. Toks ryšys dar vadinamas plyšine jungtimi. Abi membranos yra sujungtos specialiais joniniais kanalais, vadinamais koneksonais. Per koneksonus iš vieno neurono į kitą tiesiogiai gali tekėti joninės srovės, taip pat pereiti nedidelės molekulės. Todėl tokiose sinapsėse elektriniai signalai perduodami labai greitai (Svirskis G. 07).



6 pav. Elektrinė sinapsė

### 1.4.1. Cheminės sinapsės

Priešsinapsinė ir posinapsinė membranos cheminėse sinapsėse yra nutolusios viena nuo kitos 20 – 50 nm. Tai apie 10 kartų daugiau negu nuotolis tarp membranų plyšinėje jungtyje. Šis 20 – 50 nm tarpas, prisipildęs užląstelinio skysčio, vadinamas sinapsiniu plyšiu. Aksono terminalės praplatėjusiame gale, aksoniniame svogūnėlyje, be mitochondrijų, sekrecinių granulių ir kitų organelių, yra mediatoriaus pilnų apie 50 nm skersmens pūslelių, vadinamų sinapsinėmis vezikulėmis. Posinapsinėje membranoje yra specialūs receptoriai, kurie sąveikaudami su mediatoriumi gali atidaryti vienokius ar kitokius joninius kanalus posinapsinėje membranoje, tuo sukelti arba slopinti veikimo potencialo generavimą posinapsiniame neurone (Svirskis G. 07).



7 pav. Cheminė sinapsė

### 1.4.2. Nervo ir raumens jungtis

Ši jungtis – tai klasikinis cheminės žadinančios sinapsės pavyzdys. Nervo ir raumens jungtį sudaro sinapsiniai svogūnėliai arba žvyneliai, sinapsiniai plyšiai ir visus juos jungianti galinė

plokštelė. Sinapsinis svogūnėlis ir sinapsinis plyšys šioje jungtyje yra analogiški kaip tarp neuroninių cheminių sinapsių. Nervo ir raumens jungties galinė plokštelė – tai gana plati raumens skaidulos membranos sritis, sujungianti motoneurono aksono terminalių pluoštą. Šių terminalių galų praplatėjimai vadinami sinapsiniais žvyneliais. Vienas motoneuronas, turintis kolaterales (ne terminales), gali įnervuoti daug raumens skaidulų, bet kiekviena skaidula turi tik vieną nervo ir raumens jungtį (Šatinskas R. 07).

### ***1.5. Elektriniai signalai nervų sistemoje***

Nervų sistema sudaro daugelis milijardų neuronų, kurie per savo ataugas – dendritus ir aksonus, specialiais kontaktais – sinapsėmis sujungti į labai patikimai veikiančią sistemą, užtikrinančią pagrindines organizmo gyvybines funkcijas. Šioje sistemoje vyksta sudėtingas informacijos perkodavimo, perdavimo ir apdorojimo procesas. Nepaisant informacijos įvairovės bei sistemos sudėtingumo, tam naudojami palyginti paprasti ir vienodi signalai. Šie signalai – tai nervinių ląstelių membranoje generuojamos elektros srovės. Ląstelių elektrinį aktyvumą galima registruoti mikroelektrodais, esančiais šalia ląstelės (intraląstelinis, arba viduląstelinis, metodas) (Šatinskas R. 07).

Neuronuose užregistruotus elektrinius signalus galima suskirstyti į dvi grupes:

- a) Graduliuosius potencialus,
- b) Veikimo potencialus.

Gradualiuosius potencialus (dar vadinamus vietiniais, pasyviais) lemia neurono membranos pasyviosios savybės. Dėl šios priežasties nervinė skaidula sklindančio potencialo amplitudė vis mažėja ir visiškai nuslopėja, kai sklidimo nuotolis viršija 1 mm.

Veikimo potencialai (dar vadinami nerviniais impulsais, regeneraciniais potencialais, spaikais), kitaip negu gradualieji, sklisdami negęsta. Jų amplitudė nuolatos atkurama (negeruojama). Šie potencialai paklūsta „viskas arba nieko“ dėsnui. Beveik visose neuroninėse struktūrose jie yra vienodos amplitudės bei formos ir perduoda informaciją dideliais atstumais (nuo 1 mm iki kelių 1000 mm). Priklausomai nuo neuroninių struktūrų anatominių parametrų, gali skirtis šių signalų sklidimo greitis.

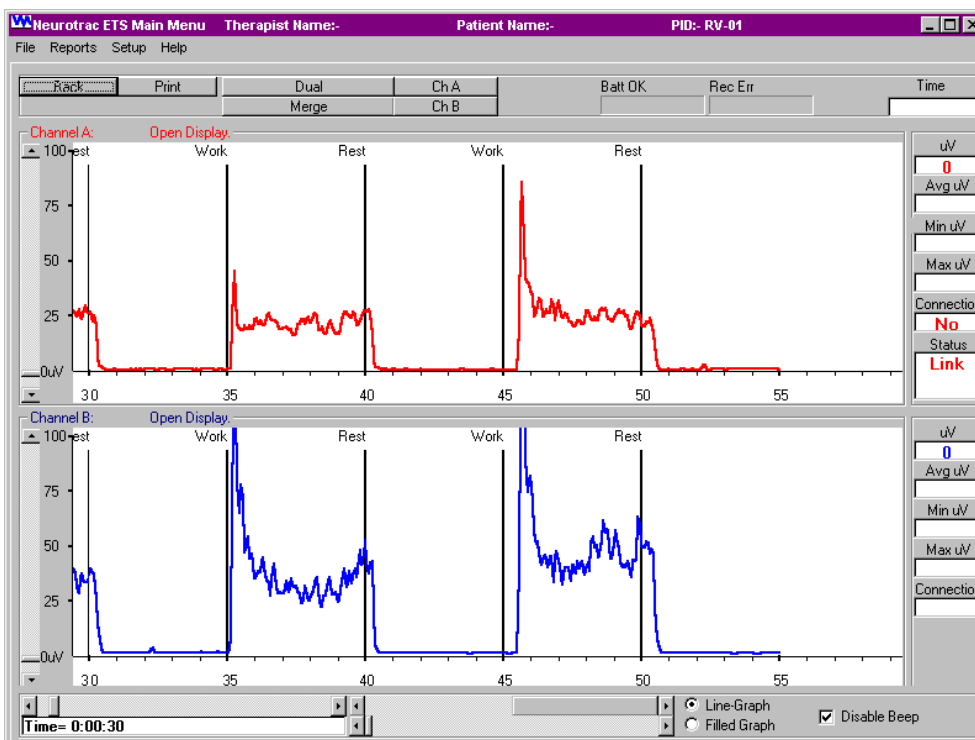
### 1.5.1. Membranos potencialų registravimas ir savybės

Skaidulų membranos potencialas matuojamas dviem elektrodais. Vienas elektrodas kontaktuoja su aksoplazma, o kitas – su užląstelinio skysčiu. Matuojamas potencialų skirtumas tarp šių elektrodų (membranos potencialas). Greta matavimo elektrodo yra poveikio (stimuliuojantis) elektrodas, kuriuo skaiduloje sukeltos įvairios amplitudės ir poliškumo depoliarizacijos ir hiperpolarizacijos gradualieji potencialai (De Mello C.73).

Pirmasis registravimo elektrodas yra aksoplazmoje ir pradžioje matuoja ramybės potencialą (-70mV). Greta jo yra poveikio elektrodas. Per jį leidžiasi du hiperpolarizacijos ir vienas depoliarizacijos, įvairių amplitudžių impulsai, sukeltys atitinkamus elektroninius potencialus, registruojamus elektrodu. Šių potencialų amplitudė ir trukmė šiek tiek skiriasi nuo poveikio elektrodų sukeltų potencialų, tačiau jų kilimo fazė dėl membranos elektrinės talpos akivaizdžiai sulėtėjusi. Antrasis registravimo elektrodas yra 1 mm atstumu nuo pirmojo ir pradžioje taip pat matuoja ramybės potencialą (-70mV). Tačiau vietiniai gradualieji potencialai šioje vietoje yra daug mažesnės amplitudės ir dar lėtesni negu pirmuoju atveju, nors jų trukmė išlieka tokia pati kaip ir pirmuoju atveju (Šatinskas R. 07).

## 1.6. Raumens funkcijų tyrimas

### 1.6.1. Elektromiografija



8 pav. Elektromiografija

Elektromiografija (EMG) yra raumenų ar raumens skaidulos elektrinio aktyvumo, susijusio su raumenų susitraukimu, matavimas.

Nervo ir raumens sinapsėje susidaręs veikimo potencialas sklinda raumens skaidulos membranoje 4-5 m/s greičiu į abi puses. Kad veikimo potencialas, plintantis paviršine membrana, galėtų sukelti pastebimą jonų srovę raumens skaidulos viduryje esančiose miofibrilėse. Todėl jaudinimas į raumens skaidulos vidų perduodamas specialia, 50nm diametro skersinių vamzdelių sistema, vadinama T-sistema. T-sistema prasideda paviršinėje membranoje ir turi laisvą susisiekimą su ekstraląsteline terpe, supančia raumenų skaidulos paviršių. Žinduolių raumenyse kiekvienas sarkomeras turi po dvi T-vamzdeliams (išilgai miofibrilėms) ir driekiasi išilginių vamzdelių sistema, vadinama sarkoplazminiu retikulumu. Sarkoplazminis retikulumas vamzdelyje ties T-sistemos, vamzdelis baigiasi galinėmis (terminalinėmis) cisternomis, kurios sudaro specialias baltymines struktūras, panašias į pėdą, jungiančias T-sistemą ir sarkoplazmos retikulumą į bendrą sistemą, vadinama triada.

Įdūrus adatinį elektrodą į raumenį, galima užregistruoti atskirų motorinių vienetų suminius veikimo potencialus, kurie atspindi atskiro motorinio vieneto raumens skaidulos veikimo potencialo vektorinę sumą. Didinant valingo raumens susitraukimo jėgą, didėja aktyvuotų motorinių vienetų impulsacijos dažnis. Tada atskirų motorinių vienetų veikimo potencialas susilieja, ir jų jau neįmanoma atskirti vienas nuo kito, ir registruojama taip vadinama interferencinė elektromiograma (EMG). Elektrinį raumens aktyvumą galima užregistruoti naudojantis plokščiais paviršiniais elektrodais, uždėtais ant odos tiesiai virš tiriamo raumens, ir gauta kreivė vad paviršine EMG. Užregistruoti atskirų motorinių vienetų veikimo potencialai, naudojant paviršinę EMG, yra sunku, kadangi oda veikia kaip izoliacinė medžiaga, sumažindama atskirų motorinių vienetų veikimo potencialas registruojamą amplitudę, o giliai raumenyje esančių raumens skaidulos veikimo potencialas visai nepavyksta užregistruoti. Tačiau suminė paviršinės EMG amplitudė yra proporcinga aktyvuotų motorinių vienetų kiekiui, jų impulsacijos dažniui ir raumens jėgai (Manconi F.M. et al 98 ; Kofler M.and 05).

Prieš atliekant judesį, kuriame dalyvauja sinergistinės ir antagonistinės raumenų grupės, pirmiausia sumažėja antagonistinių raumenų EMG aktyvumas. Judesio pradžioje aktyvuojasi sinergistiniai raumenys, vėliau - antagonistai, o po jų - vėl sinergistai. Šis trifazinis raumenų aktyvacijos pvz.: (sinergistas - antagonistas - sinergistas) judesio metu paviršinėje EMG užregistruojamas kaip EMG amplitudės trifazinis padidėjimas.

### **1.6.2. Jėgos matavimas**

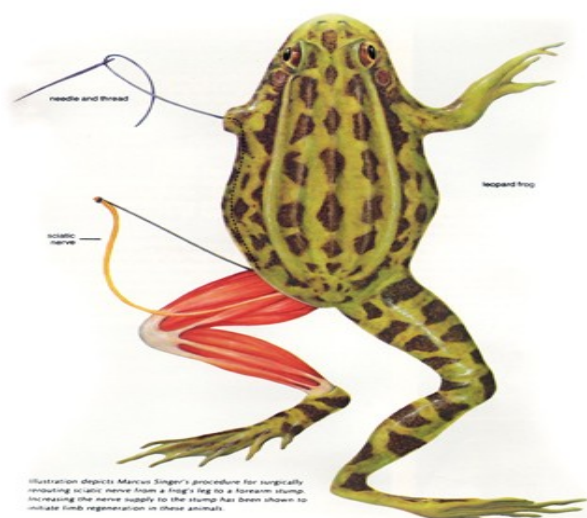
Šlaunies raumuo stimuliuojamas elektros stimulatoriaus su dviem paviršiniais elektrodais. Raumens jėga yra fiksuojama, kai vyksta susitraukimai šlaunį. Kompiuteriu apdorojamas jėgos signalas, valdomas stimuliavimo režimu. Registruojama raumens jėga, sukelta stimuliuojant jį elektros dažniu. Raumens nevalingojo susitraukimo jėga (P) ir maksimali valingoji jėga (MVJ) (Armstrong R.B. et al 91).



## 2. Tyrimo metodika

### 2.1. Tyriamasis objektas

Tyrimasis objektas pievinė varlė (lot. *Rana temporaria*) (9 pav.), tiksliau jos šlaunies raumens skaidulos (lot. epimysium). Susipažinau su raumens skaidulomis, jų sandara ir susitraukimo savybėmis.



9 pav. Tyriamasis objektas (pievinė varlė)

### 2.2. Preparavimas

Susipažinau su preparavimo paruošimu. Preparavimui naudojama pincetas ir žirklutės (10a pav.). Raumens gyvybingumui palaikyti naudojamas Ringerio tirpalas. Ringerio tirpalas (sudėtis mM: 120 mM NaCl, 5 mM KCl, 15 mM NaHCO<sub>3</sub>, 2 mM MgCl<sub>2</sub>, 3 M CaCl<sub>2</sub> ir 20 mM gliukozės) prisotintu 98 % CO<sub>2</sub> ir 2 % O<sub>2</sub> mišiniu tam, kad pasiekti tirpalo pH = 7.6

Išėmus iš tirpalo kojytes, jos įdedamos į petri lėkštelę ir įpilama tirpalo. Su žirklutėmis praskleidžiamas audinys ir apžiūrima raumens skaidulos. Tada su elektrodais (10b pav.) tikrinama, ar reaguoja į trūktelejimą. Tuomet su žirkulemis iškerpama skaidula.

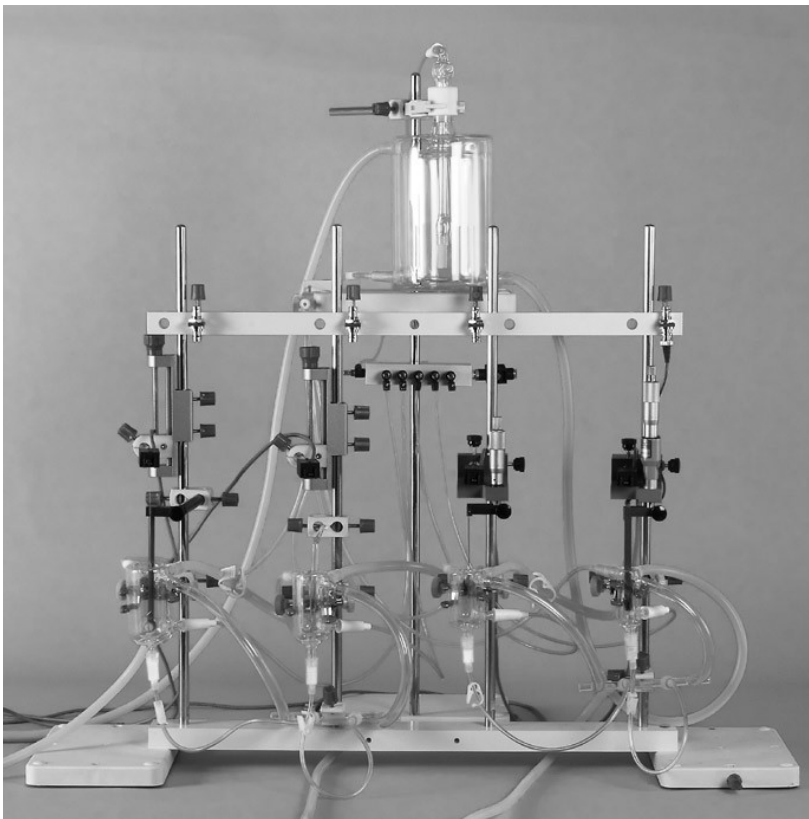


a

b

10 pav. a) preparavimo įrankiai: žirklutės, pincetas, b) elektodrodai.

### ***2.3. Raumens jėgos matavimo prietaisas***

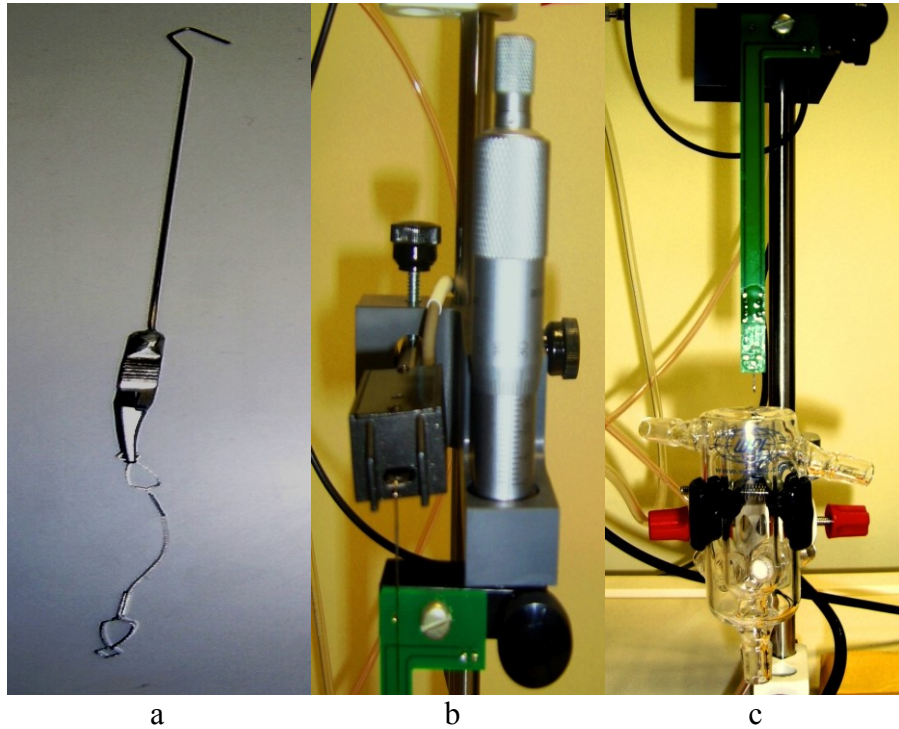


11 pav. „MyoBath” prietaisas

Eksperimentui naudojamas prietaisas („MyoBathII”, WPI). Šiuo prietaisu galima tirti keturias raumens skaidulas vienu metu. Darbo metu buvo naudojama tik viena.

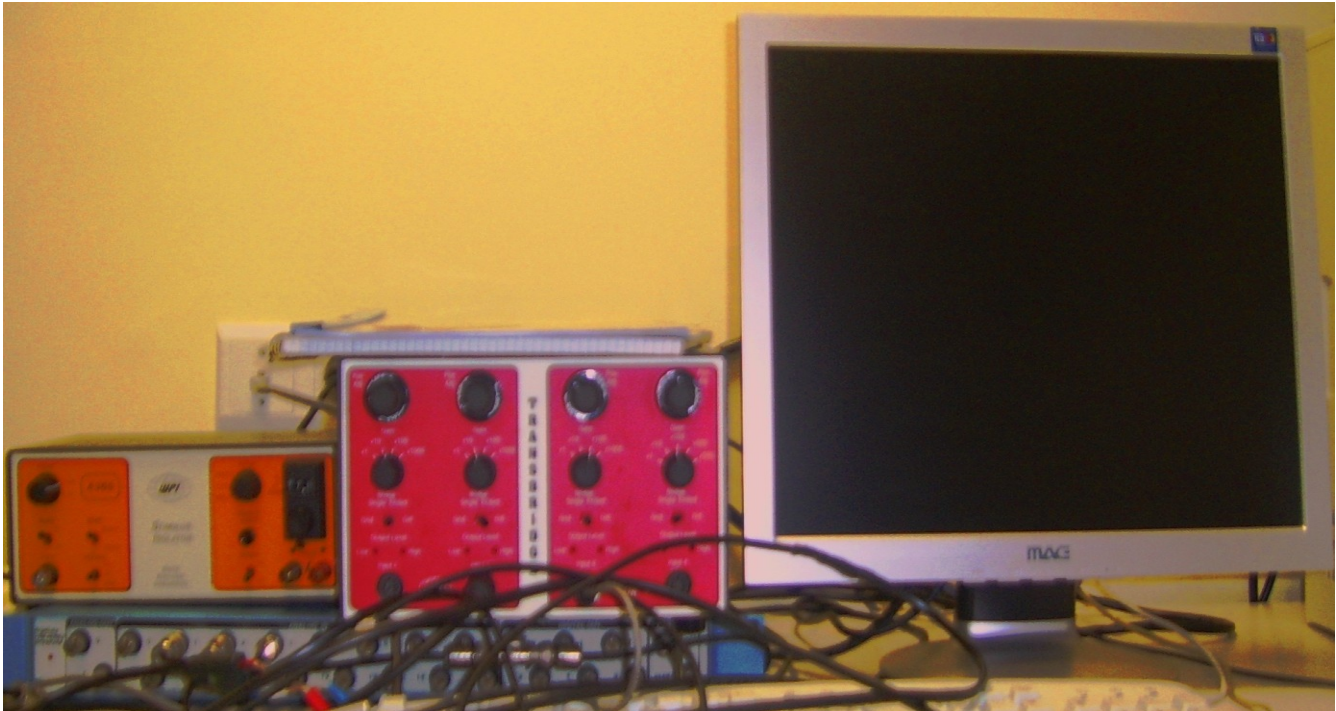
## 2.4. Raumens skaidulos įtvirtinimas

Tyrinėjimo lėkštelėje raumens skaidula paimama pincetu ir yra įdedama į žnybliukės iš abiejų pusių. Tuomet audinys perkeliamas į pasirinktą laikiklį ir užkabinamas viršutiniu kabliuku (sujungtu su jėgos jutikliu). Audinys panardinamas į indą su Ringerio tirpalu. Sukant mikrometrą yra įtempžiama raumens skaidula.



12 pav. a) Kabliukas, žnyblytės ir tyrimasis audinys , b) Mikrometras , c) Indas tirpalui ir laikiklis su elektrodais.

## 2.5. *Susitraukimo registravimas*

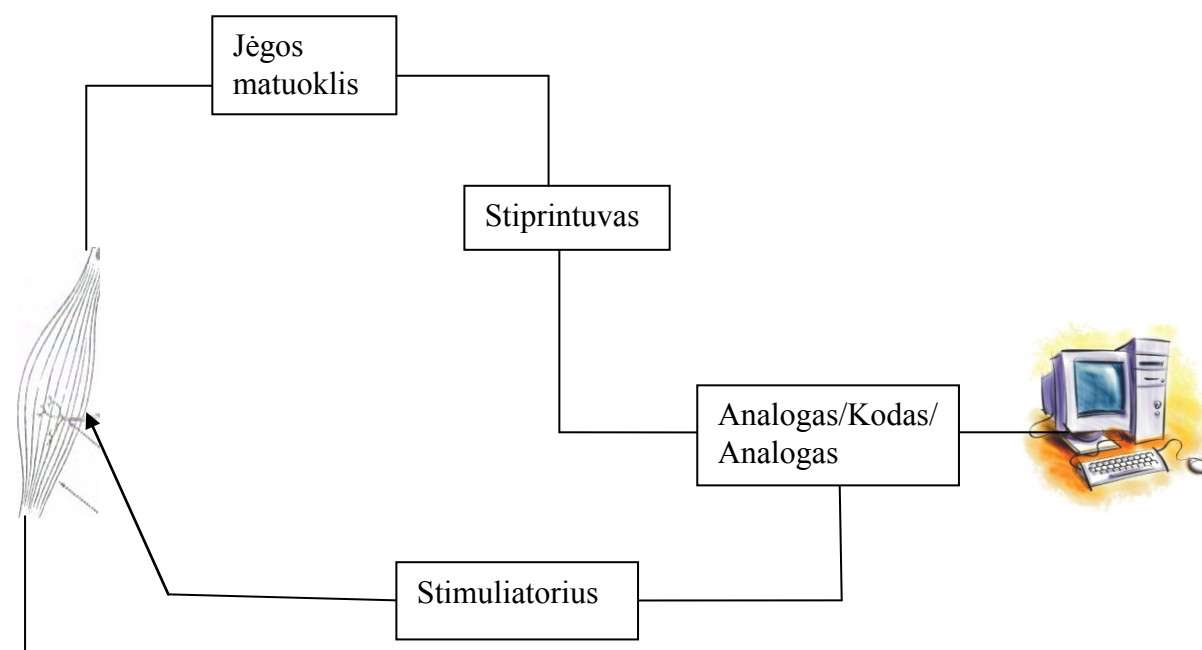


13 pav. Stimulatorius, stiprintuvas, keitiklis, kompiuteris

Duomenys išsaugomi ir analizuojami naudojant programa „Clampfit 10.2“ programa. Joje registruojami duomenys ir daroma analizė. Analizei naudota „Oringin 6“ programa (lyginta susitraukimo jėgos amplitudė, plotas reguliarių ir nereguliarių dažnių stimulais).

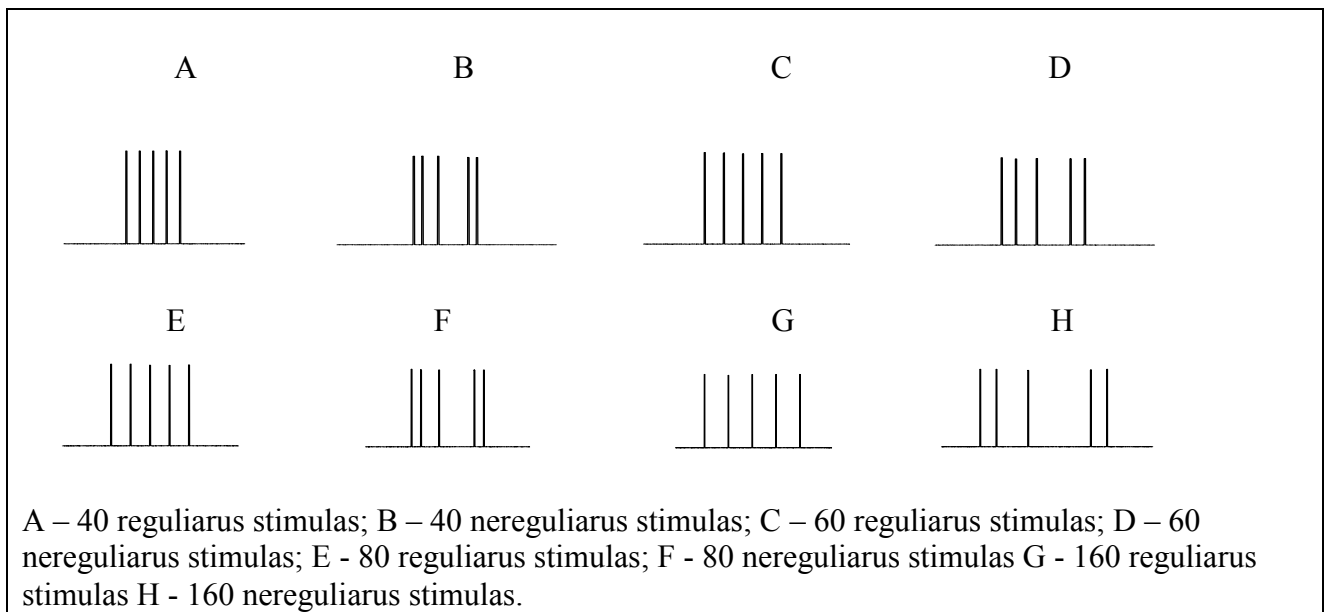
## 2.6. Tyrimo metodika

Įtempus raumens skaidulą, galima matuoti jos susitraukimo jėgą jėgos matuokliu perduodant į stiprintuvą, analogą – kodą - analogą, tuomet kompiuteryje išsaugoma į duomenų rinkimo korta, stimuliuojant norimo dažnio bei amplitudės impulsais. Registruojami duomenys.

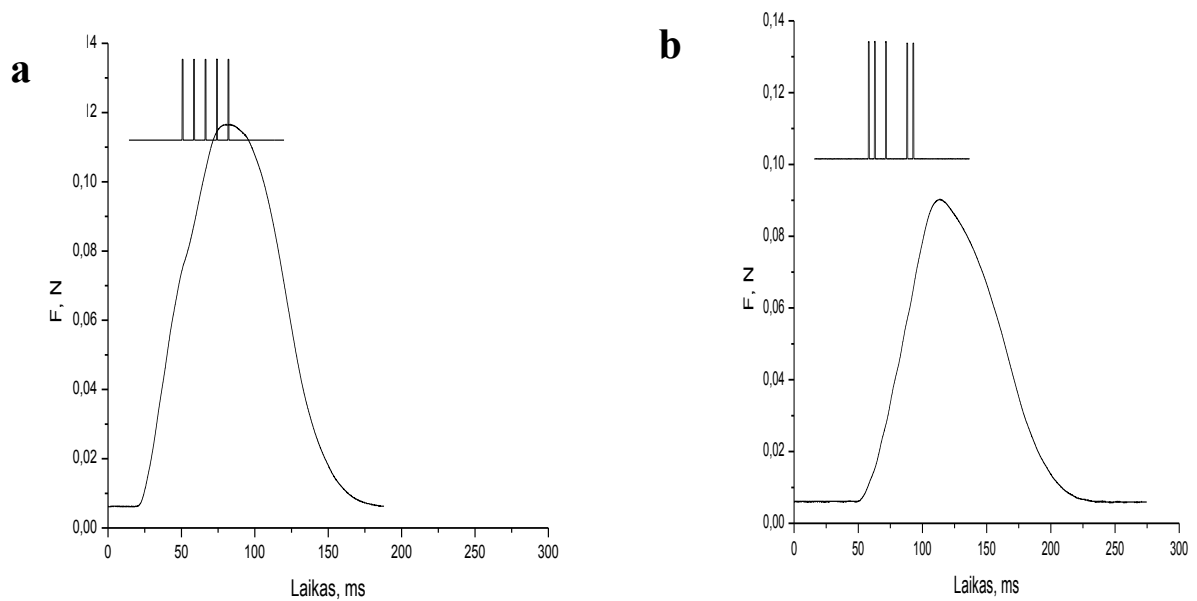


14 pav. Raumens susitraukimo registravimo schema

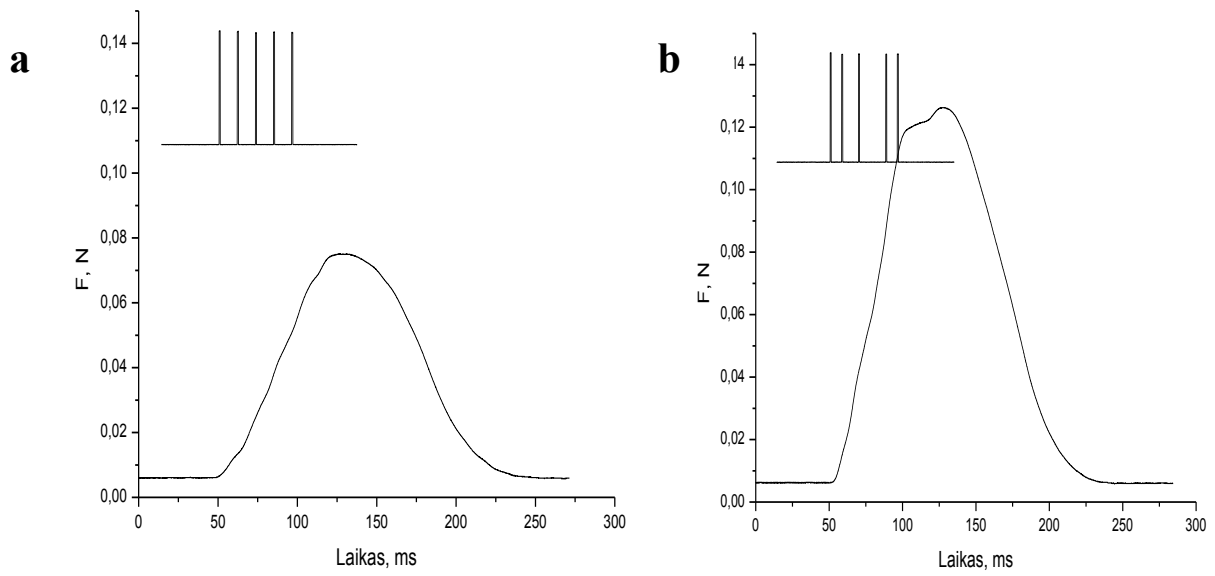
Buvo stimuliuojama raumens skaidulą vienu elektriniu impulsu, 80 ms trukmės reguliariomis ir nereguliariomis 5 impulsų serijomis. Buvo užregistruoti atsakai į skirtingos trukmės stimulų serijas: 40 ms, 60 ms, 80 ms ir 160 ms.



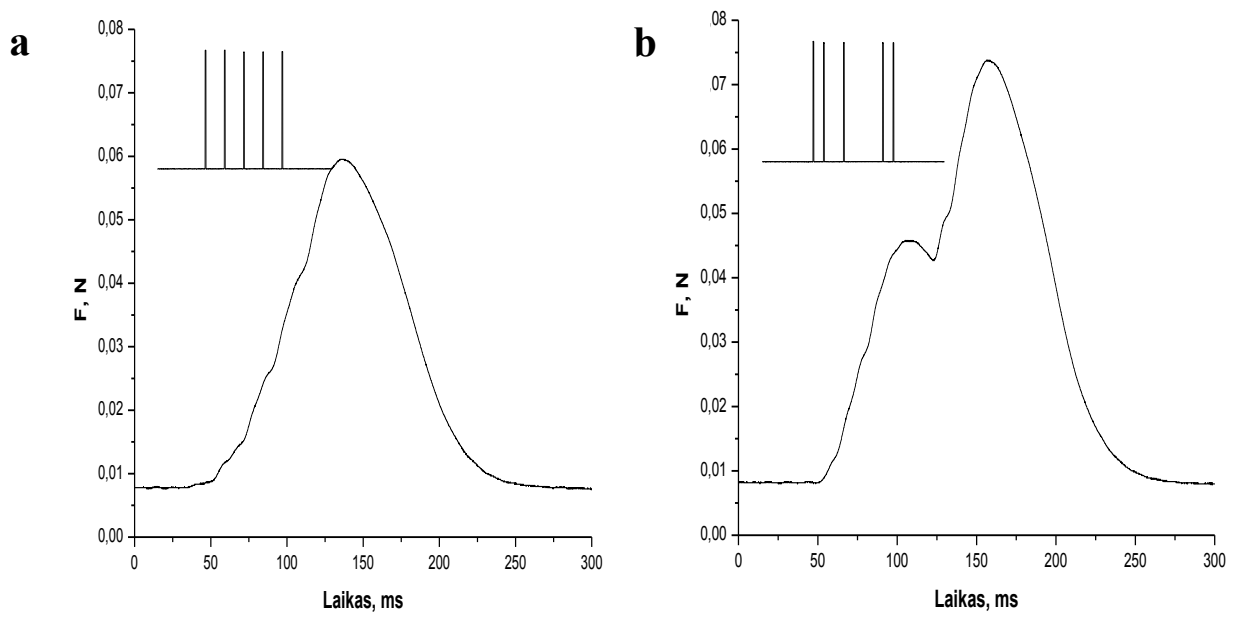
15 pav. Reguliarus ir nereguliarus 40 ms, 60 ms, 80 ms ir 160 ms trukmės stimulai



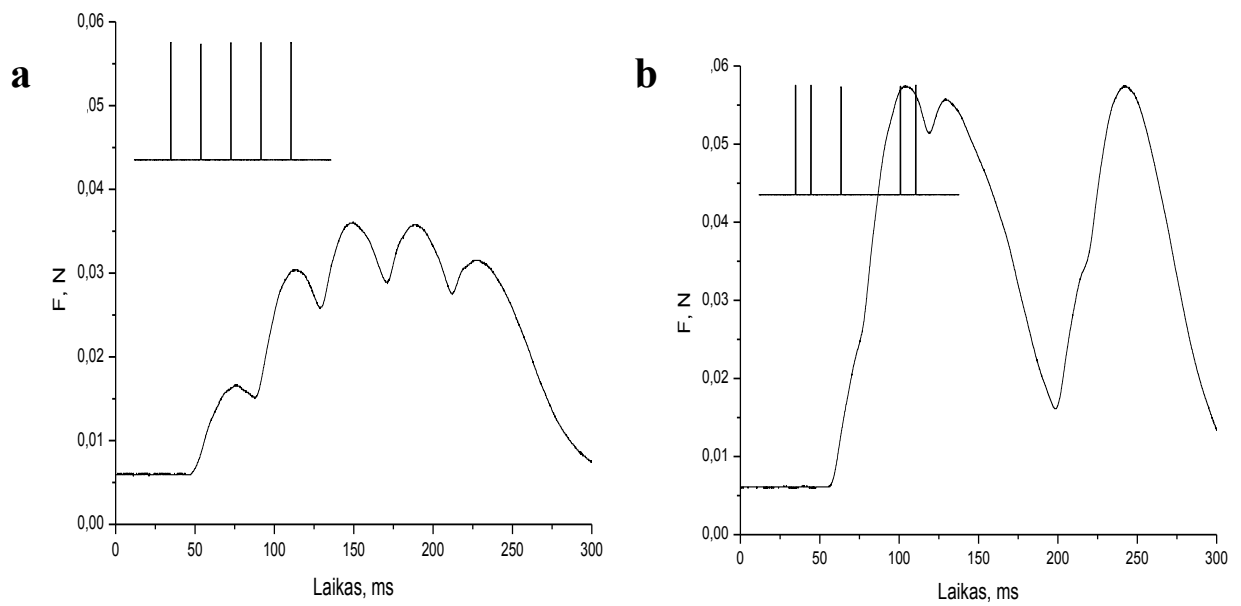
16 pav. a) 40 ms trukmės reguliarus dažnio stimulus, b) 40 ms trukmės nereguliarus dažnio stimulus



17 pav. a) 60 ms trukmės reguliarius dažnio stimulus, b) 60 ms trukmės nereguliarus dažnio stimulus

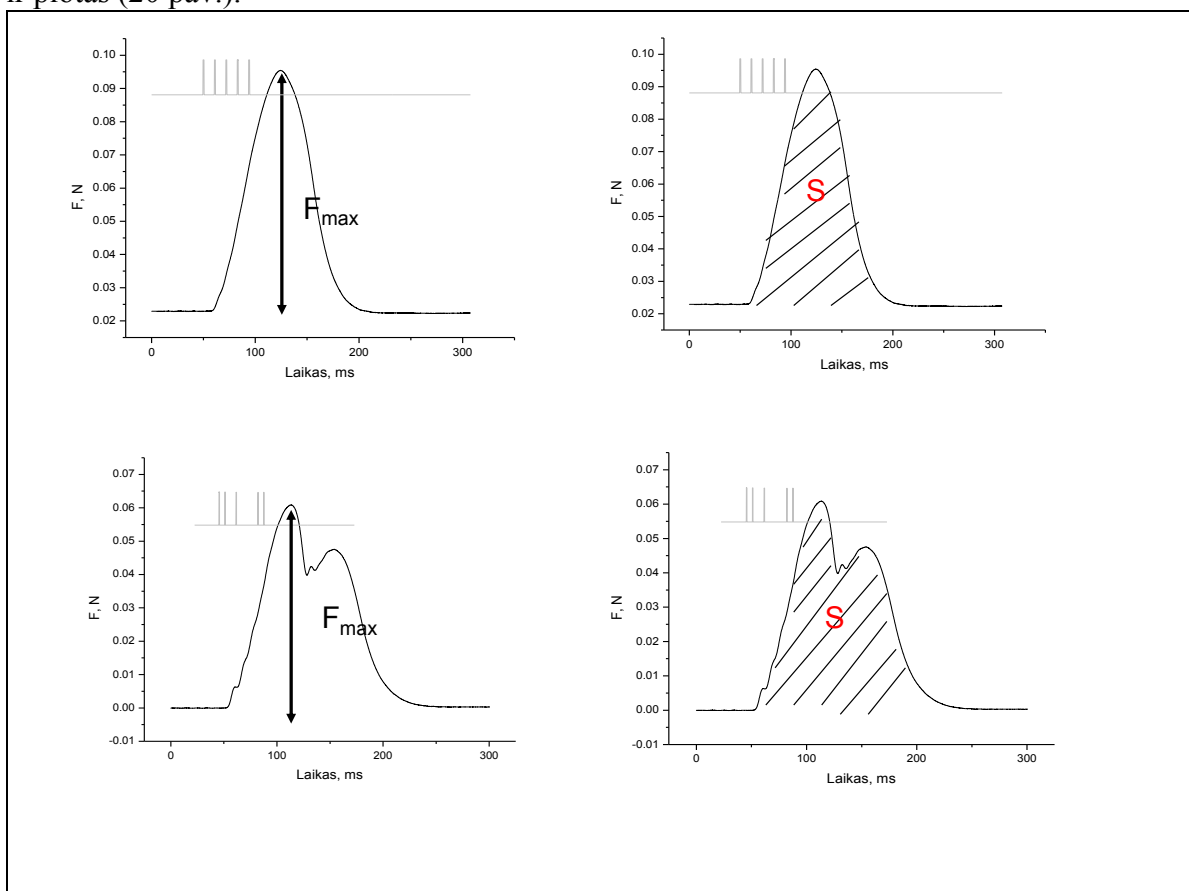


18 pav. a) 80 ms trukmės reguliarius dažnio stimulus, b) 80 ms trukmės nereguliarus dažnio stimulus



19 pav. a) 160 ms trukmės reguliarus dažnio stimulus, b) 160 ms trukmės nereguliarus dažnio stimulus

Buvo lyginama 5 reguliarių ir nereguliarių impulsų serijomis maksimali skaidulos susitraukimo jėga ir plotas (20 pav.).



20 pav. Viršuje pavaizduota 80 ms reguliaraus dažnio stimulo, o apačioje 80ms nereguliaraus dažnio stimulo jėgos amplitudės ir ploto lyginimas.

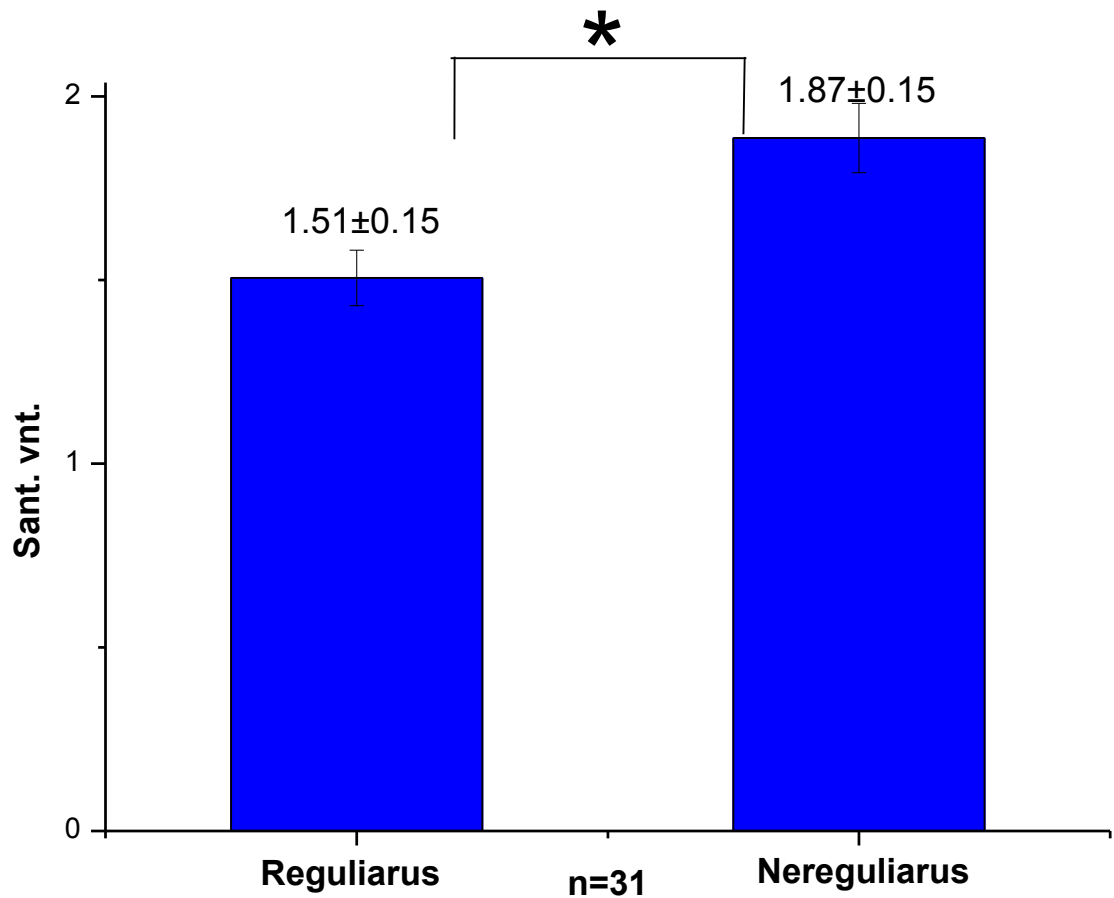


### 3. Rezultatai

Stimuliuojant raumens skaidulą vienu elektriniu impulsu, ji susitraukia ir atsipalaiduoja ne iš karto. Susitraukimas trunka  $40 \pm 16$  ms. Atsako į vieną stimulą rezultatai buvo naudojami normavimui, kad sumažinti skaidulų tarpusavio skirtumų įtaką.

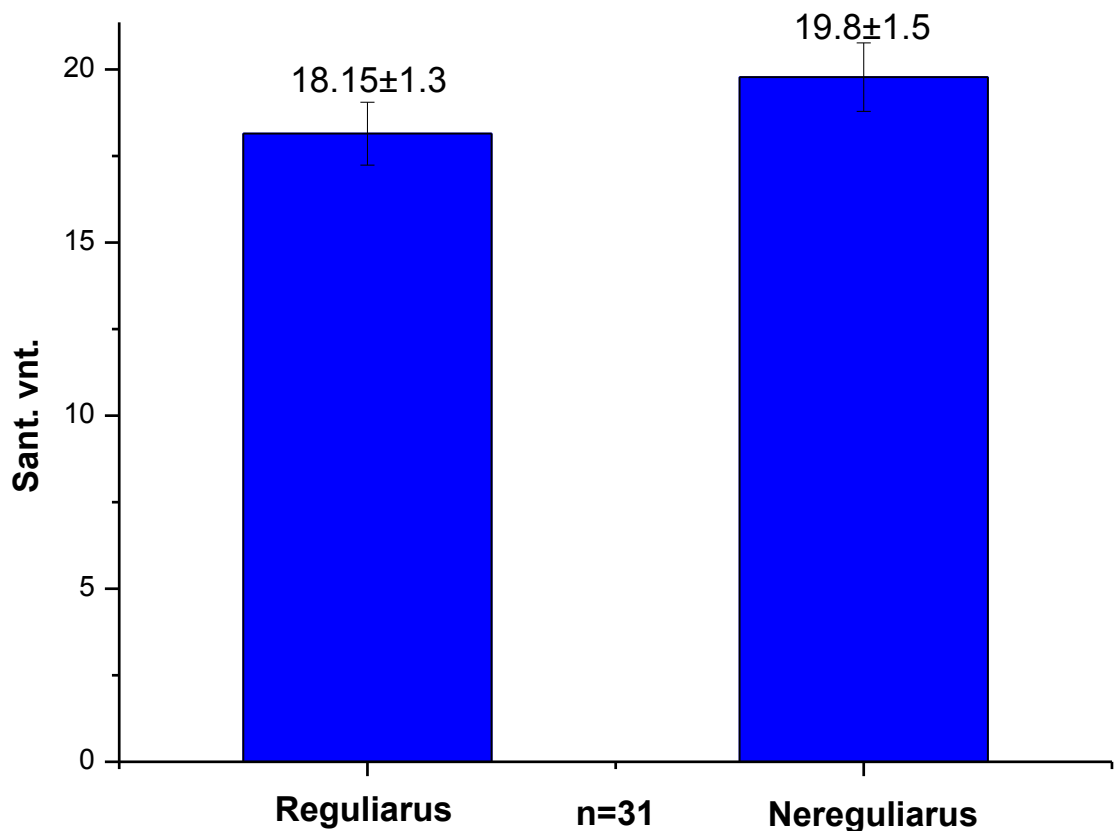
Stimuliuojant keliais impulsais susitraukimo jėga sumuojasi: naujas susitraukimas vyksta kol dar skaidula nėra atsipalaidavusi po prieš tai buvusio. Todėl lyginome skaidulos susitraukimo charakteristikas stimuliuojant dviejų skirtingų trukmių (tos pačios) reguliarių ir nereguliarių 5 impulsų serijomis.

Stimuliuojant 80 ms trukmės reguliariomis ir nereguliariomis 5 impulsų serijomis skaidulos susitraukimo jėgą sumavosi (18 pav. ir 20 pav.). Stimuliuojant 80ms trukmės 5 reguliarių ir nereguliarių impulsų serijomis maksimali skaidulos susitraukimo jėga skyrėsi. 80 ms trukmės nereguliaraus dažnio 5 stimulų seka, maksimali raumens skaidulos susitraukimo jėga didesnė negu stimuliuojant reguliaraus dažnio tokios pat trukmės 5 stimulų seka. Atliktų bandymų skaičius ( $n=31$ ). 80 ms reguliarių dažnio stimulų jėgos amplitudės vidurkis ( $1,51 \pm 0,15$ ) ir nereguliarių dažnio stimulų jėgos amplitudės vidurkis ( $1,87 \pm 0,15$ ), pavaizduota 21 paveiksle.



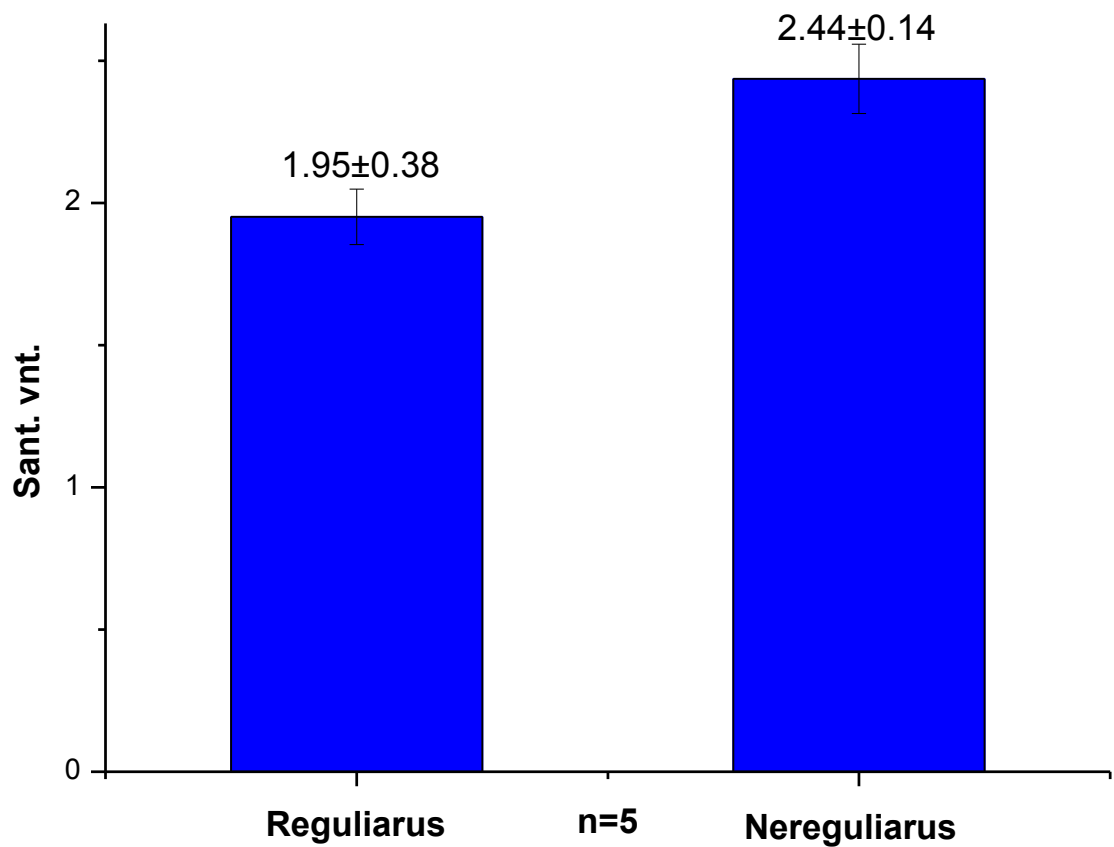
21 pav. 80 ms trukmės reguliaraus ir nereguliaraus dažnio stumulo sukeltos jėgos maksimali amplitudė

Buvo lyginama plotas po atsaku į 80 ms trukmės reguliaraus ir nereguliaraus dažnio 5 impulsų stimulus. Gautų bandymų skaičius (n=31). 80ms reguliarių dažnio stimulų ploto vidurkis ( $18,15 \pm 1,3$ ) ir nereguliarių dažnio stimulų ploto vidurkis ( $19,8 \pm 1,5$ ). 80 ms trukmės nereguliaraus dažnio stimulo ploto vidurkis didesnis nei 80 ms trukmės reguliaraus dažnio stimulo ploto vidurkis. Jų rezultatai atvaizduoti 22 paveiksle.



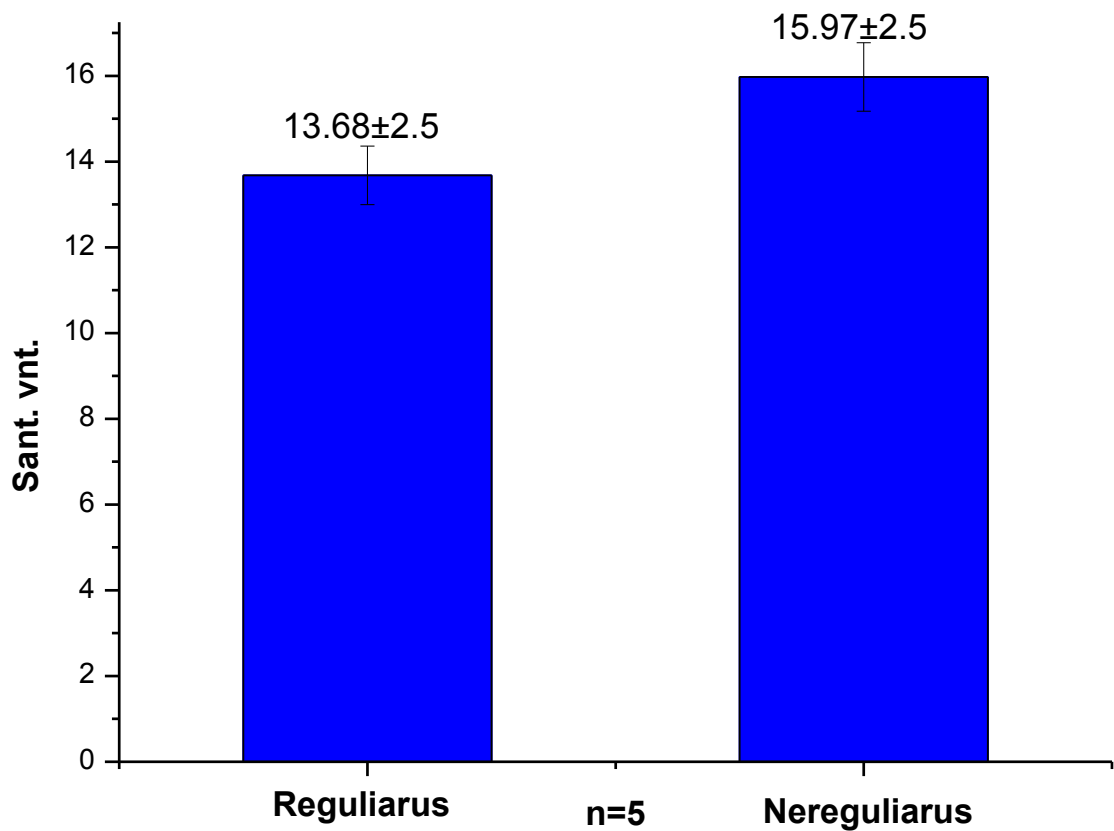
22 pav. Plotas po atsaku į 80 ms trukmės reguliaraus ir nereguliaraus dažnio 5 impulsų stimulus

Ar priklauso gauti rezultatai nuo stimulų serijos trukmės? Todėl buvo užregistruoti atsakai į skirtingos trukmės stimulų serijas ir palyginta raumens skaidulos susitraukimo savybės prie skirtingų stimulų trukmių. Buvo lyginta 40 ms trukmės reguliaraus ir nereguliaraus dažnio stimulų impulsų atsakai. Gauta bandymų skaičius ( $n=5$ ). 40 ms trukmės reguliarių dažnio stimulų jėgos amplitudės vidurkis ( $1.95 \pm 0.38$ ) ir nereguliarių dažnio stimulų jėgos amplitudės vidurkis ( $2.44 \pm 0.14$ ). 40 ms trukmės nereguliaraus dažnio stimulo sukeltos jėgos maksimali amplitudė didesnė nei 40 ms trukmės reguliaraus dažnio stimulų sukeltos jėgos maksimalios amplitudės. Rezultatai pavaizduoti 23 paveiksle.



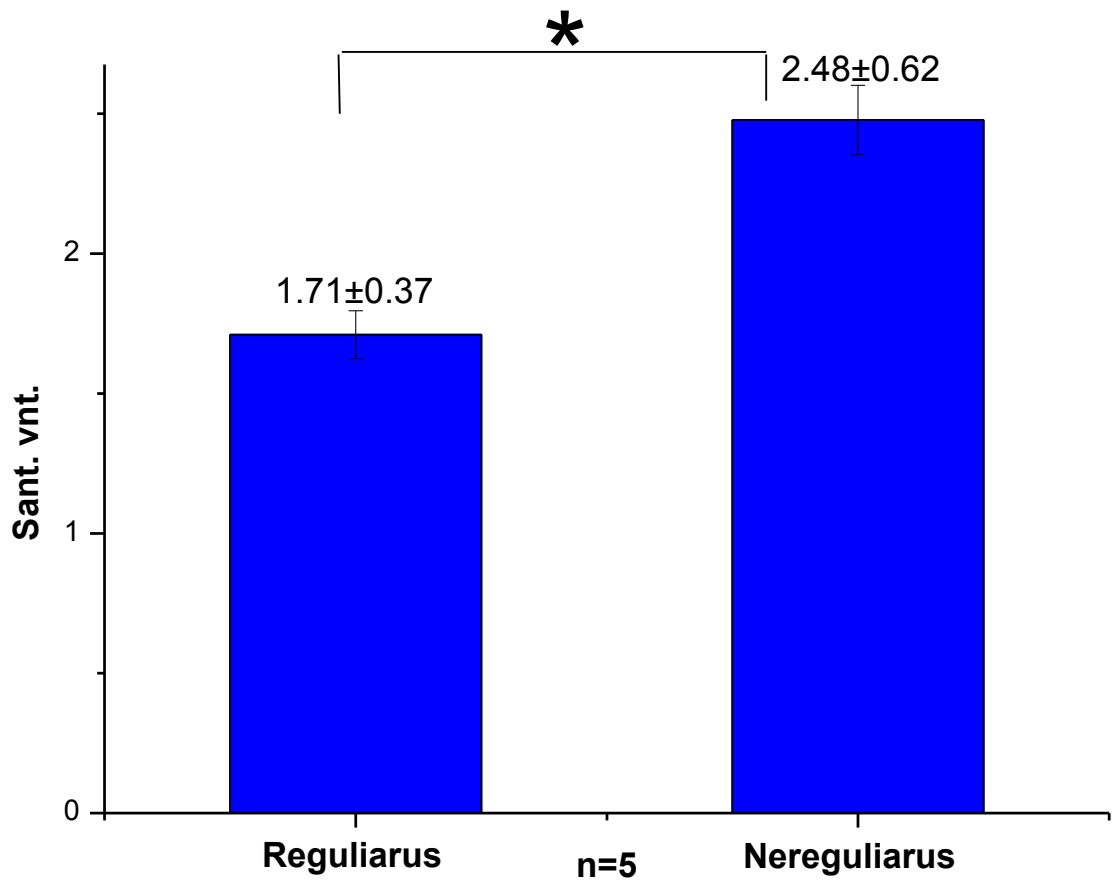
23 pav. 40 ms trukmės reguliaraus ir nereguliaraus dažnio stumulo sukeltos jėgos maksimali amplitudė

Buvo lyginta plotas po atsaku į 40 ms trukmės reguliaraus ir nereguliaraus dažnio 5 impulsų stimuli. 40 ms trukmės reguliarių dažnio stimulių ploto vidurkis ( $13,68 \pm 2,5$ ), nereguliarių dažnio stimulių ploto vidurkis ( $15,97 \pm 2,5$ ). Gauta bandymų skaičius ( $n=5$ ). 40 ms trukmės nereguliaraus dažnio stimulus ploto vidurkis didesnis nei 40 ms trukmės reguliaraus dažnio stimulus ploto vidurkis. Rezultatai pavaizduoti 24 paveiksle.



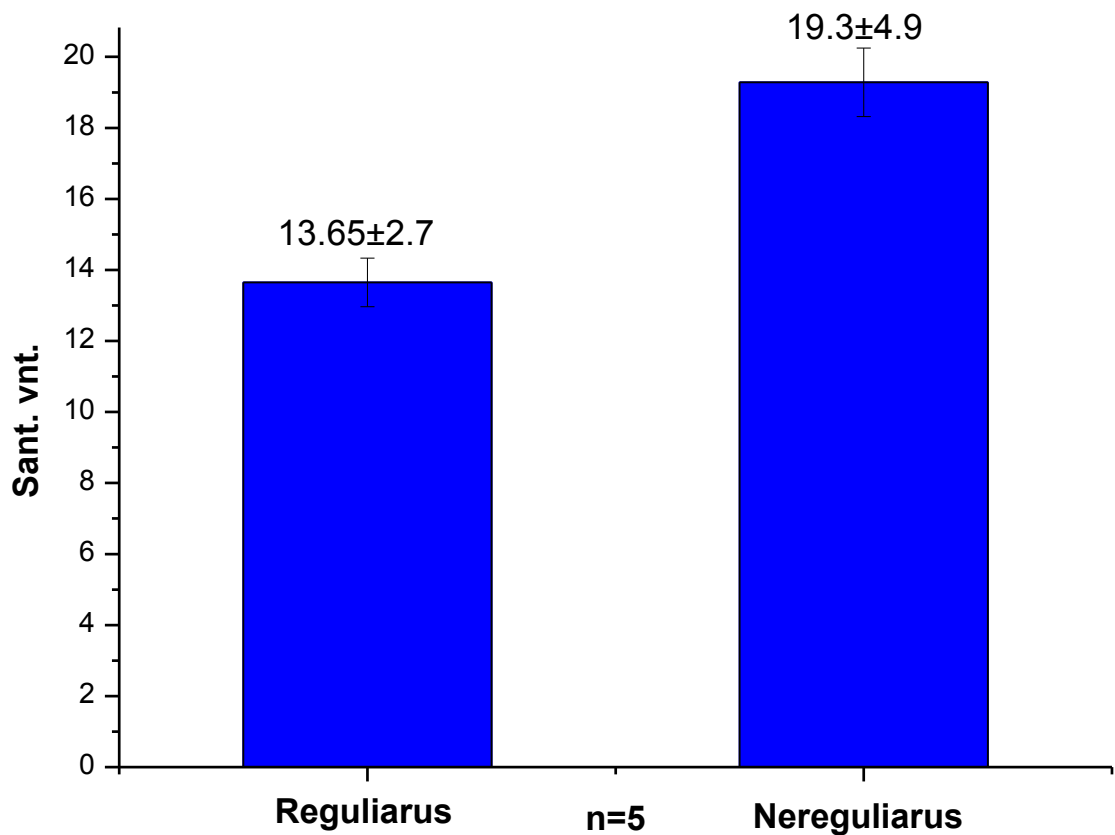
24 pav. Plotas po atsaku į 40 ms trukmės reguliaraus ir nereguliaraus dažnio 5 impulsų stimulus

Buvo lyginama stimuluoiant 60 ms trukmės 5 reguliarių ir nereguliarių impulsų serijomis maksimali skaidulos susitraukimo jėga. 60 ms reguliarių dažnio stimulų jėgos amplitudės vidurkis ( $1,71 \pm 0,37$ ) ir 60 ms nereguliarių dažnio stimulų jėgos amplitudės vidurkis ( $2,48 \pm 0,62$ ). Gauta bandymų skaičius ( $n=5$ ). 60 ms trukmės nereguliaraus dažnio stimulo sukeltos jėgos maksimali amplitudė didesnė nei 60 ms trukmės reguliaraus dažnio stimulų sukeltos jėgos maksimalios amplitudės. Rezultatai pavaizduoti 25 paveiksle.



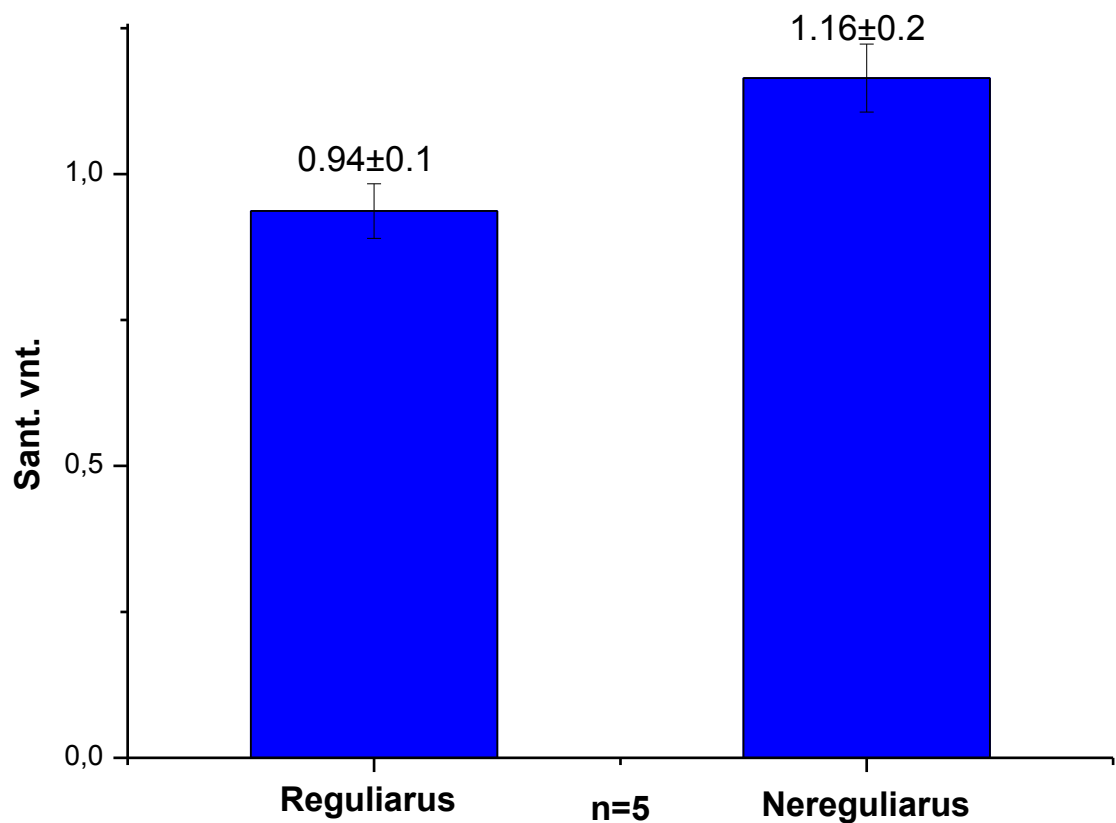
25 pav. 60 ms trukmės reguliaraus ir nereguliaraus dažnio stumulo sukeltos jėgos maksimali amplitudė

Taip pat buvo lyginta plotas po atsaku į 60 ms trukmės reguliaraus ir nereguliaraus dažnio 5 impulsų stimulus. 60 ms trukmės reguliarių dažnio stimulų ploto vidurkis ( $13,65 \pm 2,7$ ), nereguliarių dažnio stimulų ploto vidurkis ( $19,3 \pm 4,9$ ). Gauta bandymų skaičius ( $n=5$ ). 60 ms trukmės nereguliaraus dažnio stimulo ploto vidurkis didesnis nei 60 ms trukmės reguliaraus dažnio stimulo ploto vidurkis. Rezultatai pavaizduoti 26 paveiksle.



26 pav. Plotas po atsaku į 60 ms trukmės reguliaraus ir nereguliaraus dažnio 5 impulsų stimulus

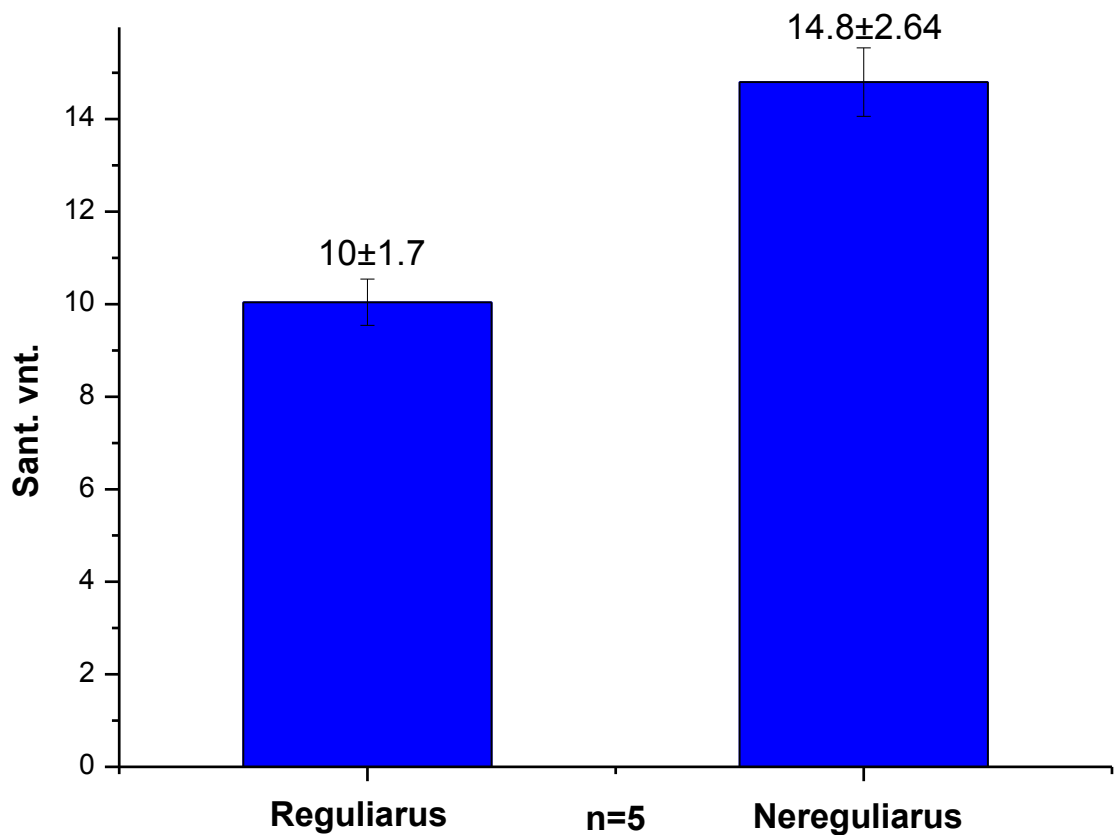
Buvo lyginta 160 ms trukmės reguliaraus ir nereguliaraus dažnio stimulų impulsų atsakai. Gauta bandymų skaičius (n=5). 160 ms reguliarių dažnio stimulų jėgos amplitudės vidurkis ( $0,94 \pm 0,1$ ) ir 160 ms reguliarių dažnio stimulų jėgos amplitudės vidurkis ( $1,16 \pm 0,2$ ). 160 ms trukmės nereguliaraus dažnio stimulo sukeltos jėgos maksimali amplitudė didesnė nei 160 ms trukmės reguliaraus dažnio stimulų sukeltos jėgos maksimalios amplitudės. Rezultatai pavaizduoti 27 paveiksle.



27 pav. 160 ms trukmės reguliaraus ir nereguliaraus dažnio stumulo sukeltos jėgos maksimali amplitudė

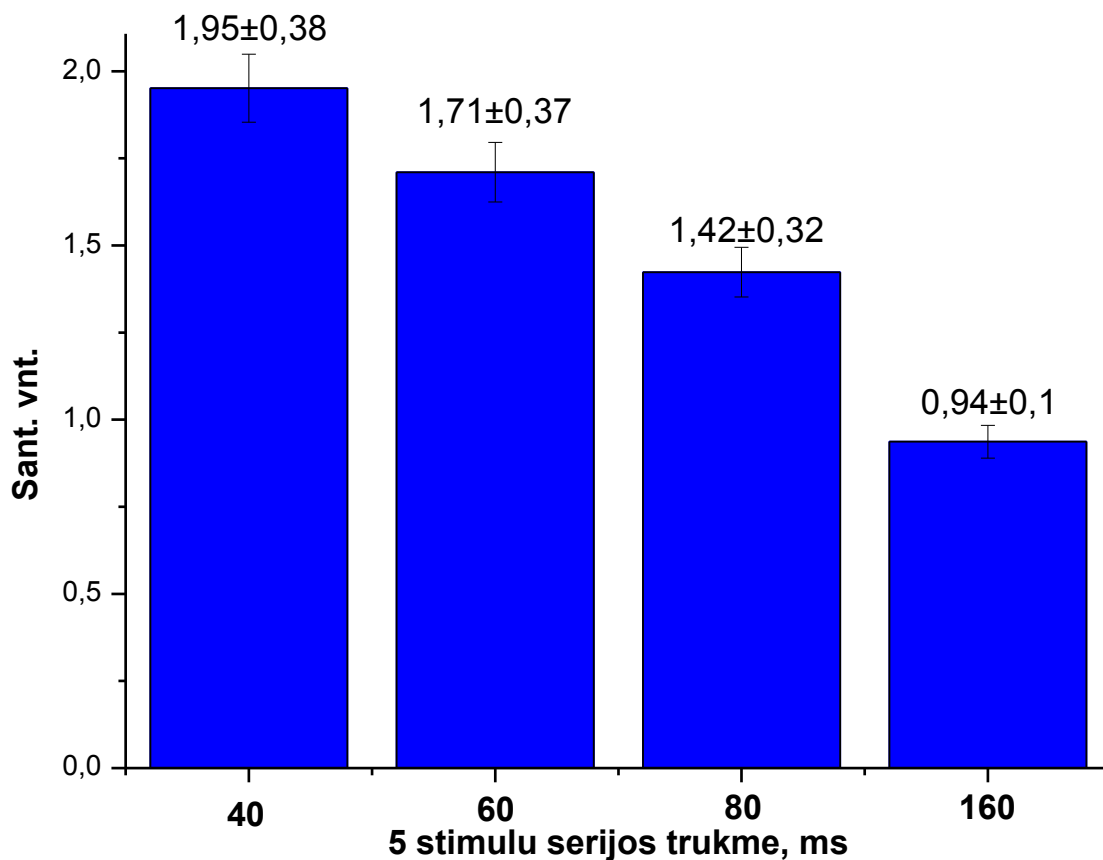
Taip pat buvo lyginta plotas po atsaku į 160 ms trukmės reguliaraus ir nereguliaraus dažnio 5 impulsų stimulus. 160 ms trukmės reguliarių dažnio stimulų ploto vidurkis ( $10 \pm 1,7$ ), nereguliarių dažnio stimulų ploto vidurkis ( $14,8 \pm 2,64$ ). Bandymų buvo atlikta  $n=5$ . 160 ms trukmės nereguliaraus dažnio stimulo ploto vidurkis didesnis nei 160 ms trukmės reguliaraus dažnio stimulo ploto vidurkis. Rezultatai pavaizduoti 28 paveiksle.





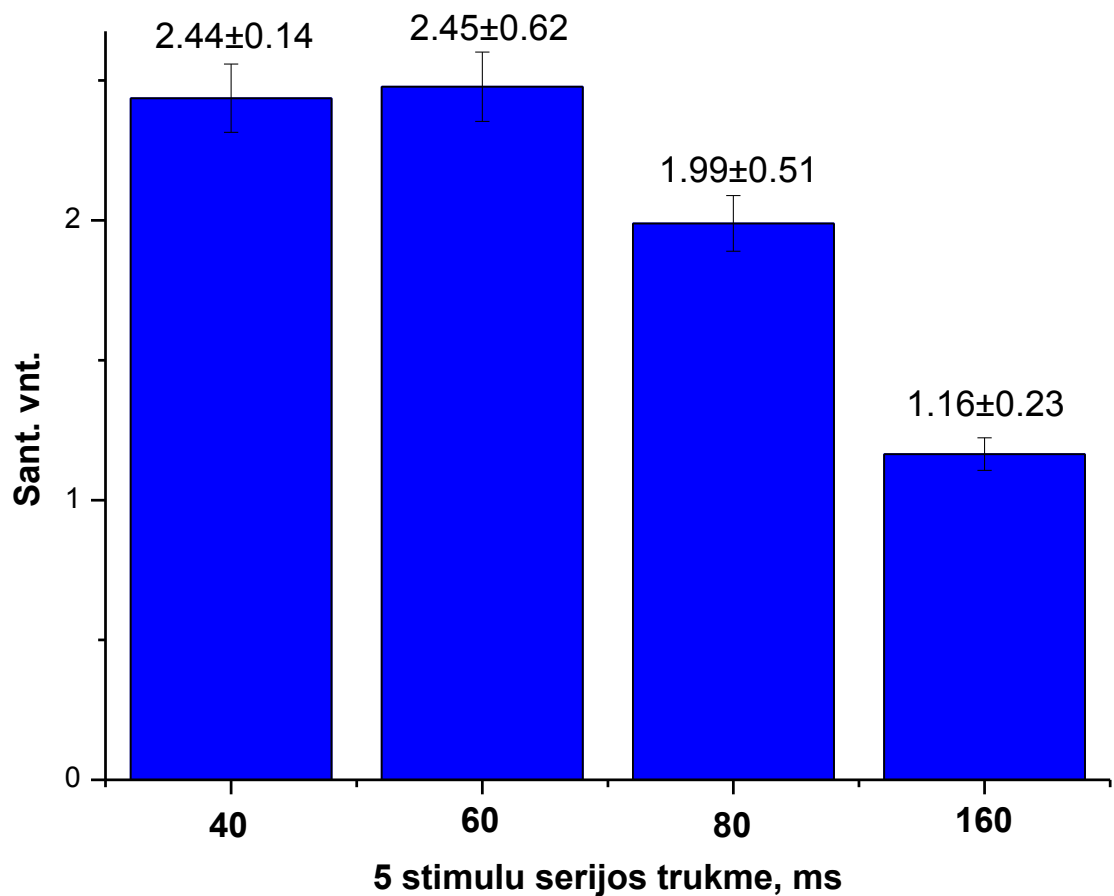
28 pav. Plotas po atsaku į 160 ms trukmės reguliaraus ir nereguliaraus dažnio 5 impulsų stimulus

Kaip priklauso jėga nuo stimulo trukmės stimuluoiant 40 ms, 60 ms, 80 ms ir 160 ms trukmės 5 reguliarių ir nereguliarių impulsų serijomis sekomis sukelta maksimali skaidulos susitraukimo jėga? 40 ms reguliarių dažnio stimulų jėgos amplitudės vidurkis ( $1,95 \pm 0.38$ ), 60 ms reguliarių dažnio stimulų jėgos amplitudės vidurkis ( $1,71 \pm 0.37$ ), 80 ms reguliarių dažnio stimulų jėgos amplitudės vidurkis ( $1,42 \pm 0.32$ ), o 160 ms reguliarių dažnio stimulų jėgos amplitudės vidurkis ( $0,94 \pm 0.1$ ). Gauta bandymų skaičius ( $n=5$ ). Kuo didesnis dažnio stimulus, tuo sukeltos jėgos maksimali amplitudė mažesnė. Rezultatai pavaizduoti 29 paveiksle.



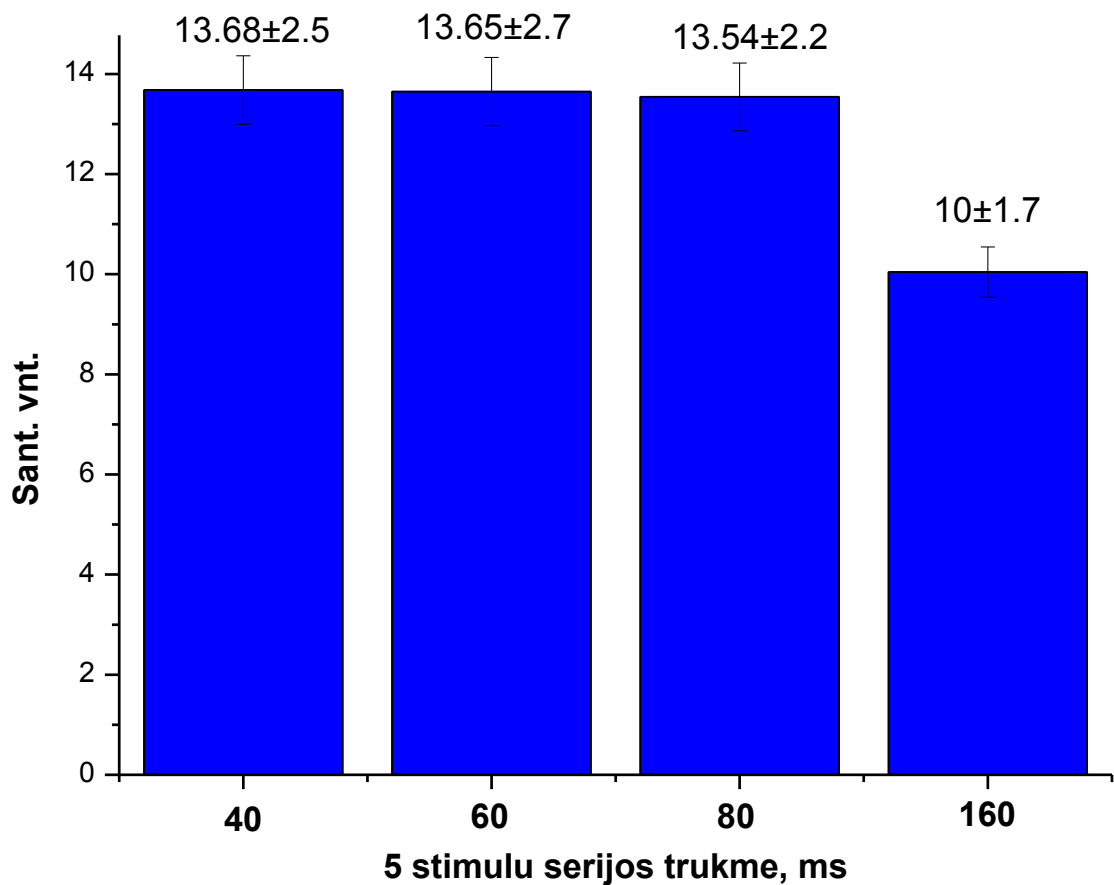
29 pav. 40 ms, 60 ms, 80 ms ir 160 ms trukmės reguliaraus dažnio stumulo sukeltos jėgos maksimali amplitudė

Taip pat buvo lyginta 40 ms, 60 ms ir 160 ms trukmės nereguliarių impulsų serijomis maksimali skaidulos susitraukimo jėga. 40 ms nereguliarių dažnio stimulų jėgos amplitudės vidurkis ( $2,44 \pm 0,14$ ), 60 ms nereguliarių dažnio stimulų jėgos amplitudės vidurkis ( $2,45 \pm 0,62$ ), 80 ms nereguliarių dažnio stimulų jėgos amplitudės vidurkis ( $1,99 \pm 0,51$ ), o 160 ms nereguliarių dažnio stimulų jėgos amplitudės vidurkis ( $1,16 \pm 0,23$ ). Gauta bandymų skaičius ( $n=5$ ). 40 ms ir 60 ms nereguliaraus dažnio stimulai vidurkiai buvo didesni nei 80 ms ir 160 ms nereguliarių dažnio stimulų, nes 40 ms ir 60 ms vyko įsisotinimas. Rezultatai pavaizduoti 30 paveiksle.



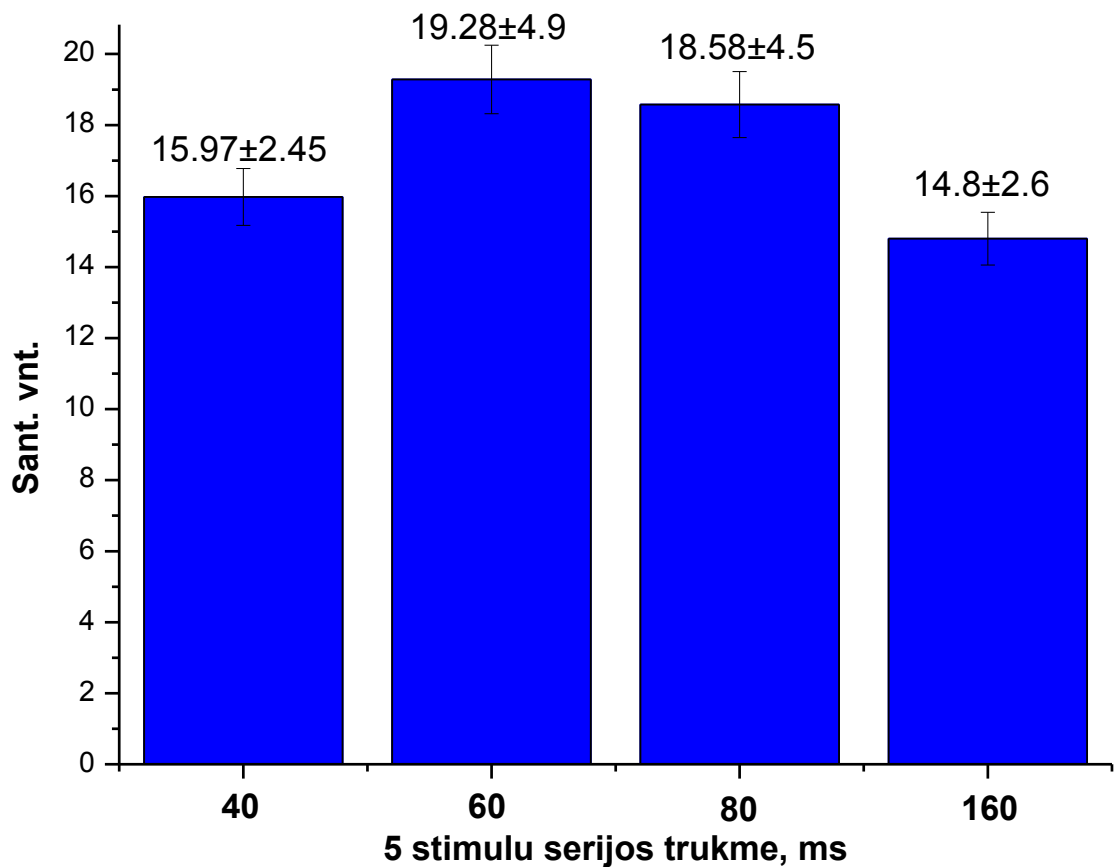
30 pav. 40 ms, 60 ms, 80 ms ir 160 ms trukmės nereguliaraus dažnio stumulo sukeltos jėgos maksimali amplitudė

Buvo lyginta plotas po atsaku į 40 ms, 60 ms, 80 ms ir 160 ms trukmės reguliarių stimulų ploto vidurkiai. 40 ms trukmės reguliarių stimulų ploto vidurkis ( $13,68 \pm 2,5$ ), 60 ms trukmės reguliarių dažnio stimulų ploto vidurkis ( $13,65 \pm 2,7$ ), 80 ms trukmės reguliarių dažnio stimulų ploto vidurkis ( $13,54 \pm 2,2$ ) ir 160 ms trukmės reguliarių dažnio stimulų ploto vidurkis ( $10 \pm 1,7$ ). Bandymų buvo atlikta  $n=5$ . Statistiškai šie rezultatai nesiskyrė. Rezultatai pavaizduoti 31 paveiksle.



31 pav. Plotas po atsaku į 40 ms, 60 ms, 80 ms, 160 ms trukmės reguliaraus dažnio 5 impulsų stimulus

Taip pat buvo lyginta plotas po atsaku į 40 ms, 60 ms, 80 ms ir 160 ms trukmės nereguliarių stimulių ploto vidurkiai. 40 ms trukmės nereguliarių stimulių ploto vidurkis ( $15,97 \pm 2,45$ ), 60 ms trukmės nereguliarių dažnio stimulių ploto vidurkis ( $19,28 \pm 4,9$ ), 80 ms trukmės nereguliarių dažnio stimulių ploto vidurkis ( $18,58 \pm 4,5$ ) ir 160 ms trukmės nereguliarių dažnio stimulių ploto vidurkis ( $14 \pm 2,6$ ). Gautų bandymų skaičius ( $n=5$ ). Kuo mažesnis ir didesnis nereguliaraus dažnio stimulus, tuo plotas mažesnis. Rezultatai pavaizduoti 32 paveiksle.



32 pav. Plotas po atsaku į 40 ms, 60 ms, 80 ms, 160 ms trukmės nereguliaraus dažnio 5 impulsų stimulus

#### 4. Rezultatų aptarimas

Buvo matuojami atsakai į vieną stimulą, reguliaraus ir nereguliaraus dažnio stimulai. Taip pat matuojami 5 reguliaraus dažnio stimulai ir 5 nereguliaraus dažnio stimulai 80 ms ir skirtingų stimulių impulsų sekomis. Analizuojama, ar skiriasi reguliaraus ir nereguliaraus dažnio stimulai į atsaką. Stimuliuojant 80ms trukmės 5 reguliarių ir nereguliarių impulsų serijomis maksimali skaidulos susitraukimo jėga skyrėsi. 80 ms trukmės nereguliaraus dažnio 5 stimulių seka, maksimali raumens skaidulos susitraukimo jėga didesnė negu stimuliuojant reguliaraus dažnio tokios pat trukmės 5 stimulių seka.

Buvo užregistruoti atsakai į skirtingos trukmės stimulių serijas ir palyginta raumens skaidulos susitraukimo savybės prie skirtingų stimulių trukmių. Buvo lyginta 40 ms, 60 ms, 80 ms ir 160 ms trukmės reguliaraus ir nereguliaraus dažnio stimulių impulsų atsakai. Pastebėta, kad

didėjant reguliaraus ir nereguliaraus dažnio stimulų sekos trukmei nuo 40 iki 160 ms, maksimali raumens skaidulos susitraukimo jėga mažėja.

Taip pat buvo lyginama tarpusavyje plotas po atsaku į 40 ms, 60 ms, 80 ms ir 160 ms trukmės reguliaraus ir nereguliaraus dažnio 5 impulsų stimulus. Pastebėta, kad impulsų sekos nereguliarumas maksimaliai raumens skaidulos susitraukimo jėgai neturi įtakos, kai stimulų seka sutrumpėja iki 40 ms arba pailgėja iki 160 ms.

Buvo tirta daug naujų susitraukimų su reguliariais ir nereguliariais dažnio impulsų stimulais. Galima teikti, kad nereguliarumas pasireiškia tuo, kad kai atskiri stimulai atsiranda arčiau vienas kito, lyginant su reguliariomis sekomis.

## **Išvados**

1. Stimuliuojant 80 ms trukmės nereguliaraus dažnio 5 elektrinių stimulų seka, maksimali raumens skaidulos susitraukimo jėga didesnė negu stimuliuojant reguliaraus dažnio tokios pat trukmės 5 stimulų seka.
2. Impulsų sekos nereguliarumas maksimaliai raumens skaidulos susitraukimo jėgai neturi įtakos, kai stimulų seka sutrumpėja iki 40 ms arba pailgėja iki 160 ms.
3. Didėjant reguliaraus ir nereguliaraus dažnio stimulų sekos trukmei nuo 40 iki 160 ms, maksimali raumens skaidulos susitraukimo jėga mažėja.

## **Santrauka**

VILNIAUS UNIVERSITETAS

Gamtos mokslų fakultetas

Biochemijos ir biofizikos katedra

Monika Kvedaraitė

### **Raumens skaidulos susitraukimo savybių tyrimas**

Magistro darbas

#### **Santrauka**

Kalbant apie raumens susitraukimą, paprastai jis tiriamas taikant pavienius stimulus arba tam tikro dažnio stimulų sekas. Fiziologiškai raumenys yra aktyvuojami impulsų ateinančių iš motorinių neuronų. Pastaruoju metu pastebėta, kad motoneuronai generuoja nereguliaraus dažnio veikimo potencialų sekas. Todėl kyla klausimas, ar skiriasi susitraukimo savybės, kai raumuo aktyvuojamas reguliaraus dažnio bei realistine veikimo potencialų dažnio seka.

Šiuo darbu buvo siekiama išsiaiškinti, ar skiriasi raumens skaidulos susitraukimo parametrai stimuliuojant reguliaraus ir nereguliaraus dažnio stimulų sekomis.

Stimuliuojant 80 ms trukmės nereguliaraus dažnio 5 elektrinių stimulų seka, maksimali raumens skaidulos susitraukimo jėga didesnė negu stimuliuojant reguliaraus dažnio tokios pat trukmės 5 stimulų seka. Impulsų sekos nereguliarumas maksimaliai raumens skaidulos susitraukimo jėgai neturi įtakos, kai stimulų seka sutrumpėja iki 40 ms arba pailgėja iki 160 ms. Didėjant reguliaraus ir nereguliaraus dažnio stimulų sekos trukmei nuo 40 iki 160 ms, maksimali raumens skaidulos susitraukimo jėga mažėja.



## **Summary**

VILNIUS UNIVERSITY  
FACULTY OF NATURAL SCIENCES  
DEPARTMENT OF BIOCHEMISTRY AND BIOPHYSICS

Monika Kvedaraitė

### **Analysis of muscle fibre contraction characteristic features**

Master thesis

#### **Summary**

Concerning the muscular contraction, as a rule it is analysed when applying single stimuli or stimuli sequences of a certain frequency. Physiologically, muscles are activated by impulses coming from motor neurones. Recently, it has been observed that motoneurones generate sequences of potentials of irregular frequency impact. Therefore, a question is raised whether contraction characteristics differ when a muscle is activated by sequence of regular frequency and realistic potential impact frequency.

We investigated if muscle fibre contraction parameters differ when stimulating with sequences of stimuli of regular and irregular frequencies.

Stimulating with 80 ms duration 5 irregular frequency electrical stimulus sequence, the maximum force of contraction of the muscle fibers was higher than the regular frequency stimulation of the same duration sequence of five stimuli. Regularity of stimulus sequence does not influence maximum of the muscle fiber contraction force if duration of sequence is shorter than 40 ms or longer than 160 ms. The maximal force of the muscle fiber contraction decreased when the duration of regular and irregular stimuli sequence increased from 40 ms to 160 ms.

## Literatūros sąrašas

1. Alaburda,A., Russo,R., MacAulay,N. & Hounsgaard,J. (2005) Periodic high-conductance states in spinal neurons during scratch-like network activity in adult turtles. *J.Neurosci.*, 25, 6316-6321.
2. Armstrong R.B., ,W.G.L. & Warren J.A. (1991) Mechanisms of exercise – induced muscle fibre injury. pp. 184-207.
3. Millman B. M., RaceyandI T. J. Matsubara. Effects of hyperosmotic solutions on the filament lattice of intact frog skeletal muscle., 189-202. 1981. Biophysical.  
Ref Type: Generic
4. Berg, R. W. Balanced inhibition and excitation drive spike activity in spinal half-centers. 2008. Science.  
Ref Type: Generic
5. Berg,R.W., Alaburda,A. & Hounsgaard,J. (2007b) Balanced inhibition and excitation drive spike activity in spinal half-centers. *Science*, 315, 390-393.
6. Berg,R.W., Alaburda,A. & Hounsgaard,J. (2007a) Balanced inhibition and excitation drive spike activity in spinal half-centers. *Science*, 315, 390-393.
7. Nudell B.M.,Grinnell A. D. Inverse relationship between transmitter release and terminal length in synapses on frog muscle fibers of uniform input resistance. 2, 216-224. 1982. Neuroscience.  
Ref Type: Generic
8. Bourne,G.H. (1972) The structure and Function of Mucle. Academic Press.
9. Bugnard L. (1934) The relation between total and initial heat in single muscle twitches. *J Physiol*, pp. 82(4):509-519.
10. Byrne,C. & Eston,R. (2002) Maximal intensity isometric and dynamic exercise performance following eccentric muscle actions. *J Sports Sci*, pp. 20, 951-956.
11. De Mello C. Membrane Sealing in Frog Skeletal-Muscle Fibers. 70, 982-984. 1973.  
Ref Type: Generic
12. Dr.Heinz, Schmidt M. D. and Wendelin Emser M.D. Regeneration of frog twitch and slow muscle fibers after mincing. 8[8], 633-643. 1985.  
Ref Type: Generic
13. Kėvelaitis E., Illert M. & Hultborn H. (2006) Žmogaus fiziologija. KMU, Kaunas, pp. 16-47, 158-172-182 - 219.
14. Fuchs,F. & Wang (1991) Force, length, and Ca<sup>2+</sup>-troponin C affinity in skeletal muscle. *Am J Physiol*, pp. 261.

15. Gandevia,S.C., Killian,K.J. & Campbell,E.J. (1981) The effect of respiratory muscle fatigue on respiratory sensations. *Clinical Science* , London, pp. 60, 463-466.
16. Gordon A.M., Huxley A.F. & Julian F.J. (1966) Tension development in highly stretched vertebrate muscle fibres. *J Physiol* , London, pp. 184:143-196.
17. Sugi H.,Kobayashi.T. Sarcomere length and tension changes in tetanized frog muscle fibers after quick stretches and releases. 6422-6425. 1983.  
Ref Type: Generic
18. Homsher E. & Kean C.J. (1987) Skeletal muscle energetics and metabolism. *Annu Rev Physiol*, pp. 40; 93-131.
19. Jachen Denoth, Stusii E., Csucs G. and Danuser G. Single Muscle Fiber Contraction is Dictated by Inter-Sarcomere Dynamics. *Laboratory for Biomechanics* . 2001. Switzerland, Wagistrasse.  
Ref Type: Generic
20. Jones D.A. & Round J. M. (1990) *Skeletal muscle in Health and Disease. A textbook of muscle physiology.* Manchester, England.
21. Edman. K.A.P. The force bearing capaty of frog muscle fibres during stretch: its relation to sarcomere length and fibre width. 2010. Sweden.  
Ref Type: Generic
22. Kofler M & ,P.K. (2005) Ipsi- and contralateral exteroceptive EMG modulation in uni- and bilaterally activated thenar muscles. *Clin Neurophysiol* , pp. 116:300-7.
23. Contantin.L.L., Taylor S. R. Graded Activation in Frog Muscle Fibers. 61. 1973.  
Ref Type: Generic
24. Manconi F.M, Syed N.A & Floeter M.K. (1998) Mechanisms underlying spinal motor neuron excitability during the cutaneous silent period in humans. *Muscle Nerve* , pp. 21; 64-1256.
25. BagniM. A., Giovanni Cecchi Barbara Colombini Francesco Colomo. A Non-Cross-Bridge Stiffness in Activated Frog Muscle Fibers. 2010.  
Ref Type: Generic
26. McCutcheon,L.J., Byrd,S.K. & Hodgson,D.R. (1992) Ultrastructural changes in skeletal muscle after fatiguing exercise. *J Appl Physiol*, pp. 111-117.-172.
27. Ratkevičius,A., Skurvydas,A., Povilonis,E., Quistroff,B. & Lexell,J. (1998) . Effects of contraction duration on low-frequency fatigue in voluntary and electrically indused exercise of quadriceps muscle in humans. *J Appl Physiol*, pp. 77, 462-468.
28. Rios,E., Ma,J. & Gonzalez,A. (1991) The mechanical hypothesis of excitation -contraction coupling in skeletal muscle. *J Mus Res Cell Motility*, pp. 12; 127-135.
29. Godt R E. and Maughan. D. W.Swelling of Skinned Muscle Fibers of the Frog. *Biophys* , 103-116. 1977.  
Ref Type: Generic

30. Sherwood L. (2010) Human physiology. From cells to systems. pp. 232-241.
31. Squire J.M. (1990) Molecular mechanisms in muscular contraction. CRC Press, Boca Raton, Fla..
32. Svirskis G. (2007) Neurotransdukcija. Vilnius, pp. 53-73.
33. Šatinskas R. (2007) Bioelektriniai reiškiniai. Vilnius, pp. 133-138;-154-158.

# Priedai

80ms trukmės reguliaraus ir nereguliaraus dažnio stimulų parametrai

1 priedas

				reguliarus	nereguliarus	max amplitudė	max amplitudė	sunormuota	sunormuota	plotas 80ms	plotas 80ms
Data	Vieno stimulo	Trukmė,ms	Amplitudė	80ms	80ms	reguliaraus	nereguliaraus	reguliaraus	nereguliaraus	reguliaraus	nereguliaraus
2010.03.26	10326015	32	0,8	10326017	10326031	2	0,8	2,5	1	18,47	9,12
	10326035	40	1,2	10326049	10326040	0,7	2,9	0,583333333	2,416666667	26,15	7,18
	10326099	38	1,8	10326110	10326101	2	1,9	1,111111111	1,055555556	19,51	20,8
	10326116	49	0,9	10326128	10326120	1,6	1,8	1,777777778	2	18,6	17,97
2010.11.26	10n26000	33	0,7	10n26010	10n26001	2,7	2,1	3,85714286	3	14,22	16,31
	10n26018	28	0,8	10n26028	10n26019	1,2	2,7	1,5	3,375	9,5	12,42
	10n26035	37	2,1	10n26046	10n26038	2,2	2,5	1,04761905	1,19047619	10,5	11,89
	10n26053	32	0,9	10n26065	10n26056	0,8	1,1	0,88888889	1,222222222	8,64	8,05
	10n26090	47	1,1	10n26083	10n26075	2,6	3,2	2,36363636	2,909090909	28,82	29,28
2011.02.14	11214000	46	1,9	11214014	11214004	1,9	2,8	1	1,473684211	29,38	23,14
	11214018	58	2,1	11214062	11214056	1,1	0,9	0,52380952	0,428571429	9,76	10,69
2011.02.28	11228001	58	2,4	11228015	11228003	1,2	2,1	0,5	0,875	12,1	24,03
	11228021	38	1,44	11228032	11228023	1,9	2,3	1,31944444	1,597222222	30,77	26,37
	11228037	54	1,03	11228049	11228039	2	2,9	1,94174757	2,815533981	23,12	28,82
	11228054	32	1,3	11228066	11228057	0,8	1,1	0,61538462	0,846153846	9,42	7,87
	11228072	45	1,1	11228080	11228075	1,2	1,3	1,09090909	1,181818182	13,84	14,69
	11228089	29	2	11228100	11228092	0,9	1,7	0,45	0,85	7,57	14,34
2011.03.04	11304002	50	1,3	11304013	11304005	2,3	2,9	1,76923077	2,230769231	28,88	24,52
	11304019	33	0,8	11304029	11304022	2,7	2,5	3,375	3,125	24,95	19,45
	11304040	42	1,2	11304052	11304042	1,3	2,2	1,083333333	1,833333333	27,69	31,28
	11304059	36	1	11304069	11304061	1,7	2,6	1,7	2,6	19,97	29,45
2011.03.18	11318003	57	1,5	11318014	11318006	2,5	3,1	1,66666667	2,066666667	24,35	28,54
	11318020	30	1,2	11318032	11318022	2,9	2,7	2,41666667	2,25	25,51	29,17
	11318039	45	1	11318052	11318042	1,5	2,3	1,5	2,3	17,43	23,47
	11318058	38	0,9	11318068	11318060	1,5	2,1	1,66666667	2,333333333	17,3	23,72
	11318073	35	1,6	11318085	11318077	2,1	2,5	1,3125	1,5625	18,39	27,76
2011.04.15	11415001	50	1,2	11415017	11415003	1,9	3	1,583333333	2,5	18,58	29,75
	11415065	43	1	11415049	11415035	1,8	2,3	1,8	2,3	12,4	16,79
	11415081	44	0,9	11415096	11415082	2,1	3,1	2,333333333	3,444444444	18,93	28,23
	11415113	64	1	11415143	11415129	0,8	1	0,8	1	9,91	9,66
	11415159	38	1	11415175	11415161	0,6	0,7	0,6	0,7	7,89	8,45
vidurkiai:		<b>41,967742</b>	<b>1,263548</b>			<b>1,693548387</b>	<b>2,164516129</b>	<b>1,50572695</b>	<b>1,886549756</b>	<b>18,14677419</b>	<b>19,78096774</b>

## 40ms trukmės reguliaraus ir nereguliaraus dažnio stimulų parametrai

Data	Vieno stimulo	Trukmė,ms	Amplitudė	reguliarus 40ms	nereguliarus 40ms	max amplitudė reguliaraus	max amplitudė nereguliaraus	sunormuota reguliaraus	sunormuota nereguliaraus	plotas 40ms reguliaraus	plotas 40ms nereguliaraus
2011.04.15	11415001	50	1,2	11415017	11415003	2,5	3,1	2,083333333	2,583333333	18,75	23,39
	11415065	43	1	11415049	11415035	1,8	2,7	1,8	2,7	12,92	11,42
	11415081	44	0,9	11415096	11415082	3	1,8	3,333333333	2	19,98	20,15
	11415113	64	1	11415143	11415129	1,44	2,2	1,44	2,2	9,54	13,55
	11415159	38	1	11415175	11415161	1,1	2,7	1,1	2,7	7,21	11,37
vidurkiai:		<b>47,8</b>	<b>1,02</b>			<b>1,968</b>	<b>2,5</b>	<b>1,951333333</b>	<b>2,436666667</b>	<b>13,68</b>	<b>15,976</b>

## 60ms trukmės reguliaraus ir nereguliaraus dažnio stimulų parametrai

Data	Vieno stimulo	Trukmė,ms	Amplitudė	reguliarus 60ms	nereguliarus 60ms	max amplitudė reguliaraus	max amplitudė nereguliaraus	sunormuota reguliaraus	sunormuota nereguliaraus	plotas 60ms reguliaraus	plotas 60ms nereguliaraus
2011.04.15	11415001	50	1,2	11415017	11415003	2,1	3,4	1,75	2,833333333	17,79	30,04
	11415065	43	1	11415049	11415035	1,8	2,6	1,8	2,6	12,46	17,46
	11415081	44	0,9	11415096	11415082	2,7	4,1	3	4,555555556	21,86	31,33
	11415113	64	1	11415143	11415129	1,1	1,4	1,1	1,4	8,95	9,71
	11415159	38	1	11415175	11415161	0,9	1	0,9	1	7,18	7,88
vidurkiai:		<b>47,8</b>	<b>1,02</b>			<b>1,72</b>	<b>2,5</b>	<b>1,71</b>	<b>2,477777778</b>	<b>13,648</b>	<b>19,284</b>

## 160ms trukmės reguliaraus ir nereguliaraus dažnio stimulų parametrai

Data	Vieno stimulo	Trukmė,ms	Amplitudė	reguliarus 160ms	nereguliarus 160ms	max amplitudė reguliaraus	max amplitudė nereguliaraus	sunormuota reguliaraus	sunormuota nereguliaraus	plotas 160ms reguliaraus	plotas 160ms nereguliaraus
2011.04.15	11415001	50	1,2	11415017	11415003	0,9	1,6	0,75	1,333333333	12,67	21,69
	11415065	43	1	11415049	11415035	0,9	1,2	0,9	1,2	7,54	13,87
	11415081	44	0,9	11415096	11415082	1,2	1,7	1,333333333	1,888888889	15	20,08
	11415113	64	1	11415143	11415129	0,9	0,9	0,9	0,9	9	9,42
	11415159	38	1	11415175	11415161	0,8	0,5	0,8	0,5	6	8,94
vidurkiai:		<b>47,8</b>	<b>1,02</b>			<b>0,94</b>	<b>1,18</b>	<b>0,936666667</b>	<b>1,164444444</b>	<b>10,042</b>	<b>14,8</b>

