

2. Изменение длины саркомера при сокращении – результат относительного продольного смещения нитей актина и миозина.

3. Поперечные мостики, отходящие от миозина, могут присоединяться к комплементарным центрам актина.

4. Мостики прикрепляются к актину не одновременно.

5. Замкнувшиеся мостики подвергаются структурному переходу, при котором они развивают усилие, после чего происходит их размыкание.

6. Сокращение и расслабление мышцы состоит в нарастании и последующем уменьшении числа мостиков, совершающих цикл замыкание-размыкание.

7. Каждый цикл связан с гидролизом одной молекулы АТФ.

8. Акты замыкания-размыкания мостиков происходят не зависимо друг от друга.

На рис. 7.4 представлена зависимость максимального значения развиваемой силы от степени перекрытия актиновых и миозиновых нитей.

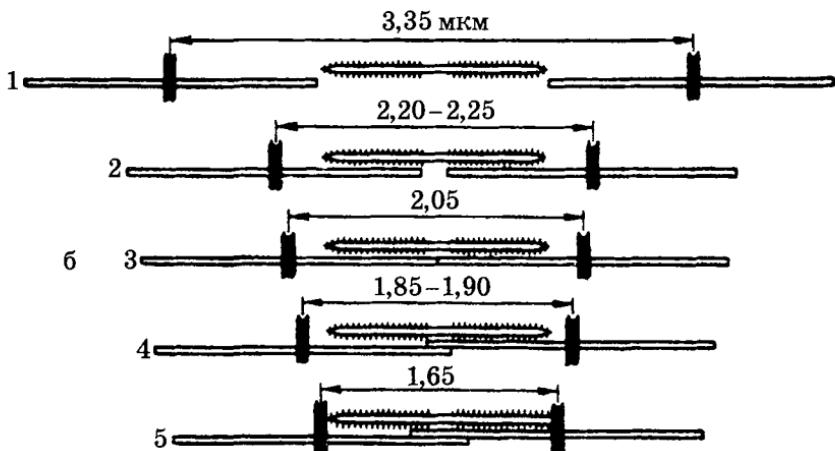
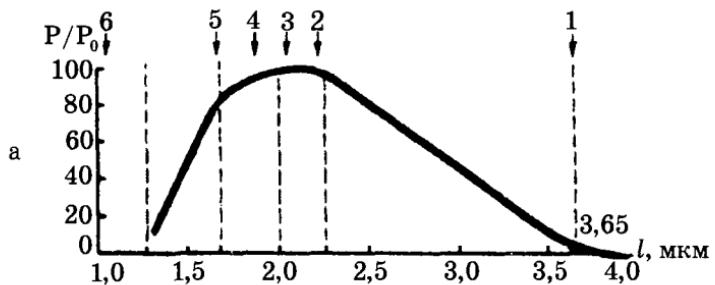
Возможность саркомера сократиться и развить усилие в большой степени зависит от начальных условий. Если саркомер изначально растянут (его длина 3,65 мкм), то мостики не перекрываются с актиновыми нитями и при стимуляции такого элемента усилие не формируется (стрелка 1 на рис. 7.4, а и фрагмент 1 на рис. 7.4, б). Если саркомер находится в рабочем начальном состоянии (размер саркомера 2,2 мкм), то при стимуляции он разовьет максимальную силу (стрелка 2, рис. 7.4, а и фрагмент 2, рис. 7.4, б). Если начальный размер саркомера слишком короток, генерация усилия уменьшается (стрелка и фрагмент 5).

## § 26. Биомеханика мышцы

Мышцы можно представить как сплошную среду, то есть среду, состоящую из большого числа элементов, взаимодействующих между собой без соударений и находящихся в поле внешних сил. Мышца одновременно обладает свойством упругости и вязкости, то есть является вязко-упругой средой. Для такой среды предполагаются справедливыми законы классической механики.

Фундаментальными понятиями механики сплошных сред являются деформация, напряжение, упругость, вязкость, а также энергия и температура.

а). Упругость – свойство тел менять размеры и форму под действием сил и самопроизвольно восстанавливать их при прекращении внешних



**Рис. 7.4.** Зависимость максимального значения силы  $P$ , развиваемой при изометрическом сокращении, от начальной длины саркомера  $l$  (а) и степени перекрытия актиновых и миозиновых нитей (б)

воздействий. Упругость тел обусловлена силами взаимодействия его атомов и молекул. При снятии внешнего воздействия тело самопроизвольно возвращается в исходное состояние.

б). **Вязкость** – внутреннее трение среды.

в). **Вязкоупругость** – это свойство материалов твердых тел сочетать упругость и вязкость.

г). **Деформация** – относительное изменение длин:

$$\varepsilon = \frac{\Delta l}{l},$$

где  $l$  – начальная длина,  $\Delta l$  – значение удлинения,  $\Delta l$  может менять знак.

д). **Напряжение механическое**  $\sigma$  – мера внутренних сил, возникающих при деформации материала. Для однородного стержня:

$$\sigma = \frac{F}{S},$$

где  $S$  – площадь сечения,  $F$  – сила, приложенная к стержню.

Упругая деформация возникает и исчезает одновременно с нагрузкой и не сопровождается рассеянием энергии. Для упругой деформации справедлив закон Гука:

$$\sigma_y = \epsilon E,$$

где  $E$  – модуль Юнга, определяемый природой вещества.

При растяжении различных материалов, в общем случае,  $E = f(\epsilon)$ . При малых растяжениях считают  $E = \text{const}$ . В табл. 7.1 приведены значения  $E$  для различных материалов.

*Таблица 7.1. Значения модуля Юнга для различных материалов*

Материал	Модуль Юнга (Па)
Эластин	$6 \cdot 10^5$
Коллаген	$10^9$
Кость	$10^{10}$
Резина	$10^6$
Дуб	$10^{10}$
Сталь	$2 \cdot 10^{10}$

Эластин – упругий белок позвоночных, находится, в основном, в стенках артерий. Коллаген – волокнистый белок. В мышцах 20 % всех белков – коллаген. Находится также в сухожилиях, хрящах, кости.

В случае вязкой среды напряжение  $\sigma_v$  определяется скоростью деформации  $d\epsilon / dt$ :

$$\sigma_v = \eta \frac{d\epsilon}{dt},$$

где  $\eta$  – коэффициент вязкости среды.

Для вязкоупругой деформации характерна явная зависимость  $\epsilon$  от процесса нагружения во времени, причем при снятии нагрузки деформация с течением некоторого времени самопроизвольно стремится к нулю.

Пассивные механические свойства вязкоупругой среды можно моделировать сочетанием упругих и вязких элементов.

Вязкость моделируется (изображается) демпфером  $\eta$ , а упругость пружиной  $E$ .

Мышца не является ни чисто упругим, ни чисто вязким элементом. Мышца – вязкоупругий элемент.

*Пассивное растяжение.* На основании расчетных и экспериментальных данных показано, что наиболее простой моделью, дающей достаточно хорошее приближение к механическим свойствам мышцы, является трехкомпонентная модель Хилла (рис. 7.5).

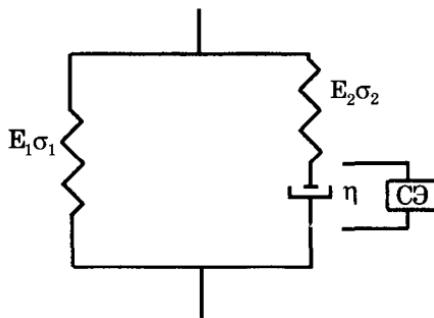


Рис. 7.5. Трехкомпонентная модель мышцы  
(СЭ – сократительный элемент)

Для установления характерной зависимости деформации мышцы во времени при приложении к ней мгновенного воздействия упростим модель (рис. 7.5). Допустим, что элемент  $E_2$  отсутствует ( $\sigma_2 = 0$ ). Тогда для вязкоупругой среды напряжение  $\sigma$  в системе будет определяться упругой  $\sigma_y$  и вязкой  $\sigma_v$  составляющими:

$$\sigma = \sigma_y + \sigma_v,$$

$$\sigma = E\varepsilon + \eta \frac{d\varepsilon}{dt}.$$

Найдем зависимость  $\varepsilon(t)$ , решая дифференциальное уравнение и считая, что в начальный момент времени  $t = 0$  деформация  $\varepsilon = 0$ .

В результате получим:

$$\varepsilon(t) = \frac{\sigma}{E} \left(1 - e^{-\frac{t}{\tau}}\right) \quad (7.1)$$

где величина  $\tau = \eta / E$  называется временем запаздывания.

Скорость нарастания деформации максимальна при  $t = 0$ :

$$\left(\frac{d\epsilon}{dt}\right)_{\max} = \frac{\sigma}{\eta}.$$

Отсюда следует, что чем больше величина вязкой компоненты  $\eta$ , тем меньше угол наклона кривой  $\epsilon(t)$ .

Деформация  $\epsilon(t)$  растет с убывающей скоростью и асимптотически приближается к стационарному значению  $\epsilon_{ct}$ :

$$\epsilon_{ct} = \frac{\sigma}{E}.$$

Таким образом, зависимость (7.1) достаточно хорошо описывает процесс нарастания деформации  $\epsilon(t)$ , полученный в эксперименте.

В терминах механической модели (рис. 7.5) и модели скользящих нитей (рис. 7.3) параллельный упругий элемент  $E_1$  определяет механические свойства внешних мембран клеток (сарколеммы) и внутренних структур – Т-системы и саркоплазматического ретикулума.

Последовательный элемент  $E_2$  определяет упругость актин-миозинового комплекса, обусловленную, прежде всего, местами прикрепления актина к Z-дискам и местами соединения мостиков с активными центрами тонких нитей.

Вязкий элемент  $\eta$  обусловлен скольжением нитей актина относительно миозина. Эта компонента резко возрастает при пассивном режиме мышцы, так как в этом случае мостики разомкнуты. Это проявляется в возможности сильного растяжения пассивной мышцы даже при незначительных нагрузках.

Важно, что уже в этой модели было показано существование вязкой компоненты в мышце, но физическая природа ее оставалась не ясной.

*Активное сокращение мышцы.* Для исследования характеристик сокращающихся мышц используют два искусственных режима:

1. Изометрический режим, при котором длина мышцы  $l = \text{const}$ , а регистрируется развивающая сила  $F(t)$ .

2. Изотонический режим, при котором мышца поднимает постоянный груз  $P = \text{const}$ , а регистрируется изменение ее длины во времени  $\Delta l(t)$ .

При изометрическом режиме с помощью фиксатора (рис. 7.6, а) предварительно устанавливают длину мышцы  $l$ . После установки длины на электроды Э подается электрический сти-

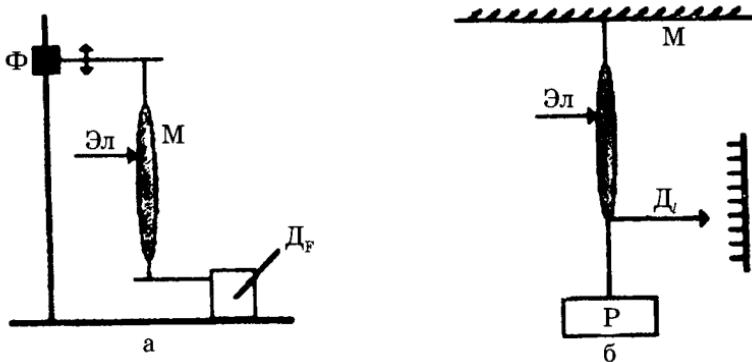


Рис. 7.6. Схемы опытных установок для реализации в эксперименте изометрического (а) и изотонического (б) режимов ( $\Delta_F$  – датчик силы,  $\Delta$  – датчик изменения длины, М – мышца, Эл – электроды стимуляции, Р – нагрузка,  $\Phi$  – фиксатор длины)

мул и с помощью датчика регистрируется функция  $F(t)$ . Вид функции  $F(t)$  в изометрическом режиме для двух различных длин представлен на рис. 7.7, а.

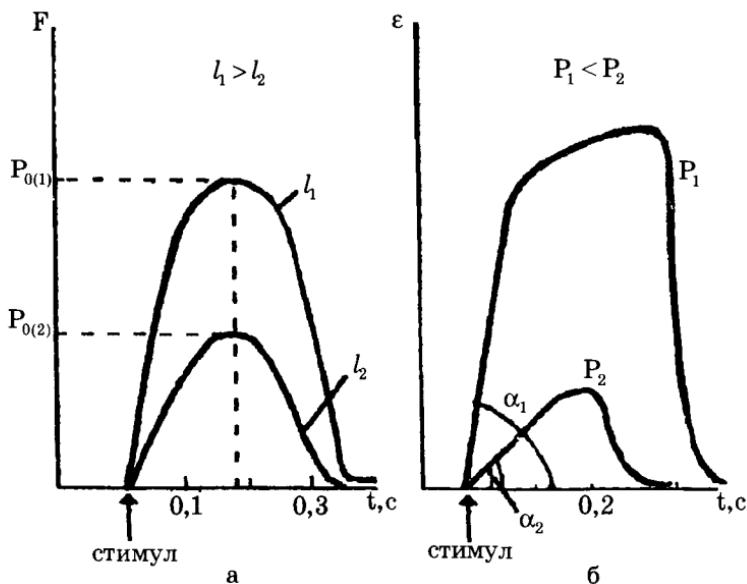


Рис. 7.7. Временная зависимость одиночного сокращения при: а – изометрическом и б – изотоническом режимах сокращения мышцы;  $l$  – длина мышцы

Максимальная сила  $P_0$ , которую может развивать мышца, зависит от ее начальной длины и области перекрытия актиновых и миозиновых нитей, в которой могут замыкаться мостики: при начальной длине саркомера 2,2 мкм в сокращении участвуют все мостики (см. рис. 7.4).

Поэтому максимальная сила генерируется тогда, когда мышца предварительно растянута на установке (рис. 7.6, а) так, чтобы длины ее саркомеров были близки к 2,2 мкм. На рис. 7.7, а это соответствует начальный длины двух мышц  $l_1$  и  $l_2$ . Но так как количество мостиков в мышце  $l_1$  больше, чем в  $l_2$  ( $l_1 > l_2$ ), то сила, генерируемая  $l_1$  больше.

При изотоническом режиме к незакрепленному концу мышцы подвешивают груз  $P$  (рис. 7.6, б). После этого подается стимул и регистрируется изменение длины мышцы во времени:  $\Delta l(t)$ . Вид этой функции в изотоническом режиме для двух различных нагрузок показан на рис. 7.7, б.

Как следует из рис. 7.7, б, чем больше груз  $P$ , тем меньше укорочение мышцы и короче время удержания груза. При некоторой нагрузке  $P = P_0$  мышца совсем перестает поднимать груз; это значение  $P_0$  и будет максимальной силой изометрического сокращения для данной мышцы (рис. 7.7, а).

Здесь важно отметить, что при увеличении нагрузки угол наклона восходящей части кривой изотонического сокращения уменьшается (рис. 7.7, б):  $\alpha_2 < \alpha_1$ . Другими словами, скорость укорочения с ростом нагрузки падает. Этот феномен будет обсужден в § 27, 28.

## § 27. Уравнение Хилла. Мощность одиночного сокращения

Зависимость скорости укорочения от нагрузки  $P$  является важнейшей при изучении работы мышцы, так как позволяет выявить закономерности мышечного сокращения и его энергетики. Она была подробно изучена при разных режимах сокращения Хиллом и представлена на рис. 7.8.

Им же было предложено эмпирическое выражение, описывающее эту кривую:

$$V(P) = \frac{b(P_0 - P)}{P + a}. \quad (7.2)$$

Это выражение называется **уравнением Хилла** и является основным характеристическим уравнением механики мышеч-