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 длинам 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:

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

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

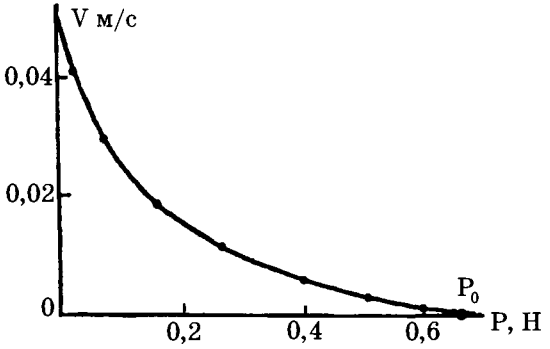

Рис. 7.8. Зависимость скорости одиночного сокращения мышцы от нагрузки

ного сокращения. P_0 – максимальное изометрическое напряжение, развиваемое мышцей, или максимальный груз, удерживаемый мышцей без ее удлинения; b – константа, имеющая размерность скорости, a – константа, имеющая размерность силы.

Из уравнения (7.2) следует, что максимальная скорость развивается при P = 0:

$$V_{max} = P_0 \frac{b}{a}.$$

При $P = P_0$ получаем V = 0, то есть укорочение не происходит.

Работа A, производимая мышцей при одиночном укорочении на величину Δl равна:

$$A = P\Delta l.$$

Эта зависимость, очевидно, нелинейная, так как V = f(P). Но на ранней фазе сокращения можно пренебречь этой нелинейностью и считать V = const. Тогда

$$\Delta l = V\Delta t,$$

а развиваемая мышцей мощность $W = \frac{dA}{dt}$ имеет вид:

$$W = PV. \qquad (7.3)$$

Подставляя (7.2) в (7.3), получим зависимость мощности от развиваемой силы P:

$$W(P) = PV = \frac{b(P_0 - P)}{P + a}P.$$

Функция W (P) имеет колоколообразную форму и представлена на рис. 7.9.

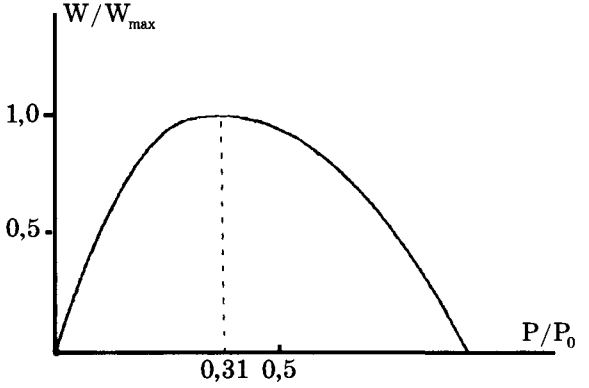

Рис. 7.9. Зависимость мощности мышцы от нагрузки

Эта кривая, полученная из уравнения Хилла, хорошо согласуется с результатами опытов. Мощность равна нулю при $P = P_0$ и $P = 0$ и достигает максимального значения при оптимальной величине нагрузки $P_{опт}$:

$$P_{опт} = \sqrt{a(P_0 + a)} - a,$$

то есть когда $P = 0{,}31\ P_0$.

Эффективность работы мышцы при сокращении может быть определена как отношение совершенной работы к затраченной энергии ΔE:

$$\xi_м = \frac{A}{\Delta E}.$$

Развитие наибольшей мощности и эффективности сокращения достигается при усилиях 0,3 – 0,4 от максимальной изометрической нагрузки P_0 для данной мышцы. Это используют, например, спортсмены-велогонщики: при переходе с равнины на горный участок нагрузка на мышцы возрастает и спортсмен переключает скорость на низшую передачу, тем самым уменьшая P, приближая ее к $P_{опт}$.

Практически эффективность может достигать значений 40 – 60 % для разных типов мышц. Самая высокая эффективность наблюдается у мышц черепахи, достигающая 75 – 80 %.

§ 28. Моделирование мышечного сокращения

Уравнение (7.2) было получено при обобщении большого количества опытных данных. Вид этого уравнения указывает на существование в мышце внутреннего вязкого (зависящего от скорости) трения, препятствующего ее укорочению. Однако природа этого, как и физический смысл констант a и b, оставались не ясными. Объяснения этих и ряда других явлений были даны в математической модели сокращения мышцы, предложенной В.Дещеревским, на модели скользящих нитей (см. § 25).

Предполагается, что сила сокращения волокна равна сумме сил, генерируемых мостиками в слое, равном половине саркомера, так как саркомеры по толщине волокна включены параллельно. Скорость изменения длины волокна $V_в$:

$$V_В = 2NV^*,$$

где N – число саркомеров в волокне, V^* – относительная скорость скольжения нитей. При скольжении нитей мостик может находиться в одном из трех возможных состояний: разомкнутое, замкнутое тянущее – когда головка генерирует силу +f, направленную к центру саркомера, и замкнутое тормозящее – когда актиновая нить прошла координату центра прикрепления головки и прикрепленный мостик создает отрицательную по направлению силу -f, после чего он размыкается.

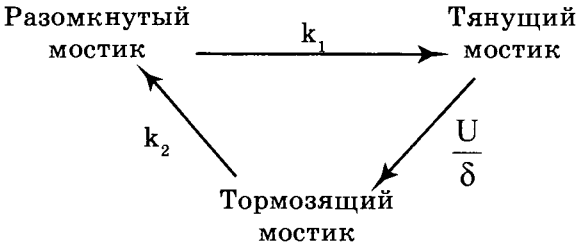

Рис. 7.10. Кинетическая схема переходов мостика между различными состояниями (k_1 – константа скорости замыкания свободного мостика, δ – длина зоны, в которой мостик развивает тянущую силу, U – скорость скольжения нитей, тогда U / δ – константа перехода мостика в тормозящее состояние; k_2 – константа скорости распада тормозящих мостиков).