

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_b :

$$V_b = 2NV^*,$$

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.

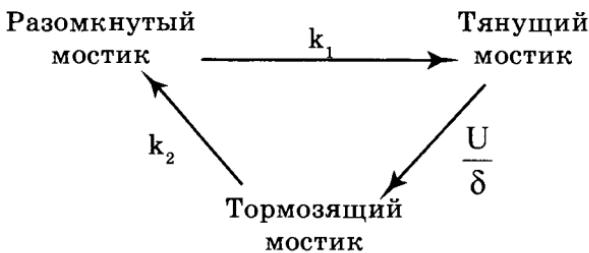


Рис. 7.10. Кинетическая схема переходов мостика между различными состояниями (k_1 – константа скорости замыкания свободного мостика, δ – длина зоны, в которой мостик развивает тянувшую силу, U – скорость скольжения нитей, тогда U / δ – константа перехода мостика в тормозящее состояние; k_2 – константа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

Переходы из одного состояния в другое, представленные на рис. 7.10, определяются соответствующими константами скоростей. Полный цикл мостика сопровождается распадом молекул АТФ.

Для общего числа тянувших (x) и тормозящих (z) мостиков развивающаяся саркомером сила F :

$$F = xf - zf.$$

Очевидно, что первое слагаемое – это сила, генерируемая замкнутыми, а второе – тормозящими мостиками. Тогда система кинетических дифференциальных уравнений для состояний мостиков может быть записана в виде:

$$\frac{dx}{dt} = k_1[a(l) - x - z] - \frac{U}{\delta}x, \quad (7.4, a)$$

$$\frac{dz}{dt} = \frac{U}{\delta}x - k_2z, \quad (7.4, b)$$

$$\frac{dU}{dt} = \frac{1}{2NM} \cdot [f(x-z) - P], \quad (7.4, c)$$

где $a(l)$ – число мостиков, способных замыкаться при длине 0,5 саркомера в слое волокна толщиной l , M – масса нагрузки, P – сила, развивающаяся волокном.

Смысл кинетических уравнений (7.4, a, b, c) достаточно ясен. Например, в уравнении (7.4, a) левая часть – скорость изменения количества тянувших мостиков. В правой части первое слагаемое $a(l)$ – общее число мостиков минус количество тянувших x и тормозящих z мостиков, то есть в квадратных скобках – количество оставшихся разомкнутых мостиков. Умножая это количество на константу k_1 , получаем скорость увеличения количества тянувших мостиков (верхняя стрелка на рис. 7.10); второе слагаемое – скорость уменьшения количества тянувших мостиков за счет их перехода в тормозящее состояние (правая стрелка рис. 7.10). Разность между скоростями роста и убывания количества тянувших мостиков дает искомую скорость изменения их количества. Уравнения (7.4, b) и (7.4, c) записываются аналогично.

При изотоническом сокращении с постоянной скоростью в области с постоянным числом мостиком (состояние б на рис. 7.3)

$a(l) = a_0$ – максимальному числу мостиков, которые могут участвовать в сокращении.

В этом случае значения величин x , z и U не меняются во времени, то есть система находится в стационарном состоянии:

$$\frac{dx}{dt} = 0, \quad \frac{dz}{dt} = 0, \quad \frac{dU}{dt} = 0. \quad (7.5)$$

Тогда из системы уравнений (7.4 a, б, в) и условия стационарности (7.5) получаем:

$$x_{ct} = \frac{k_1(fa_0 + P) + k_2 P}{f(2k_1 + k_2)}, \quad (7.6, a)$$

$$z_{ct} = \frac{k_1(fa_0 - P)}{f(2k_1 + k_2)}, \quad (7.6, b)$$

$$U_{ct} = \frac{k_1}{k_1 + k_2} \cdot \frac{k_2 \delta(fa_0 - P)}{P + [\frac{k_1}{k_1 + k_2} \cdot fa_0]}. \quad (7.6, v)$$

Выражение для стационарной скорости укорочения (7.6в) совпадает с уравнением Хилла (7.2). При этом:

$$P_0 = fa_0, \quad a = \frac{k_1}{k_1 + k_2} P_0, \quad b = \frac{k_1 k_2 \delta}{k_1 + k_2}. \quad (7.7)$$

То есть, если выражения (7.7) подставить в уравнение (7.6, в) для скорости U_{ct} , то получается уравнение (7.2).

Таким образом, кинетическая модель Дештеревского позволила объяснить феноменологическое уравнение Хилла, смысл констант a и b , входящих в него, смысл величины максимальной силы P_0 изометрического сокращения. Кроме того, показано, что внутренняя вязкая компонента мышцы определяется силой, развиваемой тормозящими мостиками, число которых растет с увеличением скорости сокращения мышцы (7.7).

Исходя из данных электронной микроскопии, рентгеноструктурного анализа и предложенной модели, было рассчитано, что на одну нить актина приходится усилие $3 \cdot 10^{-10}$ Н при максимальной изометрической нагрузке $P_0 = 30$ Н / см². Считая, что в каждой структурной единице находится 1 мо-

мекула миозина и за каждый цикл замыкание-размыкание расщепляется 1 молекула АТФ, энергия которой используется на 50 %, получены следующие характеристики единичного элемента: $f = 3 \cdot 10^{-12}$ Н, $\delta = 10^{-8}$ м, $m = 10$ нм, энергия сокращения $E = 6 \cdot 10^{-20}$ Дж, время замыкания 1 мс. Таким образом сила, генерируемая единичным элементом, лишь в 3 раза превышает силу тяготения двух масс 1 г на расстоянии 1 мм, равную 10^{-12} Н. Целая же мышца может развивать силу до 10^4 Н (до 1 тонны), то есть на 16 порядков больше!

§ 29. Электромеханическое сопряжение в мышцах

Электромеханическое сопряжение – это цикл последовательных процессов, начинающийся с возникновения потенциала действия ПД на сарколемме (клеточной мембране) и заканчивающийся сократительным ответом мышцы.

Нарушение последовательности процессов сопряжения может приводить к патологиям и даже к летальному исходу. Основные этапы этого процесса можно проследить по схеме рис. 7.11.

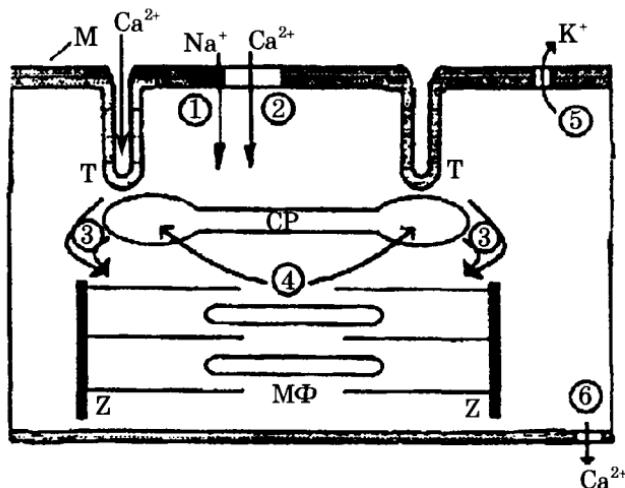


Рис. 7.11. Схема электромеханического сопряжения в кардиомиоците (M – клеточная мембрана-сарколемма, СР – саркоплазматический ретикулум, МФ – миофибрилла, Z – z-диски, T – Т-система поперечных трубочек); 1 – поступления Na^+ и 2 – поступления Ca^{2+} в клетку при возбуждении мембранны, 3 – “кальциевый залп”, 4 – активный транспорт Ca^{2+} в СР, 5 – выход из клетки K^+ , вызывающий реполяризацию мембранны, 6 – активный транспорт Ca^{2+} из клетки