

соотношение напряжения и деформации изменяется в зависимости от состояния активности системы. По-видимому, в ЛМН имеется элемент-преобразователь, реагирующий на механические события и контролирующий состояние сократительной системы. Этот элемент локализован именно в миофибриллах, что доказывается наличием автоколебаний и у препаратов ЛМН, отмытых глицерином. Прингл считает, что наличие элемента-преобразователя проявляется в увеличении числа возможных мостиков при возрастании напряжения в толстых нитях [142]. Развивая эти идеи, Чаплен и его сотрудники предложили кибернетическое описание ЛМН, основанное на теории регулирования [146—148]. Подробный анализ автоколебаний ЛМН, исходящий из модели А. Хаксли, проведен Абботом [214].

Мы не располагаем пока количественной теорией автоколебаний ЛМН, тем более, молекулярной теорией. Необходимо обоснованное получение кинетических уравнений и нахождение их нестационарных решений. По-видимому, в этих уравнениях будут фигурировать в явном виде упругие элементы, имеющие молекулярное истолкование. Ясно, что автоколебания ЛМН представляют собой четкую и весьма интересную физическую проблему.

§ 5.10. ЗАДАЧИ ФИЗИКИ МЫШЦЫ

Все изложенное показывает, что перед физикой мышцы стоит множество нерешенных проблем. Несмотря на громадное число работ, посвященных всем трем аспектам мышечного сокращения — структурному, биохимическому и физико-механическому, — мы еще далеки от полного понимания и моделирования процессов, происходящих в мышце.

Молекулярная структура толстых и тонких нитей продолжает оставаться предметом интенсивных исследований. Толстые миозиновые нити имеют, по-видимому, высоко упорядоченное строение [149]. Еще не ясно, какова его функциональность и как оно связано со строением макромолекул миозина.

Не меньшего внимания требует актин, который является более универсальным компонентом тонких нитей в мышцах различного происхождения, чем миозин в толстых нитях. Актин фигурирует и в других сократительных системах (см. § 5.11).

Еще не исследована детальная структура мышечных белков — как сократительных, так и регуляторных. Ее изучение является необходимым условием построения подлинной молекулярной теории мышечного сокращения. Очевидно, что необходимо знание как равновесной структуры, так и динамики ее конформационных превращений, ответственных в конечном счете за механохимические процессы в мышце. Как уже указывалось, не-

возможно пока уверенно локализовать важнейшие конформационные превращения, создающие толкающее или тянущее усилия. Мы не знаем, где именно они происходят — в тяжелом или легком меромиозине, в актине или во всех участниках процесса одновременно.

Обычные структурные методы — рентгенография и электронная микроскопия — здесь недостаточны. Нужны скоростные методы исследования, позволяющие следить за динамикой. Франк и его сотрудники развили оригинальный метод, основанный на оптической дифракции, который позволяет регистрировать изменение структуры мышцы при ее одиночном сокращении каждую миллисекунду. С помощью этого метода удалось обнаружить периодичность, «зубчатость» процесса [150]. Пока не ясно, как следует интерпретировать эти интересные результаты.

Для изучения молекулярной динамики мышцы было бы очень важно создать метод скоростной рентгенографии. Это оказывается возможным с помощью *синхротронного излучения*. Первые результаты исследования мышцы таким методом, полученные Вазиной и сотрудниками, являются многообещающими (см. [218]). Удалось провести рентгенографическую «киносъемку» мышцы с разрешением до 0,003 с.

Со структурными, конформационными событиями в мышце тесно связаны биохимические процессы. Мы имеем здесь дело с электронно-конформационными взаимодействиями в АТФ-азе, активируемой ионами Ca^{++} и Mg^{++} [93]. Активация происходит, по-видимому, при непосредственном участии регуляторных белков. Полная биохимическая картина процесса пока не получена.

Мы располагаем сведениями о физико-механических свойствах мышцы, относящимися, главным образом, к ее стационарному сокращению. Твердо установлено уравнение Хилла и дан его теоретический вывод. Однако и в этих условиях нет ясной картины теплопродукции мышцы и здесь необходимы дальнейшие исследования. Еще меньше известно о релаксации мышцы и об ее удлинении под нагрузкой, превосходящей P_0 . Релаксация несомненно определяется уходом ионов Ca^{++} из саркоплазмы в ретикулум, сопровождаемым изменением химической энергии

$\sum_i \mu_i \Delta n_i$. Количественная модель и теория этого процесса, как и процесса вынужденного удлинения, отсутствуют.

Чрезвычайный интерес представляет экспериментальное и теоретическое изучение кинетики нестационарных процессов в мышце — появления колебаний при быстром отпуске и, в особенности, автоколебаний мышц насекомых. Как уже указывалось, мы встречаемся здесь с нелинейными процессами, имеющими весьма общий характер в биологических системах (см. гл. 8).

И, тем не менее, ряд важнейших положений физики мышцы можно уже считать установленным. Наиболее общее положение состоит в неразрывной связи механохимии с ферментативной активностью рабочих веществ механохимической системы — сократительных и регуляторных белков. Отсюда следует, что принудительное конформационное изменение белка, вызванное механическим воздействием, должно изменять его ферментативную активность. Это положение, высказанное в работе [151] (см. также [152]), было подтверждено прямыми опытами. Воробьев и Кухарева помещали раствор миозина в динамооптиметр. Молекулы миозина подвергались деформации в гидродинамическом поле, и при этом действительно изменялась АТФ-азная активность миозина [153]. В работах [154—156] показано сильное влияние ультразвука на активность ферментов, исследовано регулирование механическим воздействием скоростей ферментативных реакций в полиакриламидном геле, а также регулирование ферментативных свойств химотрипсина посредством растяжения капроновой нити, к которой этот белок был ковалентно присоединен.

Мы не касаемся здесь свойств гладких и сердечной мышц позвоночных, изученных значительно менее подробно, чем поперечно-полосатые мышцы. Известно, что функции гладких мышц также определяются специфическим взаимодействием актина и миозина, реализуемым в системе, имеющей черты сходства со скользящей моделью. Миозин гладких мышц весьма сходен с миозином поперечно-полосатых, но имеет значительно меньшую АТФ-азную активность. Он образует нити с регуляторами выступами. В сечении нити расположены примерно гексагонально (см., например, [157, 158], а также [30, 215, 216]).

Функциональность сердечной мышцы, представляющая первостепенный интерес для физиологии и медицины, весьма сложна. В гл. 8, посвященной нелинейным процессам, рассмотрено явление фибрилляции сердца.

§ 5.11. ДВИЖЕНИЕ ЖГУТИКОВ И РЕСНИЧЕК

Обратимся к другим биологическим механохимическим системам, ответственным за движения клеток и внутриклеточных органоидов. Краткий перечень таких систем приведен на стр. 218.

Множество одноклеточных организмов — бактерий и простейших — перемещается в жидкой среде, совершая, тем самым, работу в результате движения специальных сократительных систем — *жгутиков* и *ресничек*. Реснички функционируют и в ряде органов многоклеточных. Так, гребневники регулируют ориентацию своих тел согласованными движениями ресничек; реснички