

Таким образом, теория, предложенная в работе [39], объясняет количественно большую совокупность опытных фактов. Модель, лежащая в основе этой работы, согласованна с моделью, принятой при рассмотрении стационарного сокращения мышцы и описанной в § 5.7.

§ 5.9. КИНЕТИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА МЫШЦЫ

Кинетическое поведение мышцы в целом представляет особый интерес. Стационарное сокращение, для которого справедливо уравнение Хилла и теория, изложенная в § 5.7, есть лишь частный случай.

Простейшее кинетическое уравнение, описывающее приближение к стационарному состоянию, можно представить в виде

$$\dot{n} = \tau^{-1}(n_0\omega - n), \quad (5.129)$$

где n — число работающих мостиков, τ — некоторое время релаксации. Подставляя в (5.129) значение ω — доли работающих мостиков (см. (5.62)), имеем

$$\dot{n} = \frac{1}{\tau} \left(n_0 \frac{b}{b+v} - n \right). \quad (5.130)$$

Решение (5.129) записывается следующим образом:

$$n(t) = n(0) \exp(-t/\tau) + n_0\omega(1 - \exp(-t/\tau)), \quad (5.131)$$

где $n(0)$ — значение n при $t = 0$. Уравнение (5.130) справедливо лишь в области физиологических длин мышцы. В общем случае уравнение (5.130) не линейно, так как n_0 , τ и v зависят от длины саркомера и, значит, от времени. Время установления стационарного состояния τ можно найти с помощью уравнений Дещеревского (5.34) и (5.35), положив в них $\dot{m} = 0$. Получаем при этом уравнение (5.65), т. е. уравнение (5.130) со значением

$$\tau = \{k_1 + [v(k_1 + k_2)/Lk_2]\}^{-1}; \quad (5.132)$$

воспользовавшись затем (5.67) и (5.68), находим

$$\tau = \left(1 - \frac{b}{v_{\max}}\right) \frac{L}{b+v}. \quad (5.133)$$

Эти упрощенные представления совершенно недостаточны. Уравнение (5.129) написано на основе общих соображений, а не изучения нестационарной кинетики мышечного сокращения. В нестационарном переходном режиме могут наблюдаться колебания, как правило, затухающие. Это реализуется, в частности, в опытах по *быстрому отпуску* (quick release) — изометрически сокращенная мышца освобождается и испытывает быстрое изото-

ническое сокращение. Такого рода колебания — быстро и медленно затухающие — наблюдались в ряде работ [54, 134—136]. На рис. 5.25 показана зависимость $P(t)$ для портняжной мышцы лягушки после быстрого отпуска [136].

Каково происхождение этих колебаний? В цитируемой выше работе мышца рассматривается как однородный стержень с равномерно распределенными массой M и жесткостью S . Укорочение вызывает появление продольной волны, которая распространяется вдоль мышцы и отражается на ее концах. Наименьшая резонансная частота такой системы $\nu_r = (1/2\pi) \sqrt{S/M}$. Измеренные частоты затухающих колебаний оказываются несколько

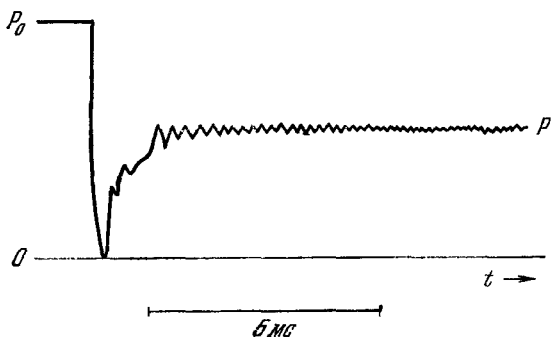


Рис. 5.25. График $P(t)$ при быстром отпускании [136].

меньше вычисленных и имеют порядок величины килogerц для мышц длиной в несколько сантиметров.

Возникновение колебаний может определяться нелинейностью нестационарных кинетических уравнений, не содержащих упругости в явном виде. В этом случае возможность колебаний обусловлена кинетикой замыкания и размыкания мостиков. Такой точки зрения придерживался Дещеревский [117, 134]. Сходные представления развиваются в работах Подольского и Нолана [137—139]. Предполагается, что скорость замыкания мостика настолько велика, что нелинейные явления при быстром отпускании определяются лишь числом замкнутых мостиков, но не событиями внутри отдельного мостика. В этой модели почти все мостики замыкаются каждый раз, когда они возвращаются к началу своего цикла. Напряжение в мышце и расщепление АТФ изменяются надлежащим образом при изменении скорости укорочения, так что при больших скоростях много мостиков оказываются тормозящими (см. также [212]).

Альтернативная модель предложена А. Хаксли и Симмонсом [135, 211]. Предполагается, что сам мостик является вязкоупругой системой. Напряжение, генерируемое замкнутым мостиком,

может изменяться шаг за шагом, в зависимости от угла, под которым «головка» ТММ S1 располагается относительно актина, а также от степени растяжения S2. Переходы между этими шагами, происходящими с большой, но конечной скоростью, влияя на быстрый нестационарный ответ мышцы, и таким образом можно детально объяснить природу быстрого отпуска. Замыкание и размыкание мостика в этой модели происходят сравнительно медленно и лимитируют скорость укорочения при умеренных нагрузках. В каждый данный момент число работающих мостиков убывает с ростом скорости v (ср. стр. 250). Таким образом, причина колебаний при быстром отпуске состоит в упругой деформации самого мостика.

Несмотря на то, что пока нет возможности непосредственно измерить число одновременно работающих мостиков и скорости их замыкания и размыкания, следует отдать предпочтение второй модели как более естественной (см. [212]).

Включение упругих элементов в модельное описание мышцы проводилось и в других работах, в частности, в работах, посвященных исследованию поведения мышцы, подвергнутой действию периодической нагрузки (см., например, [140, 141]).

Все предшествующее изложение относилось к поперечно-полосатым скелетным мышцам позвоночных. Большой интерес для физики и биологии представляют *летательные мышцы насекомых* (ЛМН) и близкие к этим мышцам по функции и строению тимпанальные мышцы цикад. Они были предметом пристального внимания ряда исследователей, прежде всего Прингла [142, 143]. Эти мышцы способны к быстрым периодическим сокращениям с частотой порядка 100 Гц. В структурном отношении ЛМН весьма сходны с поперечно-полосатыми мышцами позвоночных. Они также обладают поперечной полосатостью и образуют в сечении гексагональную сетку из тонких и толстых нитей — из актина и миозина. Экспериментальные данные, полученные в биохимических, электронно-микроскопических и механических исследованиях, свидетельствуют о применимости к ЛМН скользящей модели с мостиками актин — миозин.

Для понимания природы быстрых колебаний ЛМН нужно учесть два обстоятельства.

Во-первых, такие быстрые колебания требуют наличия непосредственно функционирующего упругого элемента. Микроскопия показывает, что в отличие от мышцы позвоночных в ЛМН наблюдается прямая вязкоупругая связь между миозиновыми нитями и Z-мембранами, осуществляемая элементом С. На рис. 5.26 показано установленное на опыте расположение актиновых (А) и миозиновых (М) нитей, элемента С и Z-мембраны [143, 144]. По-видимому, элемент С способен испытывать большие упругие деформации (см. также [213]).

Во-вторых, установлена несинхронность колебаний ЛМН и колебаний потенциала, который на них подается. Так, у мухи частота потенциала, подаваемого на ЛМН, равна 3 Гц, а частота колебаний крыльев достигает 120 Гц. Следовательно, не происходит активации мышцы в каждом периоде колебаний. Характерно, что ЛМН содержат мало саркоплазматического ретикулума. Соответственно трудно предположить, что быстрое

возрастание и падение напряжения при колебаниях связано с приходом и уходом ионов Ca^{++} .

Таким образом, колебания ЛМН имеют характер автоколебаний. На рис. 5.27 показан типичный

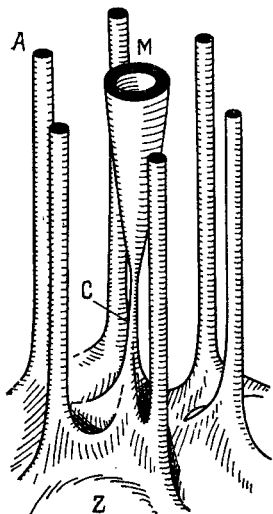


Рис. 5.26. Схема микроскопического строения летательной мышцы насекомого.

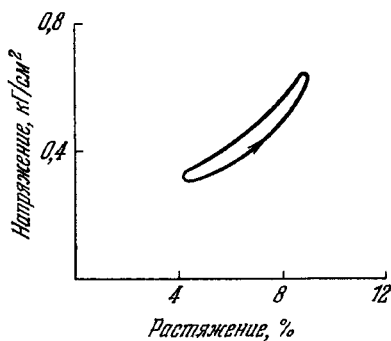


Рис. 5.27. Цикл автоколебаний летательной мышцы жука-носорога [143].

цикл автоколебаний летательной мышцы жука-носорога — зависимость напряжения от деформации [143]. Изменения напряжения и деформации происходят не в фазе, причем первое отстает от второго — цикл обходится против часовой стрелки.

Как известно, автоколебания возникают в нелинейных системах с трением за счет сил, зависящих от состояния движения самой системы, причем размах этих колебаний определяется свойствами системы, а не начальными условиями. В простейшем случае уравнение движения автоколебательной системы с одной степенью свободы имеет вид

$$\ddot{x} + \omega^2 x + \chi(x) \dot{x} = 0,$$

где $\chi(x)$ — нелинейная функция от смещения x [145]. Подробное рассмотрение автоколебаний в биологических системах дано в гл. 8. Очевидно, что автоколебания ЛМН возбуждаются при наличии обратной связи между деформацией и напряжением. Взаи-

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-