

Из написанных уравнений следует, что

$$w = b / (b + v). \quad (12.45)$$

Если $v = 0$, то $w = 1$; если $v = v_{\max} = b(1 - r)/r$, то $w = w_{\min} = r$:

$$w_{\min} = r = b / (b + v_{\max}). \quad (12.46)$$

Естественно, что эта теория дает результаты, эквивалентные теории Дещеревского. Из уравнений (12.23) и (12.31) следует: $k_2/k_1 = (1 - 2r)/r$. Подставляя в уравнение (12.19) стационарное значение $m = nv/Lk_2$ из (12.20), находим

$$\dot{n} = k_1 n_0 - \left(k_1 + \frac{k_1 + k_2}{k_2 L} v \right) n \quad (12.47)$$

и при $\dot{n} = 0$ получаем стационарное отношение $n/n_0 = w$. Приравняв его выражению (12.45), получаем

$$k_1 \left(k_1 + \frac{k_1 + k_2}{k_2 L} v \right)^{-1} = \frac{b}{b + v}. \quad (12.48)$$

Из этих соотношений находим

$$k_1 = \frac{l \cos \vartheta}{h} \frac{f_0 r}{1 - 2r} \exp\left(-\frac{G}{\kappa T}\right), \quad k_2 = \frac{l \cos \vartheta}{h} f_0 \exp\left(-\frac{G}{\kappa T}\right). \quad (12.49)$$

В изложенной теории трение возникает в результате замыкания и размыкания мостиков, так как эти процессы требуют энергии активации. Теория согласуется с принципом микроскопической обратимости и выражает кинетические константы через молекулярные параметры. Тем не менее это не истинно молекулярная теория — детальный молекулярный механизм сокращения пока не известен. Из теории следует пропорциональность величин b и P_0 , фигурирующих в уравнении Хилла.

Теория теплопродукции мышцы предложена Тавадой, Коуносу и Осавой (1974). Предполагается, что энергия, освобождаемая при сокращении мышцы, складывается из запасенной энергии, диссипируемой в центрах одного типа, и энергии, получаемой за счет распада АТФ в центрах другого типа. Теплота укорочения получается из диссипированной энергии. Предполагается, тем самым, что в двух типах центров действуют две различные актомиозиновые АТФ-азы. Ряд фактов свидетельствует в пользу этих предположений, и теория дает разумное согласие с опытом. Однако проблему нельзя считать решенной, так как теория содержит еще не доказанные постулативные положения.

§ 12.5. Кинетические свойства мышцы

Изложенная количественная теория относится к стационарному мышечному сокращению. Не меньший интерес представляют динамические свойства мышцы в нестационарном режиме. Стационарное сокращение имеет характер пластического тече-

ния. В нестационарных условиях проявляются упругие свойства мышцы. Так, в опытах по быстрому отпуску (quick release), в которых изометрически сокращенная мышца освобождается и испытывает быстрое изотоническое сокращение, наблюдаются

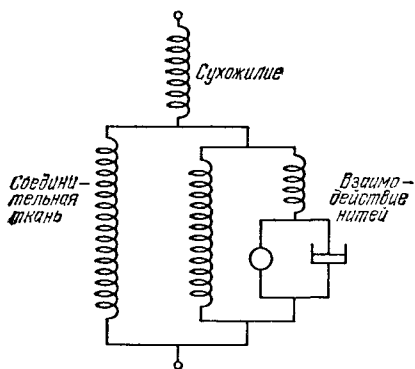


Рис. 12.18. Формальная модель мышцы

медленно затухающие колебания. Частота этих колебаний порядка килогерц для мышц длиной в несколько сантиметров.

При рассмотрении мышцы как вязкоупругого тела можно построить модель, содержащую недемпфированный упругий элемент и последовательно соединенный с ним демпфированный упругий элемент и еще один упругий элемент, параллельный первым двум (рис. 12.18). Такая формальная модель есть комбинация моделей Фойгта и Максвелла.

Модель Фойгта — упругий элемент, соединенный параллельно с демпфирующим, *модель Максвелла* — те же элементы, соединенные последовательно.

Возникновение колебаний в мышце может определяться нелинейностью нестационарных кинетических уравнений, не содержащих упругости в явном виде. Возможность колебаний обусловлена в этом случае кинетикой замыкания и размыкания мостиков. С другой стороны, сам мостик является вязкоупругой системой. Напряжение, генерируемое замкнутым мостиком, может изменяться шаг за шагом, в зависимости от угла, под которым «головка» ТММ S-1 располагается относительно актина, а также от степени растяжения S-2. Переходы между этими шагами влияют на быстрый нестационарный ответ мышцы. Таким образом, причина колебаний при быстром отпуске состоит в упругой деформации самого мостика. Это наиболее правдоподобное, но еще не доказанное предположение.

Большой интерес для физики и биологии представляют *летательные мышцы насекомых* (ЛМН) и близкие к ним тимпанальные мышцы цикад. Эти мышцы способны к быстрым периодическим сокращениям с частотой порядка 100 Гц. ЛМН структурно весьма сходны с поперечно-полосатыми мышцами позвоночных. Установлена применимость к ЛМН скользящей модели с мостиками актин — миозин.

Быстрые колебания ЛМН требуют наличия непосредственно функционирующего упругого элемента. Микроскопия показывает, что в отличие от мышц позвоночных в ЛМН имеется прямая вязкоупругая связь между миозиновыми нитями и Z-мембранами, осуществляемая специальным элементом С (рис. 12.19). По-ви-

димому, этот элемент способен испытывать упругие деформации.

Установлено большое различие между колебаниями ЛМН и колебаниями потенциала, который на них подается. Так, у мухи частота потенциала, подаваемого на ЛМН, равна 3 Гц, а частота колебаний крыльев достигает 120 Гц. Следовательно, нет активации мышцы при каждом ее колебании. Колебания ЛМН имеют характер автоколебаний. Автоколебания возникают в нелинейных системах за счет сил, зависящих от состояния движения самой системы; размах автоколебаний не зависит от начальных условий (см. гл. 15 и 16). Автоколебания ЛМН возбуждаются при наличии обратной связи между деформацией и напряжением. Соотношение между ними 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 в миофибриллах, что доказывается наличием автоколебаний и у препаратов ЛМН, отмытых глицерином.

При одиночном сокращении мышцы позвоночного наблюдается характерная периодичность, «зубчатость» процесса. Это обнаружено оптически методом (Франк, 1964). Для изучения молекулярной динамики мышцы оказывается очень важным метод скоростной рентгенографии, основанный на применении синхротронного излучения (с. 138). Вазиной с сотрудниками удалось провести рентгенографическую «киносъемку» мышцы с разрешением до 0,003 с.

Кинетические свойства мышцы изучены недостаточно. Общий подход к их пониманию должен основываться на теории нелинейных динамических систем (см. гл. 15 и 16).

§ 12.6. Механохимические системы

Мышечное сокращение — лучше всего изученное механохимическое явление. К таким же явлениям относится множество биологических процессов: движения растений; движения клеток с помощью *жгутиков* и *ресничек*; вся совокупность движений в процессах *митоза* и *мейоза*; движения внутри неделящейся клетки; сократительные процессы в хвостах фаговых частиц; механохимические процессы в мембранах; движение рибосом относительно мРНК в полисомах; *акустическая* и *механорецепция*.

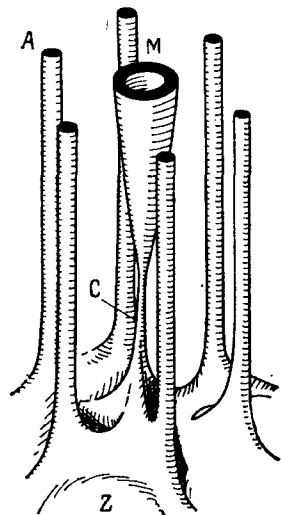


Рис. 12.19. Схема микроскопического строения летательной мышцы насекомого