

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*.

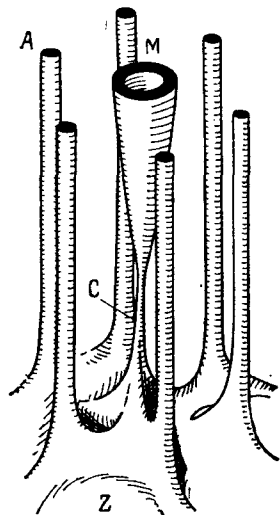


Рис. 12.19. Схема микроскопического строения летательной мышцы насекомого

Этот неполный перечень показывает, как велико значение механохимии для биологии.

Жгутики и реснички — специальные сократительные системы бактерий и простейших, обеспечивающие их движение в жидкой среде. Реснички функционируют и в ряде органов многоклеточных. Так, гребневники регулируют ориентацию своих тел согласованными движениями ресничек, реснички создают ток

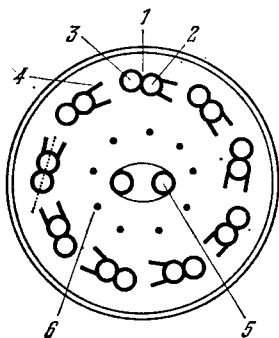


Рис. 12.20. Схема строения поперечного среза жгутика: 1 — периферическая фибрилла, 2 — субфибрилла А, 3 — субфибрилла В, 4 — «ручки», 5 — центральная фибрилла, 6 — вторичная фибрилла

жидкости в жабрах двустворчатых моллюсков, в трахеях человека и т. д.

Жгутики и реснички имеют сходное строение. Это вытянутые образования, длина которых варьирует от нескольких микрометров до нескольких миллиметров, а диаметр — от 0,1 до 0,5 мкм. Электронная микроскопия показала, что жгутик построен из девяти периферических и двух центральных фибрилл (рис. 12.20). Структуры «9 + 2» характерны для многих биологических систем, имеющих фибриллярное строение.

Диаметр центральных фибрилл жгутика около 24 нм, расстояние между их центрами 30 нм. Поперечные размеры каждого из девяти дублетов — периферических фибрилл — 37×25 нм². Дублет состоит из двух субфибрилл А и В, от субфибриллы А отходят два отростка — «ручки» — длиной 15 и толщиной 5 нм. Фибриллы — полые цилиндры, стенки которых состоят из 10 протофибрилл с диаметром 3,5 нм.

Белки жгутиков и ресничек пока недостаточно изучены. Установлена их АТФ-азная активность. Формы и частоты волнообразных движений, распространяющихся вдоль жгутика от основания к концу, зависят от концентрации АТФ. Белки являются сократительными, но отличными от миозина или актина.

Модельные теории работы жгутиков и ресничек рассматривают изменения конформационного состояния белковых сократительных единиц, когда до них доходит сократительная волна. В каждой единице происходит расщепление АТФ. В жгутиках и ресничках реализуется скольжение субфибрилл, «ручки» функционируют подобно мостикам в актомиозине мышцы. Детальная молекулярная теория, количественно объясняющая волновое движение жгутиков и ресничек, еще не построена.

Сократительные белки идентифицированы и в других системах. Из сперматозоидов выделен сократительный АТФ-азный белок *спермазин*. В хвостовых структурах бактериофагов, как и в движущихся листьях растений (в частности, мимозы), также содержатся АТФ-азные сократительные белки.

При движении цитоплазмы в клетке водоросли *Nitella* сдвиговая сила генерируется на границе геля и золя. Наблюдается скольжение волокнистых структур относительно окружающего

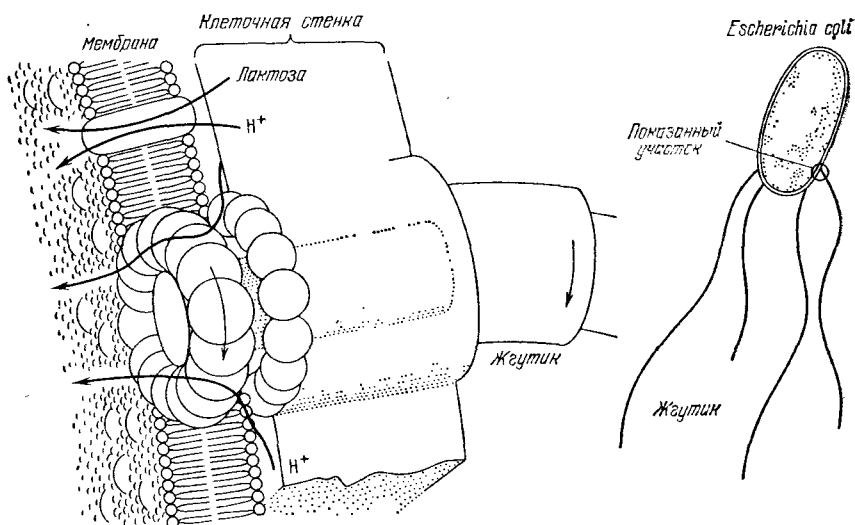


Рис. 12.21. Схема движущего устройства *E. coli*

золя. В амебах обнаружены пучки тонких нитей, выделены актино- и миозиноподобные белки. Можно думать, что за движение цитоплазмы ответственна система актомиозин — АТФ.

При амебоидном движении в псевдоподиях происходит сборка и разборка микротрубочек.

До недавнего времени казалось, что колесо могло быть создано только человеческим разумом — в ходе естественной эволюции не могло возникнуть макроскопическое устройство для вращения вокруг оси. Однако выяснилось, что нечто вроде колеса имеется даже у бактерии *Escherichia coli*. Каждая клетка *E. coli* имеет четыре длинных жгутика. Их вращательные движения позволяют клетке перемещаться. В основании жгутика, расположенном на клеточной стенке и мембране, имеется «колесо» — кольцо из 16 молекул белков в мембране, противостоящее сходному кольцу в клеточной стенке (схематический рис. 12.21). Вращение жгутика в результате вращения кольца, подобного шарикоподшипнику, происходит за счет энергии, выделяющейся при переносе протонов внутрь клетки. Если один протон должен пройти через

каждый белок для поворота жгутика на $360^\circ/16$, то для полного оборота требуется 256 протонов.

Плазмодий миксомицетов выполняет активные колебательные движения протоплазмы. Он содержит актин и миозин, весьма сходные с мышечными. Миозин плазмодия, однако, не образует толстых нитей, но лишь малые олигомеры. Тем не менее этот миозин взаимодействует с актином плазмодия. В плазмодии обнаружены тонкие пучки нитей, построенные из актина и миозина. Эти пучки появляются и исчезают, следуя за фазами колебаний. Ток протоплазмы регулируется ионами Ca^{2+} , по-видимому, с участием еще неизвестных регуляторных белков. Можно думать о сходстве движения протоплазмы с мышечным, однако отсутствие толстых нитей означает отсутствие тождества.

При митозе и мейозе происходит перемещение протоплазмы и хромосом. Митотический аппарат клетки состоит из видимых под микроскопом тяжей, соединяющих друг с другом центриоли и хромосомы с центриолями. Центриоли имеют структуру «9 + 2», подобную структуре жгутиков и ресничек. Показано, что жгутики сперматозоидов вырастают из центриолей и кинетохоров хромосом.

Белок митотического аппарата сходен с актином. Добавление АТФ вызывает медленное удлинение митотического аппарата. Пока не ясна непосредственная связь митотических движений с АТФ-азной активностью, и механизм работы митотического аппарата не известен.

Есть основания думать, что цитоплазма с ее *цитоскелетом* обладает свойствами *тиксотропии*. Тиксотропия — фазовые переходы гель \rightleftharpoons золь, обратимые или необратимые, происходящие под действием механических сил. Пример тиксотропного тела — обычный кефир, переходящий из твердого состояния (гель) в жидкое (золь) при взбалтывании.

В свое время жидкое содержимое клетки называли протоплазмой. В дальнейшем выяснилось, что это — сложная система, содержащая ряд органелл. Жидкость, в которую погружены органеллы, называли цитоплазмой. Теперь стало ясно, что и цитоплазма весьма сложна. Она представляет собой вязкоупругий гель, укрепленный *цитоскелетом*, в свою очередь построенным из *микротрубочек*, *промежуточных филаментов* и *микрофиламентов*. Цитоскелет и его элементы — механохимические системы, преобразующие химическую энергию в механическую работу. Цитоскелет состоит из фибриллярных белков, в частности, из *тубулина*. Цитоскелет обеспечивает поддержание формы клетки, одновременно образуя «мускулы», изменяющие эту форму. Функционирование этой «мускулатуры», в ряде отношений сходное с функционированием обычных мышц, регулируется ионами Ca^{2+} . Это, в частности, демонстрируется опытами Камия, изучавшего слизевик *Physarum*. Плазмодий слизевика при определенных условиях колеблется. Установлено, что в этих условиях происходят синхронные колебания концентрации Ca^{2+} .

Поведение цитоплазмы, способной выполнять прямые и обратные переходы гель \rightleftharpoons золь (*цитогель \rightleftharpoons цитозоль*), согласуется с механохимической моделью, представляемой уравнениями (Остер):

Вязкоупругое напряжение = вязкие напряжения +
+ упругие напряжения = f (напряжение, скорость деформации, $[Ca^{2+}]$);

Скорость изменения содержания свободного Ca^{2+} = автокаталитическое освобождение Ca^{2+} из соответствующих везикул — скорость ухода Ca^{2+} в везикулы + утечка, индуцируемая напряжением + поток триггерных химических соединений.

Силы, формирующие зародыш при онтогенетическом развитии, генерируются цитоскелетом. Тем самым изучение механохимии цитоскелета имеет фундаментальное значение для понимания всех процессов индивидуального развития. Для исследования морфогенеза надо понять, как эти силы координируются во всей популяции клеток, с тем чтобы обеспечить правильную последовательность форм тканей. Об онтогенезе рассказано в § 17.9.

Есть все основания думать, что *механорецепция*, а также акустическая рецепция связаны с механохимическими процессами. Возможно, что механорецепция связана с механическим воздействием на ионные каналы в мембранах рецепторных клеток, с деформацией этих каналов. Ионные каналы можно трактовать как «векторные ферменты», преобразующие входящий ион (субстрат) в выходящий (продукт).

Одиночный механорецептор — *тельца Пачини* — изображен схематически на рис. 12.22. В состав рецептора входит нервное окончание, окруженное капсулой, состоящей из периферической и центральной зон. Периферическая зона состоит примерно из 30 замкнутых упругих оболочек. Центральная зона (внутренняя колба) содержит 60 плотно уложенных цитоплазматических слоев, разделенных «щелью», ориентированной вдоль длинной оси эллиптического сечения нервного окончания. Модуль упругости оболочек периферической зоны составляет около 10^9 г/см² (108 Па), оболочки способны различать механическую силу в диапазоне 150—200 дин ($(1,5-2) \cdot 10^{-3}$ Н).

Тельца Пачини преобразуют механическое воздействие в нервные импульсы. В этом смысле их функция противоположна функции мышцы. Черниговский и сотрудники (1970) изучали характеристики этих преобразований. Максимальная чувствительность регистрируется для частоты 100—220 Гц, оптимальная частота следования потенциала действия совпадает с этим значением. Реализуется своего рода «биомеханический резонанс». Собственный период возбуждения рецептора составляет 9,6 мс, что соответствует той же периодичности раздражений порядка

100 Гц. Высказано предположение о том, что регулирование проницаемости плазматической мембраны нервного окончания связано с участием сократительных белков. Установлено, что активный участок нервного окончания в области «щели» играет доминирующую роль в возникновении возбуждения. Показано, что в этой области происходит расщепление АТФ. Можно думать,

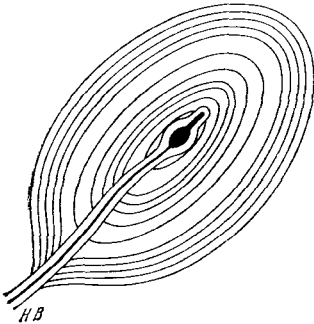


Рис. 12.22. Схема тельца Пачини (на — первое волокно)

что мембрана содержит ориентированные молекулы белка, обладающие АТФ-азной активностью. Механический стимул вызывает конформационные изменения в этих молекулах и, следовательно, изменения их АТФ-азной активности.

Наиболее общее положение биологической механохимии состоит в ее обязательной связи с ферментативной активностью рабочих веществ — сократительных и регуляторных белков. Как мы видели (гл. 6), ферментативная активность определяется конформационными свойствами белка, электронно-конформационными взаимодействиями. Отсюда следует, что принудительное конформационное изменение, вызванное механическим воздействием на белок, должно менять его ферментативную активность. Это доказано прямыми опытами. При деформации миозина в гидродинамическом поле динамооптиметра (с. 83) меняется его АТФ-азная активность. Ультразвук сильно влияет на активность ферментов.

В принципе сходные процессы реализуются, вероятно, и при акустической рецепции.

Сократительные белки, прежде всего актин, фигурируют и в ряде других клеток и тканей. Актин составляет около 20% всего белка в нейронах цыпленка. Актин или актиноподобный белок присутствует в эмбриональной линзе, легких, коже, сердце, поджелудочной железе, почках и в мозговой ткани цыпленка. Актин- и миозиноподобные белки выделены из тромбоцитата человека, из комплекса сократительных белков в тромбоцитах человека.

Эти факты подтверждают общее положение о необходимости механического движения в жизненных процессах и о сходстве механизмов этого движения в самых разнообразных биологических системах.

§ 12.7. Слуховая рецепция

К механохимическим процессам сводится и слуховая, акустическая рецепция. Трансформации продольных звуковых волн в нервные импульсы предшествует ряд процессов, на которых здесь следует остановиться.