

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,

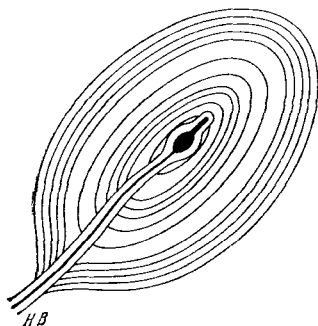


Рис. 12.22. Схема тельца Пачини (на — первое волокно)

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.

Слухом обладают сравнительно немногие позвоночные. Устройство органа слуха человека и других млекопитающих сходно; оно показано на рис. 12.23. Ухо служит слуховым органом и органом равновесия. Ухо принято разделять на *наружное*, *среднее* и *внутреннее*. Наружное ухо состоит из ушной раковины и слухового прохода. Задача наружного уха — направить звуковую

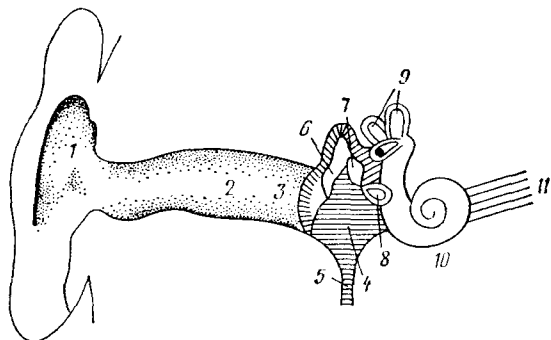


Рис. 12.23. Схема уха человека: 1 — наружное ухо, 2 — слуховой канал, 3 — барабанная перепонка, 4 — полость среднего уха, 5 — евстахиева труба, 6 — молоточек, 7 — наковальня, 8 — стремечко, 9 — полукружные каналы, 10 — улитка, 11 — слуховой нерв

энергию должным образом и защитить среднее и внутреннее ухо от внешней среды. Эти части отделены от наружного уха тонкой соединительнотканевой мембраной — *барабанной перепонкой*, колеблющейся под действием звуковых волн. Среднее ухо — небольшая камера, содержащая три миниатюрных очень твердых косточки — *молоточек*, соприкасающийся с барабанной перепонкой, *наковальню* и *стремя*, соприкасающееся с мембраной овального окна — отверстия, ведущего во внутреннее ухо. Среднее ухо соединяется с носоглоткой *евстахиевой трубой*, которая служит для выравнивания давления по обе стороны барабанной перепонки.

Эволюционное происхождение уха своеобразно. Среднее ухо и евстахиева труба были исходно частью дыхательного аппарата рыб, три функциональных косточки изначально были частью опорного аппарата бесчелюстных (круглоротые — миноги и миксины). Что касается клеток, чувствительных к звуку, то они, по-видимому, возникли из клеток, чувствительных к движению жидкости. Все это — яркие примеры эволюционной перестройки старых органов для выполнения новых функций.

Внутреннее ухо состоит из сложной системы каналов и полостей — лабиринта, часть которого, именуемая *улиткой*, представляет собой спирально закрученную трубку длиной примерно в 3,5 см, имеющую 2,5 витка. Внутреннее ухо наполнено жидкостью — лимфой. Улитка состоит из трех, разделенных тонкими перепонками каналов. Упомянутое овальное окно находится

у основания одного из этих каналов. У основания другого имеется второе отверстие — круглое окно, также закрытое мембраной и ведущее в среднее ухо. Третий канал — канал улитки — содержит рецептор звука — *кортиева орган*, состоящий примерно из 24 000 чувствительных клеток с выступающими из них волосками. Эти клетки располагаются на *базиллярной мембране*.

Во внутреннем ухе звуковые волны, распространившиеся в воздухе, преобразуются в продольные колебания лимфы. Сопротивление звука ρv (ρ — плотность среды, v — скорость звука) в воздухе в 1000 раз меньше, чем в воде (в лимфе). Колебания в воздухе должны быть преобразованы в колебания лимфы так, чтобы сопротивления совпали. Это происходит в среднем ухе. Барабанная перепонка улавливает воздушные колебания и посредством названных косточек трансформирует звуковые волны таким образом, что уменьшается амплитуда звуковых колебаний, но увеличивается их давление. Трансформаторная функция уха отвечает отношению площадей барабанной перепонки и овального окна. Определяющее значение имеет высокая твердость косточек системы. У человека в области частот порядка 1 кГц барабанная перепонка, нагруженная косточками и внутренним ухом, оказывается приспособленной к акустическому сопротивлению воздуха.

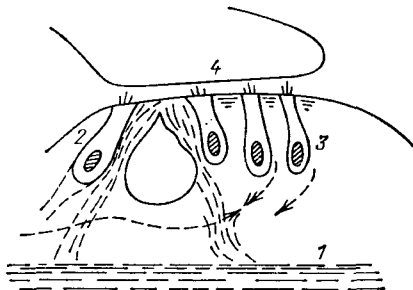
Фон Бекеша подтвердил представления, выдвинутые еще Гельмгольцем, о локализации высоко- и низкочастотных колебаний в различных областях улитки. Микроскопия кортиева органа показывает, что волокна базиллярной мембраны имеют разную длину в разных участках завитков улитки — устройство внутреннего уха в этом отношении сходно с арфой или фортепиано. Соответственно работа системы основывается на резонансе колебаний в определенном участке базиллярной мембраны и воздействии на соответствующие волосковые клетки. Волна давления вызывает в конечном счете раздражение этих волосковых клеток и нервные импульсы.

Фон Бекеша установил, что в ухе возникают бегущие, а не стоячие волны. Бегущие волны поперечного отклонения базиллярной мембраны начинаются с очень малой амплитудой у овального окна, медленно нарастают, достигают максимума в определенном месте, а затем быстро убывают. Разным частотам отвечают разные формы бегущих волн — пространственное положение максимальной амплитуды изменяется с частотой звука, смещаясь к овальной мембране с повышением частоты. Таким образом производится первичный частотный анализ.

В опытах фон Бекеша базиллярная мембрана покрывалась серебряным порошком и амплитуда колебаний определялась по размытию изображения с помощью микроскопа. Задавая амплитуду колебаний барабанной перепонки (в миллионы раз больше, чем при действии пороговых звуковых колебаний), фон Бекеша путем экстраполяции оценил пороговую амплитуду колебаний базиллярной мембраны. Она оказалась фантастически ма-

лой — порядка тысячных долей нанометра, т. е. на несколько порядков меньше размеров атома. Речь идет о смещении большого участка мембраны, усредненного по пространству, т. е. по многим атомам и по времени. Показано, что эти смещения заметно превосходят определяемые тепловым шумом.

Рис. 12.24. Схема функционирования волосковых клеток: 1 — базиллярная мембрана, 2 — внутренняя волосковая клетка, 3 — три внешние волосковые клетки, 4 — покровная мембрана



На рис. 12.24 показана схема функционирования чувствительных волосковых клеток (их диаметр ~ 10 мкм, длина ~ 50 мкм, длина волосков ~ 3 мкм). Основания клеток фиксированы на базиллярной мембране, концы волосков — на специальной покровной мембране. При колебаниях базиллярной мембраны клетки

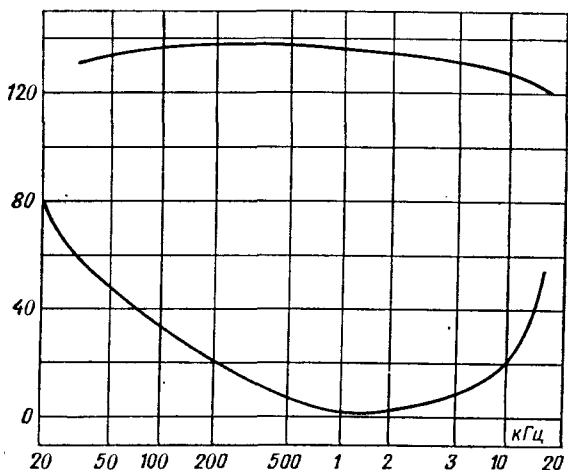


Рис. 12.25. Диаграмма слышимости для человека. По оси абсцисс — частоты, по оси ординат — уровни интенсивности по отношению к $2 \cdot 10^{-4}$ дин/см² (децибел). Нижняя кривая — уровень слышимости, верхняя — уровень болевого ощущения

перемещаются и изгибаются волоски — стереоцилии. Это движение передается окончаниям нервных клеток и вызывает появление нервного импульса.

Согласно Пасечнику, элементарным механочувствительным устройством служит ионный канал клеточной мембраны. Его ре-

акция на растяжение мембраны сводится к изменению вероятностей переходов между закрытым и открытым состояниями канала. Действительно, удалось показать экспериментально, что изгиб волосков приводит к деполяризации мембраны, сопровождаемой возрастанием электрического шума. Одна стереоцилия управляет сорока ионными каналами. Удалось моделировать эти механохимические явления с помощью искусственной бислоидной липидной мембраны, в которую встроены ионные каналы.

Остается, однако, неясным, как при этом срабатывает К-, Na-активируемая АТФ-аза. Можно думать, что этот процесс подобен происходящему при осязательной рецепции — в тельцах Пачини (с. 415).

Слух означает способность различать частоты и интенсивности звуковых колебаний. Частотный диапазон слышимости варьирует в широких пределах у разных организмов. Так, кузнечик реагирует на звуки с частотой от 10 Гц до 100 кГц, лягушка — от 50 Гц до 30 кГц. Верхняя граница восприятия звука у птиц лежит около 15—20 кГц, у летучих мышей — от 100 до 150 кГц. На рис. 12.25 приведена диаграмма слышимости для человека. В отличие от ряда животных, человек к ультразвуку не восприимчив.

§ 12.8. Биомеханика

С механохимическими явлениями непосредственно связана область биологии и физики, именуемая биомеханикой. Здесь мы ограничимся кратким перечнем проблем биомеханики.

Движения позвоночных животных определяются поведением сложной системы мышц, сухожилий и костей. Изучение этих движений требует решения ряда задач механики сложносочлененной системы, гидро- и аэродинамики, автоматического регулирования. Движущаяся система животного содержит как жесткие (внутренний скелет позвоночных, внепий хитиновый скелет членистоногих), так и гибкие участки. Последние работают прежде всего в сочленениях. Соответствующие системы образуют *кинематические цепи*, т. е. совокупности звеньев, соединенных таким способом, что если одно из них закрепить, а какое-то другое привести в движение, то все остальные должны будут двигаться предписанным образом. Кинематические цепи образуют и конечности, и черепа кинетического типа у многих ящериц, змей и птиц. Кинетические черепа содержат подвижные сочленения.

Задача техники состоит в конструировании механизмов, способных совершать определенные движения. Биологи часто встречаются с обратной задачей — понять механизм, лежащий в основе наблюдаемого движения. Механизмы эти, созданные природой, весьма сложны, как о том свидетельствует, например, действующая модель крыльев мухи (рис. 12.26).