

Я. И. ФРЕНКЕЛЬ, член-корреспондент Академии Наук СССР

О МЕХАНИЗМЕ МЫШЕЧНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

(Представлено академиком А. Ф. Иоффе 15 V 1938)

1. Общие соображения

Современный прогресс физики и химии полимеров, и каучука в частности, открывает путь к пониманию процессов, происходящих в наиболее известных, но наименее понятных полимерных веществах—мышцах.

Сходство между эластическими свойствами каучука и мышц в расслабленном состоянии является весьма тривиальным фактом. Следует упомянуть, что это сходство относится также к порядку величины упругого напряжения растянутого куска каучука или мышцы (в последнем случае максимум напряжения приблизительно равен 12 кг/см^2)⁽¹⁾. Еще более замечательно сходство между термоэластическими свойствами обоих веществ: расслабленная мышца, так же как и каучук, нагревается при адиабатическом растяжении вместо того, чтобы охлаждаться, как обычные тела⁽²⁾.

Изучение рентгеновскими лучами этих двух веществ установило полное подобие в их молекулярной структуре; в то время как каучук построен из длинных углеводородных цепей, молекулы миозина образованы длинными пептидными цепями, которые в состоянии равновесия в обоих веществах более или менее неправильно закручены. Эта закрученность согласно Астбери⁽³⁾ является характерной чертой миозина, которой он отличается от кератина (α и β) волос или шерсти. Эластические и термоэластические свойства каучука объясняются согласно Куну⁽⁴⁾ и Марку⁽⁵⁾ тенденцией длинных углеводородных цепей, из которых он состоит, к неправильному закручиванию, соответствующему наибольшему возможному значению вероятности или энтропии (это закручивание обеспечивается свободным вращением элементов углеродных цепочек около простых связей). Упругое натяжение, возникающее при растяжении каучука, обуславливается кинетической энергией теплового движения элементов углеводородной цепи, которое ведет к большей закрученности и соответственно к более вероятным конфигурациям.

Эта точка зрения должна быть, очевидно, применена также и к случаю растяжения мышцы в расслабленном состоянии. В то же самое время мы получаем основу для правильной интерпретации механизма мышечной деятельности, проявляющейся в мышечном сокращении, или точнее в мышечном напряжении*. Как было уже указано Астбери⁽³⁾, если расслабленную мышцу сравнивать с естественным каучуком, то возбужденную мышцу можно сравнить с вулканизированным каучуком (эбонит

* Термин «сокращение» является не вполне правильным, так как напряженная мышца может растягиваться (а не сокращаться) под действием внешней силы.

представляет предельный случай последнего). Я считаю это сравнение более чем простой аналогией; процесс мышечного напряжения полностью соответствует, на мой взгляд, в вулканизации в случае каучука. Последний процесс состоит, как известно, в образовании атомами серы мостиков между отдельными углеводородными цепями. Цепь общей длины l , сочлененная таким образом с другими цепями в n различных (более или менее равноотстоящих) местах, ведет себя в отношении упругих и термических свойств соответствующего вещества таким же образом, как n свободных цепей длины l/n . Но согласно кинетической теории Куна и Марка модуль упругости каучука обратно пропорционален длине молекул, составляющих его; поэтому вулканизация придает твердость каучуку, совершенно аналогичную отверждению напряженной мышцы.

Таким образом становится чрезвычайно вероятным, что механизм мышечного напряжения состоит в образовании боковых мостиков между закрученными молекулами миозина каким-то веществом, которое остается в химически связанном состоянии до тех пор, пока мышца расслаблена. Освобождение этого вещества является непосредственной причиной мышечного напряжения.

Я не вполне уверен в истинной природе этого вещества. Оно должно освобождаться в процессе распада фосфагена, сопровождаемом образованием молочной кислоты, окисление которой дает энергию, необходимую для восстановления фосфагена. Представляется вероятным, что это «вулканизирующее» вещество состоит в конечном результате просто из и о н о в в о д о р о д а. Эта гипотеза подтверждается тем фактом, что при возбуждении мышцы посредством электрического тока волна напряжения начинается на катоде и оттуда распространяется по всей мышце.

Оставляя рассмотрение этого вопроса химикам, я хочу только отметить тот важный факт, что при нормальных условиях это вулканизирующее вещество очень быстро устраняется кислородом, растворенным в веществе мышцы или приносимым в нее током крови. Этот процесс «девулканизации» обуславливает характерные черты живой мышцы, отличающие ее от каучука или мертвой мышцы (которая остается в «окоченелом» состоянии). Первичной энергией живой мышцы и является энергия этой «девулканизации», или, другими словами, р а с с л а б л е н и я. Общепринятое мнение, что в напряженном состоянии мышца обладает большей энергией, чем в расслабленном, глубоко ошибочно. На самом деле справедливо обратное положение (подобно тому, как размагниченное тело имеет большую энергию, чем когда оно намагничено). Более точно мы должны говорить не об энергии, а о с в о б о д н о й энергии. Добавочная упругая свободная энергия возбужденной мышцы соответствует не увеличению потенциальной или кинетической энергии, а уменьшению энтропии при данной температуре. Это увеличение упругой свободной энергии получается за счет химической свободной энергии, накопленной в расслабленной мышце и частью растрачиваемой в виде тепла во время сокращения (напряжения).

Изложенный выше механизм мышечной деятельности может быть эффективным только в том случае, если так называемая «нормальная длина» мышцы в расслабленном состоянии соответствует в действительности некоторому растяжению сверх равновесной длины. Упругая сила, обусловленная этим «нормальным растяжением», не наблюдается или потому, что она слишком мала, или же потому, что она компенсируется (в живых организмах) равной, но противоположно направленной силой антагонистических мышц. «Вулканизация» мышц, лежащая в основе ее напряжения, вызывает сильное увеличение силы упругого напряжения для данной сте-

пени растяжения, т. е. стремление к сокращению. Это стремление отсутствовало бы в отсутствие начального или «нормального» растяжения.

Если кусок каучука растянуть на определенную величину Δl и после этого вулканизировать изометрически, т. е. без изменения длины, то его упругое натяжение может быть значительно увеличено, оставаясь, однако, пропорциональным Δl (пока последнее не слишком велико). В случае «изотонической» вулканизации при постоянном значении растягивающей силы кусок каучука должен сокращаться, так же как и мышца при нормальных условиях работы. Для того чтобы каучуковую модель работающей мышцы сделать более адекватной, нужно суметь чередовать введение вулканизатора и «девулканизатора» или «релаксатора» в форме какого-либо химически активного вещества (растворенного в нейтральном наполнителе подобно тому, как кислород растворен в 80% мышечной воды), способного удалять вулканизирующее вещество, образуя с ним химическое соединение.

II. Специальные вопросы

1) Энергетические соотношения. Упругая свободная энергия единицы объема куска каучука с нормальной длиной l_0 , растянутого до длины $l=l_0+\Delta l$, равна $\frac{1}{2} E \frac{(\Delta l)^2}{l_0^2}$, где E —модуль упругости. Согласно теории Куна и Марка последний обратно пропорционален длине углеводородных цепей, поскольку они способны свободно закручиваться. В присутствии боковых звеньев, числом n на каждую молекулу, эффективная «свободная» длина уменьшается в $n+1$ раз, а модуль упругости, так же как и упругая свободная энергия, увеличивается в $n+1$ раз для того же значения растяжения Δl .

Число n можно отождествить с числом вулканизирующих атомов на одну молекулу естественного каучука. Обозначая через U уменьшение химической энергии, соответствующее связыванию двух цепей одним таким атомом, мы можем представить изменение общей свободной энергии куска каучука, состоящего из N длинных цепочечных молекул, обусловленное изометрической вулканизацией, в виде:

$$(\Delta F)_l = \left(\frac{1}{2} E_0 \frac{(\Delta l)^2}{l_0^2} - UN \right) n, \quad (1)$$

где E_0 относится к случаю $n=0$ (естественный каучук). Если U больше, чем $\frac{1}{2} E_0 \frac{(\Delta l)^2}{l_0^2 N}$, т. е. больше упругой свободной энергии, приходящейся на одну молекулу невулканизированного каучука, его вулканизация должна сопровождаться уменьшением свободной энергии.

Повидимому, в случае изометрического сокращения мышцы баланс энергии поддерживается благодаря выделению тепла, эквивалентного $-(\Delta F)_l$.

В случае изотонической вулканизации, соответствующей постоянной силе натяжения f , мы получаем подобным же образом изменение свободной энергии, равное

$$(\Delta F)_f = - \left(\frac{1}{2} \frac{l_0^2 f^2}{E_0 (n+1)} + UN \right) n; \quad (2)$$

оно всегда отрицательно и должно соответственно этому всегда сопровождаться выделением тепла.

2) Кинетика процессов вулканизации и девулканизации в мышце. Сокращение мышцы обуславливается в конечном счете химическим разложением какого-то заранее накопленного вещества с повышенной энергией, например фосфагена, которое мы будем обозначать через A ; это разложение сопровождается выделением

«вулканизирующих» частиц A' (ионы водорода согласно нашей гипотезе). Эта реакция требует определенной энергии активации; однако, благодаря ее экзотермическому характеру она не ограничивается точкой своего возникновения, но распространяется во все стороны подобно горению. Этим объясняется тот факт, что мышечное сокращение, начавшееся в определенной точке под влиянием любого раздражения, распространяется в форме волны сокращения по всей мышце. Законы этого распространения вероятно те же, что и законы распространения пламени в газовой смеси по теории цепных реакций Н. Н. Семенова и его сотрудников. Роль процесса окисления играет здесь процесс вулканизации, состоящий в связывании частиц A' с молекулами миозина в форме боковых мостиков между ними.

Действительный процесс окисления, который несколько запаздывает относительно процесса вулканизации, состоит в разрушении этих мостиков окислением частиц A' , составляющих их.

Вследствие своего вторичного характера и относительной медленности этот процесс становится эффективным лишь после того, как процесс сокращения закончился, и происходит соответственно во всех точках мышцы (поскольку в них имеется кислород) одновременно так, как если бы он не был способен распространяться подобно процессу горения*.

3) Связь между упругим натяжением мышцы и скоростью ее деформации. Как было показано Фенном⁽¹⁾, упругая сила возбужденной мышцы является функцией не только ее длины, но также и скорости изменения ее длины со временем $\frac{1}{l_0} \frac{dl}{dt} = v$.

Для данного значения l (и при постоянном способе возбуждения) она больше, если $v > 0$ (растяжение), чем в противоположном случае. В обоих случаях зависимость силы от v может быть представлена экспоненциальной формулой $f = f_0 e^{av}$, где f_0 соответствует $v = 0$.

Этот результат совершенно несовместим с точкой зрения Хилла, согласно которой зависимость силы от скорости обусловлена вязким трением. Последнее играет вторичную роль, одинаковую для обоих знаков v .

Простейшее объяснение вышеуказанного закона вытекает из того факта, что растяжение расслабленной или сокращенной мышцы сопровождается нагреванием, в то время как укорочение — охлаждением (так же как и в случае каучука). Но благодаря очень большому температурному коэффициенту реакции вулканизации стимул той же самой интенсивности должен производить большее возбуждение, если температура повышается (растяжение), чем если она понижается (укорочение).

Если скорость реакции пропорциональна $e^{-\frac{\omega}{vT}}$ (ω — энергия активации), то небольшое изменение температуры с v должно проявляться в экспоненциальной зависимости силы f от v (для данного l). При разработке количественной теории этого эффекта нужно принять во внимание теплообмен между веществом миозина и инертным наполнителем (водой), который, вероятно, в итоге приводит к повышению или понижению температуры, пропорциональному скорости деформации мышцы.

Физико-технический институт.
Ленинград.

Поступило
19 V 1938.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

¹ W. F e n n, Journ. Appl. Physics, March (1938). ² Х и л л, Мышечная деятельность, лекц. 2-я. ³ A s t b u r y, Trans. Farad. Soc., Febr. (1938). ⁴ W. K u h n, Kolloid-ZS. (1936). ⁵ Н. M a r k, Naturwiss., Dez. (1937).

* Если процесс вулканизации можно сравнить с горением, то кислород в мышце играет роль воды, тормозящей распространение огня.