

К теории мышечного сокращения.

Проф. Н. Р. Викторова.

Мышечное сокращение,—одно из самых удивительных явлений природы, всегда вызывавшее интерес к себе и попытки к анализу,—породило огромную литературу, и если мы в настоящему моменту обладаем достаточным представлением относительно механических, химических, термических и электрических процессов, имеющих место при сокращении, то мы обязаны этим безконечному ряду исследований. При всем том сущность процесса мышечного сокращения и до сего времени остается очень мало выясненной, что объясняется трудностью проникновения в элементарнейшие явления клеточной жизни, связанные с процессами возбуждения, каковая трудность еще увеличивается самым эффектом, состоящим в том, что клеточный элемент укорачивается и утолщается. Ясно, что, в виду неизменности объема, мы имеем здесь только перемещение вещества клетки внутри ее. Но, так как мышечная клетка при этом производит работу, то это перемещение должно быть по силе своей соответствующим производимой работе, или, иными словами говоря, перемещение вещества должно преодолевать сопротивление, равное, напр., поднимаемому грузу. Между тем массы мышц весьма незначительны сравнительно с производимой ими работой, особенно если мы примем во внимание, что на 80% мышечная ткань состоит из воды,—вещества индифферентного в химическом смысле. Таким образом в поднятии груза должна участвовать только $\frac{1}{5}$ часть мышечной массы, по крайней мере в том случае, если мы источник мышечной энергии будем искать в химических процессах. Естественнo, что физиологическая мысль стала искать этот источник и в чисто-физических процессах.

Аналогия между процессом мышечного сокращения и процессом окоченения мышцы особенно подтолкнула вопрос о сущности процесса сокращения. При окоченении мышц в них происходят те же явления, как и при сокращении, с тою лишь разницей, что при окоченении все процессы являются необратимыми. Когда выяснилось, что при этом свертываются специфические белковые вещества мышц,

естественно возникла мысль о переносе этого принципа на процесс сокращения, и на свертывание стали смотреть, как на процесс, могущий объяснить сущность сокращения. Стало понятно, что при сокращении мышца укорачивается, уплотняется, нагревается в силу того, что при свертывании агрегатное состояние вещества изменяется в сторону сближения частиц, причем, конечно, должно сильно увеличиться внутреннее трение. В этой простой схеме оставалось неясным, почему мышечная клетка не только укорачивается, но одновременно и утолщается. Однако дальнейшими усилиями исследователей это недоумение было устранено, когда обратились к микроскопической картине, и когда обнаружилось, что всякой сократительной субстанции присуще двойное лучепреломление, которое в обыкновенных мышцах чередуется с простым. Отсюда стало ясно, что чередование слоев анизотропного и изотропного веществ в мышце выражает различные плотности вещества. Во время сокращения эти плотности выравниваются; но также выравниваются плотности и в мертвых субстратах, напр., в волокнах фибрина, под влиянием агентов, вызывающих его свертывание, что сопровождается и укорочением, и утолщением фибриновых волокон. Однако главное затруднение для этой теории стало обнаруживаться тогда, когда выяснилось, что при мышечном сокращении нельзя предполагать непосредственного перехода образующейся теплоты в работу, так как сокращение предшествует образованию теплоты ¹⁾. Выход из затруднения был найден применением принципа Lillie ²⁾, который указал на возможность предположения, что при свертывании сближение частиц может освободить громадные количества энергии поверхностного натяжения. Таким образом схема понимания процесса сокращения, как процесса свертывания, стала теорией, не теряющей своего значения и поныне, несмотря на давнее происхождение.

В последние десятилетия, при изучении состояния белков при мышечном окоченении, обнаружен был факт, что количества свернувшегося белка при этом прогрессивно увеличиваются даже до конца окоченения, когда мышцы снова становятся мягкими. Поэтому стало необходимым искать причину этого процесса в другом. Соответственно известной теории мышечного сокращения Engelmann'a, Fürth и Lenk ³⁾ предположили эту причину в процессе набухания сократительной ткани. Тот же процесс набухания, но уже при нормальном сокращении мышцы, всю жизнь стремился доказать Engelmann. Он установил микроскопическим

¹⁾ Hill. Am. Journ. of Phys., 42, 1911.

²⁾ Lillie. Amer. Journ. of Phys., 16, 1906.

³⁾ Fürth u. Lenk. Wien. kl. Wochenschr., 1911, № 30.

анализом сокращающихся поперечнополосатых мышц, что анизотропное вещество их при сокращении увеличивается насчет изотропного, причем различные плотности обоих слоев обнаруживают склонность к выравниванию. Таким образом было дано доказательство перемещения внутри сократительной субстанции вещества, и именно воды, с набуханием анизотропного слоя. Проверка этого принципа на мертвых коллоидных субстратах, как скрипичная струна, подтвердила возможность такой точки зрения; при набухании, оказалось, мертвые волокна укорачиваются, утолщаются и поднимают груз. Эти знаменитые опыты со скрипичной струной дали возможность найти и тот повод, в силу которого начинается набухание resp. сокращение; Engelmann нашел его в теплоте. Хотя, благодаря работам Hill'a, мы уже не имеем права придавать теплу такое значение, однако стройность теории несколько не страдает, если принять точку зрения Meigs'a ¹⁾, который считает достаточным поводом для начала процесса набухания образование в мышце при сокращении молочной кислоты. Таким образом и эта схема понимания процесса сокращения, как процесса набухания, имеет за себя достаточно убедительные доводы.

Оба направления имеют общее в том, что в основу понимания процесса сокращения здесь и там ставится перемещение частиц воды внутри мышечного волокна; имея серьезные доказательства каждое с своей стороны, они дают полное противоположение принципов: здесь вода освобождается при свертывании коллоидного материала, там она связывается при его набухании.

Серьезность доказательств заставляет нас прежде всего думать, что обе теории недалеки от истины, и что мы неправы пренебрегать ни той, ни другой. Вместе с тем непримиримость противоположения заставляет исследовать вопрос и дальше в надежде, что накопление материала в конце концов приведет нас к пониманию этого важнейшего жизненного явления. К такого рода исследованиям принадлежит и предлагаемое здесь.

Повидимому, не будет неправильным, если мы признаем соответствующим истинному положению вещей тот принцип, который является основой для той и другой теории,—это принцип перемещения воды. Исходя из этой мысли, я поставил себе задачей установить отношение мышечного волокна к связыванию воды под влиянием химических средств, заведомо вызывающих сокращение мышц, или усиливающих их сократительность. В качестве таких средств я выбрал хлористый барий—как соль, салициловую кислоту—как

¹⁾ Meigs. Amer. Journ. of Phys., 26, 1010.

кислоту и вератрин, алкалоид,—как основание ¹⁾. Все эти вещества известны в качестве сильных мышечных ядов, повышающих сократимость мышц до окоченения на высоте силы действия. Опыты мои заключались в том, что я елал тщательно, без повреждений, отпрепарованные мышцы (большую частью *m. gastrocnemius* лягушки) в растворы указанных веществ (1:2000), с контролем одноименной мышцы другой стороны того же животного, помещаемой в воду, и взвешивал их чрез каждые полчаса. В результате получались определенные кривые всего хода набухания, где в абсциссах отмечалось время, а в ординатах—процент увеличения веса мышцы. Всего мною было поставлено 39 таких опытов с 900 взвешиваний.

Во всех случаях кривые поднимались круто вверх как у опытной, так и у контрольной мышцы. Вначале 2-го часа кривые опытной мышцы начинали отставать от контрольной и вследствие этого давали более пологий уклон в сторону. Максимум поднятия кривых, достигаемый на 4-м часу, во всех случаях оказался более низким для опытных мышц, чем для контрольных. (см. таблицу, определяющую результаты трех типичных опытов).

С Р Е Д А	Максимум увеличения веса	% увеличения веса
H ₂ O	чрез 3,5 часа	64
BaCl ₂ 1:2000	„ 3,5 часа	51
H ₂ O	„ 3,5 „	58
Ac. salicyl. 1:2000	„ 2 „	49
H ₂ O+10% alcohol	„ 2 „	30
Veratrin 1:2000 в воде+10% alcohol ²⁾	„ 2 „	25

Максимум этот представлял собою обычно довольно закругленную вершину, после которой кривые постепенно и так же совер-

¹⁾ М. Fischer (Отек, изд. „Наука“, 1913) указывает, что в кислотах и щелочах коллоиды набухают сильнее, чем в дистиллированной воде, что же касается солей вообще, то он установил понижение набухаемости в них в сравнении с набухаемостью в растворах кислот. Хлористый барий стоит в ряду анионов на первом месте, т.е. действует в смысле понижения набухания всего слабее, а в ряду катионов—на шестом месте, хотя, по мнению Fischer'a, действия катионов близки друг другу.

²⁾ Для растворения вератрина я брал алкоголь и разбавлял его соответственно водой; поэтому в контроле имелось то же количество алкоголя. Алкоголь вносит свое влияние, которое я оставляю пока без анализа.

шенно ровно падали. Интерес представляет конечно только восходящая часть кривых, так как только в течение первых часов мы можем предполагать сохранение достаточной жизнеспособности препаратов, после чего в них несомненно следуют процессы отмирания. Хотя эти последние тоже не лишены интереса, но я буду иметь в виду только явления раздражения и отношение к нему мышц в смысле поглощения воды их коллоидами.

Факт, что взятые мною средства вызывают пониженное, в сравнении с водой (а также и с хлористым натром), набухание, говорит за то, что они изменяют, в смысле ослабления, способность мышечных коллоидов связывать воду, так как мышцы контрольные были поставлены в наилучшие для набухания условия (дистиллированная вода), и все же средства, возбуждающие в мышцах способность к сокращению и растворенные в очень слабой концентрации в той же воде, дают пониженный максимум поднятия кривой и замедленный темп набухания. Это не говорит в пользу теории набухания, почему приходится полагать, что при сокращении мышц имеют место процессы свертывания, в силу чего часть воды внутри мышечного волокна освобождается и участвует в набухании других частей клетки, не давая тем возможности проникнуть известной доле воды извне, что и отражается на достижении более низкого веса мышц.

Но, с другой стороны, это же обстоятельство, что набухание, хотя и в уменьшенной степени, все же происходит, говорит за то, что процессами свертывания здесь дело не ограничивается, и что процессы набухания тоже имеют место. Остается, следовательно, для уничтожения противоречия, указать части мышечных клеток, в которых происходит при возбуждении изменения коллоидов в сторону усиленного связывания воды и в сторону усиленного ее освобождения. Так как с разных сторон (Biedermann¹⁾, Hürthle, Meigs²⁾, Pauli³⁾) указано, что процесс набухания должен происходить в фибриллах на счет воды, освобождаемой, под влиянием появления молочной кислоты, из саркоплазмы, — по видимому, возможно отнести процессы свертывания в эту последнюю.

Таким образом мы приходим к выводу, что в мышечном волокне имеется 2 рода коллоидов, принимающих участие в процессе сокращения: одни из них, под влиянием возбуждения, набухают, т. е. связывают воду, другие же свертываются, т. е. освобождают ее.

¹⁾ Biedermann. *Erg. d. Phys.*, 1909, Bd. 8.

²⁾ Meigs. *L. c.*

³⁾ Pauli. *Wien. klin. Wochens.*, 1911.

Может быть, предположением подобного рода можно объяснить то обстоятельство, что как та, так и другая теория представляют каждая в свою пользу реальные факты, в большинстве не опровергнутые. Один из этих фактов особенно интересен: микроскоп при сокращении указывает на набухание мышечных фибрилл, выражающееся в выравнивании плотностей различных их частей, но вместе с тем обнаруживает и ясное помутнение среды, как выражение свертывания.

Я конечно очень далек от мысли придавать достигнутым мною результатам решающее значение и смотрю на них только как на материал к существующим двум направлениям в объяснении процесса сокращения. В настоящее время признается, что обе теории до сих пор не могут противостоять упреку Loeb'a¹⁾, указавшего, что всякая теория мышечного сокращения должна иметь в виду способность мышц, напр. крыльев насекомых,—к производству свыше 100 сокращений в секунду, и что, следовательно, всякий процесс более или менее инертного характера,—напр., перемещение воды,—лишь с большими трудностями и натяжкой может быть здесь указан в качестве основного. Кроме того мы до сих пор не имеем удовлетворительного объяснения обратимости процесса.

¹⁾ I. Loeb. Vorles. über d. Dynamik d. Lebenserscheinungen. Leipzig, 1906.