

Доклад основан на следующих публикациях автора и его сотрудников:

1. Птицын О. В. — Вестн. АН СССР, 1973, № 5, с. 57.
2. Ptitsyn O. B., Finkelstein A. V. — Quart. Rev. Biophys., 1980, v. 13, p. 339.
3. Ptitsyn O. B., Finkelstein A. V. — In: Protein Folding/Ed. by R. Jaenicke; Amsterdam; New York: Elsevier North-Holland Biomed. Press, 1980 — P. 101.
4. Ptitsyn O. B. — FEBS Lett., 1981, v. 131, p. 197.
5. Гильманшин Р. И., Долгих Д. А., Птицын О. В., Финкельштейн А. В., Шахнович Е. И. — Биофизика, 1982, т. 27, с. 1006.
6. Шахнович Е. И., Финкельштейн А. В. — ДАН СССР, 1982, т. 267, с. 1247.
7. Ptitsyn O. B. — In: Conformation in Biology/Ed. by R. Srinivasan, R. H. Sarma. — N.Y.: Adenine Press, 1983. — P. 49.
8. Ptitsyn O. B., Finkelstein A. V. — Biopolymers, 1983, v. 22, p. 15.

532,783:577.352.3

А. А. Вазина. Жидкие кристаллы и биологическая подвижность. Мышца является механохимической машиной с высоким к.п.д.; сокращение реализуется за счет относительного скольжения микрофибрилл мышечного волокна; молекулярный механизм сокращения неизвестен.

В структурном отношении мышцу можно рассматривать как лиотропный жидкий кристалл (ЖК) ¹. Гексагональная решетка мышцы сформирована двумя типами белковых нитей — толстых, состоящих из белка миозина, и тонких, состоящих из актина. Решетка толстых нитей лишь частично перекрывается с решеткой тонких. В состоянии покоя нет контактного взаимодействия между нитями: расстояние между толстыми нитями около 400 Å; система стабилизирована за счет сил дальнего действия. Актиновые и миозиновые нити различаются периодами и симметрией. На поверхности толстой нити в виде выступов расположены головки миозиновых молекул, обладающих АТФазной активностью, мостики расположены парно с интервалом 143 Å, каждая пара повернута относительно соседей на 120°, так что нить имеет винтовую ось симметрии 3_1 и период 429 Å. Тонкая нить является двойной спиралью из глобул актина с нецелочисленной осью 13/6 и периодом 365 Å. Структура тонкой нити полярна — она не имеет оси второго порядка, перпендикулярной оси нити. Спиральная структура тонкой нити промодулирована структурой другого периода 385 Å, который соответствует распределению важных регулярных белков (тропомиозина и тропонина), т. е. тонкая нить является несоизмеримым одномерным кристаллом. При ограниченной длине фибриллы (1—2 мкм) она представляет аperiodическую структуру.

Aperiodические полярные фибриллы, образуя ЖК, формируют длинные полярные каналы, вдоль которых нет эквивалентных симметричных точек. ЖК склонны к полиморфным переходам ². Уникальное строго периодическое распределение зарядов и активных групп на фибриллах формирует внутри канала определенное поле сил. Таким образом, каналы ЖК следует рассматривать как биологически активное пространство, задающее направление и определяющее пространственно-временные параметры процессов клетки.

Рентгенограмма мышцы в меридиональном направлении представлена двумя системами слоевых линий, обусловленных спиралями миозиновых и актиновых нитей. В экваториальном направлении дифракционная картина обусловлена гексагональной решеткой толстых и тонких нитей. Резкое изменение претерпевает рентгенограмма мышцы в состоянии ригора — очождения, когда в мышце отсутствует АТФ: перераспределяются интенсивности экваториальных рефлексов — интенсивность рефлекса от плоскостей 10, где лежат только толстые нити, уменьшается, а интенсивность рефлекса от плоскостей 11, где расположены и толстые, и тонкие нити, увеличивается; головки уходят от толстой нити к стволу тонкой. Исчезают слоевые линии миозиновых нитей и усиливаются актиновые слоевые: головки выходят из регистра спирали толстой нити и встраиваются в структуру тонкой. Известно, что актин и миозин способны организовать устойчивый комплекс, однако в присутствии АТФ комплекс диссоциирует. Образование актомиозина ускоряет стадию сброса продуктов гидролиза АТФ с миозина. Рентгенограмма стационарно сокращающейся мышцы (тетаническое сокращение) характеризуется также некоторым перераспределением экваториальных рефлексов и погасанием миозиновых слоевых. Это было проинтерпретировано (по аналогии с рентгенограммой ригора) как асинхронный выход мостиков из регистра толстой нити, подход к тонкой нити и прикрепление к ней, хотя в этом случае не наблюдалось усиления актиновых слоевых ³.

Рентгеновские эксперименты явились серьезным основанием мостиковой гипотезы скольжения, согласно которой усилие развивается за счет периодического прикрепления миозиновых мостиков к специфическим центрам актиновой нити. Меняя

наклон, мостики протаскивают тонкую нить относительно толстой. В такой модели в качестве функциональнозначимой структурной единицы рассматривается обособленная пара нитей, т. е. для развития движения в принципе достаточно двух нитей и одного мостика. Все теоретические модели скольжения являются одномерными, считается, что силы, перпендикулярные оси волокна, либо малы, либо скомпенсированы, т. е. в моделях нивелированы особенности жидкокристаллического ансамбля.

Результаты последних лет, полученные нами и за рубежом в рентгенографических экспериментах с высоким временным разрешением до 1 мс (дифракционное кино), обнаружили парадоксальный характер изменения интенсивности в процессе сокращения ^{1,4-6}. (Техника дифракционного кино была развита на основе использования СИ и чувствительных детекторов ⁴.) Временной ход интенсивности рефлекса 429 Å отслеживает кривую напряжения, а изменение интенсивности рефлекса 143 Å (3-й порядок отражения) обнаруживает аномалию — кривая бифазна, в максимуме развития напряжения имеется отчетливое возрастание интенсивности рефлекса 143 Å. Значительное обратимое изменение в интенсивности рефлекса 143 Å на фоне стабильности рефлекса 429 Å наблюдается в экспериментах с быстрыми механическими воздействиями на сокращающуюся мышцу. Временной ход интенсивности экваториального рефлекса 11 опережает по фазе кривую 10. Следует подчеркнуть, что в этих экспериментах не зарегистрировано усиления активных слоев.

Приведенные результаты не могут быть объяснены в рамках мостиковой контактной модели. Для интерпретации оказалось необходимым представление о динамической структуре ¹, которая формируется в интерьере ЖК; эта решетка не является морфологически самостоятельной структурой, она формируется мостиками трех различных нитей в момент сокращения; время ее жизни сотая доля секунды.

Таким образом, в качестве функциональнозначимого элемента следует рассматривать не пару обособленных нитей, а тригональный канал жидкокристаллического ансамбля, который образован фибриллами с различными периодами и симметриями. При включении взаимодействия между толстыми и тонкими нитями система приходит в неравновесие, появляются некомпенсированные силы в продольном направлении. При наличии степени свободы и в силу полярности структуры любой вектор сил приводит к однонаправленному движению тонкой нити вдоль оси миозинового канала, при движении система становится равновесной. Принцип динамического сопряжения симметрий может определять механизм биологической подвижности в разных ее проявлениях ⁸.

Элементарные акты движения будут проявляться в форме вибрации, дрожания нитей. Действительно при заданной длине нитей (1 микрон) и при данном соотношении периодов спиралей толстой и тонкой нитей не может оказаться двух одинаковых расстояний r_{AM} между взаимодействующими центрами активной и миозиновой нитей, а следовательно, будут различны по величине и элементарные силы взаимодействия f_{AM} , являющиеся функцией r_{AM} ; ширина дисперсии r_{AM} и f_{AM} будут определяться соотношением периодов спиралей толстой и тонкой нити. Мы не делаем предположения о природе сил, важно, что это дальнodelствующие силы. В силу разной симметрии нитей в тригональном канале на тонкую нить со стороны толстых силы будут приложены в неэквивалентно симметричных точках. Это приведет к появлению момента сил и к повороту вокруг оси на некоторый угол. В такой системе при полной детерминированности структуры взаимодействия будут реализовываться как квазистохастические. Вибрация обеспечивает устойчивость системы, сила сухого трения преобразуется в трение жидкости. Статистический характер колебаний вокруг оси обеспечивает возможность в изометрическом режиме сокращения комплементарного взаимодействия специфических центров миозина и актина, что необходимо для завершения акта ферментативного гидролиза АТФ — сброса продуктов гидролиза с миозина — и создает возможность повторить цикл.

Механизм подвижности не удастся представить в виде привычных для физиков моделей. Сократительные системы, по-видимому, напоминают системы с перемешиванием и, возможно, подобные представления окажутся здесь плодотворными.

ЛИТЕРАТУРА

1. В а з и н а А. А. — Ж. ВХО, 1983, т. 28, с. 204.
2. В а з и н а А. А., Ж е л е з н а я Л. А., Л у к и н а В. И. — В кн.: Молекулярная и клеточная биофизика. — М.: Наука, 1977. — С. 53.
3. Н и x l e y Н. Е., В г о w n W. — J. Mol. Biol., 1967, v. 30, p. 383.
4. В а з и н а А. А. — Вестн. АН СССР, 1978, № 8, с. 14.
5. В а з и н а А. А. и др. — В кн.: Отчет о работе по использованию синхротронного излучения в ИЯФ СО АН СССР. — Новосибирск: СО АН СССР, 1981. — С. 20.
6. Н и x l e y Н. et al. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1981, v. 78, p. 2297.

7. H u x l e y Н. et al. — Nature, 1980, v. 284, p. 140.
8. В а з и н а А. А. — В кн.: Труды IV Международной конференции по жидким кристаллам. — Тбилиси, 1981. — С. 142.