

肌肉

〔英〕D. R. 威尔基 著



科学出版社

肌 肉

〔英〕D. R. 威尔基 著

戴义隆 译

葛志恒 校

科 学 出 版 社

1981

内 容 简 介

肌肉的研究是一个很有兴趣的课题。

本书应用机械学、生物化学、分子生物学、电子学和热力学的一些概念和实验技术,来阐明肌肉的组成、一般结构和超微结构、肌肉收缩以及体内肌肉的活动等方面的新知识。可供生物学、生理学方面的师生以及有关研究人员阅读、参考。

D. R. Wilkie

MUSCLE

EDWARD ARNOLD, 1976

肌 肉

[英] D. R. 威尔基 著

戴义隆 译

葛志恒 校

责任编辑 谢 诚

科 学 出 版 社 出 版

北京朝阳门内大街 137 号

中 国 科 学 院 印 刷 厂 印 刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1981年10月第一版 开本: 787×1092 1/32

1981年10月第一次印刷 印张: 3

印数: 0001—4,550 字数: 56,000

统一书号: 13031·1707

本社书号: 2331·13—10

定 价: 0.50 元

总 序

在编写单一教科书时,由于缺乏足够的最新材料,要求其内容包括生物学整个领域是不大可能的。为此,生物研究所主持编辑了这套小丛书,以便教师和学生能够学习本学科有关重要进展。本丛书受到的热情欢迎,表明了这套书在生物学课题的很多论点上是具有权威性的。

本丛书的特点是注意了研究方法,并精选了书目*以便读者深入探讨和尽可能为实际工作提出建议。

本研究所主管教育负责人欢迎读者的批评意见。

生物研究所

1979 伦敦

* 原书未附的《进一步阅读书目》已删。

前 言

肌肉以其明显地作出某些活动使人们饶有兴趣地研究它。我们掌握肌肉活动机理的知识进展很快,看来,肌肉可能是人们用通常的物理学和化学所能了解其机能的第一个组织。希望本书通过提供一些知识激起读者兴趣,能有助于促进这一效果。

D. R. 威尔基

1968 伦敦

第 二 版 序

前言中所述的“进展迅速”是恰当的,如今有必要对本书大部分章节进行重写。

第一版中所写的基本内容并未摒弃,但却增加了不少新内容,特别是关于肌肉蛋白质的性质和功能,它们与三磷酸腺苷(ATP)以及其他化学能源物质的相互作用,钙离子对它们的调节作用以及它们在肌肉外组织中的广泛分布。然而,还留有许多不解之谜。在今后一段时间内,肌肉的研究依然是一个富有生趣的课题。附带说明一下,本书新版已改为SI系统。

D. R. 威尔基

1976 伦敦

• ii •

目 录

1	引言	1
1.1	实验方法	8
2	肌肉的组成	10
2.1	水	10
2.2	蛋白质	11
2.3	能量储备物质	21
2.4	无机离子	22
3	肌肉的一般结构和超微结构	23
3.1	平滑肌	23
3.2	横纹肌	24
3.3	肌肉收缩的肌丝滑行学说	30
3.4	肌肉功能变化时 X 线衍射的改变	33
4	肌肉收缩	35
4.1	活体肌肉实验	35
4.2	记录机械变化的装置	38
4.3	刺激与反应间的关系	41
4.4	张力-长度曲线	44
4.5	张力-长度曲线和肌丝滑行学说	46
4.6	其他类型肌肉的张力-长度曲线	48
4.7	等张收缩	49
4.8	离体的收缩系统	52

4.9	收缩学说	53
5	调节系统	56
5.1	细胞膜的作用	57
5.2	膜电位产生原理: Nernst 公式	58
5.3	骨骼肌	62
5.4	心肌	65
5.5	平滑肌	66
5.6	无脊椎动物肌肉	67
6	肌肉收缩的能量供应	69
6.1	应用于肌肉的热力学原则	69
6.2	肌肉的化学变化	71
6.3	肌肉的产热	75
7	体内肌肉的活动	79
7.1	肌肉做功	79
7.2	体内肌肉的活动	79
7.3	体内肌肉收缩的调节	81
7.4	电学记录	81
7.5	肌张力	83
7.6	肌肉运动	85
7.7	运动对循环和呼吸的作用	86

1 引 言

人们只有运用肌肉才能对环境发生作用——显示力量和移动包括自己在内的物体。肌肉是把食物氧化反应最终产生的化学能转换成力和机械功的生物学机器；本书的目的在于阐明目前对这一生物学机器活动方式的认识。单从狭隘的角度来谈论这样一个问题是不够的；为了认识其进展，必须应用机械学、生物化学、显微镜学、分子生物学、电子学和热力学方面的一些概念和实验技术。设想大家已具备这些方面的基础知识，并且更为重要的是，对它们有了真正的兴趣。

像阿米巴这样的单细胞生物，虽然在显微镜下还不能看到有特殊分化了的“肌肉”，但是它能运动。然而，在大多数多细胞生物中，有些细胞已分化为特殊形式的能量转换器。在高等动物，肌肉构成机体的大部分，在人类约占40%。身体的“肉”几乎纯粹是肌肉，心脏也是如此，肠道和其他一些内脏如子宫、膀胱也含有大量的肌肉细胞。尽管整个动物界在运动机理方面有明显的差别，但主要的生物化学过程却都一样——肌肉由蛋白质组成，通常分为肌动蛋白和肌球蛋白两种（见13页），而其能量来源总是来自简称为ATP的三磷酸腺苷。

在观察不同类型的肌肉时，我们要弄清它们是如何适应在进化过程中出现的各种不同情况的。有关肌肉收缩机制的

一个基本事实是：必须不断地消耗化学能以产生力量。在这方面，肌肉不像橡皮带可以不消耗能量而持续地产生力量。其次，肌肉收缩愈是缓慢，维持收缩的力量也就愈小，产生的机械功率也就相应地减少。因此，适应每个具体情况必须有个合适的处理。例如，人们手臂肌肉要作高功率的活动，只有在产生力量时，肌肉多消耗些能量才能达到。正如人们试图提起一只沉重的手提箱那样，要多消耗些能量。相反，像猫一类的四足动物，如果其后肢肌肉不是持续地产生力量，则合拢的后肢将会跌倒。这些维持姿势的肌肉于是缓慢地收缩而能量的消耗却很少。像贻贝和蛤贝一类双壳贝能长时间地维持肌肉收缩就是最突出的例证，它们能紧闭其贝壳许多小时，这是因为它们具有耗能少而维持张力的肌肉。此外，它们还发展了某种特殊的肌肉结构，能迅速改变张力以关闭或张开贝壳。

这方面的其他各种情况可见于心肌和振翅肌。心肌具有一种不依赖于任何神经支配而维持整个肌肉节律性收缩的机制；还有振翅肌能驱使昆虫翅膀活动。它不像普通肌肉那样缩短，但若适当地给予负荷，它会产生快速振动。

这些机能上的差异主要是表现在结构上的不同，这将在第三章中详细讨论。骨骼肌、心肌以及振翅肌纤维都有明显的横纹。另一类型肌肉为平滑肌，必须清楚地认识到，平滑肌构成很不相同的另一类肌肉。脊椎动物的内脏平滑肌由许多内部结构很少的小梭形细胞所组成，而许多无脊椎动物的平滑肌细胞则含有高度分化的蛋白质肌丝系统。

在某些收缩系统中，如在血小板内（血管破裂时血小板集

聚,并且收缩而止血),只在需要时,肌动蛋白才和肌球蛋白集合起来成为细丝。脊椎动物平滑肌也以相似的方式活动。

在肌肉中,结构和机能间的相互关系是很密切的,为了在实际的基础上来探讨本课题,让我们首先讨论研究得较多的脊椎动物骨骼肌的详细结构,如图1-1到1-7所示。我们粗略地以七个层次先从肌肉的大体解剖谈起,然后逐次深入到微观结构直到分子间结构。

肌肉的大体解剖(图1-1)前面讲过,肌肉是我们身体“肉”的部分。人体有150种以上不同名称的肌肉,通常都借助肌腱附着于骨骼的两端。

肌肉只能拉动而不能推动物体,并且肌肉必须以不同形式同时作用于骨骼杠杆系统,才能使机体产生复杂的运动。这一点将于第七章中讨论。

肌肉需有动脉和静脉的分布,当肌肉运动时,碳水化合物和脂肪氧化释放能量所需要的氧可以得到大量的供应。

肌肉也要有神经支配,这样,由中枢神经系统,即脑和脊髓来的,沿着运动神经纤维传导的信息可以调节肌肉的收缩。最后,为了协调肌肉运动,中枢神经系统也要获得肌肉实际长度和肌腱张力的信息。此信息由特殊感受器提供并且沿着感觉神经纤维送回中枢神经系统。

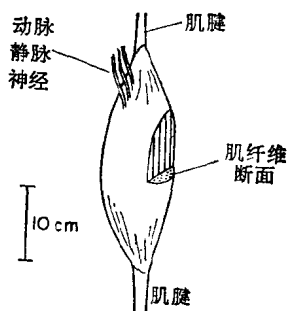


图 1-1 肌肉大体解剖观

肌肉呈现条纹状外貌，这是因为它是由许多较小的亚单位，即肌纤维所组成。肌纤维间是细胞间隙，有血管、结缔组织等充填其中，约占总体积的 20% 左右。

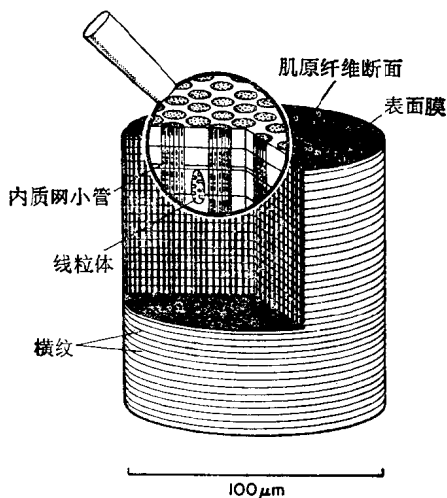


图 1-2 一根肌纤维的一小段

肌纤维(图1-2) 肌纤维为长约几厘米的圆柱状结构。染色后或适当照明时，有规则的横纹横跨入肌纤维内部而将肌纤维分成许多肌节。肌节彼此首尾相连有如钱币堆积一样。关于横纹结构详情见图1-3。

肌纤维内部有许多圆柱状的亚单位，即肌原纤维，它们才是真正收缩的成分。肌原纤维间的肌浆中另有一些机能上重要的结构。线粒体是化学“工厂”，大部分养料的氧化在此进行(见第六章)。结构复杂，具有分支管状的内质网，如在 63 页中叙述的那样，在肌肉收缩和舒张机制中显有重要作用。

表面膜在这方面也是重要的,因为它只让某些离子通过,因而导致静息电位和动作电位的产生(见 60 页)。

在有机体内,只有由中枢神经系统经运动神经纤维传来的动作电位到达肌肉时,兴奋和收缩才得发生。运动神经纤维在终板部位与肌纤维相联系。至于终板的特性将在 63 页讨论。

肌原纤维(图 1-3) 肌原纤维是纵贯肌纤维全长的,杆状的收缩蛋白质。在活

体中,肌原纤维是完全透亮的。但若是用一种能以区别不同折光指数或极性的特殊显微镜加以观察时,则可见到横纹。正确地认识横纹结构(见 27 页),可以大大增进我们对肌肉收缩的理解。

肌原纤维被称之为 Z 线的分隔成许多节段, Z 线行走于肌原纤维间,横跨肌纤维而将肌纤维分成许多肌小节。肌小节中部是具有高折光指数的 A 带,而折光指数略差的 H 带居于中央,肌小节其余部分是 I 带。肌原纤维本身由纵行的蛋白质细丝组成。

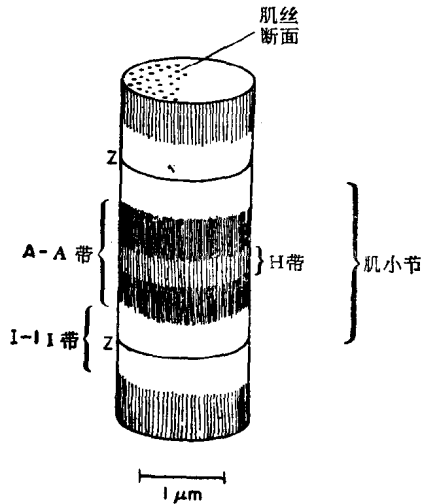


图 1-3 一根肌原纤维的一小段。在青蛙,肌原纤维约占肌纤维体积的83%

蛋白质细丝(图1-4) 蛋白质细丝有粗肌丝和细肌丝两种,二者互相交错排列如图所示。A带中没有细肌丝的部分即是H带。粗肌丝除中间一小段外,都有向两旁伸出的突起。这些突起或称之为横桥的,被认为是真正产生收缩力量的所在。

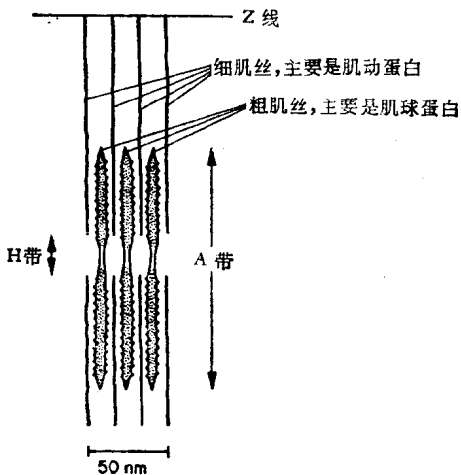


图 1-4 肌原纤维中蛋白质细丝的排列

两种蛋白质细丝的结构将于 14 页和 17 页叙述。下面将从分子角度讨论蛋白质是如何构成的。

蛋白质的化学结构(图1-5) 蛋白质是由氨基酸聚合而成。每一种氨基酸都有如下的结构式:



$\boxed{\text{R}}$ 是以区别不同氨基酸的约 20 个左右不同化学基团

中的一个。一个氨基酸的羧基 $-\text{COOH}$ 很容易与另一个氨基酸的氨基 $-\text{NH}_2$ 起作用，失去一分子 H_2O 而形成如图 1-5 的结构式。

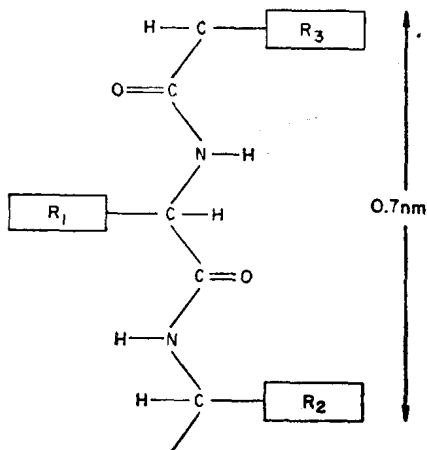


图 1-5 某种蛋白质的化学结构式

它具有 $-\text{C}-\text{C}-\text{N}-\text{C}-\text{C}-\text{N}-$ 多原子的中央链，而 R 基团向侧方伸出。

蛋白质的二级结构， α 螺旋体 (图 1-6) 如图所示，中央链盘旋成螺旋体， R 基团像试管刷上的棕毛一样向四周突出，因此形成了一个圆柱状的结构。

蛋白质的三级结构 (图 1-7)，氨基酸沿着主链盘旋的特殊排列顺序产生一种力，使 α 螺旋体弯曲成某种特殊的，常常是很复杂的蛋白质三级结构。其高度简化图式如图 1-7 所示。此力有几种来源：斥水的疏水性氨基酸将被推向蛋白质结构的中心；而吸水的亲水性氨基酸将被拉向外方。这样，就使得

原先远离的一些基团互相靠拢,这就为另一些力,诸如氢键和静电引力的发生提供了条件。在此微妙的过程中,水分子独有的特性起着重要作用。

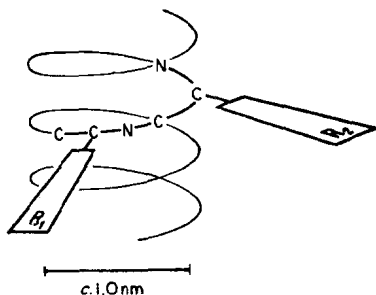


图 1-6 一种蛋白质的二级结构, α -螺旋体

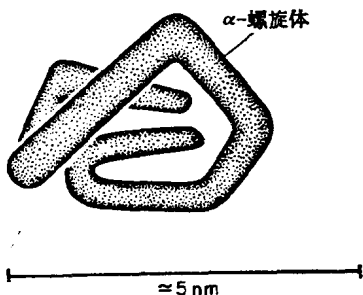


图 1-7 一种蛋白质的假想三级结构

应用 X 线衍射法已经测定了许多蛋白质包括酶在内的三级结构(见 33 页)。这需要首先将蛋白质结晶,遗憾的是,迄今还没有人能够把肌肉中那些最感兴趣的蛋白质结晶出来。因此,其细微结构仍然是不清楚的。

1.1 实验方法

用解剖方法剖析和肉眼观察就可以看到如图 1-1 所示的肌肉结构。然而,如 80 页中谈到的有关肌肉活动的机能意义却并不能像设想的那么清楚。应用光学显微镜可以显示出图 1-2 及 1-3 中的大部分情景。但要注意,一根活体肌纤维是完全透亮的,必须应用位相显微镜或偏极光显微镜才行。位相显微镜或干涉显微镜对不同的屈光指数敏感,偏极光显微镜对重

折光性 (anisotropy) 敏感: 石英晶体有重折光性, A 带也有, 因而得名。如果应用普通显微镜, 稍稍移动焦点, 由于某种位相差的作用, 可以看到横纹, 但是必须很仔细地反复鉴别。若是在固有焦点之下, 则 A 带显得更暗些; 反之, 若在固有焦点之上, 则显得明亮些。早期的显微镜学家对这种作用就已很了解, 他们并不认为他们的仪器仅仅是买来的商业用品。可是后来的工作者却不那么细心, 所以如 A. F. 赫克斯利 (A. F. Huxley, 1957) 谈到的结果则是半个世纪前的结论了。

光学显微镜不能分辨小于 $0.5\mu\text{m}^*$ 光线波长的物体, 所以应用电子显微镜才能看到如图 1-3 及 1-4 的结构。X 线衍射法 (见 33 页) 可以看到每间隔 0.1nm^* 到 100nm 反复规律出现的结构, 如图 1-4, 1-6 及 1-7。最后, 图 1-5 中氨基酸的序列必须用纯化学方法测定。

*₁ $1\mu\text{m} = 10^{-6}$ 米。

*₂ $1\text{nm} = 10^{-9}$ 米。

2 肌肉的组成

本章内容不只是涉及肌肉组成的化学分析方面。因为对于肌肉来说，化学组成、结构和机能是如此地密切相关，所以三者常常必须一并探讨。即便是化学分析，也提出了一些重要的未曾解答的问题。例如，肌肉中有些物质浓度很高，却不了解有何功能。其中最为诘难的物质是咪唑肌肽 (imidazole base carnosine)，有些种属则是鹅肌肽 (anserine)，虽具缓冲物的作用，但至今尚不知在肌肉收缩或恢复过程中起了什么明确的作用。还有金属元素锌，几乎与钙有同样的浓度，但尚未确知在肌肉收缩中究有何机能作用。

2.1 水

肌肉含有约 80% 的水分，它不单单是充填于组织间隙，由于水的独特的理化特性，它在肌肉收缩中还具有重要作用。重水 (D_2O) 虽与 H_2O 密切有关，但不能完全取代它。水的部分独特性在于它即使在室温时，水分子也不像纯净气体那样自由排列。相反，由于水分子的极性作用有形成液晶的趋势，特别是当某个荷电离子或某个膜(在肌肉中多见)作为核心时，水分子能环绕它们而排列。要形成或破坏这样一个水