



БИБЛИОТЕЧКА • КВАНТ •

ВЫПУСК 49

К. Ю. БОГДАНОВ

ФИЗИК В ГОСТЯХ У БИОЛОГА





БИБЛИОТЕЧКА • КВАНТ •

выпуск 49

К. Ю. БОГДАНОВ

ФИЗИК В ГОСТЯХ У БИОЛОГА



МОСКВА «НАУКА»
ГЛАВНАЯ РЕДАКЦИЯ
ФИЗИКО-МАТЕМАТИЧЕСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ
1986

ББК 22.3 + 28
Б73
УДК 53 + 57(023)

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

Академик Ю. А. Осипьян (председатель), академик А. Н. Колмогоров (заместитель председателя), профессор Л. Г. Асламазов (ученый секретарь), член-корреспондент АН СССР А. А. Абрикосов, академик Б. К. Вайнштейн, заслуженный учитель РСФСР Б. В. Воздвиженский, профессор С. П. Капица, академик С. П. Новиков, академик АПН СССР В. Г. Разумовский, академик Р. З. Сагдеев, профессор Я. А. Смородинский, академик С. Л. Соболев, член-корреспондент АН СССР Д. К. Фаддеев

Рецензент

кандидат биологических наук М. Б. Беркинблит

БОГДАНОВ К. Ю.

Б73 Физик в гостях у биолога. — М.: Наука. Гл. ред. физ.-мат. лит., 1986. — 144 с. — (Б-чка «Квант». Вып. 49.) 25 к. 135 000 экз.

Популярно рассказывается о физических процессах, лежащих в основе жизнедеятельности организма. Читатель познакомится с современными представлениями о работе органов чувств человека и животных. Отдельные главы посвящены физическим принципам, определяющим способность человека видеть, слышать, дышать и т. п. Даются основы мембранной теории происхождения биоэлектрических явлений. Рассказано о вкладе известных ученых-физиков в развитие современной биологии.

Для школьников и учителей физики и биологии.

Б $\frac{1704010000 - 092}{053(02)-86}$ 156-86

ББК 22.3 + 28

© Издательство «Наука»
Главная редакция
физико-математической
литературы, 1986

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	4
Глава 1. ЖИВОЕ ЭЛЕКТРИЧЕСТВО	5
Давным-давно (5). Мембрана (8). Потенциал покоя (9). Потенциал действия (11). Распространение нервного импульса (13). Перехваты Ранвье (16). А что снаружи? (17). Живые молнии (18). Электричество у растений (23). Имеют ли животные магнитный компас? (25)	
Глава 2. БИОЛОГИЧЕСКАЯ ОПТИКА	34
Вблизи физического предела (35). Живые зеркала (38). Глаз-термометр (41). Омматидий — учебник по оптике (46). Всепогодный солнечный компас (50). Растения-световоды (54)	
Глава 3. ПРОЧНЕЕ ГРАНИТА	56
А внутри-то пусто! (57) Запас прочности (59). Кость под током (61). Физика карате (62). А сухожилия зачем? (64)	
Глава 4. МЕХАНИКА СЕРДЕЧНОГО ПУЛЬСА	67
Артерии и пульс (68). Скорость пульсовой волны (71). Отражение пульсовых волн (75). Аневризма (77). Кровообращение у жирафа и космическая медицина (79). Как измеряют давление крови и скорость кровотока (83). Цвет крови и закон сохранения энергии (89)	
Глава 5. ДЫШИТЕ ГЛУБЖЕ: ВЫ ВЗВОЛНОВАНЫ!	91
Дыхание и мыльные пузыри (93). Не все так просто (96). Исключения из правил (101). Противоток — дешево и удобно (104). Ныряем! (104)	
Глава 6. АЛЛО! ВЫ МЕНЯ СЛЫШИТЕ?	111
Основные понятия акустики (111). Как мы слышим (114). Ау! Где Вы? (118) Живые локаторы (122)	
Глава 7. ОТ МОСЬКИ ДО СЛОНА	127
Масса тела и образ жизни (127). Кто выше прыгает и быстрее плавает (131). Большие и маленькие на прогулке (132). Масса и энергия (135). Как способ дыхания определяет массу животного (138)	

ПРЕДИСЛОВИЕ

«Никто не обнимет необъятного», — сказал Козьма Прутков. Действительно, этого сделать нельзя. А все-таки хочется! Не этим ли желанием объять необъятное вызвано рождение и происходящее сейчас быстрое развитие новых наук, лежащих на стыке двух или нескольких прежних. Становится ясным, что дальнейший прогресс в любой науке невозможен без использования достижений других отраслей знания. Математика и физика. Физика и химия. Математика и электроника. Симбиоз этих точных наук кажется сейчас естественным, а родившиеся в результате математическая физика, физическая химия и вычислительная математика давно уже стали привычными.

Так получилось, что биология и медицина не попали в ряд точных наук. Предмет, который они изучают, — живой организм — так сложен и многообразен, что точно описать все его характеристики и закономерности до сих пор не представляется возможным. На протяжении многих веков биология была лишь описательной наукой и практически не объясняла причин большинства явлений, происходящих в живом организме. И вот сейчас все мы являемся свидетелями качественных изменений в биологических науках. Использование достижений физики и химии сделало возможным исследование основ жизни на молекулярном уровне. В результате взаимопроникновения химии и биологии, физики и биологии родились биохимия и биофизика.

Настоящая книга представляет собой популярное введение в биофизику и знакомит читателя с различными приложениями физики в биологии.

Автор считает своим приятным долгом выразить глубокую благодарность кандидату физико-математических наук Ю. М. Бруку — инициатору написания данной книги и первому ее читателю — за ценные замечания, сделанные им после прочтения рукописи.

ЖИВОЕ ЭЛЕКТРИЧЕСТВО

...превращать электрическую
силу в нервную.

М. Фарадей

Взаимоотношения между электромагнитными явлениями и жизнью были предметом жарких споров на протяжении более четырех с лишним веков. И только в нашем столетии с появлением достаточно чувствительных приборов удалось продемонстрировать, что протекание многих процессов в живом организме действительно сопровождается изменениями электрического поля. За последние 20—30 лет накопилось множество данных, указывающих на высокую чувствительность живых организмов к электромагнитному полю. При этом наблюдаемые эффекты ни в коей мере нельзя объяснить тепловым действием такого поля.

Известно, например, что общий наркоз (потерю сознания и болевой чувствительности) можно вызвать, пропуская через мозг человека импульсы переменного тока. Этот способ обезболивания во время операций широко применяют сейчас у нас в стране и за рубежом. Направление силовых линий электрического поля Земли служит «компасом» при дальних миграциях атлантического утря. Навигационные способности голубей основаны на восприятии магнитного поля Земли. Рост костей нашего скелета изменяется в электрическом поле, и это используют сейчас для лечения переломов. При желании этот перечень биологических эффектов электромагнитного поля можно было бы продолжать довольно долго, но это не является нашей задачей.

Давным-давно

Пионером исследования роли электрического поля в живом организме явился профессор анатомии из Болонского университета Луиджи Гальвани. Начиная с 1775 г. он стал интересоваться взаимосвязью между «электричеством

и жизнью». В 1786 г. один из помощников профессора, выделяя скальпелем мышцу из лапки лягушки, случайно дотронулся им до нерва, идущего к этой мышце. В это же время на том же столе в лаборатории работала электростатическая машина — генератор статического электричества, и каждый раз, когда машина давала разряд, мышца лягушки сокращалась. Гальвани заключил, что каким-то образом электричество «входит» в нерв и это приводит к сокращению мышцы. Последующие пять лет он посвятил изучению роли различных металлов в их способности вызывать мышечные сокращения. Гальвани пришел к выводу, что если нерв и мышца лежат на одинаковых металлических пластинах, то замыкание пластин проволокой не дает никакого эффекта (рис. 1). Но если пластины изготовлены из разных металлов, их замыкание сопровождается мышечным сокращением.



Рис. 1. Схема опыта Л. Гальвани, анализ которого привел А. Вольта к изобретению источника постоянного тока

Гальвани сообщил о своем открытии в 1791 г. Он считал, что причиной подергивания лапки лягушки является «животное электричество», образующееся в самом теле животного, а проволока служит только для замыкания электрической цепи. Одну копию своей работы он послал Алессандро Вольта, профессору физики из Павии (Северная Италия).

Вольта повторил эксперименты Гальвани, получил те же результаты и сначала согласился с его выводом, но потом обратил внимание на то, что «животное электричество» возникает только при наличии в цепи двух различных металлов. Вольта показал, что прикосновение к языку двух разных, соединенных между собой металлов вызывает вкусовое ощущение. Если же прикоснуться к главному яблоку оловянным листком, а в рот взять серебряную ложку, то замыкание ложки и листа даст световое ощущение. Пытаясь опровергнуть тезис Гальвани о существовании «животного электричества», Вольта предположил, что цепь, содержащая два различных металла, контактирующих с соевым раствором, должна быть источником *постоян-*

ного тока — в отличие от электростатической машины, дающей только электрические разряды.

Так оно и оказалось. Свою работу с описанием первого источника постоянного тока (впоследствии названного гальваническим) Вольта опубликовал в 1793 г. Хотя Гальвани вскоре после этого показал, что «животное электричество» существует и в цепях, не содержащих биметаллических контактов, продолжить спор с Вольта он не смог. В 1796 г. Болонья перешла под контроль Франции, и отказавшийся признать новое правительство Гальвани был выдворен из университета. Он вынужден был искать прибежища у своего брата, где уже не занимался наукой вплоть до самой своей смерти (1798 г.). В 1800 г. Вольта представил свое открытие Наполеону, за что получил большое вознаграждение. Так спор двух разных по политическим убеждениям, темпераменту и образованию соотечественников дал толчок развитию современной физики и биологии.

Так кто же был прав в этом споре? Существует «животное электричество» или нет? В последних своих опытах Гальвани использовал сразу две мышцы, расположив их так, что нерв, отходящий от одной мышцы, находился на другой (рис. 2).

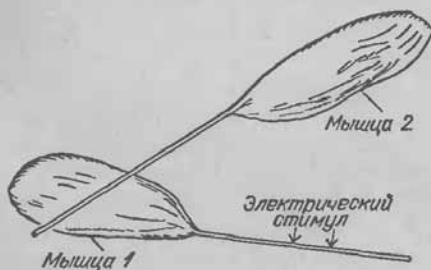


Рис. 2 Схема опыта Л. Гальвани, доказывающего существование «животного электричества»

Оказалось, что при каждом сокращении мышцы 1, вызванном пропусканием тока через ее нерв, сокращается и мышца 2 так, как будто бы через ее нерв тоже пропускают ток. Из этих опытов Гальвани заключил, что мышца во время сокращения служит источником электрического тока. Так было доказано (правда, косвенно) существование «животного электричества». И лишь спустя полвека, в 1843 г., немецкий физиолог Э. Дюбуа-Реймон впервые продемонстрировал наличие электрических полей в нервах, используя для этого усовершенствованную им электроизмерительную аппаратуру.

Что же является источником «животного электричества»? Для ответа на этот вопрос понадобилось еще полвека.

Мембрана

Все живое очень разборчиво относится к компонентам окружающей среды. Помогает этому избирательная проницаемость мембран клеток живого организма. Мембрана клетки — это ее «кожа», имеющая толщину около 0,01 мкм. Клеточная мембрана избирательно снижает скорость передвижения молекул в клетку и из нее. Она определяет, каким молекулам можно проникнуть в клетку, а каким нужно оставаться за ее пределами. Эта деятельность мембраны сопряжена с большими затратами энергии и приводит к тому, что концентрации некоторых ионов внутри и вне клетки могут различаться в десятки, а иногда и тысячи раз (см. табл. 1). Например,

Таблица 1

Концентрация некоторых ионов внутри и снаружи нервного волокна кальмара

Ион	Концентрация, ммоль/л	
	внутри	снаружи
Na ⁺	50	460
K ⁺	340	10,4
Cl ⁻	114	590
Ca ²⁺	0,4	10
Mg ²⁺	10	54
Органические анионы	~ 300	—

концентрация ионов калия внутри клетки почти в 30 раз выше, чем во внеклеточной жидкости. Наоборот, концентрация ионов натрия внутри клетки приблизительно в 10 раз меньше, чем снаружи. Как мы увидим, различия в концентрациях ионов калия и натрия по обе стороны мембраны необходимы для существования электрических полей в живых организмах.

Оказалось, что в состоянии покоя клеточная мембрана проницаема практически только для ионов калия. При возбуждении*) на очень короткое время (около 10^{-3} с у нервных клеток) мембрана становится проницаемой также для некоторых других ионов (нервные клетки и клетки скелетных мышц начинают пропускать внутрь себя ионы натрия; клетки сердца — ионы натрия и кальция; некоторые типы мышечных клеток — только ионы кальция). Такое поведение мембраны объясняется существованием в ней огромного числа (от 10 до 500 штук на 10^{-6} мм²) «пор» или «каналов» нескольких видов, предназначенных для пропускания различных ионов. Лучше всего изучены кана-

*) Смысл этого слова будет расшифрован несколько позже.

лы для ионов натрия и калия. Различная проницаемость мембраны для этих ионов связана с их способностью по-разному притягивать к себе молекулы воды: один ион натрия притягивает пять молекул воды, а калия — только три. Поэтому диаметр иона калия вместе с «шубой» из молекул воды оказывается меньше соответствующего диаметра натрия. Площадь поперечного сечения ионного канала в мембране близка к $1,5 \cdot 10^{-13}$ мм².

Потенциал покоя

Попробуем представить себе, к чему может привести различие в концентрациях ионов калия по обе стороны клеточной мембраны при ее высокой проницаемости для этих ионов. (Именно эта задача была поставлена и решена в 1902 г. немецким физиологом Юлиусом Бернштейном, основателем мембранной теории возбуждения.) Предположим, что мы опустили клетку с мембраной, проницаемой только для ионов калия, в электролит, где их концентрация меньше, чем внутри клетки. Сразу после соприкосновения мембраны с раствором ионы калия начнут выходить из клетки наружу, как выходит газ из надутого шара. Но каждый ион несет с собой положительный электрический заряд, и чем больше ионов калия покинет клетку, тем более электроотрицательным станет ее содержимое. Поэтому на каждый ион калия, выходящий из клетки, будет действовать электрическая сила, препятствующая его движению наружу. В конце концов установится равновесие, при котором электрическая сила, действующая на ион калия в канале мембраны, будет равна силе, обусловленной различием концентраций ионов калия внутри и вне клетки. Очевидно, что в результате такого равновесия между внутренним и наружным растворами появится разность потенциалов. При этом, если за нуль потенциала принять потенциал внешнего раствора, то потенциал внутри клетки будет отрицательным.

Эта разность потенциалов — самое простое из наблюдаемых биоэлектрических явлений — носит название «потенциал покоя» клетки. Можно показать, что выражение для величины потенциала покоя клетки имеет вид

$$E_n = \frac{RT}{eA} \ln \frac{[K^+]_i}{[K^+]_o}, \quad (1)$$

где e — заряд электрона, A — постоянная Авогадро, R — газовая постоянная, T — температура по шкале Кельвина, а $[K^+]_i$ и $[K^+]_o$ — концентрации ионов калия внутри и вне клетки соответственно. Подставляя в выражение (1) $[K^+]_i/[K^+]_o = 30$ и

$T = 300 \text{ K}$, получаем $E_{II} = 86 \text{ мВ}$, что близко к экспериментально найденным значениям E_{II} .

Следует отметить, что падение напряжения на клеточной мембране, составляющее менее $0,1 \text{ В}$, происходит на отрезке длиной около 10^{-6} см . Поэтому напряженность электрического поля в толще мембраны может достигать огромных значений — около 10^5 В/см , которые близки к напряженности электрического пробоя этой мембраны: $(2 \div 4) \cdot 10^5 \text{ В/см}$.

Измерить разность электрических потенциалов у живых клеток не так просто — ведь клетки очень малы. Поскольку обычные щупы, прилагаемые к каждому вольтметру, здесь не годятся, то используют стеклянные пипетки (микроэлектроды), диаметр тонкой части (кончика) которых составляет менее одного микрометра. Пипетку заполняют сильным раствором электролита (например, трехмолярным хлористым калием) и соединяют ее содержимое при помощи металлического проводника со входом вольтметра, обладающим высоким (более 10^9 Ом) сопротивлением, так как сопротивление пипетки может иногда приближаться к 10^8 Ом . Необходимы большие ухищрения, чтобы ввести микроэлектрод в клетку, не повредив ее (рис. 3).



Рис. 3. Измерение разности потенциалов на мембране живой клетки

Напряженность электрического поля клетки в состоянии покоя отлична от нуля только в толще ее мембраны (между ее внутренней и внешней поверхностями). Поэтому в состоянии покоя разность потенциалов между любыми двумя точками внеклеточной среды или любыми двумя точками внутриклеточной среды равна нулю.

Очевидно, что биологическая мембрана, окруженная с обеих сторон растворами электролитов, может служить источником электродвижущей силы (э. д. с.). Однако в отличие от выпускаемых промышленностью элементов постоянного тока био-

логический источник э. д. с. может иметь очень малые размеры, так как толщина мембраны составляет всего 0,01–0,02 мкм. Поэтому в настоящее время ведется разработка источников э. д. с., аналогичных биологической мембране, которые могут найти применение в будущих миникомпьютерах.

Потенциал действия

Что же такое возбуждение мембраны? Это резкое увеличение проницаемости натриевых и/или кальциевых каналов мембраны, сопровождающееся таким же резким изменением разности потенциалов между ее внутренней и наружной поверхностями. Процессы возбуждения в различных клетках отличаются друг от друга только своей скоростью и типом используемых ионов. Лучше всего изучено возбуждение нервной клетки, основную роль в котором играют ионы натрия. Натриевый канал мембраны нервной клетки устроен гораздо сложнее калиевого, и его пропускная способность резко возрастает при увеличении потенциала U внутриклеточной среды, отсчитываемого от потенциала внешнего раствора, принятого за нуль (рис. 4).

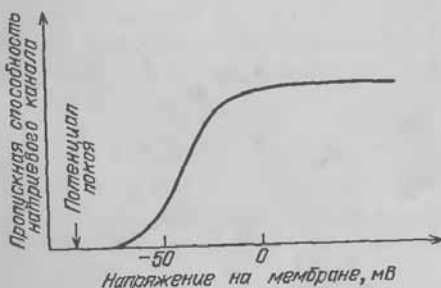


Рис. 4. Зависимость пропускной способности натриевого канала от напряжения на мембране

Предположим теперь, что нам каким-то образом удастся увеличить U на 20–30 мВ (например, пропустив ток через клетку). Как только это произойдет, пропускная способность натриевого канала возрастет и в клетку войдет некоторое число ионов натрия, так как снаружи их концентрация выше, чем внутри. Но каждый ион натрия несет положительный заряд, и это повлечет за собой еще большее увеличение U , а значит, и еще большее повышение пропускной способности натриевого канала, и так далее. Видно, что небольшое первоначальное увеличение должно приводить к быстрому, взрывоподобному про-

цессу, в результате которого проницаемость мембраны для ионов натрия возрастает до максимально возможных значений и становится в десятки раз выше ее проницаемости для ионов калия. Это обусловлено тем, что количество натриевых каналов в мембране приблизительно в 10 раз превышает число калиевых. Поэтому, пренебрегая проницаемостью мембраны для калия, можно вычислить потенциал U в конце этого быстрого процесса, используя выражение (1), заменив в нем $[K^+]$ на $[Na^+]$ и приняв $[Na^+]_i/[Na^+]_o = 0,1$. После подстановки получим, что скачок потенциала за время этого переходного процесса составит около 0,14 В.

Но натриевый канал обладает еще одной особенностью, отличающей его от калиевого: пропускная способность натриевого канала зависит не только от напряжения на мембране, но и от того, сколько времени прошло после его открытия. Натриевый канал может находиться в открытом состоянии лишь в течение 0,1–1,0 мс в зависимости от температуры и от вида клетки (рис. 5). А это приводит к тому, что разность потенциа-

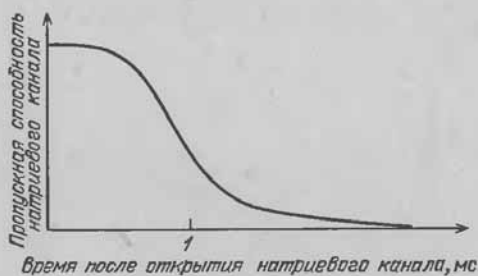


Рис. 5. Зависимость пропускной способности натриевого канала от времени, прошедшего после его открытия

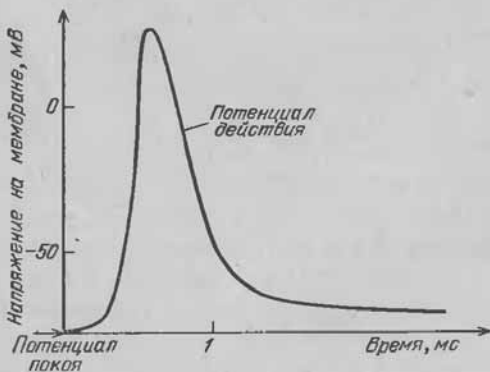


Рис. 6. Изменение напряжения на мембране во время нервного импульса

лов на мембране после резкого скачка в 0,1 В снова возвращается к своему исходному значению — потенциалу покоя. Более быстрому возвращению U к потенциалу покоя способствует также то, что одновременно с уменьшением проницаемости натриевого канала начинает расти проницаемость калиевых каналов мембраны. Описанный процесс лавинообразного увеличения U и его последующего уменьшения получил название «потенциал действия», или «нервный импульс» (рис. 6).

Нервный импульс составляет материальную основу упомянутого ранее процесса возбуждения в нервной системе. За исследование природы нервного импульса английским ученым А. Ходжкину и А. Хаксли в 1963 г. была присуждена Нобелевская премия.

Распространение нервного импульса

Как наши органы чувств сообщают мозгу о том, что происходит вокруг нас? И вообще, как обмениваются информацией различные части нашего организма? Природа придумала для этого две специальные системы связи. Первая, *гуморальная* (от латинского *humor* — влага, жидкость) система основана на диффузии или же переносе с током жидкости биологически активных веществ из места, где они синтезируются, по всему организму. Эта система является единственной у простейших организмов, а также у растений.

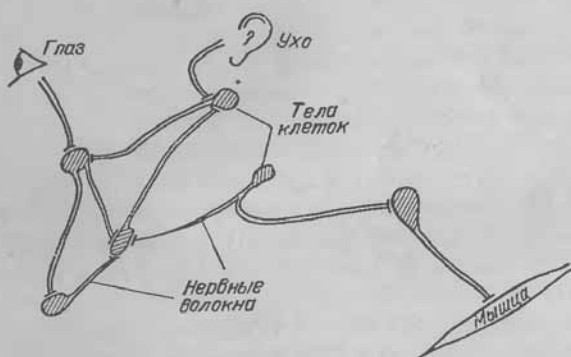


Рис. 7. Схемы связей между нервными клетками, органами чувств и мышцами

У многоклеточных животных (и у нас с вами), кроме первой есть еще и вторая, *нервная* (от латинского *pervus* — жила) система, состоящая из огромного числа нервных клеток с отростками — нервными волокнами, пронизывающими весь организм (рис. 7). Мембрана тела нервной клетки возбуждается, как толь-

ко к нему приходят нервные импульсы от соседних клеток по их отросткам. Это возбуждение распространяется на нервное волокно, отходящее от клетки, и движется по нему со скоростью до сотни метров в секунду к соседним клеткам, мышцам или органам. Таким образом, элементарным сигналом, передающим информацию из одной части тела животного в другую, является нервный импульс. В отличие от точек и тире азбуки Морзе длительность нервного импульса постоянна (около 1 мс), а передаваемая информация может быть самым причудливым образом закодирована в последовательности этих импульсов.

Немало известных ученых в прошлом пытались объяснить механизм распространения возбуждения по нерву. Исаак Ньютон на страницах своей знаменитой «Оптики», изданной в 1704 г., выдвинул предположение, что нерв обладает свойствами оптического световода. Поэтому «вибрации эфира, возникающие в мозгу усилием воли, могли бы распространяться оттуда по твердым, прозрачным и однородным капиллярам нервов в мышцы, заставляя их сокращаться или расслабляться». Основоположник русской науки, первый русский академик М. В. Ломоносов считал, что распространение возбуждения по нерву происходит благодаря передвижению внутри него особой «весьма тонкой нервной жидкости». Интересно, что скорость распространения возбуждения по нерву была впервые измерена известным немецким физиком, математиком и физиологом Германом Гельмгольцем в 1850 г., год спустя после того, как И. Физо измерил скорость света.

Почему же нервный импульс может распространяться? От каких характеристик нервного волокна зависит скорость распространения по нему импульса?

Для того чтобы ответить на эти вопросы, рассмотрим электрические свойства нервного волокна. Оно представляет собой цилиндр, боковую поверхность которого образует мембрана, отделяющая внутренний раствор электролита от наружного. Это придает волокну свойства коаксиального кабеля, изоляцией которого служит клеточная мембрана. Но нервное волокно — очень плохой кабель. Сопротивление изоляции этого живого кабеля примерно в 10^5 раз меньше, чем у обычного кабеля, так как в первом случае ее толщина составляет 10^{-6} см, а во втором — около 10^{-1} см. Кроме того, внутренняя жила живого кабеля — это раствор электролита, удельное сопротивление которого в миллионы раз больше сопротивления металла. Поэтому невозбужденное нервное волокно плохо приспособлено для передачи электрических сигналов на большие расстояния.

Можно показать, что напряжение на мембране такого волокна будет экспоненциально уменьшаться по мере удаления от источника напряжения (рис. 8). Величина λ , входящая в показатель экспоненты и определяющая степень затухания электрического сигнала в нервном волокне, называется «постоянной

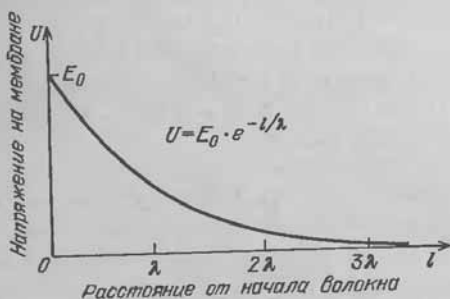


Рис. 8. Зависимость напряжения на мембране нервного волокна от расстояния от источника тока, положительный полюс которого находится внутри волокна а отрицательный — снаружи, вблизи точки $l = 0$

длины» волокна. Значение постоянной длины зависит от диаметра волокна d , сопротивления единицы площади его мембраны r_m и удельного сопротивления жидкости внутри волокна r_i . Эта зависимость имеет вид

$$\lambda = \sqrt{\frac{dr_m}{4r_i}} \quad (2)$$

В выражение (2) не входит удельное сопротивление среды, окружающей волокно, так как в большинстве случаев размеры окружающей проводящей жидкости во много раз превышают диаметр волокна и внешний раствор можно считать эквипотенциальным.

Используя уравнение (2), можно найти значения λ для хорошо изученных нервных волокон краба или кальмара, имеющих $d \approx 0,1$ мм, $r_m \approx 1000$ Ом·см² и $r_i \approx 100$ Ом·см. Подстановка этих значений дает $\lambda \approx 0,2$ см. Это означает, что на расстоянии 0,2 см от тела клетки амплитуда нервного импульса должна уменьшиться почти в 3 раза, хотя длина нервных волокон у этих животных может достигать нескольких сантиметров.

Но на самом деле этого не происходит, и нервный импульс без уменьшения амплитуды распространяется по всему волокну, и вот почему. Раньше мы показали, что увеличение на 20–30 мВ потенциала внутриклеточного раствора по отношению к наружному приводит к дальнейшему его росту и возникновению нервного импульса в данной области клетки. Из на-

ших расчетов вытекает, что если в начале волокна возникает нервный импульс с амплитудой 0,1 В, то на расстоянии λ напряжение на мембране еще будет оставаться больше 30 мВ, так что и здесь возникает нервный импульс; затем то же самое происходит в следующем участке волокна и так далее. Поэтому распространение импульса по нервному волокну можно сравнить с распространением пламени по бикфордову шнуру, но следует отметить, что в первом случае необходимую энергию доставляет разность концентраций ионов калия и натрия по обе стороны мембраны, а во втором — сгорание легко воспламеняющейся изоляции шнура.

Очевидно, что чем больше значение постоянной длины, λ , тем скорее сможет распространяться нервный импульс. Так как значения r_m и r_i почти одни и те же у различных клеток и животных, то получается, что λ , а следовательно, и скорость распространения импульса, должны зависеть в основном от диаметра волокна, увеличиваясь пропорционально квадратному корню из его величины. Этот наш вывод полностью согласуется с результатами экспериментов. Гигантское (диаметром около 0,5 мм) нервное волокно кальмара может служить примером того, как Природа воспользовалась зависимостью скорости распространения нервного импульса от диаметра волокна. Известно, что кальмар при бегстве от опасности использует свой «реактивный двигатель», выталкивая из мантийной полости большую массу воды. Сокращение мускулатуры, приводящей в движение этот механизм, запускается нервными импульсами, распространяющимися по нескольким таким гигантским волокнам, в результате чего достигается большая скорость реакции и одновременность срабатывания всей этой мускулатуры.

Однако использовать такие гигантские волокна во всех областях нервной системы, где требуется быстрота реакции и анализа поступающей информации, невозможно, так как они заняли бы слишком много места. Поэтому для более развитых животных Природа избрала совсем другой путь увеличения скорости распространения возбуждения.

Перехваты Ранвье

На рис. 9 схематически показано нервное волокно (разрез вдоль оси), наиболее типичное для нашей нервной системы. Это волокно по всей своей длине разделено на сегменты длиной около 1 мм каждый, на протяжении которых волокно со всех сторон покрыто миелином — жироподобным материалом, обладающим хорошими изоляционными свойствами.

растворе должно быть в сотни раз меньше падения напряжения внутри волокна из-за гораздо больших размеров внешнего проводника (раствора). Тем не менее при достаточном усилении электрическое поле можно всегда обнаружить вокруг возбужденной клетки или органа, особенно тогда, когда все клетки данного органа возбуждаются одновременно. Таким органом, в котором все клетки возбуждаются почти одновременно, является наше сердце. Как и все остальные внутренние органы, оно окружено со всех сторон электропроводящей средой (удельное сопротивление крови $\sim 100 \text{ Ом} \cdot \text{см}$). Поэтому при каждом возбуждении сердце окружает себя электрическим полем. С проявлением этого пульсирующего во времени электрического поля мы сталкиваемся, когда приходим в поликлинику в электрокардиографический кабинет, где измеряют разности потенциалов между различными точками поверхности нашего тела, возникающие при сокращениях сердца (электрокардиограмма).

Живые молнии

Первыми известными человеку проявлениями «животного электричества» были разряды электрических рыб. Электрического сома изображали еще на древнеегипетских гробницах, а «электротерапию» с помощью этих рыб рекомендовал Гален (130–200 гг. н. э.), проходивший врачебную практику на гладиаторских боях в Древнем Риме.

Интересный рецепт электролечения с помощью электрического ската был написан врачом римского императора Клавдия в I веке н. э. Дословно он звучит так: «Головная боль, даже если она хроническая и непереносимая, исчезает, если живого черного ската поместить на болезненную точку и держать его там до тех пор, пока боль не прекратится». Аналогичный рецепт существовал и для лечения подагры: «При любом типе подагры, когда начинаются боли, живого черного ската следует положить под ноги. При этом пациент должен стоять на влажном песке, омываемом морской водой, находясь в таком состоянии до тех пор, пока вся его нога ниже колена не онемеет». В те же времена было замечено, что удар ската может проходить через железные копыя или палки, смоченные морской водой, и поражать таким образом людей, непосредственно не соприкасающихся с ним.

Как известно, некоторые рыбы способны производить очень сильные электрические разряды, обездвигивая (парализуя) других рыб и даже животных размером с человека. Древние греки, верившие, что электрический скат может «зачаровывать» как

рыб, так и рыбаков, называли его «нарке», что означает в переводе с греческого — приводящая в оцепенение, «поражающая» рыба. Слово «наркотик» имеет то же происхождение.

До появления электрической теории наибольшим успехом пользовалась теория, объяснявшая удар ската как механическое воздействие. Среди сторонников этой теории был французский естествоиспытатель Р. Реомюр, именем которого названа одна из температурных шкал. Реомюр полагал, что орган ската, с помощью которого он производит удар, представляет собой мышцу, способную сокращаться с высокой частотой. Поэтому прикосновение к такой мышце может вызывать временное онемение конечности так, как это, например, бывает после резкого удара по локтю.

Только в конце XVIII века были поставлены опыты, показавшие электрическую природу удара, наносимого скатом. Немаловажную роль в этом сыграла и лейденская банка — основная электрическая емкость того времени. Те, кому довелось испытать на себе разряды лейденской банки и ската, утверждали, что по своему действию на человека они очень сходны между собой. Так же как и разряд лейденской банки, удар ската может одновременно поражать нескольких людей, держащих друг друга за руки, один из которых касается ската.

Последние сомнения относительно природы удара ската исчезли в 1776 г., когда удалось продемонстрировать, что при определенных условиях этот удар может вызвать электрическую искру. С этой целью в сосуд, где плавала рыба, частично погружали две металлические проволоки, оставляя воздушный зазор между ними как можно меньше. Кратковременное закорачивание проволок привлекало внимание рыбы, и она, подплывая к проволокам, подвергала их электрическому удару, одновременно с которым между проволоками иногда проскакивали искры. Чтобы лучше видеть искру, опыты ставили ночью. Вскоре после этих опытов в некоторых лондонских газетах появилась реклама, в которой всего за 2 шиллинга и 6 пенсов вам предлагали устроить встряску, пропустив через вас разряд электрической рыбы. Горячим сторонником использования электролечения был один из основоположников теории электричества Б. Франклин. Поэтому в медицине использование статического электричества до сих пор называют «франклинизацией».

К началу XIX века было уже известно, что разряд электрических рыб проходит через металлы, но не проходит через стекло и воздух. Следует отметить, что в XVIII — XIX веках электрические рыбы часто использовались учеными-физиками как источники электрического тока. Например, М. Фарадей, изучая разряды электрического ската, показал, что «животное

электричество» по сути ничем не отличается от других «видов» электричества, которых в его время насчитывалось пять: статическое (получаемое трением), термическое, магнитное, химическое и животное. Фарадей считал, что если бы удалось понять природу «животного электричества», то можно было бы «превращать электрическую силу в нервную».

Самые сильные разряды производит южноамериканский электрический угорь. Они достигают 500–600 В. Импульсы электрического скака могут иметь напряжение до 50 В и разрядный ток более 10 А, так что их мощность часто превышает 0,5 кВт. Все рыбы, дающие электрические разряды, используют для этого специальные электрические органы. У «высоковольтных» электрических рыб, таких, как морской электрический скат и пресноводные электрический угорь и сом, эти органы могут занимать значительную часть объема тела животного. Например, у электрического угря они идут почти вдоль всей длины тела, составляя около 40% всего объема рыбы.

Схема электрического органа представлена на рис. 10. Он состоит из *электроцитов* — сильно уплощенных клеток, упакованных в столбики. К мембране одной из двух плоских сторон

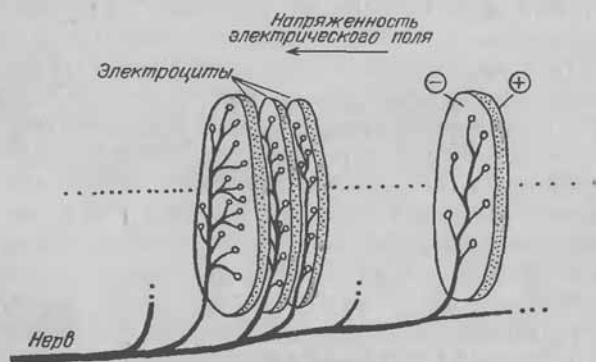


Рис. 10. Схема электрического органа рыбы

электроцита подходят окончания нервных волокон (иннервированная мембрана), а на другой стороне их нет (неиннервированная мембрана). Электроциты собраны в столбик так, что они обращены друг к другу разноименными мембранами. В состоянии покоя разность потенциалов на обеих мембранах электроцита одинакова и близка к -80 мВ (внутренняя среда клетки заряжена отрицательно по отношению к наружной). Поэтому между внешними поверхностями обеих мембран электроцита разность потенциалов отсутствует.

Когда к электроциту по нерву приходит импульс (такие импульсы приходят практически одновременно ко всем электроцитам органа), то из нервных окончаний выделяется ацетилхолин, который, воздействуя на иннервированную мембрану электроцита, увеличивает ее проницаемость для ионов натрия и некоторых других ионов, что приводит к возбуждению этой мембраны. При возбуждении напряжение на иннервированной мембране электроцита меняет знак и достигает ~ 70 мВ, а разность потенциалов между внешними поверхностями одного и того же электроцита становится ~ 150 мВ. Поскольку электроциты собраны в столбик, напряжение между крайними клетками в столбике будет пропорционально их числу.

В электрическом органе электрического угря количество электроцитов в одном столбике может достигать 5–10 тысяч, что и объясняет большое напряжение разряда этих рыб. Значение разрядного тока определяется количеством таких столбиков в электрическом органе. У электрического ската на каждом плавнике находится 45 таких столбиков, у электрического угря — около 70 на каждой стороне тела. Для того чтобы ток, генерируемый электрическим органом, не проходил через саму рыбу, орган окружен изолирующей тканью с высоким удельным сопротивлением и контактирует только с внешней средой.

Однако среди электрических рыб есть и такие, которые используют свой электрический орган не для нападения или защиты, а для поиска жертвы. Это акулы, миноги и некоторые сомообразные, обладающие очень высокой чувствительностью к внешнему электрическому полю. Известно, что свободно плавающая акула обладает способностью находить скрытую в песке камбалу, основываясь исключительно на восприятии биоэлектрических потенциалов, возникающих при дыхательных движениях добычи.

Электрический орган у рыб, обладающих высокой чувствительностью к внешнему электрическому полю, работает с частотой несколько сотен герц и может создавать на поверхности тела животного колебания разности потенциалов в несколько вольт. Это приводит к возникновению электрического поля, которое улавливается специальными органами так называемой боковой линии — электрорецепторами (рис. 11). Электрорецепторы этих рыб обладают удивительной чувствительностью к напряженности электрического поля и посылают нервные импульсы в мозг животного, когда значение напряженности превышает 10 мкВ/м. Так как находящиеся в воде вокруг рыбы предметы отличаются по своей электропроводности от воды, они искажают электрическое поле. По этим искажениям поля

рыбы могут ориентироваться в мутной воде и находить добычу.

Интересно отметить, что почти у всех рыб, использующих свои электрические органы для ориентирования, хвост остается во время плавания практически неподвижным. В отличие от

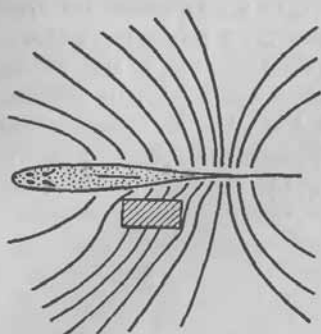


Рис. 11. Распределение эквипотенциальных линий электрического поля вокруг рыбы, обладающей электрическим органом. Затрихованный предмет имеет электропроводность меньше, чем окружающая среда. Видно, что напряженность электрического поля вблизи боковой поверхности рыбы со стороны предмета отличается от таковой с противоположной стороны

остальных рыб, они движутся в воде исключительно за счет волнообразных движений развитых боковых (электрический скат) или спинного (нильская щука) плавников. Так как электрический орган у этих рыб расположен в хвостовой части тела, а электрорецепторы — в средней, то при таком способе плавания напряженность электрического поля в области электрорецепторов зависит только от электропроводности окружающей среды.

Японские исследователи обнаружили, что сом непосредственно перед сильным землетрясением становится необычайно чувствителен к слабым механическим возмущениям, если аквариум, в котором он находится, связан протоком с естественным водоемом. Это объясняется тем, что между точками земной коры в период, предшествующий землетрясению, возникают разности потенциалов, воспринимаемые сомом. Напряженность электрических полей, возникающих часто за 8 часов до начала землетрясения, может достигать 300 мкВ/м, что более чем в 10 раз превышает порог чувствительности этой рыбы.

Интересно, что около двух тысяч лет назад в Японии появилась легенда, согласно которой сом может проникать под землю и, двигаясь там, вызывать землетрясения. С тех пор сом ассоциируется в Японии с сейсмическими явлениями. Однако только в XX веке поведение животных перед землетрясением привлекло внимание японских сейсмологов. Сейчас биологические методы предсказания землетрясений получили большое развитие.

Известно, что рыбы, находящиеся в аквариуме, через который пропускают постоянный ток, плывут по направлению к аноду и, не достигая его, вдруг останавливаются парализованные. Падение напряжения на длине рыбы при этом должно

составлять около 0,4 В. После выключения тока рыбы могут «ожить» и снова плавать. Если же падение напряжения увеличить до 2 В, рыба цепенеет и погибает. Привлекательная сила анода успешно используется при электрической ловле рыбы. В то же время электрический ток отпугивает тех рыб, которые имеют к нему повышенную чувствительность (например, акулы). Ученые провели ряд опытов с так называемым «электрическим ограждением», проверяя его воздействие на акул. Установлено, что ток, пропущенный между двумя электродами, служит преградой для акул и практически не ощутим для находящегося рядом человека.

Электричество у растений

Растения прочно закреплены в земле своими корнями и поэтому часто служат образцом неподвижности («Что ты стоишь, как дуб?»). Это представление не совсем верно, так как все растения способны к медленным «ростовым изгибам», необходимым для того, чтобы адаптироваться к освещению и к направлению силы тяжести. Такие движения обусловлены неодинаковой скоростью роста различных сторон какого-либо органа. Кроме того, некоторые растения совершают суточные периодические движения — складывают и раскрывают свои листья и лепестки цветков. Другие растения обладают еще более заметной двигательной активностью и реагируют быстрыми движениями на разнообразные внешние факторы — свет, химические вещества, прикосновение, вибрацию. Такая «чувствительность» помогла мимозе стыдливой войти в поговорки, ведь стоит лишь слегка коснуться ее, как мелкие листочки складываются и опускается основной черешок. К быстрым реакциям способны также различные насекомоядные растения и усики лиан.

Каким образом происходят у растений столь быстрые движения? Решающую роль здесь играют электрические процессы, происходящие в клетках. Оказалось, что в клетке растения, так же как в нервной или мышечной клетке животного, между внутренней и наружной поверхностями мембраны имеется разность потенциалов около -100 мВ, обусловленная различным ионным составом внутриклеточной и внеклеточной среды, а также неодинаковой проницаемостью мембраны для этих ионов. При действии перечисленных выше внешних раздражителей мембрана растительной клетки возбуждается — возрастает ее проницаемость для одного из катионов (как правило, для кальция). В результате напряжение на мембране уменьшается почти до нуля, но вскоре опять восстанавливается до исходно-

го значения. Длительность такого потенциала действия может достигать нескольких десятков секунд (рис. 12), и он может распространяться от одной клетки к другой так же, как это происходит с нервным импульсом, но с гораздо меньшей скоростью. Например, по черешку мимозы потенциал действия

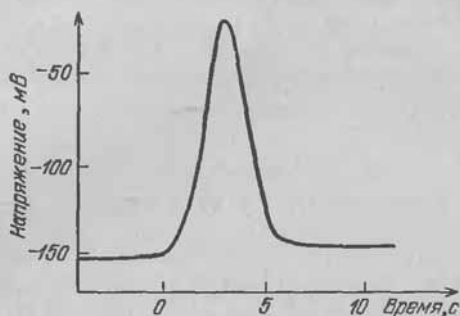


Рис. 12. Потенциал действия растительной клетки

распространяется со скоростью около 2 см/с, а по листу насекомоядного растения венериной мухоловки — со скоростью 10 см/с.

Восстановление исходного напряжения на мембране растительной клетки после ее возбуждения происходит вследствие того, что в мембране открываются дополнительные калиевые каналы, закрытые в состоянии покоя. Увеличение калиевой проницаемости мембраны приводит к выходу из клетки некоторого количества ионов калия (внутри калия больше, чем снаружи) и восстановлению нормальной разности потенциалов. Полагают, что выход ионов калия из растительной клетки при ее возбуждении происходит не только из-за увеличения калиевой проницаемости ее мембраны, но и по другим, мало изученным причинам. Таким образом, каждое возбуждение растительной клетки сопровождается уменьшением на некоторое время концентрации ионов калия внутри клетки и увеличением ее снаружи, что и является причиной двигательной реакции.

Для того чтобы понять, к чему приводит изменяющаяся концентрация ионов внутри растительной клетки, можно поставить следующий опыт. Возьмите обычную поваренную соль и насыпьте ее в мешочек, не проницаемый для соли, но проницаемый для воды (например, целлофан). Опустите мешочек с солью в кастрюлю с водой. Вы скоро увидите, что мешочек разбухнет. Произойдет это потому, что вода будет проникать внутрь мешка, пытаясь уравнивать осмотические давления внутри и снаружи мешка, пропорциональные концентрации раство-

ренных ионов. В результате увеличивающееся гидростатическое давление внутри мешка может разорвать его.

Живые растительные клетки — это концентрированные растворы солей, окруженные мембраной, очень хорошо проницаемой для воды. Придя в соприкосновение с обычной водой, эти клетки разбухают так, что давление внутри них может достигать $5 \cdot 10^6$ Па. Значение внутриклеточного давления и степень разбухания растительной клетки зависят от концентрации растворенных в ней ионов. Поэтому уменьшение концентрации ионов калия внутри клетки во время возбуждения сопровождается падением внутриклеточного давления.

Представим теперь, что один из листовых черешков состоит из двух продольно расположенных групп клеток (рис. 13),

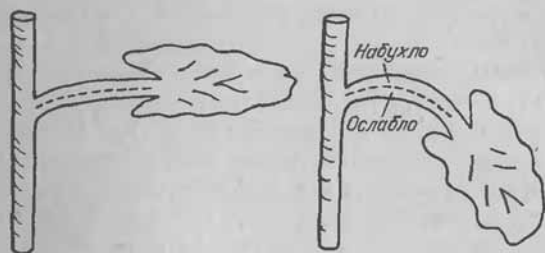


Рис. 13. Механизм двигательной активности растений

а возбуждение охватывает только нижнюю группу клеток. При возбуждении нижняя часть черешка частично спадается, и набухшая верхняя его часть изгибает черешок. По такому же механизму может происходить движение и других частей растения. И всегда при этом электрические сигналы, распространяющиеся по растению, служат, как и у животных, важным способом связи между различными клетками, координируя их активность.

Имеют ли животные магнитный компас?

Да, имеют. Хотя мы сами не ощущаем окружающего нас магнитного поля, многие животные способны реагировать даже на малые его изменения. Так, например, лесные мыши могут ориентироваться в лесу по направлению магнитного поля. Доказали это следующим образом. Мышь, пойманную в парке, сразу же помещали в специальный герметичный контейнер, снабженный двумя катушками электромагнита. Катушки электромагнита были расположены так, что, пропуская ток через них, можно было менять направление магнитного по-

ля в контейнере на обратное. Спустя 2 минуты после поимки мыши ее переносили в таком контейнере на 40 метров к северу от места поимки и выпускали, наблюдая, в какую сторону она будет двигаться в течение следующих 4 минут. Оказалось, что если во время переноса мыши катушки электромагнита были обесточены, то среднее направление движения мыши после ее освобождения совпадало с направлением к месту ее поимки. Если же направление вектора индукции магнитного поля в контейнере меняли на обратное, то после освобождения мышь двигалась в противоположную сторону.

Интуиция нам подсказывает, что птицы должны получать наибольшую пользу от магнитного чувства. Действительно, во время длинных миграционных перелетов птицы сталкиваются со значительными навигационными проблемами — ведь перелеты из-за опасности нападения хищников, как правило, происходят по ночам, да и облачная погода никогда не служит перелетным птицам помехой. Однако исследовать магнитное чувство у перелетных птиц не очень удобно, так как они пользуются этим чувством лишь дважды в год. Более удобный объект для изучения магнитного чувства — почтовый голубь, который, будучи увезен от своей голубятни на десятки, а иногда и сотни километров, безошибочно находит дорогу домой.

Укрепив миниатюрный радиопередатчик на теле птицы, можно проследить весь маршрут голубя от того места, где его выпустили, до голубятни. Оказалось, что большую часть времени почтовые голуби летят по прямой так, как будто они видят свою голубятню, отстоящую от них на многие сотни километров. Только в первые три минуты, решая, в какую сторону лететь, голуби часто меняют направление полета. То же происходит и тогда, когда до голубятни остается 2—5 км.

То, что поиск нужного направления полета у почтовых голубей не связан с их зрением, демонстрируют результаты опытов, в которых глаза птиц закрывали специальными матовыми стеклами. После этого голуби по-прежнему выбирали верное направление, хотя могли только отличать день от ночи. Такие «слепые» голуби, естественно, не могли влететь в свою голубятню, а, приближаясь к ней на расстояние нескольких километров, либо вообще прекращали полет, либо начинали беспорядочно перелетать с места на место. Так же как и перелетные птицы, почтовые голуби могут безошибочно находить дорогу домой ночью или в облачную погоду.

Какие же эксперименты окончательно убедили ученых в том, что птицы, ориентируясь в длительных полетах, используют свое магнитное чувство? В 1971 г. американский биолог В. Китэн укрепил небольшой магнит на голове почтового голу-

бя, после чего этот голубь уже не смог находить дорогу домой. Следует отметить, что точно такой же по массе и размерам предмет, но не обладающий ферромагнитными свойствами, не мешал птице находить свою голубятню.

В следующих опытах на голове голубя укрепляли уже катушку, через которую можно было пропускать ток и таким образом менять знак вертикальной составляющей магнитного поля Земли, которая, как известно, в северном полушарии направлена вниз, а в южном — вверх. Эти опыты показали, что такое изменение магнитного поля приводит к изменению направления полета голубя на 180° .

Но ведь известно, что магнитное поле Земли подвержено сильным колебаниям, поскольку оно имеет два источника. Первый — это собственно Земля, представляющая собой огромный магнит, а второй, относительно более слабый, — потоки заряженных частиц (ионов) в верхних слоях атмосферы. Суточные колебания температуры атмосферы приводят к соответствующим изменениям ионных потоков в атмосфере. В результате этот компонент магнитного поля Земли в течение суток претерпевает колебания с амплитудой $(3 \div 6) \cdot 10^{-8}$ Тл, что составляет около 0,1% среднего значения индукции магнитного поля ($5 \cdot 10^{-5}$ Тл). Однако иногда мы бываем свидетелями более значительных изменений магнитного поля, связанных с увеличением солнечной активности. Вспышка солнечной активности приводит к росту концентрации ионов в атмосфере, а это в свою очередь — к увеличению соответствующего компонента магнитного поля. Амплитуда таких непредсказуемых резких изменений магнитного поля Земли, называемых «магнитными бурями», может составлять более 10^{-6} Тл.

Исследования показали, что во время магнитных бурь навигационные способности почтовых голубей значительно ухудшаются. Точно такие же затруднения испытывают птицы, когда на обратном пути им встречаются магнитные аномалии, т. е. те места, где индукция магнитного поля Земли резко изменяется (иногда более чем на 10^{-6} Тл) на протяжении нескольких километров. И, если амплитуда такой аномалии, встретившейся на пути голубя, составляет более $5 \cdot 10^{-6}$ Тл, птица полностью теряет способность ориентироваться.

Еще большей чувствительностью к магнитному полю обладают пчелы. Пчеловоды знают, что дикие пчелы ориентируют соты точно так же (относительно направления «север — юг»), как они были ориентированы в родительском улье. Если же новый улей поместить в сильное магнитное поле, то ориентация сот нарушится. Поэтому считается, что способность пчел

чувствовать магнитное поле Земли помогает им координировать строительные работы в новом улье.

Другим следствием способности пчел улавливать изменения индукции магнитного поля является четкая временная организация работы в улье. Действительно, как могут эти насекомые с точностью до 15 минут поддерживать 24-часовой период, через который они вылетают из улья за взятком? Даже в те дни, когда погода неблагоприятна и пчелы вынуждены круглосуточно находиться в улье, этот ритм не сбивается. Однако стоит резко изменить магнитное поле в улье, и периодичность вылета пчел из ульев нарушается. Ученые пришли к выводу, что фактором, согласующим активность всех рабочих пчел в улье, является изменяющееся с 24-часовым периодом магнитное поле Земли (см. выше). Наибольшая скорость изменения магнитного поля приходится на полдень и составляет более $3 \cdot 10^{-10}$ Тл в минуту. Эти резкие изменения магнитного поля и служат, по-видимому, для всех рабочих пчел условным сигналом для вылета.

Каким же образом голуби и пчелы могут измерять индукцию магнитного поля? В технике индукцию магнитного поля измеряют в основном с помощью двух методов. В первом измеряют э. д. с., возникающую между концами проводника, движущегося в этом поле, а во втором — механический момент, с которым поле стремится развернуть магнит параллельно своим силовым линиям. Первый из этих способов применяют акулы и скаты, используя в качестве электроизмерительного прибора электрорецепторы, расположенные в их боковой линии. При движении в магнитном поле между противоположными концами тела этих рыб генерируется э. д. с., приводящая к возникновению электрического тока в окружающей морской воде. Эти рыбы с помощью электрорецепторов способны таким образом улавливать направление магнитного поля Земли, двигаясь со скоростью всего 1 см/с. Однако до сих пор неизвестно, используют ли они свою способность чувствовать магнитное поле для навигационных целей.

Как было сказано выше, прикрепление постоянного магнита к голове почтового голубя резко уменьшало его способность ориентироваться в облачную погоду. Очевидно, что постоянное магнитное поле, передвигающееся вместе с голубем, не должно (в соответствии с законом Фарадея) изменять э. д. с. индукции, возникающей при движении птицы через линии магнитного поля Земли. Поэтому маловероятно, что при ориентировании почтовые голуби используют ту же методику, что акулы и скаты. Отсутствие электрорецепторов у птиц и пчел также делает невозможным измерение магнитного поля с помощью этой мето-

дики. Кроме того, ее применение затруднено из-за очень большого (по сравнению с морской водой) удельного электрического сопротивления воздуха.

Для использования второй методики измерения магнитного поля в теле животного должны находиться постоянные магниты. Действительно, в последние 20 лет крошечные постоянные магниты были обнаружены у многих видов животных (от бактерий до человека). Раньше всего ферромагниты были обнаружены в теле хитонов — маленьких морских моллюсков, которые добывают себе пищу, соскабливая водоросли с камней. Оказалось, что большая часть зубов этих моллюсков состоит из кристаллов магнетита ($\text{FeO} \cdot \text{Fe}_2\text{O}_3$), который является одним из самых твердых веществ, образующихся в живых организмах. Кстати, этот моллюск, так же как и голуби, обладает способностью безошибочно находить дорогу домой. Считается, что делает он это с помощью своих магнитных зубов.

Вскоре после открытия магнитных зубов у морских моллюсков обнаружили, что некоторые виды бактерий ориентируются и преимущественно плавают вдоль линий магнитного поля, даже если оно составляет не более 10^{-5} Тл. Внутри этих бактерий было найдено железо, за что они и получили свое название — железобактерии. Железобактерии, имеющие размеры в несколько микрометров, содержат в себе железо в виде кристаллов размером около 0,1 мкм. Исследование показало, что своим поведением в магнитном поле эти бактерии напоминают однодоменные ферромагнетики.

При определенных условиях можно вырастить целую колонию железобактерий. Эти бактерии начинают накапливать внутри себя железо, когда концентрация кислорода в окружающей среде уменьшается. Если концентрация железа в среде соответствует его концентрации в болотной воде (1,6 мг/л), то бактерии накапливают так много железа, что оно составляет около 1,5% их сухой массы. При этом каждая железобактерия содержит около 20 кристаллов магнетита, расположенных в виде цепочки. Вычисления показали, что магнитный момент M такой бактерии, составляющий $1,3 \cdot 10^{-8}$ эрг/Тл, достаточен для ориентации в магнитном поле Земли ($B = 5 \cdot 10^{-5}$ Тл) при комнатной температуре (300 К), так как его энергия $VM = 6,5 \cdot 10^{-13}$ эрг больше соответствующей тепловой энергии $kT = 4,1 \cdot 10^{-14}$ эрг. Очевидно, что ориентация таких простейших одноклеточных организмов в магнитном поле представляет собой чисто пассивный процесс и не зависит от «желания» бактерий. Поэтому мертвые бактерии, так же как и живые, ориентируются вдоль линий магнитного поля Земли.

Железобактерии широко распространены в природе. Во многих водоемах они составляют более половины всего бактериопланктона, а в почвах — до 20 % микрофлоры. Долгое время оставалось неясным, для чего железобактериям нужно железо. В природных условиях в результате жизнедеятельности этих бактерий иногда происходит засорение водопроводных труб из-за того, что в трубах оседает и накапливается нерастворимый в воде гидрат окиси железа — его производят железобактерии. Какую роль выполняют ионы железа в жизни этих бактерий? В процессе жизнедеятельности в бактериях накапливается перекись водорода. Перекись — это сильнейший окислитель, она действует на бактерии как яд. В присутствии железа окисляющее действие перекиси направляется на металл, а не на бактерию. Таким образом, роль железа сводится к нейтрализации токсичной для бактерий перекиси водорода.

Из-за огромного количества клеток поиск ферромагнитных материалов у крупных животных с помощью одной лишь микроскопической техники невозможен. Для этого используют магнитометр, обычно применяемый геологами для оценки содержания магнитных руд в горных породах. Современный вариант такого прибора состоит из проволочной катушки, погруженной в жидкий гелий, и амперметра, измеряющего ток через ее витки. При такой низкой температуре металл, из которого сделаны витки катушки, переходит в сверхпроводящее состояние, а ее электрическое сопротивление падает практически до нуля. Если внести внутрь этой катушки постоянный магнит, то в соответствии с законом Фарадея в ней возникает электрический ток, величина которого при прочих равных условиях будет пропорциональна остаточной намагниченности образца и обратно пропорциональна электрическому сопротивлению катушки. Близкое к нулю сопротивление катушки позволяет подобным приборам обнаруживать в образцах магнитные примеси, состоящие всего из 10^4 доменов ферромагнетика.

С помощью магнитометра было измерено количество магнетита, содержащегося в одной пчеле, которое оказалось близким к 10^6 доменам. Все эти кристаллы магнетита расположены в передней части брюшка насекомого. Аналогичные измерения образцов различных участков тела почтового голубя позволили обнаружить крупные магнитные частицы размером до 0,1 мм, расположенные в мышцах шеи. Было замечено, что вокруг этих магнитных частиц, как правило, сосредоточено много чувствительных нервных окончаний. Считается, что изменение направления полета птицы относительно силовых линий магнитного поля должно приводить к деформации тканей, окружаю-

щих магнитную частицу. Эта деформация улавливается нервными окончаниями и передается в головной мозг птицы, где и происходит анализ направления полета.

Довольно часто в периодической печати появляются сообщения о массовой гибели китов или дельфинов, выбросившихся на берег в том или другом месте мирового океана. Известно, что китообразные, так же как и птицы, при миграциях руководствуются направлением силовых линий магнитного поля, используя для этого магнитные частицы, обнаруженные в передней части их головы. При этом в тропических широтах, где индукция магнитного поля Земли относительно мала, миграция происходит, как правило, в направлении «север — юг». Изучение геомагнитных характеристик районов массовой гибели китообразных показало, что большинство из них совпадает с местами, где береговая черта океана ориентирована почти перпендикулярно к линиям магнитного поля. Поэтому полагают, что причиной выбрасывания на берег мигрирующих китообразных является их неспособность (в некоторых случаях) отказаться вовремя от ориентации по магнитному компасу и прибегнуть к помощи остальных органов чувств.

Изучение способности птиц к ориентации привело ученых к заключению, что мигрирующие птицы могут определять направление полета не только с помощью своего магнитного компаса, но также анализируя положение Солнца или звезд на небе. По-видимому, солнечным и звездным компасами птицы пользуются при полетах в безоблачную погоду, а в тех случаях, когда положение небесных светил определить трудно, они переходят на магнитный способ ориентации. Какому же компасу птицы доверяют больше? Какой из трех компасов является врожденным?

Мысль о существовании у мигрирующих птиц врожденного компаса возникла не так давно. Раньше ученые думали, что птицам нет необходимости иметь врожденный компас, дающий направление миграционного полета, так как свой первый полет птенцы совершают вместе со взрослыми птицами. В последующие же годы птицы могли уже мигрировать по памяти, используя разившееся к этому времени магнитное чувство и солнечный и звездный компасы. Но как же тогда объяснить способность кукушат первого года жизни, высиженных в чужих гнездах и поэтому мигрирующих поодиночке, верно определять направление к местам зимовки? По-видимому, у каждого птенца мигрирующей птицы уже генетически заложено направление будущего полета.

Для того чтобы убедиться в этом, шведские ученые поставили интересные опыты с мухоловками-пеструшками — пере-

летными птицами, зимующими на западном побережье Африки. Вылупившихся птенцов этих птиц переносили в помещение, где их держали два с половиной месяца до того, как они начинали летать. Ученые определяли направления первых коротких перелетов птенцов, и оказалось, что среднее направление этих полетов совпадает с направлением к местам их будущей первой зимовки (на запад).

Та же группа ученых задалась целью найти врожденный алгоритм, указывающий птенцу направление миграционного полета. Они считали, что Природа, генетически закладывая направление миграционного полета, указывает его только для одной из систем ориентации (магнитной или солнечной). Поэтому для мухоловки-пеструшки возможен один из двух следующих алгоритмов:

1. Если врожденным компасом является солнечный, то алгоритм может иметь вид: «В полдень определи проекцию Солнца на линию горизонта, повернись грудью к этой точке, а потом еще на 90° по часовой стрелке. В этом направлении и лети. Для того чтобы не сбиться в пути ночью и в облачную погоду, сразу же откалибруй свой магнитный компас по солнечному и определи, под каким углом к направлению силовых линий магнитного поля тебе надо лететь».

2. Если врожденный компас магнитный, то программа может быть следующей: «Запомни, надо лететь под углом 90° , отсчитываемым против часовой стрелки от направления вектора магнитной индукции в месте вылупления. Чтобы не сбиться в пути во время магнитных бурь и над геомагнитными аномалиями, сразу же откалибруй свой солнечный компас по магнитному и выясни, в каком направлении по отношению к Солнцу надо лететь».

Для того чтобы определить, какой именно алгоритм выбрала Природа и какой компас является врожденным, исследователи поместили на 12 дней только что вылупившихся птенцов в искусственное магнитное поле, вектор индукции которого имел то же значение, что и в данной точке геомагнитного поля, а направление сдвинуто к востоку на 90° . Спустя два месяца после этого уже в нормальном магнитном поле птицы начинали выполнять первые короткие перелеты в направлении мест будущих зимовок, и оказалось, что все они вместо того, чтобы лететь на запад, летят на север. Нетрудно догадаться, что именно так должны вести себя птенцы, пользующиеся алгоритмом 2 с врожденным магнитным компасом. Применение алгоритма 1, очевидно, должно было заставить птиц лететь на юг. Таким образом, способность мигрирующих птиц ориентироваться по магнитному полю является врожденной.

В самое последнее время получены данные, на основании которых можно полагать, что и люди обладают способностью чувствовать магнитное поле. Исследование тканей человека позволило обнаружить в области его носа магнитные частицы, такие же по своей форме и составу, как и у других животных, обладающих магнитным чувством.

Необычно высокой чувствительностью некоторых людей к изменениям магнитного поля Земли объясняют их умение обнаруживать подземные воды и рудные тела с помощью «чудесной лозы». Упоминания о таких «лозоходцах» доходят до нас через столетия. Для обнаружения подземных вод и рудных тел некоторых полезных ископаемых лозоходцы используют свежесрезанную деревянную рогульку, имеющую вид латинской буквы Y. Во время поиска они ориентируют такую рогульку горизонтально, держа ее обеими руками за два симметричных конца. В тот момент, когда лозоходец проходит над рудным телом, массивным куском железа и т. п., рогулька в его руках начинает поворачиваться (вероятно, не без его участия), отклоняясь иногда на $90 - 120^\circ$.

Как показали эксперименты, проведенные уже в наше время, умением находить неоднородности, скрытые под землей, обладают лишь около 20% людей. В этих же опытах было продемонстрировано, что отличительной чертой лозоходцев является их высокая чувствительность к изменениям магнитного поля. Так же как искусственный магнит мешал почтовому голубю ориентироваться, поднесение сильного магнита к голове лозоходца мешало его способности находить рудные тела.

Природа сил, заставляющих рогульку вращаться в руках лозоходца, до сих пор окончательно не выяснена. Однако установлено, что металлические рогульки аналогичной формы в руках лозоходца поворачиваются на гораздо больший угол, чем деревянные, а иногда и совершают несколько оборотов.

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ОПТИКА

Есть у меня вожжи —
 До неба достанут,
 А вокруг себя — нет.
 Русская народная загадка
 (Глаза)

Зрение — самое важное для человека чувство, так как большую часть информации об окружающем мире мы получаем от фоторецепторов, находящихся в сетчатке нашего глаза (рис. 14). Первым, кто понял, что изображение внешнего мира формируется на сетчатке, был выдающийся немецкий астроном Иоганн Кеплер. К этому заключению он пришел

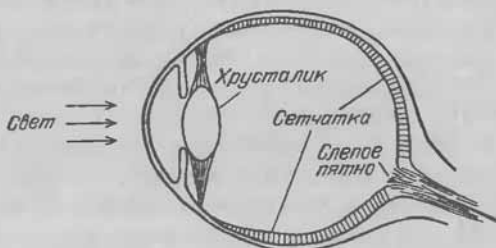


Рис. 14. Строение глаза человека

в 1604 г., еще до того, как открыл основные законы движения небесных тел. Предшественники Кеплера считали, что органом, чувствующим свет, является линза глаза — ее хрусталик. Поэтому все они сталкивались с неразрешимой проблемой: как могут изображения больших предметов уместиться в миниатюрном глазном яблоке? Чтобы как-то выйти из этого тупика, они предполагали, что стимулируют линзу только те лучи света, которые падают перпендикулярно на ее поверхность. Таким образом, они сразу решали и другую проблему — как глаз различает два луча, попадающие в одну и ту же точку линзы от разных точек объекта. Вторым, казалось бы, непреодолимым противоречием, с которым сталкивались предшественники Кеплера, было то, что изображение предмета на сетчатке должно

быть перевернутым. Чтобы избежать этого, полагали, что в глазу существуют области, не дающие возможности перекрещиваться лучам или преломляющие их дважды.

И. Кеплер впервые высказал мысль, что видеть — это значит ощущать раздражение сетчатки, вызванное обратным и уменьшенным изображением предмета. Он считал, что каждая точка предмета испускает не один единственный луч, а сплошной конус света. Эти световые конусы, идущие от всех точек предмета, входят в глаз и после преломления лучей хрусталиком превращаются в сходящиеся конусы света, вершины которых лежат на сетчатке, создавая на ней изображения соответствующих точек. Кеплер также предположил, что в сетчатке имеется очень «тонкое» вещество, которое в местах действия на нее света разлагается подобно тому, как изменяются горючие вещества под влиянием света, пропущенного через собирательную линзу. Это вещество он назвал «зрительным духом». Предположение Кеплера о существовании в сетчатке вещества, распадающегося под действием света, было подтверждено лишь в конце XIX века.

Значительный вклад в понимание работы глаза как оптического инструмента внес еще один известный физик. Это был Э. Мариотт, один из основателей и первых членов Парижской академии наук, известный своими трудами по физике газов и жидкостей. В 1666 г. на заседании Академии он сделал доклад, посвященный обнаружению «слепого пятна» или «пятна Мариотта» на сетчатке глаза там, где от нее отходит зрительный нерв. В этом месте сетчатка лишена фоторецепторов, и поэтому, если изображение предмета падает на «пятно Мариотта», он становится невидимым. Мариотт повторил этот опыт в присутствии короля и его придворных, научив их видеть друг друга без головы.

Вблизи физического предела

На рис. 15 схематически изображена зрительная палочка — фоторецепторная клетка глаза. Такие клетки имеются в сетчатке позвоночных животных. Свет, проникая в зрительную палочку через ее торцевую поверхность, падает на стопку двуслойных мембранных дисков, содержащих зрительный пигмент — *родопсин*. Чувствительность фоторецепторов к свету объясняется тем, что родопсин распадается под действием света на два компонента: ретинол и опсин. В результате этой химической реакции происходит возбуждение фоторецепторов, после чего по зрительному нерву к головному мозгу распространяются нервные импульсы. Чувствительность

зрительного пигмента к свету настолько велика, что достаточно одного фотона, чтобы расщепить одну молекулу родопсина. В темноте ретинол и опсин могут снова превращаться в родопсин.

Основная задача зрительного пигмента — поглощение света. Чем плотнее упакованы молекулы родопсина, тем больше света будет поглощать фоторецептор, тем лучше будет видеть глаз

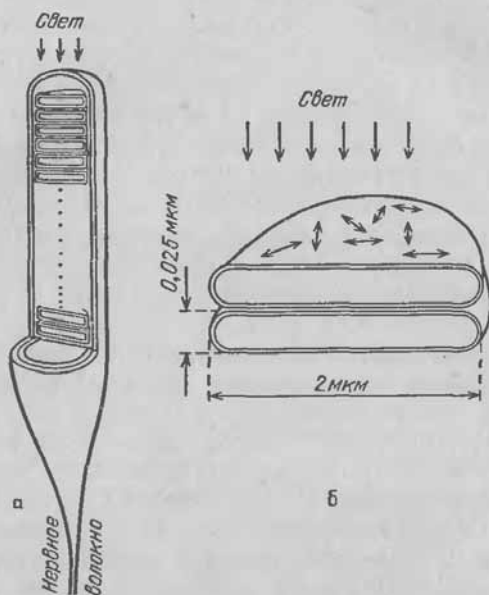


Рис. 15. Разрез зрительной палочки позвоночных животных (а) и увеличенное изображение ее фоточувствительных дисков (б). Стрелками (\leftrightarrow) на мембране дисков показаны направления электрических осей молекул родопсина

при слабом освещении. Насколько плотно упакованы молекулы родопсина в мембране фоточувствительных дисков?

Не вдаваясь в подробности механизма поглощения светового кванта молекулой родопсина, можно считать, что просто какая-то часть этой молекулы непрозрачна для света и поэтому задерживает его. Очевидно, что площадь этой непрозрачной для света части молекулы составляет лишь незначительную долю общей площади молекулы, так как фотон поглощается только тогда, когда он взаимодействует с вполне определенным ее атомом. Поэтому можно полагать, что размеры непрозрачной части молекулы не должны превышать размеров атома ($\sim 10^{-8}$ см), а ее площадь $\sigma \approx 10^{-16}$ см². Можно показать, что если I — интенсивность света, падающего на слой ве-

щества толщиной d , то интенсивность света, прошедшего через этот слой (I_t), составит

$$I_t = Ie^{-\sigma cd}, \quad (3)$$

где c — концентрация светопоглощающих молекул. Выражение (3), описывающее процесс поглощения света веществом, называется формулой Бера — Ламберта и используется для оценки оптической плотности вещества. Очевидно, что чем больше величины σ и c для данного вещества, тем более оптически плотным оно является.

Оценим максимальное значение оптической плотности, которое можно получить, используя вещество, состоящее из молекул, аналогичных родопсину, имеющих молекулярную массу около 50 000 а. е. м. Диаметр таких молекул составляет приблизительно $5 \cdot 10^{-7}$ см, а их объем $\sim 0,75 \cdot 10^{-19}$ см³. Если считать, что молекулы в веществе упакованы максимально плотно друг к другу, как шары в ящике, то все равно около 1/4 всего объема останется неиспользованной. Поэтому максимально возможная концентрация c_{\max} молекул, аналогичных родопсину, близка к 10^{19} см⁻³. Полагая $\sigma_{\max} = 10^{-16}$ см² и подставляя c_{\max} и σ_{\max} в (3), получаем, что для максимально плотной упаковки молекул родопсина $I_t(d) = e^{-10^{3d}}$. Оптическая плотность подобной упаковки молекул такова, что приблизительно 99% падающего света поглощается слоем вещества толщиной всего 40 мкм.

Эксперименты с сетчаткой показали, что $\sigma \approx 1,6 \cdot 10^{-16}$ см². Поэтому есть все основания считать молекулу родопсина очень интенсивно окрашенным соединением, площадь непрозрачной части которой близка к физическому пределу.

Что касается концентрации молекул родопсина в мембране фоторецепторных дисков, то, оказывается, и эта величина лишь немного уступает своему физическому пределу c_{\max} , обеспечивая этим практически полное поглощение падающего света слоем зрительного пигмента толщиной в несколько микрометров.

Формулой (3) можно пользоваться, если допустить, что единственное условие поглощения фотона — это его попадание на непрозрачную часть молекулы родопсина. Такое предположение вообще-то говоря, неверно. Как известно, свет — это электромагнитная волна, вектор скорости распространения которой (k) составляет с векторами напряженности электрического поля (E) и индукции магнитного поля (B) тройку взаимно перпендикулярных векторов (рис. 16). Плоскость, в которой находятся векторы B и k , принято называть плоскостью поляризации электромагнитной волны. Однако в большинстве случаев

свет, попадающий к нам в глаз, не имеет какой-либо определенной плоскости поляризации, так как чаще всего мы пользуемся неполяризованными источниками света, какими являются Солнце и обычная лампа накаливания. Плоскость поляризации электромагнитных волн, испускаемых этими источниками,

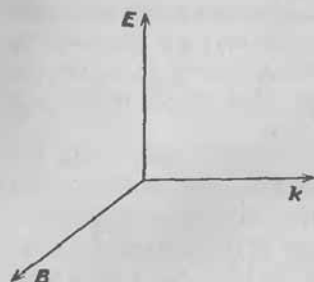


Рис. 16. Соотношение между электрическим (E), магнитным (B) векторами и вектором скорости (k) в световой волне

непрерывно изменяется, и вектор E может принимать все возможные положения, лежащие в плоскости, перпендикулярной вектору k . Поглощение фотона молекулой происходит в результате взаимодействия его электрического поля с заряженными частицами молекулы. При этом вероятность поглощения фотона молекулой зависит от того, какой угол составляет вектор E с электрической осью молекулы. Если направление вектора E совпадает с электрической осью молекулы, то вероятность поглощения фотона максимальна. Если вектор E перпендикулярен оси молекулы, то молекула не поглотит фотон, даже если он попадет в ее непрозрачную часть. При остальных углах φ между вектором E и электрической осью молекулы вероятность поглощения фотона изменяется пропорционально $\cos \varphi$.

Вернемся опять к рис. 15. Молекулы родопсина в зрительной палочке образуют тончайшие ($\sim 0,005$ мкм) слои в фоточувствительных мембранах так, что электрические оси этих молекул находятся всегда в плоскости, перпендикулярной направлению света, а значит в плоскости, содержащей вектор E . Очевидно, что такое расположение молекул родопсина значительно увеличивает вероятность поглощения ими фотонов, по сравнению с тем случаем, если бы родопсин содержался в растворе, где ориентация его молекул была бы произвольна. Можно показать, что в последнем случае около одной трети молекул не участвовали бы в поглощении света, так как их электрические оси были бы перпендикулярны направлению вектора E .

Живые зеркала

Многие из нас наверняка испытывали чувство страха, увидев внезапно в темноте два светящихся глаза кошки. Каждый, кто когда-нибудь ловил рыбу или наблюдал за этим со стороны, конечно, помнит чувство восхищения, которое ох-

ватывает при взгляде на блестящую рыбу чешую, переливающуюся всеми цветами радуги. Оба явления — светящиеся глаза кошки и блеск рыбьей чешуи — возникают из-за способности некоторых биологических тканей отражать свет. Многие животные имеют хорошо отражающие свет поверхности. Эти поверхности, хотя и не металлические, отражают свет не хуже полированного металла. Во всех этих случаях отражение является результатом интерференции световых волн на тонких пленках.

Интерференцию на тонких пленках можно понять, если вспомнить окраску мыльных пузырей, которая образуется при интерференции световых волн, отраженных от обеих поверхностей пленки (рис. 17). Для того чтобы отражение от пленки было максимально, две отраженные волны должны быть сдвинуты по фазе друг относительно друга на величину, кратную 2π радиан. При этом следует учитывать, что световая волна, отражаясь от среды с большей оптической плотностью (т. е. обладающей большим коэффициентом преломления n), изменяет свою фазу на π радиан, в то время как отражение волны от менее оптически плотной среды происходит без изменения ее фазы. Поэтому очевидно, что при отвесном падении световой волны на пленку для получения максимального отражения

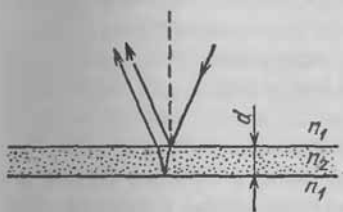


Рис. 17. Отражение света от плоско-параллельной пластинки (пленки)

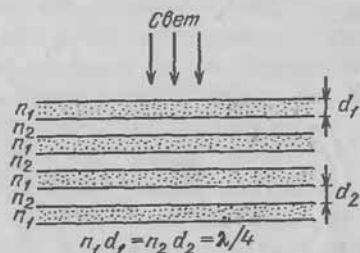


Рис. 18. Структура многослойного зеркала

оптическая толщина пленки (произведение ее геометрической толщины d на коэффициент преломления n) должна быть равна

$$nd = k \frac{\lambda}{4}, \quad (4)$$

где k — натуральное число, а λ — длина волны света. Минимальная толщина такой пленки равняется $\lambda/4$, а отношение интенсивности отраженного света к интенсивности падающего составляет несколько процентов (8% для тонкой пленки воды в воздухе). Нанося на ровную поверхность какого-либо материала последовательно несколько тонких пленок так, чтобы значения оптических плотностей соседних пленок различались, а их оптическая толщина была равна $\lambda/4$, можно коэффициент

отражения системы сделать близким к единице, если число таких пленок будет около десяти (рис. 18).

В технике многослойные зеркала для оптических устройств стали изготавливать в конце 40-х годов. Обычно это делают, попеременно нанося на подложку будущего зеркала тонкие слои фторида магния ($n = 1,36$) и сульфата цинка ($n = 2,4$) путем конденсации их паров. Напыляя материалы, значительно различающиеся своим коэффициентом преломления, можно намного уменьшить число слоев в зеркале, так как коэффициент отражения от границы двух сред равен $r = \left(\frac{n_2 - n_1}{n_2 + n_1} \right)^2$, где n_1 и n_2 — коэффициенты преломления этих сред.

Многослойные тонкопленочные зеркала обладают одним свойством, которого нет у обычных, металлических — они окрашивают отраженный свет. Это объясняется тем, что максимальный коэффициент отражения достигается только для света той части спектра, для которой оптическая толщина пленок равняется $\lambda/4$. Поэтому, если падающий на многослойное

зеркало свет был окрашен равномерно и воспринимался нами как белый, то в отраженном свете будут преобладать лучи той части спектра, для которой справедливо равенство (4). Кроме того, цвет многослойного зеркала зависит от угла падения света и смещается в сторону голубой части спектра при уменьшении этого угла.

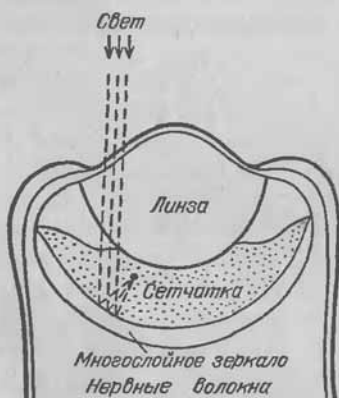


Рис. 19. Строение глаза морского гребешка. Штриховыми линиями показан ход световых лучей

После такого знакомства с теорией многослойных тонкопленочных зеркал вернемся опять к их «живым» аналогам. Для создания зеркальных поверхностей в живых организмах Природа использовала сочетания следующих пар мате-

риалов: вода ($n = 1,34$) — кристаллы гуанина ($n = 1,83$), воздух ($n = 1,0$) — кристаллы хитина ($n = 1,56$), вода — кристаллы хитина. Зеркальные поверхности, устроенные так, как это изображено на рис. 18, встречаются у некоторых глубоководных животных (рачков и моллюсков), где они выстилают заднюю поверхность глаза за его сетчаткой (рис. 19). Для чего нужны эти зеркала в глазах животных?

То, что зрение у человека связано с фокусировкой при помощи линзы, было известно еще в средние века. Тогда же стали использовать искусственные линзы для очков. Зеркала вскоре также стали неотъемлемой частью оптических устройств (телескопов и т. п.). Однако до применения многослойных зеркал в технике считалось, что животные не используют для фокусировки зеркальный принцип, так как для этого они должны были бы иметь полированные металлические поверхности. И вот совсем недавно было показано, что у некоторых организмов работа глаза основана на зеркальной оптике.

Достаточно посмотреть на приведенную схему глаза морского гребешка (рис. 19) — моллюска, живущего в двустворчатой раковине на дне моря, — чтобы понять, что без зеркала этот глаз бы ничего не видел. Действительно, вызывает удивление тот факт, что линза этого глаза соприкасается с сетчаткой. Это значит, что линза создает сфокусированное изображение за сетчаткой. На сетчатке не получалось бы четкого изображения, если бы не зеркало, которое возвращает лучи света в сетчатку и завершает их фокусировку. Таким образом, использование двух фокусирующих систем — линзы и сферического зеркала — позволяет получить четкое изображение предмета при значительном уменьшении объема глаза. Кроме того, при такой системе фокусировки свет дважды проходит через сетчатку, что существенно увеличивает чувствительность глаза. Последнее свойство глаза, по-видимому, наиболее полезно для глубоководных животных, которые вынуждены ориентироваться в условиях чрезвычайно малой освещенности.

Важной структурой глаза, улучшающей ночное зрение многих наземных животных, ведущих ночной образ жизни, является *тапетум* — своеобразное плоское зеркальце, благодаря которому и светятся в темноте глаза кошки. Тапетум, как и сферическое зеркало в глазу морского гребешка, способствует тому, что та часть света, которая прошла через сетчатку и не попала на фоторецепторы, имеет возможность попасть на сетчатку еще один раз. Отчасти поэтому глаз кошки может видеть окружающие предметы при освещенности в 6 раз меньшей, чем требуется нам. Такое же зеркальце обнаружено у некоторых рыб.

Глаз-термометр

Большинство животных видят в диапазоне длин волн от 350 до 750 нм. Это очень узкая полоса в спектре электромагнитного излучения Солнца. Такая «узость», возможно, обусловлена тем, что при более коротких волнах становится

осязаемой хроматической абберация (зависимость коэффициента преломления хрусталика от частоты). Кроме того, высокие частоты излучения более интенсивно поглощаются элементами глаза, находящимися перед сетчаткой. При использовании более длинных волн энергии электромагнитного излучения недостаточно для фотохимической реакции. Однако у теплокровных животных есть еще одно препятствие для использования длинноволнового излучения: это тепловое излучение, исходящее от самого тела и пронизывающее изнутри весь глаз. Если бы сетчатка у теплокровных животных была одинаково чувствительна ко всему спектру электромагнитного излучения, то они бы ничего не видели, так как их тепловое (инфракрасное) излучение забивало бы лучи света, попадающие в глаза. Совсем иначе обстоит дело у холоднокровных. Здесь возможно существование инфраглаза, если чувствительность его к свету будет подавлена.

Температурное чувство отличается от всех остальных тем, что большинству животных, в том числе и нам, оно служит для обеспечения благополучия и комфорта, а не для ориентации, нахождения пищи или обнаружения врагов. Однако есть и исключения: клопы, пчелы, комары, клещи, а также гадюки, удавы, гремучие змеи и другие рептилии. Эти животные используют свои терморепцепторы для того, чтобы получать информацию об объектах, удаленных от них на значительное расстояние. Именно так находят своих будущих хозяев некоторые кровососущие животные. Оказалось, что клопы на расстоянии 15 см способны обнаружить объекты, имеющие температуру теплокровных животных.

У насекомых чувствительные терморепцепторы для восприятия температурных сигналов, идущих издалека, чаще всего располагаются в антеннах (специальных волосках на голове), а для определения температуры почвы — в лапках. Благодаря наличию двух антенн насекомые могут очень точно определять направление на источник тепла. Получив сигнал о присутствии теплокровной жертвы, комар, например, будет до тех пор изменять положение своего тельца, пока обе крохотные трехмиллиметровые антенны не станут регистрировать одинаковую интенсивность инфракрасного излучения. Конструкции ракет-перехватчиков, самонаводящихся на теплые объекты — ракеты или работающие моторы самолетов, не могут пока соперничать с такими насекомыми в чувствительности своих приборов.

Змеи охотятся ночью, когда темнота укрывает их жертву. Установлено, что направление броска змеи регулируется теплом, излучаемым теплокровной мишенью. Тепловые «глаза» змей, получившие название «лицевые ямки», представляют со-

бой специализированные органы, чувствительные к инфракрасному излучению внешних объектов (рис. 20). Лицевые ямки, как правило, расположены впереди и чуть ниже обоих глаз змеи, а их число зависит от вида змеи и может достигать 26 (у питона).

Наиболее изучены лицевые ямки гремучей змеи. Точность бросков гремучей змеи с заклеенными глазами на источник тепла (горячую лампочку) составляет 5° . Чувствительность же лицевой ямки такова, что она может обнаружить человеческую руку или живую мышь на расстоянии 0,5 м, что соответствует интенсивности инфракрасного излучения около $0,1 \text{ мВт/см}^2$. Для сравнения укажем, что интенсивность инфракрасного излучения Солнца в зимний день на широте Москвы близка к 50 мВт/см^2 . С помощью тончайших измерений было показано, что змея производит бросок тогда, когда температура чувствительной мембраны лицевой ямки повышается всего лишь на $0,003^\circ\text{C}$.

Чем же объясняется такая высокая чувствительность теплового «глаза» змеи? Интересно, что никаких особо чувствительных к тепловому излучению рецепторных клеток у змеи нет. Почти такие же по термочувствительности нервные окончания находятся и у всех нас в верхнем слое кожи. Но здесь-то и кроется разгадка. У млекопитающих (и у нас с вами) эти окончания расположены в коже на глубине 0,3 мм, в то время как у змеи они находятся сразу под поверхностью чувствительной мембраны лицевой ямки, на глубине 0,005 мм. И поэтому несмотря на то, что верхний слой голой кожи млекопитающего нагревается инфракрасным излучением на ту же величину, что и мембрана змеи, чувствительность кожи к инфракрасному излучению в 20 раз меньше. Кроме того, у млекопитающих большая часть тепловой энергии рассеивается в тканях, не содержащих терморецепторов, а в лицевой ямке гремучей змеи по обе стороны от термочувствительной мембраны находится воздух — как известно, хороший термоизолятор. Таким образом, высокая чувствительность лицевой ямки к инфракрасному излучению обусловлена не существованием в ней каких-то особых терморецепторов, а необычным анатомическим строением этого органа.

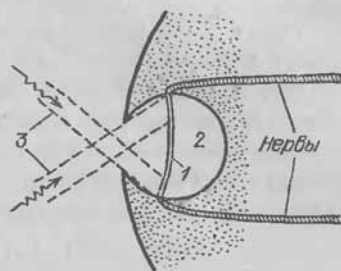


Рис. 20. Разрез «лицевой ямки» змеи: 1 — термочувствительная мембрана; 2 — воздушная полость (3 — тепловое излучение)

Попробуем оценить время реакции змеи на появление инфракрасного источника излучения. Пусть термочувствительная мембрана змеи представляет собой абсолютно черное тело, которое поглощает все падающие на него излучение, а само излучает только то, с которым находится в тепловом равновесии. Как известно*), мощность W излучения единицы поверхности абсолютно черного тела подчиняется закону Стефана—Больцмана:

$$W = \sigma T_0^4,$$

где $\sigma = 5,7 \cdot 10^{-8}$ Вт/(м² · К⁴), а T_0 — температура в кельвинах.

Пусть в момент времени $t = 0$ вблизи змеи включился новый источник излучения, и мощность излучения, падающего на единицу поверхности мембраны, увеличилась на S_0 . В результате температура мембраны начнет увеличиваться и через время t после включения нового источника излучения это увеличение составит $\Delta T(t)$, что повлечет за собой увеличение ΔW мощности, излучаемой этой мембраной,

$$\Delta W = \sigma(T_0 + \Delta T)^4 - \sigma T_0^4 \approx 4\sigma T_0^3 \cdot \Delta T. \quad (5)$$

Из закона сохранения энергии следует, что мощность S_0 , поглощаемая мембраной, должна равняться сумме мощности $c \frac{d(\Delta T)}{dt}$ (c — теплоемкость единицы поверхности мембраны), идущей на нагревание мембраны, и мощности $2\Delta W$, излучаемой единицей поверхности этой мембраны, так как мембрана излучает обеими своими поверхностями. Поэтому, используя выражение (5), имеем

$$S_0 = c \frac{d(\Delta T)}{dt} + 8\sigma T_0^3 \cdot \Delta T. \quad (6)$$

Дифференциальное уравнение (6) связывает между собой скорость изменения температуры мембраны $\frac{d(\Delta T)}{dt}$ и ее абсолютный прирост ΔT . Очевидно, что скорость изменения температуры будет тем выше, чем меньше будет отношение $\frac{c}{8\sigma T_0^3}$.

Решением уравнения (6) является

$$\Delta T(t) = \frac{S_0}{8\sigma T_0^3} (1 - e^{-t \cdot 8\sigma T_0^3/c}).$$

*) См. книгу: Смородинский Я. А. Температура. — М.: Наука, 1981 (Библиотечка «Квант», вып. 12).

График функции $\Delta T(t)$, приведенный на рис. 21, показывает, что время реакции термочувствительной мембраны должно быть близко к $\frac{c}{8\sigma T_0^3}$. Считая, что мембрана имеет толщину 0,000015 м, а ее удельная теплоемкость равна удельной теплоемкости воды, $4,18 \cdot 10^3$ Дж/(кг·К), можно вычислить теплоемкость c единицы поверхности мембраны, которая оказывается равной 72 Дж/(м²·К). После этого получаем следующую оценку для времени реакции змеи:

$$t = \frac{c}{8\sigma T_0^3} = \frac{72 \text{ Дж}/(\text{м}^2 \cdot \text{К})}{8 \cdot 5,7 \cdot 10^{-8} \text{ Вт}/(\text{м}^2 \cdot \text{К}^4) \cdot 300^3 \text{ К}^3} \approx 6 \text{ с.}$$

Как змея определяет направление своего будущего броска? В этом ей помогает форма лицевой ямки. Как видно из рис. 20,

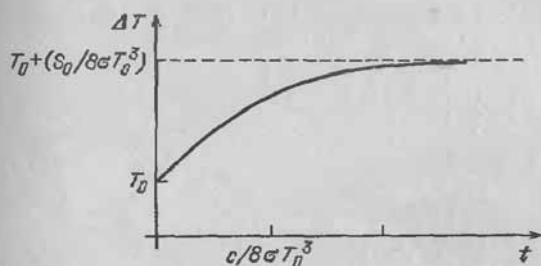


Рис. 21. Изменение температуры термочувствительной мембраны после включения нового источника теплового излучения. Решение уравнения (6)

глаз-термометр своей конструкцией напоминает камеру-обскуру, которую использовали для получения изображений на заре фотографии. Диаметр термочувствительной мембраны, как правило, более чем в 2 раза превышает диаметр внешнего отверстия лицевой ямки. Это обеспечивает частичную фокусировку изображения на поверхности мембраны. Однако, как иллюстрирует тот же рисунок, каждая такая ямка обладает лишь примитивной фокусирующей способностью: она дает возможность различать два отдельных инфракрасных источника только тогда, когда угол между направлениями на них составляет 30–60°.

В то же время использование змеей одновременно нескольких таких ямок, имеющих различные перекрывающиеся друг друга зоны обзора, позволяет значительно лучше локализовать направление на цель после обработки мозгом информации от всех терморцепторов.

История насекомых насчитывает более 300 млн. лет. Большинство из них не претерпели каких-либо существенных изменений за последние десятки миллионов лет. Поэтому их вполне можно считать «живыми динозаврами». Существует огромное число видов насекомых. Некоторые из них активны только при солнечном свете, другие — как на солнце, так и в тени, а некоторые — только в сумерках. Одни — такие, как комнатная муха, — летают с большой скоростью и, не снижая ее, делают резкие повороты. Другие, например, стрекоза, летают только по прямым и могут долго парить в воздухе, поворачиваясь на месте. Все эти насекомые, спасаясь от врагов, полагаются в основном на свое зрение. Несмотря на различный образ жизни, устройство глаза почти у всех насекомых одинаково: это *фасеточный* глаз (рис. 22). Как он работает?

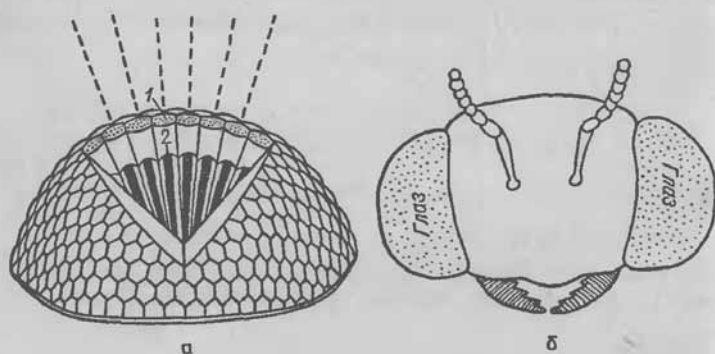


Рис. 22. *а* — схематический разрез фасеточного глаза насекомого: 1 — линза омматида; 2 — зрительная палочка одиночного омматида. Штриховыми линиями показаны направления оптических осей соседних омматидиев. *б* — расположение глаз на голове насекомого

Фасеточный глаз состоит из омматидиев — отдельных глазков, которые «смотрят» в различных направлениях. В каждом омматидии есть своя линза; она фокусирует свет на несколько фоторецепторных клеток, объединенных в зрительную палочку. Свет, воздействуя на эти клетки, вызывает последовательность нервных импульсов, передаваемых в мозг насекомого по зрительному нерву.

Очевидно, основным преимуществом фасеточного глаза является то, что такой глаз сразу «смотрит» во все стороны, а многим млекопитающим, и нам в том числе, для того чтобы оглядеться, нужно повернуть голову. Однако чтобы получить

такое преимущество, глазу насекомого пришлось пожертвовать резкостью изображения. Действительно, известно, что резкость изображения, создаваемого любой оптической системой, зависит от диаметра отверстия, через которое свет входит в эту систему. В простейшем случае, когда объект представляет собой светящуюся точку, ограниченная разрешающая способность оптической системы приводит к тому, что изображение, получающееся в фокальной плоскости линзы, будет уже не точкой, а дифракционным пятном (см. рис. 23) с угловым размером $\Delta\alpha$.

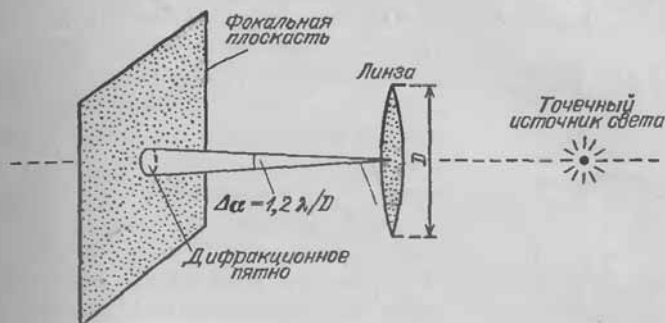


Рис. 23. Дифракционное пятно — изображение точечного источника света, получаемое с помощью линзы

равным $\Delta\alpha \approx 1,2 \lambda/D$, где λ — длина волны света, а D — диаметр объектива оптической системы. Поэтому, если перед линзой появятся две светящиеся точки, угловое расстояние между которыми будет меньше, чем $\Delta\alpha$, то в фокальной плоскости линзы они образуют одно пятно чуть больших размеров. Обычно считают, что максимальное разрешение оптической системы (т. е. минимальный угловой размер объекта, еще видимый ею) составляет $2\Delta\alpha$.

Как правило, диаметр D одиночного омматидия не превышает 0,03 мм. А это значит, что $\Delta\alpha$ омматидия составляет величину, близкую к 1° , если λ взять равной $5 \cdot 10^{-4}$ мм. Для сравнения укажем, что диаметр зрачка человека, примерно равный 5 мм, обеспечивает почти в 200 раз большее оптическое разрешение. Вот как дорого приходится расплачиваться глазу насекомого за свой кругозор. Однако и того оптического разрешения, которое есть у глаза насекомого, вполне достаточно его обладателю. Ему ведь не нужно, как нам с вами, всматриваться в буквы, когда оно пролетает над книгой. Единственная задача каждого омматидия — это сообщить, есть или нет в поле его обзора светящийся объект, а если есть, то какова его яр-

кость. Омматидий и не может сделать большего, ведь в его распоряжении всего лишь несколько фоторецепторных клеток с отходящими от них нервными волокнами, по которым в мозг насекомого идут нервные импульсы с частотой, пропорциональной яркости объекта.

Как же должен быть устроен глаз насекомого, чтобы оно могло с наибольшей точностью находить направление на светящийся объект? Логично предположить, что глаз насекомого будет хорошо справляться с поставленной перед ним задачей, если каждому точечному источнику света будет соответствовать возбуждение одного или двух соседних омматидиев глаза.

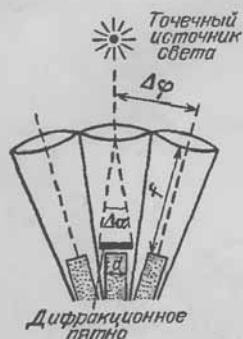


Рис. 24. К анализу размеров одиночного омматида и соотношений между соседними элементами фасеточного глаза. Точками затемнена зрительная палочка

Для того чтобы сузить поле зрения каждого омматида, достаточно уменьшить диаметр d его зрительной палочки и сделать его сравнимым с размером дифракционного пятна (рис. 24). Очевидно, что уменьшение диаметра зрительной палочки до размеров, меньших диаметра дифракционного пятна не приведет к дальнейшему сужению поля зрения омматида, а лишь снизит его световую чувствительность, так как количество фоторецепторов в ней уменьшится. Поэтому оптимальным диаметром зрительной палочки омматида следует считать $d \approx f \cdot \Delta\alpha$, где f — фокусное расстояние линзы омматида. В этом случае достигается минимально возможная узость поля зрения омматида, равная $\Delta\alpha$ при максимальной его чувствительности к свету.

Естественно, что и в этом случае Природа все заранее рассчитала, и в реальном омматидии насекомого диаметр зрительной палочки действительно близок к размеру дифракционного пятна.

Однако обеспечить достаточную узость поля зрения каждого омматида — это еще полдела. Необходимо так устроить глаз, чтобы, как только точечный источник света выходил из поля зрения одного омматида, он сразу же появлялся в поле зрения соседнего омматида*). Для этого достаточно, чтобы угол $\Delta\phi$ между оптическими осями соседних омматидиев

*) Существование нескольких омматидиев, смотрящих параллельно и поэтому возбуждаемых одним и тем же точечным источником света, очевидно, не отвечает оптимальности конструкции глаза и лишь увеличивает его размеры.

был близок к угловому диаметру поля зрения $\Delta\alpha$ одиночного омматидия, т. е.

$$\Delta\varphi \approx \Delta\alpha = 1,2 \lambda/D. \quad (7)$$

Анализ геометрических соотношений в глазах различных насекомых показал, что соотношение (7) действительно имеет место для тех видов, которые активны при ярком дневном свете. Можно легко показать, что для глаза, имеющего форму полусферы радиуса R (рис. 25), существует простое соотношение между $\Delta\varphi$, D и R

$$\Delta\varphi \approx D/R. \quad (8)$$

Подставляя (8) в (7), имеем

$$D^2 \approx 1,2 \lambda R. \quad (9)$$

Соотношение (9) показывает, что размер линзы каждого омматидия, а значит и число омматидиев, однозначно определяется размером всего глаза. Используя формулу (9), оценим D для глаза пчелы, имеющего форму полусферы с радиусом 1,2 мм. Подставляя $\lambda = 0,5$ мкм, получаем $D = 26,8$ мкм, что совпадает со средними данными морфометрических измерений (27 мкм).

Глаз насекомого имеет еще одно важное преимущество перед равным по диаметру глазом млекопитающего. Вычислим объем фокусирующей системы глаза насекомого и сравним его с соответствующим объемом глаза млекопитающего. Объем V_n фокусирующей системы глаза насекомого равен объему сферического слоя толщиной f

$$V_n = 2\pi R^2 f,$$

где f — фокусное расстояние линзы омматидия.

Можно показать, что фокусное расстояние F полусферической линзы с радиусом R равно $F = \frac{Rn}{n-1}$,

где n — коэффициент преломления. Поэтому объем V_m фокусирующей системы глаза млекопитающего (см. рис. 26) равен объему линзы $\frac{2}{3}\pi R^3$ плюс объем пространства между линзой и сетчаткой, находящейся в ее фокальной плоскости, $\pi R^2(F - R)$,

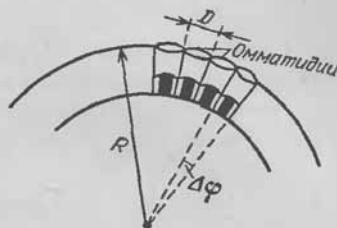


Рис. 25. К вычислению соотношения (8)

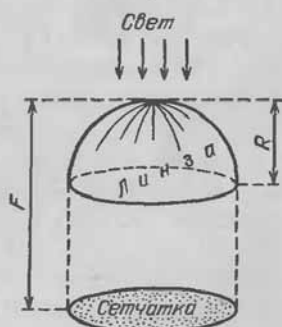


Рис. 26. К вычислению объема фокусирующей системы глаза млекопитающего

т. с.

$$V_m = \frac{2}{3} \pi R^3 + \pi R^3 \frac{1}{n-1} = \pi R^3 \left(\frac{2}{3} + \frac{1}{n-1} \right).$$

Полагая $R = 1,5$ мм, $f = 0,06$ мм и $n = 1,5$, имеем

$$\frac{V_m}{V_n} = \frac{R}{2f} \left(\frac{2}{3} + \frac{1}{n-1} \right) = \frac{1,5}{0,06} (0,66 + 2) = 66,5.$$

Таким образом, структура глаза насекомого позволяет одновременно смотреть во все стороны и при этом почти в 70 раз уменьшить объем глаза по сравнению с глазом млекопитающего того же диаметра.

Всепогодный солнечный компас

Всех нас еще в школе учат ориентироваться по Солнцу и часам. Но представьте себе, что вы находитесь в лесу, а Солнце скрыто за деревьями. Оказывается, и в этом случае можно найти положение Солнца на небе. Но человек, к сожалению, не обладает такой способностью, и поэтому мы можем легко заблудиться в лесу, как только перестанем видеть Солнце. Существует, однако, большой класс животных, которым не составляет большого труда найти направление на Солнце, даже если они видят только маленький кусочек неба. Этот класс — насекомые.

Последим внимательно за муравьем, отыскивающим дорогу к муравейнику. Если перенести муравья, спешащего домой, на 50 м вправо, он будет двигаться прежним курсом и закончит путь в 50 м справа от муравейника. Он фиксирует в памяти положение муравейника не в пространстве, а только по отношению к Солнцу. Если муравей, удаляясь от муравейника, видел Солнце слева под прямым углом к направлению своего движения, то на обратном пути он должен видеть Солнце под таким же углом справа. Муравей слепо следует указаниям своего «компаса». Такие же опыты можно поставить и с пчелами, которых легко обучить прилетать к площадке с сахарным сиропом. Передвигая площадку с сиропом с места на место, можно убедиться в том, что пчелы, как и муравьи, ориентируются только по отношению к Солнцу. При этом самого Солнца они могут и не видеть; для ориентации им достаточно маленького кусочка голубого неба. Пчелы не только сохраняют в памяти свой маршрут относительно Солнца, но могут передать его своим соседям по улью. Когда пчела-сборщица возвращается в улей после удачного полета, она исполняет своеобразный танец.

Язык этого танца был раскрыт в 1945 г. немецким биологом Карлом фон Фришем, а в 1973 г. ему за это исследование была присуждена Нобелевская премия. Своим танцем пчела сообщает, на каком расстоянии от улья и в какой стороне находится участок, богатый нектаром. Окруженная своими сестрами, она движется по восьмерке (рис. 27). Самый информативный

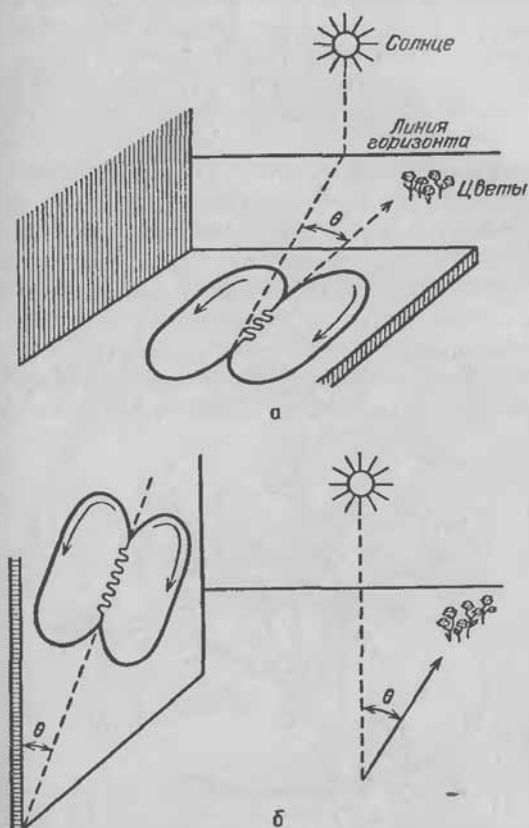


Рис. 27. «Танец» пчелы на горизонтальной (а) и вертикальной (б) плоскости улья, несущий в себе информацию о направлении на богатый нектаром участок

элемент этого танца — прямая линия, разделяющая восьмерку пополам («линия прямого пробга»). Во время движения по этой линии пчела трясет своим туловищем, как бы подчеркивая важность именно этого элемента восьмерки. Частота вибраций туловища при движении по прямой — около 15 Гц. Одновременно она слегка жужжит крыльями. Эта прямая линия непосредственно указывает направление к месту богатого сбора не-

ктара, если пчела исполняет свой танец на горизонтальной плоскости. Если же пчела танцует на вертикальной плоскости внутри улья, то направление на Солнце она отождествляет с вертикалью; поэтому отклонение линии прямого пробега от вертикали будет указывать на отклонение пути к корму от направления на Солнце. Продолжительность движения пчелы по прямой пропорциональна расстоянию от улья до этого участка, например, 1 с соответствует 500 м, а 2 с — 2 км. Через несколько минут пчелы, присутствующие при танце своей подружки, уже летят к указанному месту. Точность, с которой они достигают цели, составляет около 20% истинного расстояния до нее.

Эксперименты показали, что в тех случаях, когда насекомые не могут видеть Солнца, их необычные навигационные способности объясняются чувствительностью их глаза к положению плоскости поляризации падающего света. Напомним, что глаз млекопитающего не обладает такой чувствительностью, так как электрические оси молекул родопсина в плоскости фоторецепторной мембраны ориентированы хаотично (см. рис. 15).

Ранее (см. раздел «Вблизи физического предела») уже говорилось, что свет, испускаемый Солнцем, не имеет какой-либо

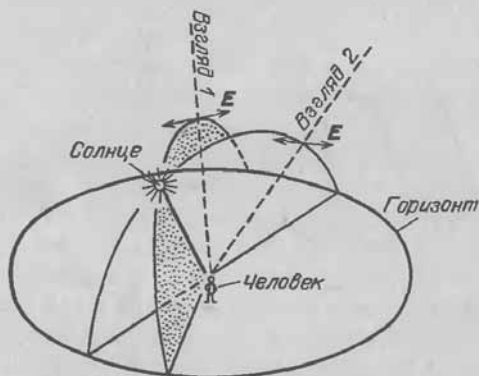


Рис. 28. Направление плоскости преимущественной поляризации солнечного света, рассеянного атмосферой. Стрелками (+) обозначены преимущественные направления при рассматривании двух точек неба

определенной плоскости поляризации. Однако, проходя через земную атмосферу, солнечный свет претерпевает рассеяние на ее молекулах и частицах, имеющих размеры меньше длины волны света. В результате каждая точка неба над нами превращается во вторичный источник света, который оказывается уже частично поляризованным. Поляризация света, рассеянного атмосферой, впервые была описана Релеем в 1871 г. Рис. 28 по-

могает найти положение плоскости преимущественной поляризации света, рассеянного атмосферой, иллюстрируя общее правило — ось поляризации (преимущественное направление E) всегда перпендикулярна плоскости треугольника, в вершинах которого находятся наблюдатель, Солнце и наблюдаемая точка неба.

Можно решить и обратную задачу — найти направление на Солнце, зная оси поляризации двух точек неба. Очевидно, что направлением на Солнце будет прямая, образованная пересечением двух плоскостей, каждая из которых содержит наблюдателя и перпендикулярна соответствующей оси поляризации света в данной точке неба. По-видимому, таким образом и находят направление на Солнце насекомые, глаза которых чувствительны к направлению поляризации света.

Что же делает зрительную клетку насекомого чувствительной к поляризованному свету? На рис. 29 показана фоторецепторная клетка насекомого. Первое, что бросается в глаза при

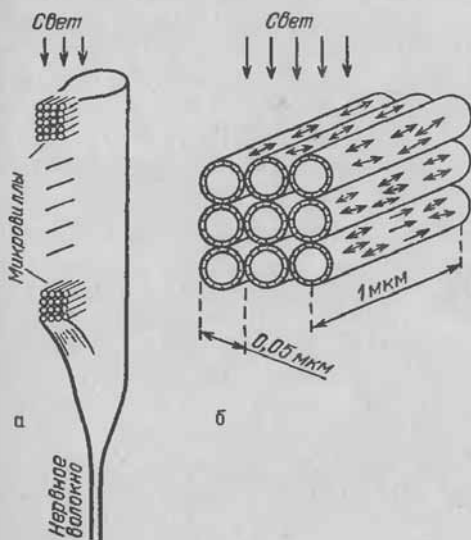


Рис. 29. Фоторецепторная клетка глаза насекомого (а) и увеличенное изображение ее микровилл (б). Стрелками (↔) показаны направления электрических осей молекул родопсина

сравнении рис. 15 и 29, — это различная форма фоторецепторных мембран. Если в зрительной палочке позвоночных животных фоторецепторные мембраны образуют плоские диски, то у насекомых они свернуты в длинные трубочки (микро-

виллы). При этом, как показали исследования, электрические оси молекул родопсина имеют одно и то же направление во всей фоторецепторной клетке наскомого. Очевидно, что в этом случае молекулы родопсина могут поглощать только те фотоны, направление вектора E в которых будет параллельно оси микровилл. Таким образом, одно простое преобразование — сворачивание плоской мембраны в трубочку — придает фоторецептору качественно новое свойство: он начинает воспринимать поляризованный свет.

Растения-световоды

Свет для зеленых растений служит единственным источником энергии. С помощью света в растении образуются молекулы органических веществ, необходимые для создания новых клеток. Однако свет для растений — не только источник энергии, но и регуляторный сигнал, улавливая который растения могут изменять свою активность. Чувствительным к свету элементом растительной клетки является пигмент (сильно окрашенное вещество) *фитохром*. Свойства фитохрома изменяются в зависимости от того, находится растение на свету или в темноте. Свет с длиной волны около 660 нм (красный) переводит молекулу фитохрома в «активное» состояние, и активная форма фитохрома запускает целый комплекс биохимических реакций, приводящих к росту растения, его ориентировке относительно направления силы тяжести, Солнца и т. д.

Основная задача фитохрома — поглощать лучи света. Поэтому естественно предположить, что весь фитохром должен находиться в надземной части растения. Однако оказалось, что это не так. Было установлено, например, что у овса значительная часть фитохрома сосредоточена в подземной части растения, там, где, казалось бы, находиться ему совершенно бессмысленно. Особенно много фитохрома содержится в небольшом утолщении (так называемом «узле»), расположенном чуть ниже поверхности почвы над корнями растения (рис. 30). Его концентрация там приблизительно в 10 раз больше, чем в соседних частях растения.

Следует отметить, что у таких трав, как овес, узел, находящийся под поверхностью почвы, является основным местом, где происходит интенсивное деление клеток, приводящее к росту растения. После этого становится понятным, почему рост травы и таких растений, как овес, продолжается даже после того, как надземная часть их скошена. Большая концентрация фитохрома в узле необходима для поддержания высокой скоро-

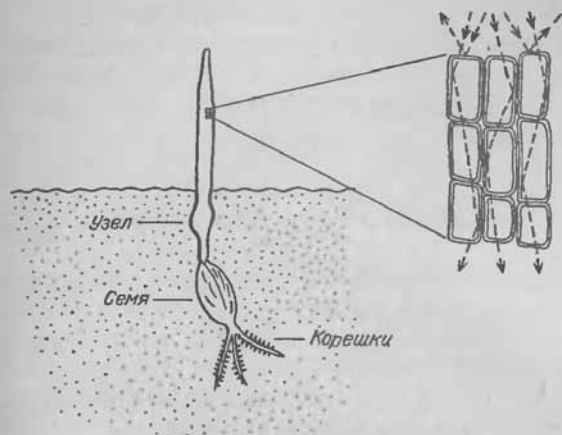


Рис. 30. Составные части травянистого растения (слева) и расположение клеток в его стебле (справа). Штриховыми линиями показан ход световых лучей

сти биохимических реакций, приводящих к образованию новых клеток.

Но фитохром не может запускать биохимические реакции в отсутствие света. Как свет попадает в подземную часть растения? Оказалось, что таким «световодом», подводющим свет в подземную часть растения, служит стебель растения. Клетки стебля образуют параллельные колонки, напоминая этим конструкцию промышленных световодов (рис. 30). Если освещать такую колонку, рассматривая ее под микроскопом, то видно, что ее стенки при этом остаются темными, а внутренность каждой клетки ярко вспыхивает.

Для того чтобы убедиться в способности стебля проводить свет, вырежем из него кусок и слегка согнем. Если после этого один конец стебля осветить тонким и сильным пучком света (например, лучом лазера), то другой конец тоже начнет испускать свет. Разные растения отличаются друг от друга по способности доставлять таким образом свет своим корням. При этом максимальная глубина, на которую они могут проводить свет, не превышает 4,5 см. Но и такого короткого световода вполне достаточно, чтобы обеспечить светом подземную часть травянистого растения.

Световоды, выпускаемые промышленностью, состоят из огромного числа параллельно идущих тонких стеклянных нитей. Такие световоды обладают одним важным свойством — их способность проводить свет сохраняется, даже если их расщепить вдоль всей длины. Таким же свойством обладают и «живые» световоды.

ПРОЧНЕЕ ГРАНИТА

То не досточки,
То косточки трещат.
Из С. Я. Маршака

Все мы — плоды эволюции. Природа миллионы лет экспериментировала, прежде чем сделать нас такими, какие мы сейчас есть. К сожалению, не нам с вами судить о результатах этого эксперимента в интеллектуальной сфере, так как для объективной оценки умственных способностей человека необходимо суждение об этом других разумных существ, контакт с которыми пока не установлен. В то же время мы вполне можем быть объективны, обсуждая элементы механической конструкции нашего тела, сравнивая их характеристики с параметрами аналогичных элементов, используемых в технике и строительстве.

Каркасом тела служит скелет, состоящий приблизительно из 200 костей, большинство из которых (исключение составляют кости черепа и таза) соединено между собой таким образом, что при движении относительное расположение их может изменяться. Кости приводятся в движение скелетными мышцами, каждая из которых прикрепляется к двум различным костям. При возбуждении мышцы ее длина уменьшается и угол между соответствующими костями скелета изме-

няется. Каркасом тела служит скелет, состоящий приблизительно из 200 костей, большинство из которых (исключение составляют кости черепа и таза) соединено между собой таким образом, что при движении относительное расположение их может изменяться. Кости приводятся в движение скелетными мышцами, каждая из которых прикрепляется к двум различным костям. При возбуждении мышцы ее длина уменьшается и угол между соответствующими костями скелета изме-

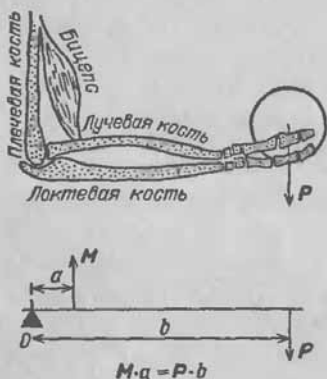


Рис. 31. Решение задачи об удержании рукой груза P (M — сила, развиваемая бицепсом)

няется. На рис. 31 показаны условия одной из простейших задач биомеханики — задачи, касающейся удержания рукой груза. По известным длинам костей плеча и предплечья и величине груза необходимо найти силу, развиваемую мышцей. Аналогичная задача была впервые поставлена и решена гением эпохи

Возрождения Леонардо да Винчи. Будучи одновременно художником, инженером и ученым, он всегда интересовался строением человеческого тела и механизмами, лежащими в основе движений человека. Сейчас задача Леонардо по силам любому старшекласснику, и ее решение получается из равенства моментов силы мышцы (M) и груза (P) относительно точки опоры O . Однако до сих пор на многие вопросы, касающиеся механики человеческого тела, исчерпывающих ответов не получено.

Если бы перед инженером-механиком поставили задачу сконструировать скелет человека, то он наверняка сразу потребовал бы объяснения, для чего нужна каждая косточка. Действительно, форма, размеры и внутренняя структура кости должны определяться ее функцией в скелете. Как же работают наши кости? Как и любые строительные элементы, кости нашего скелета работают в основном на сжатие и растяжение или на изгиб. Эти два режима работы предъявляют к костям как элементам скелета далеко не одинаковые требования. Каждому ясно, что спичку или соломинку довольно трудно разорвать, растягивая их вдоль оси, и очень легко сломать, изогнув их. Во многих случаях — как в инженерных конструкциях, так и в скелетах животных — желателен сочетанием прочности с легкостью. Как добиться максимальной прочности конструкции при заданной ее массе и известной прочности материала? Эта задача довольно проста, если элемент конструкции должен работать либо на продольное растяжение, либо только на сжатие.

Пусть, например, надо подвесить некоторый груз на тросе определенной длины. Прочность троса будет равна прочности его самого тонкого участка, поэтому его вес будет наименьшим при одинаковой площади сечения по всей длине. Форма этого сечения не играет роли, так как прочность на разрыв пропорциональна площади поперечного сечения троса.

А внутри-то пусто!

Если элемент конструкции работает также на изгиб (см., например, локтевую кость на рис. 31), то задача поиска максимальной прочности при заданной массе становится более сложной.

Предположим, что горизонтальная балка заданной длины должна поддерживать определенный груз (рис. 32). В этом случае сопротивление балки изгибу очень сильно зависит от формы ее поперечного сечения. Мы рассмотрим несколько простых профилей этого сечения и попробуем выяснить, при каком

из них балка, способная выдержать заданный груз, может иметь наименьший вес. Как показано на рис. 32, а, балка изгибается под действием силы так, что ее верхние слои сжимаются, а нижние растягиваются. При этом в середине балки существует слой (а точнее поверхность), длина которого не изменяется при изгибе балки. Этот нейтральный слой на рис. 32, а отмечен штриховой линией. Материал, находящийся

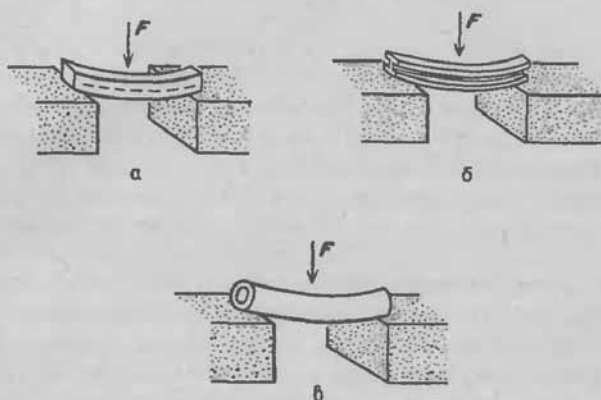


Рис. 32. Поиск оптимальной конструкции балки, сопротивляющейся силе F

в этом слое, не работает (т. е. не деформируется), а лишь утяжеляет балку. Поэтому часть материала около этого нейтрального слоя можно удалить без большого ущерба для прочности балки, работающей в таких условиях.

Вот мы и нашли одно из решений задачи минимизации массы конструкции при сохранении заданной прочности (рис. 32, б). Это решение, однако, приемлемо только для балок с прямоугольным сечением. Кости же скелета имеют, как правило, круглое (или почти круглое) сечение. Для них — очевидно, из этих же соображений — оптимальной конструкцией будет кость с частично отсутствующей «сердцевинкой», так как цилиндрический слой около оси кости не претерпевает существенных деформаций при ее изгибе и только увеличивает массу (рис. 32, в).

Естественно, что и Природа в процессе эволюции использовала такой способ уменьшения массы человека и животных при сохранении прочности их скелета. Наиболее отчетливо это проявилось у птиц, которые больше других животных заинтересованы в уменьшении своей массы. На это впервые обратил внимание в 1679 г. итальянский физик Дж. Борелли, отметив, что «...тело птицы непропорционально легче, чем у человека или

у любого четвероногого..., так как кости у птиц пористые, полые с истонченной до предела стенкой». Например, у птицы фрегата, имеющей размах крыльев около 2 м, скелет имеет массу всего только 110 г. Однако и у бескрылых животных кости внутри тоже полые. Измерения показывают, например, что для самой крупной трубчатой кости скелета — бедренной — отношение внутреннего диаметра поперечного сечения к внешнему у лисицы, человека, льва и жирафа примерно равно 0,5–0,6, что дает возможность всем животным (и нам, конечно) приблизительно на 25 % уменьшить массу скелета при сохранении той же прочности.

Запас прочности

Прежде чем хвалить Природу за ее осведомленность в вопросах сопротивления материалов, посчитаем, достаточно ли прочны наши кости. В табл. 2 приведены значения критических напряжений, при которых нарушается целостность различных материалов, испытанных на сжатие и растяжение, а также их модули Юнга. Как это не удивительно, но кость по

Таблица 2

Механические характеристики различных материалов

Материал	Прочность на сжатие, Н/мм ²	Прочность на растяжение, Н/мм ²	Модуль Юнга × 10 ² Н/мм ²
Сталь	552	827	2070
Кость	170	120	179
Гранит	145	4,8	517
Фарфор	552	55	—
Дуб	59	117	110
Бетон	21	2,1	165

своей прочности уступает только твердым сортам стали и оказывается гораздо прочнее ставших образцами прочности гранита и бетона. Чем же объясняется такая высокая прочность костного материала?

Кость — композиционный материал и состоит из двух совершенно различных компонентов — коллагена и минерального вещества. Известным примером композиционного материала служит стеклопластик, представляющий собой смесь стеклянных волокон и смолы. Коллаген, входящий в состав кости, — это один из главных компонентов соединительной ткани (из него в основном состоят все наши сухожилия). Большая часть второго, минерального компонента кости — соли каль-

ция. Атомы кальция составляют 22% общего количества атомов в кости. Следует отметить, что в остальных тканях тела (мышцах, мозге, крови и т. д.) количество атомов кальция близко к 2—3%. Так как кальций — самый тяжелый из химических элементов, содержащихся в нашем организме в больших количествах, то преимущественная локализация его в костях делает их ясно видимыми при исследовании с помощью рентгеновских лучей.

Можно легко удалить любой из главных компонентов кости, практически не изменяя ее формы. Если, например, подержать достаточно долго кость в 5%-ном растворе уксусной кислоты, то весь неорганический компонент (в том числе и соли кальция) в ней растворится. Оставшаяся кость, состоящая в основном из коллагена, станет эластичной, как резиновый жгут, и ее можно будет свернуть в кольцо. Наоборот, если сжечь кость, то весь коллаген сторит, а неорганический компонент останется.

Причиной высокой прочности кости является ее композиционная природа. Многие обычные (некомпозиционные) материалы, обладая большой твердостью, очень хрупки. Каждый видел, как ломается стекло. От места, где по стеклу ударили, разбегаются трещины, которые и раскалывают лист. Если трещины не успевают образоваться, как это происходит при ударе пули, то лист стекла остается целым, за исключением области, куда был нанесен удар. Таким образом, прочность многих материалов была бы гораздо выше, если бы их структура препятствовала возникновению и распространению трещин. Наличие в кости коллагена, обладающего высокой эластичностью, служит преградой для распространения в ней трещин. В то же время твердость кости обеспечивается кристаллами минерального вещества, отложившимися на поверхности коллагеновых нитей. На композиционную природу кости указывает низкое значение ее модуля Юнга по сравнению с однородными материалами, обладающими такой же твердостью (см. табл. 2).

Какой же запас прочности у наших костей? Средняя часть плечевой кости человека имеет площадь поперечного сечения около $3,3 \text{ см}^2$. Используя данные, приведенные в табл. 2, легко показать, что максимальный вес груза, который может удерживать эта кость, находясь в вертикальном положении и работая на сжатие, близок к 60000 Н. В то же время можно показать, что максимальная сила, которую может выдержать та же кость, если эта сила приложена к ее свободному концу перпендикулярно оси, будет близка к 5500 Н, считая внешний диаметр кости равным 28 мм, внутренний — 17 мм, а длину 200 мм.

Кость под током

Кость издавна использовали для изготовления самых различных инструментов. Причиной такого широкого применения кости является ее устойчивость к внешним воздействиям. Однако в живом организме кость удивительно изменчива — ведь это живая ткань нашего организма. В течение всей жизни старые костные клетки отмирают, а новые приходят им на смену. Особенно хорошо это заметно в течение первых тридцати лет жизни, когда происходит рост костей нашего скелета. Известно, что кость растет там, где на нее действует нагрузка, и рассасывается там, где ее нет. Было показано, что пациенты, находящиеся все время в постели без движения, теряют около 0,5 г кальция в день, что говорит об уменьшении массы их костей. В первых космических полетах в условиях невесомости космонавты теряли до 3 г кальция в день, и поэтому многие специалисты сомневались в возможности длительных космических полетов. Однако в дальнейшем были разработаны специальные программы физических тренировок, создающие необходимую нагрузку на костную ткань, которые привели к значительному уменьшению потерь кальция в условиях невесомости.

Каким образом кость может изменять свою форму и массу в зависимости от величины действующей нагрузки? Важную роль в этой цепи саморегуляции играют изменения электрического поля в костной ткани. Как было показано, кость обладает пьезоэлектрическими свойствами, и поэтому ее деформация сопровождается возникновением электрического поля. При этом растягиваемая поверхность кости всегда заряжается положительно по отношению к сжимаемой. Если кость работает на изгиб, как это изображено на рис. 33, то вогнутая ее поверхность заряжается отрицательно, а выпуклая — положительно. Напряженность электрического поля при обычных нагрузках, как правило, не превышает 0,5 В/см. С другой стороны, данные клинических наблюдений указывают на то, что при длительных деформациях, аналогичных той, которая изображена на рис. 33, кость способна изменять свою форму, «доставляя» костную ткань в вогнутых участках и разрушая в выпуклых. В результате кость выпрямляется.

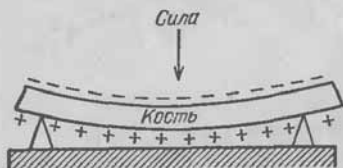


Рис. 33. Электрические заряды, возникающие на поверхности кости при ее деформации

Сопоставление этих данных с упомянутыми выше результатами электроизмерений привело к гипотезе о влиянии электрического поля на процесс новообразования костной ткани. Эта гипотеза была проверена сначала в экспериментах на животных. Оказалось, что при длительном (несколько месяцев) пропускании электрического тока через кость масса костного вещества увеличивается вблизи отрицательного электрода. Необходимая для этого напряженность поля близка к той, которая возникает при естественных деформациях кости.

Действие электрического поля на рост костной ткани можно объяснить следующим образом. Известно, что в процессе образования кости сначала появляются новые коллагеновые нити, которые потом обрастают кристаллами минерального вещества. Было показано, что ориентация коллагеновых нитей и их слипание может ускоряться в электрическом поле; при этом слипшиеся под действием внешнего поля нити ориентируются перпендикулярно к его силовым линиям вблизи отрицательного электрода. Процесс слипания и ориентация коллагеновых нитей становятся заметными уже через 5 минут после включения электрического поля при токах, сравнимых с теми, которые были обнаружены в деформированной кости. Поэтому очевидно, что электрическое поле, возникающее при деформации кости вследствие пьезоэффекта, способно ориентировать обра-

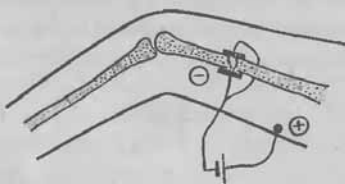


Рис. 34. Электролечение переломов костей

зующиеся коллагеновые нити и вызывать рост костной ткани.

С 1971 г. в некоторых клиниках стали успешно применять электрическое поле для лечения костных переломов у людей. Так как этот метод связан с вживлением под кожу специальных электродов (рис. 34), его применяют только в тех случаях,

когда обычное лечение (с фиксацией) не дает положительного эффекта в течение нескольких лет. Результаты электролечения превзошли все ожидания. У 84% больных пропускание постоянного тока (10–20 мкА) через 3 месяца приводило к интенсивному срастанию кости в месте перелома.

Физика карате

Прекрасной иллюстрацией прочности костей человека может служить популярный сейчас вид спортивных упражнений — карате. Изображение каратейста, разбивающего крепкие бруски дерева или бетона, обошло страницы многих

журналов. Тем не менее тому, кто видит это впервые, кажется, что это мистификация. Однако даже новичок в карате после недолгой тренировки сможет легко разбить голой рукой сначала один брусок дерева, а потом и целую их стопку.

Приемы японского стиля карате, который сейчас практикуется, были разработаны на острове Окинава. Завоевав остров в XVII веке, японцы отобрали у местных жителей все виды оружия, запретили его производство и импорт. Чтобы защитить себя, окинавцы разработали систему приемов борьбы с помощью пустой (кара) руки (те). Методы карате значительно отличаются от приемов западных видов самообороны без оружия. Западный боксер передает большой импульс всей массе своего противника, сбивая его с ног, тогда как каратеист концентрирует свой удар на очень малом участке тела и старается завершить его на глубине не более 1 см, не делая при этом длинных махов руками. Поэтому удар каратеиста легко может разрушать ткани и кости противника, на которые он направлен. Хорошо натренированный каратеист может в течение нескольких миллисекунд передавать в ударе мощность в несколько киловатт.

Возникает вопрос, как может голая рука разбивать такие прочные предметы, как дубовые или бетонные бруски, не ломаясь сама? Сначала попробуем оценить энергию W_p , необходимую для разрывания бруска. Используя закон Гука для деформации бруска и формулу для потенциальной энергии, запасенной в сжатой пружине, можно получить выражение для W_p :

$$W_p = \frac{V}{2} \cdot \frac{T^2}{E}, \quad (10)$$

где V — объем бруска, T — максимальное напряжение, которое выдерживает материал бруска и E — модуль Юнга. Формула (10) подтверждает интуитивные соображения, что чем больше брусок, тем труднее его разорвать. Из той же формулы следует, что чем эластичнее материал бруска, тем труднее его разорвать, так как большая энергия тратится на его растяжение. Как правило, в своих показательных выступлениях каратеисты используют бетонные кирпичи размером $0,4 \times 0,2 \times 0,05$ м. Принимая во внимание данные из табл. 2 и формулу (10), можно получить, что для таких брусков $W_p \approx 0,55$ Дж. Скорость движущейся руки каратеиста составляет приблизительно 12 м/с, а ее масса — 0,7 кг. Поэтому энергия, которую передает рука в момент удара, близка к 50 Дж. Таким образом, рука каратеиста обладает достаточным запасом энергии, чтобы разрушить брусок из бетона.

То что рука каратеиста не ломается при ударе о бетонный брусок, частично объясняется гораздо большей прочностью кости по сравнению с бетоном. Высокоскоростная киносъемка кулака каратеиста в момент удара показала, что его замедление при соприкосновении с бруском составляет примерно -4000 м/с^2 . Поэтому сила, действующая со стороны бруска на кулак, масса которого $0,7 \text{ кг}$, должна быть равна 2800 Н . Если весь кулак в момент удара заменить костью длиной 6 см и диаметром 2 см , фиксированной в двух крайних точках, а удар о брусок моделировать силой, действующей на ее середину, то в таких условиях кость может выдержать 25000 Н . Это приблизительно в 8 раз больше, чем сила, действующая на кулак каратеиста при разламывании бетонных брусков. Однако возможности у руки каратеиста противостоять таким ударам еще больше, так как в отличие от бетонного бруска она не поддерживается по краям и удар не приходится точно в середину. Кроме того, между костью и бруском бетона всегда находится эластичная ткань, амортизирующая удар.

Итак, ссылаться на хрупкость наших костей, оправдывая свою нерешительность, мы не вправе. Они не подведут.

А сухожилия зачем?

Многие из тех движений, которые мы совершаем, бывают периодическими. К ним относятся ходьба, бег, катание на лыжах, коньках, приседания и т. д. Во время этих движений различные части тела движутся неравномерно. Например, при беге или ходьбе каждая из ног попеременно уменьшает свою скорость до нуля, соприкасаясь с землей и тормозя при этом перемещение тела (рис. 35, а). В последующем

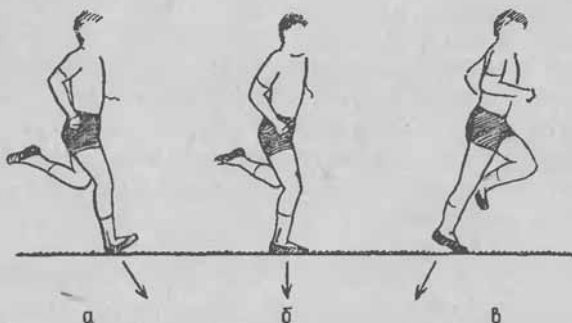


Рис. 35. Направление силы (обозначено стрелкой), действующей со стороны бегуна на землю, в различные фазы бега: а — фаза торможения, б — равномерное движение; в — фаза ускорения

та же нога, отталкиваясь от земли, ускоряет это перемещение (рис. 35, в). Для того чтобы заставить автомобиль двигаться подобным образом, нам нужно было бы с частотой около 1 Гц нажимать то на акселератор, то на тормоз. Естественно, что расход горючего при таком импульсном характере движения резко возрастает, так как часть кинетической энергии автомобиля при торможении переходит в тепло. Неужели бег человека и животных так же неэкономичен, как движение этого гипотетического автомобиля?

Конечно, нет. Были проведены эксперименты, в которых испытуемый бежал по специальной тензометрической платформе, позволяющей регистрировать все составляющие сил, действующих на него. Из этих данных и одновременной киносъемки бега можно было оценить энергетические затраты бегуна, предполагая, что потери кинетической энергии, происходящие в фазе торможения, полностью переходят в тепло.

С другой стороны, истинные энергетические затраты можно было вычислить, измеряя скорость потребления бегуном кислорода, так как известно, сколько энергии выделяется в организме при потреблении 1 г кислорода. Когда получили обе эти оценки, оказалось, что истинные энергетические затраты во время бега в 2—3 раза меньше тех, которые были вычислены по результатам тензометрических измерений. Таким образом, предположение, что вся кинетическая энергия в фазе торможения полностью переходит в тепло, несправедливо. Часть этой энергии в течение отрезка времени $a - b$ (см. рис. 35) хранится в эластичных тканях ног в виде потенциальной энергии их деформации и переходит опять в кинетическую в фазе b , подобно тому, как это происходит при отскакивании резинового мяча от стены.

Тканями, которые играют роль своеобразных пружин и могут запасать механическую энергию, являются мышцы конечностей и сухожилия, соединяющие их с костями. Сухожилия в большей степени, чем мышцы, годятся для хранения потенциальной энергии, так как силы внутреннего трения в них очень малы, и около 90% этой энергии может быть обратно преобразовано в кинетическую энергию. Кроме того, сухожилия обладают большей жесткостью, чем мышцы, и могут быть растянуты на 6% своей исходной длины без заметного повреждения, в то время как мышцы — только на 3%. Все эти свойства сухожилий делают их основными запасниками механической энергии во время бега и других циклических движений.

Свойства сухожилий более или менее одинаковы у всех животных, однако конечности копытных, например, овец и лошадей, наиболее приспособлены для хранения механической

энергии. Некоторые мышцы в нижних частях ног этих животных состоят практически целиком из одних сухожилий. Самым выразительным примером такого использования сухожилий могут служить нижние части конечностей верблюда, почти лишенные мышечных волокон (рис. 36). В ноге человека самым мощным является ахиллово сухожилие, на которое при беге может действовать растягивающая сила до 4000 Н.

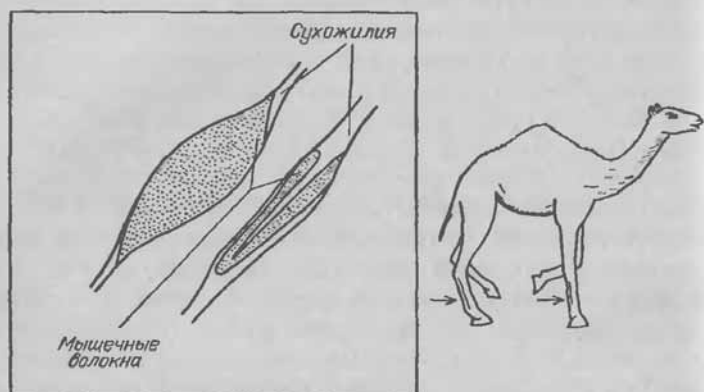


Рис. 36. Слева — различные виды мышц, приспособленные для сокращения и запасания механической энергии. Справа — стрелками указано расположение мышц, служащих запасниками механической энергии при беге у верблюда

Каждый может сам легко убедиться, что механическая энергия действительно запасается в наших ногах, как в пружинах. Для этого попробуйте присесть, сильно сгибая колени. Вы сразу заметите, что подниматься гораздо легче, если выпрямлять ноги сразу, чем если задерживаться на секунду и более в положении с согнутыми ногами. Это можно объяснить тем, что при сгибании колен часть мышц напряжена, контролируя движение вниз, и их сухожилия растянуты. Если перед подъемом сухожилиям не дать возможность укоротиться, запасенная в них потенциальная энергия перейдет в кинетическую. Если же позволить им укоротиться еще до подъема, то эта энергия перейдет в тепло. Такие же опыты были поставлены на испытуемых, у которых измеряли потребление кислорода. Их заставляли в одном случае присесть и распрямляться сразу после полного сгибания колен, а в другом — после полторасекундной задержки. Результаты подтвердили субъективное впечатление: в первом случае испытуемый потреблял кислород на 22% меньше.

МЕХАНИКА СЕРДЕЧНОГО ПУЛЬСА

Сердце ... сжимаясь и расширяясь поочередно для выгона и принятия крови, рождает пульс или бой, отзывающийся во всех боевых жилах тела.

В. И. Даль. Толковый словарь

Сердце... Даже происхождение этого слова говорит о положении этого органа в нашем организме. Сердце, сердцевина, середина — все это однокоренные слова. Еще первобытный человек, разделывая туши животных, наверняка обращал внимание на находящийся в середине груди мышечный мешок, который мог ритмически сокращаться в течение нескольких минут в теле бездыханной жертвы. Кажущаяся одновременность смерти и остановки сердца стала, по-видимому, причиной того, что сердце человека начали отождествлять с его душой. Поэтому в одном из самых ранних литературных памятников, дошедших до нас, — «Одиссее» Гомера — мы можем уже найти словосочетания «скорбеть сердцем», «наполнить сердце отвагой», «желание сердца» и т. д.

Изучать работу сердца стали гораздо позднее, и только в 1628 г. английский врач Вильям Гарвей установил, что сердце служит насосом, прокачивающим кровь по сосудам. Гарвей подсчитал количество крови, посылаемой сердцем при каждом сокращении. Оказалось, что масса крови, выбрасываемой сердцем в артерии в течение двух часов, значительно превышает массу человеческого тела. Отсюда Гарвей сделал вывод, что в сердце, играющее роль гидравлического насоса, многократно возвращается одна и та же кровь. В качестве модели сердца Гарвей использовал не насос с обычным клапаном, а специальный насос, применявшийся в его время для откачивания воды из шахт.

Открытие Гарвея вызвало длительную и острую дискуссию, так как до этого со времен Аристотеля считали, что движение крови в организме происходит из-за непрерывного ее образования (прилива) и исчезновения (отлива). Даже выдающийся французский физик и математик Рене Декарт, согласившись

с теорией кровообращения Гарвея, не разделяя его мнения о роли сердца в этом процессе. Декарт рассматривал сердце как нечто такое, что теперь можно было бы сравнить с паровой машиной или даже с двигателем внутреннего сгорания. Он считал сердце источником теплоты, подогревающим кровь во время ее прохождения через него и поддерживающим тепло во всем теле. По его мнению, с самого начала жизни эта теплота сосредоточивается в стенках сердца. При этом, когда кровь входит в полость сердца, то она сразу вскипает в нем и дальше уже в виде пара входит в легкие, которое постоянно охлаждается воздухом. В легком пары «сгущаются и снова обращаются в кровь».

Артерии и пульс

Сейчас все мы знаем, что наше сердце — это насос, работающий в импульсном режиме с частотой около 1 Гц. Во время каждого импульса, длящегося примерно 0,25 с, сердце взрослого человека успевает вытолкнуть из себя в аорту около 0,1 дм³ (0,1 л) крови (рис. 37). Кровь из аорты попадает в более

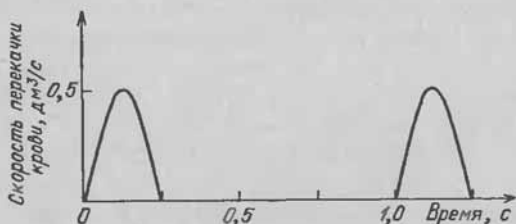


Рис. 37. Производительность сердца как насоса

узкие сосуды — *артерии*, доставляющие кровь на периферию. Интересно происхождение слова «артерия». Это слово пришло к нам из греческого языка, в переводе с которого оно означает ... воздушный тракт. Известно, что у умерших животных большая часть крови находится в венах — сосудах, по которым кровь возвращается обратно к сердцу. Поэтому вены у трупов разбухшие, а артерии — сплюснутые. Если такую артерию надрезать, то она сразу принимает цилиндрическую форму и наполняется воздухом. Это, по-видимому, и явилось причиной столь странного названия для кровеносного сосуда.

Кровь — это суспензия различных клеток в водном растворе. Большую часть клеток крови (ее форменных элементов) составляют *эритроциты*. Они занимают около 45% ее объема, а в каждом кубическом миллиметре крови их насчитывается примерно 5 миллионов. Объем, занимаемый остальными фор-

менными элементами, не превышает 1%. Внутри эритроцитов находится гемоглобин — комплекс белка глобина с органической группой (гемом), содержащей атом железа. Именно гемоглобин придает эритроцитам (и всей крови) их красный цвет, а способность гемоглобина обратимо связываться с кислородом обеспечивает большую кислородную емкость крови*). Один литр крови, лишенной форменных элементов, может связать лишь 3 мл кислорода (при атмосферном давлении), в то время как литр нормальной крови — 200 мл. Это и позволяет крови выполнять свою основную функцию — снабжать клетки организма кислородом.

Эритроциты представляют собой очень гибкие двояковогнутые диски (рис. 38) и состоят из очень тонкой (7,5 нм) мембраны и жидкого содержимого — почти насыщенного раствора

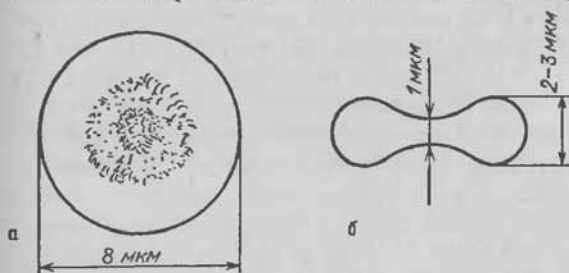


Рис. 38. Эритроцит: а — вид сверху; б — сбоку

гемоглобина. Несмотря на то, что диаметр эритроцитов около 8 мкм, они могут проходить, не разрушаясь, через капилляры с диаметром 3 мкм. При этом они сильно деформируются, становясь похожими на купол парашюта или сворачиваясь в трубочку. В результате поверхность соприкосновения эритроцита со стенкой капилляра увеличивается (по сравнению с движением недеформированного эритроцита), и скорость газообмена — тоже.

Чем объясняется способность эритроцитов легко деформироваться? Можно показать, что тело сферической формы имеет при заданном объеме минимальную поверхность. Это значит, что если бы эритроцит имел сферическую форму, то при любых деформациях площадь его мембраны должна была бы увеличиться. И, следовательно, гибкость таких сферических эритроцитов ограничивалась бы жесткостью их клеточной

*) Одним из тех, кто изучал механизм, посредством которого кровь отдает кислород тканям организма, был Христиан Бор, отец известного физика Нильса Бора. Открытая им зависимость кислородной емкости крови от концентрации водородных ионов до сих пор называется эффектом Бора.

мембраны. Так как нормальный эритроцит имеет несферическую форму, то его деформация может не сопровождаться изменением площади поверхности мембраны, и поэтому он легко может принимать самую разную форму.

Описана болезнь крови, именуемая наследственным сфероцитозом, при которой эритроциты имеют сферическую форму, а диаметр — около 6 мкм. Мембрана таких эритроцитов при движении через тонкие капилляры все время находится в напряженном состоянии и часто разрывается. В результате количество эритроцитов в крови этих больных уменьшено, они страдают анемией.

Движение крови по сосудам — процесс довольно сложный. Стенка аорты, как и всех артерий, обладает высокой эластичностью: ее модуль Юнга в 10^5 раз меньше модуля Юнга металлов. Поэтому, когда кровь поступает в аорту, она начинает расширяться и расширяется до тех пор, пока приток крови не прекратится. После этого силы упругости растянутой стенки аорты, стремясь вернуть ее к первоначальным размерам, выжимают кровь в более удаленный от сердца участок артерии (обратному току препятствует клапан). Этот участок артерии растягивается, и все повторяется сначала. Если регистрировать деформацию стенки артерии одновременно в двух разноудаленных от сердца точках, то окажется, что максимальных значений эта деформация достигает в разные моменты времени. И чем дальше от сердца расположена точка регистрации, тем позже деформация сосуда в данной точке достигнет своего максимума. Поэтому после каждого сокращения сердца вдоль артерии в направлении от сердца к периферии пробегает волна деформации, подобно тому, как распространяются волны по натянутой струне или на поверхности воды от брошенного в нее камня. И если на артерию, находящуюся вблизи поверхности тела (например, у запястья), положить палец, то он будет ощущать эти волны в виде толчков (пульса), о которых так красочно написано в эпиграфе к этой главе.

Здесь следует отметить, что скорость распространения волны деформации кровеносного сосуда может значительно отличаться от скорости распространения волны сжатия в крови. Последняя, очевидно, равна скорости распространения звука и составляет несколько сотен метров в секунду, тогда как волны деформации проходят за секунду не более нескольких метров.

Измерять частоту, ритмичность и наполненность (амплитуду) пульса люди научились задолго до того, как стало известно его происхождение. Первые упоминания об измерении пульса у человека датируются III тысячелетием до н. э., когда китай-

ский император Хоам-Ту с придворным врачом Ли-Пе использовали регистрацию пульса для постановки диагноза. Простота измерения пульса (не нужно никаких приборов, кроме секундомера) делает его одним из основных показателей состояния здоровья и в настоящее время.

Скорость пульсовой волны

Распространяющаяся вдоль артерии волна деформации ее стенок получила название пульсовой волны. Измерить скорость распространения пульсовой волны удалось лишь в начале XX века, когда появились первые безынерционные регистрирующие приборы. Значение этой скорости, как правило, лежит в пределах от 5 до 10 м/с и более, что в 10 раз превышает среднюю скорость движения крови по кровеносным сосудам. Оказалось, что скорость распространения пульсовой волны зависит от упругости артериальной стенки и поэтому может служить показателем ее состояния при различных заболеваниях. Рассмотрим подробнее процесс распространения пульсовой волны и попробуем найти математическое выражение для ее скорости.

Пусть артерия с внешним диаметром d представляет собой достаточно длинный (чтобы можно было пренебречь концевыми эффектами) цилиндр со стенками толщиной h , сделанными из материала с модулем упругости Юнга E (рис. 39). Предположим, что давление P крови в точке, удаленной на расстояние x_0 от сердца, изменяется во времени так, как это изображено на рис. 40, а θ — скорость распространения пульсовой волны.



Рис. 39. Схематическое изображение артерии

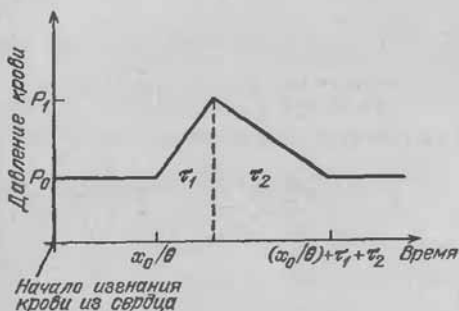


Рис. 40. Постулируемое в модели изменение давления крови в точке артерии, отстоящей на x_0 от сердца

Если считать, что пульсовая волна движется вдоль сосуда без затухания со скоростью θ , то распределение давления по его длине будет иметь вид, изображенный на рис. 41. Из этого рисунка следует, что кровь в данной точке артерии будет двигаться только тогда, когда через эту точку будет проходить пульсовая волна. Действительно, такое импульсное движение крови имеет место в крупных артериях, отходящих от сердца, где затуханием пульсовой волны можно пренебречь. Распростране-

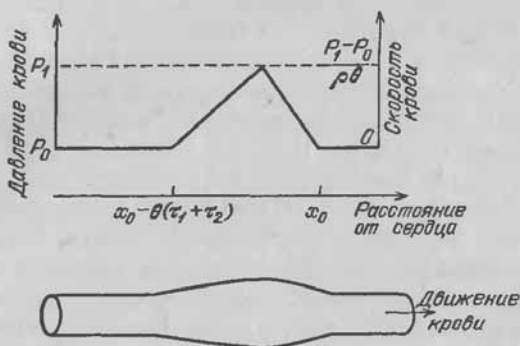


Рис. 41. Вверху — распределение давления и скорости крови вдоль артерии спустя x_0/θ после начала изгнания крови из сердца в аорту. Внизу — схематическое изображение расширения артерии при распространении пульсовой волны

ние пульсовой волны в таких сосудах мы и рассмотрим.

В момент времени x_0/θ , отсчитываемый от начала сокращения сердца, на массу крови, находящуюся между поперечными сечениями $x_0 - \theta\tau_1$ и x_0 вдоль оси артерии, будет действовать сила, равная разности сил давления, приложенных к этим поперечным сечениям: $(P_1 - P_0) \frac{\pi d^2}{4}$. Так как масса крови между сечениями равна $\rho\theta\tau_1 \cdot \frac{\pi d^2}{4}$, то из второго закона Ньютона мож-

но получить величину ускорения этой массы крови $a_+ = \frac{P_1 - P_0}{\rho\theta\tau_1}$, где ρ — плотность крови.

Если пренебречь скоростью движения крови, малой по сравнению со скоростью распространения пульсовой волны (см. выше), то масса крови вблизи точки x_0 в течение времени τ_1 будет двигаться с ускорением a_+ , после чего движение крови начнет замедляться, а соответствующее отрицательное ускорение (a_-) станет равным $a_- = -\frac{P_1 - P_0}{\rho\theta\tau_2}$. В результате за интер-

вал времени τ_1 , когда давление в точке x_0 росло, кровь, находящаяся в этой области, увеличила свою скорость с нуля до $a_+ \tau_1$. За следующий отрезок времени τ_2 скорость крови в данной точке уменьшится на $\frac{P_1 - P_0}{\rho \theta}$ и вернется к нулю. Поэтому распределение скорости вдоль сосуда в момент времени x_0/θ будет иметь вид, изображенный на рис. 41.

Почему объем крови между сечениями $x_0 - \theta(\tau_1 + \tau_2)$ и x_0 в интервале времени между $x_0/\theta - \tau_1 - \tau_2$ и x_0/θ увеличивается? Очевидно, потому, что количество крови, притекающей в этот участок артерии слева, превышает количество оттекающей. В нашем случае скорость крови, оттекающей из участка артерии, в течение этого интервала времени была равна нулю. В то же время скорость притекающей крови всегда была отлична от нуля, а ее среднее значение за этот интервал времени составило $\frac{P_1 - P_0}{2\rho\theta}$. Таким образом, в течение интервала времени $\tau_1 + \tau_2$ скорость притока крови в вышеуказанный участок артерии превышает скорость оттока в среднем на $\frac{P_1 - P_0}{2\rho\theta}$.

Так как кровь практически несжимаема, то происходящее увеличение объема ΔV можно получить, умножив превышение скорости притока над скоростью оттока на площадь поперечного сечения сосуда и интервал времени

$$\Delta V = \frac{P_1 - P_0}{2\rho\theta} \cdot \frac{\pi d^2}{4} (\tau_1 + \tau_2). \quad (11)$$

С другой стороны, если считать, что диаметр расширенного участка артерии увеличился в среднем на Δd по сравнению с остальной ее частью, то, пренебрегая $(\Delta d)^2$ по сравнению с $d \cdot \Delta d$, имеем

$$\Delta V = \frac{\pi \theta d \cdot \Delta d}{2} (\tau_1 + \tau_2). \quad (12)$$

Приравнявая (12) и (11), получаем следующее выражение для скорости распространения пульсовой волны:

$$\theta = \left(\frac{P_1 - P_0}{\Delta d/d} \cdot \frac{1}{4\rho} \right)^{1/2}. \quad (13)$$

В выражение (13), полученное нами из законов кинематики и динамики движения крови по сосуду, входят относительная деформация стенок сосуда $\Delta d/d$ и увеличение давления крови в нем, $P_1 - P_0$. Очевидно, что отношение этих двух величин можно найти, если использовать закон Гука, который, как из-

вестно, связывает величину относительной деформации материала с силой, вызывающей эту деформацию. Окончательное выражение для скорости распространения пульсовой волны

$$\theta = \sqrt{\frac{Eh}{\rho d}} \quad (14)$$

Подстановка $h/d = 0,1$, $E = 10^6$ Н/м² и $\rho = 10^3$ кг/м³ в (14) дает значение $\theta \approx 10$ м/с, которое близко к среднему экспериментально измеренному значению скорости распространения пульсовой волны.

Анатомические исследования показывают, что величина h/d мало изменяется от человека к человеку и практически не зависит от типа артерии. Поэтому, учитывая постоянство h/d , можно считать, что скорость пульсовой волны изменяется только при изменении упругости стенки артерии, ее модуля Юнга. С возрастом, а также при заболеваниях, сопровождающихся увеличением E стенки артерий (гипертонии, атеросклерозе), θ может увеличиваться почти в 2–4 раза по сравнению с нормой (см. табл. 3). Это позволяет использовать измерение θ при постановке диагноза.

Таблица 3

Зависимость скорости распространения пульсовой волны (в м/с) по грудному отделу аорты человека от возраста и давления крови

Возраст, годы	Среднее давление крови, кПа			
	6,5	13	19,5	26
20–24	3,3	3,6	4,5	5,7
36–42	3,5	4,9	6,7	8,9
71–78	4,6	7,6	11,1	14,7

Интересно, что впервые формула (14) для скорости распространения пульсовых волн в артериях была выведена знаменитым английским ученым Томасом Юнгом в 1809 г. Т. Юнг, которого сейчас помнят, главным образом, как создателя волновой теории света, а еще потому, что его именем назван модуль упругости материалов, был также автором классических работ по теории кровообращения, в том числе и работ по распространению пульсовых волн в артериях. Это была поистине незаурядная личность. Известно, что уже в двухлетнем возрасте он умел читать, а к 14 годам в совершенстве владел десятью языками, играл чуть ли не на всех музыкальных инструментах и владел навыками циркового артиста. Всю жизнь он совмещал две профессии — практикующего врача и физика.

Отражение пульсовых волн

Как и все волны, пульсовые волны в артериях обладают способностью отражаться от тех мест, где условия их распространения изменяются. Такими местами для пульсовых волн являются области разветвления артерий (рис. 42, а). Отраженная от места ветвления волна складывается с первичной, и в результате кривая изменения давления крови в сосуде становится двухгорбой (рис. 42, б). По интервалу между максимумами на кривой давления и известной скорости распространения пульсовой волны можно оценить расстояние, на котором находится место ветвления от точки регистрации давления.

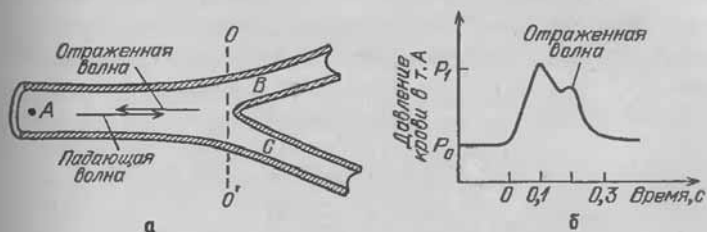


Рис. 42. Возникновение отраженной пульсовой волны в месте разветвления артерии: а — разрез ветвящейся артерии; б — изменение артериального давления при наличии отраженной волны

Иногда кривая изменения давления в кровеносном сосуде имеет больше двух максимумов, что указывает на множественный характер отражения пульсовой волны.

Отраженная пульсовая волна, так же как и первичная, сопровождается деформацией артериальной стенки. Но если энергия упругой деформации стенок, вызванная распространением первичной волны, потом переходит в кинетическую энергию движения крови от сердца к периферии, то отраженная волна препятствует нормальному току крови. Поэтому отражение пульсовых волн затрудняет нормальную работу нашей системы кровообращения.

От чего зависит амплитуда отраженной пульсовой волны? Пусть пульсовая волна встречает на своем пути разветвление, сходное с изображенным на рис. 42. Тогда изменение давления ΔP в месте ветвления должно равняться сумме давлений, создаваемых падающей ($\Delta P_{\text{пад}}$) и отраженной ($\Delta P_{\text{отр}}$) волнами, т. е.

$$\Delta P_{\text{пад}} + \Delta P_{\text{отр}} = \Delta P. \quad (15)$$

Очевидно, что масса крови, притекающей к месту ветвления с пульсовой волной, должна быть равна сумме масс, оттекаю-

щих с пульсовыми волнами по артериям B и C^*), что можно записать в виде

$$M_{\text{пад}} - M_{\text{отр}} = M_B + M_C, \quad (16)$$

где $M_{\text{пад}}$ и $M_{\text{отр}}$ — массы крови, переносимые в единицу времени через сечение OO' артерии A падающей и отраженной волнами соответственно, M_B и M_C — скорости массопереноса крови пульсовой волной в начале артерий B и C соответственно. Как было нами показано ранее (см. также рис. 41), изменение скорости крови во время пульсовой волны равно

$$\Delta v = \Delta P / \rho \theta, \quad (17)$$

где ΔP — изменение давления при распространении пульсовой волны. Следовательно, масса крови, переносимой пульсовой волной в единицу времени через поперечное сечение сосуда S , равна

$$M = \Delta v S \rho. \quad (18)$$

Учитывая (17) и (18), можно переписать (16) в виде

$$\frac{\Delta P_{\text{пад}}}{\theta_A} \cdot S_A - \frac{\Delta P_{\text{отр}}}{\theta_A} \cdot S_A = \frac{\Delta P}{\theta_B} \cdot S_B + \frac{\Delta P}{\theta_C} \cdot S_C, \quad (19)$$

где θ_A , θ_B и θ_C — скорости пульсовой волны по артериям A , B и C , а S_A , S_B и S_C — поперечные сечения этих артерий. Решая (19) и (15), получим

$$\frac{\Delta P_{\text{отр}}}{\Delta P_{\text{пад}}} = \frac{S_A / \theta_A - (S_B / \theta_B + S_C / \theta_C)}{S_A / \theta_A + S_B / \theta_B + S_C / \theta_C}, \quad (20)$$

откуда можно заключить, что отраженная волна отсутствует, если числитель правой части в (20) равен нулю. Если считать, что скорость распространения пульсовой волны не изменяется после ветвления, так как h/d и E остаются неизменными, то отраженная волна будет отсутствовать при

$$S_A = S_B + S_C. \quad (21)$$

Следует отметить, что большая часть разветвлений крупных артерий в той или иной степени удовлетворяет равенству (21), которое требует постоянства поперечного сечения кровеносного русла до и после ветвления. Однако в некоторых случаях этого равенства нет, и мы сейчас увидим, к чему это приводит.

*) Далее рассматривается только перенос крови пульсовой волной, т. е. не учитывается постоянная составляющая скорости движения крови, значение которой, очевидно, никак не влияет на процесс отражения пульсовой волны.

Аневризма

После каждого сокращения сердца в аорте увеличивается давление крови*), стенки ее растягиваются и по ним распространяется пульсовая волна. Это ритмическое растяжение стенок повторяется около 100000 раз в день и приблизительно 2,5 миллиарда раз в течение всей жизни. В принципе структура стенки аорты способна противостоять этим ритмическим гидравлическим ударам. Иногда, однако, стенка аорты не выдерживает и начинает расширяться, образуя аневризму. Однажды начавшись, расширение имеет тенденцию увеличиваться все больше, и наконец аневризма разрывается, что приводит к смерти. Вероятность возникновения аневризмы растет с возрастом.

Обычное место возникновения аневризмы — брюшная часть аорты, чуть выше ее разветвления (рис. 43). Считается, что аневризма возникает в области отражения пульсовой волны от места разветвления аорты. Как было показано выше (см. выражение (20)), амплитуда отраженной волны пропорциональна разности между площадями поперечного сечения сосуда до ветвления и суммарного сечения после ветвления. С возрастом эта разность увеличивается из-за сужения периферических артерий. В результате амплитуда отраженной пульсовой волны возрастает, что приводит к большему растяжению стенок аорты в этом месте.

Рост аневризмы — это проявление закона Лапласа, французского астронома и математика, открывшего зависимость между напряжением T , растягивающим стенку кровеносного сосуда (отношение силы к площади продольного сечения стенки сосуда), его радиусом R , давлением внутри сосуда P и толщиной его стенки h :

$$T = PR/h. \quad (22)$$

Чаще пользуются другой записью закона Лапласа, в левой части которой стоит произведение Th , численно равное силе,

*) Под «давлением» крови здесь и далее подразумевается разность между истинным ее давлением и атмосферным давлением. Именно эта разность и расширяет кровеносные сосуды, давая возможность крови протекать через них.



Рис. 43. Место возникновения аневризмы аорты (обозначено штрихом)

растягивающей стенку сосуда и приложенной к единице его длины. В этих случаях, полагая $Th = T'$, имеем следующую форму записи закона Лапласа:

$$T' = PR. \quad (22)$$

Из закона Лапласа следует, что при увеличении P должно увеличиваться и T , что приводит к растяжению стенки сосуда и увеличению его радиуса R . Но так как объем стенки аорты можно считать постоянным, то увеличение радиуса аорты должно сопровождаться утончением ее стенки. Поэтому при увеличении P отношение R/h тоже должно увеличиться, что должно привести к еще большему росту T , и т. д. Таким образом, любое повышение артериального давления, казалось бы, должно вызывать лавинообразный рост R и уменьшение h , ведущее к разрыву аневризмы. Почему же на самом деле это происходит в очень редких случаях и, как правило, только в пожилом возрасте?

Причина возникновения аневризмы — не только возросшая амплитуда артериального давления, но и изменение механических свойств артериальной стенки. У аорты человека внутренний диаметр около 2,5 см, а толщина стенки 2 мм. Эта стенка состоит из клеток, содержащих два основных типа упругих материалов: *эластин* и *коллаген*. В нерастянутой стенке сосуда

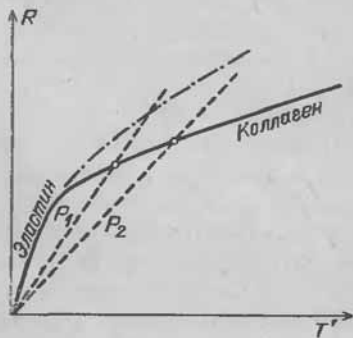


Рис. 44. Зависимость радиуса R аорты от напряжения T' , растягивающего ее стенки

коллагеновые волокна не распрямлены до конца. Поэтому легко растяжимый эластин определяет упругость стенки аорты при малых деформациях. При больших деформациях механические свойства стенки аорты определяются коллагеном, который обладает гораздо большей жесткостью, чем эластин. Поэтому зависимость радиуса аорты от напряжения T' , растягивающего ее стенки, может быть аппроксимирована двумя отрезками прямых и имеет вид, представленный на рис. 44. В пожилом возрасте свойства коллагена изменяются, он становится менее жестким, а стенка аорты — легко растяжимой (см. штрих-пунктирную кривую на рис. 44).

Зная упругие характеристики стенки аорты и закон Лапласа, мы теперь можем найти изменения радиуса сосуда при изменении давления крови в нем. Так как значение R должно соответ-

ствовать уравнению Лапласа (22) и упругости стенки аорты, при каждом P соответствующее значение R можно получить, если найти ординату точки пересечения сплошной (или штрихпунктирной) кривой на рис. 44 со штриховой прямой. При увеличении P наклон штриховой прямой, описывающей закон Лапласа, уменьшается и приближается к наклону «коллагенового» участка сплошной кривой. Когда они становятся равными, точка пересечения прямых отсутствует, что соответствует лавинообразному увеличению и разрыву аневризмы. У молодых людей такой наклон штриховой прямой может быть при давлении около 130 кПа (1000 мм рт. ст.), которое в 6–8 раз превышает их действительное артериальное давление. У пожилых людей жесткость стенки аорты может уменьшаться почти в 5 раз, а артериальное давление увеличиваться до 26 кПа (200 мм рт. ст.), что делает возникновение и разрыв аневризмы более реальным.

Кровообращение у жирафа и космическая медицина

Кто из нас не мечтал полететь в космос и увидеть Землю со стороны? К сожалению, лишь для немногих из нас эта мечта осуществится. Уж очень сложна и до сих пор опасна профессия космонавта. Тысячи, десятки тысяч людей готовят космический полет, решают проблемы, связанные с ним. Значительная часть таких проблем относится к новой области биологии — космической биологии.

Первое, с чем сталкивается космонавт при взлете, это ускорение, когда космический корабль быстро набирает скорость. Во время выведения корабля на орбиту искусственного спутника Земли на космонавта в течение почти 5 минут действует ускорение, значение которого может изменяться от g до $7g$. Другими словами, вес космонавта во время старта корабля может достигать семикратной величины. Действие ускорений на космонавта имеет также место при входе в плотные слои атмосферы при его возвращении на Землю. Естественно, что увеличение веса космонавта затрудняет его движения. Постарайтесь представить себе, как трудно будет поднять потяжелевшую в 7 раз руку, чтобы включить один из тумблеров на панели управления. Поэтому в периоды воздействия перегрузок на старте корабля и его торможении большинство операций, связанных с его управлением, должно быть автоматизировано.

Однако трудность выполнения различных движений при увеличении веса космонавта — это лишь одна сравнительно

легко переносимая сторона воздействия ускорений в космическом полете. Более опасны происходящие при этом смещения многих тканей и некоторых внутренних органов в направлении инерционных сил. Наглядным примером действия такого рода сил может служить падение стоящих в автобусе пассажиров при очень резком его торможении. Инерционные силы всегда направлены в сторону, противоположную ускорению тела. В зависимости от плотности внутренних органов, их положения, эластичности связей с окружающими тканями инерционные силы могут приводить к самым различным нарушениям функций организма.

Очевидно, что наиболее подвижной частью организма является кровь. Поэтому самые значительные изменения при воздействии ускорений возникают в системе кровообращения. Если ускорение направлено от таза к голове, действие инерционных сил приводит к оттоку крови из сосудов головы и ее приливу к органам нижней части туловища. В результате возможны расстройства зрения и даже обмороки. Если направленное таким образом ускорение действует в течение одной минуты, то его максимальное значение не должно превышать $3g$.

Если бы стенки кровеносных сосудов обладали абсолютной жесткостью, действие инерционных сил не приводило бы к перераспределению крови в организме. Все эффекты ускорений в системе кровообращения связаны с высокой растяжимостью стенок кровеносных сосудов; благодаря этой растяжимости изменение давления крови может изменять объем кровеносных сосудов и содержащейся в них крови.

Известно, что давление воды в сосуде, находящемся в гравитационном поле Земли, увеличивается с глубиной так, что погружению на 10 см соответствует рост давления на 1 кПа. Если сосуд движется с ускорением ng , то в направлении вектора этого ускорения давление воды будет уменьшаться на n кПа через каждые 10 см (рис. 45). Артериальное давление крови здорового человека на уровне сердца составляет 16–18 кПа. В положении сидя голова расположена приблизительно на

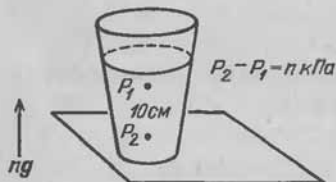


Рис. 45. Изменение разности гидростатического давления между двумя точками при ускорении жидкости

40 см выше уровня сердца, поэтому в отсутствие ускорений давление крови в крупных артериях головы составляет 12–14 кПа, и этого вполне достаточно для их растяжения. При движении

с ускорением $3g$ в направлении таз → голова артериальное давление в сосудах головы снижается еще на 12 кПа и становится практически равным атмосферному. Кровеносные сосуды спадаются, кровоток через них резко уменьшается. Поэтому при таких ускорениях клетки головного мозга начинают испытывать недостаток кислорода, что ведет к потере сознания.

По тем же причинам давление в сосудах нижних конечностей при ускорениях, направленных вверх, растет и может достигать 75 кПа при $3g$. Более чем четырехкратное увеличение артериального давления приводит к чрезмерному их расширению. В результате объем крови в нижних частях тела увеличивается, а в верхних — уменьшается. Кроме того, из сосудов нижней части тела под действием огромного давления через их стенки начинает просачиваться вода в окружающие ткани. Это приводит к разбуханию ног — отеку.

Как обеспечить нормальное кровообращение у космонавта и пилота реактивного самолета при действии ускорений? Самое простое решение — это расположить человека так, чтобы его размеры в направлении вектора ускорения были минимальны. Тогда артериальное давление в разных частях тела будет различаться незначительно и перераспределения крови не произойдет. Вот почему космонавты стартуют и приземляются, находясь в полулежачем положении.

Интересно, что к такому же выводу (лететь «лежа на боку») приходят герои романа Ж. Верна «Вокруг Луны», написанного в 1870 г. По-видимому, можно считать, что в этом романе великого французского писателя-фантаста впервые были затронуты основные проблемы космической медицины.

Но как быть пилотам реактивных самолетов? Выполняя резкое маневрирование, они не могут находиться в лежачем положении, так как им необходимо в это время управлять машиной.

А что если надеть на пилота плотно облегающий костюм, между внутренним и внешним слоями которого налита вода?! Тогда при ускорениях давление воды в любом участке такого костюма будет изменяться на ту же величину, что и давление в близлежащих кровеносных сосудах. Поэтому, несмотря на то, что внутри сосуда давление будет по-прежнему возрастать, он уже не сможет расширяться. Перераспределения крови не произойдет. Такой костюм получил название g -костюма и успешно применяется в космонавтике и сверхзвуковой авиации.

Большинство живущих на Земле животных «горизонтальные». Головной мозг и сердце — два самых важных органа — находятся у них на одном уровне. Это очень удобно.

Сердцу не нужно дополнительных усилий, чтобы снабжать мозг кровью. Человек не относится к «горизонтальным» животным. Поэтому у него относительно высокое артериальное давление. К таким же гипертоникам относятся некоторые птицы (петух, например) и, конечно, жираф.

Сердце типично «горизонтальных» животных не способно обеспечивать кровоснабжение мозга при неестественной позе. Например, если кролику или змее придать вертикальное положение, они очень скоро потеряют сознание из-за анемии мозга.

Оказалось, что аналог *g*-костюма можно найти у жирафа. Конечно, из этого не следует, что жираф — космический пришелец. Необходимость носить такой костюм на Земле объясняется необычайно высоким ростом этого животного, который может достигать 5,5 м. Сердце жирафа находится на высоте около 2,5 м, поэтому кровеносные сосуды ног должны испытывать огромное давление всего этого столба жидкости. Что же спасает ноги жирафа от возникновения отека? Между сосудами ног жирафа и его плотной шкурой находится много межклеточной жидкости, которая точно так же спасает сосуды от чрезмерного расширения, как вода в *g*-костюме пилота. Но как у жирафа может подниматься кровь на уровень мозга, т. е. на 3 м выше сердца? Если бы у жирафа на уровне сердца было такое же артериальное давление, как и у человека, то на уровне головы оно было бы уже меньше атмосферного и кровь не могла бы протекать через мозг. Поэтому неудивительно, что жираф — гипертоник. Его артериальное давление на уровне сердца может достигать 50 кПа. Так жираф расплачивается за свой высокий рост.

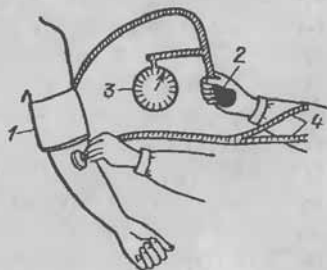
Современная мода заставляет молодежь носить на себе аналог *g*-костюма — тесные джинсы. Врачи утверждают, что плотно облегающие брюки могут помочь пострадавшим, имеющим тяжелые травмы ниже пояса, избежать резкого падения артериального давления, которое обычно имеет место при кровопотерях. Описан случай, когда 22-летний молодой человек получил обширную травму таза и нижней части живота в автомобильной аварии. Он не находился в состоянии шока и лишь ощущал боль в месте травмы. Его состояние оставалось стабильным в течение 25 минут, до тех пор, пока врач с целью обнаружения травмы не решил снять с него джинсы, которые так плотно облевали тело, что их пришлось разрезать. Сразу после этого ноги и живот пострадавшего стали раздуваться от поступающей крови, а артериальное давление на верхних конечностях снизилось до нуля, и пострадавший потерял сознание.

Как измеряют давление крови и скорость кровотока

Один из главных показателей работы сердца — давление, с которым оно нагнетает кровь в сосуды. Впервые это давление было измерено английским священником С. Хейлсом в 1733 г. Для этого он соединил с помощью гибкой трубки бедренную артерию лошади с длинной, вертикально стоящей латунной трубкой, верхний конец которой оставался открытым. Как только зажим на соединительной трубке был снят, кровь из артерии устремилась в латунную трубку и стала ее заполнять, пока не поднялась до уровня около 2 м. Давление столба крови, находившегося в латунной трубке, уравнивалось артериальным давлением и составляло около 20 кПа. Уровень крови в латунной трубке не был постоянным — он колебался с частотой сокращений сердца между максимальным (систолическим) и минимальным (диастолическим) значениями. Систолическое давление соответствовало сокращению сердца, а диастолическое — его расслабленному состоянию.

Метод, предложенный Хейлсом, был сопряжен со значительной потерей крови и даже риском для пациента. Поэтому при помощи такого метода можно измерять артериальное давление, пожалуй, только в экспериментах на животных. Стремление создать метод измерения артериального давления, пригодный для человека, привело в 1896 г. итальянского врача С. Рива-Роччи к изобретению прибора, которым пользуются

Рис. 46. Метод Рива-Роччи — Короткова для измерения артериального давления у человека: 1 — манжета, наполненная сжатым воздухом; 2 — груша с клапаном для нагнетания воздуха в манжету; 3 — манометр для измерения давления воздуха; 4 — фонендоскоп для прослушивания тонов Короткова



до настоящего времени (рис. 46). Этот прибор обычно применяют для измерения давления крови в плечевой артерии. Так как плечевая артерия в опущенной руке находится на уровне сердца, то давление крови в этой артерии совпадает с давлением крови в ближайшей к сердцу части аорты.

Метод Рива-Роччи основан на измерении внешнего давления, необходимого для того, чтобы пережать артерию. Для этого на плечо пациента накладывают полую резиновую ман-

жету и с помощью любого насоса увеличивают давление воздуха в ней, пока не исчезнет пульс на артерии предплечья (лучевой артерии). Давление воздуха в манжете в момент исчезновения пульсовых волн в лучевой артерии (когда в ней прекращается кровоток) должно быть равно систолическому давлению крови.

В 1905 г. русский врач Н. С. Коротков видоизменил метод Рива-Роччи так, чтобы можно было измерять и диастолическое давление крови. Он предложил прослушивать пульсовые волны лучевой артерии фонэндоскопом (этот прибор состоит из чувствительной мембраны и двух гибких трубочек, подводящих звуковые колебания к барабанным перепонкам ушей). Если давление воздуха в манжете поднять выше систолического, а потом медленно снижать его, пользуясь специальным клапаном, то при давлении, равном систолическому, появляются характерные звуки. Происхождение этих звуков, называемых тонами Короткова, связано со сложным характером распространения пульсовой волны по частично пережатой артерии. Когда давление в манжете становится меньше диастолического, артерия начинает беспрепятственно пропускать кровь и тоны Короткова исчезают. Поэтому давление в манжете, соответствующее исчезновению тонов Короткова, принимают за диастолическое.

Часто для того, чтобы составить представление о работе сердечно-сосудистой системы, недостаточно бывает измерений частоты пульса и артериального давления. Болезненное состояние какого-либо органа может быть связано с уменьшением кровотока через артерию, снабжающую его кровью. В этих случаях для постановки правильного диагноза необходимо измерить скорость кровотока через эту артерию (т. е. объем крови, протекающий через нее в единицу времени). Одним из первых, кто исследовал скорость движения крови по сосудам, был французский врач и физик Ж. Пуазейль. Интересно, что закон, носящий его имя и связывающий скорость движения жидкости через капилляр с его радиусом, длиной и перепадом давления, явился обобщением экспериментальных работ, выполненных Пуазейлем на кровеносных сосудах животных. Однако использование закона Пуазейля для измерения кровотока в артериях человека практически невозможно, так как для этого необходимо знать внутренний диаметр артерии, значения давления крови в двух ее точках и вязкость крови. Очевидно, что получение этих данных делает такой метод «кровавым», а часто просто нереальным.

Скорость кровотока через сосуды сейчас определяют чаще всего с помощью двух методов: электромагнитного метода и метода разведения индикатора. Принцип электромагнитного

метода основан на законе электромагнитной индукции и состоит в следующем. Если кровеносный сосуд расположить в магнитном поле так, чтобы вектор магнитной индукции был перпендикулярен оси сосуда, то кровь (проводящая среда), двигаясь вдоль сосуда, будет пересекать силовые линии этого поля, что приведет к возникновению электрического поля. Вектор напряженности возникшего электрического поля будет перпендикулярен вектору магнитной индукции и скорости движения крови, а максимальное значение разности потенциалов между диаметрально противоположными точками сосуда будет пропорционально произведению скорости кровотока и индукции магнитного поля. Поэтому, если параметры магнитного поля не изменяются в процессе исследования, то значение регистрируемой э. д. с. следует считать пропорциональным скорости кровотока через сосуд.

Интересно, что еще в 1832 г. один из создателей электромагнитной теории М. Фарадей, пытаясь проверить справедливость закона электромагнитной индукции для проводящих жидкостей, хотел измерить разность потенциалов между противоположными берегами реки Темзы, возникающую при тчении ее вод в магнитном поле Земли. Тогда это ему сделать не удалось, но 20 лет спустя его соотечественник Уолластон, используя аналогичные приборы, обнаружил разность потенциалов между противоположными берегами Ла-Манша, изменяющуюся в соответствии с приливными течениями.

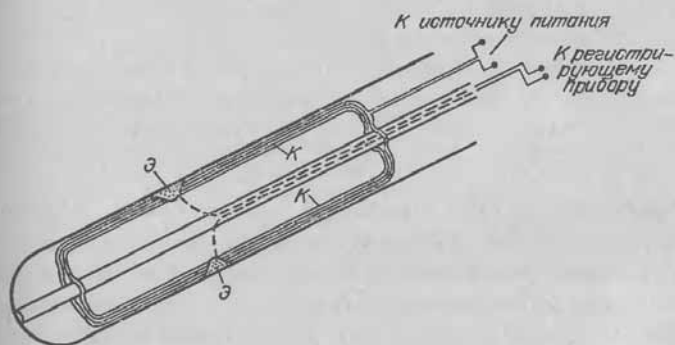


Рис. 47. Катетер, снабженный электромагнитным датчиком скорости кровотока

Начиная с 30-х годов нашего века электромагнитный метод используется для изучения скорости кровотока. На рис. 47 показана конструкция катетера, снабженного электромагнитным датчиком скорости кровотока. Внутри катетера находится катушка (К), создающая магнитное поле, вектор индукции кото-

рого направлен перпендикулярно оси катетера. На внешней поверхности катетера расположены два электрода (Э), предназначенные для измерения возникающей э. д. с. Электроды ориентированы так, что соединяющая их прямая параллельна плоскости витков катушки. Такой катетер имеет внешний диаметр 1–2 мм и может быть введен во многие артерии человека, практически не изменяя в них скорости кровотока. Значение магнитной индукции этих датчиков, как правило, составляет около 10^{-3} Тл, и поэтому регистрируемая э. д. с. при обычных скоростях кровотока редко превышает 10^{-5} В. И все же, несмотря на такой малый выходной сигнал датчика, электромагнитный метод нашел сейчас широкое применение в клинических и лабораторных исследованиях.

Метод разведения индикатора позволяет найти скорость кровотока через сосуд, если известно количество индикатора (красителя или иного вещества), вводимого в кровь, и его концентрация в какой-либо точке сосуда. В большинстве случаев в качестве индикаторов используются различные безвредные для организма красители, цвет которых существенно отличается от цвета крови. В этих случаях концентрацию индикатора в крови определяют фотометрически, измеряя на просвет окрашенность сосуда. Иногда роль индикатора играет охлажденный физиологический раствор. Концентрацию такого индикатора можно оценить, измеряя температуру крови в сосуде.

Представим себе достаточно длинный отрезок кровеносного сосуда, скорость кровотока через который равна F . Пусть вместе с кровью в этот отрезок будет поступать индикатор со скоростью I . Тогда, если c — установившаяся концентрация индикатора в данном отрезке сосуда, то справедливо соотношение

$$I = cF. \quad (23)$$

Соотношение (23) позволяет вычислить F , если I и c известны. Следует отметить, что метод разведения индикатора в описанной модификации дает верные значения для скорости кровотока только тогда, когда индикатор, покидая вместе с кровью данный отрезок сосуда, в дальнейшем выводится из крови (например, почками). В противном случае концентрация индикатора в крови будет постепенно увеличиваться и расчет F по формуле (23) будет приводить к завышенным результатам.

В более распространенной модификации метода известное количество индикатора вводится в кровеносный сосуд за короткое время (около 1 с). В этом случае концентрация $c(t)$ индикатора в сосуде уже не будет постоянной — она будет изме-

няться аналогично тому, как это показано на рис. 48. Если скорость кровотока через сосуд F считать постоянной, то за время Δt мимо датчика пройдет количество индикатора, равное $c(t) \cdot F \cdot \Delta t$. Общее количество индикатора, прошедшее по сосуду мимо датчика, будет равно $F \int_0^{\infty} c(t) dt$. Если оно известно и равно Q , то из равенства $Q = F \int_0^{\infty} c(t) dt$ следует, что

$$F = \frac{Q}{\int_0^{\infty} c(t) dt}$$

Знаменатель в выражении для F численно равен площади под кривой на рис. 48. Величину этой площади можно найти,

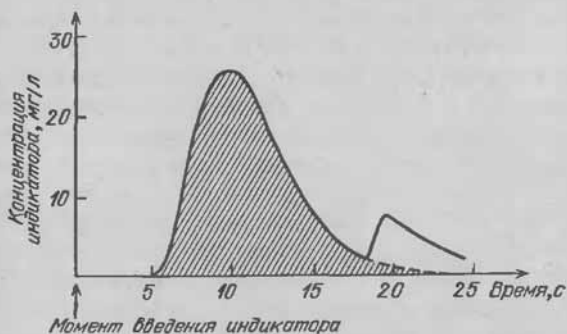


Рис. 48. Изменение концентрации индикатора в крови после одноразовой инъекции. Площадь под кривой, соответствующей первому прохождению индикатора мимо датчика, заштрихована. Более поздний пик на кривой отражает второе появление той же порции индикатора, совершившей полный круг кровообращения

используя специальные электронные интеграторы либо просто взвешивая часть бумаги, находящуюся между кривой $c(t)$ и осью абсцисс на рис. 48.

Наиболее старым методом изучения скорости кровотока, используемым и в настоящее время, является метод, предложенный немецким физиологом А. Фиком в 1870 г. Для того чтобы определить количество крови F , выбрасываемое сердцем в единицу времени (т. е. скорость кровотока во всем организме), он измерил концентрацию кислорода в артериальной (c_A) и венозной (c_V) крови, а также количество кислорода Q , потребляемое организмом в единицу времени.

Очевидно, что количество кислорода, получаемое организмом от единицы объема артериальной крови, составляет $c_A - c_V$. Если через организм в единицу времени проходит F объемов крови, то количество кислорода, потребляемое организмом, равно $F(c_A - c_V)$. С другой стороны, эту величину (Q) можно определить у человека, если измерять концентрацию кислорода во вдыхаемом и выдыхаемом воздухе. Так как $Q = (c_A - c_V)F$, то

$$F = \frac{Q}{c_A - c_V}.$$

Следует, однако, еще раз подчеркнуть, что метод Фика применим для исследования скорости кровотока только через сердце.

Большое распространение получил сейчас ультразвуковой метод измерения линейной скорости движения крови. В этом методе используется известный принцип Доплера, в соответствии с которым частота воспринимаемых звуковых колебаний зависит от скорости движения источника звука относительно звукоприемника (см. формулу (31) на с. 125). Соответствующая уста-

новка для измерения скорости крови показана на рис. 49. Она состоит из двух пьезоэлектрических кристаллов, один из которых служит для генерации ультразвуковых колебаний, а второй — для измерения ультразвука, рассеянного кровью. Частота используемого ультразвука, как правило, лежит в диапазоне от 1 до 10 МГц. Частицами крови, которые рассеивают ультразвук и поэтому служат вторичными, движущимися его источниками, являются эритроциты, имеющие размеры

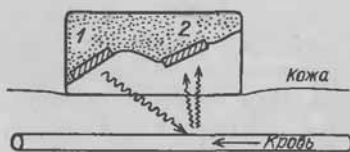


Рис. 49. Ультразвуковой метод измерения скорости движения крови по сосуду: 1 — излучатель ультразвука; 2 — приемник ультразвука. Волнистыми линиями схематически показано распространение ультразвуковой волны от излучателя и волн, рассеянных движущейся кровью

около 5 мкм. Измеряя разность между частотами изучаемого и рассеянного кровью ультразвука, можно вычислить скорость движения крови, если известны расположение сосуда относительно датчика и скорость ультразвука в среде. Несмотря на кажущуюся простоту измерения скорости движения крови с помощью принципа Доплера его использование требует применения специальной электронной аппаратуры, позволяющей регистрировать изменение частоты около 0,001 % излучаемой.

Следует отметить, что ультразвуковой метод позволяет определить лишь линейную скорость движения крови, а не скорость

кровотока (см. выше). Последнюю, очевидно, можно вычислить, если умножить скорость движения крови на площадь поперечного сечения сосуда. К сожалению, в большинстве случаев площадь поперечного сечения кровеносного сосуда оценить с достаточной точностью бывает трудно. В этих случаях ультразвуковой метод может нам дать информацию только об относительных изменениях скорости кровотока, если считать, что площадь поперечного сечения сосуда остается неизменной.

Цвет крови и закон сохранения энергии

Закон сохранения энергии в наиболее четкой форме был впервые сформулирован в 1842 г. немецким врачом и естествоиспытателем Ю. Майером. Очень необычны обстоятельства, при которых был открыт этот физический закон. В 1840 г. в качестве судового врача Майер отправился в далекое плавание на остров Ява на голландском корабле. В то время наиболее распространенным методом лечения было кровопускание и врачу довольно часто приходилось видеть венозную кровь больного. И вот по мере приближения к теплым экваториальным широтам Майер замечает, что цвет венозной крови у матросов становится более красным, чем он был в Европе. Это говорило о том, что в венозной крови человека в южных широтах остается кислорода больше, чем в северных. Очевидно, что концентрация кислорода в артериальной крови одна и та же для разных широт и зависит только от его концентрации в атмосфере. Поэтому Майер пришел к выводу, что человек в условиях холодного климата потребляет больше кислорода. Значит, для поддержания той же температуры тела при холодной погоде требуется большее окисление пищевых продуктов.

Однако Майер понимал, что энергия, выделяющаяся при окислении пищевых продуктов, расходуется не только на поддержание постоянной температуры тела у человека, но и при совершении им механической работы. А это означало, что должны существовать определенные соотношения между количеством теплоты, образующимся в организме, и механической работой, которую человек совершает в течение данного интервала времени. И Майер заключает, что определенному количеству теплоты должно соответствовать определенное значение совершенной механической работы.

Идея об эквивалентности теплоты и работы сразу увлекла Майера. Вот как он говорит об этом в письме к своему другу, психиатру В. Гризингеру: «...Эту теорию никоим образом нельзя рассматривать как полученную в результате систематическо-

го исследования. После того как я рьяно и настойчиво взялся за изучение физиологии крови во время путешествия в восточную Индию, наблюдения за изменением физического состояния нашего экипажа в тропиках и процессом акклиматизации дали мне много дополнительной пищи для размышлений... *Сейчас нельзя обойтись без знания физики, если ты хочешь достигнуть ясности относительно физиологических вопросов...* Поэтому я посвятил себя здесь физике и проявил такой живой интерес к проблеме, что этот удаленный уголок Земли стал меня мало интересовать. Некоторые могут смеяться надо мной по этому поводу, но я предпочитал все время оставаться на борту корабля, где я мог работать без перерыва, и где несколько раз меня посещало вдохновение... Эти времена прошли, но последующие мысленные проверки этой идеи... говорили мне, что это — истина, которая не только субъективно ощутима, но может быть также объективно доказана».

В последующем жизнь Майера сложилась несчастливо. Было много споров о приоритете Майера в открытии закона сохранения энергии. Это и домашние неурядицы повлияли на рассудок ученого. В 1851 г. он был помещен в сумасшедший дом, и хотя спустя некоторое время его оттуда выпустили, рассудок Майера, как отмечают современники, оставался ненормальным до самой смерти.

ДЫШИТЕ ГЛУБЖЕ: ВЫ ВЗВОЛНОВАНЫ!

Пока дышу, надеюсь.

Латинское изречение

«Жизнь — это горение.» Эти слова принадлежат знаменитым французским ученым XVIII века А. Лавуазье и П. Лапласу. Действительно, чем, кроме непрерывного горения, можно объяснить то, что температура нашего тела постоянна и почти всегда выше температуры окружающей среды? Лавуазье и Лаплас считали, что «печка», обогревающая человека, находится в легких, где углерод живой ткани, как в обычной печке, вступает в химическую реакцию с кислородом воздуха, образуя углекислый газ, и в результате этой реакции выделяется необходимое тепло. На самом деле реакция, в которой участвует кислород, происходит не только в клетках легких, но и во всех клетках организма, куда его доставляет кровь. Кроме того, процесс, протекающий в организме с участием кислорода и обеспечивающий нас энергией (и, в частности, теплом), не имеет ничего общего с реакцией прямого сгорания углерода, а представляет собой длинную цепь химических реакций, одним из конечных продуктов которой оказывается CO_2 . И все же в некоторых случаях ради простоты можно рассматривать наш организм как «печку», потребляющую в день около 0,5 кг кислорода и выделяющую за это время почти такое же количество углекислого газа. Если продолжить предложенную Лавуазье и Лапласом аналогию, то легким в этой «печке» отводится роль поддувала, через которое поступает кислород, и трубы, предназначенной для выхода углекислого газа. Интересно, что еще в XVII веке известный английский физик Р. Бойль, открывший один из газовых законов, утверждал, что, проходя через легкие, кровь «освобождается от вредных испарений». Как легким, занимающим около 5% объема всего нашего тела, удастся выполнить эту задачу?

На рис. 50 схематически показаны легкое человека и воздухоносные пути, через которые внутреннее пространство легкого сообщается с атмосферой. Воздухоносные пути состоят из носовой полости, где вдыхаемый воздух подогревается и увлаж-

няется, гортани, трахеи и двух бронхов, подводящих воздух к правому и левому легкому. Каждый бронх может претерпевать 15 и более разветвлений, дробясь на более мелкие бронхи (бронхиолы), прежде чем закончиться микроскопическими мешочками (альвеолами), окруженными густой сетью кровеносных сосудов.

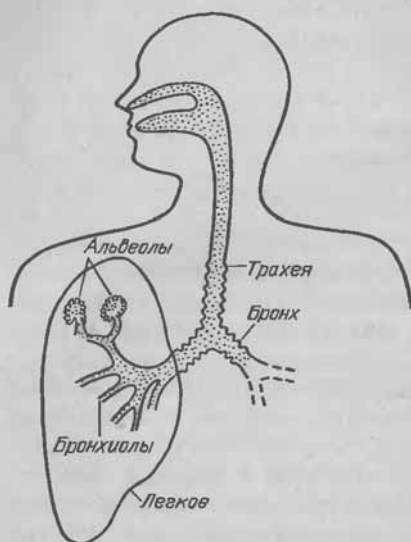


Рис. 50. Схематическое изображение легких и воздухоносных путей человека

Альвеолы, которых у взрослого человека насчитывается около 300 миллионов, представляют собой пузырьки, наполненные воздухом (рис. 51). Средний диаметр альвеол — примерно 0,1 мм, а толщина их стенок — 0,4 мкм. Общая поверхность альвеол в легких человека составляет около 90 м². В каждый момент времени в кровеносных сосудах, оплетающих альвеолы, находится приблизительно 70 мл крови, из которой в альвеолы диффундирует углекислый газ, а в обратном направлении — кислород. Такая огромная поверхность альвеол дает возможность уменьшить толщину слоя крови, обменивающейся газами с внутриальвеолярным воздухом, до 1 мкм, что позволяет менее чем за 1 с насытить это количество крови кислородом и освободить ее от избытка углекислоты.

обратном направлении — кислород. Такая огромная поверхность альвеол дает возможность уменьшить толщину слоя крови, обменивающейся газами с внутриальвеолярным воздухом, до 1 мкм, что позволяет менее чем за 1 с насытить это количество крови кислородом и освободить ее от избытка углекислоты.

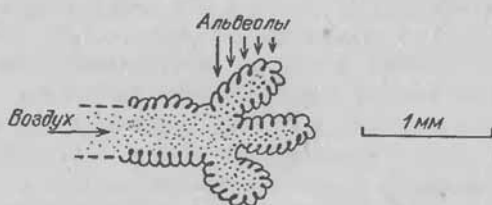


Рис. 51. Концевые разветвления легкого — альвеолы

Следует отметить, что у человека в дыхании принимают участие не только легкие, но и вся поверхность тела — кожа от пяток до головы. Особенно усиленно дышит кожа на груди, спине и животе. Интересно, что по интенсивности дыхания эти участ-

ки кожи значительно превосходят легкие. Так, например, с единицы поверхности такой кожи может поглощаться на 28% больше O_2 , а выделяться на 54% больше CO_2 , чем в легких. Это превосходство кожи над легкими обусловлено тем, что кожа «дышит» чистым воздухом, а свои легкие мы проветриваем плохо (см. ниже раздел «Исключения из правил»). Однако доля участия кожи в дыхании у человека ничтожна по сравнению с легкими: ведь общая поверхность тела составляет у него менее 2 м^2 и не превышает 3% суммарной поверхности легочных альвеол.

Когда мы делаем вдох, объем легких увеличивается и в них поступает воздух из атмосферы. Так как альвеолы — наиболее эластичная часть легкого, практически все изменения объема легких при вдохе и выдохе происходят за счет соответствующих изменений объема альвеол. При вдохе альвеолы расширяются, а при выдохе сжимаются. Около 15000 раз в день мы растягиваем альвеолы наших легких, совершая при этом механическую работу, составляющую от 2 до 25% всех наших энергетических затрат. Чем определяется величина этой работы?

Работа, которую мы совершаем при дыхании, расходуется на преодоление нескольких типов сил сопротивления. Первая, наиболее заметная часть тратится на растяжение легких. Вторая представляет собой работу, затрачиваемую на продвижение воздуха по воздухоносным путям к альвеолам. Течение воздуха может иметь ламинарный или турбулентный характер, и от того, каким он будет, зависят энергетические затраты. Полость носа устроена так, что здесь создаются турбулентные потоки вдыхаемого воздуха. Это необходимо для того, чтобы более эффективно согреть воздух и отделять присутствующие в нем инородные частицы, вроде того, как это происходит в центрифуге. Турбулентность во вдыхаемом потоке воздуха возникает также в многочисленных местах ветвления бронхиального дерева. Так как ламинарное течение газа переходит в турбулентное при увеличении его скорости, очевидно, что относительный вклад сил сопротивления при дыхании будет зависеть от его частоты. Было показано, что частота, с которой мы обычно дышим (около 15 вдохов в минуту), соответствует минимальным энергетическим затратам на дыхание.

Дыхание и мыльные пузыри

В 1929 г. швейцарский ученый Карл фон Нииргард показал, что давление, необходимое для раздувания легких, можно значительно уменьшить, если заполнить легкие физиологическим раствором — солевым раствором, близким по

своему составу к межклеточной жидкости. Этот факт был продемонстрирован им на установке, изображенной на рис. 52. Если считать, что каждая альвеола — это полый шарик, окруженный эластичной мембраной, то давление воздуха, необходимое для поддержания шарика в раздутом состоянии,

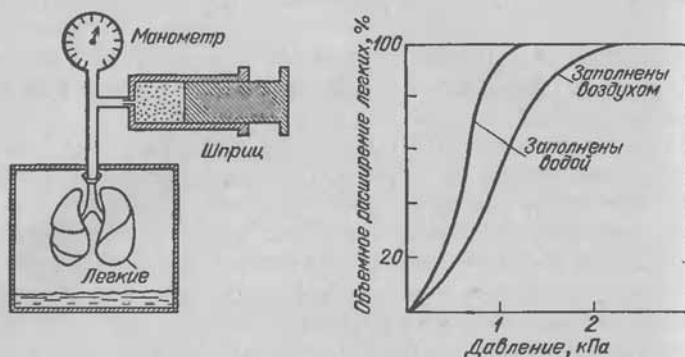


Рис. 52. Установка для определения растяжимости легкого (слева) и характеристики «давление — объем», полученные на этой установке (справа)

должно полностью определяться диаметром шарика, толщиной мембраны и ее модулем Юнга и не должно зависеть от того, чем заполнен этот шарик. Противоречие между полученными Ниригардом экспериментальными данными и теорией растяжения эластичных шариков было устранено, когда обнаружили, что все альвеолы изнутри покрыты тонким слоем жидкости. Наличие тонкого слоя жидкости, выстилающего изнутри поверхность альвеолы, существенно изменяет ее механические свойства, и вот почему.

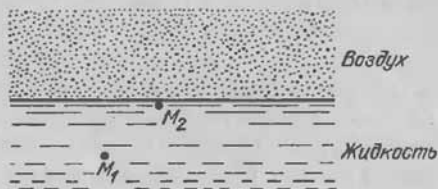


Рис. 53. Объяснения см. в тексте

Рассмотрим слой жидкости, лежащий на границе с воздухом (рис. 53). На молекулу M_1 , которая находится внутри жидкости, действуют силы притяжения со стороны соседних молекул, симметрично расположенных вокруг нее. Следовательно, равнодействующая всех этих сил, действующих на M_1 , равна

нулю. Равнодействующая, приложенная к молекуле M_2 , не равна нулю и направлена внутрь жидкости перпендикулярно ее поверхности, так как силы притяжения со стороны молекул, находящихся под M_2 , остаются нескомпенсированными. Поэтому для перемещения молекулы из глубины жидкости на поверхность необходимо совершить работу по преодолению сил сцепления между молекулами. Таким образом, молекулы, образующие поверхностный слой жидкости, по сравнению с другими, более глубоко расположенными молекулами, обладают потенциальной энергией. Очевидно, что величина этой потенциальной энергии $U_{\text{пот}}$ для контакта определенной жидкости и газа по поверхности S должна быть пропорциональна величине этой поверхности:

$$U_{\text{пот}} = \alpha S,$$

где α — коэффициент пропорциональности, имеющий размерность Н/м или Дж/м², называется коэффициентом поверхностного натяжения. Коэффициент поверхностного натяжения определяется одновременно свойствами самой жидкости и газа, который находится над ней, а также температурой окружающей среды.

Термин «поверхностное натяжение» обязан своим происхождением наиболее легкому и старому способу определения величины α (см. рис. 54). Опустим П-образную проволоку со скользящей по ней тонкой перемычкой в исследуемую жидкость, а потом вынем ее оттуда. В пространстве, ограниченном со всех сторон проволоками, образуется пленка, которая, стремясь уменьшить свою потенциальную энергию (а значит, и поверхность), начнет двигать скользящую перемычку. Чтобы уравновесить натяжение пленки и зафиксировать положение перемычки, необходима сила F , которая, как можно показать, равна $2\alpha l$, где l — длина перемычки. Таким образом, можно вычислить α , если F и l известны. Для воды α равняется $7 \cdot 10^{-2}$ Н/м, а для межклеточной жидкости — $5 \cdot 10^{-2}$ Н/м.

Чтобы оценить роль поверхностного натяжения в механике альвеолы, рассмотрим пленку жидкости, имеющую форму сферы. Как и в плоской пленке, силы поверхностного натяжения в данном случае стремятся уменьшить поверхность сферы,

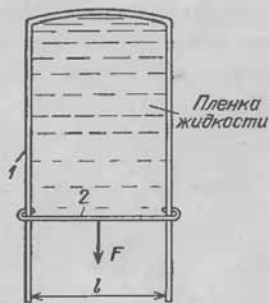


Рис. 54. Устройство для определения коэффициента поверхностного натяжения: 1 — П-образная проволока; 2 — скользящая перемычка

сжимаемая находящийся внутри нее воздух. В результате давление воздуха внутри сферы, образованной жидкой пленкой, всегда оказывается несколько больше атмосферного давления. Величину этой добавки можно получить, используя формулу Лапласа

$$\Delta P = 4\alpha/R,$$

где R — радиус сферы.

Из формулы Лапласа, найдем величину избыточного давления, необходимого для раздувания альвеолы при вдохе. Пусть значение α для жидкости, выстилающей внутреннюю поверхность альвеолы, равно $5 \cdot 10^{-2}$ Н/м, что соответствует коэффициенту поверхностного натяжения межклеточной жидкости. Полагая $R = 5 \cdot 10^{-5}$ м, получаем $\Delta P = 4 \cdot 10^3$ Па.

На самом деле формула Лапласа дает завышенное в 2 раза значение ΔP , так как альвеолярная пленка жидкости только одной внутренней стороной соприкасается с воздухом. Поэтому истинное значение ΔP будет близко к $2 \cdot 10^3$ Па. При сравнении этого значения со значениями давления, необходимыми для раздувания легкого (см. рис. 52), становится ясным, что если не все, то по крайней мере значительная часть этого давления идет на преодоление сил поверхностного натяжения. Следовательно, разница между двумя кривыми на рис. 52 и представляет собой вклад сил поверхностного натяжения в эластичность легкого. При обычном вдохе объем легких у человека увеличивается примерно до 40–50% их максимального объема. Как следует из рис. 52, в этом диапазоне изменения объема легких вклад сил поверхностного натяжения составляет более 30%.

Не все так просто

Итак, эластичность легкого в значительной мере зависит от сил поверхностного натяжения. Однако остается непонятным, почему вклад поверхностного натяжения возрастает с увеличением объема легкого (см. рис. 52), хотя, как следует из формулы Лапласа, величина ΔP должна падать при росте R . Кроме того, привлечение сил поверхностного натяжения для объяснения механических свойств легкого создает некоторые трудности в интерпретации взаимодействия между соседними альвеолами.

На рис. 55 схематически показаны две соседние альвеолы, имеющие разные размеры. Предположим сначала, что воздушные полости альвеол не сообщаются друг с другом (см. рис. 55, а). Тогда, в соответствии с законом Лапласа, давление воздуха P_1

в левой альвеоле будет больше, чем давление P_2 в правой. Поэтому, как только мы откроем кран, соединяющий воздушные полости альвеол, воздух из левой альвеолы начнет перетекать в правую, пока давление в обеих альвеолах не будет одинаковым (см. рис. 55, б). Это произойдет тогда, когда радиус правой альвеолы станет равным радиусу кривизны уменьшившейся левой альвеолы. Таким образом, при соединении воздушных полостей двух неодинаковых альвеол большая всегда будет раздуваться, а меньшая спадаться. Очевидно, что такое взаимодействие между соседними альвеолами привело бы к спадению

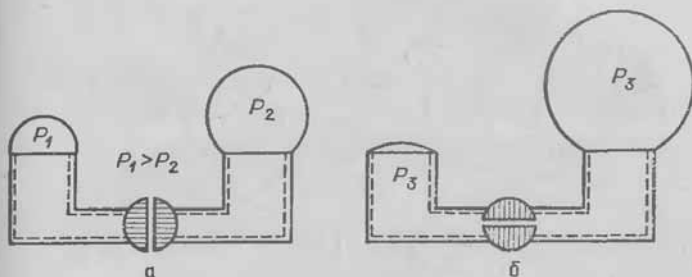


Рис. 55. Схематическое изображение двух соседних альвеол, имеющих разные радиусы: а – воздушные полости альвеол изолированы друг от друга; б – соединены

всех более мелких альвеол легкого и к чрезмерному растяжению (и разрыву) более крупных, в результате чего легкое уже не могло бы выполнять своей функции. Как же мы все-таки дышим?

Рассматривая взаимодействие между соседними альвеолами, мы априори считали, что коэффициент поверхностного натяжения у различных альвеол одинаков и не зависит от того, в каком состоянии – раздутом или спавшемся – они находятся. Действительно, для обычных жидкостей коэффициент поверхностного натяжения не зависит от размеров поверхности. Однако для жидкости, содержащей определенные примеси, α уже начинает зависеть от площади поверхности, по которой она граничит с газом.

На рис. 56 показана установка, позволяющая измерять зависимость α от площади поверхности жидкости. Она состоит из ванночки, которая разделена подвижной перегородкой на две части, и устройства, позволяющего непрерывно измерять α жидкости, заполняющей правый отсек ванночки. Измерение коэффициента поверхностного натяжения в данном случае производится следующим образом. Возьмем тонкую металличе-

скую пластинку и погрузим один край ее вертикально в жидкость (см. рис. 56). Если жидкость смачивает материал*), из которого сделана пластинка, то жидкость устремляется вверх вдоль пластинки, образуя вогнутый мениск. В результате поверхность жидкости увеличивается и силы ее поверхностного натяжения, пытаясь вернуть площадь поверхности к исходной, действуют на пластинку с результирующей, направленной вниз и пропорциональной α , как это представлено на рис. 54. Таким образом, вес смачиваемой жидкостью пластинки возрастает на величину, пропорциональную коэффициенту поверхностного



Рис. 56. Устройство для непрерывного измерения коэффициента поверхностного натяжения жидкости и его зависимости от площади ее поверхности.

натяжения. На этом принципе и основано измерение α в установке на рис. 56. С помощью такой установки было показано, что коэффициент поверхностного натяжения жидкости, смачивающей изнутри альвеолы, существенно зависит от площади соприкосновения этой жидкости с воздухом (рис. 57). Как следует из рис. 57, при циклическом (частотой 0,2 Гц) увеличении и последующем уменьшении площади поверхности жидкости, имитирующем изменение площади альвеол при вдохе и выдохе соответственно, коэффициент α альвеолярной жидкости не остается постоянным и изменяется от $3 \cdot 10^{-3}$ до $5 \cdot 10^{-2}$ Н/м. Для сравнения на том же графике показано, что значение для α чистой воды при таких же изменениях площади поверхности остается постоянным.

Но опять Природа все предусмотрела. Вещество, содержащееся в виде примеси в жидкости, смачивающей изнутри поверхность альвеол, так регулирует величину поверхностного натяжения, что α минимально в начале вдоха и максимально

*) Будет или не будет данная жидкость смачивать определенный материал, зависит от соотношений между коэффициентами поверхностного натяжения на границах: 1) жидкость — воздух, 2) жидкость — материал и 3) материал — воздух.

в его конце. Поэтому, несмотря на то, что диаметр альвеол в начале вдоха очень мал, вклад сил поверхностного натяжения невелик. Это позволяет раздуть спавшиеся альвеолы относительно малым давлением. В то же время, увеличение α с увеличением радиуса альвеолы препятствует ее чрезмерному раздуванию в конце вдоха и тем самым предотвращает разрыв альвеолы. Кроме того, такая зависимость α от размера альвео-

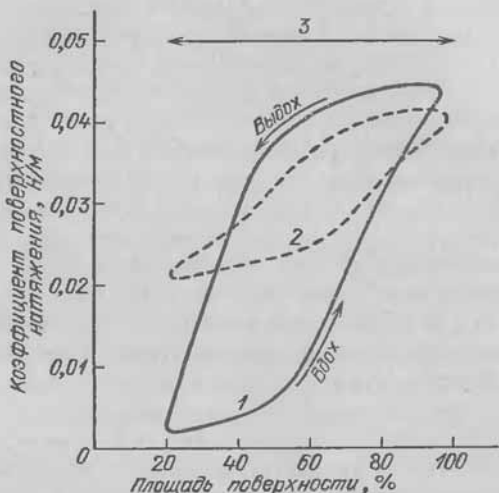


Рис. 57. Зависимость коэффициента поверхностного натяжения от площади контакта жидкости с воздухом (измерения сделаны на установке, показанной на рис. 56): 1 — альвеолярная жидкость здорового человека; 2 — альвеолярная жидкость, полученная от новорожденных, не способных к самостоятельному дыханию; 3 — чистая вода. Стрелками указано изменение во времени полученных величин при вдохе и выдохе

лы стабилизирует взаимоотношения между соседними альвеолами, не позволяя проявляться механизму, показанному на рис. 55.

Почему примеси, понижающие коэффициент поверхностного натяжения жидкости, делают его зависимым от площади поверхности? Как правило, эти примеси по своей химической структуре очень близки к обычному мылу и образуют тонкую пленку на поверхности воды. Если концентрация примеси высока и она может покрыть всю поверхность воды непрерывным слоем, то α такой жидкости равняется α примеси. Когда же концентрация примеси недостаточна, чтобы покрыть всю поверхность, коэффициент поверхностного натяжения жидкости будет находиться где-то между соответствующими значениями для воды и примеси. В этих случаях увеличение поверхности

жидкости будет приводить к уменьшению поверхностной концентрации примеси и к увеличению α , приближая коэффициент поверхностного натяжения к α_{H_2O} . Очевидно, что при уменьшении поверхности жидкости ее α будет изменяться в противоположном направлении.

Анализ зависимостей α от площади при «вдохе» и «выдохе» (см. рис. 57) показывает, что они, совпадая в конечных точках, имеют различные значения в промежуточных. Имеет место так называемый гистерезис в зависимости коэффициента поверхностного натяжения от площади. И чем больше частота циклических изменений поверхности жидкости, тем больше выражен этот гистерезис.

Почему при одной и той же поверхности жидкости значение α на «вдохе» всегда больше, чем на «выдохе»? Связано это с тем, что часть примеси, понижающей поверхностное натяжение, растворена в более глубоких слоях жидкости. Это растворенное в объеме жидкости количество примеси находится в динамическом равновесии с молекулами примеси на поверхности, так что при увеличении концентрации примеси на поверхности часть ее уходит в глубь жидкости, и наоборот. Однако это равновесие устанавливается не мгновенно. Поэтому, например, в начале «вдоха» быстрое увеличение поверхности сопровождается резким ростом α , так как растворенные в объеме примеси не успевают выйти на поверхность. Равновесие между примесными молекулами наступает лишь в конце «вдоха» («выдоха»), что объясняет наличие гистерезиса в зависимости α от площади поверхности.

Откуда берутся в легком вещества, понижающие поверхностное натяжение и этим облегчающие дыхание? Оказалось, что их синтезируют специальные клетки, находящиеся в стенках альвеол. Синтез этих поверхностно-активных веществ (ПАВ) идет в течение всей жизни человека — от его рождения до смерти.

В тех редких случаях, когда у новорожденного отсутствуют в легких клетки, производящие ПАВ, ребенок не может самостоятельно сделать первого вдоха и умирает. К сожалению, сейчас около полумиллиона новорожденных во всем мире умирает каждый год, так и не сделав первого вдоха, из-за недостатка или отсутствия ПАВ в их альвеолах. Зависимость коэффициента поверхностного натяжения жидкости, выделенной из легких этих новорожденных, от площади поверхности показана на рис. 57. Видно, что минимальное значение α при ухудшенном синтезе ПАВ почти в 8 раз увеличено по сравнению с нормой, что делает невозможным самостоятельное дыхание.

Исключения из правил

Однако многие животные, дышащие легкими, совсем не страдают от того, что в их альвеолах нет ПАВ. В первую очередь это относится к холоднокровным — лягушкам, ящерицам, змеям, крокодилам. Так как этим животным не надо тратить энергию на обогрев, их потребности в кислороде примерно на порядок снижены по сравнению с теплокровными. Поэтому и площадь легких, через которую происходит газообмен между кровью и воздухом, у холоднокровных меньше, чем у теплокровных. Так, в легких лягушки 1 см^3 воздуха имеет поверхность соприкосновения с кровеносными сосудами, равную всего лишь 20 см^2 , в то время как у человека тот же объем воздуха обменивается газами с кровью через поверхность около 300 см^2 .

Относительное уменьшение площади легкого, приходящейся на единицу его объема, у холоднокровных связано с тем, что диаметр альвеол у них примерно в 10 раз больше, чем у теплокровных. А из закона Лапласа вытекает, что вклад сил поверхностного натяжения обратно пропорционален радиусу альвеолы. Поэтому большой радиус альвеол у холоднокровных позволяет легко раздувать их даже при отсутствии ПАВ на их внутренней поверхности.

Второй группой животных, у которых в легких нет ПАВ, являются птицы. Птицы — теплокровные животные и ведут довольно бойкий образ жизни. Энергетические затраты птиц и млекопитающих одинаковой массы близки между собой. Так же велики потребности птиц в кислороде. Легкие птиц обладают уникальной способностью насыщать кровь кислородом при полете на большой высоте (около 6000 м), где его концентрация в 2 раза меньше, чем на уровне моря. Любые млекопитающие (в том числе и человек), оказавшись на такой высоте, начинают испытывать недостаток кислорода и резко ограничивают свою двигательную активность, а иногда даже впадают в полубморочное (коматозное) состояние. Как же удастся легким птицы, не используя ПАВ, дышать и насыщать кровь кислородом лучше, чем можем мы, млекопитающие?

Займемся самокритикой. Чем плохи наши легкие? Во-первых, не весь вдыхаемый воздух участвует в газообмене с кровью. А именно, воздух, оказавшийся в конце вдоха в трахее и бронхах, не сможет отдать кислород в кровь и взять оттуда углекислый газ, так как в этих местах почти нет кровеносных сосудов. Поэтому часть объема легких, занимаемую трахеей и бронхами (вместе с объемом верхних дыхательных путей), принято называть «мертвым пространством».

Обычно мертвое пространство в легких человека имеет объем около 150 см^3 . Следует отметить, что наличие этого пространства не только не позволяет соответствующему количеству свежего воздуха достичь внутренней поверхности альвеол, богатой кровеносными сосудами, но и уменьшает среднюю концентрацию кислорода в той части воздуха, которая достигла альвеол. Это происходит из-за того, что в начале каждого вдоха в альвеолы поступает воздух из мертвого пространства, который представляет собой последнюю порцию только что выдохнутого воздуха. Поэтому концентрация кислорода в воздухе, поступающем в альвеолы в начале вдоха, низка и не отличается от таковой в выдыхаемом воздухе.

Можно искусственно увеличить объем мертвого пространства, если дышать через длинную трубку. Каждый, кто пробовал делать это, наверное, заметил, что тогда приходится увеличивать глубину (объем) дыхания. Очевидно, что если объем мертвого пространства сделать равным максимально возможному вдоху (т. е. около $4,5 \text{ дм}^3$), то через несколько вдохов человек начнет задыхаться, так как свежий воздух вообще перестанет поступать в альвеолы. Таким образом, существование мертвого пространства в дыхательной системе млекопитающих — это явная «недоработка» со стороны Природы.

Создавая легкие млекопитающих, Природа, к нашему сожалению, сделала и вторую ошибку. Этот недостаток связан с тем, что движение воздуха в легких меняет свое направление при переходе от вдоха к выдоху. Поэтому почти половину времени легкие практически бездействуют, так как свежий воздух в фазу выдоха в альвеолы не поступает. В результате этого к концу выдоха концентрация кислорода в альвеолярном воздухе уменьшается в полтора раза по сравнению с его концентрацией в атмосфере. Так как во время вдоха богатый кислородом вдыхаемый воздух перемещивается в альвеолах с воздухом, находившимся там ранее, то получившаяся смесь, которая и обменивается газами с кровью, содержит кислород в меньшей концентрации, чем атмосфера. Поэтому у млекопитающих насыщение крови кислородом будет всегда меньше, чем в том гипотетическом случае, если бы воздух все время проходил через легкие в одном направлении независимо от фазы дыхания.

Конечно, в легких млекопитающих, трахея которых одновременно служит и для входа и для выхода воздуха, нельзя осуществить такое однонаправленное движение дыхательной смеси. А вот у птиц Природа снова достигла совершенства. Помимо обычных легких, у птиц есть дополнительная система, состоящая из пяти и более пар воздушных мешков, связанных с легкими. Полости этих мешков широко разветвляются в теле

и заходят в некоторые кости, иногда даже в мелкие кости фаланг пальцев. В результате дыхательная система утки занимает около 20% объема тела (2% — легкие и 18% — воздушные мешки), в то время как у человека — лишь 5%. Воздушные мешки не только уменьшают плотность тела, но и способствуют продуванию воздуха через легкие в одном направлении.

На рис. 58 показана дыхательная система птиц, состоящая из легких 1 и нескольких сообщающихся с ними воздушных мешков 2—6. Легкое птицы, в отличие от легкого млекопитающего, построено из параллельно соединенных, открытых с двух сторон тоненьких трубочек, окруженных кровеносными сосудами. Установлено, что во время вдоха объемы передних и задних воздушных мешков увеличиваются. Передние мешки не сообщаются при вдохе с основным бронхом и заполняются воздухом, выходящим из легких (рис. 59, а). Во время выдоха

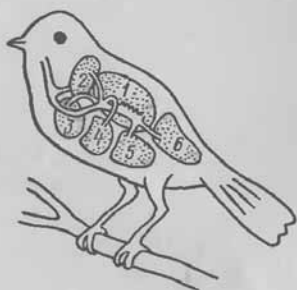


Рис. 58. Дыхательная система птицы: 1 — легкие; 2—6 — воздушные мешки

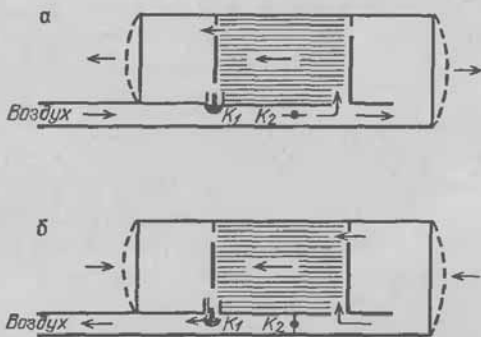


Рис. 59. Движение воздуха в дыхательной системе птицы: а — вдох; б — выдох (K_1 и K_2 — клапаны, изменяющие движение воздуха)

объемы всех мешков уменьшаются, сообщение передних мешков с основным бронхом восстанавливается, а задних — перекрывается. В результате во время выдоха воздух через легкое птицы течет в том же направлении, что и при вдохе (рис. 59, б). Это позволяет птицам лучше обогащать кислородом свою кровь.

У птиц во время дыхания изменяются только объемы воздушных мешков. Объем же легкого остается практически по-

стоянным. А так как раздувать легкие нет необходимости, то сразу становится понятным, почему в птичьих легких нет ПАВ. Они там просто ни к чему.

Противоток — дешево и удобно

Пытаясь максимально увеличить концентрацию кислорода в крови птиц при их полетах на большой высоте, Природа прибегла еще к одному ухищрению — направление движения крови в сосудах легкого противоположно направлению потока воздуха через легкие. Такой противоточный способ насыщения крови кислородом гораздо более эффективен по сравнению с тем случаем, когда кровь и воздух движутся через легкие в одном направлении. Продемонстрируем это на примере. Пусть две трубочки, имитирующие расположенные рядом кровеносный сосуд и воздухоносную трубочку легкого птицы, на некотором отрезке соприкасаются друг с другом (рис. 60). Через поверхность контакта между кровеносным сосудом

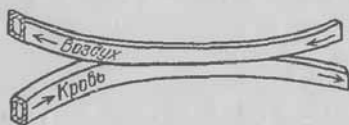


Рис. 60. Схема противоточной системы насыщения крови кислородом в легких птицы

и воздухоносной трубочкой из воздуха в кровь может диффундировать кислород, а в обратном направлении — углекислый газ. Кровь, которая должна вот-вот покинуть легкое (правая часть рис. 60), находится в контакте с воздухом, который только что вошел в легкое и в котором концентрация кислорода еще не снизилась. По мере того как воздух проходит через легкие, он теряет кислород и насыщается углекислым газом. Поэтому, двигаясь по сосуду, кровь вступает в контакт со все более и еще более богатыми кислородом порциями свежего воздуха, что дает ей возможность насыщаться кислородом до максимально возможной величины. Такой же механизм позволяет крови избавляться от избытка углекислого газа быстрее, чем это происходит у млекопитающих.

Интересно, что Природа применила противоточную систему не только у птиц, сталкивающихся с недостатком кислорода при полетах на большой высоте, но и в жабрах рыб, использующих кислород, растворенный в воде, где его концентрация примерно в 30 раз меньше, чем в атмосфере.

Ныряем!

У человека и других высших животных дыхание и биение сердца являются синонимами жизни. Сердце и легкие обеспечивают животное необходимым количеством энергии —

доставляют тканям кислород и удаляют из них углекислоту. Поэтому остановка дыхания или кровообращения представляет большую опасность для жизни животного. Однако не все ткани одинаково нуждаются в непрерывном снабжении кислородом. Если с помощью жгута остановить кровообращение в руке или ноге на час или даже более, то это не вызовет повреждений в тканях этих органов. Почка тоже может выносить перерывы в кровоснабжении. К сожалению, сердце и мозг очень чувствительны к недостатку кислорода. Поэтому удушье или остановка сердца в течение нескольких минут приводит к необратимым изменениям в их тканях.

Известно, что кошка, собака, кролик и другие наземные млекопитающие умирают через несколько минут после того, как их полностью погрузили в воду. Утка, однако, может переносить 10–20-минутные погружения под воду, тюлень — 20 минут и более, а некоторые виды китов уходят на глубину более чем на час. Как они могут делать это?

Опыты, проведенные на тюленях, показали, что во время ныряния у этих животных резко замедляется сердечный ритм (до 1/10 обычной частоты). Это происходит сразу же после погружения их носовых отверстий в воду. То же имеет место у пингвинов, крокодилов, черепах, уток и всех других животных, дышащих воздухом, но проводящих часть времени под водой. Интересно, что у летающих рыб, жабры которых перестают работать, когда рыбы выскакивают из воды или их насильно оттуда вынимают, сокращения сердца тоже значительно замедляются. Такое резкое замедление сердечного ритма в условиях кислородного голода у всех этих животных позволяет значительно сократить расход кислорода сердцем — основным его потребителем в организме.

Для того чтобы при нырянии кровоснабжение сердца и мозга не падало ниже допустимого уровня, диаметр сосудов остальных (кроме сердца и мозга) органов значительно уменьшается. Поэтому даже при малой частоте сокращений сердца снабжение кислородом сердца и мозга у ныряющих животных остается достаточным. Такой же механизм регуляции кровообращения при нырянии вырабатывается в результате тренировок у ловцов жемчуга, которые, как известно, могут находиться под водой несколько минут, погружаясь на глубину до 30 м.

А что же делать нам с вами, не обладающим способностями ловцов жемчуга? Как обычный человек может постичь тайны глубин моря? По-видимому, самым первым приспособлением для длительного пребывания человека под водой была длинная трубка, соединяющая его рот с атмосферой.

Дыхательной трубкой пользовались еще древние греки и римляне. Леонардо да Винчи усовершенствовал дыхательную трубку, снабдив ее пробковым кружком, который он расположил так, чтобы верхний конец трубки всегда выступал над водой и человек мог свободно дышать. Длина трубки достигала одного метра. Трубка Леонардо да Винчи предназначалась не для подводного плавания, а для того, чтобы «ходить под водой». Великий ученый считал, что это приспособление можно использовать в Индийском океане, чтобы «добывать жемчужины». Интересно, что своеобразную дыхательную трубку имеют личинки некоторых насекомых, обитающие на дне луж и мелких водоемов. Выставляя на поверхность воды свою трубку, они имеют возможность дышать, не вылезая из ила.

Судя по романам Ф. Купера, индейцы часто прибегали к дыхательной трубке, прячась от врагов под поверхностью воды и дыша при этом через пустотелую выдолбленную камышину. Однако дышать таким способом, находясь под водой, можно лишь тогда, когда глубина погружения не превышает 1,5 м. При большей глубине погружения разность между давлением воды, сжимающим грудную клетку, и давлением воздуха внутри нее так возрастает, что мы уже не можем увеличивать объем грудной клетки при вдохе и наполнять свежим воздухом легкие. Поэтому, находясь на глубине больше 1,5 м, можно дышать только воздухом, сжатым до давления, равного давлению воды на данной глубине. Для этих целей аквалангисты и берут с собой баллоны со сжатым воздухом. Однако погружение на разные глубины требует различного давления вдыхаемого воздуха. Так, на глубине 10 м давление должно быть равно 200 кПа, а на глубине 40 м — 500 кПа. Поэтому аквалангист все время должен следить за глубиной погружения, соответственно изменяя давление вдыхаемого воздуха.

К сожалению, опыт использования аквалангов показал, что с их помощью можно погружаться на глубину не более 40 м. На большей глубине аквалангисту необходимо дышать воздухом, сжатым до давления больше 5 атм, в котором концентрация кислорода более чем в 5 раз превышает его концентрацию в атмосфере, что вызывает кислородное отравление.

Человек может дышать чистым кислородом при атмосферном давлении лишь около суток. При более длительном дыхании кислородом возникает воспаление легких, оканчивающееся смертью. Дышать чистым кислородом, сжатым до 2—3 атм, человек может не больше 1,5—2 часов. Потом наступают нарушения координации движений, внимания и памяти.

Для того чтобы избежать токсического действия O_2 , аквалангистам, погружающимся на большую глубину, готовят спе-

циальные дыхательные смеси, в которых процентное содержание кислорода ниже, чем в атмосферном воздухе. Но при таких высоких давлениях азот, входящий в состав дыхательной смеси, может оказывать наркотическое действие. Кроме того, дышать азотсодержащими смесями на глубине около 100 м очень тяжело, так как плотность вдыхаемого газа, сжатого до давления в 10 атм, в 10 раз превышает плотность атмосферного воздуха. Такая высокая плотность вдыхаемого газа превращает обычно незаметный и легко выполнимый акт дыхания в процесс усиленного «проталкивания» воздуха в легкие. Поэтому на глубинах более 40 м водолазы обычно дышат смесью кислорода и гелия. Гелий не обладает наркотическим действием при таких высоких давлениях, а его плотность приблизительно в 7 раз меньше, чем у азота.

А водолазы опускаются все глубже и глубже. Водолазам часто приходится устанавливать и заменять нефтяные вышки в море, где нефть наиболее дешева, так как залегают на небольшой глубине. Водолазам, устанавливающим вышки в Северном море, порой приходится работать на глубине около 300 м и дышать газовыми смесями, сжатыми до давления 3000 кПа.

Однако трудности (и даже опасности) подстерегают аквалангиста, опустившегося на большую глубину, не только под водой, но и сразу после того, как он поднимется на ее поверхность. Уже давно было известно, что водолазы, быстро поднимающиеся с большой глубины, вскоре начинают испытывать сильную боль в суставах. Эта профессиональная болезнь водолазов получила название «кессонной» болезни. Оказалось, что неприятные ощущения в суставах только что поднявшихся с глубины водолазов вызваны образованием газовых пузырьков в тканях. Эти газовые пузырьки могут также быть причиной закупорки мелких кровеносных сосудов.

Откуда же возникают эти газовые пузырьки? Они появляются точно так же, как образуются пузырьки в бутылке содовой воды, когда ее открывают. В обоих случаях пузырьки возникают при понижении давления над жидкостью, насыщенной газом при большем давлении. Кессонная болезнь возможна также при быстром подъеме на высоту в негерметичной камере. В этом случае опасность кессонной болезни возникает при резком снижении давления примерно на 50 кПа (на высоте более 6000 м). Было зарегистрировано несколько случаев возникновения кессонной болезни у пилотов, выполнявших рейсы в негерметичной кабине на высоте около 2500 м. Однако все эти люди в день, предшествующий полету, занимались подводным плаванием с использованием акваланга. Очевидно, что организм каждого из этих пилотов еще до полета содержал

мелкие пузырьки воздуха, которые стали расширяться и дали о себе знать после незначительного уменьшения атмосферного давления. Поэтому пилотам рекомендуется садиться за штурвал самолета лишь спустя 24 часа после занятий подводным плаванием.

Для того чтобы пузырек образовался в том месте, где раньше его не было, его развитие должно, очевидно, пройти через две различные фазы: 1) образование мельчайшего пузырька на том месте, где «ничего не было», и 2) рост пузырька. Рост газового пузырька при резком уменьшении атмосферного давления легко объяснить с помощью закона Бойля — Мариотта. Механизм образования мельчайшего газового пузырька «из ничего» изучен еще недостаточно. Считается, что в тканях организма в нормальных условиях всегда существуют так называемые ядра, которые могут стать местом образования мельчайших пузырьков газа. Не исключено, что такими ядрами могут быть присутствующие в тканях стабильные (не изменяющие своих размеров) газовые пузырьки. Присутствие ядер для процесса образования пузырьков, по-видимому, необходимо, так как в чистой воде газовые пузырьки вообще не образуются даже при резком тысячекратном снижении давления газа над ее поверхностью.

Избежать кессонной болезни можно, если поднимать водолаза с большой глубины достаточно медленно, делая необходимые паузы. Такие паузы в подъеме позволяют растворенному газу диффундировать через ткань к кровеносным сосудам, по которым он вместе с кровью поступает в легкие, а оттуда — в атмосферу, так и не образовав пузырьков. Считается, что кессонная болезнь не возникает при резком подъеме с глубины менее 9 м. Пребывание на глубине 30 м в течение часа требует при подъеме одной двухминутной остановки на глубине 6 м и 24-минутной остановки на глубине 3 м. В тех случаях, когда водолазы ежедневно работают на глубине больше 100 м в течение всего рабочего дня, признано целесообразным не уменьшать давления вдыхаемого ими воздуха даже в часы отдыха после подъема с глубины, так как это потребовало бы нескольких часов. Поэтому в промежутке между погружениями они отдыхают в специальных барокамерах, установленных на судах.

Большую часть газовых пузырьков образует азот, так как кислород интенсивно потребляется клетками организма. Опасность развития кессонной болезни можно уменьшить, используя вместо азота гелий, который меньше растворим в воде и жирах и скорость диффузии которого в несколько раз больше, чем у азота. Большая скорость диффузии гелия позволяет сократить время подъема водолаза на поверхность.

С образованием газовых пузырьков в жидкости при резком понижении внешнего давления связано и другое явление в организме. В наш нервный век довольно широко распространена привычка в минуты волнения «трещать пальцами». Очень долго не было известно, отчего возникает хрустящий звук при растягивании суставов. Многие считали, что это щелкают кости. Однако после подробного исследования оказалось, что причиной этих хрустящих звуков являются газовые пузырьки, образующиеся и лопающиеся в жидкости, заполняющей суставную сумку. При растяжении сустава увеличивается объем суставной сумки, давление в ней соответственно падает и жидкая «смазка» в суставе закипает. Образующиеся газовые пузырьки сливаются с более крупными и с треском лопаются. Когда кости возвращаются в нормальное положение, газ постепенно поглощается жидкостью. Это происходит примерно в течение пятнадцати минут. Спустя этот интервал времени суставом опять можно «хрустнуть».

Все перечисленные выше трудности, связанные с пребыванием человека под водой, возникают из-за того, что он дышит там сжатым воздухом. А что если заставить человека «дышать» водой так, как это делают рыбы? Конечно, концентрация кислорода в воде, находящейся в равновесии с атмосферой, гораздо меньше, чем в воздухе (более чем в 20 раз). Но и этой его концентрации будет достаточно, чтобы при контакте с кровью насытить последнюю кислородом до нормального уровня. Кроме того, при желании можно увеличить концентрацию кислорода во «вдыхаемой» воде, если непрерывно пропускать через нее чистый кислород, а не воздух.

Очевидно, что при «дыхании» водой, содержащей растворенный кислород, уже нет необходимости компенсировать повышение внешнего давления при погружении, так как по закону Паскаля давление воды внутри легких будет всегда равно наружному давлению. Поэтому усилия, необходимые для вдоха, не будут изменяться с глубиной погружения. Использование воды как носителя растворенного кислорода избавляет от опасности кислородного отравления, так как концентрацию кислорода во «вдыхаемой» воде можно сделать постоянной и равной его концентрации в атмосфере. По этой же причине исчезает опасность возникновения кессонной болезни.

На рис. 61 показана схема установки, позволяющей «дышать» водой, насыщенной кислородом. Собаки и мыши с помощью такой установки могли в течение нескольких часов жить, «дыша» водой. Погибали они от того, что в их крови увеличивалась выше допустимого предела концентрация углекислоты. Таким образом, установка, изображенная на рис. 61,

полностью удовлетворяя потребность животного в кислороде, не обеспечивает в достаточной мере вымывания из организма образующейся в нем углекислоты. В нормальных условиях (в покое) у млекопитающих в каждом литре выдыхаемого воздуха содержится около 50 мл CO_2 , а растворимость этого газа

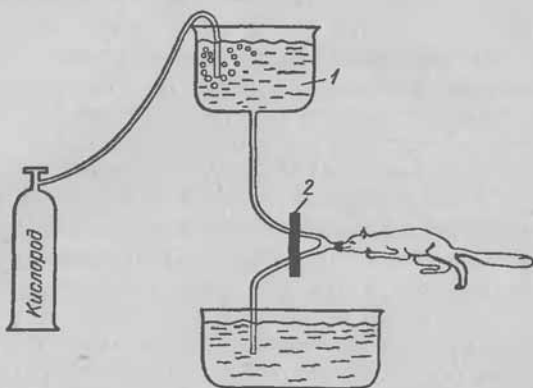


Рис. 61. Установка для «дыхания» водой, насыщенной кислородом: 1 — водный раствор солей, близкий по своему составу к крови; 2 — клапан, перекрывающий нижнюю трубку при вдохе, а верхнюю — при выдохе

в воде такова, что каждый ее литр в тех же условиях может содержать не более 30 мл CO_2 . Поэтому для удаления всей углекислоты, образующейся в организме, необходимо прокачивать через легкие почти в 2 раза большие объемы воды по сравнению с необходимыми объемами воздуха. Согласно закону Бернулли разность давлений, необходимая для продвижения с определенной скоростью жидкой (или газовой) среды через трубу известной длины и диаметра, должна быть пропорциональна вязкости этой среды. А так как вязкость воды примерно в 30 раз больше, чем воздуха, самостоятельное «дыхание» водой потребует приблизительно в 60 раз больших затрат энергии. Итак, Природа наделила нас такими легкими, которыми пользоваться в морских глубинах невозможно, и для исследования этих глубин нам необходимы батискафы и подводные лодки.

Поэтому Мировой океан, глубина которого в среднем составляет около 3 км, а площадь — 70% поверхности планеты, до сих пор остается практически неизученным. И хотя в январе 1960 г. Ж. Пиккар и Д. Уолш на батискафе «Триест» достигли дна Марианской впадины (глубина 11 км), до настоящего времени на глубине даже 1 км человек оставил меньше своих следов, чем на поверхности Луны.

АЛЛО! ВЫ МЕНЯ СЛЫШИТЕ?

Плоскоська досочка,
По краям — обшивочка,
А в середине — дырочка.

Русская народная загадка (Ухо)

Почти все, происходящее на Земле, рождает звук. Звук есть везде и проникает повсюду. В отличие от света, звук может «преодолевать» твердые и непрозрачные преграды, а также легко огибать их. Звук, как и свет, может изменяться по интенсивности в огромном диапазоне, стимулируя относительно простые, обладающие хорошей чувствительностью механорецепторы слуховой системы животных. Он может нести животному информацию о событиях, происходящих в тех местах, которые недоступны глазу. Звук предупреждает хищника о приближении жертвы и дает ей последний шанс избежать этой встречи. Поэтому неудивительно, что звук играет ключевую роль в жизни всех позвоночных и наиболее активных беспозвоночных — многих насекомых.

Основные понятия акустики

Прежде чем перейти к анализу механизмов, лежащих в основе нашей способности слышать, необходимо познакомиться с основными понятиями науки о звуке — акустики. Что же такое звук? Простейшим источником звука может служить колеблющийся камертон, вибрация ножек которого порождает распространяющиеся во все стороны волны давления, воспринимаемые нашим органом слуха. Таким образом, звук можно определить как последовательность распространяющихся волн сжатия и разрежения в окружающей нас среде. Следует отметить, что давление в звуковой волне колеблется относительно величины среднего атмосферного давления и относительная амплитуда этих колебаний обычно не превышает 0,5%. При этом никакого однонаправленного течения молекул воздуха при распространении звуковой волны не происходит.

Основными параметрами звуковой волны являются ее частота, амплитуда (или интенсивность) и скорость распростране-

ния. Частота звуковой волны полностью определяется характеристиками источника звука и скоростью его движения относительно звукоприемника (эффект Доплера). Амплитуда звука в данной точке зависит не только от мощности источника и расстояния до него, но и от свойств окружающей среды. Скорость распространения звуковой волны является параметром, зависящим только от характеристик среды, в которой она распространяется.

От каких характеристик среды зависит распространение звуковой волны? Можно показать, что в распространяющейся со скоростью c звуковой волне имеет место следующее соотношение между мгновенными значениями давления P^*) и скорости v перемещения воздуха:

$$v = P/\rho c, \quad (24)$$

где ρ — плотность воздуха. Как можно заметить, это выражение аналогично тому, которое было получено нами при анализе распространения пульсовой волны по артерии.

Произведение ρc называется «акустическим импедансом» среды. Чем больше акустический импеданс среды, тем меньшие скорости перемещения воздуха вызовут в ней одно и то же звуковое давление. В табл. 4 приведены значения ρc для воздуха, воды и некоторых биологических тканей. Учет акустического импеданса необходим при анализе передачи звуковой волны из одной среды в другую.

Таблица 4

Акустический импеданс воздуха, воды и некоторых биологических тканей

Материал	Характеристика		
	плотность $\times 10^3$ кг/м ³	скорость звука $\times 10^2$ м/с	Акустический импеданс, Н·с/м ³
Воздух	$1,29 \cdot 10^{-3}$	3,31	430
Вода	1	14,8	$1,48 \cdot 10^6$
Мышца	1,04	15,8	$1,64 \cdot 10^6$
Жир	0,92	14,5	$1,33 \cdot 10^6$
Кость	1,9	40,4	$7,68 \cdot 10^6$

Известно, что когда звук встречает на своем пути границу раздела двух сред, часть звуковой волны отражается от нее, а остальная часть проходит в новую среду. Отраженную звуко-

*) Здесь и далее под давлением звуковой волны понимается разность между истинным давлением в данной точке и средним атмосферным давлением в среде.

вую волну мы воспринимаем как эхо. Чем определяется амплитуда отраженной звуковой волны? Рассмотрим распространение звука из среды с малым акустическим импедансом (воздух) в среду с большим импедансом (вода). Для простоты будем считать, что направление распространения звуковой волны перпендикулярно плоскости раздела двух сред (рис. 62). Очевидно, что звуковое давление в точках A и A' , находящихся непосредственно над и под поверхностью раздела, будет практически одинаково. Однако давление в точке A является суммой давлений в падающей (P_i) и отраженной (P_r) звуковых волнах. Поэтому, обозначая давление прошедшей в среду 2 звуковой волны как P_j , имеем равенство

$$P_j = P_i + P_r \quad (25)$$

Скорости частиц среды в точках A и A' также должны быть одинаковы, так как в противном случае имело бы место проникновение одной среды в другую, что делало бы границу неопределенной. Частица среды 1, находящаяся в точке A , участвует одновременно в двух движениях — в звуковой волне, падающей на поверхность раздела, и отраженной. Поэтому очевидно, что скорость v_A этой частицы будет равна разности ее скоростей, которые можно найти из равенства (24): $v_A = (P_i - P_r)/\rho_1 c_1$. В то же время скорость $v_{A'}$ частицы в точке A' составляет $v_{A'} = P_j/\rho_2 c_2$. Приравнивая v_A и $v_{A'}$, получаем

$$\frac{P_j}{\rho_2 c_2} = \frac{P_i - P_r}{\rho_1 c_1} \quad (26)$$

Решая систему уравнений (25) — (26) относительно P_j и P_r , получаем

$$P_j = \frac{2\rho_2 c_2}{\rho_1 c_1 + \rho_2 c_2} P_i, \quad (27)$$

$$P_r = \frac{\rho_2 c_2 - \rho_1 c_1}{\rho_1 c_1 + \rho_2 c_2} P_i.$$

Из выражений (27) следует, что давления в отраженной и прошедшей звуковых волнах полностью определяются значениями акустических импедансов сред. При этом чем больше будет отношение $\rho_2 c_2/\rho_1 c_1$, тем больше амплитуда отраженной волны.

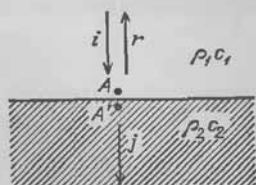


Рис. 62. Отражение звуковой волны от границы раздела двух сред: i — падающая волна, r — отраженная, j — прошедшая

Каждая звуковая волна представляет собой направленный поток механической энергии. Для тех случаев, когда давление звуковой волны изменяется во времени синусоидальным образом, т. е. $P(x, t) = P_0(x) \sin(2\pi ft)$, можно показать, что количество энергии, переносимое звуковой волной в единицу времени через единицу поверхности, перпендикулярной c , составляет

$$I = P_0^2 / 2\rho c. \quad (28)$$

Используя (27) и (28), можно получить выражения для энергии отраженной и прошедшей звуковых волн:

$$I_r = \left(\frac{\rho_1 c_1 - \rho_2 c_2}{\rho_1 c_1 + \rho_2 c_2} \right)^2 I_i, \quad I_j = \frac{4\rho_1 c_1 \cdot \rho_2 c_2}{(\rho_1 c_1 + \rho_2 c_2)^2} I_i. \quad (29)$$

Пусть звуковая волна переходит из воздуха в воду. Тогда $\rho_1 c_1 = 430 \text{ Н} \cdot \text{с}/\text{м}^3$, а $\rho_2 c_2 = 1\,480\,000 \text{ Н} \cdot \text{с}/\text{м}^3$. После подстановки этих значений акустических импедансов в (29) получаем $I_r = 0,999 I_i$, а $I_j = 0,001 I_i$. Таким образом, при переходе из воздуха в воду 99,9% всей звуковой энергии отражается от поверхности воды. То же самое, очевидно, справедливо и для звуковой волны, идущей из воды в воздух.

И наконец, последнее из понятий акустики, которое нам понадобится для оценки слуховой системы животных, — это средняя амплитуда A отклонений молекул среды при распространении звуковой волны. Используя (24) для звуковых волн синусоидальной формы, получаем, что

$$A = \frac{P_0}{2\pi f \rho c}, \quad (30)$$

где f — частота звука.

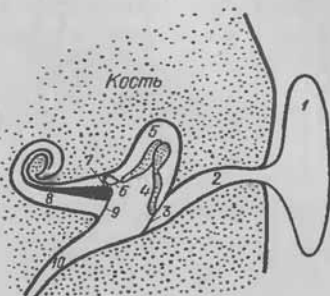
Как мы слышим

На рис. 63 показано ухо человека в разрезе. Оно состоит из трех частей: наружного, среднего и внутреннего уха. Наружное ухо — это ушная раковина и оканчивающийся в ней наружный слуховой проход. Элементы наружного уха служат для того, чтобы подводить энергию звуковых волн к барабанной перепонке — мембране, полностью перекрывающей наружный слуховой проход в самом его конце. Барабанная перепонка и соединенная с ней цепочка из трех слуховых косточек (наковальня, молоточек и стремя) — элементы среднего уха — передают звуковые колебания дальше, в элемент внутреннего уха, называемый улиткой, где они преобразуются в последова-

тельность нервных импульсов, идущих в мозг по слуховому нерву.

Внутреннее ухо представляет собой замкнутую полость в височной кости черепа. Только в области *овального* и *круглого* окон имеются эластичные мембраны, которые могут прогибаться. Вся полость внутреннего уха заполнена жидкостью. Последняя из слуховых косточек среднего уха — стремя — прикреплена к мембране овального окна и передает таким образом

Рис. 63. Схематическое изображение уха человека: 1 — ушная раковина; 2 — слуховой проход; 3 — барабанная перепонка; 4 — молоточек; 5 — наковальня; 6 — стремя; 7 — мембрана овального окна; 8 — улитка; 9 — мембрана круглого окна; 10 — евстахиева труба



звуковые колебания жидкой среде внутреннего уха. Звуковые колебания, распространяющиеся во внутреннем ухе от овального до круглого окна, деформируют специальные волосковые клетки, возбуждение которых дает начало нашим слуховым ощущениям.

Для того чтобы понять принцип работы среднего уха, вообразим сначала, что оно вообще у нас отсутствует. Как в этом случае изменится наш слух? Если звуковые волны из воздуха будут непосредственно падать на овальное окно внутреннего уха, то энергия волны, прошедшей через мембрану, составит лишь 0,1% первоначальной ее энергии, так как акустические импедансы воздуха и жидкости, заполняющей внутреннее ухо, различаются более чем в 1000 раз. Элементы среднего уха служат для того, чтобы свести к минимуму потери энергии при передаче звука от наружного уха к внутреннему. Барабанная перепонка у человека имеет площадь около 0,7 см². Посредством слуховых косточек она связана с мембраной овального окна, площадь которой всего лишь 0,03 см²*). Таким образом, среднее ухо работает как преобразователь давления, увеличивая звуковое давление на мембрану овального окна

*) Система рычагов, образованная тремя слуховыми косточками, эквивалентна устройству, показанному на рис. 64, в котором сила, действующая вдоль оси *AB*, в 2 раза меньше силы, действующей на овальное окно вдоль *CD*.

приблизительно в 40 раз по сравнению с его давлением на барабанную перепонку. При этом амплитуда перемещений барабанной перепонки, как следует из рис. 64, должна быть в 2 раза больше амплитуды колебаний овального окна.

Ранее (см. уравнение (24)) мы определили акустический импеданс как отношение амплитуды давления к амплитуде перемещения частиц среды в данной ее

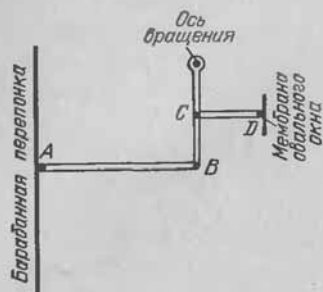


Рис. 64. Механический эквивалент среднего уха

точке при распространении звуковой волны. Из всего сказанного выше о работе среднего уха следует, что акустический импеданс уха на уровне барабанной перепонки в 80 раз меньше импеданса на уровне овального окна и составляет уже величину, близкую к акустическому импедансу воздуха. Близость величин акустических импедансов воздуха и среднего уха значительно уменьшает амплитуду звуковой волны, отражен-

ной от барабанной перепонки. Таким образом, среднее ухо согласует акустические импедансы внутреннего уха и воздуха.

Ухо наземных млекопитающих, приспособленное для восприятия звуковых волн, распространяющихся в воздушной среде, плохо работает под водой. Это обусловлено тем, что акустический импеданс воды приблизительно в 1000 раз больше, чем у среднего уха, и поэтому практически весь звук отражается от барабанной перепонки. Неприспособленность человеческого уха к восприятию подводных звуков давала основание нашим предкам считать, что подводный мир — это мир молчания. Отсюда же происходит и выражение «нем как рыба». Даже сама мысль о том, что рыбы могут общаться с помощью звуков, получила широкое признание ученых только в 40-х годах нашего века, когда развитие подводного флота привело к созданию специальных гидроакустических систем.

Однако еще Леонардо да Винчи предлагал слушать подводные звуки, приложив ухо к веслу, опущенному в воду. Акустический импеданс сырого дерева близок к импедансу воды, а сужение весла по направлению от лопасти к рукоятке делает его преобразователем давления, аналогичным среднему уху (см. рис. 64). Все это приводит к тому, что подводные звуковые волны, испытывая незначительное отражение, распространяются по веслу и достигают кости черепа вблизи уха, колебания которой вызывают соответствующие колебания жидкости во внутреннем ухе и слуховые ощущения. Рыбаки, пользующиеся

таким способом прослушивания подводных звуков, знают, что рыбы невероятно болтливы.

Ухо китов и дельфинов отлично приспособлено для прослушивания звуков моря. Соединение слуховых косточек между собой и их размеры у этих морских млекопитающих (в отличие от наземных) таковы, что амплитуда колебаний мембраны овального окна значительно превышает амплитуду колебаний барабанной перепонки. В результате акустический импеданс уха на уровне барабанной перепонки повышается, приближаясь к импедансу воды. Таким образом, среднее ухо у китов и дельфинов, как и у наземных животных, имеет значение акустического импеданса, близкое к импедансу прослушиваемой среды, что позволяет передавать во внутреннее ухо большую звуковую энергию.

Оптимальная конструкция среднего уха и высокая чувствительность волосковых клеток внутреннего уха позволяют многим животным воспринимать такие низкоамплитудные звуковые колебания, которые находятся за пределами чувствительности современных акустических систем. Так, минимальная интенсивность звука, которую способно почувствовать ухо человека, составляет около 10^{-12} Вт/м² при частоте звука 3 кГц, а максимальная интенсивность звука, которую ухо еще может переносить, близка к 1 Вт/м².

Для того чтобы получить представление о чувствительности нашего уха, найдем с помощью формул (28) и (30) соответствующую среднюю амплитуду (A_{\min}) синусоидальных перемещений молекул воздуха в распространяющейся звуковой волне. Подстановка $I = 10^{-12}$ Вт/м², $\rho = 1,3$ кг/м³, $c = 330$ м/с, $f = 3 \cdot 10^3$ с⁻¹ дает для A_{\min} значение, близкое к 10^{-11} м. Для сравнения укажем, что диаметр атома водорода равен приблизительно 10^{-10} м. Таким образом, минимальная средняя амплитуда синусоидальных перемещений молекул воздуха в звуковой волне, которую мы еще воспринимаем как звук, составляет всего одну десятую диаметра атома водорода. По-видимому, мы бы ничего не выиграли, если бы наше ухо стало в несколько раз более чувствительным, так как при столь большой чувствительности этот орган стал бы воспринимать случайные тепловые движения молекул воздуха. Тогда интересующие нас звуки мы бы слышали на фоне непрерывного шипения — «белого шума», не содержащего в себе никакой полезной информации. Для оценки силы (интенсивности) звука L , кроме (28), часто используют величину, равную

$$L = 20 \lg \frac{P}{P_{\min}}$$

где P — амплитуда звукового давления данной волны, а P_{\min} — амплитуда звукового давления, соответствующая среднему порогу слышимости человека. Величина L — безразмерная, но для того, чтобы ее отличить от других безразмерных величин, ей придана размерность децибел (дБ). В табл. 5 приведены значения L , соответствующие различным значениям P .

Таблица 5

Сила звука и амплитуда звукового давления

Амплитуда звукового давления, Н/м ²	Сила звука, дБ	Чему соответствует в жизни
$2 \cdot 10^3$	160	Механические повреждения барабанной перепонки
$2 \cdot 10^2$	140	Болевой порог уха
2	100	Работающий цех завода, автомобиль
$2 \cdot 10^{-2}$	60	Шум в канцелярии, разговор
$2 \cdot 10^{-4}$	20	Очень тихая комната
$2 \cdot 10^{-5}$	0	Порог слышимости

Оказалось, что при интенсивности звука около 60 дБ и более человек может отличать два звука разной силы только тогда, когда их интенсивность различается более чем на 0,5 дБ. При силе звука около 30 дБ звуки различимы человеком, когда их сила отличается более чем на 1 дБ. И наконец, вблизи порога слышимости мы можем различать два звуковых тона одинаковой частоты только при различии в силе не менее 6 дБ.

Ау! Где Вы?

Для многих животных важно не только услышать звук, но и определить, откуда он исходит. Существуют два основных способа определения направления на источник звука, и оба они требуют использования двух звукоприемников (ушей). Первый способ — определение временной задержки прихода одного и того же компонента звуковой волны к двум ушам (рис. 65). Очевидно, что чем больше будет значение этой задержки, тем больший угол составляет направление на источник звука со средней линией головы. У человека расстояние между ушами в среднем около 0,17 м. Поэтому максимальное значение задержки (при распространении звуковой волны перпендикулярно к средней плоскости головы) равно $\Delta t_{\max} = 0,17/330 = 5 \cdot 10^{-4}$ с.

Поистине удивительна способность наших ушей и мозга, работающих сообща, улавливать задержки звука, составляющие менее 10^{-4} с. Тренированные люди, например, могут опре-

делять отклонение источника звука от средней плоскости на угол менее $1-2^\circ$, улавливая таким образом временную задержку около 10 мкс. Очевидно, что такой способ определения направления на источник звука более полезен для крупных животных, у которых уши далеко отстоят друг от друга.

Второй способ — это измерение разницы в интенсивности звука, пришедшего к одному и другому уху. Для звуковых колебаний с длиной волны менее 15 см (частота более 2 кГц) голова человека представляет заметное препятствие. Поэтому за головой образуется звуковая тень, в которой интенсивность звука будет меньше, чем с противоположной стороны. Если источник звука сдвинут относительно средней плоскости головы, то одно наше ухо будет находиться в области звуковой тени, а другое — вне ее. В результате интенсивности звуковых волн, падающих на два уха, будут неодинаковы.

Жизненный опыт научил нас использовать эту разницу в силе звука, чтобы определять направление на источник звука с точностью $1-2^\circ$. Человек подсознательно пользуется сразу обоими методами локализации источника звука. При этом разнице в интенсивности звука около 10% соответствует временная задержка прихода звуковой волны к более дальнему уху, равная 18 мкс. Поэтому, если искусственно сделать ухо, находящееся вне звуковой тени, на 10% менее чувствительным, то в определении направления на источник звука испытуемый будет систематически ошибаться на $3-4^\circ$.

Следует отметить, что для мелких животных (например, мышей) доступен только второй способ локализации источника звука, так как первый требовал бы способности измерять временные интервалы с точностью 1 мкс, немислимой для нервной системы. Необычайная чувствительность мелких млекопитающих к высокочастотным звукам создает необходимые условия для использования этого второго метода.

Человек, находящийся под водой вблизи плывущей моторной лодки, испытывает необычное ощущение. Где бы лодка ни находилась, кажется, что она где-то совсем рядом, так как слышимость ее мотора не изменяется в воде при повороте головы. Без специальных устройств человек, погрузивший свою голову в воду, уже не может определить направление на источ-

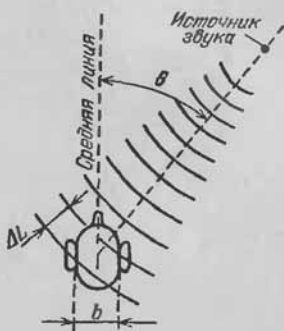


Рис. 65. Один из способов определения направления на источник звука:

$$\Delta t = \Delta L/c = (b/c) \sin \theta$$

ник звука. Это объясняется тем, что кости черепа не создают в воде звуковой тени, так как их акустический импеданс близок к импедансу воды. Поэтому звуковые волны в воде одинаково хорошо достигают обеих ушей, лишая человека возможности ориентироваться по звуку с помощью второго способа.

Слуховая система китов и дельфинов хорошо приспособлена для подводного ориентирования с помощью звука. Имею-

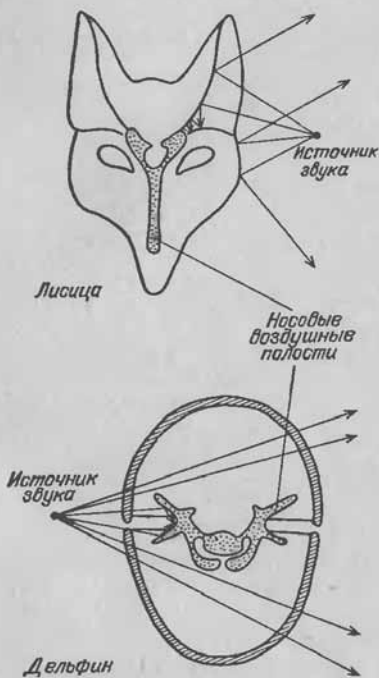


Рис. 66. Элементы головы, позволяющие локализовать источник звука лисице в воздухе, а дельфину — в воде. Кости черепа и ушная раковина создают звуковую тень в воздухе. В воде звуковую тень создают носовые воздушные полости

щиеся у них в черепе воздушные полости создают звуковые тени (из-за огромного различия акустических импедансов воды и воздуха), пространственно разделяющие оба уха (рис. 66). Это позволяет им определять под водой направление на источник звука, используя только что описанные способы.

Казалось бы, непреодолимые трудности в определении направления на источник звука должны возникать у насекомых.

Толщина тела кузнечика составляет менее 1 см, а длина волны издаваемого им звука — около 8 см (частота 4–5 кГц). Поэтому сам кузнечик не будет создавать звуковой тени для стрекотания соседа и даже наличие у него двух слуховых органов, расположенных на разных сторонах тела, не даст ему возможность определить, где стрекочет сосед. Тем не менее кузнечики прекрасно находят друг друга, руководствуясь только звуковыми

сигналами. Помогает им в этом специальная конструкция их слуховых органов.

У кузнечиков и некоторых других насекомых эти органы расположены в передних конечностях, чуть ниже «коленок». Чувствительным элементом служит особая мембрана — «барабанная перепонка». Однако у кузнечика, в отличие от млекопи-

тающих (см. рис. 63), звуковая волна может воздействовать на барабанную перепонку с обеих сторон, так как внутренняя ее поверхность тоже сообщается с атмосферой через узкое отверстие — дыхальце (рис. 67). В этом случае отклонение барабанной перепонки будет пропорционально разности давлений по обе ее стороны, т. е. разности давлений между точками А и В.

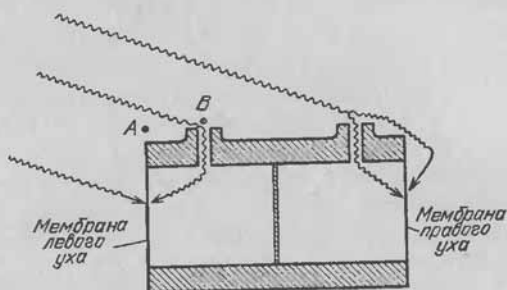


Рис. 67. Схематический разрез слухового органа кузнечика

Поскольку у кузнечика размеры слухового органа (и расстояние АВ) всегда малы по сравнению с длиной волны звука, результирующая сила, действующая на его барабанную перепонку, будет пропорциональна градиенту давления в распространяющейся звуковой волне.

Слуховой орган, обладающий чувствительностью к градиенту давления, помогает кузнечнику определять направление на источник звука. Когда направление распространения звука перпендикулярно плоскости мембран (левого и правого органа), то амплитуда колебаний обеих мембран максимальна, однако их колебания сдвинуты по фазе на 180° . Если же направление звуковой волны параллельно плоскости мембран, то, очевидно, колебания мембран будут отсутствовать. Таким образом, сопоставляя амплитуду и фазу колебаний мембран обоих слуховых органов, кузнечик узнает местонахождение источника звука.

Аналогичный принцип локализации источника звука можно найти и у некоторых других мелких животных. У лягушки звуковая волна, проникая через барабанную перепонку одного уха, проходит через евстахиеву трубу (см. рис. 63) и воздействует на внутреннюю поверхность барабанной перепонки другого уха. Таким образом, слуховой орган лягушки тоже обладает чувствительностью к градиенту давления. У человека евстахиева труба очень узкая и, как правило, заполнена жидкостью. Поэтому использовать такой механизм для определения источника звука мы не можем.

Живые локаторы

Наиболее яркими примерами использования звука в живой природе являются человеческая речь и эхолокация. Эхолокация наиболее развита у летучих мышей — животных, ведущих ночной образ жизни. Эхолокация заменяет им зрение. Интересно, что принципы эхолокации были использованы в радарах и сонарах еще до того, как они были обнаружены у животных. Однако искусство, с которым летучие мыши выделяют информацию из эха от посылаемых сигналов, поистине фантастично. Анализируя отраженные сигналы, они не только могут обнаруживать окружающие предметы, но также определять расстояние до них, азимут, размеры и характер их поверхности. Большинство летучих мышей — насекомоядные. Эхолокация позволяет им охотиться за комарами, которых они хватают на лету со скоростью около двух штук в секунду.

Сигналы, испускаемые летучими мышами, полностью лежат в ультразвуковом диапазоне (от 20 до 100 кГц), что и объясняет значительную задержку в открытии этого феномена. Малая длина волны издаваемого звука дает возможность получать эхо-сигналы от очень мелких объектов. Летучая мышь, например, может в полной темноте обнаружить проволоку диаметром 0,1 мм.

С помощью своего ультразвукового локатора некоторые мыши могут охотиться не только за насекомыми, но и за рыбами, находящимися вблизи поверхности воды. Долгое время оставалось непонятным, как это им удается, — ведь акустический импеданс тела рыб почти не отличается от импеданса воды. Поэтому рыбы, казалось бы, не должны отражать звуковых сигналов. Однако это не совсем верно, так как в теле рыбы есть плавательный пузырь, наполненный воздухом. Он-то и делает рыбу «видимой» для ультразвукового локатора летучей мыши.

Летучие мыши могут излучать ультразвуковые импульсы различной формы. Наиболее распространенными и изученными являются два типа летучих мышей.

Мыши, относящиеся к первому типу, используют ультразвуковые импульсы, частота колебаний в которых уменьшается на протяжении импульса от 100 до 20 кГц (рис. 68, а). Частота следования таких импульсов может изменяться от 10 до 200 Гц, а длительность лежит в диапазоне от 0,5 до 5 мс. Представители второго типа излучают ультразвуковые импульсы длительностью более 100 мс, частота колебаний в которых остается постоянной в течение всего импульса (рис. 68, б). При этом точность, с которой поддерживается частота колебаний в таких

импульсах, поистине феноменальна и составляет около 0,05%. Почему летучие мыши применяют для эхолокации именно такие типы ультразвуковых импульсов?

Как учит нас повседневный опыт, Природа, как правило, ничего не делает зря. Рассмотрим сначала принципы эхолокации, используемые мышами первого типа. Пусть c — скорость звука, а L_1 и L_2 — расстояния от мыши до двух каких-нибудь объектов, стоящих на пути распространения звуковой волны. Очевидно, что импульс, отраженный от первого объекта, вернется

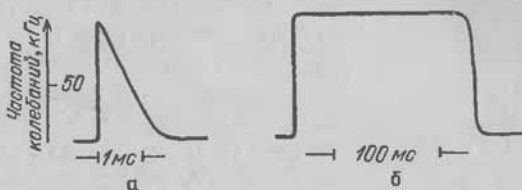


Рис. 68. Изменение частоты колебаний в двух типах ультразвуковых импульсов, испускаемых летучими мышами

к мыши через интервал времени, равный $2L_1/c$, а тот же импульс, отраженный от второго, более удаленного объекта, — через $2L_2/c$. Если частота колебаний в импульсе, испускаемом мышью, была бы постоянной, а его длительность — больше $2(L_2 - L_1)/c$, то импульсы, отраженные от обоих объектов, складываясь, давали бы в результате ультразвуковой импульс той же частоты, но несколько большей длительности.

Таким образом, при использовании импульсов, состоящих из ультразвуковых колебаний неизменной частоты, отраженный импульс будет нести информацию только о расстоянии до ближайшего из двух объектов, если они будут отстоять друг от друга не более чем на $ct/2$, где t — длительность импульса. Так как голосовые связки*) летучей мыши не позволяют испускать звуковые импульсы короче 0,5 мс, то два предмета, расположенные друг от друга на расстоянии меньше 10 см, будут восприниматься ею как один. Неужели в мозгу мыши создается такое размытое изображение окружающего мира? Нет, этого не происходит.

Резкость изображения значительно увеличивается из-за того, что на протяжении каждого импульса частота колебаний, испускаемых мышами этого типа, успевает уменьшиться в несколько раз (рис. 68, а). Такой частотно-модулированный им-

*) Мышцы голосовых связок у летучих мышей занимают по быстройдействию первое место среди всех известных видов мышц животных.

пульс, отражаясь от двух различно удаленных предметов, возвращается к мышши в виде импульса, внутренняя структура которого изображена на рис. 69. Резкое увеличение частоты ультразвуковых колебаний через интервал времени $2|L_1 - L_2|/c$ после прихода импульса позволяет мышши сделать заключение о существовании двух объектов на пути распространения звуковой волны. Очевидно, что в этом случае длительность испускаемого импульса уже не определяет резкости эхо-изображения, как это происходит при использовании импульсов, состоящих из ультразвуковых колебаний постоянной частоты.

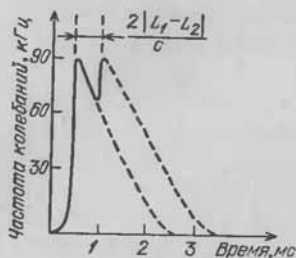


Рис. 69. Изменение частоты ультразвуковых колебаний в импульсе, отраженном от двух объектов, удаленных от летучей мышши соответственно на L_1 и L_2

Оправдав применение Природой импульсов, подобных показанному на рис. 68, а, проанализируем теперь возможность использования для тех же целей импульсов второго типа (см. рис. 68, б). Этот второй тип импульсов и импульсами-то назвать трудно, так как их длительность иногда может быть больше интервала между ними. Такие длинные импульсы, очевидно, нельзя использовать для эхолокации, так как отра-

женный сигнал вернется к мышши еще до окончания испускаемого, а это будет затруднять анализ отраженного сигнала. И наконец, постоянная частота ультразвуковых колебаний в этих импульсах не позволит отделять эхо-сигналы, отраженные от различных объектов. Неужели мы нашли изъян в Природе? Нет, это нам только показалось. Мы забыли, что летучая мышшь пользуется своим локатором на лету, двигаясь со скоростью до нескольких метров в секунду. Именно движение летучей мышши делает дееспособной систему эхолокации, основанную на импульсах, аналогичных изображенному на рис. 68, б.

Каждый, кто когда-нибудь стоял на железнодорожном перроне и слышал гудок проносащегося мимо тепловоза, наверняка обратил внимание на то, что тон гудка приближающегося тепловоза заметно выше его тона, когда он удаляется от нас. Зависимость частоты воспринимаемых нами колебаний от скорости относительного движения источника этих колебаний называется *эффектом Доплера* и объясняется следующим образом. При приближении поезда длина волны распространяющихся в воздухе вдоль перрона звуковых колебаний должна быть меньше соответствующей величины, измеренной в кабине машиниста.

Это происходит из-за того, что движение приближающегося поезда «укорачивает» длину волны звука, слышимого на перроне, на Tv , где T — период звуковых колебаний, а v — скорость поезда. И наоборот, движение удаляющегося тепловоза на такую же величину «удлиняет» длину волны слышимого звука. Поэтому стоящим на перроне и кажется, что тон тепловозного гудка внезапно понижается, когда состав пронесется мимо них. Можно показать, что изменение частоты Δf звуковых колебаний, происходящее из-за эффекта Доплера, определяется выражением

$$\Delta f = f_0 \frac{\frac{v}{c} \cos \theta}{1 - \frac{v}{c} \cos \theta}, \quad (31)$$

где f_0 — частота колебаний, измеренная в системе, движущейся вместе с их источником, c — скорость звука, а θ — угол между вектором v и вектором, исходящим из источника звука и оканчивающимся в точке наблюдения.

Пусть летучая мышь, движущаяся относительно окружающих ее предметов со скоростью v , излучает ультразвуковые колебания с частотой f_0 . Тогда из-за эффекта Доплера частота ультразвуковых колебаний, падающих на неподвижные предметы и отражающихся от них, будет равна $f_0 + \Delta f$, где Δf определяется выражением (31). В силу того же эффекта Доплера отраженный ультразвук воспринимается летящей мышью уже как колебания с частотой $f_0 + 2\Delta f$. Если считать, что скорость полета мыши составляет в среднем около 5 м/с, а частота излучаемого ею ультразвука — 80 кГц, то разница $2\Delta f$ между частотами излучаемого и отраженного ультразвука не должна превышать 3% и несет в себе информацию о положении окружающих объектов относительно вектора скорости летящей мыши.

Чтобы пользоваться таким методом эхолокации, мышь не только должна излучать ультразвук постоянной частоты (с точностью до сотых долей процента), но и обладать способностью различать частоты, отличающиеся друг от друга на 0,1%. Действительно, эксперименты показали, что слуховой аппарат летучей мыши имеет наибольшую чувствительность в области частот, излучаемых ею самой, и может реагировать на изменение частоты, не превышающее 0,1%. Таким образом, использование принципа Доплера одними типами летучих мышей и импульсной эхолокации — другими позволяет им ориентироваться, не прибегая к помощи зрения.

Природа, однако, позаботилась не только о летучих мышах, снабдив их ультразвуковыми локаторами, но и об их жертвах. Так, у некоторых ночных бабочек (совки) — частой добычи летучих мышей — слуховой орган особенно чувствителен именно к тем частотам, которыми пользуются летучие мыши для эхолокации. Другие бабочки в качестве защиты используют ультразвуковые сигналы — помехи, затрудняющие работу локатора летучих мышей и отпугивающие последних.

Известно, что вампирам, нападающим на людей, а также на лошадей и других сельскохозяйственных животных, редко удается полакомиться собачьей кровью. Объясняют это тем, что собаки обладают способностью слышать ультразвук (на этом основаны многие выступления собак в цирке) и, обнаружив приближающегося вампира, не дают себя в обиду.

Эхолокация, используемая летучими мышами, может помочь людям, страдающим слепотой. Биофизики уже испытывают миниатюрные устройства, выполненные в виде наушников, которые непрерывно излучают ультразвуковые импульсы и принимают отраженные от окружающих предметов эхосигналы. Принимаемые эхосигналы переводятся специальным элементом этого устройства в слышимый частотный диапазон, после чего подаются в наушники. После некоторой тренировки человек, используя такой ультразвуковой локатор, может научиться в какой-то мере «видеть» с закрытыми глазами.

ОТ МОСЬКИ ДО СЛОНА

...дистанции огромного размера...

А. С. Грибоедов. «Горе от ума»

Мир животных богат и разнообразен. Поражает не только число различных видов живых существ, обитающих на Земле, но также диапазон их размеров. Действительно, даже если сравнивать между собой животных, принадлежащих к одному классу, — наземных млекопитающих, то их масса будет изменяться от 3 г у землеройки до $3 \cdot 10^6$ г у слона. В мире птиц различия чуть меньше, но тоже впечатляющие — от однограммовых колибри до стокилограммовых африканских страусов.

Очевидно, что размеры и масса тела тесно взаимосвязаны с образом жизни животного. Какие физические закономерности определяют эту взаимосвязь?

Масса тела и образ жизни

Когда следишь за поведением слона в зоопарке то кажется, что все его движения искусственно замедлены, как это бывает в фильме при неисправном кинопроекторе. Противоположное впечатление возникает, когда смотришь на живую мышь, — так быстры и маневренны ее движения. Это наводит на мысль, что ритм жизни, ее биологических часов, зависит от массы тела животного. Так оно и есть в действительности. Продолжительность жизни слона достигает 70 лет, а мыши — 2–3 года. Беременность у слоних длится 18–22 месяца, а у мыши — не более 23 дней.

Скорость хода биологических часов различается не только у различных видов животных, но может изменяться у одного и того же организма при его росте. За примером далеко ходить не надо. Каждый знает, что грудные дети спят несколько раз в день, дети от двух до пяти лет — 2 раза, а мы с вами — только раз. Так постепенно, по мере роста ребенка, период хода его биологических часов увеличивается до 24 часов. Как же можно

объяснить существующую зависимость протекания различных биологических процессов от массы животного?

Попробуем вывести зависимость, связывающую время реакции животного на внешние раздражители и его массу. Очевидно, что время реакции животного зависит от размеров его тела и скорости распространения возбуждения по нервам (см. гл. 1). Скорость распространения нервного импульса у различных млекопитающих приблизительно одинакова, поэтому время реакции животного должно быть прямо пропорционально его линейным размерам. Исследования, проведенные на большой группе животных, показали, что длина их тела увеличивается с массой M тела прямо пропорционально $M^{0,25}$. Поэтому, если считать, что при постоянной скорости распространения нервного импульса время для реакции на раздражители вне и внутри животного пропорционально его длине, то можно ожидать ее пропорциональности $M^{0,25}$. Обнаружено, что частоты сердечных сокращений и дыхания для различных млекопитающих тоже изменяются пропорционально $M^{-0,25}$. Однако так же просто объяснить подобную зависимость пока не удается.

Почему бегущая мышь делает гораздо больше шагов в минуту, чем слон? Такие различия в ритмах крупных и мелких животных характерны не только для млекопитающих. В табл. 6

Таблица 6
Соотношение между массой тела и частотой взмахов крыльями у различных птиц

Вид птицы	Масса тела, кг	Частота взмахов крыльями, Гц
Гриф	8	2
Ворона	0,6	4
Воробей	0,03	10
Колибри	0,003	50

показано, как изменяется частота взмахов крыльев у птиц различной массы. Видно, что большие птицы взмахивают крыльями гораздо реже, чем маленькие. Более тщательные исследования продемонстрировали, что эта частота увеличивается при уменьшении массы тела птицы как $M^{-0,26}$.

То общее правило, что крупным животным требуется больше времени, чем мелким, чтобы совершить однотипное движение, может быть объяснено, если рассмотреть работу, совершаемую мышцей при сокращении.

Схема строения скелетной мышцы показана на рис. 70. Мышца состоит из множества параллельных мышечных клеток

(волокон) диаметром от 0,01 до 0,1 мм, длина которых может достигать нескольких сантиметров. Эти волокна содержат тонкие мышечные *фибриллы*, имеющие характерную исчерченность. Исчерченность мышечных фибрилл обусловлена правильной периодичностью их продольной структуры. Фибрилла состоит из повторяющихся отрезков — *саркомеров*, разделенных *Z-линиями* (*Z-дисками*). Длина саркомера в расслабленной мышце около 2,5 мкм. От *Z-диска* в обе стороны тянутся очень тонкие нити (диаметром около 0,005 мкм), а в промежутки между ними входят более толстые (диаметром около

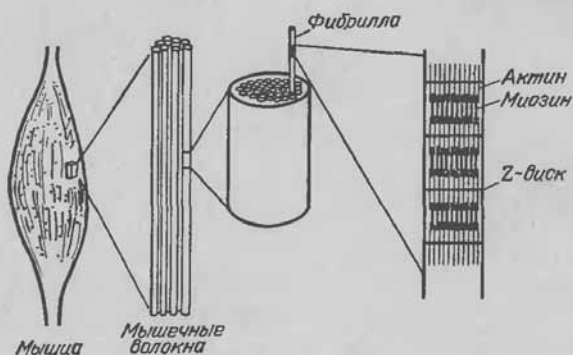


Рис. 70. Структура скелетной мышцы

0,01 мкм) нити. Длина толстых (миозиновых) нитей примерно 1,5 мкм, а тонких (актиновых) — от 1 до 1,3 мкм. Тонкие и толстые нити соединены между собой системой межмолекулярных поперечных связей, и когда мышца сокращается, эти связи перестраиваются таким образом, что толстые нити скользят между тонкими, входя глубже в промежутки между ними, и расстояние между *Z-дисками* уменьшается.

Сила, развиваемая мышцей, находится в прямой зависимости от площади ее поперечного сечения, так как максимальная сила зависит от числа фибрилл, которые помещаются на данной площади. Отношение максимальной силы, развиваемой мышцей, к площади ее поперечного сечения изменяется в очень малых пределах и, как правило, составляет 40–60 Н/см². Так как длина каждого саркомера во время сокращения мышцы не может уменьшаться больше, чем на 1 мкм, предельная величина укорочения всей мышцы должна быть пропорциональна ее длине. Поэтому работа, производимая мышцей и равная произведению силы на величину укорочения, должна быть пропорциональна ее объему (или массе).

Предположим теперь, что мы располагаем группой животных, подобных во всех отношениях и отличающихся друг от друга только своей массой (см. рис. 71). Пусть масса одного из этих животных M , а масса мышцы, сокращение которой приводит тело в движение, CM , где C — постоянная для всей этой группы животных. Если единица массы мышцы способна выполнить работу a , то работа, выполняемая всей мышцей,

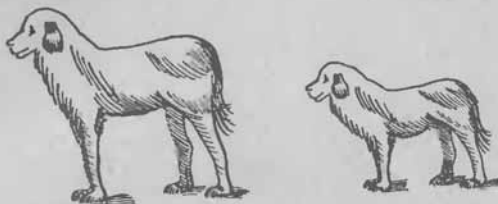


Рис. 71 Подобные животные

равна aCM . Пусть эта работа идет на то, чтобы придать скорость v части тела с массой C_1M , где C_1 — другая постоянная для той же группы животных. Очевидно, что для придания скорости v массе C_1M необходимо затратить энергию $C_1Mv^2/2$. Приравнявая эту энергию работе, совершенной мышцей, получаем

$$\frac{C_1Mv^2}{2} = aCM,$$

откуда

$$v = \sqrt{2aC/C_1}. \quad (32)$$

Из выражения (32) следует, что подобные животные могут ускорять соответствующие части своих тел до одинаковых скоростей независимо от их масс. Применим это заключение к ногам животного: аналогичные животные могли бы ускорять свои конечности до одинаковых скоростей и, следовательно, бежать с одинаковой скоростью независимо от их размеров. Однако длина шага у каждого из этой группы подобных животных пропорциональна его линейным размерам, т. е. $\sqrt[3]{M}$. Поэтому частота шагов подобных животных, движущихся с одинаковой скоростью, должна быть прямо пропорциональна $(\sqrt[3]{M})^{-1}$. Конечно, такие количественные оценки нельзя в полной мере применять в сравнительном анализе движений мыши и слона хотя бы потому, что формы их тел далеки от подобия. В то же время приведенные рассуждения позволяют во многих случаях качественно объяснить связь между массой животного и образом его жизни.

Кто выше прыгает и быстрее плавает

Кузнечик, длина которого чуть больше одного сантиметра, подпрыгивает так же высоко, как и саранча, имеющая в 5 раз большие размеры. Кенгуровая крыса — животное размером с кролика — может прыгнуть на ту же высоту, что и взрослый кенгуру. Почему аналогичные по форме животные подпрыгивают на одинаковую высоту независимо от их размеров? Ответ на этот вопрос можно получить, если еще раз воспользоваться выражением (32). Известно, что максимальная высота, до которой поднимается вертикально брошенное тело, равна $v^2/2g$. Подставляя в (32) $C_1 = 1$, получаем, что аналогичные животные могут ускорять себя до одинаковой скорости, а значит, и подпрыгивать на одинаковую высоту.

Общеизвестна поговорка «На то и щука в море, чтобы карась не дремал». Каждому ясно, что щука всегда догонит карася, если он, конечно, не успеет где-нибудь спрятаться. Да и не только карася, а любую мелкую рыбешку. Но почему максимальная скорость у крупной рыбы больше, чем у мелкой?

Сила сопротивления, которую преодолевает рыба, двигаясь в воде, при одинаковой форме тела пропорциональна площади поперечного сечения рыбы S и квадрату скорости ее движения v^2 . Поэтому выражение для мощности N , которую затрачивает рыба при движении, имеет вид

$$N = K_1 S v^2 v, \quad (33)$$

где K_1 — постоянный коэффициент.

С другой стороны, как было показано выше, максимальная мощность, развиваемая каждой мышцей животного, должна быть пропорциональна ее объему. Очевидно, что такой же вывод справедлив для всего организма, что в результате дает

$$N = K_2 Q, \quad (34)$$

где Q — объем тела рыбы, а K_2 — постоянная. Приравнивая (33) и (34), получаем

$$v = \sqrt[3]{\frac{Q}{S}} \cdot C_2, \quad (35)$$

где C_2 — коэффициент, не зависящий от размеров рыбы. Пусть v_1, v_2, Q_1, Q_2 и S_1, S_2 — скорости, объемы и площади поперечного сечения большой и маленькой рыб соответственно. Тогда

из (35) можно получить

$$\frac{v_1}{v_2} = \sqrt[3]{\frac{Q_1}{Q_2} \cdot \frac{S_2}{S_1}} \quad (36)$$

Считая формы большой и маленькой рыб подобными, а их длины равными L_1 и L_2 , можно утверждать, что $\frac{Q_1}{Q_2} = \frac{L_1^3}{L_2^3}$, а $\frac{S_1}{S_2} = \frac{L_1^2}{L_2^2}$. Поэтому выражение (36) можно переписать в виде

$$\frac{v_1}{v_2} = \sqrt[3]{\frac{L_1}{L_2}}$$

Если учесть, что длина тела щуки около 1 м, а карася — 0,1 м, то перспектива карасю попасть в пасть щуке обрисовывается вполне четко.

Большие и маленькие на прогулке

Когда нам некуда спешить, мы идем пешком. Но вот мы чувствуем, что опаздываем, и переходим на бег. При ходьбе в любой момент времени хотя бы одна из ног обязательно соприкасается с землей. В отличие от ходьбы, при беге имеются короткие интервалы времени, когда человек не соприкасается с землей. Поэтому такой способ передвижения представляет собой последовательность прыжков. Максимальная скорость, с которой может идти взрослый человек, около 2,5 м/с. Бег позволяет значительно увеличить скорость передвижения, и у спортсменов она может достигать 10 м/с.

Знакомая картина: родители, спеша куда-то, ведут ребенка за руки, и он, не успевая за ними, вынужден бежать. Почему для достижения одной и той же скорости взрослые и дети пользуются принципиально отличными способами передвижения?

Рассмотрим, как изменяется положение центра тяжести при ходьбе. На рис. 72 схематически изображены положения человека и его центра тяжести в две последовательные фазы ходьбы. Если считать, что при соприкосновении с землей ноги находятся в выпрямленном состоянии, то очевидно, что центр тяжести будет располагаться ниже всего тогда, когда обе ноги касаются земли. Наивысшему положению центра тяжести будет соответствовать момент, когда соприкасающаяся с землей нога находится в вертикальном положении. Таким образом, центр тяже-

сти, расположенный в нижней части туловища, чуть пониже пупка, при ходьбе движется по дуге окружности, радиус которой можно считать равным длине ноги.

Известно, что тело, движущееся со скоростью v по окружности радиуса l , имеет ускорение, направленное к центру этой окружности и равное v^2/l . При ходьбе на человека действуют

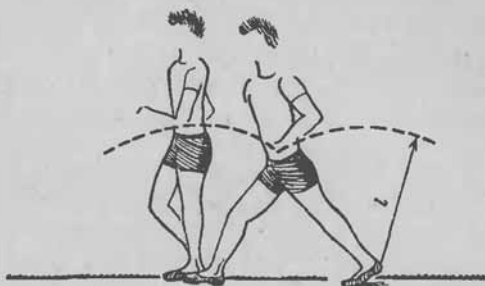


Рис. 72. Изменение положения центра тяжести при ходьбе (показано штрихом)

две силы — сила тяжести и сила реакции опоры. Результирующая этих двух сил и является искомой центростремительной силой. Очевидно, что ее величина не может быть больше силы тяжести. Поэтому при ходьбе должно соблюдаться неравенство $mv^2/l \leq mg$, где m — масса идущего человека. Из этого неравенства следует

$$v \leq \sqrt{gl}. \quad (37)$$

Длина ноги взрослого человека составляет около 0,9 м. Подставляя это значение для l в (37), получаем для максимальной скорости ходьбы человека значение около 3 м/с, что согласуется с реальным ее значением. У детей ноги короче, чем у взрослых, и максимальная скорость ходьбы меньше. Поэтому для того, чтобы не отставать на прогулке от взрослых, детям часто приходится переходить на бег. Интересно, что такие же соотношения между максимальной скоростью ходьбы и длиной конечностей имеют место и у четвероногих животных.

Как нам теперь хорошо известно, в природе можно встретить многое из того, что изобрел человек (полет в воздухе, подводное плавание, реактивная тяга, парашют). Почему же в природе нет колеса? Почему лошади скачут, а не катаются на роликах? Почему нет рыб, у которых вместо хвоста был бы пропеллер?

Любые вращающиеся системы имеют два основных достоинства: 1) они позволяют заменить трение скольжения на трение качения, имеющее, как правило, меньшую величину;

2) их кинетическая энергия при движении не флуктуирует, а остается постоянной. Если эффективность транспортного средства оценивать как отношение его массы к энергии, затрачиваемой на преодоление единицы пути, то оказывается, что у человека, едущего на велосипеде, эффективность передвижения составляет $1,6 \text{ кг} \cdot \text{м/Дж}$. В то же время у пешехода она равна $0,32 \text{ кг} \cdot \text{м/Дж}$. Даже у человека с парализованными ногами, передвигающегося в колесном кресле, эффективность передвижения больше ($0,42 \text{ кг} \cdot \text{м/Дж}$), чем у прогуливающегося. Из данных, приведенных в табл. 7, следует, что эффективность

Таблица 7

Эффективность передвижения различных животных и транспортных средств, оцененная как отношение их массы к энергии, расходуемой на единицу пути

Вид животного или транспортного средства	Эффективность передвижения $10^{-2} \text{ кг} \cdot \text{м/Дж}$	Вид животного или транспортного средства	Эффективность передвижения $10^{-2} \text{ кг} \cdot \text{м/Дж}$
Человек на велосипеде	160	Овца	24
Лосось	60	Собака	16
Человек на колесном кресле	42	Реактивный самолет	16
Лошадь	40	Вертолет	7
Человек, гуляющий пешком	32	Колибри	6
Автомобиль	30	Кролик	5
Голубь	25	Пчела	2
		Мышь	0,6

передвижения растет с увеличением массы транспортного средства. Кроме того, для плавания эта эффективность выше, чем для полета. Почему же животные не используют колеса?

Наверное, потому, что живое колесо, нуждающееся в постоянном притоке крови извне, невозможно. Однако имеются и исключения. Это — вращающиеся жгутики бактерий, которые представляют собой белковые нити (диаметром около $0,2 \text{ мкм}$), не нуждающиеся в снабжении O_2 и питательными веществами.

Но почему бы животным для передвижения не использовать колеса или винты, сделанные из биологических материалов, не требующих для себя постоянного притока питательных веществ, таких, как кость, например? Но сможет ли волк быстрее передвигаться по лесу на роликовых коньках? Очевидно, что нет. Все преимущества передвижения на колесах сразу же исчезают, когда мы сворачиваем с асфальта на бездорожье. Происходит это из-за того, что 1) трение качения начинает увеличиваться (например, для песка оно в 10 раз больше, чем для

бетона) и 2) встречающиеся выступы накладывают ограничения на минимальный размер колеса, так как максимальная высота преодолимого препятствия не должна превышать половину радиуса колеса. Поэтому становится понятным, почему у животных нет колес. Они им просто не нужны.

Масса и энергия

Каждого, кто когда-нибудь держал у себя дома хомяка или видел его у знакомых, поражала его прожорливость, о которой так много сказано в наших сказках и поговорках. За день хомяк, да и любой мелкий грызун может съесть столько, сколько сам весит. В то же время масса ежедневного рациона слона составляет лишь 1/10 его массы, хотя по калорийности пища слона почти не отличается от пищи грызуна, так как оба питаются исключительно растениями. От чего зависит количество пищи, необходимое животному для поддержания нормальной жизнедеятельности?

Запасы энергии, которые мы получаем с продуктами питания, — это энергия химических связей молекул. Процессы, с помощью которых мы освобождаем эту энергию, называют *метаболизмом*, а скорость, с которой мы ее освобождаем, — интенсивностью метаболизма. Метаболизм может быть аэробным, т. е. протекать только при непрерывном поступлении кислорода в организм, и анаэробным, который не требует притока O_2 . Аэробный метаболизм дает по сравнению с анаэробным больше энергии для организма из того же количества пищи и поэтому обеспечивает большую часть наших энергетических затрат. Потребности организма в кислороде увеличиваются при переходе животного от состояния покоя к двигательной активности. Теплокровные животные используют больше кислорода, чем холоднокровные, так как в относительно холодной окружающей среде они постоянно теряют тепло путем конвекции и излучения. Исследования на теплокровных животных (млекопитающих и птицах) показали, что существует пропорциональная зависимость между массой M этих животных и потреблением Q ими кислорода в единицу времени:

$$Q \propto M^{0,75}.$$

Это означает, что потребление кислорода единицей массы тела q в единицу времени зависит от M :

$$q \propto M^{-0,25}. \quad (38)$$

Для человека $q_0 = 0,06 - 0,6 \text{ мм}^3 O_2 / (\text{г} \cdot \text{с})$.

Попробуем объяснить зависимость (38), существующую между потреблением кислорода и массой животного. Известно, что постоянная температура тела у теплокровных животных поддерживается за счет освобождения тепла при метаболических процессах. Подсчитано, что потребление организмом 1 см^3 кислорода сопровождается выделением 20 Дж тепловой энергии. При этом количество освобожденной теплоты не зависит от вида пищи. Пусть животное имеет форму шара радиусом R , а единица массы животного нуждается каждую секунду в $q \text{ см}^3$ кислорода. Тогда количество теплоты, освобождающееся в организме в результате метаболических процессов, составит в секунду $20 \rho \frac{4}{3} \pi R^3 q$ (Дж), где ρ — плотность тела животного. Так как температура тела остается постоянной, количество тепловой энергии, образующейся в организме за счет метаболических процессов, должно равняться количеству теплоты, перешедшему от животного в окружающую среду. Известно, что количество теплоты J , переходящее в единицу времени от более нагретого тела к менее нагретому при их соприкосновении, пропорционально площади соприкосновения S , разнице их температур ΔT , теплопроводности среды между ними κ и обратно пропорционально толщине слоя этой среды Δx , так что

$$J = S \kappa \frac{\Delta T}{\Delta x}.$$

Можно считать, что при изменении размеров нашего шарообразного «животного» величины κ и $\Delta T/\Delta x$ остаются постоянными. Тогда $J = 4\pi R^2 \cdot k$, где $k = \kappa \frac{\Delta T}{\Delta x}$. Приравнявая количество теплоты, освобождающееся в организме при метаболических процессах, теплоте, теряемой телом через его поверхность, получаем

$$\rho \frac{80}{3} \pi R^3 q = 4\pi R^2 k,$$

откуда

$$q = \frac{3k}{20} \cdot \frac{1}{R\rho}. \quad (39)$$

Так как $M = \rho \frac{4}{3} \pi R^3$, то, выражая в (39) R через M , имеем

$$q = \frac{3k}{20} \left(\frac{4\pi}{3\rho^2} \right)^{1/3} M^{-1/3} \propto M^{-1/3}. \quad (40)$$

Таким образом, анализ баланса тепловой энергии у подобных животных приводит к заключению, что количество O_2 , потребляемое единицей массы этих животных, должно уменьшаться обратно пропорционально величине этой массы. Различие между теоретической оценкой для q (40) и экспериментальной (38) вызвано тем, что крупные животные, как правило, не подобны мелким и их размеры увеличиваются прямо пропорционально не $M^{1/3}$, а $M^{1/4}$.

После того как зависимость (38) нашла свою интерпретацию, прожорливость хомяка и других мелких животных может быть объяснена следующим образом. Единице массы хомяка требуется кислорода гораздо больше, чем такой же единице массы слона. Так как весь кислород расходуется животным на окисление питательных веществ, то количество пищи, необходимое хомяку, в расчете на единицу массы тела должно быть гораздо больше соответствующей величины для слона.

Каждому известно, что таблетки, рекомендуемые врачом для лечения, нужно принимать несколько раз в день, иначе они будут неэффективны. Необходимость повторного введения лекарства для поддержания постоянной его концентрации в крови вызвана происходящим в организме разрушением лекарства. На рис. 73 показано, как в большинстве случаев

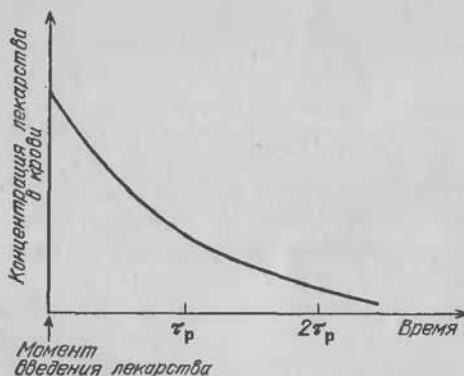


Рис. 73. Изменение концентрации лекарства в крови после его введения

изменяется концентрация лекарственных препаратов в крови человека или животного после однократного введения. Уменьшение концентрации лекарства может быть аппроксимировано экспонентой, показатель которой содержит время, нормированное на τ_p — постоянную, имеющую также размерность времени. Постоянная времени распада лекарства в организме τ_p определяет скорость уменьшения его концентрации после однократного введения. Очевидно, что скорость разрушения лекарства

в организме должна быть пропорциональна интенсивности метаболических процессов. Поэтому можно полагать, что эта биологическая временная константа должна быть пропорциональна $M^{0.25}$. Такая зависимость τ_p от $M^{0.25}$ действительно была обнаружена при исследованиях на различных животных, различающихся по массе в миллионы раз.

Известен один трагический случай, который произошел из-за незнания зависимости, связывающей τ_p и M . С научной точки зрения очень интересным для психиатров и нейрофизиологов является препарат ЛСД, вызывающий у нормальных людей своеобразные галлюцинации. Одни исследователи решили изучить реакцию слона на этот препарат. Для этого они взяли количество ЛСД, приводящее в ярость кошек, и умножили его на столько, во сколько раз масса слона больше массы кошки, считая, что доза вводимого препарата должна быть прямо пропорциональна массе животного. Введение такой дозы ЛСД слону привело через 5 минут к его гибели, из чего авторы заключили, что слоны обладают повышенной чувствительностью к этому препарату. Появившаяся позднее в печати рецензия на эту работу назвала ее «слоноподобной ошибкой» авторов эксперимента.

Как способ дыхания определяет массу животного

До сих пор мы рассматривали массу тела как независимую переменную, считая, что она определяет частоту биологических ритмов, образ жизни, скорость реакции животного, интенсивность его метаболизма. Верно ли это? Да, верно, если кислорода, поступающего в организм, достаточно для удовлетворения всех его потребностей. Все млекопитающие обладают уникальным приспособлением, засасывающим воздух из окружающей среды, — это легкие. Поверхность легких, на которой происходит газообмен между кровью и воздухом (из воздуха в кровь идет кислород, из крови в воздух — углекислый газ), равна у человека 80–90 м². Это почти в 100 раз превышает площадь поверхности тела. Поэтому диффузии кислорода через поверхность легких в кровь более чем достаточно для того, чтобы покрыть потребности организма. Однако далеко не все животные имеют специальные дыхательные органы. Так, например, дождевые черви, не имея органов дыхания, используют кислород, диффундирующий из воздуха в организм животного через всю поверхность его тела. Рассмотрим, какие ограничения на размеры животного накладывает такой способ поступления кислорода в организм.

Дождевые черви обладают кровеносной системой. Кровь циркулирует по всему телу и используется для того, чтобы собирать кислород с поверхности червя, куда он проникает из атмосферы, и доставлять его остальным тканям. Пусть червь имеет форму цилиндра радиусом r . Оценим количество кислорода, которое поступает и расходуется в отрезке червя длиной l . Если q — количество кислорода, потребляемое единицей массы червя, то потребности Z в кислороде этого отрезка червя составят

$$Z = \pi r^2 l \rho \cdot q. \quad (41)$$

Процесс диффузии кислорода подчиняется закону, согласно которому количество газа Y , диффундирующего из одной среды в другую в единицу времени через поверхность A , пропорционально площади этой поверхности, коэффициенту проницаемости B для этого газа, а также $\Delta P / \Delta h$, где ΔP — разница парциальных давлений газа в этих средах, а Δh — толщина границы раздела между ними:

$$Y = AB \frac{\Delta P}{\Delta h}. \quad (42)$$

Если объем диффундирующего кислорода Y измерять в $\text{мм}^3/\text{с}$, площадь A — в мм^2 , ΔP — в Па, а Δh — в мм, то размерность B в (42) будет $\text{мм}^2/(\text{Па} \cdot \text{с})$. Так как $A = 2\pi r l$, то, приравнявая (41) и (42), получаем

$$r = \frac{2B\Delta P}{\rho\Delta h} \cdot \frac{1}{q}.$$

Оценим максимальный радиус тела червя, считая $q = 0,017 \text{ мм}^3/(\text{г} \cdot \text{с})$. Если пренебречь тем, что червь покрыт тонким слоем кутикулы, то B можно взять равным коэффициенту проницаемости живой ткани для кислорода, который составляет в среднем около $2,2 \cdot 10^{-10} \text{ мм}^2/(\text{Па} \cdot \text{с})$. Очевидно, что максимальное значение ΔP для червя, находящегося в атмосфере, не может быть больше, чем $2 \cdot 10^4$ Па, а минимальное значение Δh должно быть близко к толщине одиночной клетки $\approx 0,05$ мм. Тогда, полагая $\rho = 10^{-3} \text{ г/мм}^3$, имеем следующую оценку для максимального радиуса тела дождевого червя:

$$r_{\text{max}} = \frac{2 \cdot 2,2 \cdot 10^{-10} \cdot 2 \cdot 10^4}{10^{-3} \cdot 0,05 \cdot 0,017} \approx 10 \text{ мм}.$$

Таким образом, можно ожидать, что диаметр тела у дождевых червей может достигать двух сантиметров. Действительно, черви таких гигантских размеров были найдены в тро-

пиках Южной Америки. Масса этих червей иногда превышает один килограмм.

Однако в природе существуют еще более примитивные существа, чем дождевые черви. У этих организмов отсутствуют не только дыхательные органы, но и система кровообращения. К ним относится большинство организмов, обитающих в водной среде. Очевидно, что в этом случае организм может достигать значительных размеров только тогда, когда он будет иметь сплюснутую нитевидную форму. Рассмотрим, как в этом случае должна зависеть толщина этих существ d от q . Попробуем решить эту задачу методами теории размерностей. Для этого выясним, от чего может зависеть толщина таких существ. Легко догадаться, что чем больше будет парциальное давление кислорода P_0 в окружающей среде и проницаемость B живой ткани для него, тем большую толщину может иметь рассматриваемый вид примитивных организмов. Вторым фактором, от которого зависит d , является, очевидно, величина ρq , определяющая потребность в кислороде одного кубического сантиметра ткани животного. Чем больше ρq , тем более тонким должно быть тело организма. Считая, что зависимость d от P_0 , B и ρq имеет степенной вид, получаем

$$d = \frac{P_0^\alpha \cdot B^\beta}{(\rho q)^\gamma}. \quad (43)$$

Так как размерность $[d] = \text{м}$, $[P_0] = \text{Па}$, $[\rho q] = \text{с}^{-1}$, $[B] = \text{м}^2/(\text{Па} \cdot \text{с})$, то условие одинаковой размерности левой и правой частей в (43) дает $\alpha = \beta = \gamma = 1/2$. Таким образом, можно полагать, что характерная толщина d примитивных организмов, не обладающих системой кровообращения и специальными дыхательными органами, должна составлять

$$d \leq b \sqrt{\frac{BP_0}{\rho q}}, \quad (44)$$

где b — постоянная, зависящая от формы поперечного сечения животного. Можно показать, что $b = 4$ для нитевидных организмов и $b = 2\sqrt{2}$ для уплощенных. Подстановка в (44)

$$q = 0,03 \text{ мм}^3/(\text{г} \cdot \text{с}), \quad B = 2,2 \cdot 10^{-10} \text{ мм}^2/(\text{Па} \cdot \text{с}), \\ P_0 = 2 \cdot 10^4 \text{ Па}, \quad \rho = 10^{-3} \text{ г/мм}^3$$

дает для d значение, близкое к 2 мм, что соответствует максимальной толщине такого типа примитивных организмов, встречающихся в наших реках, озерах и морях.

* * *

Вот и закончилась наша короткая экскурсия в биофизику. С развитием биофизики отдельным ученым становится гораздо труднее быть в курсе всех ее проблем. В каждой области биофизики появилось большое число узких направлений, вносящих свой вклад в общую сумму знаний человека о живой природе. Так как до сих пор не существует общепринятого перечня вопросов, изучаемых биофизикой, включение некоторых из них в данную книгу отражает только личные интересы автора. Тем не менее в книге, по-видимому, представлена большая часть проблем, обычно относимых к биофизике. Автор надеется, что, ознакомившись с книгой, читатель получил некоторое представление об использовании физических моделей в биологических исследованиях.

Константин Юрьевич Богданов

ФИЗИК В ГОСТЯХ У БИОЛОГА

Серия «Библиотечка «Квант», вып. 49

Редакторы *Ю. И. Лашкевич, Л. А. Панюкина*
Художественный редактор *Т. Н. Кольченко*
Технический редактор *И. Ш. Аксельрод*
Корректор *Т. С. Вайсберг*

ИБ № 12979

Сдано на фотонабор 12.12.85. Подписано к печати 24.04.86. Т-11727. Формат 84 × 108/32. Бумага тип. № 2. Гарнитура таймс. Печать высокая. Усл. печ. л. 7,56. Усл. кр.-отг. 7,98. Уч.-изд. л. 8,28. Тираж 135 000 экз. Заказ № 207. Цена 30 коп.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука»
Главная редакция физико-математической литературы
117071 Москва В-71, Ленинский проспект, 15.

Ордена Октябрьской Революции, ордена Трудового Красного Знамени Ленинградское производственно-техническое объединение «Печатный Двор» им. А. М. Горького Союзполиграфпрома при Государственном комитете СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. 197136 Ленинград П-136, Чкаловский пр., 15.

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ГЛАВНАЯ РЕДАКЦИЯ
ФИЗИКО-МАТЕМАТИЧЕСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ
117071 Москва В-71, Ленинский проспект, 15

ВЫШЛИ ИЗ ПЕЧАТИ В СЕРИИ «БИБЛИОТЕЧКА «КВАНТ»

- Вып. 1. М. П. Бронштейн. Атомы и электроны.
Вып. 2. М. Фарадей. История свечи.
Вып. 3. О. Оре. Приглашение в теорию чисел.
Вып. 4. Опыты в домашней лаборатории.
Вып. 5. И. Ш. Слободецкий, Л. Г. Асламазов. Задачи по физике.
Вып. 6. Л. П. Мочалов. Головоломки.
Вып. 7. П. С. Александров. Введение в теорию групп.
Вып. 8. В. Г. Штейнгауз. Математический калейдоскоп.
Вып. 9. Замечательные ученые.
Вып. 10. В. М. Глушков, В. Я. Валах. Что такое ОГАС?
Вып. 11. Г. И. Копылов. Всего лишь кинематика.
Вып. 12. Я. А. Смородинский. Температура.
Вып. 13. А. Е. Карпов, Е. Я. Гик. Шахматный калейдоскоп.
Вып. 14. С. Г. Гиндикин. Рассказы о физиках и математиках.
Вып. 15. А. А. Боровой. Как регистрируют частицы.
Вып. 16. М. И. Каганов, В. М. Цукерник. Природа магнетизма.
Вып. 17. И. Ф. Шарыгин. Задачи по геометрии: планиметрия.
Вып. 18. Л. В. Тарасов, А. Н. Тарасова. Беседы о преломлении света.
Вып. 19. А. Л. Эфрос. Физика и геометрия беспорядка.
Вып. 20. С. А. Пикин, Л. М. Блинов. Жидкие кристаллы.
Вып. 21. В. Г. Болтянский, В. А. Ефремович. Наглядная топология.
Вып. 22. М. И. Башмаков, Б. М. Беккер, В. М. Гольховой. Задачи по математике: алгебра и анализ.
Вып. 23. А. Н. Колмогоров, И. Г. Журбенко, А. В. Прохоров. Введение в теорию вероятностей.
Вып. 24. Е. Я. Гик. Шахматы и математика.
Вып. 25. М. Д. Франк-Каменецкий. Самая главная молекула.
Вып. 26. В. С. Эдельман. Вблизи абсолютного нуля.
Вып. 27. С. Р. Филонович. Самая большая скорость.
Вып. 28. Б. С. Бокштейн. Атомы блуждают по кристаллу.
Вып. 29. А. В. Бялко. Наша планета — Земля.
Вып. 30. М. Н. Аршинов, Л. Е. Садовский. Коды и математика.
Вып. 31. И. Ф. Шарыгин. Задачи по геометрии: стереометрия.
Вып. 32. В. А. Займовский, Т. Л. Колупаева. Необычные свойства обычных металлов.

- Вып. 33. М. Е. Левинштейн, Г. С. Симин. Знакомство с полупроводниками.
- Вып. 34. В. Н. Дубровский, Я. А. Смородинский, Е. Л. Сурков. Релятивистский мир.
- Вып. 35. А. А. Михайлов. Земля и ее вращение.
- Вып. 36. А. П. Пурмаль, Е. М. Слободецкая, С. О. Травин. Как превращаются вещества.
- Вып. 37. Г. С. Воронов. Штурм термоядерной крепости.
- Вып. 38. А. Д. Чернин. Звезды и физика.
- Вып. 39. В. Б. Брагинский, А. Г. Полнарев. Удивительная гравитация.
- Вып. 40. С. С. Хилькевич. Физика вокруг нас.
- Вып. 41. Г. А. Звенигородский. Первые уроки программирования.
- Вып. 42. Л. В. Тарасов. Лазеры: действительность и надежды.
- Вып. 43. О. Ф. Кабардин, В. А. Орлов. Международные физические олимпиады школьников.
- Вып. 44. Л. Е. Садовский, А. Л. Садовский. Математика и спорт.
- Вып. 45. Л. Б. Окунь. $\alpha\beta\gamma\dots Z$ (Элементарное введение в физику элементарных частиц).
- Вып. 46. Я. Е. Гегузин. Пузыри.
- Вып. 47. Л. С. Марочник. Свидание с кометой.
- Вып. 48. А. Т. Филиппов. Многоликий солитон.