Издательский Дом
ИНТЕЛЛЕКТ

И. ГЕРМАН

ФИЗИКА ОРГАНИЗМА ЧЕЛОВЕКА

И. ГЕРМАН

ФИЗИКА ОРГАНИЗМА ЧЕЛОВЕКА

Перевод с английского
под редакцией А.М. Мелькумянца и С.В. Ревенко

Издательский Дом
ИНТЕЛЛЕКТ

ДОЛГОПРУДНЫЙ
2011

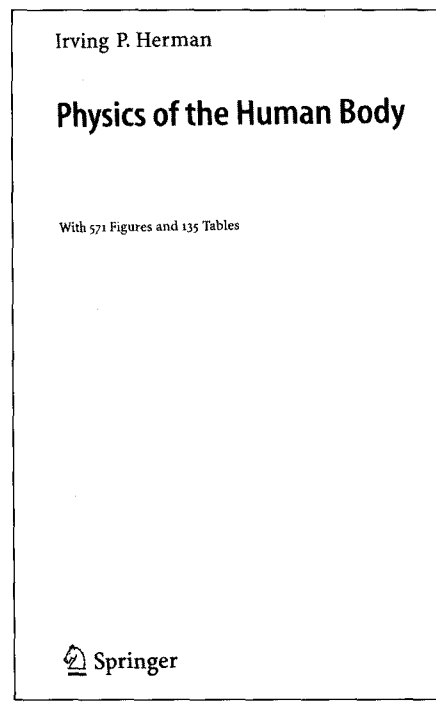
Издание осуществлено при финансовой поддержке Российского Фонда Фундаментальных Исследований по проекту № 10-04-07018д

И. Герман

Физика организма человека. Пер. с англ.: Научное издание / И. Герман – Долгопрудный: Издательский Дом «Интеллект», 2011. – 992 с.
ISBN 978-5-91559-057-0

Монография на основе курсов лекций в Колумбийском университете не имеет аналогов в мировой литературе по полноте и ясности изложения вопросов биомеханики и биофизики человека. Рассмотрены физические аспекты работы всех систем жизнеобеспечения, зрение и слух, формирование речи. Особое внимание уделено костно-мышечным задачам, сердечно-сосудистой и дыхательной системам, рецепторам вкуса и запаха, регуляции параметров в организме человека.

Незаменимое руководство для студентов и преподавателей биомедицинских специальностей, исследователей и разработчиков медицинских приборов, робототехнических устройств, научных работников в области физики живых систем.



ISBN 978-5-91559-057-0
ISBN 978-1-4419-2960-4 (англ)

© 2007, Springer-Verlag Berlin Heidelberg
© 2011, ООО Издательский Дом «Интеллект», перевод на русский язык, оригинал-макет, оформление

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие редакторов перевода 9
Введение 13

Глава 1
Терминология, стандартный человек, масштабирование 20
1.1. Анатомическая терминология 20
1.2. Движение человека как машины 25
1.3. Стандартный человек 38
1.4. Законы масштабирования 47
1.4.1. Аллометрические правила 47
1.4.2. Масштабирование в сенсорных системах 50
1.5. Заключение 51
Задачи 52

Глава 2
Статика тела 64
2.1. Обзор сил, моментов вращения и равновесия 64
2.2. Статика: движение в одной плоскости и рычаги 67
2.3. Статика для частей тела 71
2.3.1. Предплечье 72
2.3.2. Задачи с бедром 78
2.3.3. Статика других синовиальных суставов 88
2.3.4. Поясница 96
2.3.5. Правило трёх сил 108
2.3.6. Мультисегментное моделирование 109
2.4. Тактильное чувство 111
2.5. Обзор единиц силы и давления 112
2.5.1. Сила 112
2.5.2. Давление 113
2.6. Резюме 114
Задачи 115

Глава 3
Движение 126
3.1. Кинематика и мускулатура 126
3.2. Вертикальная стойка 134
3.2.1. Устойчивость 134

3.2.2. Силы, действующие на стопу . . . 137
3.3. Ходьба . . . 137
3.3.1 Кинематика . . . 137
3.3.2. Работа мышц . . . 140
3.3.3. Трение . . . 143
3.3.4. Энергетика . . . 146
3.3.5. Гармонические колебания, маятники и моменты инерции . . . 151
3.3.6. Баллистическая (маятниковая) модель ходьбы . . . 156
3.3.7. Модель обратного маятника . . . 160
3.4. Бег . . . 161
3.4.1. Кинематика . . . 161
3.4.2. Работа мышц . . . 164
3.4.3. Энергетика . . . 165
3.4.4. Модель прыгающего мяча и пружинной прыгалки . . . 172
3.5. Прыжки . . . 174
3.5.1. Вертикальный прыжок с места . . . 175
3.5.2. Прыжок с шестом . . . 180
3.6. Бросок мяча . . . 182
3.6.1. Бросание вращающегося мяча . . . 193
3.6.2. Мощность, развиваемая при броске мяча . . . 197
3.7. Другие типы движения . . . 198
3.8. Соударения тела человека . . . 202
3.8.1. Кинематика соударения . . . 203
3.8.2. Последствия соударений . . . 204
3.8.3. Удары по мячу . . . 216
3.8.4. Бег . . . 219
3.8.5. Прыжки . . . 221
3.9. Длительные ускорения . . . 222
3.10. Физика спорта . . . 224
3.11. Резюме . . . 225
Задачи . . . 225

Глава 4
Механические свойства тела . . . 250
4.1. Ткани тела человека . . . 254
4.1.1. Кости . . . 255
4.1.2. Связки и сухожилия . . . 257
4.1.3. Хрящи . . . 259
4.2. Эластичность . . . 260
4.2.1. Основные соотношения напряжения и деформации . . . 260
4.2.2. Другие типы взаимосвязи напряжение–деформация . . . 263
4.2.3. Сокращение длины костей . . . 265
4.2.4. Энергия, запасаемая деформированной средой . . . 266
4.3. Независимые от времени отклонения от эластичности . . . 270
4.3.1. Негуковские материалы . . . 280
4.4. Статическое равновесие деформированных тел (углубленная тема) . . . 282
4.4.1. Изгиб балки (или кости) . . . 289
4.5. Зависящие от времени отклонения от эластичности: вязкоэластичность . . . 294
4.5.1. Идеальная пружина . . . 301
4.5.2. Идеальный амортизатор . . . 302
4.5.3. Простые вязкоэластичные модели . . . 303
4.6. Вязкоэластичность костей . . . 311
4.7. Переломы костей . . . 313

4.7.1. Виды внезапного перелома костей 314
4.7.2. Переломы от длительного перенапряжения (углубленная тема) 322
4.8. Распространенные спортивные травмы 328
4.9. Защита от переломов и других травм: выбор материала для шлема 331
4.10. Резюме 334
Задачи 334

Глава 5
Мышцы 344
5.1. Скелетные мышцы тела 345
5.1.1. Типы мышечной деятельности 349
5.2. Структура мышц 350
5.3. Покоящаяся (пассивная) мышца 356
5.4. Активная мышца: макроскопический уровень 357
5.4.1. Механическая модель активного состояния мышц 361
5.5. Влияние упражнений 368
5.5.1. Утомление мышц 369
5.6. Координация мышечной деятельности 370
5.7. Активация и тетанус: микроскопический уровень 373
5.7.1. Общее напряжение мышцы 376
5.7.2. Примеры ограниченного предела полезной длины мышцы 377
5.8. Кривая Хилла сила—скорость 380
5.9. Модель скользящих филаментов: наноскопический уровень 386
5.10. Резюме 392
Задачи 392

Глава 6
Метаболизм: энергия, теплота, работа и мощность, развиваемая телом 401
6.1. Сохранение энергии и тепловые потоки 402
6.2. Содержание энергии в продуктах питания 405
6.2.1. Энергия, трансформируемая в ходе обмена веществ, и сохранение энергии 410
6.3. Молекулы, в виде которых запасается энергия 414
6.3.1. Как образуется АТФ и как он используется в виде источника энергии 414
6.3.2. Как организм использует молекулы АТФ 417
6.4. Уровни метаболизма 427
6.4.1. Основной обмен 427
6.4.2. Уровни метаболизма при обычных видах деятельности 434
6.4.3. Прибавка и потеря веса 452
6.5. Потери тепла организмом 456
6.5.1. Способы теплоотдачи 456
6.6. Температура тела 477
6.7. Заключение 484
Задачи 485

Глава 7
Давление и поток жидкости в организме; течение жидкостей и газов 505
7.1. Характеристики давления в организме 506
7.1.1. Определения и единицы измерения 506
7.1.2. Измерение давления 506
7.2. Физические основы давления и течения жидкостей 510
7.2.1. Закон Лапласа 510

12.3.3. Математическая модель возбудимой мембраны 884
12.4. Ионные каналы, волосковые клетки, вестибулярный аппарат, вкус и обоняние 901
12.5. Электрические свойства сердца. 904
12.6. Электрические сигналы мозга. 918
12.7. Действие электрического тока на человека 918
12.8. Магнитное поле 920
12.8.1. Магнитное поле аксона 921
12.8.2. Восприятие магнитного поля 922
12.9. Электромагнитные волны 922
12.10. Заключение. 924
Задачи 924

Глава 13
Регуляция и обратные связи. 931
13.1. Основы регуляции и обратных связей. 932
13.1.1. Теория управления (тема для углубленного изучения) 934
13.2. Регуляция параметров организма человека 936
13.2.1 Регуляция температуры 936
13.2.2. Регуляция артериального давления. 943
13.2.3. Регуляция во время физической работы 944
13.3. Заключение. 946
Задачи 946

Приложение A
Символы и единицы измерения. 947

Приложение B
Основная анатомическая и антропометрическая информация. 952

Приложение C
Дифференциальные уравнения 954
C1. Простые дифференциальные уравнения первого и второго порядков 955
C.2. Экспоненциальный спад. 956
C.3. Гармонический осциллятор. 959
C.4. Уравнения в частных производных 961

Приложение D
Общие модельные системы 963
D.1. Модели с сосредоточенными и распределенными параметрами: электрические аналоги кровотока (тема для углубленного изучения) 967

Приложение E
Биофизика организма человека. 969

Ответы к отдельным задачам 971

Библиография к разделам книги 976

ПРЕДИСЛОВИЕ РЕДАКТОРОВ ПЕРЕВОДА

Впервые встретив книгу, опытный читатель редко обращает внимание на предисловие. Обычно, заглянув в оглавление и пролистав книжку, мы получаем о ней первое впечатление — и вместе с ним ответ на вопрос, «моя» это книга или «не моя». Признав книгу «своей», читатель покупает её и начинает читать либо с самого начала, либо с заинтересовавшей его главы. Если же книга окажется «не моей», с ней расстанутся без особого сожаления. Ни в первом, ни во втором случае предисловие не прочтут. Признаемся, что и мы также поступаем с научными книгами — по крайней мере, при первом знакомстве.

Понимая, что нашему предисловию уготована та же участь, мы все-таки рискнули предпослать книге, которую вы держите в руках, несколько слов. Это решение обусловлено тем, что в течение многих лет мы обучаем будущих специалистов по физике живых систем, и как преподаватели знаем, что студенты — медики, биологи и физики, которые, в силу выбранной специальности, должны основательно штудировать подобные труды, частенько делают это крайне неохотно или не делают вовсе. Именно таким студентам мы хотели бы объяснить, что они держат в руках необычную книгу, и что они извлекут из неё для себя немалую пользу даже в том случае, если всего лишь бегло просмотрят её при подготовке к экзаменам.

Книга профессора Колумбийского университета Ирвинга Германа «Физика организма человека» имеет выраженный междисциплинарный характер, поскольку она описывает процессы, протекающие в живом организме, основываясь на законах физики. Такой подход зародился в исследованиях XVIII-XIX веков, когда закладывались основы современной физиологии. Это было совершенно естественно, ибо фундаментальные представления о принципах функционирования основных систем организма формировали люди, которые были одновременно и физиками, и медиками. Достаточно назвать лишь несколько имен. Так, Томас Юнг, открывший волновую природу света и внесший огромный вклад в учение об упругости материалов, был в течение всей своей жизни практикующим врачом. Жан Пуазейль, именем которого называется один из важнейших законов гидродинамики, был физиологом, занимавшимся исследованием кровообращения. Герман Гельмгольц, заложивший основы гидродинамики и термодинамики, автор теории вихревого движения жидкости

и аномальной дисперсии, также был врачом и автором основополагающих трудов по физиологии слуха и зрения. Иоганн Бернулли, Адольф Фик, Отто Франк.... Этот список выдающихся специалистов по «физической физиологии» и биомеханике, прославившихся в исследовании как физических явлений, так и физиологических процессов, легко можно продолжить.

Однако, по мере накопления знаний и углубления представлений о принципах функционирования организма человека, специалисту становилось все труднее и труднее освоить всю информацию, необходимую для исследований по «макрофизике человеческого организма». Стремительный рост объема информации привел в середине XX века к необходимости создавать исследовательские коллективы, в которых объединялись, с одной стороны, медики и биологи, а с другой стороны, представители точных наук — физики и математики. Эти коллективы продолжили дело «отцов-основателей» биомеханики, занявшись исследованиями в области новой науки, получившей название «физика живых систем». Важнейшим условием успешной деятельности таких коллективов было то, что представители разных наук, объединенные в одну команду, должны были «говорить на одном научном языке» и легко понимать друг друга. Это совсем не простая задача, ибо познания медиков в точных науках, как правило, весьма скудны и ограничиваются несколькими формулами, позволяющими производить статистическую оценку результатов исследований, в то время как физики и математики «тонут» в море специальной и обширной медицинской терминологии и зачастую не понимают задач, которые ставят перед ними физиологи и врачи. Преодоление этого разрыва и является основной целью книги И. Германа «Физика организма человека».

Удивительно, но автор этой книги не специалист в области физики живых систем. Ирвинг Герман — физик, широко известный своими исследованиями лазерного излучения и его взаимодействия с веществом. И, тем не менее, ему удалось охватить и систематизировать огромный объем информации и представить его в доступной для понимания форме, не поступаясь при этом строгостью изложения и не допуская существенных неточностей. «По долгу службы» редакторы перевода обязаны прочитать всю книгу, причем не один раз. Сделав это, мы можем сказать, что книга И.Германа относится к тем редко встречающимся учебникам, которые просто интересно читать, в которых соединены научная строгость и простота изложения материала, характерная, скорее, для книг, популяризующих научные знания. Рецептов написания таких текстов мы не знаем, но перед нами именно такой текст.

Тем редким читателям, которые все-таки обращают внимание на предисловия, мы посоветуем начать знакомство с этой книгой с изучения добротного и основательного введения, в котором четко и ясно изложено краткое содержание книги. Здесь же сформулирована и цель, которую автор ставит перед читателем: «понять физические принципы работы тела человека, решив ряд познавательных задач». И.Герман предупреждает, что «хотя нам и не придется изнурять себя, заучивая медицинскую терминологию, однако мы непременно рассмотрим базовые анатомические понятия и физиологические принципы». Отметим, что автору вполне удалось справиться с этой задачей: сведения из анатомии воспринимаются без особого напряжения, чему

способствуют хорошо подобранные иллюстрации, а фундаментальные принципы физиологии изложены предельно четко, с минимально необходимой степенью детализации. Однако, как известно, наши недостатки являются продолжением наших достоинств, поэтому мы хотим сразу предупредить читателей, что эта книга, именно в силу сжатого изложения медицинской информации, не может заменить ни анатомический атлас, ни учебник физиологии!

На первый взгляд, может показаться, что книга перегружена формулами, и, возможно, это действительно так. Заметим, однако, что формулы, приведенные в тексте, как правило, довольно просты, причем они подробно объяснены таким образом, что позволяют понять «происхождение» соотношений между различными физическими величинами. Нам представляется, что такой подход значительно более разумен, чем давать эти соотношения в готовом виде, что предполагает механическое зазубривание формул без ощущения их смысла. Кроме того, понимание материала значительно облегчается, благодаря большому количеству иллюстраций, поясняющих смысл и раскрывающий подробности явлений, изложенных в тексте. Отметим, что все вопросы, требующие определенной математической квалификации, отмечены как «темы для углубленного изучения». Эти разделы можно при первом чтении пропустить и разбираться с ними лишь после усвоения основного материала. Важно и то, что книга не требует строгой очередности в чтении глав — ее разделы отличаются определенной самодостаточностью, что позволяет изучать материал в произвольном порядке.

При всем стремлении сделать рассматриваемые вопросы максимально понятными, автор не заигрывает с читателем и не пытается превратить научный текст в беллетристику. Чтение этой книги требует ровной и постоянной работы ума. Как предупреждает автор: «мы намереваемся применять физические законы, а не растолковывать их нерадивым студентам «на пальцах». При этом информационная нагрузка, ложащаяся на читателя, строго дозирована и точно выверена. Это очень важно, поскольку шаг в сторону чрезмерной физической строгости или, напротив, в сторону непостижимого для физиков анатомо-латинского виртуального мира лишил бы книгу и её изящества, и доступности. Нелишне заметить, что автор, как опытный преподаватель, знает студенческий юмор и в разумных дозах им пользуется. Уже в своем предисловии профессор Герман, говоря о возможных недопустимых упрощениях моделей физиологических процессов, вспоминает прославленную в студенческом эпосе физическую модель лошади в виде шара, перемещающегося в вакууме. Такие веселые отступления облегчают чтение этой весьма серьезной книги.

К несомненным достоинствам книги И.Германа относится то, что её текст буквально «нашпигован» числами. Ни одна формула, ни один вывод не «повисают в воздухе». Во всех случаях приводятся числовые примеры, таблицы, которые позволяют сделать физиологию живой, дать читателю ясное представление о том, с какими величинами он имеет дело. Это очень важно, поскольку часто студенты могут объяснить физическое явление «на пальцах» и даже вспомнить его математическую формулировку, однако во многих случаях они не имеют представления даже о порядке величин, которые характеризуют рассматриваемое явление в живом организме. Студенты, которые внимательно изучат эту книгу, навсегда избавятся от этой

«болезни», поскольку с её выходом они получат не только первое за последние два десятка лет добротное руководство по физике живых систем, но и (пусть с опозданием на десятилетия) первый на русском языке задачник по физиологии, ибо каждую главу автор сопроводил большим количеством учебных задач. Вряд ли кто-либо, находясь в здравом уме, усомнился бы в необходимости решения задач при изучении, например, физики или математики — а вот физиологические задачи в нашей стране упорно «не замечали». Мало кто знает, что для переведенного у нас еще в 80-х годах прошлого столетия учебника физиологии под редакцией Р. Шмидта и Г. Тевса существует прекрасный задачник — но существует «там», а не здесь. Благодаря книге И. Германа этот пробел восполнен, хотя бы частично.

Мы не сомневаемся в том, что книга профессора И.Германа не затеряется на полке среди других пособий по физиологии и физике. Более того, мы уверены, что найдется не один десяток студентов и аспирантов, которые не только прочтут название и просмотрят оглавление этого замечательного учебника, но и сделают его настольной книгой «постоянного употребления». Впрочем, эта книга будет полезна отнюдь не только студентам и аспирантам. По нашему мнению, очень большую пользу она принесет профессионалам от физиологии, медицины и биомеханики — исследователям и преподавателям. Для них она станет не только надежным средством оживить собственные знания из смежных областей науки и подготовить лекцию с оригинальными примерами и задачами, но и прекрасным справочником, поскольку в неё включено большое количество таблиц, содержащих количественную информацию по всем основным вопросам анатомии и физиологии человека.

Конечно, в этой книге, помимо очевидных достоинств, есть и недостатки — написать в одиночку фундаментальный труд, охватывающий столь широкий круг проблем, и сделать все главы одинаково доступными для понимания, в равной степени информативными и при этом безошибочными, вряд ли возможно. И, тем не менее, появление на полках наших библиотек (как домашних, так и университетских) книги И. Германа позволит нам с меньшей завистью смотреть на приведенный автором во введении список книг, посвященных физике живых систем, изданных за рубежом и не имеющих русского перевода. Среди них есть такие, которые известны во всем мире и выдержали несколько переизданий — но, к сожалению, не на русском языке. Однако «дорога в тысячу миль начинается с первого шага», и этот первый шаг уже сделан. Автор книги дал подробную библиографию ко всем главам.

Мы уверены, что книга И. Германа найдет своего читателя, и надеемся, что читатели примут её благосклонно.

В заключение, мы считаем своим приятным долгом выразить благодарность Издательскому дому «Интеллект», который организовал перевод книги Ирвинга Германа на русский язык и издал её, и Российскому фонду фундаментальных исследований, без помощи которого появления этой книги на русском языке можно было бы ждать еще очень долго.

А.М. Мелькумянц
С.В. Ревенко

ВВЕДЕНИЕ

Как известно, физика претендует на исчерпывающее объяснение работы живого организма. Такое объяснение должно начинаться с описания фундаментальных законов материального мира, наиболее точно и полно сформулированных квантовой механикой (наукой о малых размерах). После этого следует переходить к объяснению механики движений живого организма, присущих ему путей преобразования энергии (энергетический метаболизм), движения крови по сосудам, механизмов речи и слуха, а также принципов работы оптической системы зрительного восприятия, называемой глазом. В принципе, все свойства комбинаций атомов, необходимых для образования сложных молекул и органов живых существ, способных к самовоспроизведению, можно объяснить на основе законов квантовой механики. Такое объяснение было бы чудовищно громоздким и неудобным. В значительной степени развитие химии и биологии как раз и связано со стремлением преодолеть пропасть, разделяющую крайние полюса — микрофизику атомов и макрофизику сложных систем, подобных живому организму.

Основное внимание в данной книге уделено макрофизике человеческого организма. При этом мы будем помнить о том, что из атомов образуются молекулы, из молекул формируются клетки, а из них — органы. Наша задача состоит в том, чтобы понять работу органов человека как самих по себе, так и в их совместном действии. С этой целью мы применим элементарные физические представления (иногда нам придется основательно вспомнить курс физики). Кроме того, мы сделаем попытку «поверить алгеброй гармонию», то есть математически описать некоторые биологические и даже медицинские аспекты человеческого организма.

Одним из способов бегло рассказать о содержании этой толстой книги является простое перечисление всего того, что в ней содержится — а также того, чего в ней нет. Разумеется, эта книга посвящена физике человеческого организма. В то же время, это не учебник анатомии, хотя мы обязательно встретим в ней

фундаментальные сведения о строении скелета и мышц. Аналогичным образом, эта книга не является руководством по физиологии человека, однако ее можно назвать «физической физиологией». Она не является монографией об инженерной биомедицине, хотя добрая половина текста относится к биомеханике, как важной составляющей инженерного взгляда на живой организм. Медицинская физика теснее связана с прикладными вопросами, относящимися, например, к действию ионизирующей радиации на живой организм, к визуализации внутренних органов и вообще к развитию медицинского инструментария, чем к макрофизике человеческого тела. Биофизика пытается применить физические принципы к биологии и существенно глубже рассматривает молекулярно-клеточную основу жизни, чем данная книга (см. приложение D). Можно сказать, что физика человеческого тела делает попытку понять работу человека как специфической машины.

Наша цель состоит в том, чтобы понять физические принципы работы организма человека. Для этого мы решим несколько познавательных задач. Хотя нам и не придется изнурять себя, заучивая медицинскую терминологию, мы непременно рассмотрим базовые анатомические понятия и физиологические принципы. Для обстоятельного изучения анатомии и физиологии изданы прекрасные руководства, список которых помещен в конце книги [11, 16, 21–27, 29].

Важной особенностью этой книги является стремление применить сначала простые, а затем все более сложные макрофизические модели для описания работы тела человека [7, 13, 15]. В физике при таком подходе к проблеме начинают с построения самой простой модели. Например, в нулевом (самом грубом) приближении физики рассматривают лошадь как шар, перемещающийся в вакууме (иногда эту модель рассказывают как анекдот). В наших рассуждениях мы будем опираться на более сложные модели — однако, не слишком далекие от рассмотренного примера лошади-шара. Другой особенностью книги является стремление количественно описать проявления жизнедеятельности организма человека, которые традиционно объясняют только качественно (без чисел). Автор горячо поддерживает призыв профессора Бартона (*Burton)* расширить область численного анализа в физиологии, с которым он обратился в своей книге «Физиология в числах» (*Physiology by Numbers* [5]). Со своей стороны, мы рассмотрим реальные численные значения физиологических величин и попытаемся связать их с количественными теориями и моделями.

Если при рассмотрении жизнедеятельности организма мы встретимся с прилагаемыми силами, преобразованием энергии, течением жидкостей, распространением световых лучей, протеканием электрического тока, проявлениями электрических и магнитных полей, мы будем анализировать соответствующие физиологические процессы методами физики и относить их к сфере физики тела человека. При этом мы постараемся избежать тех тем, которые потребовали бы основательного погружения в химию и биологию. Вместе с тем, мы не

будем игнорировать определенные базовые понятия физической химии, кратко останавливаясь на вопросах, например, градиентов концентраций и т. п., поскольку они имеют прямое отношение к обмену жидкостей в капиллярах или к проведению нервных импульсов в нервах. Хотя при проведении физиологических измерений и проб мы будем постоянно подчеркивать главенствующую роль физических принципов над измерительными инструментами, в некоторых случаях мы подробно поговорим и о методах измерений.

В нашей книге мы намереваемся применять физические законы, а не растолковывать их нерадивым студентам «на пальцах». Как правило, в каждой главе содержится краткий обзор соответствующих физических законов, которые применяются в данной главе или в последующих главах. Некоторые вопросы обозначены как «темы для углубленного изучения» и будут рассмотрены более обстоятельно, чем остальные. Это относится к тем вопросам, которым редко уделяют внимание в стандартных годовых курсах физики — например, гидродинамике (глава 7), акустике (глава 10) и оптике (глава 11). Кроме того, будут подробно рассмотрены те физические представления, которые применяются в разных областях физиологии — например, гармонические (синусоидальные) колебания (глава 3). По мере необходимости, мы будем применять методы интегрального и дифференциального исчисления. В особых случаях мы не испугаемся и уравнений в частных производных — как раз в «углубленных» разделах. В приложении «В» дан краткий обзор решений простых дифференциальных уравнений, чтобы помочь студентам со слабой математической подготовкой.

Наш учебник мы открываем сопоставлением медицинской и физической терминологии (глава 1). В этой же главе вводится понятие «стандартного» человека, а также принципы масштабирования. Последующие 11 глав сгруппированы по четырем темам физики человеческого тела. В рамках первой темы (главы 2–5), механика неподвижного (глава 2) и подвижного (глава 3) тела анализируется с учетом физических свойств материалов, составляющих организм (глава 4) и работы его двигателей — мышц (глава 5). Все вопросы данной темы можно условно отнести к проблемам движения человека по твердой поверхности.

Вторая тема (энергетический метаболизм) рассмотрена в главе 6. Знание принципов и особенностей обмена энергии в организме необходимо как при изучении движения тела человека, так и для понимания практически всех физиологических процессов, рассматриваемых до и после указанной главы.

Третья тема (главы 7–9) посвящена движению человека в сплошных средах (то есть, в жидкостях и газах, в отличие от движения по твердой поверхности), а также движению флюидов (жидкостей и газов) внутри организма. В главе 7 рассмотрены соответствующие вопросы механики сплошных сред, а также вопросы перемещения человека в этих средах — как в воде (плавание), так и в воздухе над землей (перспектива полета человека как птицы). Главы 8 и 9 посвящены,

соответственно, гидродинамике крови (сердечно-сосудистая система) и газодинамике дыхания.

Последняя (четвертая) тема называется «Волны и сигналы». Глава 10 посвящена физике звуковых волн (акустике) и роли этих волн для речи и слуха. Оптика и зрение рассмотрены в главе 11. Основные электрические и магнитные свойства тканей живого организма рассмотрены в главе 12. Для всех глав этой темы понятие волн (звуковых или электромагнитных) является общим. Волны являются переносчиком информации (сигналов). Глава 13 посвящена рассмотрению важнейшего принципа обработки сигналов в управляемых системах — принципа обратной связи, который лежит в основе регуляции всех физиологических функций.

В книге рассмотрены физические механизмы, лежащие в основе работы трех из пяти сенсорных систем — зрения, слуха и осязания (о последней — кратко в главе 2). Сделана попытка проследить связь между физикой и биохимией ощущения, с одной стороны, и психофизикой перцепции, с другой (глава 1). Ощущения вкуса и обоняния практически целиком относятся к химии, оставляя мало возможностей для физического анализа (который можно провести только в отношении взаимодействия молекул), так что этим сенсорным модальностям уделено сравнительно мало внимания — за исключением краткого обсуждения электрических свойств вкусовых и обонятельных нейронов (глава 12). Повсюду в книге мы стараемся подчеркнуть способность физики объяснить работу живого организма как в нормальных, так и в необычных условиях. При этом мы рассматриваем тело человека в его привычной оболочке — в обуви для минимизации ударных воздействий во время движения (глава 4), в одежде, для регуляции теплового обмена (глава 6), а также при использовании линз для коррекции зрения (глава 11).

Все главы соотнесены в большей степени со специфическими областями физики, а не с особенностями структуры живого организма. Такое разделение материала не является легкой задачей, поскольку понимание особенностей работы практически каждой физиологической системы или органа требует привлечения знаний из различных областей физики. Например, для изучения работы сердца необходимо понимание принципов гидродинамики, без которых невозможно понять роль сердца в кровообращении (глава 8), механизмов работы мышц (подробно рассмотрены в главе 5 применительно к скелетным мышцам, которые по своим основным свойствам близки к сердечной мышце), а также принципов генерации электрических сигналов в сердце (глава 12).

В конце книги помещено пять приложений. В приложении «А» дана сводная таблица символов и величин, применяемых в книге (фрагменты этой таблицы также приведены в соответствующих главах). В приложении «В» перечислены таблицы и рисунки, в которых содержатся анатомические и антропометрические данные (сами таблицы и рисунки находятся в соответствующих главах). Приложение «С» посвящено дифференциальным уравнениям, используемым

в книге. Новичков в математике можно ободрить тем, что одни и те же уравнения применяются для описания совершенно разных физиологических процессов — механических, газо- и гидродинамических, и даже электрических. Обзор моделей, основанных на этих немногочисленных уравнениях, с указанием связи этих моделей между собой, приведен в приложении «D». В приложении «E» мы сделали попытку определить область задач биофизики и ее связь с содержанием нашей книги.

Предлагаемая книга «выросла» из лекций, которые автор готовил в рамках курса «Физика организма человека». В качестве курса по выбору ее материал предлагался студентам первого и второго годов обучения в школе фонда Фу (*Fu Foundation School*) Колумбийского университета, специализировавшимся по инженерным и прикладным наукам. Спецкурс задуман таким образом, чтобы его можно было читать первокурсникам со второго семестра с учетом тех знаний, которые они получили по физике и математике в течение первого семестра. Как правило, автор подробно излагал материал 1–10 глав в течение одного семестра, тогда как материал 11–13 глав рассматривался менее подробно во время другого семестра. Из данной книги можно «скроить» различные сокращенные спецкурсы для студентов средних и старших курсов, включая (или, напротив, исключая) темы, помеченные как «темы для углубленного изучения». Такие редуцированные курсы, различающиеся подробностью и глубиной проработки физиологических и биофизических вопросов, можно прочитать студентам в течение одного семестра. Подобный курс будет включать в себя примерно половину материала книги. Представленную книгу можно рекомендовать в качестве дополнительного пособия к вводному курсу физики, читаемому для студентов медицинских институтов. Кроме того, ее можно рекомендовать студентам как введение к курсам инженерной биомедицины или медицинских материалов. Вне всякого сомнения, книга будет полезна тем студентам медицинских академий, которые проявляют интерес к количественному подходу в изучении физиологии или к научной работе в медицине.

В конце каждой главы приведен набор соответствующих задач — как простых, так и довольно сложных (последние отмечены как задачи повышенной сложности). Некоторые задачи содержат несколько вариантов. В этом случае студентам можно предлагать только один вариант задачи. Ответы к некоторым задачам помещены в конце книги после приложений. В тексте книги мы применяем несколько систем физических единиц. Приоритет отдан системе СИ (метры, килограммы, секунды). В отдельных случаях для наглядности мы измеряем физические величины в системе СГС (сантиметр, грамм, секунда). Более того, нас не испугают и внесистемные единицы: отдавая дань почтенной старине и идя навстречу традициям англосаксов, мы вспомним старые добрые фунты и дюймы. Эти величины особенно привычны для спортивной медицины и физиологии. Согласитесь, странно было бы назначить пенальти в футболе с расстояния 9.144 метра. Совсем

другое дело, когда речь идет о всем понятной величине в 10 ярдов. (Привычный нам футбольный пенальти — «одиннадцатиметровый удар», в Англии пробивается с расстояния 12 ярдов от ворот; 12 ярдов = 10,9728 метров.) Как и во всем просвещенном мире, мы измеряем углы в градусах и радианах.

В настоящее время студенты могут наслаждаться разнообразием прекрасных учебников и монографий, в которых изложены многие вопросы, собранные в нашей книге — в каждой под особым авторским углом зрения. Эти книги сами по себе являются полноценными курсами по неисчерпаемым вопросам биофизики и физиологии. Из таких учебников мы первым назовем великолепный труд «*Физика тела*» (*Physics of the Body*) Камерона и др. [6], в котором с хорошей физической глубиной затронуто большинство вопросов, изложенных в нашей книге. Вместе с тем, физико-математическая основа указанной выше книги не столь глубока, как в нашем учебнике, хотя она вполне достаточна для новичков в физиологии, так что сама «Физика тела» представляет собой замечательное введение в основы этой науки. Следует прямо сказать, что учебник Александера [2] «Человек как машина» сфокусирован на тех же вопросах, что и наша книга — но опять же, приведенные там объяснения носят скорее качественный, а не количественный характер. При этом в книге Александера впечатляет великолепная образность физического мышления.

В распоряжении студентов имеется и трехтомник Бенедека и Вилларса [3] «*Физика на примерах из биологии и медицины*», который является всесторонним вводным пособием к искусству физических рассуждений с замечательно подобранными примерами из биофизики живого организма. Авторы выбрали несколько довольно сложных тем и блестяще их объяснили. Кроме вышеупомянутых руководств, существует ряд пособий по общей физике для первокурсников, так или иначе затрагивающих проблемы физики живых систем. Например, «*Популярная физика для медицины и биологии*» Хобби [14] является достаточно углубленным пособием, в котором изложены как физические, так и физико-химические вопросы. Более сложной книгой является учебник Брауна и др. «*Медицинская физика и биомедицинская инженерия*» [4], в котором тщательно разобраны такие классические вопросы медицинской биофизики, как радиационные методы исследования с соответствующим инструментарием. Ниже мы просто перечислим другие весьма полезные и замечательные книги, в которых ярко изложены многие темы физики живых систем: *Biomedical Applications of Introductory Physics* (Биомедицинские приложения вводного курса физики, Tuszynski, Dixon [28]), *Physics in Biology and Medicine* (Физика в биологии и медицине, Davidovits [9]), *Biophysics Problems: A Textbook with Answers* (Биофизические проблемы: учебник и задачник с ответами, Mar ti, Berkes, T'olgyesi [17]), *Physics for the Biological Sciences: A Topical Approach to Biophysical Concepts* (Физика для биологических наук, Hallett, Stinson, Speight [12]) и *Topics in Classical Biophysics* (Вопросы классической биофизики, Metcalf [18]).

Многие вопросы теории физической работы тела человека и спортивной медицины, включая метаболизм при интенсивной работе, изложены на доступном уровне в книгах *Fox's Physiological Basis for Exercise and Sport* (Физиологические основы физических упражнений и спорта по Фоксу, Foss, Keteyian [10]) и *Physiology of Sport and Exercise* (Физиология спорта и физических упражнений, Wilmore, Costill [30]). В нашем перечне выдающихся книг мы обязательно вспомним книгу *Basic Biomechanics of Musculoskeletal System* (Основы биомеханики скелетно-мышечной системы), изданную под редакцией Нордина и Франкеля [20], представляющую собой глубокий и четкий обзор биомеханических структур (в первую очередь, суставов) и механизмов движения тела. Различные приложения физики на клеточном и молекулярном уровнях (то есть, в области классической биофизики) можно найти в книгах *Biophysics: An Introduction* (Введение в биофизику, Cotterill [8]) и *Biological Physics: Energy, Information* (Биологическая физика: энергия и информация, Nelson [19]. Более общие вопросы приложения физики к живому миру можно найти в яркой и всеобъемлющей книге *Zoological Physics: Quantitative Models, Body Design, Actions, and Physical Limitations in Animals* (Зоологическая физика: количественные модели, конструирование живого тела, подвижность и физические ограничения в животном мире, Ahlborn [1]). Автор настоятельно рекомендует познакомиться с этими книгами тем студентам, которые ищут самые подробные сведения о физике живого мира. Все указанные книги, как и упомянутые выше учебники по анатомии и физиологии, были источниками вдохновения автора при создании его собственного опуса.

Автор выражает искреннюю благодарность многим специалистам, которые помогли ему своими замечаниями по форме и содержанию этой книги, и, прежде всего Marlene Arbo, Gerard Ateshian, Sarbajit Benerjee, Alex Breskin, Bill Burdick, Yi-Ting Chiang, Kevin Costa, Ted Ducas, Yossi Goffer, Daniel Herman, Jonathan Herman, Steven Heymsfield, Jeffrey Holmes, Mark Langill, Barclay Morrison III, Elizabeth Olson, Thomas Pedersen, Harry Radoulsky, Paul Sajda, Michael Sheetz, Samuel Sia. Особую благодарность автор выражает сотрудникам библиотеки Колумбийского университета.

Автор начинал писать свой труд, будучи стипендиатом Фонда *Lady Davis Scholar* во время своего *Sabbatical* (годового творческого отпуска) в университете Hebrew (Иерусалим) по приглашению Uri Banin, которому выражает глубокую симпатию и благодарность.

Нью-Йорк, ноябрь 2006 г. *Ирвинг П. Герман*

ГЛАВА 1 ТЕРМИНОЛОГИЯ, СТАНДАРТНЫЙ ЧЕЛОВЕК, МАСШТАБИРОВАНИЕ

При рассмотрении тела человека и его физиологических функций нам потребуются медицинские концепции и терминология, характеристики «типичного» человека, а также представление о том, каким образом изменение масштаба влияет на характеристики и реакции человека. Как известно, при попытке понять любую специальную отрасль знаний основную трудность представляет собой терминология и профессиональный жаргон, а вовсе не ее идеи и основные принципы. Наиболее наглядно эту мысль иллюстрирует медицина. В этом отношении наибольший интерес для нас представляет анатомическая терминология, в которой особую роль играют термины, связанные с направлениями и положениями (позициями). Чтобы облегчить понимание этой книги читателям, привыкшим к физико-математической терминологии, мы соотнесем некоторые анатомические координатные системы, применяемые в медицине, с физическими координатами, применяемыми инженерами. Кроме того, мы раздвинем привычные рамки анатомических координат для описания степеней свободы, связанных с вращательными движениями в суставах, необходимыми для движения человека. Во всех наших рассуждениях мы будем рассматривать «стандартного» человека (*standard human*). Для этого необходимо определить это понятие. В конце данной вводной главы мы обсудим вопросы биологического масштабирования. В частности, мы попытаемся понять, каким образом свойства стандартного человека соотносятся с его весом, и каким образом реакция наших органов чувств зависит от силы внешнего воздействия.

1.1. АНАТОМИЧЕСКАЯ ТЕРМИНОЛОГИЯ

Первая группа «анатомических» координатных систем относится к направлениям. Мы начнем с направлений «направо-налево». На рисунке

1.1 показана декартова система координат *xyz* человеческого тела, на которой мы видим, что $y<0$ соответствует правой, а $y>0$ левой частям тела. Как и для всех иных анатомических терминов, «право» и «лево» всегда рассматриваются с точки зрения пациента. Автор впервые столкнулся с этой проблемой, когда повел своего ребенка к офтальмологу. Когда я попытался рассказать о проблеме правого (как мне казалось) глаза своего сына, врач занялся здоровым, а не больным глазом, после чего в довольно крепких выражениях разъяснил мне вышеуказанный главный анатомический постулат. Теперь вопрос ясен! Кстати, театральный мир придерживается тех же воззрений относительно правого и левого направлений: эти стороны сцены называются относительно актера, который стоит лицом к зрителям. Недоразумения, которые иногда возникают по этому поводу, хорошо обыграны в популярной комедии «*Tootsie*», в которой актеры и осветители никак не могут договориться, какую сторону лица главной героини считать правой.

Теперь займемся направлениями вверх-вниз. Направление к голове и выше (в сторону увеличения координаты *z*) называется краниальным или супериорным (*cranial*, *superior*). Напротив, каудальное или инфериорное (*caudal*, *inferior*) означает направление от головы к «хвосту», то есть, вниз — в направлении меньших (в алгебраическом смысле, с учетом знака) значений координаты *z*. Координата *z* может быть как положительной, так и отрицательной, поскольку в качестве центра координат мы можем выбрать центр масс человека.

Таким образом, голова «супериорна» или «краниальна» по отношению к ногам, которые, в свою очередь, «инферионы» или «каудальны» по отношению к голове. Рассмотрим эти понятия по отношению к циркулирующей крови. После переноса кислорода в ткань рабочего органа артериальная кровь превращается в венозную и направляется к сердцу сверху и снизу по двум магистральным венам, называемым, соответственно, *superior vena cava* (верхняя полая вена) и *inferior vena cava* (нижняя полая вена).

Последнее из рассматриваемых направлений декартовой системы координат человека связано с терминами «вперед» и «назад». Вентральное (*anterior*, «кпереди») направление означает движение вперед от груди, то есть, в сторону увеличения алгебраической величины *x*. Напротив, дорзальное (*posterior*, «кзади») направление обозначает движение от спины назад, в сторону уменьшения алгебраической величины *x*. Таким образом, нос «вентральнее» ушей, которые «дорзальнее» носа.

Направление y-координаты (направо-налево) характеризуют еще одной парой терминов, относящихся к абсолютной величине $|y|$ или удаленности от начала координат. «Медиальнее» означает близость к срединной линии тела (уменьшение абсолютной величины $|y|$). Напротив, латеральнее соответствует удалению от средней линии тела (увеличение абсолютной величины $|y|$).

Другие анатомические термины относятся к иным координатным системам. Так, один набор терминов описывает расстояние (*r*) вдоль руки или ноги от

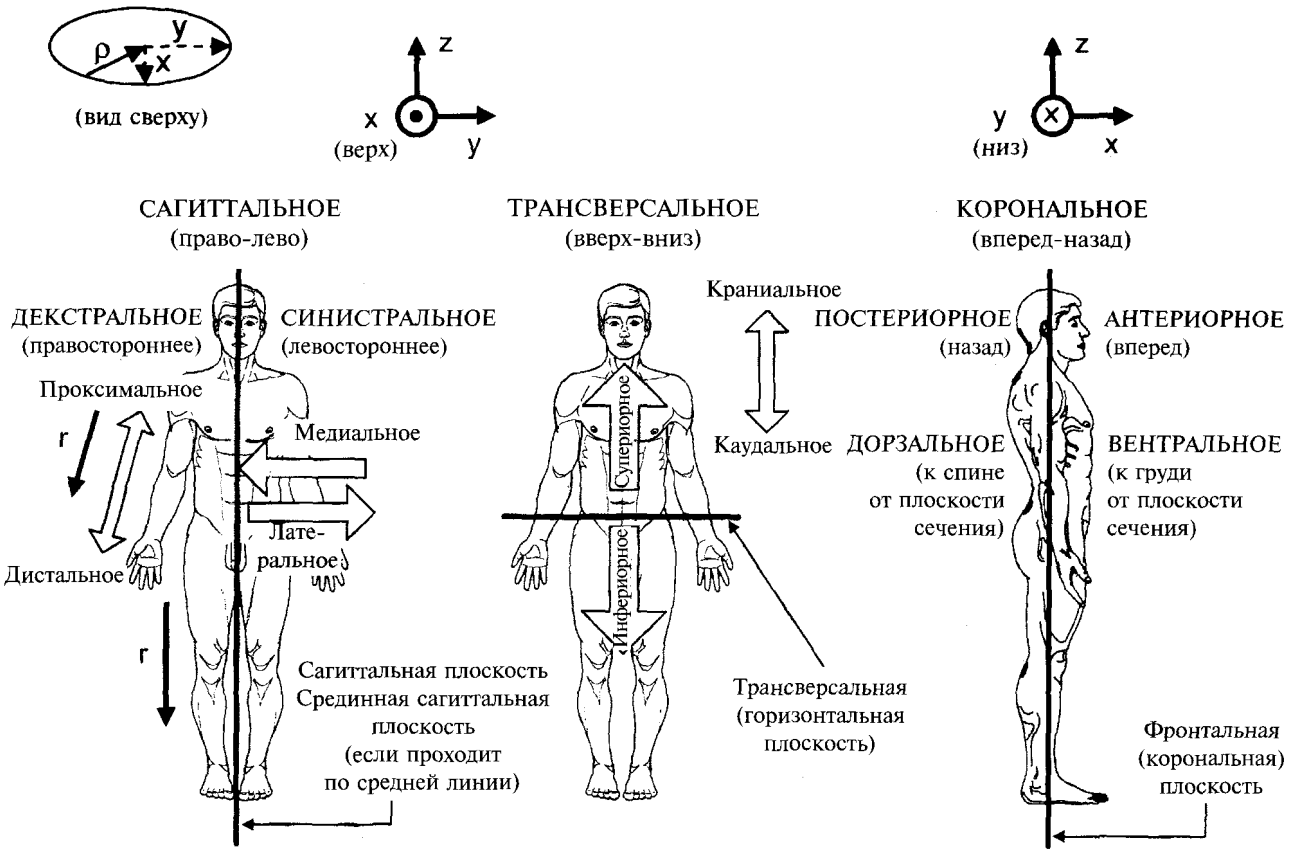


Рис. 1.1. Направления, ориентации, плоскости и популярные координатные системы, применяемые в анатомии для описания тела человека. Следующие пары терминов мы будем считать синонимами, хотя в строгом смысле между ними есть тонкие отличия: супериорный = краниальный; инферриорный = каудальный; антериорный = вентральный; постериорный = дорзальный ([43], *с добавлениями*).

точки их прикрепления к туловищу (рис. 1.1). При этом $r = 0$ соответствует положению сустава. Обратите внимание, что величина r всегда положительна ($r > 0$). Термин «дистальнее» означает увеличение r, а термин «проксимальнее» — уменьшение этой координаты.

Последний набор пространственных координат, который мы рассмотрим, связан с локальным участком поверхности тела. При этом сам поверхностный участок принимается за плоскость с локальными декартовыми координатами (x, y). Третья координата (ρ) направлена вглубь тела (вставка на рис. 1.1). Величина $\rho = 0$ соответствует точке на поверхности тела. Термин «поверхностный» (*superficial*) означает геометрическую близость к поверхности тела (соответствует малым значениям ρ). Напротив, термин «глубокие ткани» означает удаленные от поверхности тела его внутренние (висцеральные) области с достаточно большими (положительными) значениями координаты ρ.

Рассмотренные координатные системы применимы к любой области тела. Напротив, региональные анатомические термины относятся к определенным сторонам и областям тела человека (таблицы 1.1 и 1.2). Сказанное можно проиллюстрировать терминами «плечо» и «плечевой», которые мы часто встретим в книге. Плечом называют область между плечевым и локтевым суставами. Прилагательное, описывающее составные части этой области в анатомических терминах, является «плечевой».

Мышцы рук, которые мы привычно называем бицепсами, являются, строго говоря, плечевыми бицепсами (*biceps brachii*). Соответственно, трицепсы рук следует называть брахиальными или плечевыми трицепсами (*triceps brachii*). Сами по себе термины «бицепсы» и «трицепсы» означают лишь мышцы, состоящие из двух или, соответственно, трех анатомически выделенных долей с индивидуальными прикреплениями (связками) к костям скелета — подобные мышцы расположены, как мы увидим далее, не только на руках.

Последняя группа терминов относится к плоскостям сечения тела (рис. 1.1). Горизонтальная (трансверсальная) плоскость делит тело на супериорную и инферiорную области. Для такой плоскости $z = const$. Сагиттальные сечения отделяют левую и правую части тела ($y = const$). Среди этих сечений особо выделяют плоскость $y = 0$, проходящую через среднюю линию тела (срединная сагиттальная плоскость). Наконец, фронтальная (корональная) плоскость разделяет тело на переднюю (вентральную) и заднюю (дорзальную) области. Для фронтальных сечений $x = const$.

Для студентов-биофизиков анатомическая терминология является постоянным источником головной боли и путаницы. Однако жизнь значительно облегчится, если мы сделаем усилие и твердо запомним вышеприведенные системы координат. После этого мы уверенно одолеем четвертый набор координатной анатомической терминологии, относящейся к движению. Эти понятия будут рассмотрены в следующем разделе (1.2).

Таблица 1.1. Анатомические термины передней области тела

Анатомический термин	Перевод или нестрогий аналог
Абдоминальный	Брюшной
Антебрахиальный	Предплечный
Аксиллярный	Подмышечный
Брахиальный	Плечевой
Буккальный	Щечный (ротовой)
Карпальный	Запястный
Цефалический	Головной
Цервикальный	Шейный
Коксальный	Тазобедренный
Феморальный	Бедренный
Дигитальный	О пальцах рук или ног
Фронтальный	Лобный
inguinal	Паховый
Лингвальный	Язычный
Маммарный	Грудной (о молочной железе)
mental	Подбородочный
Назальный	Носовой
Оральный	Ротовой
Palmar	Ладонный
Pedal	Относящийся к стопе
Стернальный	Грудинный
Тарзальный	Предплюсневой
Торакальный	Грудной
Умбиликальный	Пупочный

Примечание: термины в английской транскрипции слева не имеют латинизированных русских аналогов.

Таблица 1.2. Анатомические термины задней области тела

Анатомический термин	Перевод или нестрогий аналог
Акромиальный	О верхней части плеча
Феморальный	Бедренный

Таблица 1.2. (Продолжение)

Анатомический термин	Перевод или нестрогий аналог
Gluteal	Ягодичный
Окципитальный	затылочный
Плантарный	Подошвенный
Popliteal	Подколенный
Сакральный	Крестцовый
Sural	Икроножный
Вертебральный	Позвоночный

Примечание: термины в английской транскрипции слева не имеют латинизированных русских аналогов.

1.2. ДВИЖЕНИЕ ЧЕЛОВЕКА КАК МАШИНЫ

Анатомические термины обозначают части тела независимо от того, двигаются они или нет. Поскольку мы обязательно рассмотрим разнообразные движения человеческого тела, нам потребуются термины, описывающие эти движения. Прежде всего, мы изучим степени свободы наших движений и средства, благодаря которым эти степени свободы реализованы в суставах. Мы увидим, что наши руки и ноги сделаны очень разумно. Поскольку суставы служат для относительных перемещений костей, нам понадобятся анатомические термины скелета человека (рис. 1.2).

Введем понятие степени свободы (СС) движения как координаты, необходимой для описания этого движения. Когда мы представляем себе перемещение объекта, мы интересуемся смещением его центра масс и изменением его угловой ориентации. Например, в декартовых координатах (x, y, z) мы можем переместить объект из точки (0,0,0) в точку (a, b, c). Как видим, это перемещение описывается изменением значений трех чисел, которым соответствуют три *трансляционных* («поступательных») степени свободы. Положение тела в пространстве можно изменить и другим способом, оставив без изменения координаты его центра масс (0,0,0), но повернув тело относительно осей x, y, z на соответствующие углы θ_x, θ_y, θ_z. Таким образом, мы получили еще три степени свободы, которые называются вращательными. Строго говоря, в курсе теоретической механики поворот тела описывают другой тройкой углов, которые придумал гениальный Леонард Эйлер — но мы оставим их математикам и космонавтам, которые рассматривают повороты во всех их сложностях, включая угловые ускорения.

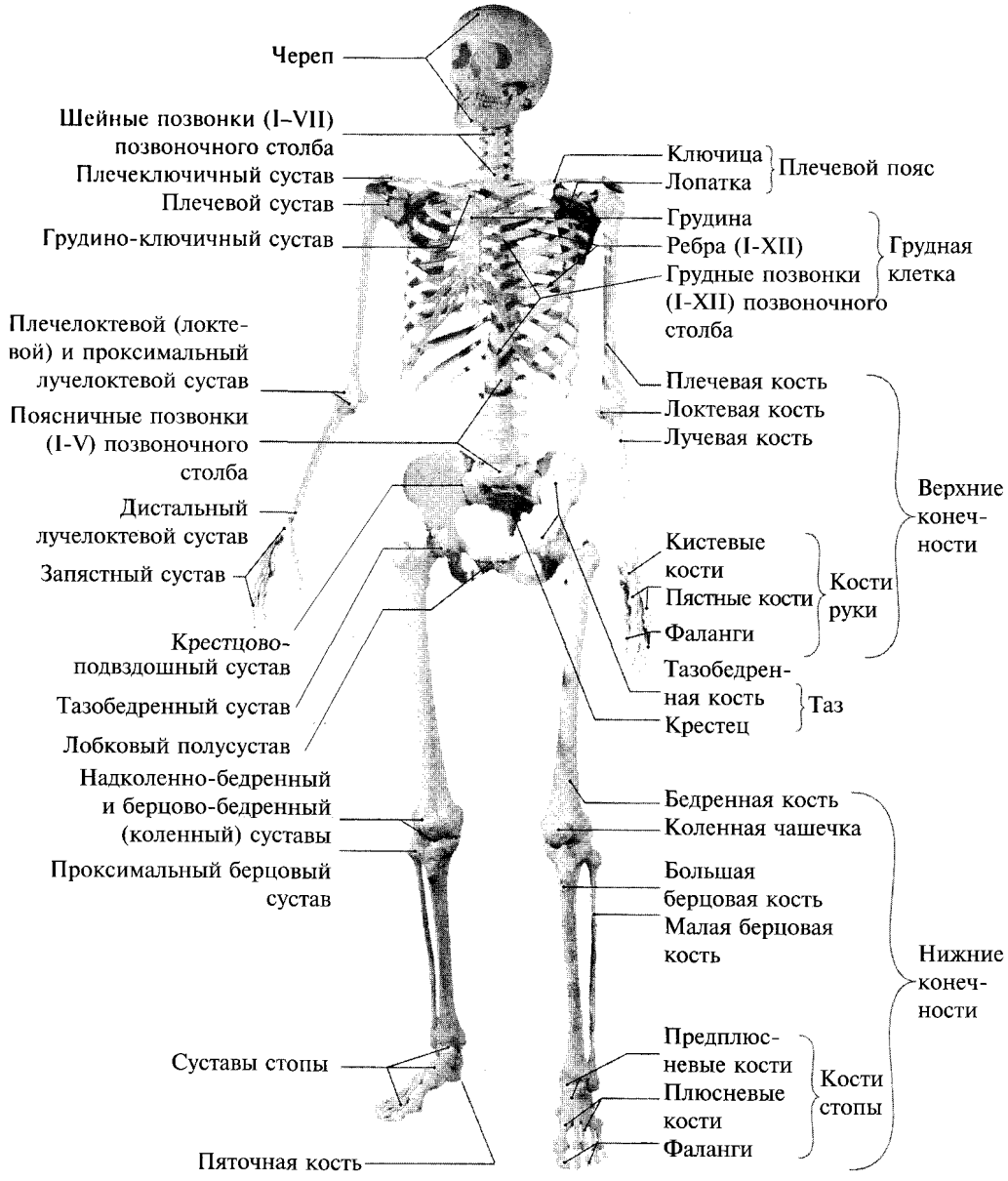


Рис. 1.2. Анатомия скелета (вид спереди) с основными костями и суставами [59]

Рассмотренные 6 степеней свободы (3 + 3) независимы друг от друга. Это можно проиллюстрировать следующим примером. Сожмите ваши пальцы в кулак и понаблюдайте за его движением. Вы можете независимо изменить любую из 6 координат кулака (x, y, z, θ_x, θ_y, θ_z). Можно изменить положение центра тяжести кулака (координаты x, y, z), не меняя его ориентации (то есть, оставив постоянными значения углов θ_x, θ_y, θ_z). Или наоборот, можно оставить кулак на месте, но повернуть его вокруг всех трех осей, изменив значения угловых координат θ_x, θ_y, θ_z.



Рис. 1.3. Правый коленный синовиальный сустав. (*а*) Вид спереди с удаленной коленной чашечкой; (*б*) сагиттальный разрез (фотография). См. также рис. 3.2, *д* [59]

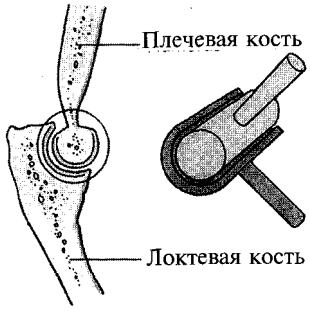
Итак, мы наслаждаемся свободой движения наших рук и ног по всем 6 координатам. Каким образом наше тело осуществляет эти перемещения? Для этой цели в живом организме имеются специальные органы — суставы (сочленения).

Суставы двух типов — *фиброзные* (*fibrous*), в которых кости связаны соединительной тканью, и *хрящевые* (*cartilaginous*), в которых кости соединены хрящевой тканью, способны сгибаться лишь в ограниченной степени. У *синовиальных* суставов имеется суставная полость, расположенная между сочленяемыми костями. Только для таких суставов характерна большая степень угловых движений. Как видно на рисунка 1.3, в синовиальных суставах хрящи, соединяющие концевые отделы костей, погружены в суставную сумку, содержащую синовиальную жидкость. Кстати говоря, коэффициент трения в таких суставах меньше, чем в любых шарнирах, сделанных человеком (ниже мы подробнее поговорим на эту тему).

В теле человека имеется несколько видов синовиальных суставов. Для каждого из них можно указать механический аналог (рис. 1.4). Например, дверная петля представляет собой шарнир с одной (угловой) степенью свободы. «Поворотные кулаки», которые соединяют колеса автомобиля с осью, имеют две угловые степени свободы. Наконец, шаровой шарнир обеспечивает поворот по всем трем координатным углам. Подобный шаровой кран установлен в смесителе душа в ванной комнате. В шаровых шарнирах поверхность шарика (*ball*) и сухаря (*socket*) являются сферическими. Сфера не является единственной формой поверхности, встречающейся в суставах или механических шарнирах. Мыщелковые или эллипсоидные суставы являются вариантами шаровых шарниров, у которых «шарики» и сухари являются эллипсоидами. Такие суставы обладают лишь двумя степенями свободы, поскольку поворот вокруг одной из трех перпендикулярных осей у них невозможен. Седловидный сустав, составленный из двух «седел», вложенных друг в друга, также имеет только две угловые степени свободы. Другие примеры даны на рисунке 1.4.

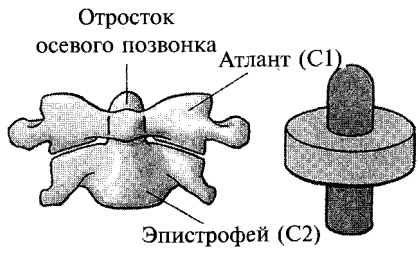
Рис. 1.4. Шесть типов синовиальных суставов: (*а*) блоковидный сустав (1 СС), подобный локтевому суставу, позволяющему сгибание и разгибание; (*б*) цилиндрический сустав (1 СС), подобный атлантоаксиальному сочленению в позвоночнике и позволяющий повороты; (*в*) седловидный сустав (2 СС) с выпуклой и вогнутой поверхностями в сочленении костей, подобный суставу, соединяющему первую пястную кость и кость-трапецию кисти; (*г*) мыщелковый или эллипсоидальный сустав (2 СС), подобный пястно-фаланговому или проксимально-фаланговому суставу и позволяющий сгибание, разгибание, приведение, отведение, а также дуговое движение; (*д*) плоский сустав (2 СС), подобный плечеключичному суставу и позволяющий скольжение контактных поверхностей сочленения; (*е*) шаровой шарнир (3 СС), подобный тазобедренному или плечевому суставам и позволяющий сгибание-разгибание, приведение-отведение, а также медиальные и латеральные повороты. См. также рис. 1.9 и 1.10, где даны термины, описывающие типы движений в таких суставах, и диаграмму на рис. 1.11, где дана подробная информация по синовиальным суставам [49]

Блоковидный сустав (1 СС)



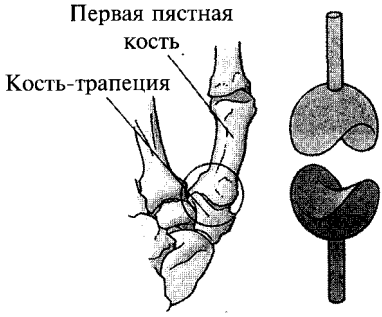
а

Цилиндрический сустав (1 СС)



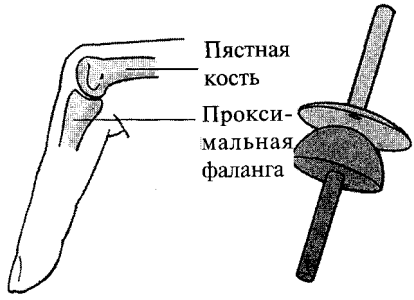
б

Седловидный сустав (2 СС)



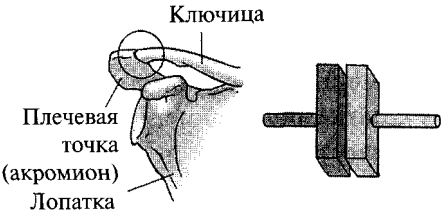
в

Мыщелковый (эллипсоидальный) сустав (2 СС)



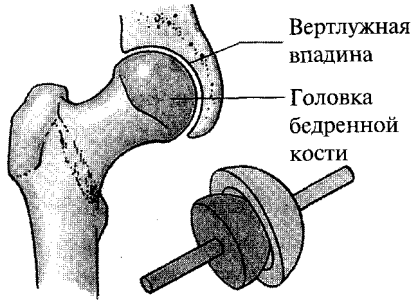
г

Плоский сустав (2 СС)



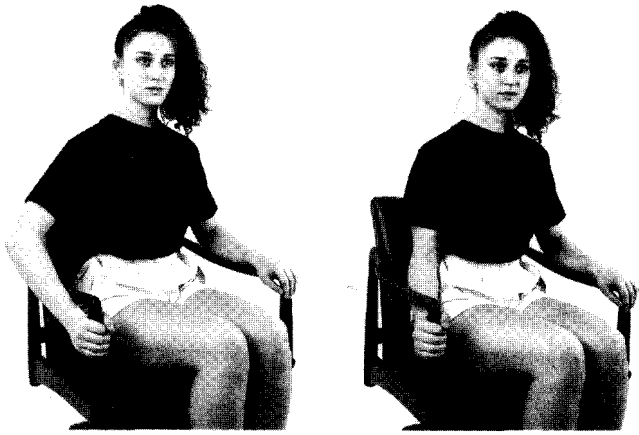
д

Шаровой шарнир (3 СС)



е

Вернемся, однако, к нашим конечностям. Рассмотрим ногу с жестко фиксированными пальцами. Верхняя (бедренная) кость ноги соединена с бедром шаровым шарниром (3 СС). Напротив, коленный сустав имеет только одну степень свободы, как дверная петля. Голеностопный сустав является седловидным сочленением с двумя СС. Разумеется, все степени свободы суставов живого организма ограничены в отношении размаха изменений угловых движений.



а *б*

Рис. 1.5. Разнообразие способов приведения кисти правой руки в одну и ту же позицию. На обеих фотографиях кисть правой руки находится в одной и той же позиции с идентичными 6 координатами (3 для задания положения в пространстве центра масс кисти и 3 для ее угловой ориентации). Такое разнообразие возможно только благодаря наличию седьмой степени свободы [32]

Теперь рассмотрим руку с жестко фиксированными пальцами. Верхняя (плечевая) кость входит в плечевой сустав подобно шаровому шарниру (3 угловых СС). Напротив, локтевой сустав характеризуется только одной угловой СС. Наконец, запястный сустав является примером эллиптического сочленения (2 угловые СС). В совокупности получаем 6 СС. Нога также имеет все аналогичные степени свободы, однако внимательный анализ показывает, что рука располагает не 6, а 7 СС. Дополнительная (седьмая) СС связана с «винтовым» вращением лучевой кости вокруг локтевой кости (рис. 1.2, 2.7 и 2.8), то есть с дополнительным вращением с еще одной СС. Если бы для руки существовало только 6 СС, то было бы лишь одно ее положение, при котором кулак занимал бы заданную позицию, определяемую тремя декартовыми и тремя угловыми координатами. Поскольку у руки имеется дополнительная (седьмая) СС, указанную задачу можно выполнить различными способами, как показано для человека, сидящего на стуле (рис. 1.5). Еще большее число

степеней свободы прибавляется для руки в целом, если мы добавим к нашему рассмотрению движения кисти. Такое богатство в степенях свободы позволяет руке выполнять сложные операции — например, удерживать мяч в различных положениях. На рисунке 1.6 показаны кости кисти, ее суставы и степени свободы, связанные с движением каждого пальца.

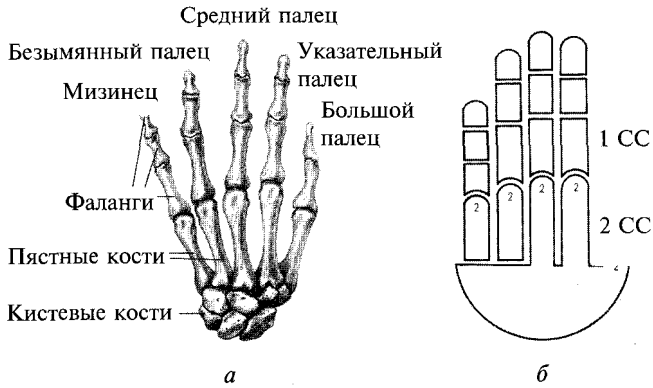


Рис. 1.6. Анатомия кисти (*а*) и степени свободы кисти и пальцев (*б*). Суставы показаны разрывами. Прямой разрыв соответствует одной СС, а полукруглый разрыв — двум СС [32]

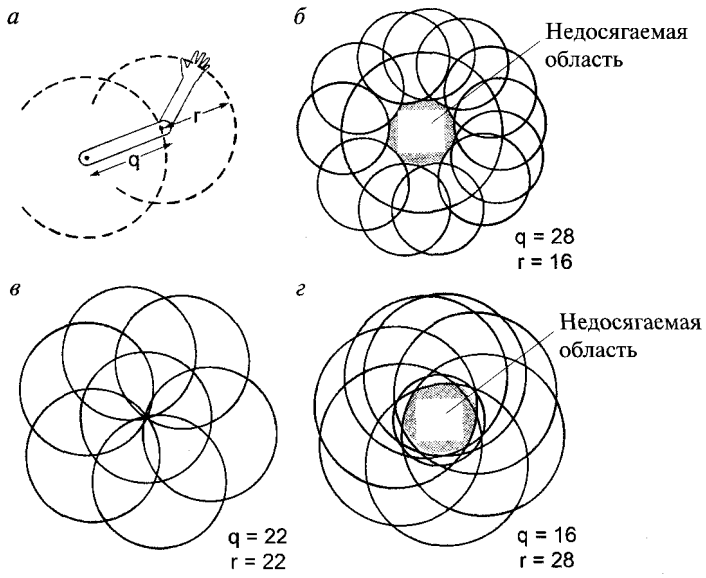


Рис. 1.7. Размах движений кисти в двух измерениях для различных длин плечевой и локтевой костей [32]

Полезно оценить преимущества того обстоятельства, что коленный (локтевой) сустав разделяет ногу (руку) на две почти равные части. На рисунке 1.7 показано, что такое разбиение конечности позволяет охватить большую площадь (или объем в трехмерном случае) по сравнению с разбиением конечности на две неравные части.

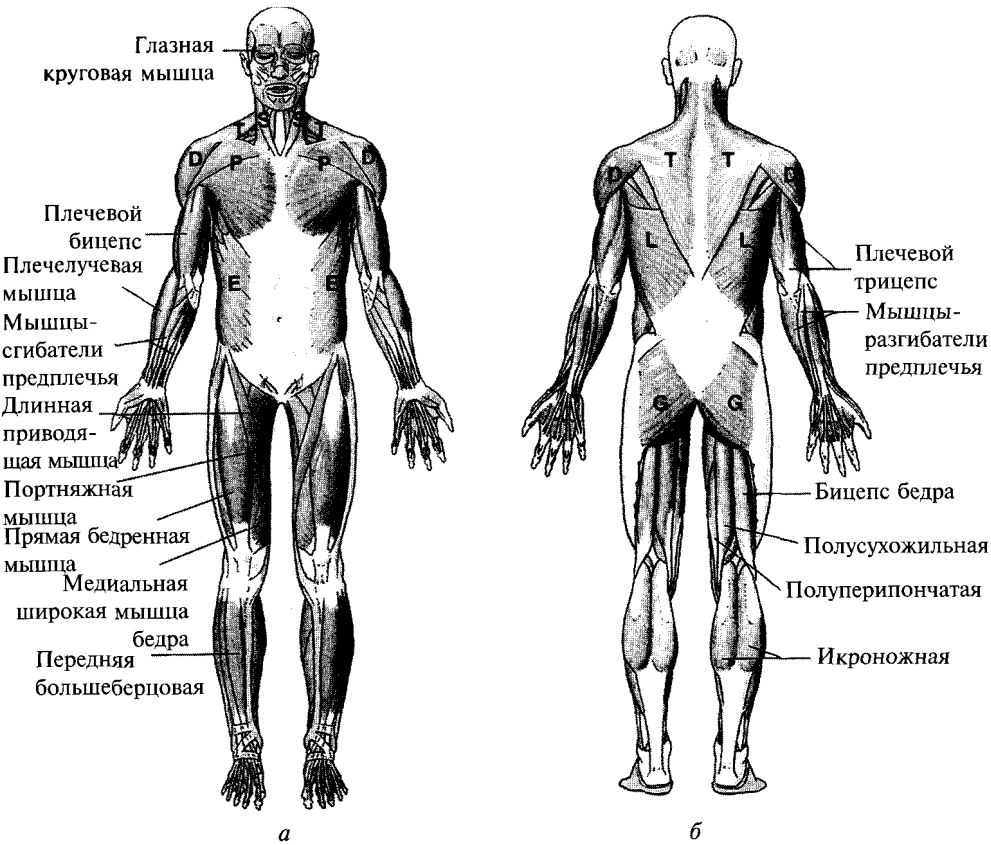


Рис. 1.8. Вид спереди (*а*) и сзади (*б*) на некоторые крупные скелетные мышцы человека. Часть мышц отмечена латинскими буквами: грудино-ключично-сосцевидная (S), мышца-трапеция (T), дельтовидная (D), большая грудная (P), наружная косая (E), широчайшая мышца спины (L) и большая ягодичная (G). На панели (*б*) показано широкое сухожилие, простирающееся от обеих головок икроножной мышцы и от камбаловидной мышцы (находится под икроножной мышцей и на рисунке не видна) до мышц голеностопного сустава. Это сухожилие называется ахилловым или пяточным [49]

Для подготовки к нашему последующему обсуждению покоя и движения тела, мы рассмотрим составные «детали» организма, обеспечивающие эти процессы. К таким составным элементам относятся *кости*, *связки*, *мышцы* и *сухо-*

жилия. Каждый из этих элементов выполняет особую роль и резко отличается от других по своим физико-механическим свойствам. В области синовиальных суставов многие кости покрыты гиалиновыми хрящами. Составляющие сустав кости прикрепляются друг к другу связками. Мышцы (речь идет о скелетных мышцах) являются теми «моторами», которые двигают кости в суставах. (Напомним, что кроме скелетных мышц существуют сердечная мышца и гладкие мышцы внутренних органов). Сухожилия соединяют мышцу с костями скелета в двух ее участках — в *источнике* (*point of origin*, наименее подвижный конец мышцы) и в *рабочей точке* (*point of insertion*, точка прикрепления, наиболее подвижный конец мышцы). При этом рабочая точка является тем местом, где мышца осуществляет свое «действие». На рисунке 1.8 показаны несколько крупных мышц тела человека вместе с некоторыми сухожилиями.

Мышцы выполняют свою работу только путем сокращения. Следовательно, чтобы иметь возможность двигать рукой сначала в одну сторону, а затем в противоположном направлении, организм должен располагать парой мышц, каждая из которых «отвечает» за движение в одну из противоположных сторон. Такие противодействующие пары мышц называют «антагонистами» — в нашем теле их довольно много.

Возвратимся к вопросам терминологии. Теперь самое время поговорить о поворотах в суставах. Эти определения лучше всего понять и запомнить с помощью рисунков 1.9 и 1.10. Из сказанного выше можно ожидать, что и здесь мы встретим пары противоположных направлений, связанных с работой мышц-антагонистов. Если угол в цилиндрическом (1 СС) суставе (например, в локтевом) возрастает, то говорят о *разгибании (extension)*. Напротив, уменьшение этого угла называют *сгибанием (flexion)*. Поворот ноги от средней линии тела (раздвигаем ноги) называется отведением или *абдукцией* (*abduction*). Противоположное движение (сдвигаем ноги вместе) называется приведением или *аддукцией* (*adduction*). Если мы поворачиваем ногу (или руку) вокруг ее длинной оси, то это называется *вращением*. Вращения разделяют по направлениям, причем одно и то же направление поворота (с точки зрения физики) будет разным для правой и левой руки. Запомним это следующим образом. Находясь в вертикальном положении, опустим руки ладонями вперед. Теперь повернем ладони к ногам. Этот поворот называется *пронация* (вращение внутрь, *pronation*). Противоположный поворот называется *супинация* (вращение кнаружи, *supination*). На рисунке 1.11 показаны вращения в синовиальных суставах в противоположных направлениях.

На рисунке 1.12 показан пример противоположных движений (поворотов) для руки. Плечевые бицепсы исходят из двух источников, но сходятся в единой области прикрепления на лучевой кости (рис. 2.10). Сокращение бицепсов вызывает сгибание в локтевом суставе. Трицепсы плеча исходят из трех областей, но все они сходятся на локтевой кости. Во время сгибания в локтевом суставе

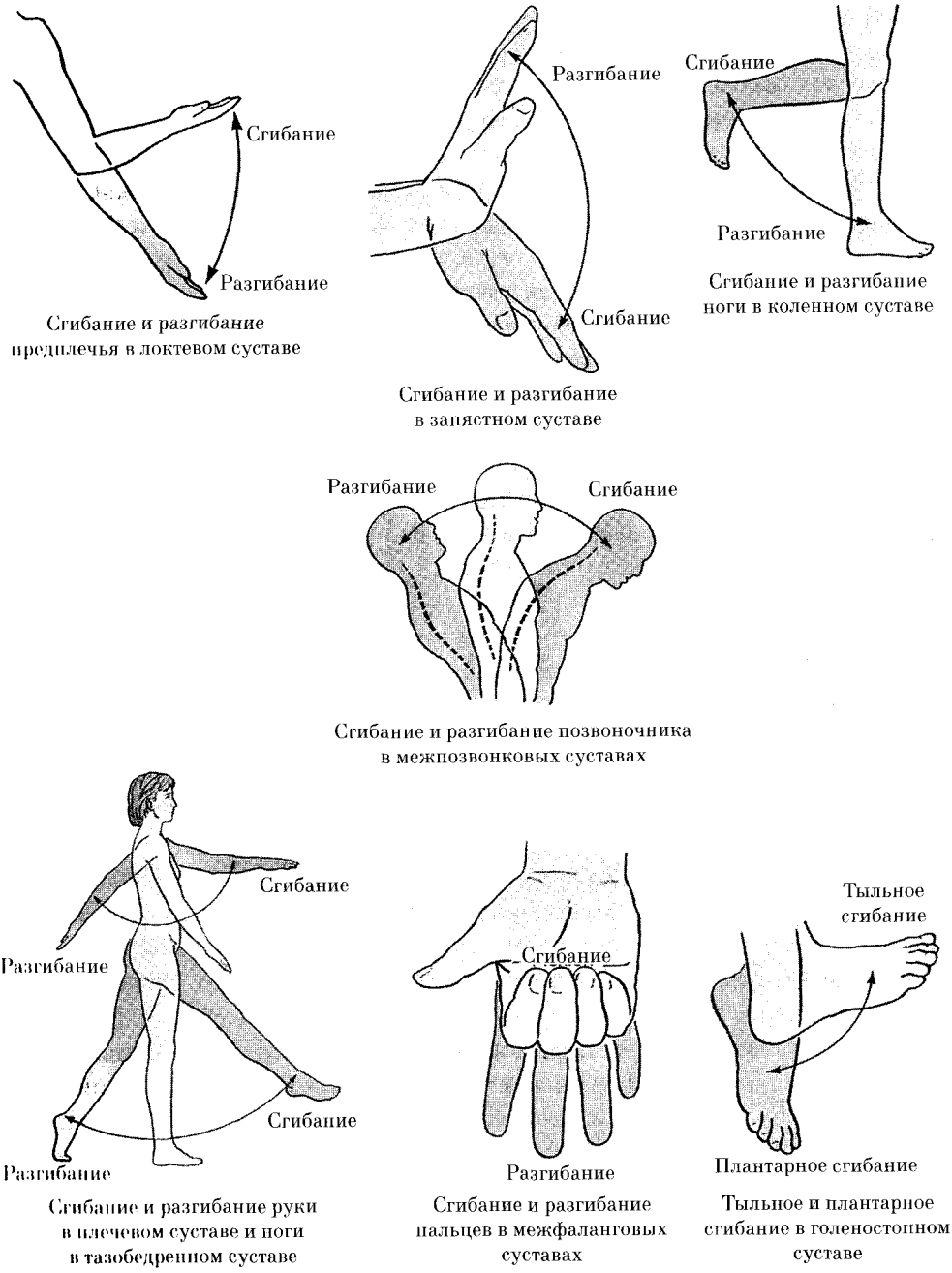


Рис. 1.9. Примеры противоположных движений в синовиальных суставах. Другие примеры показаны на рис. 1.10 [49]



Отведение (приведение) правых и вращение левых конечностей в плечевом и тазобедренном суставах, соответственно

Циркумдукция (круговое движение) ноги в тазобедренном суставе

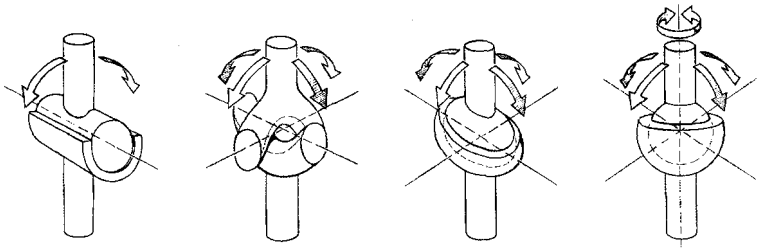
Пронация и супинация предплечья в лучелоктевых суставах

Инверсия и эверсия ступни в подтаранном и в предплюсне-плюсневых суставах

Протрузия и ретрузия нижней челюстной кости в височно-нижнечелюстных суставах

Элевация и депрессия плеч

Рис. 1.10. Дополнительные примеры антагонистических поворотов в синовиальных суставах. См. также рис. 1.9 [49]



Цилиндрический сустав (1 СС) *а*

Седловидный сустав (2 СС) *б*

Эллипсоидальный сустав (2 СС) *в*

Шаровой сустав (3 СС) *г*

Рис. 1.11. Оси вращения для четырех видов синовиальных суставов. (*а*) Одна ось для цилиндрического сустава (1 СС); (*б*) две оси для седловидного сустава (2 СС); (*в*) две оси для эллипсоидального сустава (2 СС) и (*г*) три оси для шарового сустава (3 СС) [54]

трицепсы расслабляются. Напротив, они работают во время разгибания руки (при этом бицепсы расслаблены). Бицепсы и трицепсы являются парой рычагов-антагонистов, прикрепленных к цилиндрическому шарниру — такому, как на рисунке 1.11, *а*.

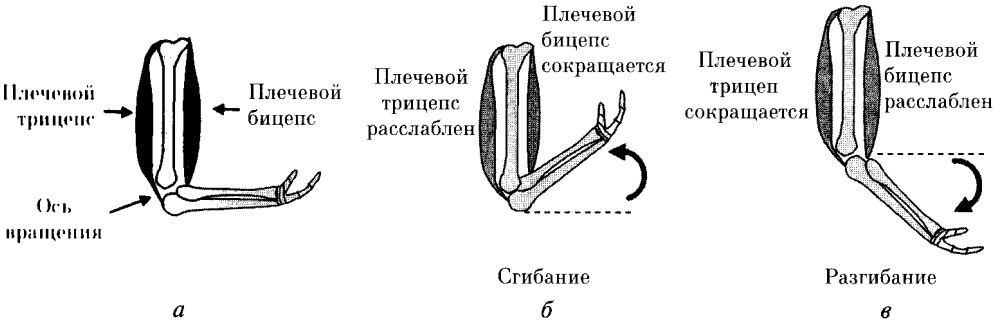


Рис. 1.12. Противоположные движения предплечья, вызываемые мышцами-антагонистами. Сгибание вызывается плечевыми бицепсами, а разгибание — плечевыми трицепсами. Ось вращения показана на рис. 1.11, *а*

Одним из органов, где можно наглядно показать противоположные движения, является глаз. На рисунке 1.13 показаны три типа противоположных движений (монокулярные повороты, то есть, повороты одного глаза). Во время приведения глаз поворачивается к средней линии, а во время отведения он отворачивается от нее. Глазное яблоко может осуществить поворот зрачком вверх (элевация, супрадукция) или вниз (депрессия, инфрадукция). Менее распространенными являются повороты глазного яблока вокруг оси, перпендикулярной радужке. Соответствующие противоположные повороты называются инторсия (поворот внутрь) и экторсия (поворот наружу). В каждом глазу имеется три пары мышц-антагонистов, которые прикреплены к черепу позади глазного яблока. Эти мышцы управляют всеми поворотами глаз (рисунок 1.14 и таблица 1.3). Однако следует иметь в виду, что из этих трех пар мышц только одна пара мышц явно связана с одной из вышеприведенных пар противоположных поворотов. Приведение глазного яблока происходит в результате сокращения медиальной прямой, а отведение — латеральной прямой мышц. Основным результатом сокращения верхней прямой мышцы является супрадукция (поворот глаза кверху), в то время как сокращение противоположной нижней прямой мышцы ведет к инфрадукции. Главным эффектом сокращения верхней косой мышцы является также инфрадукция (ее антипод, нижняя косая мышца, вызывает супрадукцию). Кроме основного действия, две последние пары мышц производят дополнительный эффект в направлении приведения/отведения и инторсии/экторсии, который зависит

от положения глазного яблока. Бинокулярное зрение требует согласованного движения всех трех пар противодействующих мышц в обоих глазах, как описано в таблице 1.4.

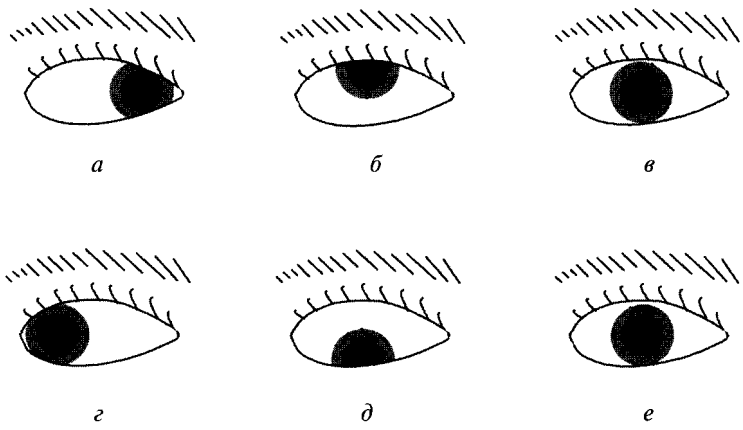


Рис. 1.13. Повороты правого глаза: приведение (*а*); поворот глаза кверху (элевация, супрадукция) (*б*); инторсия (поворот внутрь) (*в*); отведение (*г*); поворот глаза книзу (инфрадукция) (*д*); эксторсия (поворот наружу) (*е*). Пунктирная линия на радужке помогает визуализировать повороты [60]

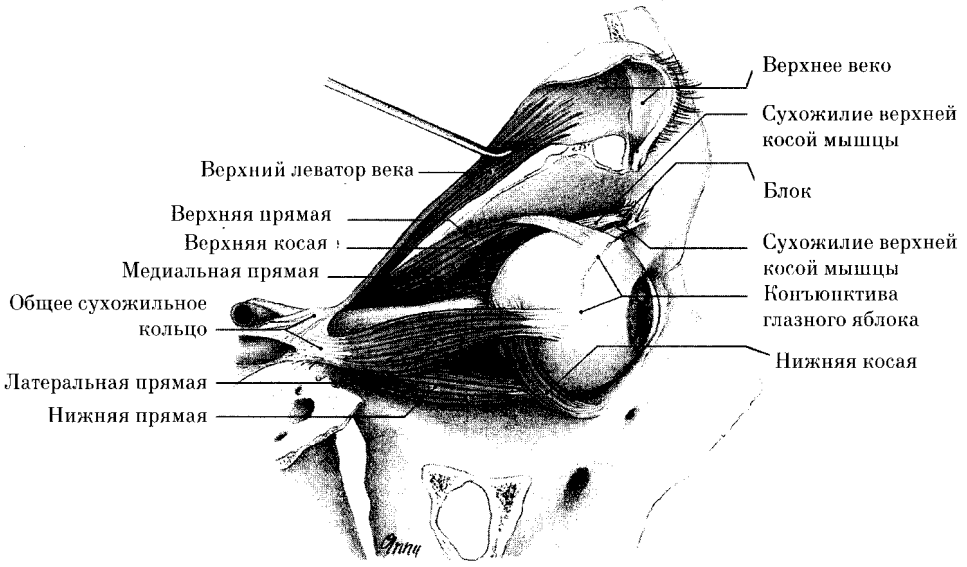


Рис. 1.14. Глазные мышцы (веко оттянуто). Сухожилие верхней косой мышцы проходит через петлю блока (*Trochlea loop*) [59]

Таблица 1.3. Функции глазных мышц [60]

Мышца	Основная функция	Дополнительная функция
Латеральная прямая	Отведение	Нет
Медиальная прямая	Приведение	Нет
Верхняя прямая	Супрадукция	Приведение, инторсия
Нижняя прямая	Инфрадукция	Отведение, экторсия
Верхняя косая	Инфрадукция	Инторсия, отведение
Нижняя косая	Супрадукция	Экторсия, отведение

Таблица 1.4. Работающие мышцы при направленном бинокулярном взгляде [60]

Направление взгляда	Мышцы правого глаза	Мышцы левого глаза
Прямо вверх	Верхняя прямая	Нижняя косая
Прямо ровно	Латеральная прямая	Медиальная прямая
Прямо вниз	Нижняя прямая	Верхняя косая
Влево вниз	Верхняя косая	Нижняя прямая
Влево ровно	Медиальная прямая	Латеральная прямая
Влево вверх	Нижняя косая	Верхняя прямая

1.3. СТАНДАРТНЫЙ ЧЕЛОВЕК

Во многих случаях (хотя и не всегда) мы будем моделировать человека с определенными значениями его веса, роста, и т. д., которые мы будем считать «типичными». Для мужчины весом 70 кг типичные значения физиологических параметров приведены в табл.1.5. Мужчину с такими параметрами назовем «стандартным».

В некоторых случаях нам потребуются знания особенностей анатомии. Соответствующие данные приведены в этой и последующих главах. Кроме того, нам обязательно понадобятся *антропометрические* сведения, которые включают размер, вес и пропорции тела человека. Самые необходимые данные такого рода приведены в таблице 1.6 и на рисунке 1.15, которые сообщают нам длины различных анатомических сегментов «типичного» тела в долях его высоты H.

В таблице 1.7 приведены величины масс (веса) различных анатомических частей тела в долях от общей массы тела m_b (или, что эквивалентно, в долях общего веса тела W_b). Массы и объемы сегментов тела измерены на трупах путем взвешивания сегментов и путем измерения объема вытесненной ими воды (в соответствие с законом Архимеда, глава 7). В таблице 1.7 также приведены

средние значения плотностей различных сегментов тела. Объемы сегментов тела живого человека можно измерить методом вытеснения воды (задача 1.37), после чего их массу можно вычислить, пользуясь значениями плотностей, измеренных на трупах. Плотность всего тела живого человека можно измерить путем подводного взвешивания (задача 1.40). Формула для средней плотности тела дана ниже (1.3). Аналогичные формулу существуют и для определения доли жира в теле (1.4 и 1.5).

Таблица 1.5. Физиологические параметры стандартного человека [37, 44].

Параметр	Величина
Возраст	30 лет
Рост	172 см
Масса	70 кг
Вес	690 Н
Площадь поверхности	1.85 $м^2$
Внутренняя температура	37°C
Температура кожи	34°C
Теплоемкость	0.83 ккал/кг-град (3.5 кДж-град)
Скорость основного обмена	70 ккал/час (1680 ккал/день; 38 ккал/$м^2$-час; 44 Вт/$м^2$
Доля жира в теле	15%
Подкожный жировой слой	5 мм
Объем жидкостей в теле	51 л
Состав жидкостей тела	53% внутриклеточная; 40% межклеточная, лимфа; 7% плазма крови
Частота сердцебиений	65 $мин^{-1}$
Объем крови	5.2 л
Гематокрит	0.43
Минутный объем сердца в покое	5.0 л/мин
Минутный объем при работе	3.0 + 8 × (потребление O_2 л/мин) л/мин
Систолическое давление	120 мм рт. ст. (16.0 кПа)
Диастолическое давление	80 мм рт. ст. (10.7 кПа)
Частота дыхания	15 $мин^{-1}$
Потребление O_2	0.26 л/мин

Таблица 1.5. (Продолжение)

Параметр	Величина
Выделение CO_2	0.21 л/мин
Полная емкость легких	6.0 л
Жизненная емкость легких	4.8 л
Дыхательный объем	0.5 л
Мертвый объем легких	0.15 л
Площадь газообмена в легких	90 м^2
КПД при механической работе	0–25%

Физиологические параметры отдельно взятого здорового человека (не говоря уже о больных людях) могут значительно отличаться от стандартных величин. Кроме того, средние параметры человека отличаются для разных географических регионов. Те данные, которые приведены в табл. 1.5, относятся к мужчинам, жившим в США в середине 1970-х годов. Разумеется, параметры женщин отличаются от параметров мужчин: например, у них меньше общий вес и выше процент жира в теле.

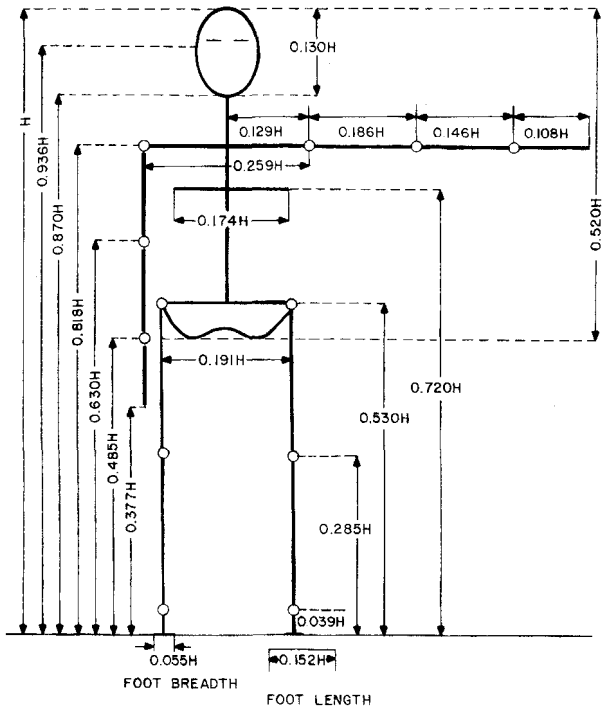


Рис. 1.15. Относительная длина сегментов тела (в единицах роста *H*) [38, 53].

Таблица 1.6. Пропорции длин частей тела стандартного человека [63]. (См. также рис. 1.15).

Сегмент тела	Длина[a]/рост
Высота головы	0.130
Высота шеи	0.052
Ширина плеч	0.259
Плечо	0.186
Предплечье	0.146
Кисть	0.108
Ширина грудной клетки	0.174
Осевая ширина бедер (между осей ног)	0.191
Длина бедра	0.245
Длина голени	0.246
Высота лодыжки над подошвой	0.039
Ширина стопы	0.055
Длина стопы	0.152

[a]) если не оговорено особо

Таблица 1.7. Массы и плотности частей тела стандартного человека [63].

Сегмент тела	Масса/общая масса тела m_b	Плотность (г/см^3)
Кисть	0.006	1.16
Предплечье	0.016	1.13
Плечо	0.028	1.07
Предплечье и кисть	0.022	1.14
Рука в целом	0.050	1.11
Стопа	0.0145	1.10
Голень	0.0465	1.09
Бедро	0.100	1.05
Стопа и голень	0.061	1.09
Нога в целом	0.161	1.06
Голова и шея	0.081	1.11
Туловище	0.497	1.03

Таблица 1.8. Нормализованные по длине сегмента расстояния от центра масс до его границ (на основе данных [63]).

Сегмент	Расстояние от центра масс до:	
	проксимальной границы	дистальной границы
Кисть	0.506	0.494
Предплечье	0.430	0.570
Плечо	0.436	0.564
Предплечье и кисть	0.682	0.318
Рука в целом	0.530	0.470
Стопа	0.50	0.50
Голень	0.433	0.567
Бедро	0.433	0.567
Голень со стопой	0.606	0.394
Нога в целом	0.447	0.553
Голова и шея	1.00 (?)	–
Туловище	0.50	0.50

Таблица 1.9. Нормализованный по длине сегмента радиус его инерции при вращении вокруг центра масс или вокруг его концов (на основе данных [63]).

Сегмент	Радиус инерции сегмента при его вращении относительно:		
	центра масс	проксимального конца	дистального конца
Кисть	0.297	0.587	0.577
Предплечье	0.303	0.526	0.647
Плечо	0.322	0.542	0.645
Предплечье и кисть	0.468	0.827	0.565
Рука в целом	0.368	0.645	0.596
Стопа	0.475	0.690	0.690
Голень	0.302	0.528	0.643
Бедро	0.323	0.540	0.653
Голень со стопой	0.416	0.735	0.572
Нога в целом	0.326	0.560	0.650
Голова и шея	0.495	0.116	–

В таблице 1.8 приведены нормализованные расстояния от центра масс до обоих концов сегмента тела (за единицу принята длина сегмента). Задачи 1.42 и 1.43 посвящены вопросу определения центра масс всего тела и его конечностей. В таблице 1.9 приведены нормализованные значения радиусов инерции сегментов тела. За единицу длины принята длина сегмента. Радиусы инерции приведены для случаев вращения сегмента вокруг оси, проходящей через центр инерции сегмента или через его границы (проксимальную и дистальную). Радиус инерции связан с распределением массы в сегменте тела (уравнение 3.28 и рис. 3.23, *б*). При решении задачи 3.9 станет понятно, каким образом числа в колонках таблицы 1.9 связаны между собой.

Обратите внимание, что данные в рассматриваемых таблицах не всегда согласованы друг с другом, поскольку взяты из разных источников, измерены у разных субъектов, да еще и разными методами.

Диапазон поворотов наших суставов весьма значителен — но все же не до такой степени, как у идеализированных суставов (рис. 1.4). В таблице 1.10 приведены средние диапазоны поворотов в суставах, показанных на рис. 1.16, причем приведены и стандартные отклонения (SD) от средних величин. Напомним, что для нормального распределения случайных величин (гауссово распределение) в 68 измерениях из 100 результат окажется в диапазоне величин от A-SD до A+SD. Плечевой и тазобедренный суставы располагают тремя степенями свободы, в то время как для поворотов кисти и стопы природа выделила только две СС (две нижние строчки в таблице 1.10). При идеализации коленного сустава (выше) мы отвели ему только одну СС. В реальности в этом суставе возможны повороты вдоль оси голени (латеральный и медиальный), что отражено в таблице 1.10.

В таблице 1.11 приведены значения масс и объемов различных органов и систем человека. В другой таблице (1.12) дан состав типичной клетки человека. Хотя многие обсуждаемые здесь темы не затронут вопросы клеточной биологии, эти сведения окажутся полезными для количественных оценок.

До сих пор мы рассматривали только физические характеристики стандартного человека. В следующих главах мы посмотрим, как человек реагирует на разнообразные физические воздействия в обычных и экстремальных условиях, причем мы рассмотрим эти реакции для здоровых и больных людей. Перспектива жизни и работы в космосе послужила мощным стимулом для исследований реакций человека на широкий спектр экстремальных воздействий — таких, как высокие и низкие давления, жар, холод, линейное и угловое ускорения, удары, вибрации, невесомость и сильный звук [50].

Мы также увидим, что многие процессы можно описать в терминах постоянной времени и характерной длины. Примерами могут служить постоянные времени активации и расслабления мышцы или времени диффузии молекулы в клетке. Для описание работы человеческого организма существует довольно много подобных постоянных времени. Например, период сокращения сердца

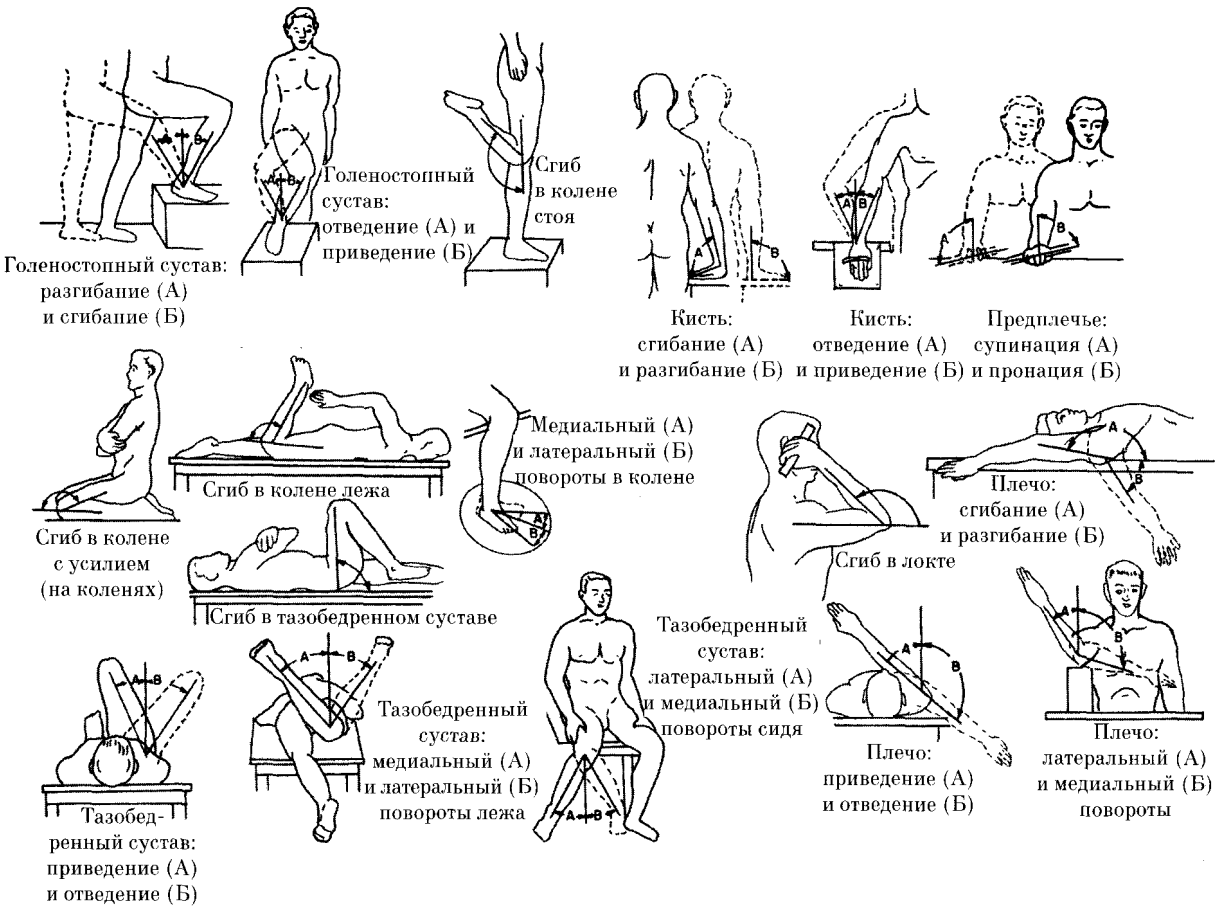


Рис. 1.16. Позиции для анализа диапазона противоположных поворотов в суставах (данные табл. 1.10) [33, 38, 61]

составляет 1 секунду. Кровь совершает кругооборот примерно за 1 минуту. Цикл расщепления и синтеза молекулы АТФ (главный источник энергии в организме) составляет также приблизительной 1 минуту.

Таблица 1.10. Диапазон поворотов в противоположные стороны (среднее и стандартное отклонение) в градусах [33, 39, 61].

Противоположные повороты	Среднее	SD
Плечо: сгибание/разгибание	188/61	12/14
Плечо: отведение/приведение	134/48	17/9
Плечо: медиальный/латеральный повороты	97/34	22/13
Сгиб в локте	142	10
Предплечье: супинация/пронация	113/77	22/24
Кисть: сгибание/разгибание	90/99	12/13
Кисть: отведение/приведение	27/47	9/7
Сгиб в тазобедренном суставе	113	13
Тазобедренный сустав: отведение/приведение	53/31	12/12
Тазобедренный сустав: медиальный/латеральный повороты лежа	39/34	10/10
Тазобедренный сустав: медиальный/латеральный повороты сидя	31/30	9/9
Сгиб в колене лежа — произвольно и с помощью рук	125, 144	10, 9
Сгиб в колене произвольно (стоя) и с усилием (на коленях)	113, 159	13, 9
Коленный сустав: медиальный/латеральный поворот сидя	35/43	12/12
Голеностопный сустав: сгибание/разгибание	35/38	7/12
Стопа: инверсия/эверсия	24/23	9/7

Испытуемыми были мужчины студенческого возраста. См. также рис. 1.16

Таблица 1.11. Массы и объемы органов и систем стандартного человека [42].

Жидкости, ткани, органы, системы	Суммарная масса (г)	Суммарный объем ($см^3$)
Тело взрослого мужчины	70000	60000
Мышцы	30000	23000
Жир	10500	12000
Кожа	2000	1800
Подкожные ткани	4100	3700
Скелет	10000	6875

Таблица 1.11. (Продолжение)

Жидкости, ткани, органы, системы	Суммарная масса (г)	Суммарный объем ($см^3$)
Желудочно-кишечный тракт	2000	1800
Содержимое (пищевая кашица и кал)	~2000	~2000
Кровеносные сосуды	1800	1700
Содержимое (кровь)	5600	5400
Печень	1650	1470
Мозг	1400	1350
Легкие (оба)	825	775
Содержимое (воздух)	~7.7	~6000
Сердце	330	300
Объем камер сердца	–	450
Почки (обе)	300	270
Мочевой пузырь	150	140
Содержимое (моча)	~500	~500
Пищеварительные соки	~150	~150
Поджелудочная железа	110	100
Слюнные железы (6)	50	48
Синовиальная жидкость	~50	~50
Зубы (32)	42	14
Глаза (2)	30	27
Волосы (стандартная стрижка)	21	16
Желчный пузырь	7	7
Содержимое (желчь)	~50	~50
Ногти на пальцах рук и ног (20)	1.1	0.9

Таблица 1.12. Суммарные молекулярные характеристики стандартной человеческой клетки диаметром 20 мкм [42].

Молекула	Суммарная масса, %	Молекулярная масса	Число молекул	Число видов молекул
Вода	65	18	1.74×10^{14}	1
Другие неорганические вещества	1.5	55	1.31×10^{12}	20
Липиды (жиры)	12	700	$8.4\ 10^{11}$	50

Таблица 1.11. (Продолжение)

Молекула	Суммарная масса, %	Молекулярная масса	Число молекул	Число видов молекул
Другие органические вещества	0.4	250	$7.7\ 10^{10}$	~200
Белки	20	50000	$1.9\ 10^{10}$	~5000
РНК	1.0	$1\ 10^{6}$	$5\ 10^{7}$	–
ДНК	0.1	$1\ 10^{11}$	46	–

1.4. ЗАКОНЫ МАСШТАБИРОВАНИЯ

В животном мире существуют множество измеряемых величин, которые связаны друг с другом соотношениями масштаба в широком смысле этого слова, так что даже разные величины (например, рост и вес) подчиняются определенным математическим формулам. Далее мы подробно рассмотрим соответствующие законы и правила масштабирования.

1.4.1. Аллометрические правила

Некоторые свойства живых организмов связаны с массой тела довольно очевидным образом, описываемым формулами масштабирования, называемыми *аллометрическими правилами*. Для подобной физической величины f (выраженной в каких-то единицах) справедлива следующее формула:

$$f = am_b^{\alpha} \tag{1.1}$$

Строго говоря, об аллометрической связи величин f и m говорят лишь в тех случаях, когда $\alpha \neq 1$. Примеры аллометрических формул даны в таблице 1.13.

Кстати говоря, сам термин «аллометрический» означает «другой мерой» и происходит от греческого слова *аллоиос* (другой). Действительно, рост человека мы можем оценить, зная «другую меру», то есть его вес. Напротив, «изометрический» означает «той же мерой». Например, мы может оценить вес ноги, зная вес человека, измеренного «той же мерой». Полезные и яркие рассуждения об аллометрии можно почерпнуть в книге [46]. Кроме того, те же вопросы затронуты в обширной литературе [31, 35, 36, 45, 47, 55, 56].

Аллометрические формулы справедливы для многих видов животных определенной общности — например, для наземных млекопитающих. Некоторые из них справедливы только для животных одного вида — например, только для людей (в этом примере они называются «антропометрическими»). Иногда применение аллометрических формул ограничено определенными возрастными рамками. Подробности рассмотрены в задачах 1.54 и 1.55.

Таблица 1.13. Аллометрические коэффициенты (1.1) для млекопитающих [31,55].

Параметр	a	α
Скорость основного обмена (СОО), Вт	4.1	0.75
Площадь поверхности тела ($м^2$)	0.11	0.65
Масса мозга людей (кг)	0.085	0.66
Масса мозга (исключая приматов), кг	0.01	0.7
Частота дыхания (Гц)	0.892	–0.26
Затраты энергии при беге (Дж/м-кг)	7	–0.33
Затраты энергии при плавании (Дж/м-кг)	0.6	–0.33
Эффективный объем легких ($м^3$)	5.67×10^{-5}	1.03
Частота сердцебиений (Гц)	4.02	–0.25
Масса сердца (кг)	5.8×10^{-3}	0.97
Продолжительность жизни (год)	11.89	0.20
Мышечная масса (кг)	0.45	1.0
Масса скелета (для наземных), кг	0.068	1.08
Скорость полета (м/сек)	15	0.167
Скорость ходьбы (м/сек)	0.5	0.167

Следует особо подчеркнуть то обстоятельство, что аллометрические формулы дают не строго точное значение для данного индивидуума, а лишь некоторую оценку. Измерив вес человека, мы лишь приблизительно можем оценить его рост с помощью формулы (1.1). Некоторые аллометрические формулы являются эмпирическими, а другие получены на основании определенных рассуждений и «физических соображений», как мы увидим на примере формулы Клейбера для скорости основного обмена (6.19).

Одним из очевидных следствий аллометрических формул является то обстоятельство, что конечности крупных млекопитающих более толстые (в пропорции к длине L или массе m_b животного), чем конечности мелких млекопитающих. Это свойство отражено в бóльшем значении отношения толщины длинных скелетных костей w_{bone} к их длине L_{bone} для бóльших масс тела m_b. Относительно более толстые кости ног крупных животных необходимы для удержания веса тела, который пропорционален L^3, поскольку плотность тканей с большой точностью одинакова у всех млекопитающих. Аналогично, кости конечностей всех млекопитающих выдерживают примерно одинаковую нагрузку на единицу площади их поперечного сечения. Иными словами, эти кости характеризуются одинаковым значением «предельного напряжения сжатия» (ПНС). Эта величи-

на важна при анализе условий перелома костей — мы эту тему обсудим в главе 4. Будем считать, что максимальная сила, которую могут выдержать кости ног разных животных, пропорциональна весу их тела, т. е. $\propto L^3$. Поскольку площадь поперечного сечения кости $\propto w_{bone}^2$, то $w^2 \propto L^3$ или $w \propto L^{3/2}$. Учитывая, что длина кости $L_{bone} \propto L$, получаем $w/L_{bone} \propto L^{1/2} \propto (m_b)^{1/6}$. Масса тела m_b увеличивается в 10^4 раз от крысы до слона, так что искомое отношение w/L_{bone} увеличивается в $10^{2/3}$ (приблизительно в 4 раза). Это означает, что форма тела и костей наземных млекопитающих не обладает свойством геометрического подобия.

В некоторых случаях для получения более точных аллометрических оценок следует использовать не один, а несколько параметров. Примером служит формула определения площади поверхности A ($м^2$), которая зависит как от массы тела m_b (кг), так и от роста H (м):

$$A = 0.202 m_b^{0.425} H^{0.725} \tag{1.2}$$

Многие точные аллометрические формулы содержат отношение W_b / H^p (или эквивалентное отношение m_b / H^p, где параметр p варьирует от 1.0 до 3.0. (Иногда в аллометрических формулах можно встретить обратную величину, а также квадратный или кубический корень указанного отношения W_b / H^p, которое могут измерять в разных единицах). Примером использования данного отношения является индекс телосложения (весовой индекс, *ponderal index*) $S = H / m_b^{1/3}$, где $p = 3$. Этот индекс применяется в формуле Харриса-Бенедикта, которая является вариантом закона Клейбера применительно для людей (6.30 и 6.31). Этот же весовой индекс S применяется в формуле средней плотности тела человека:

$$\rho \text{ (кг/л или г/см}^3) = 0.69 + 0.9S \tag{1.3}$$

В этой формуле при вычислении S рост H следует измерять в метрах, а массу тела m_b в килограммах. Другим масштабирующим параметром является Кветелет-индекс (*Quételet's index*) или индекс массы тела $Q = m_b / H^2$, где $p = 2.0$. Часто именно этот индекс считают наилучшим для эпидемиологических исследований. Например, если массу тела m_b выразить в килограммах, а рост H в метрах, то среднее содержание жира в теле связано с этим индексом линейной зависимостью:

$$\text{Мужчины: жир (\% веса тела)} = 1.28Q - 10.1 \tag{1.4}$$
$$\text{Женщины: жир (\% веса тела)} = 1.48Q - 7.0 \tag{1.4}$$

В идеальном случае содержание жира должно быть 14–20% для мужчин и 21–27% для женщин. Неудивительно, что смертность увеличивается с ростом индекса массы тела Q.

Таблица 1.14. Безразмерные отношения параметров млекопитающих, не зависящие от массы тела [46].

Параметр	a	α
Объемная скорость дыхания/объемная скорость крови[а)]	2.0	0.00
Масса крови/масса сердца	8.3	0.01
Время роста до 50% взрослой величины/длительность жизни в неволе	0.03	0.05
Длительность беременности/ длительность жизни в неволе	0.015	0.05
Длительность дыхательного цикла/ длительность жизни в неволе	3×10^{-9}	0.06
Длительность сердечного цикла/ длительность жизни в неволе	6.8×10^{-10}	0.05
Период полураспада лекарства/ длительность жизни в неволе[б)]	0.95×10^{-5}	0.01

Величины для коэффициента a в формуле (1.1) взяты для животного массой 1 кг. См. также главы 8 и 9.

[а)] (дыхательный объем/длительность дыхательного цикла)/(ударный объем/длительность сердечного цикла).

[б)] метотрексат.

Некоторые свойства живых организмов не масштабируются массой тела. От мыши до слона масса изменяется более чем в 10000 раз, однако максимальная высота прыжка для любого млекопитающего отличается от некоторой ориентировочной величины 2/3 м не более чем в 2 раза. Аналогичным образом, максимальная скорость бега большинства млекопитающих не более чем в 2 раза отличается от ориентировочной величины 7 м/сек. В основе этих двух примеров лежит то обстоятельство, что развиваемая мышцей сила пропорциональна площади ее поперечного сечения, а потому она изменяется пропорционально квадрату линейного размера (например, роста H). Более подробно этот вопрос затронут в задачах 3.28, 3.29 и 3.41 главы 3. В таблице 1.14 приведены безразмерные отношения некоторых физиологических величин, которые не зависят от массы тела.

1.4.2. Масштабирование в сенсорных системах

Особый тип масштабирования можно видеть в законе Стивенса (*Stevens' law*), который связывает силу восприятия сигнала сенсорным органом и силу стимула S для определенного ощущения или, как говорят физиологи, для определенной сенсорной модальности. Это масштабирование выглядит следующим образом [57, 58]:

$$P = K\,(S - S_0)^{\,n} \qquad (1.6)$$

Здесь S_0 является пороговой силой стимула. Из данных таблицы 1.15 видно, что в одних случаях сила ощущения («психоперцепция») сублинейна ($n < 1$) по

отношению к силе стимула, а в других — супралинейна ($n > 1$). Некоторые сенсорные модальности и стимулы связаны с физикой: слух (глава 10), зрение (глава 11), осязание, вибрация, температура, давление на ладонь, ощущение тяжести (глава 2) и электрический удар (глава 12). Конечно, соответствующий сенсорный аппарат имеет также и глубокие биологические и химические «корни». Напротив, обоняние и вкус целиком относятся к химии и биологии. Мы почти не будем их рассматривать — за исключением тех случаев, когда мы кратко рассмотрим электрические свойства мембран вкусовых и обонятельных нейронов (глава 12).

Таблица 1.15. Показатель экспоненты n в законе Стивенса (1.6) [57, 58].

Психоперцепция	n	Стимул
Зрение	0.33, 0.5	Точечный источник (5°), адаптация к темноте
Слух	0.54, 0.60	Одно ухо, оба уха
Обоняние	0.55, 0.60	Кофе, гептан
Вибрация	0.6, 0.95	250 Гц, 60 Гц — стимул приложен к пальцу
Вкус	0.8, 1.3, 1.3	Сахарин, сахароза, соль
Температура	1.0, 1.6	Холод, тепла — к руке
Осязание	1.1	Статическое давление на кожу ладони
Тяжесть	1.45	Подъем тяжести
Электрический удар	1.5	60 Гц — на пальцы

Для «физических» сенсорных модальностей мы будем рассматривать в основном физические процессы на входе сенсорной системы (то есть, процесс распознавания стимула). Те нелинейности, которые так ярко видны в законе Стивенса, в значительной степени проистекают из особенностей детектирования (распознавания) внешних воздействий. Конечным этапом процесса детектирования стимула является генерация и проведение нервных импульсов в мозг, что мы обсудим позднее. Завершающей стадией работы сенсорной системы в целом является обработка мозгом сенсорных нервных импульсов, о чем поговорим только вкратце. Наши глаза и уши воспринимают стимулы, которые по их силе отличаются на 12 порядков.

1.5. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Можно многое понять о работе тела человека, выучив терминологию, связанную с анатомическими направлениями и регионами тела. О движении тела можно много узнать, изучая повороты костей в суставах. При изучении физических аспектов человеческого организма будут весьма полез-

ны антропометрические данные «стандартного» человека. Многие особенности анатомии и физиологии можно понять и охарактеризовать с помощью формул масштабирования.

ЗАДАЧИ

Анатомическая терминология

1.1 (*а*) Краниальнее или каудальнее толстого кишечника расположено сердце?
(*б*) Краниальнее или каудальнее сердца расположен толстый кишечник?

1.2 (*а*) Как расположен пупок относительно спины — дорзально или вентрально?
(*б*) Как расположена спина относительно пупка — дорзально или вентрально?

1.3 Нос латеральнее или медиальнее ушей?

1.4. Глаза латеральнее или медиальнее носа?

1.5. Стопа проксимальнее или дистальнее колена?

1.6. Локоть проксимальнее или дистальнее кисти?

1.7. Скелет поверхностный или глубокий по отношению к коже?

1.8. Говорят, что слепое пятно на сетчатке глаза расположено назальнее, чем фовеа (центр сетчатки). Что это значит?

1.9. Что бы мог означать термин «цефалический»? Какой термин был бы эквивалентен этому?

1.10. Какую часть сердца (рис. 8.7) можно было бы назвать вентральной?

1.11. Рассмотрите термины направлений «ипсилатеральный» и «контралатеральный». Один из них означает «расположенной на той же стороне тела», а другой — «на противоположной стороне». Что же означает каждый из терминов?

1.12. Термин направления «интермедиальный» означает «между». Интересно, что находится интермедиальнее бедра и голени?

1.13. Энцефалит означает воспаление чего-то, поскольку термин оканчивается на «-ит» (-itis). Что воспалилось?

1.14. Пресбиопия является возрастным заболеванием зрения (ухудшение аккомодации хрусталика у пожилых людей, глава 11). Аналогично, пресбиакузис означает ухудшение слуха у пожилых людей (глава 10). Какие части этих терминов обозначают пожилой возраст, зрение и слух?

1.15. Три крохотные кости в среднем ухе (молоточек, наковальня и стремечко) связаны между собой в наковальне-молоточковом и наковальне-стремечковом суставах. Объясните происхождение названий этих суставов.

1.16. Четырёхглавая мышца бедра прикреплена к коленной чашечке посредством четырехглавого сухожилия. Коленная чашечка соединена с большеберцовой костью соединительной тканью, которую иногда называют пателлярной связкой или пателлярным (надколенным) сухожилием. Объясните, почему оба термина имеют право на существование, и почему они не определяют свойства указанного соединения абсолютно безукоризненно.

1.17. Рассмотрите рисунок скелета кисти и схему ее суставов с одной или двумя степенями свободы (рис. 1.6).
(*а*) Сколько степеней свободы у кисти? (степени свободы кистевого сустава не рассматривайте).
(*б*) Нужно ли нам такое изобилие степеней свободы в кисти? Почему? (Имейте в виду, на этот вопрос нет заготовленного «правильного» ответа. Просто подумайте о том, на что способна кисть человека и попробуйте связать ваш ответ с понятием «степень свободы»).

1.18. Оцените величину угла каждого сустава кисти для каждой из указанных ниже функций [52]. В каждом суставе за 0° примем положение, которое показано для левой руки на рисунке 1.6, *б*. За положительные направления двух поворотов примем то, которое соответствует сжатию кисти в кулак, и направление поворота по часовой стрелке в плоскости страницы.
(*а*) подъем ведра (кисть становится крюком);
(*б*) захват сигареты (захват «ножницами»);
(*в*) подъем подноса (пальцы напоминают патрон электродрели с 5 кулачками);
(*г*) захват карандаша (патрон дрели с 3 кулачками);
(*д*) продергивание нитки в иголку (зажим с двумя параллельными кулачками);
(*е*) поворот ключа (зажим с двумя вертикальными кулачками);
(*ж*) захват молотка (кистевой захват);
(*з*) открывание крышки стеклянной банки (дисковый захват);
(*и*) захват мяча.

1.19. Выше мы утверждали, что семь СС для руки позволяют вывести кисть в заданную позицию и ориентацию многими способами. Напротив, для стопы

такое разнообразие невозможно, поскольку нога располагает только шестью СС. С помощью табл. 1.10 покажите, что последнее утверждение не вполне справедливо.

1.20. С помощью данных таблицы 1.3 покажите, что в координированных движениях глаз (табл. 1.4) участвуют мышцы, перечисленные как мышцы с основными функциями.

1.21. Рассмотрите идеализированную «ногу» длины L, составленную из верхнего и нижнего звена с длинами, соответственно, r_1 и r_2, так что $L = r_1 + r_2$. Считайте, что в «тазобедренном» и «коленном» суставах разрешены повороты в одной плоскости на любой угол (рис. 1.7).
(*а*) Какую площадь покрывает конец нижнего звена при $r_1 = r_2$?
(*б*) Какую площадь покрывает конец нижнего звена, если $r_1 > r_2$? Какую часть эта площадь составляет от результата (а)?
(*в*) То же, что (*б*), но $r_1 < r_2$.

1.22. Решите задачу 1.21 для трехмерного случая, определяя объем, покрываемый концом конечности при всех возможных поворотах в верхнем и нижнем суставах.

Стандартный человек

1.23. Качественно объясните различия в плотности тканей разных сегментов тела человека (табл. 1.7). Средние плотности крови, костей, мышц, жира и воздуха (в легких) даны в таблице 1.11.

Таблица 1.16. Альтернативные данные веса сегментов тела (в фунтах) [40, 48].

Сегмент тела	Вес
Голова	$0.028W_b + 6.354$
Туловище	$0.552W_b - 6.417$
Верхние конечности	$0.059W_b + 0.862$
Предплечья	$0.026W_b + 0.85$
Кисти	$0.009W_b + 0.53$
Бедра	$0.239W_b - 4.844$
Голени	$0.067W_b + 2.846$
Ступни	$0.016W_b + 1.826$

1.24. (*а*) С помощью таблицы 1.7 определите среднюю плотность тела.
(*б*) На основе полученной в варианте (*а*) величины определите средний объем тела человека массой 70 кг. Обратите внимание, что Ваши результаты несколько отличаются от примерной оценки объема тела, данной в таблице 1.11.

1.25. (*а*) Оцените диапазон изменения масс различных сегментов тела людей с массой 40–100 кг сначала с помощью таблицы 1.7, а затем с помощью таблицы 1.16 (эти оценки выполните для сегментов, перечисленных ниже в таблице 1.16).
(*б*) Объясните, почему в задаче (*а*) получились разные результаты.

1.26. (*а*) Покажите, что формула (1.3) преобразуется в следующую:

$$\rho \text{ (кг/л или г/см}^3) = 0.69 + 0.0297S \qquad (1.7)$$

если величины, входящие в весовой индекс $S = H / W_b^{1/3}$ вычисляются в дюймах и фунтах.
(*б*) Принимая весовой индекс $S = 12.64$, покажите, что средняя плотность тела взрослого человека ростом 5 футов 10 дюймов и весом 170 фунтов равна 1.065 г/см^3. Каков был бы ваш ответ, если ту же задачу решить в пудах и аршинах?
(*в*) Принимая весовой индекс $S = 0.418$, покажите, что средняя плотность тела взрослого человека ростом 1.78 м и массой 77.3 кг равна 1.066 г/см3.

1.27. Каков процент массы тела составляют жир, кожа, скелет, кровь, печень, мозг, легкие, сердце, почки и глаза?

1.28. С помощью таблицы 1.11 определите плотность крови, кожи, легких, воздуха в легких, жира, печени, волос, глаз и кровеносных сосудов.

1.29. При моделировании тепловых потерь (глава 6) человек рассматривается как цилиндр высотой 1.65 м и диаметром 0.234 м. Принимая плотность тела человека 1.1 г/см^3, определите массу модельного «человека» в килограммах и его вес в ньютонах.

1.30. (*а*) Найдите объем человека массой 70 кг и средней плотностью 1.1 г/см^3.
(*б*) Моделируя этого человека шаром, определите его радиус и диаметр.
(*в*) Считая рост человека 1.72 м, который моделируется в виде прямого цилиндра, найдите радиус и диаметр этого цилиндра.
(*г*) Теперь смоделируйте указанного выше человека в виде вертикального параллелепипеда с квадратным сечением. Найдите сторону квадрата этого сечения.

(*д*) Повторите расчет для случая прямоугольного сечения. Определите длинную и короткую сторону этого сечения при заданных отношениях длин 2:1, 3:1 и 4:1. (*е*) Для каждого из выше приведенных случаев посчитайте площадь поверхности и сравните ее с той, которая предсказывается формулой (1.2) для человека ростом 1.72 м. Какая из всех моделей данной задачи наилучшая?

1.31. Цилиндрическую модель человека (рис. 1.17) применяли для расчетов конвективного охлаждения. Определите объем, массу, площадь экспонированной (контактирующей с воздухом) поверхности, включая подошвы нижних конечностей. Считайте, что длина каждого пальца составляет 3.5 дюйма, а его диаметр — 0.875 дюймов. Плотность всех сегментов тела примите за 1.05 г/см^3.

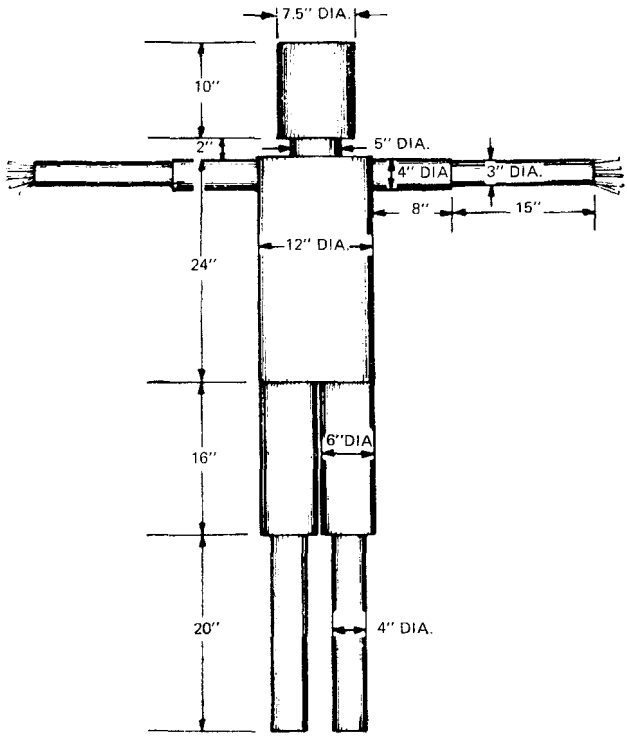


Рис. 1.17. Цилиндрическая модель человека, применяемая при расчетах конвективного охлаждения. Размеры указаны в дюймах [34, 51]

1.32. Насколько выше вес того человека, у которого до предела заполнен желудок, тонкий и толстый кишечники, а также прямая кишка по сравнению с человеком, у которого эти органы совершенно пустые? Считайте, что плотность

содержимого указанных внутренних органов составляет 1 г/см^3. Выразите ваш ответ в единицах массы (кг) и веса (Н). Используйте данные таблицы 7.4.

1.33. С помощью антропометрических данных определите среднюю площадь поперечного сечения и диаметр руки и ноги для человека массой 70 кг. Считайте, что в каждом случае поперечное сечение является кругом.

1.34. Сравните величину поверхностной площади стандартного человека (табл. 1.5) с величинами, получаемыми по формулам (1.1) и (1.2). Для расчетов используйте данные таблицы 1.13.

1.35. Сравните данные для площади поверхности тела женщины массой 50 кг и ростом 5 футов 5 дюймов, которые дают формулы (1.1) и (1.2). Используйте данные таблицы 1.13.

1.36. У взрослого человека средние доли площади поверхности различных частей тела составляют: 9% для головы, 9% для каждой руки, по 18% для вентральной и дорзальной частей туловища, 18% для каждой ноги и 1% для половых органов.
(*а*) Эти данные врачи используют при лечении пациентов с ожогами. В совокупности их называют «законом девяток». Почему?
(*б*) С помощью данных таблицы 1.13 определите среднюю площадь поверхности для каждой из указанных выше частей тела стандартного человека.

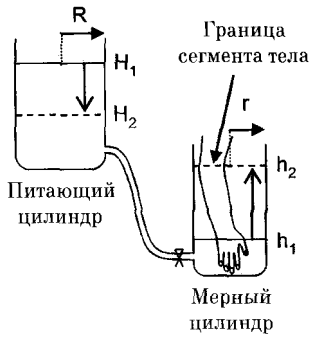


Рис. 1.18. К задаче 1.37: иммерсионный метод измерения объема различных сегментов тела человека. Начальный и конечный уровни воды показаны сплошными и пунктирными линиями, соответственно [48]

1.37. В измерительной системе, показанной на рисунке 1.18, сегмент тела погружают в мерный цилиндр, после чего открывают кран. Вода в мерном цилиндре прибывает до отметки «h_1» (начало сегмента). Соответственно, в питающем цилиндре вода опускается до отметки H_1. Кран временно закрывают, чтобы

прочитать указанные отметки, а потом снова открывают, чтобы вода в мерном цилиндре поднялась до конца сегмента тела (отметки «2» на обоих цилиндрах). Как определить объем сегмента по полученным данным?

1.38. (*а*) Рассчитайте Квателет-индекс (индекс массы тела) Q и весовой индекс S для человека с плотностью тела ρ, который моделируется кубом со стороной L.
(*б*) Как изменится результат, если массу человека оставить такой же, но смоделировать его в виде прямоугольного параллелепипеда высотой H, шириной $0.20H$ и глубиной $0.15H$?

1.39. (*а*) Человек массой M моделируется прямоугольным параллелепипедом с высотой H, шириной $0.25H$ и глубиной $0.25H$. Этот человек потерял вес, но сохранил плотность тела, в результате чего его ширина составила $0.20H$, а глубина — $0.15H$. Вычислите Квателет-индекс Q и весовой индекс S до и после потери веса.
(*б*) Считаете ли вы реалистичным сохранение плотности тела при потере веса? Если нет, то как изменится плотность в этом случае?

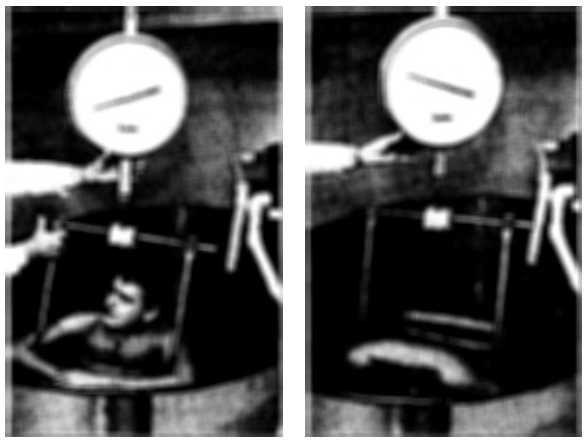


Рис. 1.19. К задаче 1.40. Определение доли жира в теле человека и плотности тела путем взвешивания человека в воде. (Фото сделано Clifton Boutelle, Bowling Green State University). См. также [41]

1.40. Существует метод определения процента жира в теле человека и плотность его тела с помощью подводного взвешивания (рис. 1.19). В таблице 1.17 приведены данные для двух мужчин одного роста и веса, но с разными результатами подводного взвешивания.
(*а*) Почему потребовалась отдельная строчка в таблице для скорректированного объема?

(*б*) Какие предположения сделаны по относительной плотности жира и по средней плотности остальных тканей тела?
(*в*) Является ли величина плотности нежировых тканей тела разумной? Приведите аргументы за и против.
(г) В таблице 1.17 применена формула Сири для определения процента жира в теле: жир (%) = 100(4.95/(плотность тела) – 4.50). Как изменятся данные этой таблицы для процента жира и его массы, если применить формулу Брозека: жир (%) = 100(4.57/(плотность тела) – 4.142). Кстати говоря, обе формулы могут завысить процент жира в теле.

Таблица 1.17. Данные по плотности тел и по содержанию жира для двух мужчин одинакового роста и веса, отличающихся «подводным» весу [62]. К задаче 1.40.

Параметр	Человек А	Человек Б
Рост (м)	1.88	1.88
Масса (кг)	93	93
Подводный вес (кГ)	5.00	3.50
Объем (л)	88.0	89.5
$\text{Объем}_{\text{корр}}$ [а] (л)	86.5	88.0
Плотность тела[б] ($г/см^3$)	1.075	1.057
Процент жира (%)	10.4	18.4
Масса жира (кг)	9.7	17.1
Масса нежировых тканей (кг)	83.3	75.9

[а] Объем скорректирован с учетом плотности воды, объема кишечных газов и остаточного объема легких.
[б] Плотность тела определяли по корректированному объему. Процент жира вычисляли по формуле: жир (%) = 100(4.95/(плотность тела) – 4.50).

1.41. Объясните, почему в задаче 1.40 вы можете либо измерить вес воды, вытесненной телом, или вес тела, когда оно полностью погружено в воду [41]

1.42. С помощью установки, показанной на рисунке 1.20, *а* можно определить положение центра масс тела человека. Для этой установки известно положение центра масс балансира x_1 (доска, на которой лежит человек) и его вес w_1. Кроме того, известен вес человека w_2. Положение центра масс человека относительно оси балансира обозначим x_2 (неизвестная величина). Расстояние от оси до силомера (весов) равно x_3. Учитывая, что центр масс человека расположен левее оси балансира, его левый конец давит на весы с силой S. Покажите, что

$$x_2 = \frac{Sx_3 - w_1x_1}{w_2}. \qquad (1.8)$$

1.43. Можно определить вес голени (w_4) с помощью того же балансира, что показан на рисунке 1.20, *б*. Центр масс голени смещается из положения x_4 в положение x_5 относительно оси балансира, если голень переводится из горизонтального положения в вертикальное. При этом показание весов изменяется от S до S'. Покажите, что

$$w_4 = \frac{(S' - S)x_3}{(x_4 - x_5)}. \tag{1.9}$$

Положение центра масс голени относительно тазобедренного сустава считается известным.

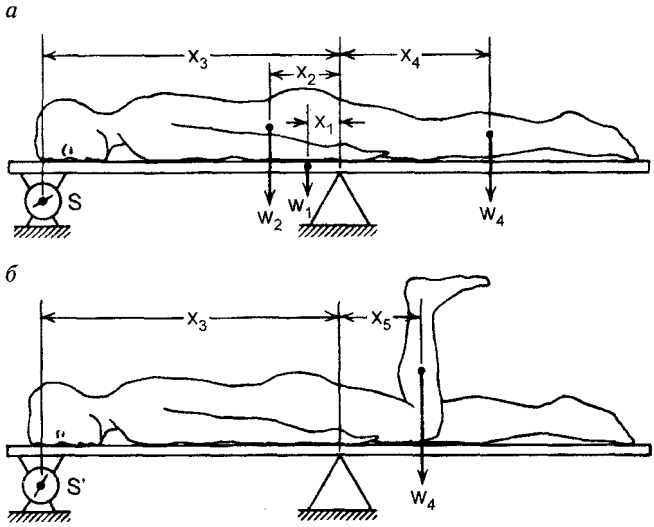


Рис. 1.20. Определение центра масс всего тела человека (*а*) и его дистального сегмента (*б*) [63]. К задачам 1.42 и 1.43

1.44. (*а*) Определите, к какому весу должны стремиться оба мужчины в задаче 1.40 (табл. 1.17), чтобы содержание жира в их телах составило 10%? В расчетах используйте данные по массе их нежировых тканей.
(*б*) Насколько каждый из этих мужчин должен сбросить свой вес?

1.45. Нормализованные расстояния от центра масс сегмента тела до его концов (табл. 1.8) всегда дают в сумме ровно 1. Является ли этот факт случайным, тривиальным, или многозначащим? А почему?

Аллометрия и масштабирование

1.46. Определите характеристики человека массой 70 кг для каждой строчки таблицы 1.13. Как полученные числа соотносятся с данными, приведенными в таблицах 1.5 и 1.11?

1.47. Выведите аллометрические формулы для процента массы (от общей массы тела) для мозга, сердца, мышц и скелета млекопитающих, подобных человеку.

1.48. Сравните расчетную величину содержания жира у стандартного человека, получаемую с помощью Квателет-индекса, с величиной, приведенной в таблице 1.11.

1.49. Сравните процентное содержание жира в следующих случаях:
(*а*) у мужчин и женщин ростом 5 футов и 6 дюймов, которые весят 140 фунтов.
(*б*) у мужчин ростом 6 футов 2 дюйма и 5 футов 8 дюймов с одинаковым весом 190 фунтов.

1.50. Для человека массой 70 кг, который прожил 70 лет, определите следующие величины, накопленные за всю жизнь:
(*а*) число ударов сердца
(*б*) число циклов дыхания
(*в*) потребленная энергия
(*г*) энергия, потребленная единицей массы.

1.51. Есть ли какой-то сокровенный смысл в том, что отношение объемных скоростей потоков в кровеносной и дыхательной системах одинаково у самых разных млекопитающих? В чем тут дело?

1.52. С помощью таблицы 1.14 определите аллометрические параметры для отношения частоты дыхания и пульса (обе величины измеряйте в Гц).

1.53. С помощью таблицы 1.14 определите аллометрические параметры для отношения дыхательного объема и ударного объема сердца.

1.54. С помощью рисунка 1.21 ответьте на вопрос о том, можно ли одинаковые аллометрические формулы, основанные только на весе тела, применять для одного и того же вида животных от рождения до взрослого состояния?

1.55. (*а*) Длина руки масштабируется с ростом человека, причем показатель степени в аллометрической формуле равен 1.0 для людей, старше 9 месяцев

и 1.2 для детей младше этого возраста. У 9-месячного мальчика средний рост 61 см, а длина руки 23 см. В более раннем возрасте (0.42 года) рост мальчика был всего 30 см, зато в возрасте 25 лет он вырос до 190 см. Какова была длина его руки в каждом упомянутом возрасте? Для оценки примените формулы, которые скорректированы и нескорректированы по возрасту.
(*б*) Является ли задача (*а*) аллометрической или изометрической?

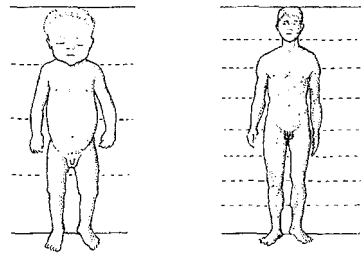


Рис. 1.21. Изменение формы тела при развитии человека от рождения до взрослого состояния: *а* — ребенок при рождении (рост 0.5 м); *б* — взрослый человек (рост 1.8 м) [54]. К задаче 1.54.

1.56. Принципы масштабирования можно применить для понимания некоторых общих тенденций.
(*а*) Пусть линейный размер тела равен L. Покажите, что площадь его поверхности пропорциональна L^2, объем пропорционален L^3, а отношение поверхности к объему пропорционально $1/L$. При рассуждениях примите, что тело имеет форму шара диаметром L (один случай) и куба со стороной L (другой случай).
(*б*) Животное теряет тепло на поверхности тела, так что скорость тепловых потерь зависит от площади поверхности тела. В то же время, скорость метаболизма (теплопродукции) пропорциональна объему тела животного. В холодном климате потери тепла могут быть фатальны. Чтобы облегчить тепловой режим на холодном севере, каким должно быть (с точки зрения теории масштабирования) животное — маленьким или большим?
(*в*) Клетка получает питательные вещества и кислород через поверхностную мембрану, а потребляет их во всем своем объеме. Что скажет нам теория масштабирования по поводу того, как ограниченное снабжение кислородом и питательными веществами повлияет на пределы размера клеток? Должен ли этот предел быть снизу или сверху?

1.57. Сила, выдерживаемая костями, зависит от площади их поперечного сечения (глава 4). Мы видели, что это свойство предполагает, что диаметр длинных костей масштабируется с их длиной.
(*а*) Считая, что прочность костей у всех животных одинакова, предполагает ли указанное масштабирование, что у меньших животных ноги более тонкие или более толстые?
(*б*) Предполагают ли подобные «статические» рассуждения, что животные не должны быть слишком большими или слишком малыми?

1.58. (*а*) Работа, которую должно совершать животное размером L, чтобы передвигать себя на такое же расстояние L, требует силы, которая пропорциональна весу животного. Покажите, что эта работа пропорциональна L^4.
(*б*) Указанная выше сила развивается мышцами, а работа мышц равна произведению этой сила на длину их сокращения. Эта длина масштабируется с длиной мышц, которая, в свою очередь, масштабируется с размером животного L. В главе 5 мы увидим, что сила, развиваемая мышцей, пропорциональна площади ее поперечного сечения. Считая, что поперечный размер мышцы масштабируется как L, покажите, что максимальная работа мышц масштабируется как L^3.
(*в*) Как должны изменяться поперечные размеры мышц, чтобы работа мышц масштабировалась в соответствии с потребностями движения?
(*г*) Влияют ли «динамические» аргументы задачи (*в*) на ограничения в размере животных по максимуму и по минимуму [47]?

ГЛАВА 2 СТАТИКА ТЕЛА

Изучение баланса сил, действующих на объект в покое, называется «статикой». Однако статические методы можно применять и для изучения движений, если эти движения медленные. При таком подходе движения рассматривают как последовательность статических положений — то есть, таким образом, как если бы движения отсутствовали вовсе. Это метод исследования равновесия и устойчивости называется «квазистатикой». После рассмотрения условий статического равновесия в трёх измерениях, мы проанализируем полезные двумерные упрощения, примеры которых зачастую можно рассматривать как один из трех видов рычагов. Далее мы будем применять эти равновесные условия к руке, бедру и к нижней части позвоночника. Статику относят к одной из важнейших областей биомеханики [75, 82, 86, 94].

2.1. ОБЗОР СИЛ, МОМЕНТОВ ВРАЩЕНИЯ И РАВНОВЕСИЯ

Каждая сила может быть разложена на компоненты по направлениям *x, y* и *z*. Эти компоненты обозначают (F_x, F_y, F_z). В статических условиях суммарная сила F, действующая по каждому направлению, равна нулю:

$$\sum F_x = 0\,,\ \sum F_y = 0\,,\ \sum F_z = 0\,. \tag{2.1}$$

При выполнении этих условий скорость движения центра масс объекта в каждом направлении является постоянной величиной, которая зависит от системы отсчета и обычно принимается за нуль. Баланс сил может соблюдаться как для всего тела, так и для любых его частей.

Подобным образом, каждый момент вращения τ может быть разложен на свои компоненты по направлениям *x, y* и *z* (τ_x, τ_y, τ_z). В статических условиях суммарный момент вращения τ, разложенный по осям *x, y* и *z*, также равно нулю:

$$\sum \tau_x = 0\,,\ \sum \tau_y = 0\,,\ \sum \tau_z = 0\,. \tag{2.2}$$

Баланс моментов может соблюдаться как для всего тела, так и для любой его части. При соблюдении условий (2.2) угловая скорость вращения объекта вокруг каждой оси постоянна. В нашей книге мы будем считать ее нулевой.

Что такое момент вращения? Если сила ведет к изменению линейной скорости тела вдоль направления действия силы, то момент вращения вызывает изменение угловой скорости (скорости вращения) вокруг соответствующей оси. На рисунке 2.1, *б* показано, что сила **F** с абсолютной величиной F приложена в положительном направлении вдоль оси y на расстоянии $+r$ от оси z, что приводит к моменту вращения вокруг этой оси, равному $\tau_z = rF$. Этот момент вызывает ускоряющийся поворот тела в направлении против часовой стрелки, сопровождающийся увеличением угла θ. Такой момент считается положительным при вращении вокруг оси z. Отрицательный вращательный момент можно получить, направив силу в направлении отрицательного луча оси y. Такой момент вызовет ускоряющийся поворот по часовой стрелке, который будет уменьшать величину угла θ (напомним, что угол является алгебраической величиной со знаком).

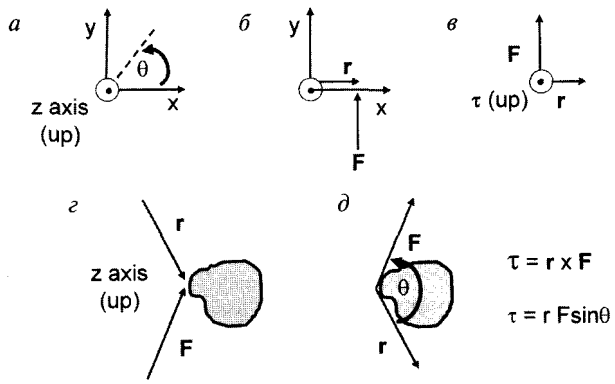


Рис. 2.1. Вращающие моменты и соответствующие оси

В общем случае (рис. 2.1, *д*) момент вращения τ определяется как векторное произведение вектора расстояния от начала координат до точки приложения силы **r** (радиус-вектор) и вектора этой силы **F**

$$\tau = \mathbf{r} \times \mathbf{F}. \tag{2.3}$$

(Если Вы не знакомы с этим понятием, не беда — мы будем использовать только проекцию этого вектора на ось z).

Поскольку векторы можно произвольно переносить параллельно самим себе, то рассуждения упростятся, если мы переместим векторы **r** и **F** так, как нарисовано на рис. 2.1, *б*, *г*, причем они должны начинаться в точке приложении

силы (рис. 2.1, *в*, *д*, соответственно). Мы будем называть угол между вектором **r** и вектором **F** углом θ. Момент вращения τ_z направлен вверх по оси z. Его значение равно:

$$\tau_z = rF \sin\theta. \tag{2.4}$$

Здесь *r* является длиной (модулем) радиус-вектора **r** (расстояние от оси до точки приложения силы), а *F* – модулем вектора **F**. В диапазоне $0^o < \theta < 180^o$ (или $0 < \theta < \pi$ в радианах), $\sin\theta$ положителен, так что момент вращения тоже положителен (рис. 2.2, *а*). Напротив, в диапазоне $180^o < \theta < 360^o$ ($\pi < \theta < 2\pi$ в радианах) значение $\sin\theta$ отрицательно, так что момент вращения тоже отрицателен (рис. 2.2, *б*). Если $\theta = 90^0$ ($= \pi/2$), то $\sin\theta = 1$, так что момент вращения равен *rF*, как мы уже видели выше. Если векторы **r** и **F** параллельны ($\theta = 0$) или антипараллельны ($\theta = 180^o = \pi$), то момент вращения равен нулю.

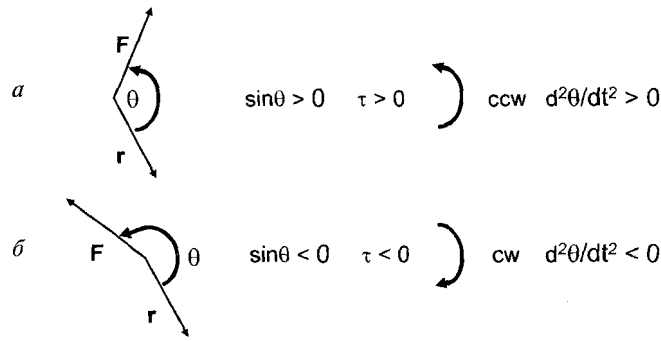


Рис. 2.2. Направления моментов вращения для положительных (*а*) и отрицательных (*б*) величин этих моментов

Понятно, что только тот компонент вектора **r**, который перпендикулярен силе **F** (назовем его *r'*) вносит вклад во вращающий момент и в результирующее ускорение вращения. Как показано на рис. 2.3, $\tau_z = r'F$. Аналогичным образом, только тот компонент силы **F**, который перпендикулярен вектору **r** (т. е. *F'*), вносит вклад во вращающий момент, так что $\tau_z = r F'$. Как мы увидим далее, в некоторых задачах известны только нормальные (перпендикулярные) компоненты силы **F** или радиус-вектора **r** точки приложения этой силы. В этих случаях момент вращения можно определить, даже не зная угол между обоими векторами. Соответственно,

$$\tau_z = rF \sin\theta = r'F = r F'. \tag{2.5}$$

Это справедливо для любой оси. Ось вращения можно выбрать наилучшим образом для конкретной задачи, чтобы упростить ее решение.

При линейном движении сила приводит к ускорению $\mathbf{a} = d^2\mathbf{r}/dt^2$, изменяя скорость $\mathbf{v}=d\mathbf{r}/dt$ или количество движения (импульс) $\mathbf{p} = m\mathbf{v}/dt$ в соответствии со вторым законом Ньютона:

$$\mathbf{F} = m\mathbf{a} = m\frac{d\mathbf{v}}{dt} = \frac{dp}{dt}. \tag{2.6}$$

Здесь m является массой физического тела. Аналогичное уравнение существует и для момента вращения, который вызывает похожие изменения угла θ, угловой скорости $\Omega = d\theta/dt$ и момента количества движения (момента импульса) L:

$$\tau = I\frac{d\Omega}{dt} = \frac{dL}{dt}. \tag{2.7}$$

Здесь I является моментом инерции физического тела, а $L = I\Omega$ — момент количества движения. В покое сумма сил и моментов вращения равна нулю, поэтому правая часть (2.7) равна нулю.

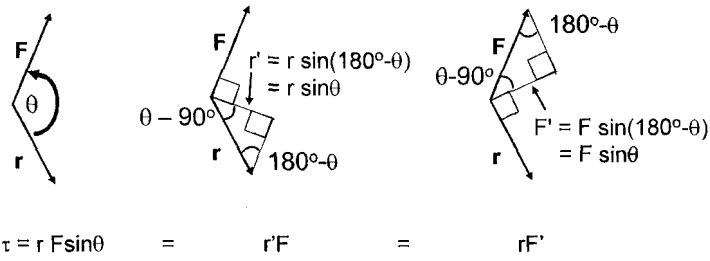


Рис. 2.3. Расчет момента вращения с помощью нормальных компонентов радиус-вектора и силы

Заметим, что термин «момент вращения» определяют как произведение силы на расстояние. Точно так же определяют термин «момент силы», когда исследуют не вращение (главы 2 и 3), а деформацию объекта (глава 4). В любом комбинированном термине слово «момент» означает умножение на расстояние. Далее мы встретим термин «момент количества движения», что означает произведение количества движения (mv) на расстояние (r).

2.2. СТАТИКА: ДВИЖЕНИЕ В ОДНОЙ ПЛОСКОСТИ И РЫЧАГИ

Многие задачи биофизики движений сводятся к движению в одной плоскости — например, в плоскости xy. Для этой плоскости координата z является константой. Например, движение коленей и локтей происходит в одной плоскости. Некоторые более сложные вопросы, включая движение ноги вокруг тазобедренного сустава, можно свести к комбинации плоских движений. Для плоского движения шесть уравнений в (2.1) и (2.2) редуцируются до трех:

$$\sum F_x = 0, \quad \sum F_y = 0, \quad \sum \tau_z = 0. \tag{2.8}$$

(Здесь мы придерживаемся декартовой системы координат *xyz*, поскольку её удобно использовать для решения двумерных задач, хотя эта система отличается от других координатных систем человеческого тела, которые мы рассмотрели ранее на рис. 1.1.).

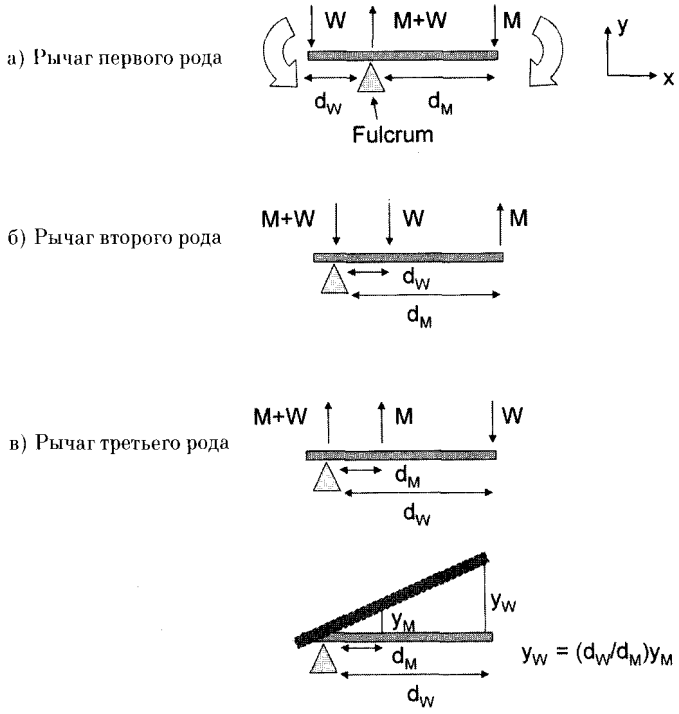


Рис. 2.4. Три типа рычагов: рычаг первого рода (*а*); рычаг второго рода (*б*) и рычаг третьего рода (*в*). На (*в*) показано значительное увеличение смещения точки приложения веса по сравнению со смещением точки приложения силы при изменении длины мышцы

Такого рода задачи могут быть классифицированы как задачи на рычаги трёх типов (рис. 2.4). В нашем теле легко найти примеры таких рычагов. Задачи на равновесие частей тела можно сформулировать как задачу о том, каким образом вес (*W*) и сила *M*, развиваемая мышцами, действуют на некоторый объект (например, на покоящуюся кость, прикрепленную к точке опоры, то есть к суставу). Сила веса может включать в себя и внешнюю нагрузку. Точки приложения действия веса d_W и мышц d_M смещены на некоторое расстояние от сустава. Для рычага каждого типа общий момент вращения равен нулю, когда

$$Md_M = Wd_W. \tag{2.9}$$

Поэтому

$$M = \frac{dw}{dm}W . \tag{2.10}$$

Относительные направления силы и относительные расстояния точек приложения веса и мышечных сил от сустава индивидуальны для каждого типа рычагов.

Для рычагов первого рода вес и силы мышц приложены с противоположных сторон от точки опоры и действуют в одном направлении (рис. 2.4, *а*). Это наименее распространенный тип рычага в нашем теле. На изображенной системе координат *xy* видно, что нет сил, действующих в направлении *x*. Из этого следует, что первое уравнение в (2.8) выполняется автоматически.

Поскольку вес и сила мышца действуют в одном направлении (вниз), то баланс сил в направлении оси *y* требует, чтобы опора обеспечивала силу реакции $W + M$, направленную вертикально вверх. Уравнение баланса моментов вращения относительно оси *z* требует выбора положения этой оси. Можно выбрать любую ось, нормальную к плоскости *xy*. Для простоты последующих вычислений выбираем ось, проходящую через точку опоры. Приложенный вес вызывает положительный момент вращения Wd_W, а сила мышцы — отрицательный момент вращения ($-Md_M$). Знаки моментов вращения соответствуют вышеприведенным соглашениям. Сила опоры в точке вращения не даёт крутящего момента в направлении оси z, потому что расстояние от точки опоры до этой оси равно нулю (вот оно, упрощение из-за правильного выбора оси *z*!). Итак,

$$\sum \tau_z = Wd_W - Md_M = 0. \tag{2.11}$$

Из этого уравнения вытекает уравнение (2.9), которое сообщает, насколько должна быть велика мышечная сила, чтобы удержать тело в равновесии. Если мышца не сможет развить такую силу, то равновесия не будет. (Пример: свинцовый шар слишком тяжёл, чтобы его удерживать). Если мышца развивает усилие больше, чем эта сила, то равновесия также не будет. Иначе говоря, при отсутствии баланса сил возникнет движение. (Пример: бросок бейсбольного мяча, который мы подробно рассмотрим ниже). В этих двух случаях сумма $\sum \tau_z$ в уравнении (2.11) не равна нулю.

Может показаться, что мы схитрили, выбрав ось *z*, которая прошла через точку опоры. Зависит ли результат от положения вертикальной оси? Оказывается, что нет. Для проверки этого утверждения выберем ось где-нибудь вдоль кости на расстоянии *x* правее точки приложения веса (рис. 2.5). Моменты вращения, которые создают вес, точка опоры (теперь и она создает момент вращения!) и мышца равны Wx, $(W + M)(d_W - x)$ и $-M(d_W + d_M - x) = 0$, соответственно. Баланс моментов требует, чтобы

$$\sum \tau_z = Wx + (W + M)(d_W - x) - M(d_W + d_M - x) = 0, \qquad (2.12)$$

что тождественно уравнению (2.11).

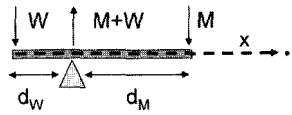


Рис. 2.5. Вариант расчета баланса моментов вращения с произвольным выбором оси z. Теперь для рассматриваемого рычага первого рода эта ось проходит правее точки приложения веса (W) на расстоянии x. Теоретическая механика разрешает смещать эту ось в любом направлении — влево или вправо, выше или ниже рычага.

Примером рычага первого рода являются детские качели. Другим примером подобного рычага является наша голова, которая опирается на вершину позвоночника. При равновесии вес головы сбалансирован силой мышц, также направленной вниз (рис. 2.6, *а*). Еще один пример – локтевая кость. Пусть на кисть действует сила, направленная вверх (рис. 2.6, *б*). Эту силу может уравновесить сила трицепса плеча. При этом ось вращения проходит через локтевой сустав.

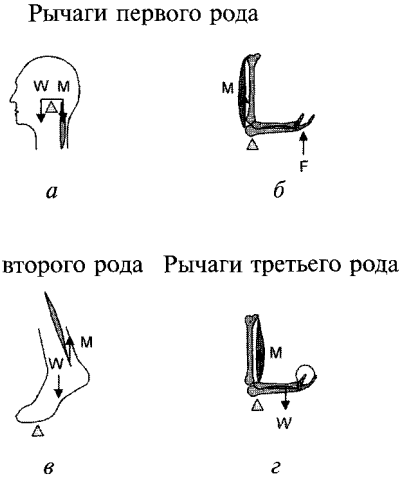


Рис. 2.6. Примеры рычагов первого (*а*, *б*), второго (*в*) и третьего (*г*) родов для человека.

Трицепсы могут уравновешивать руку с грузом, даже если рука направлена вверх. С учетом $d_M << d_W$, сила, которую необходимо развивать бицепсам, намного превосходит те силы, которые приложены к кисти или к предплечью.

В рычагах второго рода мышечное усилие и вес действуют по одну сторону от точки опоры. При этом вес приложен ближе к точке опоры, чем сила мышцы. Соответственно, $M < W$ (рис. 2.4, *б*). Этот тип рычага является вторым по распространенности в теле. Одним из примеров работы такого рычага является стояние «на цыпочках» (рис. 2.6, *в*). Поворот стопы вокруг основания пальцев (точка опоры и ось вращения), вызванный весом стопы, будет уравновешен мышечной силой, передающейся через Ахиллово сухожилие (рис. 2.6, *в*). Другой пример – отжимание руками от пола с помощью трицепсов.

У рычагов третьего рода точки приложения мышц и веса снова лежат по одну сторону от оси вращения, однако теперь точка приложения мышцы расположена ближе к оси, чем вес (рис. 2.4, *в*). На этом рисунке показан типичный пример такого рычага. Поскольку во многих случаях $d_M << d_W$, видно, что $M = (d_W/d_M)\ W >> W$. Такое расположение означает, что мышца должна развивать очень большую силу, поскольку слишком велико «механическое усиление» рычага d_W/d_M. На первый взгляд, такое «разбазаривание» силы мышцы весьма невыгодно. Однако, проигрывая в силе, мы должны выиграть в перемещении. Как видно на рис. 2.4, *в*, если кость поворачивается на данный угол, вызывая вертикальное смещение y_M у точки прикрепления мышцы, то рычаг «усиливает» величину перемещения точки приложения веса в количество раз, определяемое отношением d_W/d_M. Как мы увидим в главе 5, мышцы способны сокращаться только на малую часть своей длины, которая для многих мышц составляет всего лишь несколько сантиметров. При длине бицепса около 25 см, длина его сокращения составляет всего-навсего 7–8 см. Однако при наличии «усиления перемещения» груз можно переместить гораздо дальше. Одним из примеров работы рычага третьего рода является уравновешивание предплечья бицепсом, прикрепленным к лучевой кости (рис. 2.6, *г*). Другим примером является удержание груза на вытянутой руке.

2.3. СТАТИКА ДЛЯ ЧАСТЕЙ ТЕЛА

Мы будем изучать силы, действующие на плоскости в состоянии равновесия предплечья, бедра и спины. При анализе равновесия предплечья мы будем последовательно выбирать более сложные и реалистические модели. Мы увидим, что силы, действующие на бедро и спину, оказываются значительно большими, чем можно было бы ожидать. Нам станет понятнее, почему у людей часто возникают проблемы именно с этими частями тела – проблемы, которые могут приводить к смещениям бедра и к болям в спине на всю жизнь. Наш подход к решению этих проблем и соответствующих математических задач будет одним и тем же. Все силы мы рассмотрим так, как если бы они действовали в одной плоскости по направлениям x и y, создавая момент вращения вокруг оси z. Примеры рассмотрения подобных задач даны в работах [65] и [86].

2.3.1. Предплечье

В этом разделе мы изучим равновесие предплечья при сокращении бицепса, прикрепленного к самой длинной кости предплечья – лучевой. На этом примере мы продолжим обсуждение работы рычагов третьего рода. Все кости, имеющие отношение к данному вопросу, показаны на рис. 2.7 и 2.8. В состоянии равновесия бицепс развивает силу, противодействующую потенциальному повороту в локтевом суставе, который мог бы быть вызван грузом, удерживаемым кистью (рис. 2.9, *а*). Мы будем изучать этот пример на разных моделях с помощью данных, полученных из антропометрических измерений и приведенных на рис. 1.15 и в табл. 1.6 и 1.7. Длины предплечья и кисти составляют $0.146H$ и $0.108H$, соответственно, где H обозначает рост человека. Таким образом, груз в кисти (мяч) находится на расстоянии $(0.146 + 0.108/2)\ H = 0.2H$ от точки опоры (мяч лежит на середине кисти руки).

Модель 1

Бицепс плеча прикреплен к лучевой кости на расстоянии примерно 4 см от оси вращения. Груз весом W_W удерживается в руке с расстоянием $d_W = 36$ см от этой оси. (При росте человека $H = 180$ см получаем $0.2H = 36$ см). Отсюда получаем $M = (d_W/d_M)\ W_W = (36\text{ см}/4\text{ см})\ W_W = 9W_W$. Поэтому, для удержания веса 100 Н (около 10 кГ) мышца должна развивать силу 900 Н (90 кГ). Здесь приведены цифры в системе СИ (рис. 2.9, *б*).

В этом примере мы сделали определенные скрытые предположения и приближения. Строгое рассуждение требует их явного задания. Только после этого можно надеяться изменить модель и сделать ее более реалистичной. В вышеприведенных рассуждениях мы приняли, что предплечье и плечо развернуты на 90^0 друг к другу. Мы также пренебрегли массой предплечья.

Модель 2

Теперь мы улучшим модель, включая вес предплечья W_F (Рис. 2.9, *в*). Он равен примерно $0.022W_b$ (здесь W_b – вес тела, табл. 1.7). Для веса в 70 кГ (700 Н) вес предплечья составит примерно 15 Н. Мы можем учесть влияние веса всего предплечья так, как если бы он оказывал своё действие в своем центре масс, который приблизительно находится в геометрическом центре предплечья на расстоянии $d_F = 0.146H/2 = 13$ см от оси вращения. Соответственно, получаем:

$$\sum \tau_z = Md_M - Wd_W - W_F d_F = 0 \tag{2.13}$$

$$Md_M = W_W d_W + W_F d_F \tag{2.14}$$

$$M = \frac{d_W}{d_M} W_W + \frac{d_F}{d_M} W_F \tag{2.15}$$

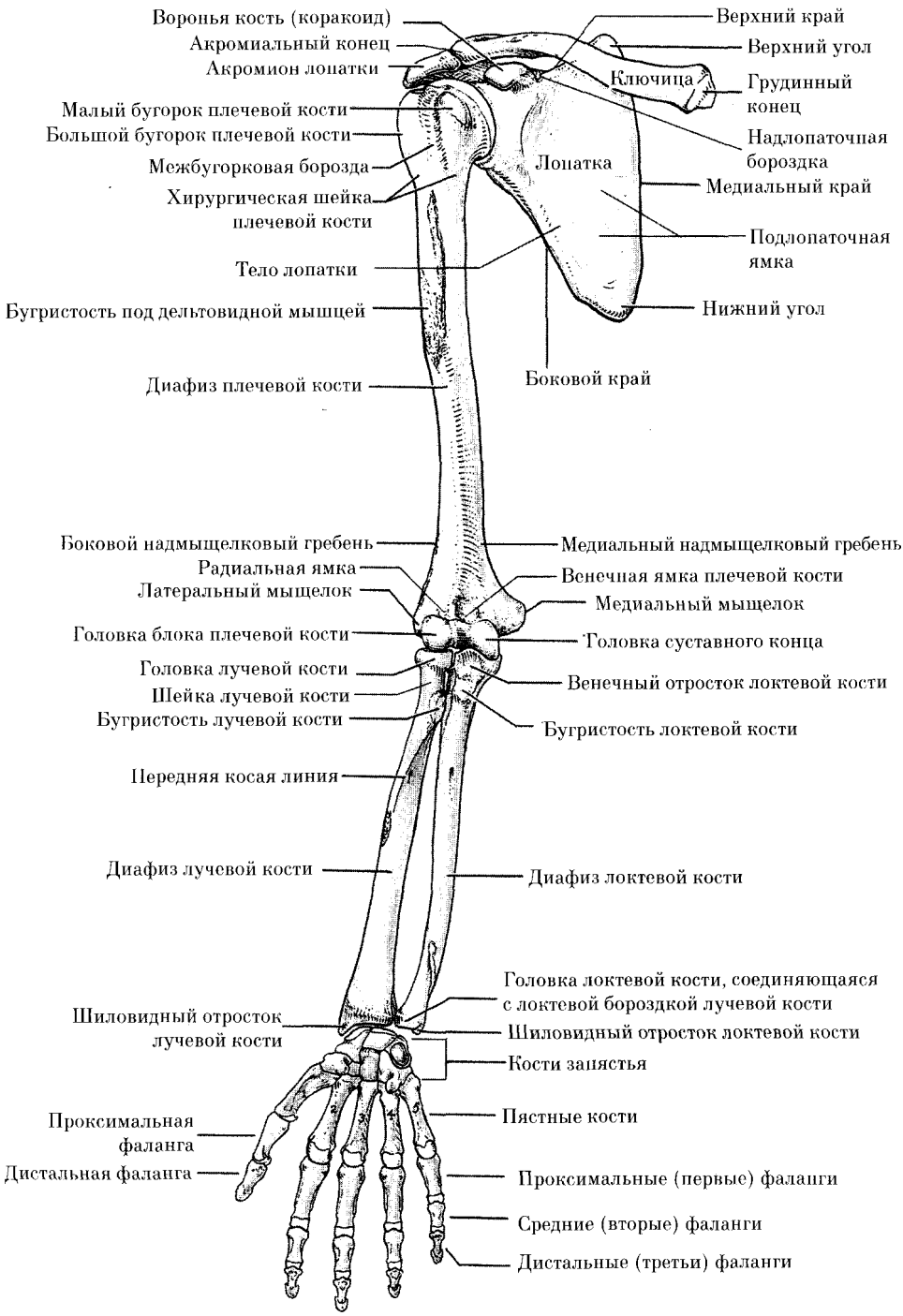


Рис. 2.7. Кости руки, вид спереди [78].

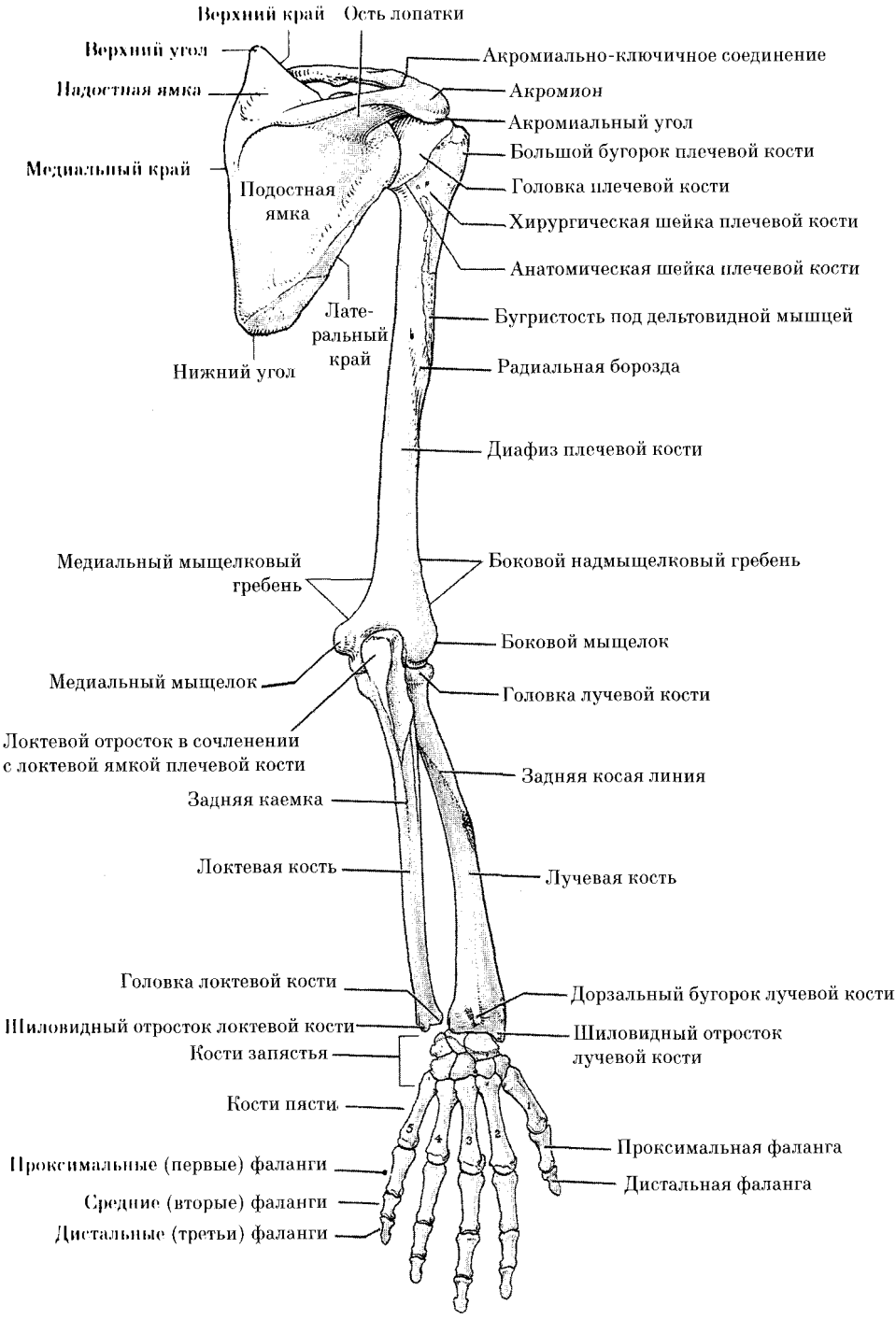


Рис. 2.8. Кости руки, вид сзади [78]

Поскольку d_F / d_M =13 см / 4 см, то $M = 9W_W + 3.25W_F$, так что мышечная сила, необходимая для равновесия, увеличилась до 900 Н + 3.25(15 Н) = = 950 Н.

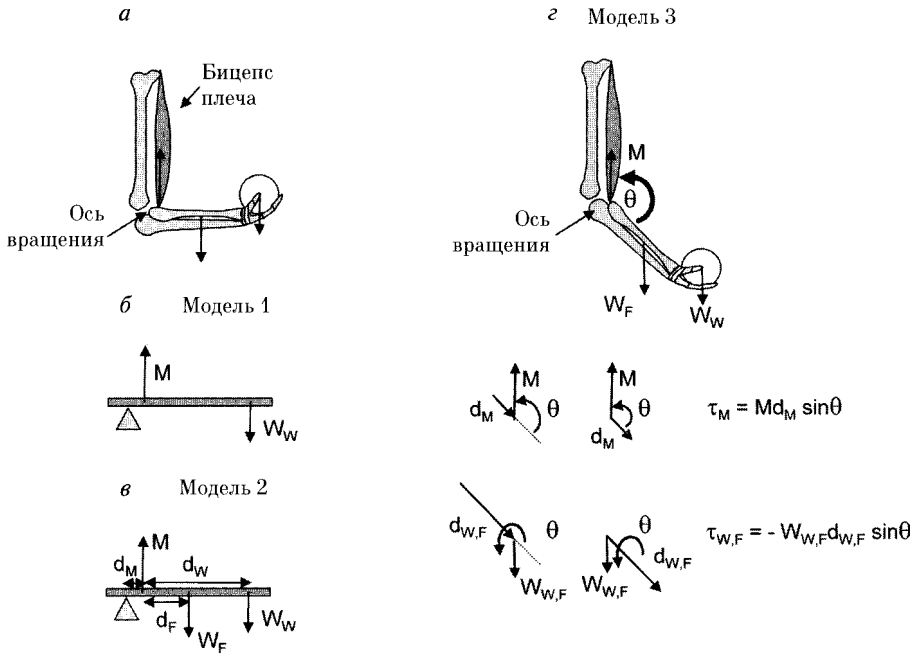


Рис. 2.9. Удержание груза рукой, показывающее работу бицепсов плеча (*а*). Силы, участвующие в поддержании равновесия в моделях 1–3 (*б–г*)

Модель 3

Как изменятся наши расчеты, если мы не будем предполагать, что угол между плечом и предплечьем равен 90°? Давайте держать плечо вертикально, а предплечье будет составлять с плечом угол θ, который может превышать 90° (табл. 1.10). Как и раньше, сила мышцы направлена вертикально вверх, а силы веса предплечья и веса шара – вертикально вниз. Из рисунка 2.9, *г* видно, что момент вращения, вызываемый каждой из этих сил, умножается на *sin*θ. Соответственно,

$$\sum \tau_z = Md_M \sin\theta - W_W d_W \sin\theta - W_F d_F \sin\theta = 0. \qquad (2.16)$$

В результате мы получим прежнее уравнение (2.14):

$$Md_M = W_W d_W + W_F d_F. \qquad (2.17)$$

По правде говоря, в этом рассуждении мы также не избежали скрытых предположений, смысл которых мы обсудим позже.

Действительно, мы сделали дополнительные допущения в этом примере, которые мы позднее пересмотрим. Дело в том, что расстояние от оси вращения до точки приложения силы бицепса на лучевую кость изменяется с углом θ (подробности будут даны при обсуждении рис. 3.42). Значит, наш вывод о том, что мышечная сила M, необходимая для достижения равновесия, одинакова для всех углов, не является строгим. Уравнение (2.16) действительно даёт силу, необходимую для поддержания равновесия. Как мы увидим в главе 5, мышца могут развивать силу вплоть до определенного максимума. Если бицепс сможет развить силу M, удовлетворяющую уравнению (2.17), то равновесие установится, а если нет, то и равновесия не будет. Максимальная сила, которую может развить мышца, зависит от ее длины, которая, в свою очередь, зависит от угла θ (рис. 2.9). Таким образом, требуемую по уравнению (2.17) силу М можно развить при некоторых углах (она оказывается максимальной при углах, близких к 90^0), но не при слишком больших углах.

Модель 4

Бицепс не является единственной мышцей, сгибающей руку в локте. Что произойдёт, если мы также включим в нашу модель и другие мышцы, вносящие вклад в этот процесс? Рис. 2.10 показывает, что бицепс, плечевая и плечелучевая мышцы участвуют в сгибании руки. Допустим, что $\theta = 90^o$ (вряд ли это предположение справедливо для каждой мышцы). Теперь вместо уравнения (2.13) получим следующее:

$$\sum \tau_z = M_1 d_{M1} + M_2 d_{M2} + M_3 d_{M3} - W_W d_W - W_F d_F = 0 \qquad (2.18)$$

или

$$M_1 d_{M1} + M_2 d_{M2} + M_3 d_{M3} = W_W d_W + W_F d_F. \qquad (2.19)$$

Здесь M_1, M_2 и M_3 обозначают силы, развиваемые тремя мышцами M_i соответственно. Если физиологические поперечники мышц (ФП) равны A_1, A_2 и A_3 соответственно, причем сила каждой из мышц пропорциональна ее ФП (это более или менее верно), тогда $M_i = kA_i$, где $i = 1,2,3$. (Далее мы увидим, что k достигает максимума около 40 Н/см^2).

Таким образом,

$$kA_1 d_{M1} + kA_2 d_{M2} + kA_3 d_{M3} = W_W d_W + W_F d_F, \qquad (2.20)$$

$$k = \frac{W_W d_W + W_F d_F}{A_1 d_{M1} + A_2 d_{M2} + A_3 d_{M3}}, \qquad (2.21)$$

$$M_1 = kA_1 = A_1 \frac{W_W d_W + W_F d_F}{A_1 d_{M1} + A_2 d_{M2} + A_3 d_{M3}}, \qquad (2.22)$$

$$M_2 = kA_2 = A_2 \frac{W_W d_W + W_F d_F}{A_1 d_{M1} + A_2 d_{M2} + A_3 d_{M3}}, \qquad (2.23)$$

$$M_3 = kA_3 = A_3 \frac{W_W d_W + W_F d_F}{A_1 d_{M1} + A_2 d_{M2} + A_3 d_{M3}}. \qquad (2.24)$$

Таблица 2.1. Данные для трёх мышц локтя, участвующих в его сгибании [76, 95].

Мышца	Плечо силы d_i (см)	Физиологический поперечник ФП ($см^2$)
Бицепс (мышца 1)	4.6	4.6
Плечевая (мышца 2)	3.4	7.0
Плечелучевая (мышца 3)	7.5	1.5

Используя данные из табл. 2.1, мы получим $M_1 = 262$ Н (для бицепса), $M_2 = 399$ Н (для плечевой мышцы) и $M_3 = 85$ Н (для плечелучевой мышцы). Эти цифры полезно сравнить с величиной $M_1 = 696$ Н, которую мы получили бы в модели 2 (с одним бицепсом), используя $d_1 = 4.6$ см (вместо 4 см, использованных до этого, что дало нам силу 800 Н). Общая мышечная сила будет равна 746 Н, которая больше величины 696 Н, поскольку плечевая мышца имеет относительно маленькое плечо (расстояние до оси вращения).

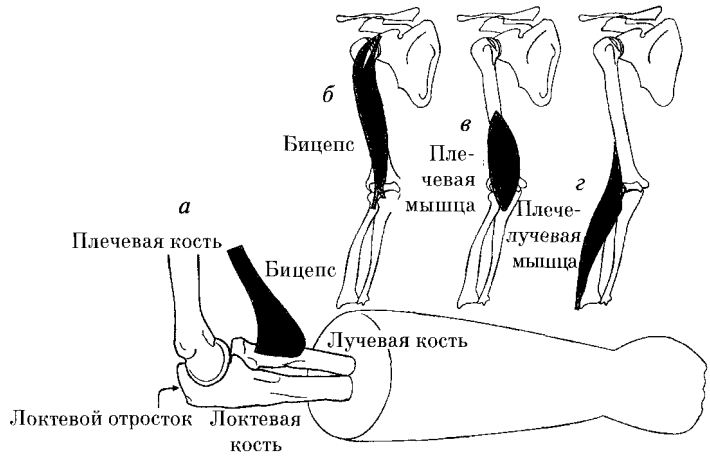


Рис. 2.10. Эскиз локтевого сустава для анализа равновесия предплечья в модели 4 с тремя мышцами: бицепсом плеча, плечевой и плечелучевой, изображенных на панелях (*б–г*) [76]

Реальность сложнее, чем показывает только что полученный результат, поскольку наше предположение, что коэффициент k имеет одну и ту же величину для каждой мышцы, является слишком грубым упрощением. В действительности $M_i = k_i A_i$, причем коэффициенты k_i не обязаны быть одинаковыми. Более того, коэффициент k определяют не для максимальной силы мышцы, а для ее «средней» силы, которая меньше максимальной. К сожалению, если не предположить, что все k_i равны, то задача становится неразрешимой из-за недостатка данных. Тело может «справиться» с неопределенностью задачи (в которой больше переменных, чем уравнений) путем дополнительных условий по минимизации энергетических затрат или оптимизации распределения сил (передавая часть нагрузки с одной мышцы на другую) с целью улучшений условий отдыха для мышц или для повышения надежности удержания груза (чтобы он не выскальзывал из ладони).

2.3.2. Задачи с бедром

Бедро (таз) не является единой костью — оно состоит из нескольких соединенных вместе костей (рис. 2.11 и 2.12). Таз состоит из тазового пояса и двух частей позвоночника – крестца и копчика.

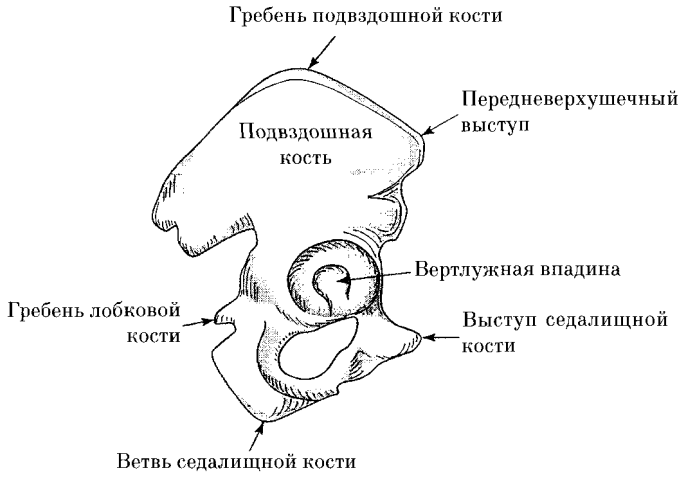


Рис. 2.11. Правая тазовая кость взрослого человека [65]

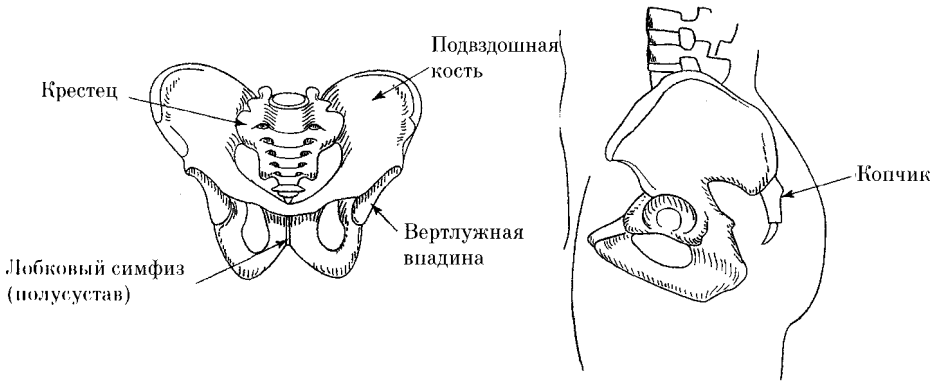


Рис. 2.12. Вид спереди и сбоку на бедро [65]

Сам тазовый пояс состоит из правой и левой тазобедренных костей. В свою очередь, каждая тазобедренная кость состоит из трёх костей: подвздошной (в верхнем отделе тазобедренной кости), лобковой (в нижнем и переднем отделы) и седалищной (в нижнем и заднем отделах). Вертлужная впадина представляет собой суставную ямку тазобедренного сустава, в которую входит бедренная кость ноги (рис. 2.13). Головка бедренной кости

входит в эту ямку и фиксируется там мышцами, прикрепленными к большому вертелу. Эти мышцы совокупно называются приводящими мышцами бедра. Это не единственные мышцы, которые прикреплены к большому вертелу (см. ниже), но это именно те мышцы, которые обеспечивают равновесие в бедре.

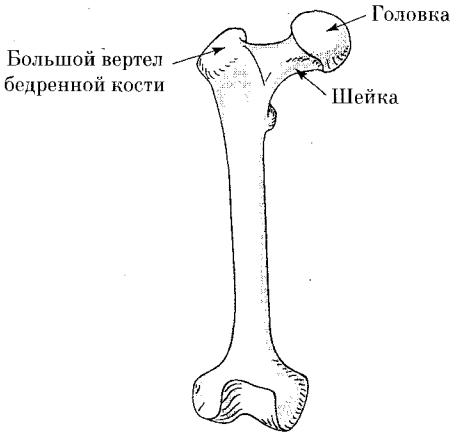


Рис. 2.13. Вид спереди на правую бедренную кость [65]

Прежде всего, мы определим силы, действующие на головку бедренной кости, и силы приводящих мышц бедра для случая, когда человек стоит на одной ноге (например, правой).

Предлагаемая модель оказалась весьма хорошей для оценки этих сил во время медленной ходьбы. В рамках этой модели бедро, голень и стопа рассматриваются как жесткие тела. Задача равновесия бедра решается в два этапа. Сначала анализируются силы мышц во всём теле, а затем нога рассматривается как свободное жёсткое тело, движение которого ограничено единственным взаимодействием с бедром, которое прикладывает к ноге нормально направленную силу [65, 85]. Кости ноги показаны на рисунке 2.14 и 2.15.

Равновесие всего тела

Если человек стоит на одной ноге или медленно передвигается, то на его тело действуют только две силы. Сила веса тела W_b направлена вниз, причем, согласно с теоретической механикой, эта сила приложена к центру массы тела, который лежит на вертикали, проходящей через среднюю линию бедра (рис. 2.16). Через стопу к человеку приложена реакция опоры величиной N, направленная вертикально вверх со стороны пола. Поскольку нет сил, действующих в направлении оси x, то равновесие создают только две указанные силы, действующие вдоль оси y. Соответственно, $N = W$. Тело в состоянии равновесия не начнет внезапно вращаться (угловое ускорение равно нулю), поэтому суммарный момент вращения рассматриваемых двух сил равен нулю. На рис. 2.16 видно, что это достигается в том случае, когда стопа находится прямо под бедром на средней линии. Если мы выберем ось вращения в центре массы тела, то момент вращения силы веса будет равен нулю, поскольку плечо силы веса при таком выборе оси равно нулю. Момент вращения

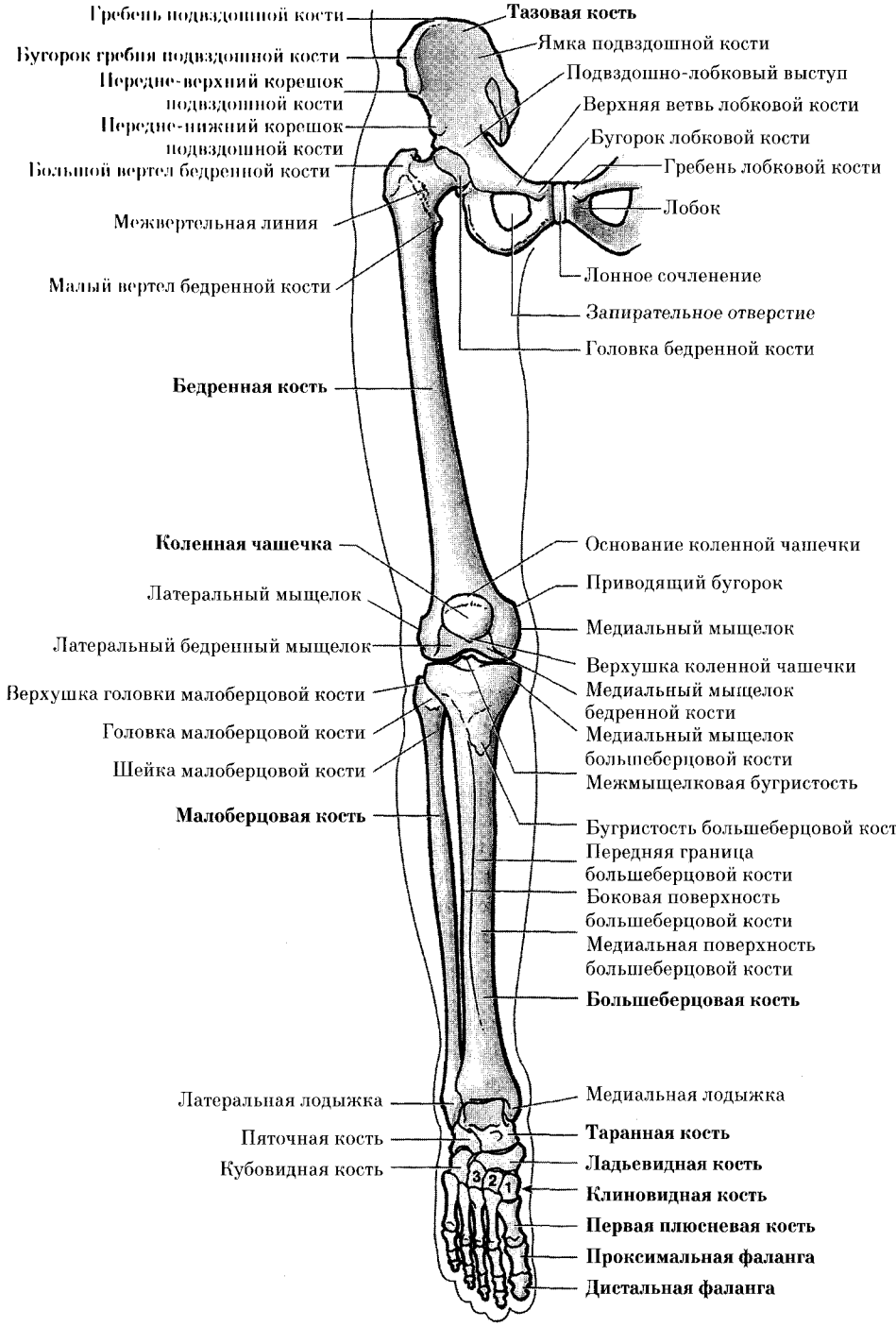


Рис. 2.14. Кости ног и бедра: вид спереди. Названия костей набраны жирн шрифтом [79]



Рис. 2.15. Кости ноги и бедра: вид сзади. Названия костей набраны жирным шрифтом [79]

нормально направленной силы опоры тоже равен нулю, поскольку она также проходит через центр массы тела. Вы можете сами проверить, что суммарный момент вращения обеих рассматриваемых сил равен нулю при любом выборе оси вращения, перпендикулярной к плоскости *xy*.

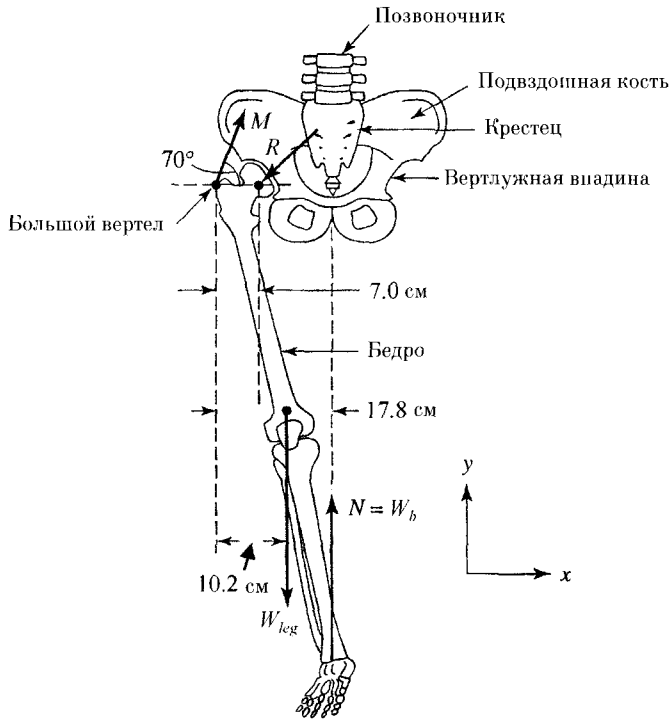


Рис. 2.16. Анатомическая диаграмма ноги и бедра медленно идущего или стоящего на одной ноге человека. Показаны основные размеры и силы — в том числе силы, действующие на головку бедренной кости со стороны вертлужной впадины (*R*) и отводящих мышц бедра [65]

Равновесие отдельных частей тела

На ногу действуют четыре внешние силы (рис. 2.16 и 2.17):

(*а*) **N** — вертикально вверх направленная сила реакции опоры, действующая на ногу со стороны пола, причем (см. выше) $N = W_b$.

(*б*) W_{leg} — собственный вес ноги. Из табл. 1.7. видно, что он составляет около $0.16W_b$ и действует таким образом, как если бы вся сила веса ноги была приложена к ее центру масс, который находится примерно на середине голени.

(*в*) **R** — сила реакции бедра, направленная перпендикулярно к суставной ямке. Мы условимся считать компоненты этой силы R_x и R_y положительными

(рис. 2.17). Абсолютную величину силы реакции бедра мы будем обозначать обычным образом как R (*нежирный курсив*). Угол между этой силой и вертикалью обозначим буквой ϕ.

(*г*) **M** — сила (с абсолютной величиной M), развиваемая абдукторами (отводящими мышцами) бедра. В действительности тут задействованы три мышцы: натягиватель широкой фасции бедра (рис. 3.2, *а*), малая ягодичная мышца (рис. 3.3, *в*) и средняя ягодичная мышца (рис. 3.3, *а*, *б*). А вот большая ягодичная мышца в этой игре не участвует — на ней автор сидит, печатая этот текст. Массы этих трех мышц относятся как 1:2:4, что примерно соответствует отношению развиваемых ими сил. Таким образом, отводящие мышцы бедра включают в себя три мышцы. Известно, что результирующая сила этих мышц направлена под углом примерно 70^0 к горизонтали и приложена к большому вертелу бедренной кости.

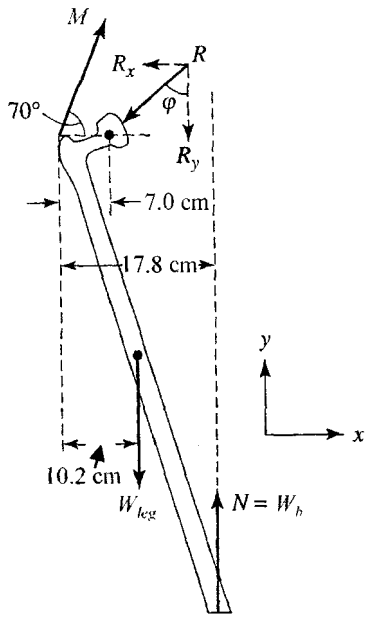


Рис. 2.17. Схема сил для диаграммы на рис. 2.16 [65]

Таким образом, мы получаем три уравнения с тремя неизвестными R_x, R_y и M. Уравнения для двух действующих сил выглядят следующим образом:

$$\sum F_x = M \cos 70^\circ - R_x = 0, \tag{2.25}$$

$$\sum F_x = M \sin 70^\circ - R_y - 0.16\ W_b + W_b = 0. \tag{2.26}$$

Здесь мы заменили вес ноги W_{leg} на $0.16\ W_b$.

Далее мы выберем ось вращения таким образом, чтобы она проходила через центр головки бедренной кости, поскольку сила реакции, действующая со стороны вертлужной впадины, проходит через эту точку. Такой выбор упрощает анализ, хотя мы получили бы тот же ответ для любой параллельной оси. Необходимые для расчета моментов вращения расстояния (плечи сил) показаны на рис. 2.17. Эти расстояния получены на основе анатомических измерений нижних конечностей человека.

(*а*) Компонента радиус-вектора, перпендикулярного нормальной силе (r'), равна 10.8 см, поэтому нормальная сила вызывает момент вращения (10.8 см) W_b. Это положительный момент вращения, потому что нормальная сила вызывает вращение против часовой стрелки вокруг выбранной оси z (рис. 2.2).

(*б*) Компонента радиус-вектора, перпендикулярная к силе веса ноги, составляет 3.2 см. Эта сила стремится вызвать вращение по часовой стрелке, так что её вклад в момент вращения отрицательный: –(3.2 см) W_{leg} = = –(3.2 см)(0.16W_b) = –(0.5см) W_b.

(*в*) При нашем выборе оси вращения, момент вращения, производимый силой реакции бедра, равен нулю, поскольку радиус-вектор и нормальная сила антипараллельны.

(*г*) Нормальная по отношению к горизонтальному радиус-вектору (величиной 7.0 см) компонента силы отводящих мышц бедра равна $M \sin 70^\circ$. Так как эта компонента вызывает вращение по часовой стрелке, то создаваемый ей момент вращения равен (–7.0 см) $M \sin 70^\circ$. Отсюда видно, что

$$\sum \tau_z = (10.8 \text{ см})\ W_b - (3.2 \text{ см})\ (0.16 W_b) + 0 - (7.0 \text{ см})\ M \sin 70^\circ = 0, \quad (2.27)$$

$$M = \frac{10.8 - 0.5}{7.0 \sin 70^\circ} W_b = 1.57 W_b. \quad (2.28)$$

Мы видим, что моменты вращения, развиваемые отводящими мышцами бедра, необходимы для противодействия моментам вращения, вызываемым нормальной силой, действующей со стороны пола, и весом ноги. Момент вращения указанной нормальной реакции опоры гораздо более важен, чем тот, который обусловлен весом ноги, поскольку у реакции опоры больше и величина, и плечо.

Используя полученную величину силы мышц, применим ее для условия равновесия. Баланс сил по оси x даёт $R_x = M \cos 70^\circ = 0.54 W_b$. Из баланса сил по оси y получаем $R_y = M \sin 70^\circ + 0.84 W_b = 2.31 W_b$. Амплитуда равна $R = (R_x^2 + R_y^2)^{1/2} =$ $= 2.37 W_b$, а $tg\theta = R_x/R_y = 0.54/2.31 = 0.23$, откуда $\theta = 13^\circ$.

Поскольку $M \approx 1.6 W_b$ и $R \approx 2.4 W_b$, то для $m_b = 90$ кГ мы получаем $W_b = 880$ Н, так что $M \approx 1400$ Н и $R \approx 2100$ Н. Таким образом, мы видим важную особенность задач, связанных с бедром: сила, развиваемая бедром, намного больше веса тела.

Теперь мы рассмотрим другой аспект этой задачи на равновесие. Пусть человек использует трость для поддержки с левой стороны, в то время как он стоит на правой ноге (рис. 2.18). Как показано на рис. 2.19, трость находится на расстоянии 30.5 см от средней линии тела. На трость действует сила руки, направленная вертикально вниз. Следовательно, на человека со стороны пола через трость (*cane*) действует нормальная (вертикальная) сила реакции N_c. Мы оценим эту силу как $N_c = W_b/6$ и немедленно получим два следствия. Правая стопа больше не находится на средней линии тела, а смещается на расстояние L вправо (по отношению к телу). При этом нормальная сила, ощущаемая правой ногой N_f, уже не равна весу тела.

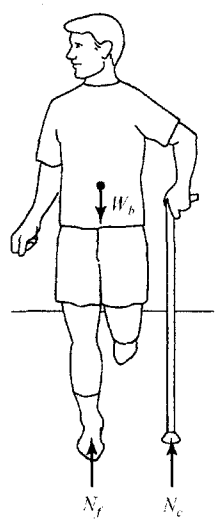


Рис. 2.18. Силы, действующие на человека с тростью [65]

Условие равновесия всего тела даёт:

$$N_f + N_c - W_b = N_f + W_b/6 - W_b = 0 \qquad (2.29)$$

Отсюда $N_f = 5W_b/6$. Используя те же оси, что и ранее, получаем условие баланса вращающих моментов:

$$\sum \tau_z = (30.5 \text{ см})\ N_c - L\ (N_f) = (30.5 \text{ см})(W_b/6) - L\ (5W_b/6) = 0 \qquad (2.30)$$

Отсюда получаем $L = (N_c/N_f)30.5$ см $= (1/5)30.5$ см $= 6.1$ см.

По сравнению с рис. 2.17 изменились соответствующие расстояния, потому что изменился угол наклона ноги (рис. 2.20). Новые размеры получены с учетом известных анатомических данных. Теперь необходимо заново исследовать

равновесие всей ноги, учитывая, что действие трости проявляется не прямо, а косвенно: ее наличие ведет к изменению положения ноги и к изменению нагрузки на ногу.

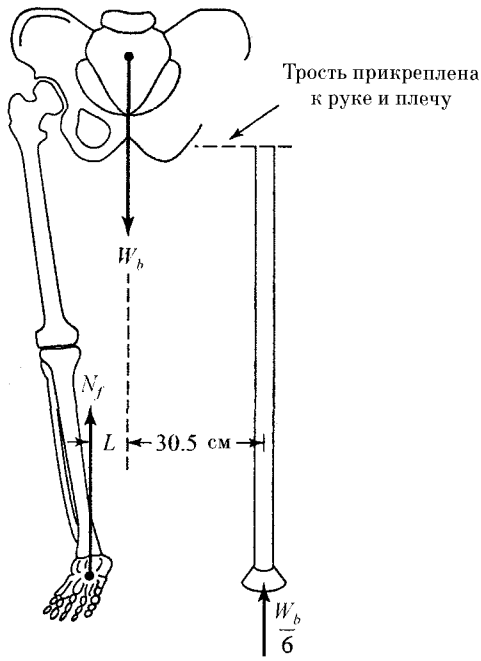


Рис. 2.19. Диаграмма сил, действующих на человека с тростью [65]

Получаем:

$$\sum F_x = M\cos 70^\circ - R_x = 0, \tag{2.31}$$

$$\sum F_y = M\sin 70^\circ - R_y - 0.16W_b + (5/6)\ W_b = 0, \tag{2.32}$$

$$\sum \tau_z = +(4.7\text{ см})(5/6)\ W_b + (0.33\text{ см})(0.16W_b) + 0 - (6.98\text{ см})\ M\sin 70^\circ = 0. \tag{2.33}$$

Первое уравнение не изменилось. (Мы полагаем, что эффективный угол между приводящими мышцами бедра и осью x по-прежнему составляет 70°, хотя, строго говоря, это не вполне верно).

Обратите внимание на два изменения в уравнении баланса вращающих моментов. Первый член (вертикальная сила реакции пола) стал намного меньше из-за изменений в ее плече и величине (влияние изменений плеча намного существен-

ней). Второй член, обусловленный весом ноги, стал гораздо меньшим по величине. Более того, он теперь положительный, потому что центр масс ноги расположился влево от вертикали, проходящей через ось вращения (рис. 2.2 и 2.20).

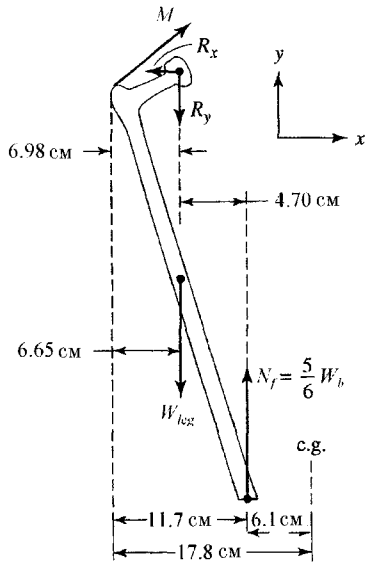


Рис. 2.20. Диаграмма сил, действующих на ногу человека, опирающегося на трость. Теперь центр масс ноги находится на расстоянии 0.33 см левее вертикали, проведённой из центра головки бедренной кости (в задаче без трости он был на 3.2 см правее этой вертикали). Соответственно, центр масс ноги теперь расположен на расстоянии 6.65 см от вертикальной линии, идущей через большой вертел, в то время как центр головки бедра находится от нее на расстоянии 6.98 см [65]

В новых условиях $M = 0.61 W_b$, $R_x = 0.21 W_b$ и $R_y = 1.24 W_b$, причем $R = 1.26 W_b$ и $\phi = 9.5^o$. Учитывая, что W_b по-прежнему равно 880 Н, сила мышц М теперь составляет 540 Н (вместо 1400 Н без трости), а сила реакции R, действующая на бедро, теперь снизилась до 1100 Н (вместо 2100 Н). Это весьма большой эффект, учитывая, что на трость приходится нагрузка величиной только около 145 Н ($\approx W_b/6$). Самое главное следствие опоры на трость — изменение плеча нормальной силы, действующей со стороны пола с 4.7 до 10.8 см, потому что опора отодвинулась вправо на 6.1 см.

Другой вариант рассмотренного равновесия представлен в задачах 2.8 и 2.9. Вместо использования трости с левой стороны вы будете изучать последствия перенесения веса в левую сторону. Это сильно увеличивает величину плеча вращательных моментов и повышает M и R. Таблица 2.2 показывает оценки максимальных сил бедра при некоторых видах активности, полученные более строгими расчетами.

Таблица 2.2. Аналитические оценки максимальных сил бедра [82].

Активность	Сила/вес телаWb
Прогулка пешком	4.8–5.5
Медленная прогулка с тростью / без трости	2.2/3.4
Подъём по лестнице / восхождение в гору	7.2–7.4
Спуск по лестнице	7.1
Вставание со стула	3.3

Чрезмерные силы, действующие на бедро длительное временя, могут истончить хрящ и вызывать другие повреждения, что вызовет боль во время ходьбы, от которой в некоторых случаях можно избавиться только с помощью операции на тазобедренном суставе. Полная реконструкция этого сустава означает замену головки бедренной кости и вертлужной впадины (шарика и сухаря шарнира). Вместо головки бедренной кости используют отполированный шар из высококачественных сплавов (кобальт-хром или титан) с упором, помещаемым в канал кости. Такой протез часто фиксируют акриловыми пластиком (полиметилметакрилат = PMMA, «костный цемент»). Вместо вертлужной впадины применяют сухарь, сделанный из полиэтилена ультравысокого молекулярного веса, который может иметь металлическую оправку.

2.3.3. Статика других синовиальных суставов

С помощью моделей мышц и сухожилий подобным образом можно исследовать и другие синовиальные суставы. Мы рассмотрим их только в общих чертах. Подробности даны в [86].

Плечевой сустав

Анатомия мышц плеча представлена на рис. 1.2 и 1.8. На рис. 2.21 показана модель статического равновесия горизонтально расположенной руки, которая держит груз с помощью дельтовидной мышцы. Этот груз и мышца находятся в состоянии равновесия с весом руки и силой реакции, действующей на сустав. Задачи 2.15–2.17 относятся к случаям руки с грузом и без него. При разумном выборе параметров, проекция мышечной силы на ось x примерно равна 4 (проекция на ось y). Здесь мы предположили, что горизонтальное положение руки неустойчиво (нужна сила мышц, для его поддержания), что является хорошо известным фактом.

В медицинской практике вывих плеча (плечевого сустава) встречается довольно часто. Причиной этого является малая глубина сустава. Большой диапазон вращательных движений головки плечевой кости по поверхности суставной впа-

дины позволяет совершать большой объём движений в суставе — однако, с пониженной надежностью. Углы поворота плечевого сустава составляют ≈ 249° при сгибании/разгибании, ≈ 182° при отведении/приведении и ≈ 131° при ротации внутрь/наружу (Табл. 1.10). Перелом плеча также широко распространён.

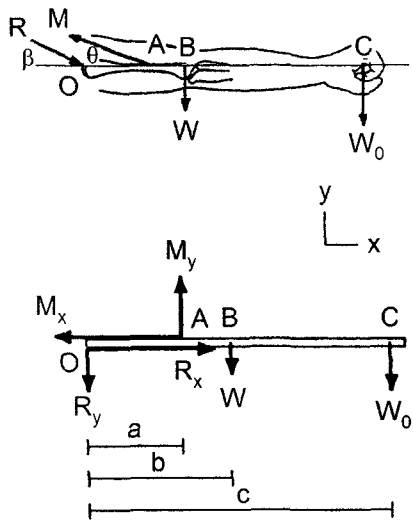


Рис. 2.21. Силы, действующие на руку и плечо, для случая, когда рука отводится в горизонтальное положение и удерживает груз. Ниже показана диаграмма сил и плеч этих сил [86]

Колено

Коленный сустав в действительности состоит из двух сочленений (рис. 1.3). Первое сочленение (бедренно-большеберцовое) расположено между медиальным и латеральным мыщелками бедренной и большеберцовой костей, которые разделены хрящевыми вставками, названными менисками. Мыщелком называют закругленный выступ на конце кости в суставе (аналог — шарик в шарнире). Второе сочленение (чашечно-бедренное) расположено между коленной чашечкой и передними отделами мыщелков бедренной кости. Управление движением коленного сустава осуществляется главным образом четырёхглавой мышцей бедра и сухожильными ограничителями подколенной ямки (*hamstring muscles*). Четырёхглавые мышцы прикрепляются к четырехглавому сухожилию, которое в свою очередь, прикрепляется к коленной чашечке, которая крепится к надколенному (пателлярному) сухожилию, а оно — к большеберцовой кости.

На рис. 2.22 и 2.23 показаны равновесные статические силы, действующие на голень, нагруженную весом лодыжки и стопы (например, как во время упражне-

ния, показанного на рис. 2.24). Здесь обозначена сила четырёхглавой мышцы **M** (амплитуда *M*), приложенная к пателлярному сухожилию, сила реакции в суставе **R** (амплитуда *R*), а также угол β между горизонталью и голенью.

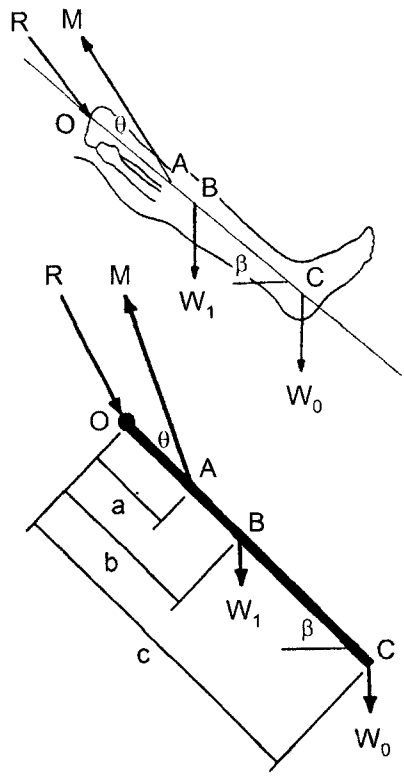


Рис. 2.22. Диаграмма сил мышц коленного сустава, действующих на голень при физической нагрузке [86]

В состоянии равновесия справедливы следующие уравнения:

$$M = \frac{(bW_1 + cW_0)\cos\beta}{a\sin\theta}, \tag{2.34}$$

$$R_x = M\cos(\theta + \beta), \tag{2.35}$$

$$R_y = M\sin(\theta + \beta) - W_0 - W_1. \tag{2.36}$$

Эти силы весьма велики [84, 86]. Для a = 12 см, b = 22 см, c = 50 см, θ = 15°, β = 45°, W_1 = 150 Н и W_0 = 100 Н получаем M = 1381 Н и R = 1171Н. К этому

рассуждению мы вернемся в задаче 2.18. Задачи 2.21–2.24 рассматривают равновесие во время приседания, например, при подъёме или спуске по лестнице, а также во время прыжков.

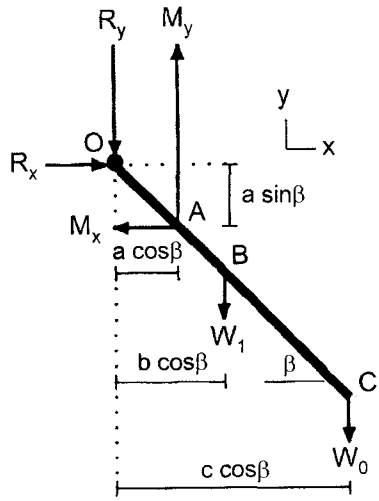


Рис. 2.23. Результирующие силы, действующие на голень (рис. 2.23) [86]

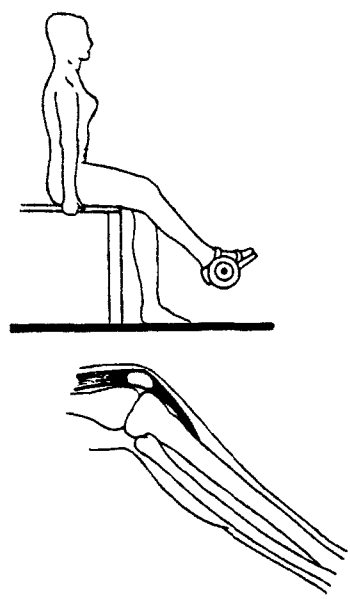


Рис. 2.24. Мышцы в области коленного сустава, работающие во время физических упражнений [86]

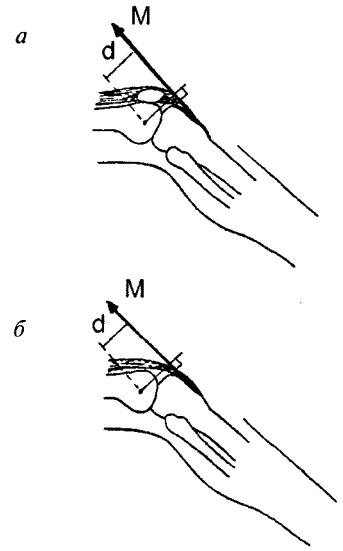


Рис. 2.25. Наличие в скелете коленной чашечки увеличивает плечо рычага четырехглавой мышцы [86]

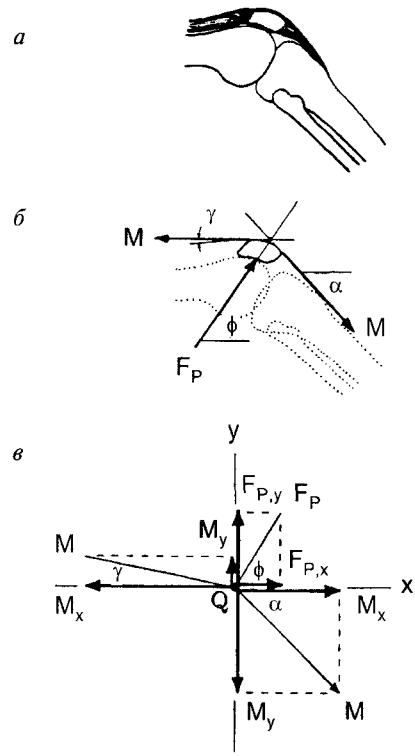


Рис. 2.26. Диаграмма равновесных сил, приложенных к коленной чашечке [86]

Одна из функций коленной чашечки состоит в увеличении плеча рычага (рис. 2.25). Проанализируем условия равновесия коленной чашечки в ее сочленении с бедренной костью. С этой целью учтем силу реакции, действующей на коленную чашечку со стороны переднего конца мыщелков бедренной кости, а также силы надколенного (пателлярного) сухожилия и сухожилия четырёхглавой мышцы (рис. 2.26). Компрессионная сила, приложенная к коленной чашечке, и угол ее приложения равны, соответственно:

$$F_P = \frac{\cos\gamma - \cos\alpha}{\cos\varphi} M, \tag{2.37}$$

$$\phi = arctan\left(\frac{\sin\alpha - \sin\gamma}{\cos\gamma - \cos\alpha}\right). \tag{2.38}$$

Голеностопный сустав

Перейдем к равновесию в стопе. Анатомия голеностопного сустава и стопы представлена на рис. 2.14 и 2.15 (см. также рис. 1.8 и 3.4).

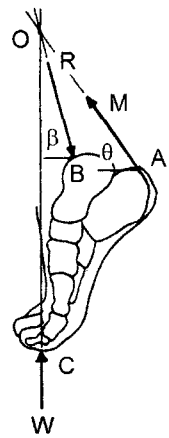


Рис. 2.27. Диаграмма сил, приложенных к стопе при стоянии на кончиках пальцев [86]

Рис. 2.27 и 2.28 показывают силы, действующие на стопу при стоянии на кончиках пальцев. Сила реакции, действующая на таранную кость стопы, уравновешивается нормально направленной силой, действующей со стороны пола (равной весу тела) и мышечной силой, приложенной через Ахиллово сухожилие к пятке. В этом рассуждении мы пренебрегаем собственной массой стопы. Мышечная сила и сила реакции выглядят следующим образом:

$$M = W_b \frac{\cos\beta}{\cos(\theta + \beta)}, \tag{2.39}$$

$$R = W_b \frac{\cos\theta}{\cos(\theta + \beta)}. \qquad (2.40)$$

Мы видим, что обе эти силы гораздо больше, чем вес тела W_b. Действительно, при $\theta = 45^o$ и $\beta = 60^o$ получаем $M = 1.93 W_b$ и $R = 2.73 W_b$.

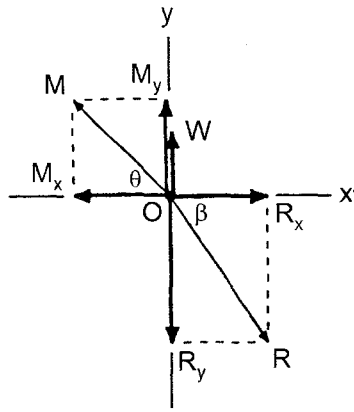


Рис. 2.28. Компоненты сил, действующие на стопу при стоянии на кончиках пальцев [86]

Челюсти и зубы

Силы, действующие на зубы, имеют различное происхождение [72]. Рис. 2.29 показывает, как жевательные мышцы развивают силу в рычажной системе, связанной с откусыванием и жеванием. Как и прежде, мы будем применять модели рычагов — теперь для изучения квазистатического жевания и откусывания (задача 2.27.)

Ортодонтия — это практическое применение биомеханики для корректировки положения зубов (т. е., для их смещения) с помощью сил, развиваемых специальными приспособлениями — проволокой, брекетами (скобками) и резинками [81, 87, 90]. Каждый зуб имеет центр масс, но поскольку зубы не относятся к свободным телам (они удерживаются *периодонтом*), то более важной точкой зуба является *центр сопротивления*. Это точка равновесия зуба. Рис. 2.30 показывает, как силы и моменты вращения, приложенные к коронке зуба, могут быть создать боковую силу в области центра сопротивления, не создавая при этом момента вращения. Ортодонтические вставки могут воздействовать на несколько зубов сразу: примером служит установка напряженной ортодонтической дуги (рис. 2.31), которая приводит к созданию сил и моментов, действующих на зубы и медленно корректирующих их ориентацию и положение (рис. 2.32).

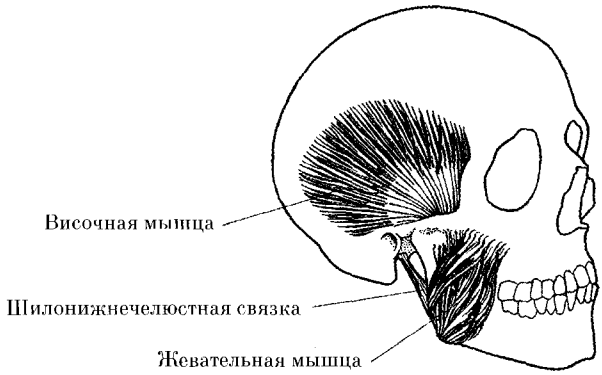


Рис 2.29. Жевательная и височная мышцы, действующие на нижнюю челюсть возле височно-нижнечелюстного сустава [86]

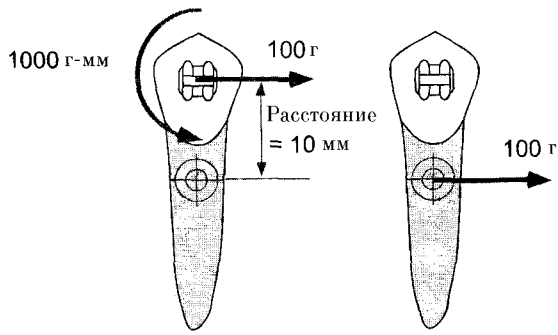


Рис. 2.30. В ортодонтии силы и моменты вращения этих сил приложены к верхней части зуба. В результате возникают силы около центра сопротивления зуба (в данном примере суммарный момент вращения этих сил равен нулю) [81]



Рис. 2.31. Фотография зубов с ортодонтической дугой [81]

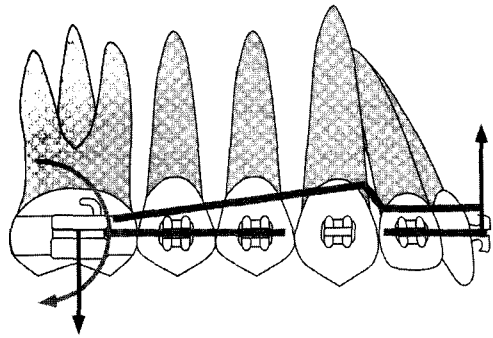


Рис. 2.32. Силы и моменты вращения, оказываемые наложенной на зубы ортодонтической дугой [81]

2.3.4. Поясница

Со временем у большинства людей развиваются хронические проблемы с поясницей. Наилучший путь избежать таких постоянных и неприятных проблем состоит в том, чтобы избегать ситуаций, которые могут инициировать первые неприятности со спиной — такие, как чрезмерные изгибы, поднятие тяжестей или сон на очень жёсткой кровати. Мы исследуем простую статическую модель, которая покажет, почему нельзя гнуть спину и поднимать тяжести с ее помощью. (Запомните: для поднятия тяжестей должны служить мышцы ног, а не спины!) Ниже мы изучим силы, действующие на пятый поясничный позвонок при сгибании торса или при подъеме груза.

Позвоночник состоит из 33 позвонков и 26 косточек. Он подразделяется на пять отделов. Начиная с верхнего отдела (рис. 2.33), следуют семь шейных, двенадцать грудных и пять поясничных позвонков. Далее идут пять сросшихся позвонков в крестце и четыре в копчике. Рисунок 2.34 показывает центральные участки двух поясничных позвонков. Позвонки разделены межпозвоночными дисками (рис. 2.35).

На рисунке 3.36 показан корешок спинномозгового нерва (источник боли) и остистые отростки. В нижних отделах позвоночника различий в позвонках становится больше из-за увеличения нагрузки на каудальные позвонки. Комбинированная структура «позвонки – межпозвоночные диски» обеспечивает гибкость позвоночника, однако она же лежит в основе многих патологий.

Позвоночник не является прямой структурой: напротив, каждый его отдел искривлён. С рождением развиты изгибы только в грудной и крестцовой области. Эти *первичные искривления* в одном и том же направлении соответствуют «позе плода». Через три месяца после рождения развивается шейный изгиб, так как ребёнок начинает держать свою голову. В тот период, когда ребёнок учится стоять и ходить, развивается поясничный изгиб позвоночника. Подобные *вто-*

ричные изгибы имеют кривизну, противоположную кривизне первичных изгибов (рис 2.33). Рисунок 2.37 показывает пояснично-крестцовый угол между пятым поясничным позвонком и крестцом.



Рис. 2.33. Позвоночник. Изгибы грудного и крестцового отделов являются первичными, а изгибы шейного и поясничного отделов — вторичными [65]

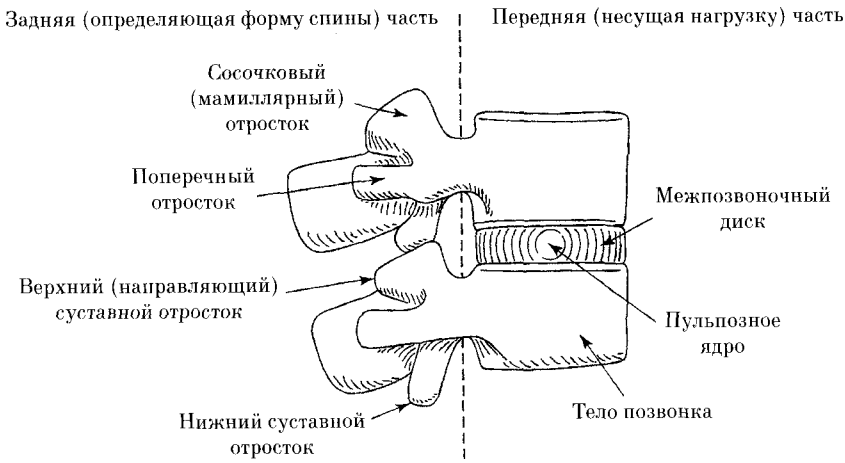


Рис. 2.34. Вид сбоку на два позвонка, разделённых межпозвоночным диском [65]

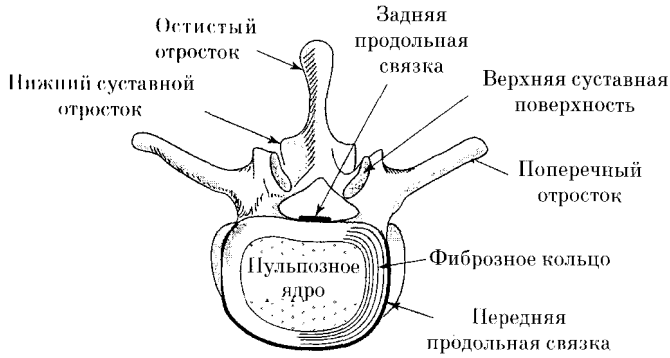


Рис. 2.35. Позвонок, вид сверху [65]

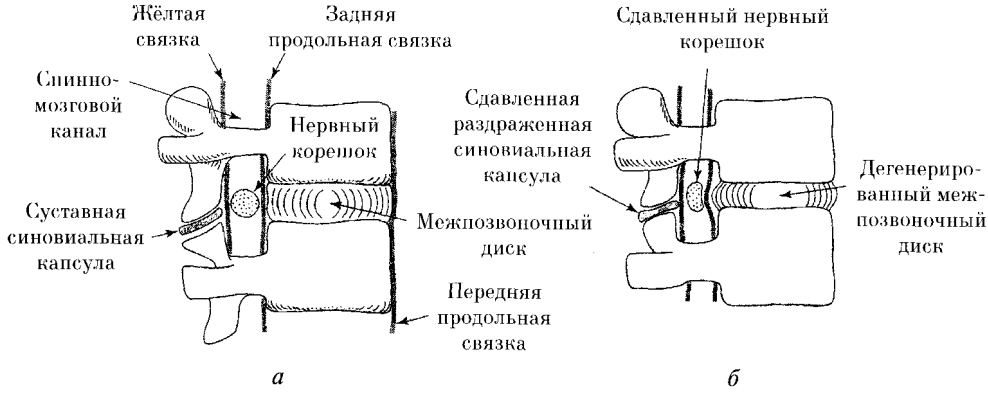


Рис. 2.36. Поперечный срез двух позвонков и межпозвоночного диска с нервом для нормального межпозвоночного диска (*а*) и для дегенеративно изменённого диска с компрессией нервного корешка (*б*) [65]

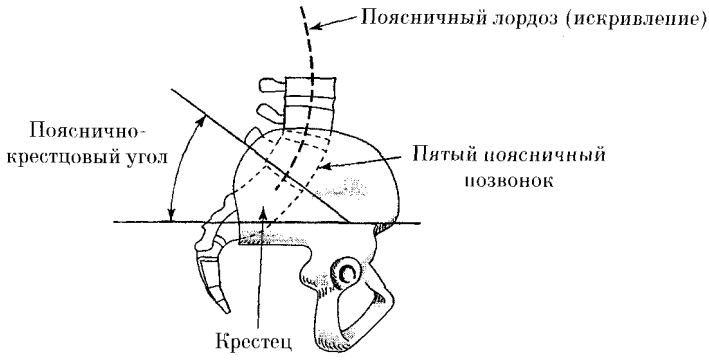


Рис. 2.37. Пояснично-крестцовый угол определяют как угол между горизонталью и верхней поверхностью крестца [65]

Отклонение пояснично-крестцового угла примерно на 30^0 может приводить к болям в нижней части спины. Для простоты мы будем моделировать позвоночник в виде жесткого стержня, хотя указанные выше свойства позвоночника и его изгибы указывают на то, что для более строгого анализа надо применять существенно более сложную модель.

С позвоночником связаны несколько массивных мышц, идущих от задних частей гребня подвздошной кости и крестца до затылочной кости черепа, которые называются выпрямляющими мышцами спины (рис. 2.38 и 2.39). Мы будем моделировать их единой мышцей, выходящей под углом 12^0 относительно позвоночника из области, расположенной на 2/3 длины позвоночника, считая от креста (рис. 2.40).

Рассмотрим позвоночник, наклонённый под углом θ к горизонтали (Рис. 2.40). Для начала мы рассмотрим угол $\theta = 30^0$, соответствующий глубокому наклону. Позвоночник повёрнут в пояснично-крестцовом диске ниже пятого поясничного позвонка и крестца (рис 2.37 и 2.40). Для анализа момента вращения выберем ось именно в этом месте. Силу реакции крестца обозначим обычным образом как **R** (модуль её равен R) с компонентами R_x и R_y. Вес туловища W_1 (выше бёдер, исключая руки, голову) приложен к середине позвоночника. Вес рук, головы и любого поднятого руками объекта (W_2) приложен к вершине позвоночника. Эти силы показаны на диаграмме (рис. 2.40) наряду с силой распрямляющей мышцы **M** (с модулем M). Используя табл. 1.7, можно аппроксимировать $W_1 = 0.4W_b$ и $W_2 = 0.2W_b$, если нет поднятого груза.

Рис. 2.40 показывает, что сила **M** направлена под углом (θ – 12°) по отношению к горизонту. Для рассматриваемого примера $\theta = 30^0$, так что этот угол равен 18°. Уравнения баланса сил выглядят следующим образом:

$$\sum F_x = R_x - M\cos 18^\circ = 0, \tag{2.41}$$

$$\sum F_y = R_y - M\sin 18^\circ - 0.4W_b - 0.2W_b = 0. \tag{2.42}$$

При нашем выборе оси момент вращения силы реакции равен нулю. Проекция силы **M**, нормальная к позвоночнику ($F' = M\sin 12^\circ$), развивает момент вращения $(2L/3)(\sin 12^\circ)(M)$. Проекция каждой силы тяжести на направление, перпендикулярное к позвоночнику, определяется множителем $\cos 30^\circ$. Уравнение баланса моментов вращения гласит:

$$\sum \tau_x = \frac{2L}{3}\sin 12^\circ(M) - \frac{L}{2}\cos 30^\circ(0.4W_b) - L\cos 30^\circ\,(0.2W_b) = 0. \tag{2.43}$$

Уравнение моментов вращения даёт $M = 2.5W_b$ или 2200 Н для тела весом 880 Н (массой 90 кг). Параметры силы реакции следующие: $R_x = M\cos 18^\circ = 2.38W_b$, $R_y = 1.37W_b$, $\phi = arctg\,(R_x/R_y) = 30^\circ$ (этот угол образует сила реакции с горизонта-

лью) и $R = 2.38W_b$, которая для данного примера равна 2400 Н. Видно, что силы мышц и сила реакции, действующие на нижнюю часть позвоночного столба, гораздо больше веса тела. Хотя плечи всех сил тяжести примерно такие же, как и у силы распрямляющей мышцы, при больших углах наклона направление сил тяжести приводит к значительным моментам вращения. Напротив, при любом угле наклона направление силы мышцы не приводит к столь же большому компенсирующему моменту вращения.

Нагрузка на спину усиливается, если во время наклона человек удерживает груз в руках. Рассматриваемая модель пригодна для описания нагруженного позвоночника. Груз моделируется увеличением силы тяжести W_2 — например, всего на $0.2W_b$ (180 Н в нашем примере). Теперь $W_2 = 0.4W_b$, так что

$$\sum F_x = R_x - M\cos 18^\circ = 0 \tag{2.44}$$

$$\sum F_y = R_y - M\sin 18^\circ - 0.4W_b - 0.4W_b = 0 \tag{2.45}$$

$$\sum \tau_x = \frac{2L}{3}\sin 12^\circ (M) - \frac{L}{2}\cos 30^\circ (0.4W_b) - L\cos 30^\circ (0.4W_b) = 0 \tag{2.46}$$

Сила мышц, выпрямляющих спину, должна быть увеличена до $3.74W_b$ или до 3300 Н. Чтобы уравновесить груз180 Н, выпрямляющая мышца должна увеличить свою силу на 1100 Н. Что происходит с силой реакции, также приложенной к позвоночнику? Нетрудно видеть, что $R_x = 3.56W_b$ и $R_y = 1.96W_b$, так что $R = 4.07W_b$. Это составляет 3600 Н, так что сила, действующая на пятый поясничный позвонок, увеличилась на 1200 Н.

Таблица 2.3 показывает силы, действующие на позвоночник при нескольких углах наклона. Из нее отчетливо видно, почему наклоны без груза, а тем более с грузом могут приводить к проблемам, связанным с мышцами и дисками в поясничном отделе позвоночника.

Таблица 2.3. Силы, действующие на наклоненный позвоночник с грузом и без груза

θ	M (без груза)	M (груз $0.2W_b$)	R (без груза)	R (груз $0.2W_b$)
30°	2.50	3.74	2.74	4.07
60°	1.44	2.16	1.93	2.81
80°	0.50	0.75	1.08	1.53
90°	0	0	0.60	0.80

Все силы выражены в единицах веса тела. Для массы тела 90 кг следует умножить каждое число на 880 Н.



Рис. 2.38. Промежуточные (слева) и глубокие (справа) слои мышц спины. Выпрямляющие позвоночник мышцы состоят из боковых колонн (подвздошно-рёберные мышцы поясницы, груди и шеи), промежуточных колонн (длиннейшие мышцы спины, шеи и головы) и из средней колонны (остистая мышца) [93]

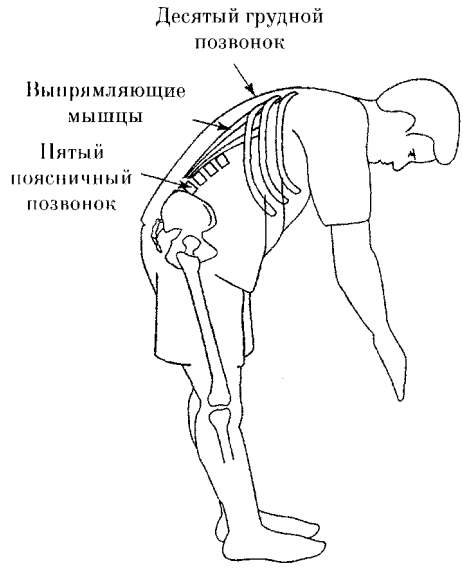


Рис. 2.39. Выпрямляющие спину мышцы контролируют положение туловища при наклонах [65]

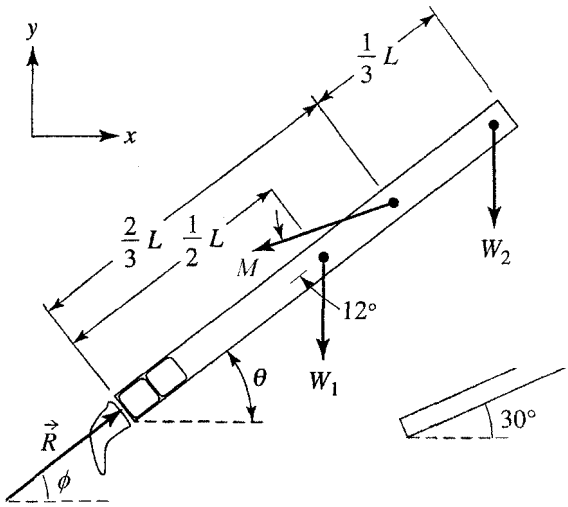


Рис. 2.40. Диаграмма сил позвоночника ненагруженного тела. Позвоночник моделируется жестким стержнем, наклонённым под углом θ к горизонту. Мы приняли $\theta \approx 30^0$ (вставка справа). Угол на диаграмме больше 30°. ϕ обозначает угол силы реакции R к горизонту. Поскольку груза нет, то примем $W_1 = 0.4W_b$ и $W_2 = 0.4W_b$ [65]

Как наклон с грузом и без груза отражается на пояснично-крестцовом (межпозвоночном) диске? Давайте рассмотрим наш первоначальный пример наклона на 60^0 от вертикального положения (до 30^o к горизонту) без какого-либо подъёма тяжестей. Сила реакции на этот диск составляет 2400 Н. Распределяясь по позвоночнику, эта сила давит сверху и снизу на каждый межпозвоночный диск. Для простоты предположим, что сила груза перпендикулярна к оси (это не вполне верно для рассматриваемого угла наклона). Рис. 2.41 показывает, сколь существенно уменьшается толщина (высота) межпозвоночного диска (в процентах) с ростом сжимающей его силы (в нашем примере эта сила равна 2400 Н). Делим ньютоны на 9.8 и получаем компрессионную силу 250 кг (ось y на рис. 2.41). Из этого графика получаем, что в нашем случае диск сожмется на 20%. Если межпозвоночный диск считать цилиндром радиуса r и высотой H, то его объём выражается формулой $\pi r^2 H$. Если материал диска несжимаем, то при компрессии его объём останется неизменным. Это означает, что уменьшение толщины (высоты) H на 20%, будет сопровождаться увеличением радиуса диска примерно на 10%. Выпячивание диска может сдавить нерв (рис. 2.36, *б*). С подъёмом груза сила реакции становится еще больше, компрессия диска увеличивается, так что он еще больше выпячивается и еще сильнее раздражает нервы.

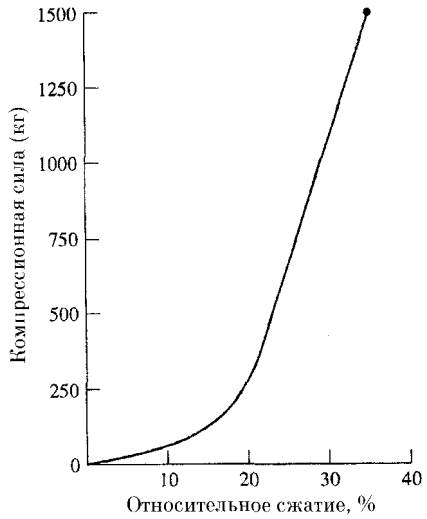


Рис. 2.41. Зависимость компрессии межпозвоночных дисков поясничного отдела у людей 40–55 лет (в процентах, ось x) от нагрузки (ось y). Для пересчета силы в ньютонах шкалу оси ординат следует умножить на 9.8 [65, 96]

Выше мы сравнили действие компрессионной силы 245 кг (2400 Н) нагрузки на диск с ситуацией, когда компрессионная сила отсутствует — как в невесомости. В обычных условиях эта сила ненулевая даже без всякого груза в руках. В вертикальном

положении силу сжатия дисков оцениваем величиной 0.6 (вес тела) — для нашего примера это 54 кг или 530 Н. Таким образом, в нашей модели добавка груза изменяет компрессионную силу не от нуля, а от величины 530Н до 2400Н. Скорректируйте сделанные выше оценки дополнительной деформации дисков из-за поднятия тяжестей. Нелишне добавить, что изгибы позвоночника в разные стороны вызывают неоднородную деформацию межпозвоночных дисков (рис. 2.42), так что форма выбуханий (и тяжесть сопутствующих патологий) дисков может быть разной.

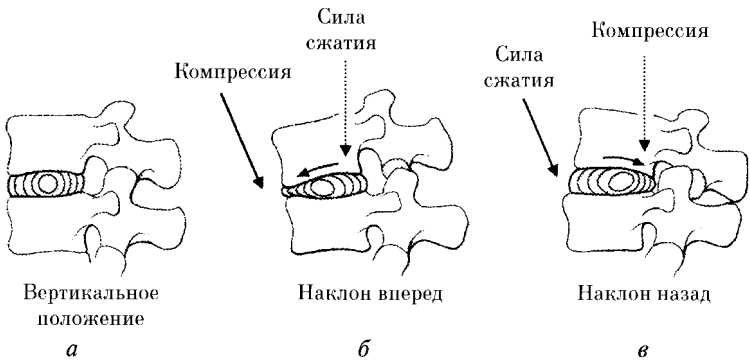


Рис. 2.42. Сжатие межпозвоночного диска у человека, который стоит прямо (*а*); наклоняется вперёд (*б*) и разгибается назад (*в*). Наклон вперёд приводит к сжатию диска спереди и к растяжению его сзади, к выпячиванию диска на стороне сжатия и к сдвигу ядра диска кзади [88]

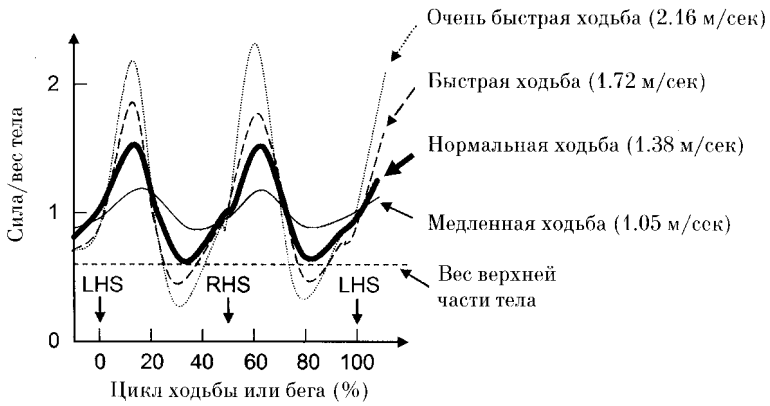


Рис. 2.43. Осевая нагрузка на диск между позвонками L3 и L4 во время ходьбы с различной скоростью. LHS и RHS означают удары левой и правой пятками, соответственно [68, 83]

Этот пример важен в двух отношениях. Во-первых, понимание механических свойств частей нашего тела исключительно важно для объяснения действия сил на само тело, в том числе для расшифровки причин патологии. Во-вторых, мы

увидели, что категорически нельзя поднимать тяжести методом наклона позвоночника. Задачи 2.33–2.35 посвящены изучению моментов вращения, возникающих во время подъёма грузов различных размеров при разных положениях верхних частей тела и с помощью различных способов.

Силы, действующие на поясницу, зависят не только от угла наклона спины и от нагрузки, но и от степени сгибания коленей во время подъёма тяжестей, а также от положения груза относительно тела. В положении лежа силы, действующие на поясницу, составляют 20–50% от тех сил, которые действуют на нее при расслабленной вертикальной стойке (табл. 2.4). Во время быстрой ходьбы эти силы в 2 раза превышают вес тела и более чем в 3 раза — вес туловища (рис. 2.43). Таблица 2.4 показывает, что давление на межпозвоночные диски у сидящих людей минимально, если они опираются на стул. Когда ваши родители скажут вам, чтобы вы прекратили безобразно разваливаться на стуле, смиренно ответьте, что вы всего лишь минимизируете междисковое давление, заботясь о долгосрочном здоровье своего позвоночника.

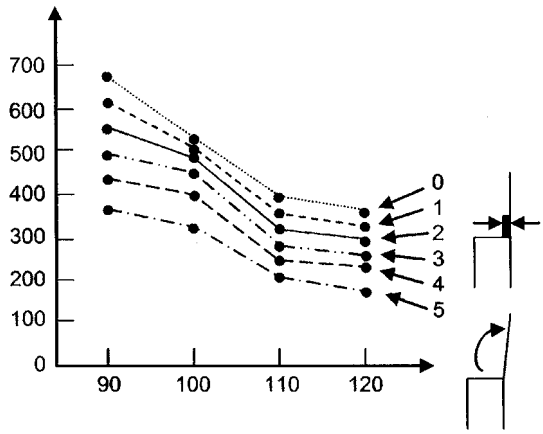


Рис. 2.44. Давление на третий межпозвоночный диск уменьшается с отклонением назад внешней опоры поясничного отдела позвоночника. Напротив, оно увеличивается, если опору сместить вверх в область груди (не показано). Стулья с наклоном спинки назад поддерживают поясницу и обеспечивают необходимый комфорт позвоночнику. Напротив, стулья с прямой плоской спинкой, и особенно те, у которых спинка изогнута вперед, могут усилить боль в спине [64, 69]

Как поддержать спину и облегчить боль в пояснице при относительно несильных болях? Напрягите мышцы спины. При подъеме груза всегда сгибайте колени и используете мышцы ног, а не спины. Фиксируйте изгиб вашей поясницы бандажом (лечебным поясом, корсетом). Садитесь на стул с чуть отогнутой кзади спинкой (для опоры поясницы, рис. 2.44, [91]). Если приходится сеть на стул с плоской

спинкой, то подложите под поясницу свёрнутое в валик полотенце или подушечку – это поможет поддержать нужный изгиб спины. Засыпайте в одной из двух поз: на спине с согнутыми коленями и стопами, подтянутыми кверху (бёдра и колени согнуты) или в положении плода. Никогда не спите на животе. Если лежать на спине с прямыми ногами, то позвоночный отдел поясничной мышцы нагружает поясничный отдел позвоночника. Напротив, эта мышца расслабляется (нагрузка на позвоночник снижается) если бёдра и колени согнуты и покоятся на опоре [83].

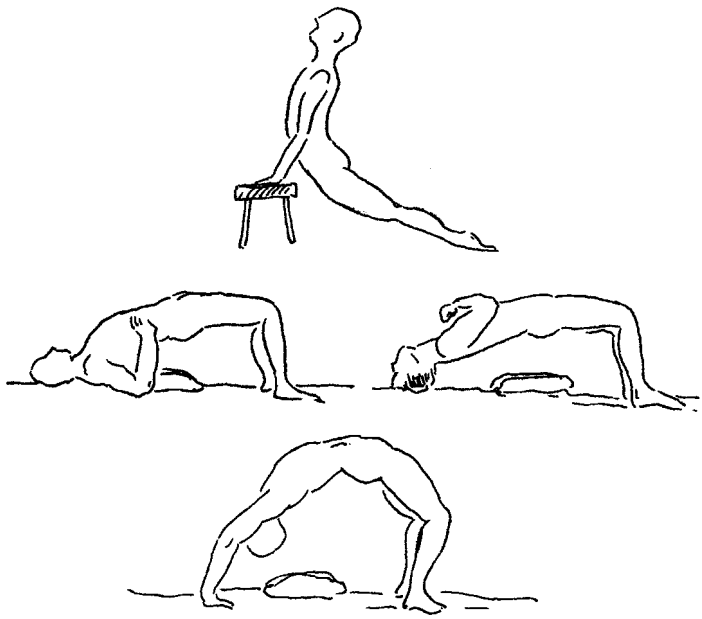


Рис. 2.45. Упражнения, рекомендуемые в госпитале в Тиенцине (Китай) для растяжения мышц спины у больных люмбаго (слабые или сильные боли или дискомфорт в пояснице). В каждом упражнении спина выгнута вперёд. Существуют и другие упражнения лечебной физкультуры для облегчения поясничных болей. Предупреждаем: если у вас появилась боль в пояснице, начинайте не с упражнений, а с визита к врачу [70]

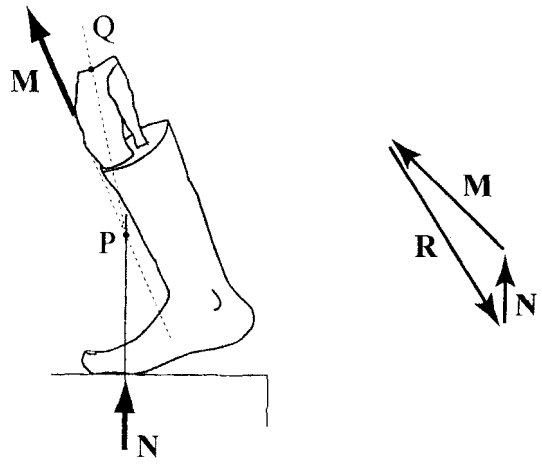
Спать надо только на такой кровати, которая сохраняет и поддерживает естественные изгибы спины, причем кровать не должна быть ни слишком жёсткой, ни слишком мягкой. Некоторые физические упражнения на растяжку спины показаны на рис. 2.45. Как вы думаете, у кого в первую очередь возникнут поясничные боли? Какое будущее ждет тех, кто часами сидит за компьютером и не занимается спортом?

Таблица 2.4. Значение междискового давления для разных поз и физических нагрузок относительно величин при ненапряженной вертикальной стойке [80, 83, 92].

Поза и действие	%
Покой	
Лёжа на спине	20
Лёжа на боку	24
Лёжа лицом вниз	22
Лёжа лицом вниз с выпрямленной спиной, опираясь на локти	50
Стоя расслаблено	100
Стоя, согнувшись вперёд	220
Сидя расслаблено, без опоры спины	92
Сидя с активно выпрямленной спиной	110
Сидя с максимальным наклоном вперёд	166
Сидя с наклоном вперёд и локтями, опирающимися на бёдра	86
Сидя, сутулясь, на стуле	54
Движение	
Вставание со стула	220
Прогулка босиком или в теннисных кроссовках	106–130
Бег трусцой в обуви	70–180
Подъём по лестнице (1 ступенька за шаг)	100–140
Подъём по лестнице (2 ступеньки за шаг)	60–240
Спуск по лестнице (1 ступенька за шаг)	76–120
Спуск по лестнице (2 ступеньки за шаг)	60–180
Подъём тяжестей	
Подъём груза 20 кг без сгибания колен	460
Подъём груза 20 кг, сгибая колени и держа груз возле туловища	340
Удержание груза 20 кг возле тела	220
Удержание груза 20 кг на расстоянии 60 см от груди	360

2.3.5. Правило трёх сил

Рассмотрим комбинацию стопа–голень (рис. 2.46, *а*), которая является моделью для человека, идущего по лестнице. Существует три силы, действующие на эту изолированную систему.



а *б*

Рис. 2.46. Правило трёх сил применительно к нижней части ноги (*а*). Показаны сила реакции опоры **N**, сила мышцы **M**, действующая через надколенное сухожилие, точка *P* пересечения этих двух векторов и точка *Q*, в которой к большеберцовой кости приложена сила со стороны сустава. Векторная диаграмма правила трёх сил (*б*), где **R** обозначает силу, действующую на большеберцовую кость в точке *Q* со стороны сустава [76]

Сила реакции опоры **N** действует вертикально верх на переднюю поверхность стопы. Для медленного подъёма по лестнице её величина равна весу тела W_b. Это нормальная сила пытается повернуть голень по часовой стрелке вокруг коленки. Надколенное сухожилие передаёт эту силу **M** на четырёхглавую мышцу бедра (рис. 2.46), которая пытается вызвать вращение в обратную сторону. Эта сила направлена вдоль сухожилия, а направление этого сухожилия известно. Существует также сила реакции **R**, прилагаемая мыщелками бедренной кости на верхнюю часть большеберцовой кости (точка *Q*, как показано на рис. 2.46). Для решения этой двумерной задачи мы располагаем тремя уравнениями (два для баланса сил по двум осям координат и одно для баланса моментов вращения), с помощью которых надо определить три неизвестные величины: модули векторов **M** и **R**, а также направление вектора **R**. Эта задача тривиальна и может быть решена прямым методом (как мы делали ранее). Вместе с тем, существует

графическое решение, названное правилом трёх сил, которое наглядно показываем некоторые нюансы проблемы и ее решения. Для простоты пренебрежем массами ноги и ступни.

Продолжим векторы **N** и **M** до пересечения в точке *P*. Если мы выберем ось для подсчета моментов вращения так, что она проходит через эту точку перпендикулярно плоскости страницы, то момент этих двух сил равен нулю (плечи сил нулевые). Так как в статическом (квазистатическом) равновесии суммарный момент вращения равен нулю, то вектор силы реакции **R** тоже должен проходить через точку *P*. Значит, вектор **R** направлен вдоль линии *QP*. Поскольку направление векторов **M** и **R** теперь известны, мы можем поместить их в начало и в конец вектора **N**, соответственно (рис. 2.46, *б*) – так, как если бы мы складывали векторы **M** и **R**. Теперь можно найти точку пересечения этих векторов (до сих пор мы знали только их направления, а на этом этапе узнаем длину каждого вектора от начала и конца вектора **N** до указанной точки пресечения). Обратите внимание, что сумма всех трех векторов равна нулю (поскольку они образуют замкнутый треугольник), так что суммарная проекция всех сил на любое направление (*x*, *y*) тоже равна нулю. Значит, условие баланса сил выполнено. Построив треугольник, мы получили всю необходимую информацию.

Заметим, что во время ходьбы сила реакции, действующая на колено, примерно равна (3 – 4) W_b [82], причем она становится намного больше при подъёме по лестнице.

2.3.6. Мультисегментное моделирование

Во многих случаях при моделировании условий равновесия или движения тела важную роль играют сразу несколько его частей. Так, анатомическая структура ноги может быть смоделирована тремя сегментами, описывающими бедро, голень и стопу (рис. 2.47). На каждом сегменте этой модели указаны величина массы (*m*), положение его центра масс и величина момента инерции (*I*). В эту модель включены три сустава (цилиндрического типа – подобные дверной петле), расположенные между тазом и бедром, бедром и голенью, а также между голенью и стопой. Каждый сустав нарисован в виде открытого кружка. В модель можно добавить силы мышц и силы реакции, действующие на суставы и другие части ноги (например, силу реакции опоры со стороны пола). Балансы сил и вращающих моментов можно составлять как для индивидуального сегмента, так и для всей ноги. (Подобный подход мы уже применяли при изучении равновесия всего тела, а затем только ноги, связанной с телом в тазобедренном бедренном суставе).

Анализируя каждый индивидуальный сегмент модели, мы можем рассматривать его как свободное тело (рис. 2.48). В этом примере силы реакции в каждом суставе обозначены вектором **R** с индексом. По третьему закону Ньютона

эти силы, действующие на сочлененные половинки сустава, равны по величине и противоположны по направлению (см. проекции сил реакции $\mathbf{R}_2$ для коленного сустава, рис. 2.48). В модель можно добавить силы, развиваемые каждой мышцей или группой мышц. Эти силы приложены к точкам истока и прикрепления мышц, причем они равны по модулю и противоположны по направлению (снова третий закон Ньютона). Этому вопросу посвящена задача 2.37. На рис. 2.48 изображена диаграмма сил для элементов трехзвенной модели, в которой каждое звено (сегмент) рассматривается как свободное тело. На диаграмме также показан суммарный момент вращения M вокруг каждого сустава.

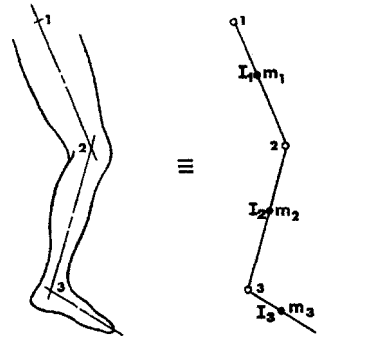


Рис. 2.47. Взаимоотношение между анатомией ноги и трехсегментной моделью бедра,

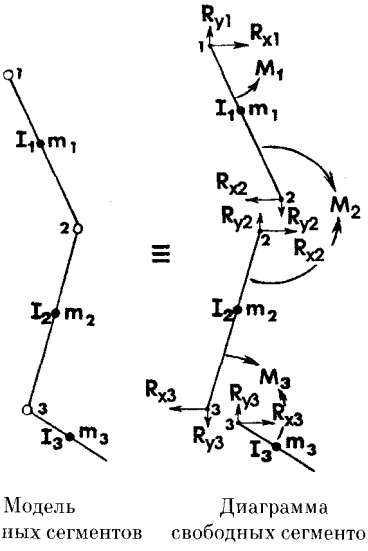


Рис. 2.48. Расчет модели связанных сегментов (бедро, голень и стопа) путем анализа сил и моментов каждого звена, рассматриваемого как свободное тело [95]

2.4. ТАКТИЛЬНОЕ ЧУВСТВО

Тело «чувствует» силу. Это чувство называется тактильным (чувство прикосновения). Соматическая чувствительность включают в себя чувство прикосновения кожей (кожное чувство), чувство положения конечностей в пространстве (проприоцепция) и чувство движения конечностей (кинестезия). В коже есть сенсоры для восприятия прикосновения, температуры и боли [73].

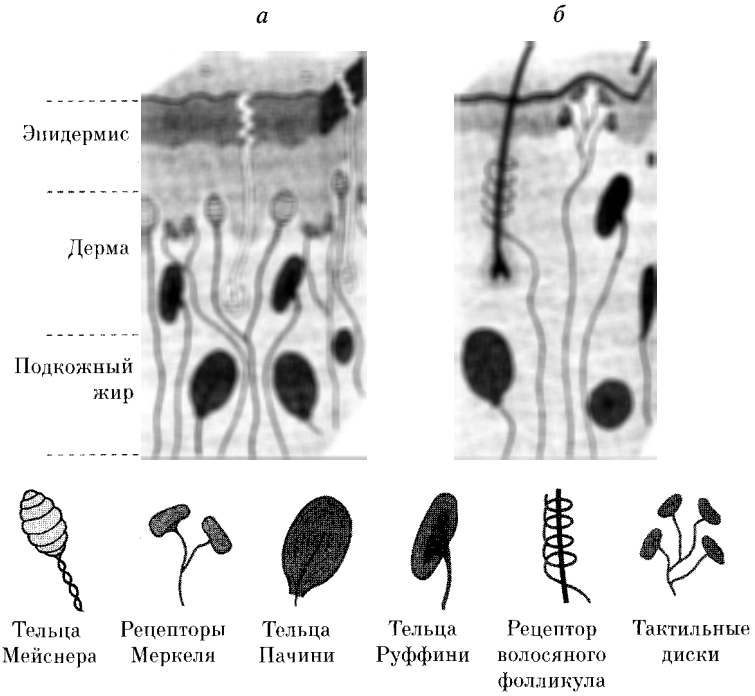


Рис. 2.49. Поперечный разрез через кожу без волос (*а*) и с волосами (*б*) с изображениями тактильных рецепторов [89]

В гладкой (лишённой волос) коже существуют тактильные рецепторы четырех типов (рис. 2.49), каждый из которых чувствует силы и смещения, изменяющиеся с разной частотой. Например, диски Меркеля расположены вблизи границы между эпидермисом (наиболее поверхностным слоем кожи) и дермой (слоем, лежащий под ним). Эти диски наиболее чувствительны к изменениям давления в пределах 0.3–3 Гц. Другие рецепторы расположены глубже в дерме. Тельца Мейснера «чувствуют» лёгкое постукивание с частотой 3–40 Гц, которое воспринимается как дрожь. Тельца Руффини реагируют на быстрые вибрации 15–400 Гц, вызванные растяжением кожи или движением суставов (воспринимается как жужжание). Тельца Пачини возбуждаются быстрыми вибрациями

в диапазоне от 10 до 500 Гц. Эти рецепторы есть и в волосистой коже, причем они возбуждаются при движении волос.

Пространственная плотность механорецепторов кожи варьирует от 25/см^2 на кончиках пальцев до 0.02/см^2 на спине [66]. Движение волос на волосистой коже вносит свой вклад в тактильную чувствительность наряду с рассмотренными выше четырьмя видами рецепторов. Механизм превращения механических стимулов в электрические сигналы обсуждается в главе 12.

В коже также есть два вида рецепторов к температуре. Тепловые терморецепторы повышают частоту разрядов при нагревании, а холодовые — при охлаждении. Эти рецепторы нечувствительны к механической стимуляции. Тепловые рецепторы реагируют на изменение температуры от 30 до 48°С, причем область их наибольшей чувствительности приходится на температуру около 44°С. Напротив, холодовые рецепторы реагируют на изменение температуры от 20 до 45°С и лучше всего «чувствуют» температуру около 30°С. Каждый квадратный сантиметр кожи содержит 5–10 температурных рецепторов. Работа терморецепторов лежит в основе регуляции и контроля температуры тела (глава 13).

Болевые рецепторы (ноцицепторы) кожи реагируют на чрезмерное давление, экстремальные температуры и агрессивные химические агенты — то есть на такие воздействия, которые могут повредить кожу. Некоторые болевые сигналы передаются в мозг с большой скоростью (до 30 м/сек) по миелиновым нервным волокнам (глава 12). Другие болевые рецепторы сообщают о длительном болевом воздействии. Они посылают нервные импульсы с очень медленной скоростью (не выше 2 м/сек) по безмиелиновым нервным волокнам.

Согласно закону Стивенса ((1.6) и табл. 1.15), зависимость силы восприятия стимула от его интенсивности сублинейны для вибрации, слабо супралинейны для давления на ладонях при поднятии тяжестей, существенно супралинейны для нагревания и линейны для охлаждения.

Одна из задач главы 7 (задача 7.14, рис. 7.24) предлагает использовать тактильное чувство для оценки внутреннего давления в эластичном сосуде. Это пример *пальпации*, который используется руками врача для исследования частей тела при медицинском обследовании. Кроме того, врач может простукивать тело пациента, что в диагностике называется *перкуссией*. В диагностике применяют и выслушивание собственных звуков тела (*аускультация*, глава 10).

2.5. ОБЗОР ЕДИНИЦ СИЛЫ И ДАВЛЕНИЯ

2.5.1. Сила

Мы должны ясно понимать, в каких единицах следует измерять силу (табл. 2.5). В метрической системе СИ это ньютоны (Н), а в системе СГС — дины. В технике широко используют систему СИ. В Европе в медицинской ли-

тературе также принята система СИ. Исключения составляет Великобритания, где еще можно встретить архаизмы — фунты, футы и дюймы. В этой книге мы стараемся измерять силу в ньютонах (система СИ), но иногда в нашу книгу заходят тени прошлого с фунтами и дюймами (см. приложение А).

Один килограмм (*кг*) массы (*m*) на уровне моря весит 9.8 Н (ньютона) или 2.2 фунта. Это следует из величины ускорения свободного падения и второго закона Ньютона:

$$F = mg. \qquad (2.47)$$

Таблица 2.5. Единицы силы.

1 Н = 1 кг-м/сек^2
1 Н = 10^5 дин
1 Н = 0.225 фунта (≈ 2/9 фунта)
1 фунт = 4.45 Н

Здесь $g = 9.8$ м/сек^2 — ускорение свободного падения, вызванное земным притяжением. В системе СГС масса 1 г имеет вес 980.7 дин, потому что в этой системе $g = 980.7$ см/сек^2. В английской системе единиц $g = 32.2$ фута/сек^2. Единица массы в Английской системе единиц равна 1 слуг = = 32.2 фунта. В школе учат не путать единицу массы 1 кг с единицей силы 1 кг (эта распространенная бытовая единица силы веса является внесистемной).

2.5.2. Давление

Концепцию давления мы подробно рассмотри позже. Давление (P) есть сила, действующая на единицу площади. Кроме того, эту же величину называют напряжением, когда рассматривают силы не только на поверхности тела, но и внутри него (табл. 2.6). Для напряжения всегда указывают направление действия силы (то есть, напряжение является векторной величиной). Напротив, термин «давление» чаще применяют в тех ситуациях, когда направление не имеет особого значения — например, для гидростатического давления (одинаково по всем направлениям). Итак, единица напряжения σ — это единица силы, делённая на единицу площади. Поскольку работа равна произведению силы на расстояние, то единица давления выражает и единицу плотности энергии (энергия/объём, см. Приложение А).

В системе СИ единицей давления служит Паскаль (Па), где 1 Па = 1 Н/м^2. Во многих случаях мы будем пользоваться внесистемной единицей давления Н/мм^2, которая совпадает с МПа (мегапаскаль). В литературе до сих пор можно встретить фунт/квадратный дюйм.

Эти единицы не зависят от величины ускорения свободного падения g (то есть от планеты, на которой мы случайно оказались). Напротив, некоторые единицы давления специфичны для планеты Земля (например, давление воздуха на уровне моря при температуре 0°C равно 1 атмосфере). Столб жидкости плотностью ρ и высотой h оказывает давление на дно сосуда равное

$$P = \rho g h. \qquad (2.48)$$

Это тоже самое, что и (2.47), если обе части разделить на площадь столба A, потому что $P = F/A$ и $m = \rho \times$ объём $= \rho Ah$. На уровне моря при 0 ^{0}C столб атмосферного воздуха оказывает давление в одну атмосферу (1 атм). Такое же давление оказывает столб ртути (Hg) 760 мм или столб воды 1033 см. Единицы мм рт. ст. или см H_2O (см вод. ст.) широко применяются в медицине. При пересчете давления на другие единицы, высоту столба надо умножать на плотность ртути $\rho_{Hg} = 13.6$ г/см^3 или плотность воды $\rho_{H20} = 1.0$ г/см^3, а затем уже на g. Заметим, что $\rho_{крови} \approx 1.0$ г/см^3.

Таблица 2.6. Единицы измерения давления

1 Н/м^2 = 1 Па = 9.87×10^{-6} атм = 0.0075 мм рт. ст. = 0.102 мм H_2O
1 Н/мм^2 = 10^6 Н/м^2 = 10^6 Па = 1 МПа = 145 psi (фунт на кв. дюйм) = 9.87 атм ~ 10 атм
1 psi = 0.0069 Н/мм^2 = 6894.8 Н/м^2 (Па) = 1/14.7 атм = 0.068 атм
1 бар = 10^5 Н/м^2 (Па) = 0.1 Н/мм^2 ~ 1 атм
1 атм = 1.013×10^5 Па = 1.013 бар = 0.103 Н/мм^2 (МПа) = 14.7 psi = 760 мм рт. ст. = = 29.9 дюйм рт. ст. =1.033 смH_2O = 407 дюйм H_2O
1 мм рт. ст. = 0.00132 атм = 133 Н/м^2 = 13.6 ммH_2O
1 ммH_2O = 0.1 смH_2O = 9.68×10^{-5} атм = 9.81 Н/м^2 (Па) = 0.0735 мм рт. ст.
1 кг (единица силы)/см^2 = 9.8 Н/см^2

Примечание. Как правило, мы будем использовать МПа (Мега Паскаль) = (Н/мм^2), но время от времени встретим и другие единицы (например, мм. рт. ст. при обсуждении давления крови).

Давление крови чаще всего измеряют в мм рт. ст., например, как 120/80. Это означает, что систолическое и диастолическое давления составляют, соответственно 120 и 80 мм рт. ст. Давление воздуха внутри тела человека (например, в лёгких) иногда выражают в см или дюймах водяного столба, потому что его величина мала, так что внесистемными единицами пользоваться гораздо удобнее, чем системными. В физиологии давление часто соотносят с атмосферным давлением: например, давление крови 120 мм рт. ст. означает, что действительное давление в крови превышает атмосферное давление (1 атм = 760 мм рт. ст.) на эту добавочную величину (называемой иногда манометрическим давлением).

Удивительно, что единица давления 1 атм, привязанная к земным условиям, практически идентична с универсальной единицей 1 бар (не зависящей от планеты), так что 1 атм = 1.013 бар.

2.6. РЕЗЮМЕ

Баланс сил и моментов вращения в суставах человека (например, в плечевом) можно анализировать подобно тому, как это делают в физике для рычагов. Равновесие частей тела может быть проанализировано с помощью

изучения сил, развиваемых гравитацией, мышцами и реакцией опоры в целом теле или его частях. Мышечные силы и внутренние силы реакции могут превышать вес тела, как это видно из анализа сил в бедре и пояснице, что может иметь серьёзные последствия для здоровья.

ЗАДАЧИ

Статика: рычаги и плечи сил

2.1. Человек удерживает груз в руках, вытянутых горизонтально, используя свои дельтовидные мышцы для уравновешивания груза возле своего плечевого сустава. Какой тут тип рычага? Нарисуйте эскиз и обозначьте на нем этот рычаг.

2.2. Человек удерживает самого себя в наклонном положении, упираясь в пол выпрямленными руками. Рассмотрите одну руку, проведя ось вращения через кисть на полу. Участвуют ли в поддержании равновесия бицепсы или трицепсы плеча? Какой тут тип рычага? Нарисуйте эскиз и обозначьте на нем этот рычаг.

2.3. Для каждого из следующих типов рычагов определите его вид и покажите на эскизе точки приложения силы, точку опоры и нагрузку:
(*а*) Резка бумаги с помощью ножниц.
(*б*) Удержание тачки.
(*в*) Подъём небольшого предмета с помощью пинцетов.

2.4. Проанализируйте баланс сил по направлениям x и y и баланс моментов вращения относительно оси z для предплечья руки в положении плеча вертикально вверх и горизонтального положения предплечья длиной 35 см (рис. 2.9). Как и в модели 1 (раздел 2.3.1) пренебрегите весом предплечья и мышц. В модели 1 благодаря удачному выбору оси вращения мы не включали в анализ силу реакции **N** (с компонентами N_x и N_y) в суставе. Теперь действие силы реакции на сустав должно быть явно включено в анализ. Пусть бицепсы прикреплены в четырёх сантиметрах от точки вращения под углом θ к предплечью. При $\theta = 75^\circ$ найдите силу мышц M и величину силы реакции в долях веса тела W, а также угол силы реакции к горизонтальной оси.

Статика для бедра и ноги

2.5. Что можно сказать о росте человека с помощью рис. 1.15, если его нога изображена на рис. 2.17?

2.6. Покажите, каким образом размеры на рис. 2.16 должны быть изменены для человека с тростью (рис. 2.20).

2.7. Изучая силы, действующие на бедро во время равновесия, у человека, стоящего на одной ноге, мы предположили, что эффективный угол силы приводящих мышц бедра по отношению к оси x был одним и тем же (70°) для случаев человека с тростью и без нее. Получили ли бы мы существенно другие результаты, если бы использовали разные величины этого угла для рассматриваемых случаев?

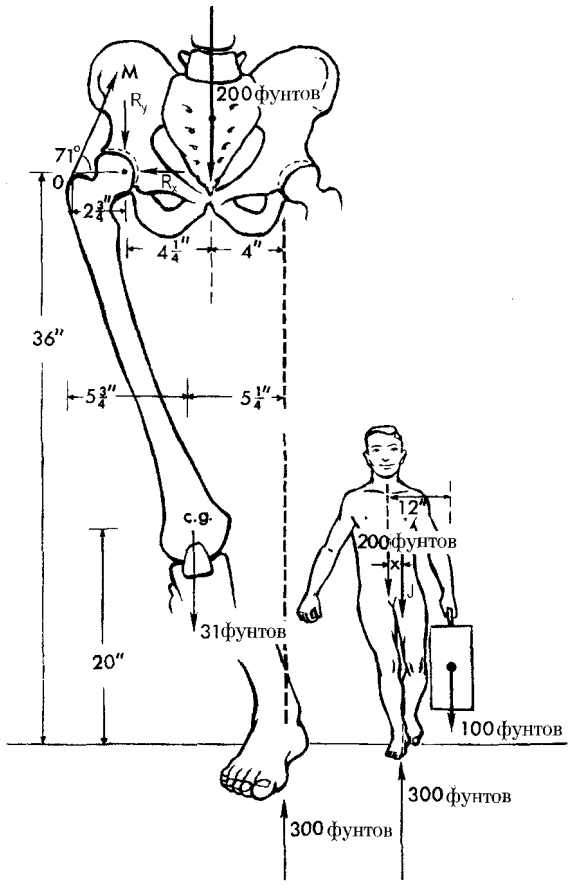


Рис. 2.50. Силы, действующие на бедро и головку бедренной кости во время стояния человека на одной ноге и поднимающего груз с другой стороны [75]. К задаче 2.8

2.8. Человек весом 200 фунтов стоит на правой ноге и держит чемодан весом 100 фунтов в своей левой руке. Центр масс чемодана лежит в 12 футах от центра масс человека (рис. 2.50).

(*а*) Показать, что положение стопы (как показано на рисунке) не приводит к моменту вращения его тела.

(*б*) Анализируя равновесие правой ноги, найдите силу (модуль и направление вектора), действующую на головку опорного бедра, а также силу отводящих мышц бедра.
(*в*) Сравнить ваши ответы в вариантах (*а*) и (*б*) с теми, что было установлено для человека, не держащего груз, с опорой и без опоры на трость (W_b = 880 Н = 200 фунтов). Действительно ли силы в этой задаче больше, чем для человека весом 300 фунтов (с тростью и без нее)? Почему? (Угол приложения силы мышц ноги и ее масса лишь незначительно отличаются от соответствующих параметров предыдущей задачи).

2.9. Перерисуйте рис. 2.50, расставив все расстояния и силы в метрических единицах. Снова решите задачу 2.8.

2.10. Рассчитайте силу отводящих мышц бедра для человека, стоящего симметрично на двух ногах, как функцию от расстояния между стопами. Для какого положения ступней эта сила равна нулю?

2.11. В арабской позиции первоначально вертикально стоящая гимнастка выбрасывает одну ногу назад и вверх, не сгибая ее (масса ноги $m_{\text{нога}}$). Далее она сдвигает голову и туловище вперёд (их общая масса равна $m_{\text{туловище+голова}}$), перемещая прямые руки назад и вверх (масса каждой руки $m_{\text{рука}}$). Указанные части тела образуют острые углы $\theta_{\text{нога}}$, $\theta_{\text{туловище+голова}}$ и $\theta_{\text{рука}}$ к горизонту. Центры масс выпрямленной ноги и вертикально уравновешенной ноги ($x_{\text{выпрямленная нога}}$ и $x_{\text{уравновешенная нога}}$) находятся позади вертикали, проведенной из центра масс в средне-сагиттальной плоскости. Напротив, центр масс верхней части тела (торс, голова и руки) обозначен как $x_{\text{верхняя часть тела}}$ и расположен кпереди от этой вертикальной линии (так что все расстояния являются положительными). По достижении этой арабской позиции центр масс гимнастки снижается вертикально вниз от уровня $y_{до}$ до уровня $y_{\text{после}}$.
(*а*) Нарисуйте диаграмму, показывающую гимнастку до и после этого манёвра.
(*б*) Найдите равновесные условия с учетом указанных масс и расстояний. Совет: проанализируйте момент вращения вокруг центра масс гимнастки в арабской позиции. Вкладом рук можно пренебречь. Почему? Кстати, часть приведенной информации может не понадобиться.
(*в*) Предположим, что рост гимнастки 1.49 м, а ее масса равна 38 килограммам. Далее, пусть руки и ноги гимнастки направлены под углом 30° к горизонтали. Под каким углом к горизонту находится её туловище? Считайте, что антропометрические отношения у гимнастки совпадают с параметрами стандартного человека.

2.12. Решите задачу 2.11, *в*, если свободная нога гимнастки горизонтальна, а ее руки вертикальны (позиция для оваций).

2.13 (*а*) Рассчитайте момент вращения для ныряльщицы массой m_b относительно оси, проходящей через её пальцы ног (нормаль к сагиттальной плоскости), когда она находится на доске для прыжка и наклоняется вперёд перед нырянием, так что вертикальная ось, проходящая через её центр масс, находится на расстоянии x кпереди от её пальцев ног.

(*б*) Пусть рост ныряльщицы равен H, а ее тело соответствует параметрам, представленным в главе 1. Рассчитайте момент вращения, действующий на ныряльщицу, если она выпрямила тело и вытянула руки параллельно туловищу. Считайте, что её тело совершенно ровное (лежит в одной плоскости). Изменением позы, связанным с переносом тяжести со стоп на пальцы ног, пренебречь.

(*в*) Пересчитайте эту задачу, если руки находятся вдоль боков. Как изменится момент вращения по сравнению с тем, который был в варианте (*б*)?

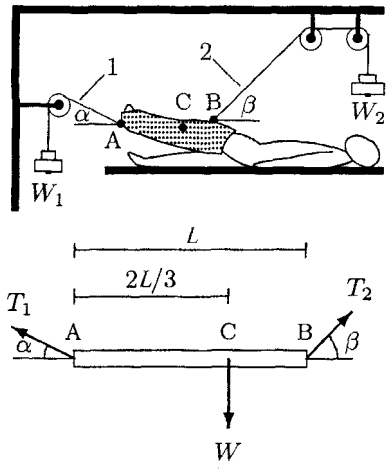


Рис. 2.51. Устройство Руссела для вытяжки при трещинах и переломах костей [86]. К задаче 2.14

2.14. Прибор Руссела для вытяжки конечности при трещинах и переломах используют для стабилизации ноги (рис. 2.51). На этом рисунке внизу изображена соответствующая диаграмма сил [86]. Ногу стабилизируют двумя грузами W_1 и W_2, прикреплёнными к ноге тросиками. Нога и гипсовая повязка имеют общий вес $W_1 = 300$ Н, причем центр масс находится на расстоянии 2/3, считая от левого конца. Трос для груза W_2 образует угол $\beta = 45^\circ$ к горизонтали. Для состояния равновесия найдите натяжение тросов T_1 и T_2, а также угол α, который образует трос груза W_1 с горизонталью.

Статика плеча, колена, лодыжки и челюсти

2.15. Благодаря дельтовидной мышце, вы можете держать вашу руку вытянутой (рис. 2.52). Диаграмма сил для этого положения показана на рис. 2.53. С помощью трех условий равновесия определите натяжение T, которое необходимо развить дельтовидной мышце, чтобы соответствовать условиям этого равновесия. Найдите вертикальную и горизонтальную компоненты силы, которая действует на лопатку. Считайте, что вес плечевой кости составляет $mg = 8$ фунтов. Дельтовидная мышца прикреплена к этой кости под углом $\alpha = 17^\circ$ [65].



Рис. 2.52. Дельтовидная мышца во время поднятия груза в вытянутой руке [65]. К задаче 2.15

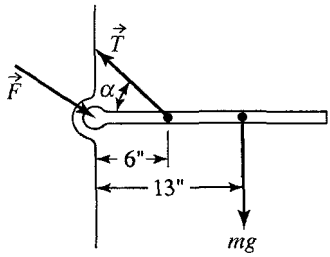


Рис. 2.53. Диаграмма сил, развиваемых дельтовидной мышцей, грузом и реакцией в суставе во время подъёма груза на вытянутой руке [65]. К задаче 2.15

2.16. Решите более общую задачу о плече с учетом груза в руке (рис. 2.21). Найдите силы M, R и угол β. Определите проекции силы мышцы **M** на оси x и y, амплитуду силы реакции **R** в суставе и угол, под которым она направлена, для следующих параметров: $a = 15$ см, $b = 30$ см, $c = 60$ см, $\theta = 15^\circ$, $W = 40$ Н и $W_0 = 60$ Н.

2.17. (*а*) Гимнаст массой m_b висит на кольцах с выпрямленным телом и вытянутыми горизонтально руками, которые держат кольца. Каждое кольцо подвешено на верёвке с натяжением T, которая образует острый угол θ с рукой гимнаста. Кольца разведены на расстояние d. Рассчитайте T и θ. Считайте задачу симметричной.

(*б*) Считая $m_b = 600$ Н, $\theta = 75^\circ$ и $d = 1.8$ метра, определите T [74].

2.18. Выведите соотношения (2.34)–(2.36) для равновесия голени с учетом веса лодыжки.

2.19. Определите угол между ногой и силой реакции в коленном суставе для условий, изложенных в разделе 2.3.3 для рис. 2.23.

2.20. Определите зависимость силы растяжения надколенного сухожилия и силы реакции в коленном суставе от веса лодыжки и угла наклона ноги (рис. 2.23). Вес ноги считайте известным. Какую пользу для физических упражнений приносят изменение веса лодыжки и угла наклона ноги?

2.21. Рассмотрим равновесие стопы во время приседания человека весом 200 фунтов. При равновесии сила мышцы приложена к Ахиллову сухожилию, сила реакции действует со стороны большеберцовой кости, а вертикальная сила реакции опоры приложена со стороны пола (рис. 2.54). Для простоты пренебрежём весом стопы. Зададим угол $\alpha = 38^\circ$.
(*а*) Почему нормальная сила со стороны пола равна «всего лишь» 100 фунтов?
(*б*) Найдите величину напряжения T Ахиллова сухожилия, величину и направление силы реакции **F**.

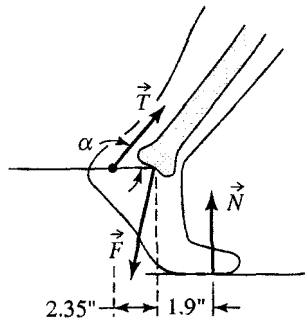


Рис. 2.54. Силы, действующие на стопу во время приседания [65]. К задаче 2.21

2.22. Тема задачи 2.21 соответствует рассмотрению сил, действующих на стопу, приведенному в главе 3. Там мы предположим, что все силы параллельны или антипараллельны друг другу, а также перпендикулярны к планке рычага. Всегда ли это обосновано? Почему?

2.23. Решите задачу 2.21 с учетом массы ступни. Расстояние от нижнего конца большеберцовой кости до пола составляет 4 дюйма, а центр массы стопы лежит на половине расстояния от этого конца кости до пола. Используйте данные о весе стопы, приведенные в главе 1.

2.24. В позиции приседания голень удерживается в равновесии благодаря действию надколенной связки, которая прикреплена к верхней части большеберцовой кости и проходит через коленную чашечку. На рис. 2.55 показаны силы **N**, **R** и **T**, действующие на голень. Если голень находится в состоянии равновесия, определите величину силы натяжения **T** связки коленной чашечки, а также направление и величину **R**. Считайте, что натяжение приложено к точке, находящейся непосредственно под точкой действия силы **R**. Нормальную силу реакции опоры оцените в 100 фунтов (половина веса тела), а вес ноги $W_{ноги}$ — в 20 фунтов. Угол $\alpha = 40^{\circ}$ (для ноги, наклоненной под углом 45°). [65].

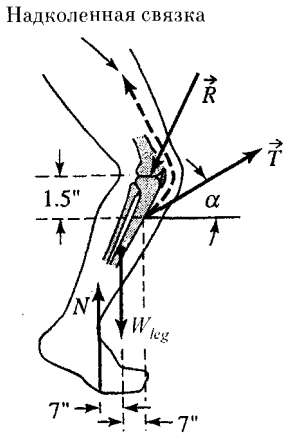


Рис. 2.55. Силы, действующие на голень во время приседания [65]. К задаче 2.24

2.25. Выведите условия равновесия коленной чашечки (2.37) и (2.38).

2.26. Выведите условия равновесия стопы (2.39) и (2.40).

2.27. На обеих челюстях в латеральном направлении от средней линии у нас расположено по восемь зубов: два резца (*incisor*), один клык (*canine*), два малых коренных (*bicuspid*, их также называют премолярами) и три моляра (*molar*, причем последний моляр называют зубом мудрости). (Порядок расположения зубов легко запомнить по их акрониму ICBM – точно такому же, как и для *Intercontinental Ballistic Missiles*, т. е. «Межконтинентальные Баллистические Ракеты»). Латеральное расстояние от височно-нижнечелюстного сустава до точек прикрепления жевательных мышц, первых малых коренных зубов и центральных резцов соответственно $0.4L$, L и $1.2L$.

(*a*) Какой тип рычага включается при откусывании и жевании с помощью жевательных мышц?

(*б*) Для откусывания в состоянии равновесия с помощью жевательной мышцы с силой 1625 Н покажите, что сила, действующая на первый из малых коренных зубов, равна 650 Н. Считайте, что к центральным резцам никаких сил не приложено [67]. Нарисуйте диаграмму сил.
(*в*) Теперь предположите, что к первым малым коренным зубам никаких сил не приложено. Покажите, что на центральные резцы действует сила 540 Н и нарисуйте диаграмму сил для этого случая.

2.28. Когда вы откусываете яблоко только резцами, вы прикладываете к яблоку силу 650 Н. Если вы кусаете яблоко только малыми коренными зубами, вы развиваете силу 540 Н. Найдите давление, оказываемое на яблоко в обоих случаях, если площади эффективного контакта для резцов и малых коренных зубов равны, соответственно, 5 мм^2 и 1мм^2.

Равновесие спины

2.29. При анализе наклона позвоночника мы допускаем, что вес туловища (выше бёдер, исключая руки и голову) равен $W_1 = 0.4W_b$, а вес рук и головы равен $W_2 = 0.2W_b$. Почему это разумно?

2.30. Рассмотрим женщину ростом 1.6 м и массой 50 кг.
(*а*) Рассчитайте силу реакции, действующую на нижний позвонок, и силу мышцы, выпрямляющей спину, когда женщина стоит вертикально или сгибается вперёд под углом 60^0 (угол 30^o к горизонтали).
(*б*) Пересчитайте эти силы для случая, когда женщина беременна. Допустим, что при беременности масса её туловища увеличилась на 15 кг, но положение центра масс туловища осталась тем же.
(*в*) Считайте, что силы в варианте (*б*) эквивалентны тем, что возникают у небеременной женщины, поднимающей груз. Каков вес этого груза?

2.31. Опишите конструкцию спинки стула, которая может приводить к боли в пояснице, а также такую, которая облегчит эти боли и создаст комфортную опору пояснице.

2.32. Мы показали, что когда сила, действующая на пояснично-крестцовый межпозвоночный диск, увеличивается с 0 до 2400 Н, то толщина диска уменьшается на 20%, а его радиус r увеличивается на 10%. Если мы учтем, что в действительности нагрузка на диск для вертикально стоящего человека равна 530 Н (а вовсе не нулю), то как реально изменяются размеры диска, когда человек нагибается вперёд на угол 30^o? Как изменится ответ, если человек в этом положении возьмет груз весом 550 фунтов?

2.33. *Почему труднее поднимать объёмные вещи?* Пусть грузчик поднимает прямоугольный пакет массой 20 кг перед собой, так что ближняя сторона пакета касается его живота. По горизонтали расстояние от пояснично-крестцового межпозвоночного диска грузчика до передней брюшной стенки 20 см. Рассчитайте вращающие (сгибающие) моменты (Н-м) у центра масс диска, вызванные подъемом груза, приняв, что толщина пакета составляет 20 или 40 см [83]. Нарисуйте диаграмму сил для этих двух случаев. Остальные размеры пакетов одинаковы. Груз в пакетах распределен равномерно. Как эта задача показывает, что размеры поднимаемого объекта влияют на нагрузку поясничного отдела спины?

2.34. *Почему лучше стоять прямо, когда вы держите тяжелый предмет?* Пусть человек удерживает предмет весом 20 кг в двух случаях: когда он стоит прямо или в согнутом состоянии. Масса туловища человека (все, что выше его пояснично-крестцового межпозвоночного диска) составляет 45 кг. В вертикальном положении центр масс туловища находится на расстоянии 2 см кпереди от его диска, а центр масс груза – на расстоянии 30 см кпереди от того же диска. При наклоне центр масс туловища находится в 25 см кпереди от его диска, а объекта — в 40 см от его диска. Начертите диаграмму сил для этих двух случаев. Рассчитайте сгибающие моменты относительно центра масс диска, вызванные удержанием груза для случаев, когда человек стоит прямо и когда он наклоняется [83]. Каким образом эта задача показывает, что наклон во время подъёма предметов влияет на нагрузку поясничного отдела спины?

2.35. *Почему лучше поднимать предметы с согнутыми ногами и держать груз поближе к себе?* Пусть масса тела человека над пояснично-крестцовым межпозвоночным диском (масса туловища) составляет 45 кг. Рассмотрим три случая наклона этого человека с грузом. В первом случае человек прижимает к себе груз массой 20 кг и наклоняется вперед с прямыми ногами. При этом центр масс его туловища (по горизонтали) находится на расстоянии 25 см кпереди от диска, а центр тяжести груза – на расстоянии 40 см кпереди от его диска. Во втором случае колени согнуты, груз прижат. Центр масс туловища находится на расстоянии 18 см спереди от межпозвоночного диска, а центр масс груза — на расстоянии 35 см кпереди от его диска. В третьем случае колени согнуты, груз отодвинут от тела. Центр масс туловища находится на расстоянии 25 см кпереди от диска, а центр масс груза — на расстоянии 50 см кпереди от диска. Нарисуйте диаграмму сил для этих трёх случаев. Рассчитайте вращающие моменты относительно центра масс диска человека для этих трёх способов поднятия груза [83]. Какой способ самый плохой? Как эта задача показывает, что положение человека, поднимающего груз, влияет на нагрузку поясничного отдела спины?

2.36. На рис. 2.56 показано положение тела во время расчистки снега лопатой. Представим себе, что человек замер в положении равновесия.

(*а*) Считая, что лопата и её содержимое имеют массу 10 кг с центром масс, удаленным от поясничного позвонка на расстояние 1 м, найдите момент вращения относительно этого позвонка.

(*б*) Считая, что мышцы спины расположены на расстоянии 5 см от центра диска, найдите величину и направление силы этих мышц, необходимых для поддержания равновесия.

(*в*) Найдите силу, действующую на межпозвоночный диск.

(*г*) Если мышцы брюшного пресса у человека сильные и могут развить определенную силу, направленную вверх, снизит ли это силу мышцы спины и давление на диск? Почему?

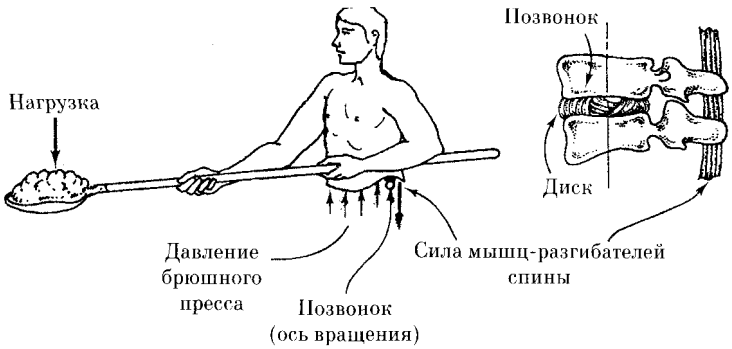


Рис. 2.56. Расчистка снега [71]. К задаче 2.36

Мультисегментное моделирование

2.37. (*а*) На рис. 2.57 показаны результирующие силы шести групп мышц ноги. С помощью этого рисунка составьте эскиз мультисегментной модели ноги. Для каждого сегмента модели покажите центр масс и силы реакции, действующие со стороны сустава и опоры (пола).

(*б*) Введите все расстояния и углы, необходимые для анализа условий равновесия в сагиттальной плоскости для сил и моментов вращения. Для каждого сегмента обозначьте расстояния, начиная с проксимального конца. Введите обозначения для углов между мышцами и костями. Отметьте их в стиле рис. 2.57, стараясь для простоты расчетов вводить в модель только острые углы.

(*в*) Напишите уравнение баланса равновесных сил и моментов вращения для каждого из сегментов.

(*г*) Для каждого из полученных равновесных условий просуммируйте три родственных уравнения (например, только уравнения для баланса моментов вращения

для бёдер, голени и стопы). Покажите, что полученные два уравнения (баланс сил и моментов вращения) справедливы для равновесия ноги, рассматриваемой как единая жесткая структура.



Рис. 2.57. Упрощенная диаграмма результирующих сил шести мышечных групп ноги [77]. К задаче 2.37

Чувство прикосновения

2.38. (*а*) Человек весом 50 кг стоит на кончиках своих пальцев. Считая, что каждый палец имеет площадь контакта с землёй 1 см^2, определите давление на кончик каждого пальца.
(*б*) Рецепторы каких типов реагируют на это давление?

ГЛАВА 3 ДВИЖЕНИЕ

Наша следующая тема — движение человека. Начнем с неподвижно стоящего человека, а затем перейдем к ходьбе и бегу. Особым типом движения являются прыжки. Мы изучим вертикальный прыжок на месте, а также прыжки с разбегом — в высоту, в длину и в высоту с шестом. Мы построим модель бросания мяча и затем рассмотрим соударения тела человека с другими объектами, а также удары, вызываемые телом человека. В каждом случае мы будем задаваться вопросом: «*Что делает человеческое тело? Что оно может делать? Как потенциальные возможности человеческого тела преобразуются в движения?*» В большинстве случаев мы уделим основное внимание механике самого тела, но в некоторых случаях мы рассмотрим систему, состоящую из тела человека и других тел, например, кроссовок, поверхности настила, мяча, или бейсбольной биты. Плавание мы обсудим несколько позднее (глава 7), когда пойдет речь о жидких средах.

В этой главе мы рассмотрим: (1) описание движения, то есть кинематику; (2) силы, вызывающие данное и последующее движение — динамику движения; (3) мышцы, создающие эти силы и (4) энергетику движения. Для тела человека важны как поступательные, так и вращательные движения. В разделе, посвященному хождению, мы рассмотрим периодическое движение маятника, включая необходимый краткий экскурс в теорию гармонических осцилляторов и вращательных движений. Главу 5 мы посвятим анализу работы мышцы.

Движение человека является очень важным разделом биомеханики. Подробный анализ многих движений, которые мы собираемся здесь рассмотреть, можно найти в замечательных книгах Alexander [99] и Hay [127].

3.1. КИНЕМАТИКА И МУСКУЛАТУРА

Описание движения при ходьбе, беге, езде на велосипеде и прыжках означает прослеживание изменений углов между тазом и бедренной костью, бедренной костью и голенью, голенью и стопой (рис. 3.1) [111]. (У разных авторов

могут отличаться условия, принимаемые при определении этих углов, от тех, что показаны на данном рисунке.) Мы считаем, что угол в бедренном суставе лучше измерять относительно оси тела, так как при беге тело обычно наклонено вперед; этот угол отличается от угла, измеренного относительно вертикали, которую иногда берут вместо оси тела. Три показанных на рисунке 3.1 угла соответствуют вращениям в сагиттальной плоскости (плоскости страницы на рис. 3.1) относительно тазобедренного, коленного и голеностопного суставов. Увеличение угла θ_{thigh} означает *абдукцию* (отведение) конечности, а его уменьшение — *аддукцию* (приведение) конечности, как на рисунках 1.9 и 1.10. Увеличение θ_{knee} означает сгибание, а его уменьшение — разгибание конечности. Увеличение θ_{ankle} соответствует *тыльному сгибанию* (*dorsiflexion*), а его уменьшение — *отгибанию подошвы* (*plantarflexion,* разгибание голеностопного сустава).

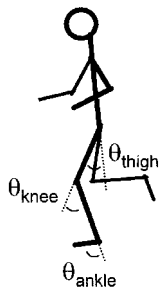


Рис. 3.1. Одна из принятых систем отсчета углов в тазобедренном, коленном и голеностопном суставах. Существуют и другие системы отсчета — например такие, в которых у гол в тазобедренном суставе отсчитывается относительно вертикали, а угол в лодыжке меньше указанного на 90° [150]

Тазобедренный сустав имеет три степени свободы вращения, как и шаровой шарнир (рис. 1.4). Сгибание–разгибание в сагиттальной плоскости вокруг медиолатеральной оси бедра (рис. 3.1, таблица 1.10) может иметь б льшую амплитуду, чем два других поворота (приведение-отведение вокруг антеропостериальной оси, а также повороты вокруг продольной оси бедра, направленные внутрь и наружу). Хотя последние два поворота не являются пренебрежимо малыми, в последующих рассуждениях мы их можем проигнорировать. Сгибание/разгибание в коленном суставе в сагиттальной плоскости вокруг медиолатеральной оси является примером поворота с одной степенью свободы (СС). Такой сустав (рис. 1.4) называется *цилиндрическим* (пример — дверная петля). В действительности, коленный сустав имеет три СС. Тем не менее, другие два поворота (наружу–внутрь вокруг продольной оси и отведение–приведение) не играют особой роли из-за малого размаха, связанного с ограниченными возможностями мягких тканей и костей коленного сустава. Представляющий для нас важность поворот в

Таблица 3.1. Мышцы, двигающие бедро (бедренная кость повернута относительно таза на угол θ_{thigh}). Подробности даны в [153, 170].

Мышца и область тела	Действие	Приблизительный источник / Точка прикрепления
Тазовый пояс		
Большая поясничная мышца[a)]	Сгибание бедра	Подвздошная кость/ Верх бедренной кости
Подвздошная мышца[a)]	Сгибание бедра	Подвздошная кость/ Верх бедренной кости
Передний сегмент бедра		
Гребешковая мышца	Сгибание и приведение бедра	Лобковая кость/ Верх бедренной кости
Длинная приводящая мышца	Приведение, поворот и сгибание бедра	Лобковая кость/ Верх бедренной кости
Короткая приводящая мышца	Приведение бедра	Лобковая кость/ Верх бедренной кости
Большая приводящая мышца	Приведение и поворот бедра	Лобковая кость, седалищная кость/Верх бедренной кости
Стройная мышца	Приведение бедра, сгибание голени	Лобковая кость/ Верх большеберцовой кости
Латеральный сегмент бедра		
Напрягатель широкой фасции	Помощь в сгибании бедра, отведение и поворот бедра	Подвздошная кость/ Верх большеберцовой кости
Задний сегмент бедра		
Большая ягодичная мышца	Разгибание и поворот бедра, стабилизация колена	Таз/Верхушка бедренной кости
Средняя ягодичная мышца	Отведение и поворот бедра	Подвздошная кость/БВ
Малая ягодичная мышца	Отведение и поворот бедра	Подвздошная кость/БВ
Грушевидная мышца	Поворот и отведение согнутого бедра	Крестец, подвздошная кость/ БВ
Внутренний запиратель	Поворот и отведение согнутого бедра	Запирательное отверстие /БВ
Наружный запиратель	Поворот бедра	Запирательное отверстие/ Верх бедренной кости
Четырехглавая бедренная мышца	Поворот бедра	Седалищная кость/БВ

БВ = большой вертел бедренной кости

[a)] подвздошно-поясничная мышца состоит из большой поясничной мышцы, подвздошной мышцы и малой поясничной мышцы.

лодыжке (голеностопный сустав) связан с разгибанием (отгибание подошвы) и сгибанием (тыльное сгибание). Рассмотренные три вида поворотов в сагиттальной плоскости составляют трехсегментную модель ноги, которая значительно сложнее рассмотренных ранее односегментных моделей рычагов (глава 2). Полная модель движения человека еще сложнее, поскольку она должна учитывать относительные повороты головы, рук и корпуса во время ходьбы и бега.

Кинематика занимается отслеживанием изменений углов в суставах во время ходьбы и бега. В этой книге мы рассматриваем повороты только в сагиттальной плоскости. Указанные выше три угла изменяются под действием сил, развиваемых группами мышц, представленных в таблицах 3.1–3.3. Некоторые из этих мышц изображены на рисунке 1.8 и 3.2–3.4. Более подробные сведения приведены в [170].

Таблица 3.2. Мышцы, двигающие голень (голень повернута относительно бедра на угол θ_{knee}).

Мышца и область тела	**Действие**	**Приблизительный источник / Точка прикрепления**
Передние мышцы		
Прямая бедренная[а]	Разгибание голени, сгиб бедра	Таз/пателлярное (надколенное) сухожилие
Латеральная широкая мышца бедра[а]	Разгибание голени	Верх бедренной кости/ Пателлярное сухожилие
Медиальная широкая мышца бедра[а]	Разгибание голени	Верх бедренной кости/ Пателлярное сухожилие
Промежуточная широкая мышца бедра[а]	Разгибание голени	Верх бедренной кости/ Пателлярное сухожилие
Портняжная	Сгибание голени, сгиб и поворот бедра	Подвздошная кость/ Верх большеберцовой кости
Стройная	(табл. 3.1)	(табл. 3.1)
Задние мышцы		
Бицепсы бедра[б]	Сгиб голени, разгибание бедра	Седалищная кость, верх бедренной кости/Верх малоберцовой кости
Пулусухожильная[б]	Сгиб голени, разгибание бедра	Седалищная кость/ Верх большеберцовой кости
Полуперепончатая[б]	Сгиб голени, разгибание бедра	Седалищная кость/ Верх большеберцовой кости

[а] Четырехглавая бедренная мышца состоит из прямой бедренной, латеральной широкой мышцы бедра, медиальной широкой мышцы бедра и промежуточной широкой мышца бедра.

[б] Подколенные сухожилия связаны с бицепсами бедра, полусухожильной и полуперепончатой мышцами. Подробности даны в [153, 170].

Таблица 3.3. Мышцы, двигающие стопу (стопа повернута относительно голени на угол θ_{ankle}).

Мышца и область тела	Действие	Приблизительный источник / Точка прикрепления
Передние мышцы		
Передняя большеберцовая	Тыльный сгиб и инверсия стопы	Верх большеберцовой кости/ Первая плюсневая кость
Длинный разгибатель большого пальца	Разгибание большого пальца, тыльный сгиб стопы	Середина малоберцовой кости / Большой палец
Длинный разгибатель пальцев	Разгибание пальцев, тыльный сгиб стопы	Большеберцовая и малоберцовая кости / Фаланги малых пальцев
Третья малоберцовая мышца	Тыльный сгиб и эверсия стопы	Низ малоберцовой кости / V плюсневая кость
Длинная малоберцовая	Прямой сгиб и эверсия стопы	Малоберцовая кость / I плюсневая кость
Короткая малоберцовая	Прямой сгиб и эверсия стопы	Малоберцовая кость / V плюсневая кость
Задние мышцы		
Икроножная[а)]	Прямой сгиб стопы, сгибание голени	Низ бедренной кости / ахиллово сухожилие
Камбаловидная[а)]	Прямой сгиб стопы	Большеберцовая и малоберцовая кости / Ахиллово сухожилие
Подошвенная	Прямой сгиб стопы, сгибание голени	Бедренная кость / Ахиллово сухожилие
Подколенная	Поворот голени	Низ бедренной кости / Верх большеберцовой кости
Задняя большеберцовая	Прямой сгиб и инверсия стопы	Большеберцовая и малоберцовая кости /стопа
Длинный сгибатель большого пальца	Сгиб большого пальца, прямой сгиб стопы[б)]	Малоберцовая кость / Фаланга большого пальца
Длинный сгибатель пальцев	Сгиб пальцев, прямой сгиб стопы	Большеберцовая кость / Дистальные фаланги малых пальцев

Ахиллово сухожилие прикреплено к пятке.

[а)] Икроножный трицепс состоит из латеральной и медиальной головок икроножной мышцы и из камбаловидной мышцы.

[б)] Эта мышца активна при подскоке и ходьбе на кончиках пальцев.

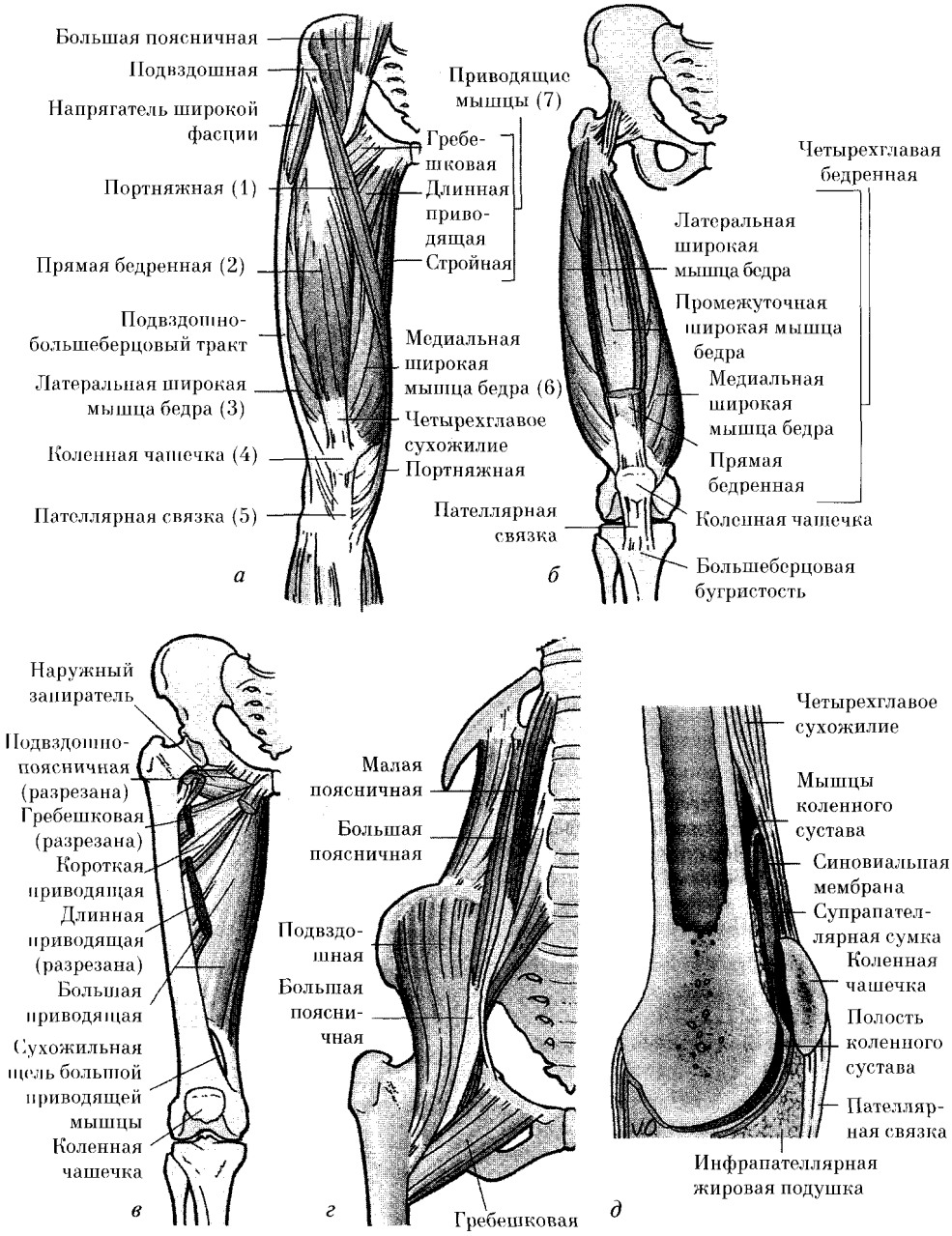


Рис. 3.2. Передние и медиальные мышцы бедра (*а*), включая четырехглавую мышцу бедра (значительная часть прямой бедренной мышцы удалена) (*б*); глубокие мышцы из состава медиальных мышц бедра (*в*); подвздошно-поясничная (большая поясничная и подвздошная) мышца (*г*) и мышцы коленного сустава (*д*) [152]

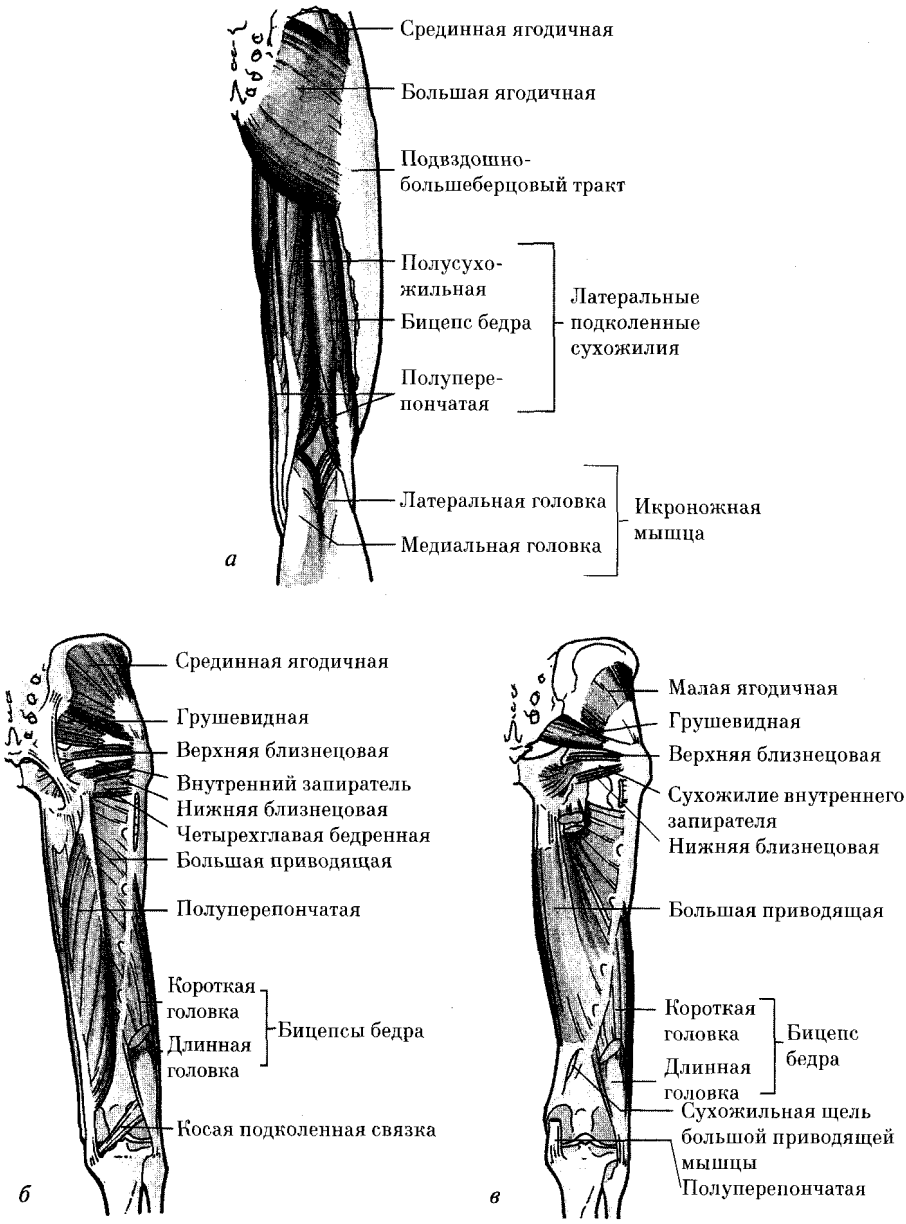


Рис. 3.3. Задние мышцы бедра и региональные ягодичные мышцы, включая поверхностные мышцы (*а*), глубокие мышцы (*б*) и глубинные (более глубокие) мышцы (*в*) [152]

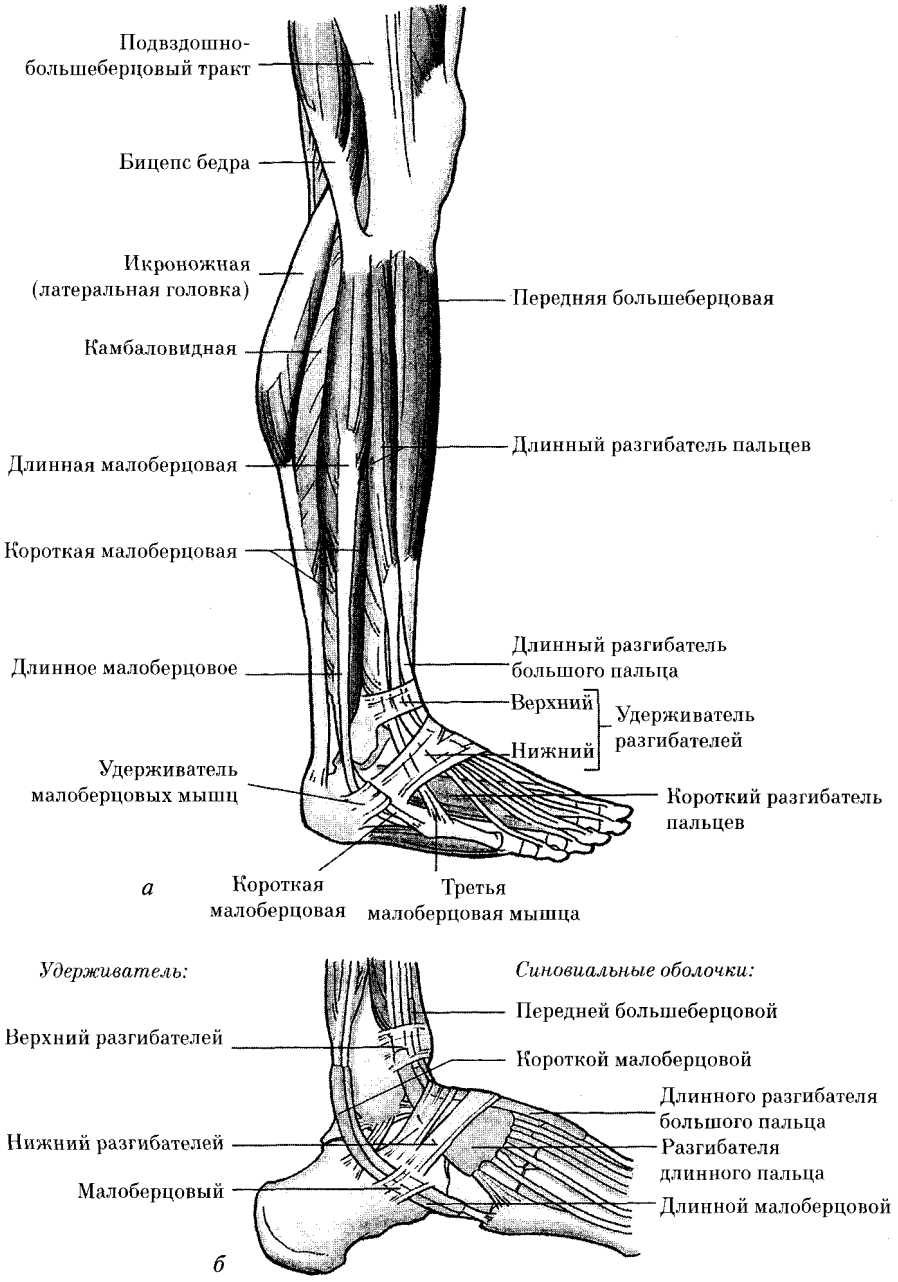


Рис. 3.4. Латеральный вид правой ноги, показывающий мышцы голени и ступни (*а*) и сухожилия (*б*), прикрепленные к ступне [152]

3.2. ВЕРТИКАЛЬНАЯ СТОЙКА

3.2.1. Устойчивость

Устойчивость является важной особенностью при любом движении и при неподвижном вертикальном положении (стоянии) человека. Ниже мы рассмотрим вопросы устойчивости как для тела в целом, так и для его отдельных частей.

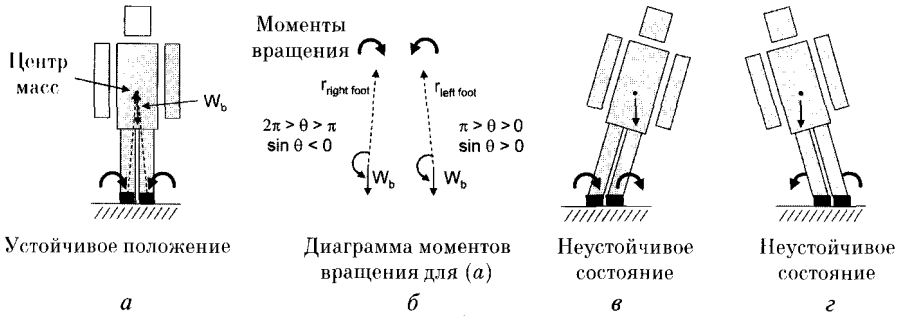


Рис. 3.5. Устойчивость вертикального положения модели человека (*а*) с диаграммой моментов вращения (*б*). На панелях (*в*) и (*г*) показаны моменты вращения при наклонах влево (*в*) и вправо (*г*)

Для начала будем считать тело человека твердым. Критерий устойчивости тела как целого при стоянии весьма простой: вертикальная проекция центра масс тела на опору должна лежать внутри *опорной площадки*, ограничиваемой подошвами (заштриховано на рис. 3.6). Если это правило не соблюдается, то возникнут несбалансированные *моменты вращения* (*крутящие моменты*) силы тяжести и силы реакции опоры, которые опрокинут тело. Попробуем исследовать эти моменты относительно оси вращения (ее мы можем выбрать сами), которая проходит через центр масс. На рисунке 3.5 мы видим, что поскольку центр масс расположен выше опорной площадки, то реакция опоры под правой ступней вызывает отрицательный момент вращения, а аналогичная реакция под левой ступней — положительный. Оба момента компенсируются (дают нуль при алгебраическом сложении). Момент вращения силы тяжести равен нулю, так как плечо этой силы равно нулю благодаря нашему прозорливому выбору оси вращения. Если проекция центра масс на опору попадает левее опорной площадки (с точки зрения человека — см. главу 1), то оба момента вращения отрицательные, а если центр масс проецируется правее площадки, то оба момента положительные (рис. 3.5, *в*, *г*). В каждом из этих случаев суммарный момент вращения не равен нулю, так что возникает состояние неустойчивости. Проверьте наши рассуждения на себе! Встаньте прямо и наклонитесь «как единое целое». Насколько это вам удастся до падения? При анализе устойчивости часто применяют термин «центр тяже-

сти». Иногда под ним понимают рассмотренную выше вертикальную проекцию центра масс на опору. На рисунке 3.7 видно, что условия равновесия при вертикальном положении различаются для людей с «правильной» фигурой (характеризуются сбалансированным распределением вентральных и дорзальных масс) и для людей с несбалансированной фигурой (например, у мужчин с выдающимся животом или у беременных женщин).

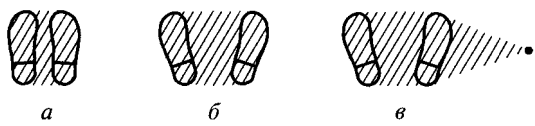


Рис. 3.6. Вертикальная стойка человека (на двух ногах) устойчива, если его центр масс вертикально проецируется на заштрихованную опорную площадку, ограниченную периметром опор. Показаны случаи сведенных ступней (*а*), раздвинутых ступней (*б*) и опорной площадки, образованной ступнями и тростью [110]

Рассмотренное выше условие устойчивого равновесия предполагает жесткое тело и, следовательно, «замороженные» суставы. Неподвижность костей в суставах указывает на выполнение условий *локальной устойчивости*. Примером отличной творческой работы является реализованный проект коленного сустава. Его устойчивость обеспечена четырьмя связками, которые поддерживают устойчивость сустава при боковых и перекрестных нагрузках.

Коленный сустав является сочленением бедренной кости верхней части ноги (*upper leg*) с большеберцовой и малоберцовой костями нижней части ноги (*lower leg*). Для правой ноги этот сустав показан на рисунке 1.3. Большеберцовая (или медиальная) коллатеральная связка соединяет бедренную кость с большеберцовой, а малоберцовая (или латеральная) коллатеральная связка соединяет бедренную кость с малоберцовой. Эти коллатеральные связки предотвращают левое и правое скольжение в суставе, а также обеспечивают «натяжение» и «собранность» ноги (в противовес возможной «разболтанности»). Эти связки расположены слегка кзади, так что они натягиваются при разгибании коленного сустава, что помогает им обеспечивать вертикальное положение ноги при стоянии.

Рассмотренные две связки недостаточны для устойчивости. Кроме них, существует пара крестообразных связок, которые пересекают друг друга и предотвращают изгиб сустава, а также его возможное скольжение вперед и назад. Эти связки пересекаются между латеральным и медиальным менисками, которые представляют собой две изогнутых полувпадины в хряще большеберцовой кости. Задняя крестообразная связка соединяет медиальную поверхность бедренной кости главным образом с латеральной частью большеберцовой кости. Передняя крестообразная связка соединяет латеральную поверхность бедренной

кости главным образом с медиальной частью большеберцовой кости. Передняя крестообразная связка получила такое название по той причине, что она прикрепляется к большеберцовой кости в таком месте, которое находится кпереди по отношению к задней крестообразной связке (которая прикреплена в большей степени дорзально).

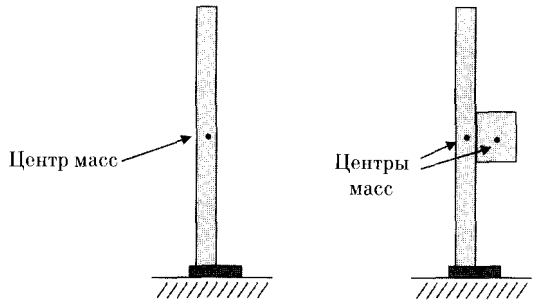


Рис. 3.7. Простые модели человека, обращенного на правую сторону рисунка. Показан вертикально стоящий человек с достаточно хорошо сбалансированным распределением массы своего тела спереди и сзади (*а*). Видно положение центра масс, которое обычно находится на высоте 58% роста человека над опорной площадкой, образуемой внешними краями его ступней. Человек с несбалансированным распределением массы тела (например, мужчина с «пивным» животом или беременная женщина) (*б*). Отдельно показано положение центра масс для «основной» и «дополнительной» (избыточный живот или плод с окружающими его массивными тканями) частей тела. Эти центры масс находятся примерно на одной высоте. Ясно, что общий центр масс у такого «нестандартного» человека смещен в правую сторону по сравнению с нормальным положением (*а*). Чтобы не допустить смещения вертикальной проекции центра масс за пределы опорной площадки (вперед за подушечки пальцев ног), человек вынужден искривлять свою осанку, что ведет к перенапряжению мышц и к неправильной форме спины. Подробности даны в [110]

Локальная устойчивость колена обеспечивается также косыми и другими связками. Коленная чашечка, которая в своей нижней части соединена с большеберцовой костью пателлярной связкой, а в верхней — с сухожилием четырехглавой мышцы бедра, также вносит свой вклад в устойчивость коленного сустава. К другим функциям коленной чашечки относятся снижение компрессионных нагрузок на бедренную кость путем увеличения площади контакта между пателлярным (надколенным) сухожилием и бедренной костью, а также помощь в разгибании коленного сустава благодаря удлинению плеча рычага четырехглавой мышцы посредством смещения кпереди четырехглавого сухожилия (рис. 2.25).

3.2.2. Силы, действующие на стопу

Рассмотрим человека весом 700 Н. Во время вертикальной стойки на обеих ногах каждая из них передает реакцию опоры величиной 350 Н. Суммарная площадь поперечного сечения двух ступней равна примерно 350 см^2, так что среднее давление на подошвы составляет около 2 Н/см^2. Вряд ли эта оценка давления правильная, поскольку ступня касается опоры далеко не всей своей площадью. В основном контактная область состоит из подушечек пальцев и пятки. Поскольку их суммарная площадь существенно меньше площади ступни, то при стоянии на обеих ногах реальное давление на ткани ступней достигает 10 Н/см^2.

Максимальные силы, которые действуют на ступни, существенно увеличиваются при ходьбе. Как правило, во время ходьбы только одна ступня касается опоры, так что сила и давление, действующие на эту ступню, уже по этой причине в два раза выше, чем у стоящего (на двух ногах) человека. Кроме того, вертикальные силы, вовлеченные в торможение и ускорение вперед во время ходьбы, могут превышать величины в покое тоже в 2 раза — и это только для того, чтобы сбалансировать силу тяжести. В целом, указанные факторы приводят к величинам порядка 1400 Н на каждую ступню или к давлению 40 Н/см^2. Поскольку во время большинства фаз ходьбы стопа не является плоскостью, параллельной земле, ее контактная площадь меньше той, которая соответствует неподвижной стойке. Этот фактор повышает нашу оценку давления на стопу до 60 Н/см^2. Очевидно, что рассматриваемые силы и давления существенно повышаются при беге. Ученые научились измерять силы, действующие на человека во время движения, используя специальные тензодатчики. Один из таких графиков мы рассмотрим позже (рис. 3.18).

3.3. ХОДЬБА

3.3.1 Кинематика

На рисунке 3.8 показаны фотографии фаз ходьбы для правой ноги. Соответствующие фазы изображены и на диаграмме (рис. 3.9). Сагиттальные углы в тазобедренном, коленном и голеностопном суставах измеряют в тот момент времени, когда ступня касается земли («удар пяткой»), а также тогда, когда пальцы ступни отрываются от земли («взлет пальцев», рис. 3.9).

Период времени с момента удара пяткой до взлета пальцев называется фазой станса, которую подразделяют на фрагменты *приземление* (*плоская стопа*), *мидстанс*, *терминальный станс* и *предотрыв*. При ходьбе, фаза свинга начинается отрывом пальцев от опоры и завершается ударом ступни. Эту фазу подразделяют на начальный свинг, мидсвинг и терминальный свинг. При ходьбе фаза станса занимает 60 — 65% цикла для каждой ноги, а оставшиеся 35 — 40% приходятся на фазу свинга. В течение примерно 10% периодов начала и окончания фазы стан-



Рис. 3.8. Направления сил (стрелки), действующих на ступни человека при ходьбе [99]

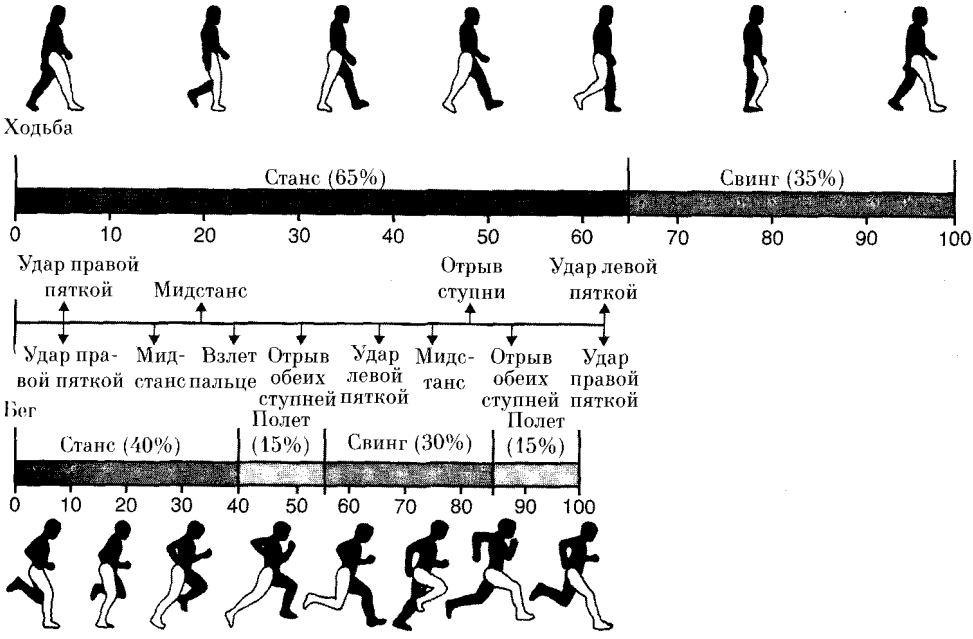


Рис. 3.9. Последовательность позиций при ходьбе и беге. При ходьбе первая фаза (станс) начинается в момент удара пяткой и завершается взлетом (отрывом от опоры) пальцев. Эту фазу иногда подразделяют на следующие фрагменты: «плоская ступня» или «приземление», «мидстанс», «терминальный станс» и «предотрыв». Вторая фаза (свинг) начинается взлетом пальцев и завершается ударом ступни. Ее подразделяют на следующие фрагменты: «начальный свинг», «мидсвинг» и «терминальный свинг». Эти фрагменты обозначены на верхней половине средней панели. Нижняя диаграмма и нижняя половина средней панели относятся к бегу [166]

са на опоре находятся обе ноги — сразу после удара ступни и непосредственно перед взлетом пальцев. При ходьбе никогда не бывает одновременного отрыва от земли обеих ног. На верхней панели рисунка 3.10 показаны изменения трех углов ноги во время одного цикла ходьбы (цикл состоит из двух шагов).

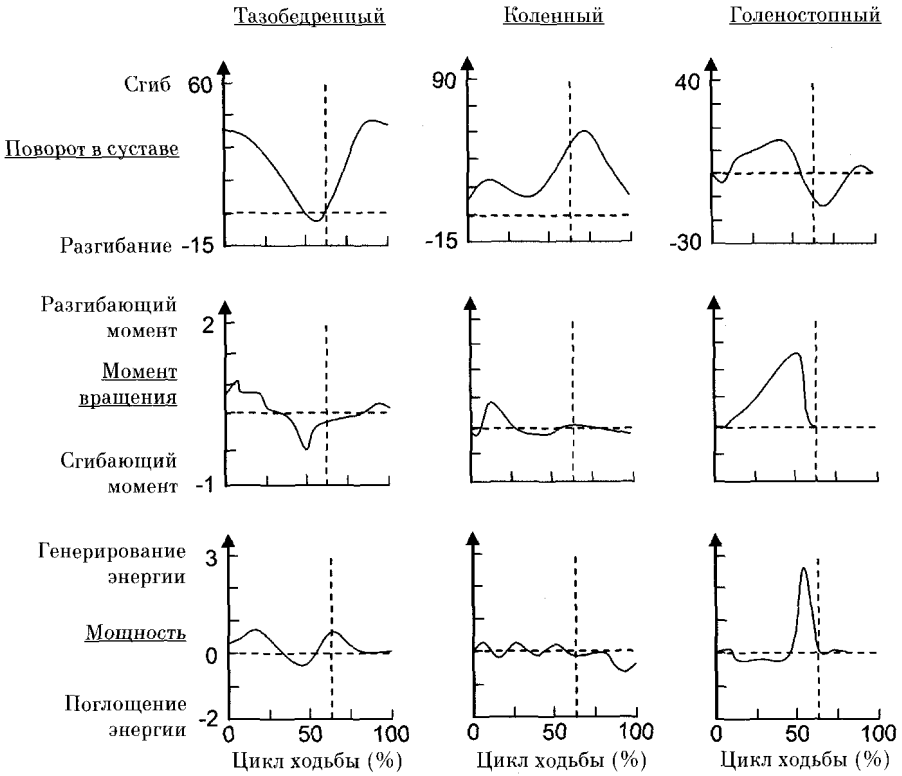


Рис. 3.10. *Средние физические параметры для тазобедренного, коленного и голеностопного суставов во время шага при ходьбе. Сверху вниз: угол поворота в сагиттальной плоскости (в градусах), момент вращения, приходящийся на 1 кг массы тела (Н-м/кг) и мощность на единицу массы тела (Вт/кг)* [121]

Во время контакта стопы с опорой бедро согнуто примерно на 30° (в рассматриваемом случае относительно вертикали), после чего оно разгибается примерно на 10°, но далее снова сгибается до 35° во время *пресвинга* и в течение большей части свинга (рис. 3.10). Во время контакта коленный сустав почти распрямлен (примерно на 5°), после чего он сгибается до 20° во время *мидстанса*, снова распрямляется, опять сгибается до 40° во время пресвинга, достигает максимума сгибания в 60° во время мидсвинга и снова распрямляется. Во время контакта с опорой стопа слегка отогнута (*отгибание подошвы*) на 0–5°, а затем она оттибается еще больше до

7°, после чего происходит противоположное *тыльное сгибание* до 15° в тот момент, когда голень поворачивается вперед над покоящейся стопой. Это *тыльное сгибание* является подготовкой стопы к толчку в завершающей части станса. После взлета пальцев стопа повторяет тыльное сгибание, чтобы приподнять пальцы над землей, а затем отгибается, готовясь к приземлению и контакту с опорой.

3.3.2. Работа мышц

Каждое сгибание или разгибание сустава, описанные в кинематических терминах (в величинах углов и скоростей их изменения), вызывается согласованной работой нескольких мышц (сгибателей и разгибателей), прикрепленных к данному суставу. На рисунках 3.11 и 3.12 показана работа мышц для трех суставов ноги во время каждой фазы одного цикла ходьбы (два шага). В таблицах 3.1–3.3 приведены характеристики этих групп мышц.

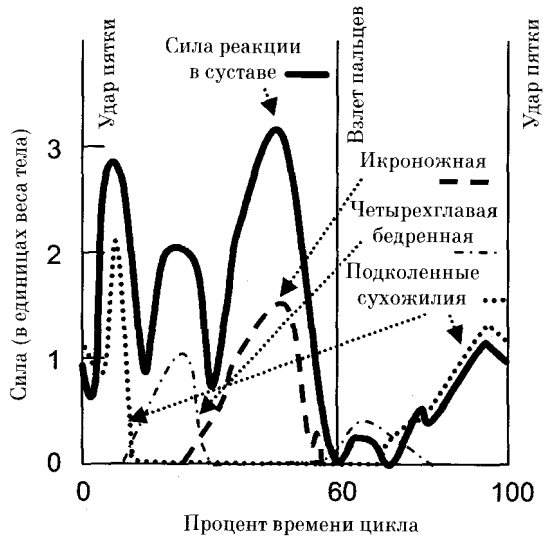


Рис. 3.11. Силы реакции в суставе, передаваемые через плато большеберцовой кости (сплошная линия) и силы мышц (пунктирные линии) во время одного цикла ходьбы. Данные усреднены для 12 человек [154, 160]

В первую очередь мы опишем группы мышц, которые играют важную роль в фазе *станса*. После этого мы также рассмотрим фазу *свинга* при ходьбе. Тыльные сгибатели стопы помогают мягко «приземлиться» стопе при ее ударе о поверхность опоры (момент начального контакта, первый фрагмента станса) с помощью *эксцентрического мышечного сокращения* (глава 5). При этом разгибатели бедра включаются после контакта во время раннего станса и продолжают про-

цесс замедления путем реверсирования переднего маха ноги. В тот же период, собственные мышцы и длинные сухожилия стопы поддерживают ее арочную форму. Разгибатели в коленном суставе помогают «воспринять» вес тела (то есть, смягчить удары при ходьбе) и стабилизируют коленный сустав во время мидстанса. Плантарные (подошвенные) разгибатели, действуя противоположно тыльным сгибателям, замедляют движение во время удара стопы и противодействуют тыльному сгибанию вплоть до фазы мидстанса, в то время как отводящие мышцы бедра стабилизируют положение таза. Во время фазы терминального станса (пятки оторваны от опоры) и далее при пресвинге (пальцы летят над землей) тело ускоряется благодаря *концентрическому сокращению* подошвенных разгибателей (глава 5), а затем благодаря работе длинных сгибателей пальцев. В это время таз по-прежнему стабилизирован, а бедро замедляется благодаря *эксцентрическому сокращению* во время пресвинга.

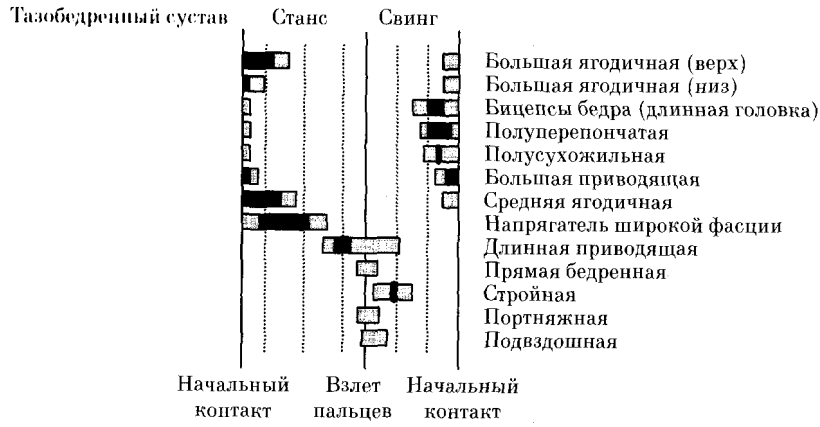
Во время перехода от пресвинга (начального свинга) к мидсвингу, сгибатели бедра продвигают бедро вперед путем концентрического сокращения. При этом тыльные сгибатели в лодыжке обеспечивают клиренс (просвет над опорой) подошвы в период от пресвинга к мидсвингу. Во время терминального свинга разгибатели бедра замедляют его движение путем эксцентрического сокращения, а сгибатели коленного сустава замедляют движение нижней части ноги также путем эксцентрического сокращения. Тыльные сгибатели лодыжки фиксируют ступню, а коленные разгибатели распрямляют колено, готовясь к удару стопы об опору.

Другим способом анализа этого движения является описание моментов времени, отмечающих активацию каждой группы мышц (рис. 3.12). Время и силу активации мышц регистрируют по ее электрической активности. Разгибатели бедра включаются в работу сразу после контакта стопы с опорой во время раннего станса, после чего сгибатели бедра продвигают ногу вперед в период от пресвинга до мидсвинга. В период от станса до свинга приводящие мышцы бедра и подколенные сухожилия (*hamstrings*) находятся в активированном состоянии.

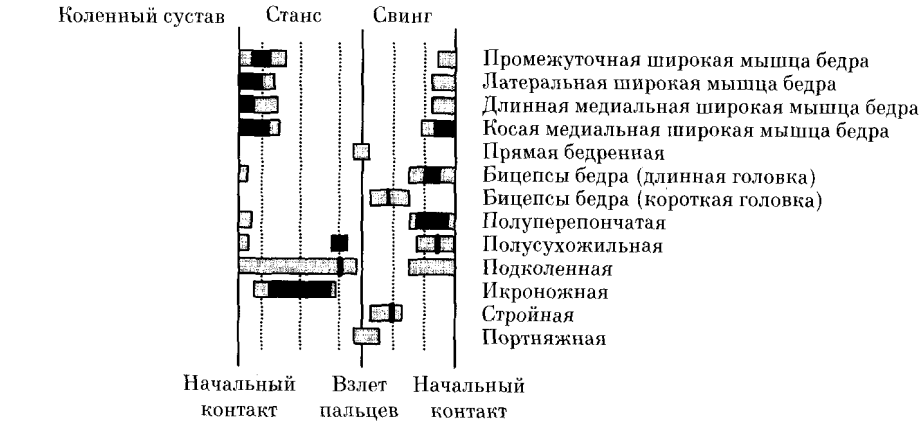
Четырехглавая мышца активируется перед контактом, после чего она препятствует чрезмерному сгибанию коленного сустава (благодаря эксцентрическому мышечному сокращению) во время станса, чтобы избежать потери устойчивости из-за силы тяжести. Далее эта мышца распрямляет колено (путем концентрического мышечного сокращения) во время раннего мидстанса (при этом нога поворачивается над поставленной на опору стопой). Кроме того, четырехглавая мышца контролирует сгиб бедра перед стансом.

Тыльные сгибатели активируются во время свинга, обеспечивая достаточный клиренс (просвет стопы над опорой). Они работают и во время контакта, контролируя постановку стопы. Камбаловидная и икроножная мышцы, участвующие в оттибании подошвы, активируются во время станса, контролируя поворот ноги вокруг стопы, после чего они толкают ногу и тело вперед. На рисунке 3.10 показаны изменения углов, моментов вращения и мощности в трех суставах ноги при ходьбе.

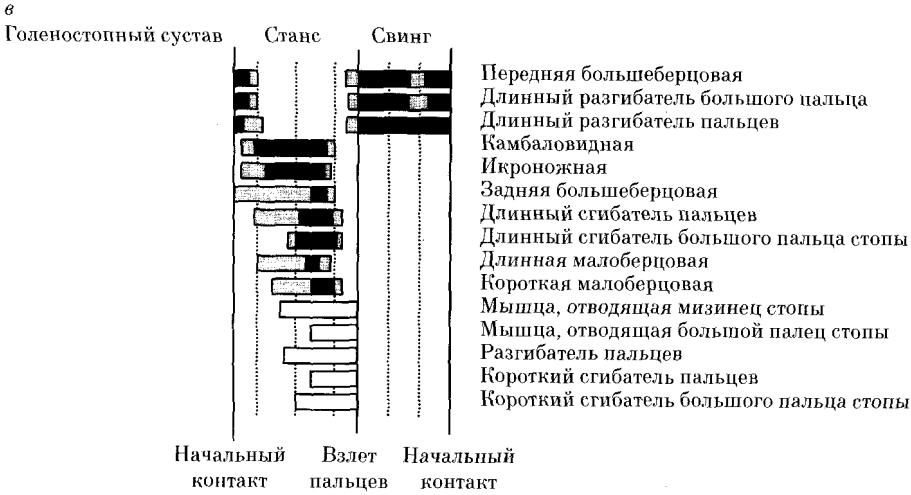
а


Тазобедренный сустав
Станс
Свинг
Большая ягодичная (верх)
Большая ягодичная (низ)
Бицепсы бедра (длинная головка)
Полуперепончатая
Полусухожильная
Большая приводящая
Средняя ягодичная
Напрягатель широкой фасции
Длинная приводящая
Прямая бедренная
Стройная
Портняжная
Подвздошная
Начальный контакт
Взлет пальцев
Начальный контакт

б


Коленный сустав
Станс
Свинг
Промежуточная широкая мышца бедра
Латеральная широкая мышца бедра
Длинная медиальная широкая мышца бедра
Косая медиальная широкая мышца бедра
Прямая бедренная
Бицепсы бедра (длинная головка)
Бицепсы бедра (короткая головка)
Полуперепончатая
Полусухожильная
Подколенная
Икроножная
Стройная
Портняжная
Начальный контакт
Взлет пальцев
Начальный контакт

в


Голеностопный сустав
Станс
Свинг
Передняя большеберцовая
Длинный разгибатель большого пальца
Длинный разгибатель пальцев
Камбаловидная
Икроножная
Задняя большеберцовая
Длинный сгибатель пальцев
Длинный сгибатель большого пальца стопы
Длинная малоберцовая
Короткая малоберцовая
Мышца, отводящая мизинец стопы
Мышца, отводящая большой палец стопы
Разгибатель пальцев
Короткий сгибатель пальцев
Короткий сгибатель большого пальца стопы
Начальный контакт
Взлет пальцев
Начальный контакт

3.3.3. Трение

Полезно или вредно трение при ходьбе? — И да, и нет.

Прежде всего, что такое трение? С микроскопической точки зрения, это сложный комплекс взаимодействий между двумя поверхностями, а также любой средой, находящейся между ними. Эти взаимодействия весьма трудно смоделировать. Напротив, макроскопическое описание трения очень простое: оно исчерпывается всего одним параметром — коэффициентом трения μ. На тело весом W_b действует сила веса $m_b g$, которая уравновешивается точно такой же по величине силой реакции опоры $N = m_b g$ (рис. 3.13). На этом рисунке боковая сила «пытается» сдвинуть тело. Если сила недостаточна, то тело останется неподвижным. При этом силой, противодействующей F, будет точно такая же и противоположно направленная сила трения. С увеличением приложенной силы также растет и сила трения — но до определенного предела $F_f = \mu_s N$. Как только внешняя сила F превысит этот предел, тело сдвинется с места. После этого сила трения изменится, поскольку теперь она определяется не статическим, а кинетическим (динамическим, поступательным) коэффициентом трения μ_k, так что $F_f = \mu_k N$. Статические и кинетические коэффициенты трения для различных пар трущихся поверхностей приведены в таблице 3.4.

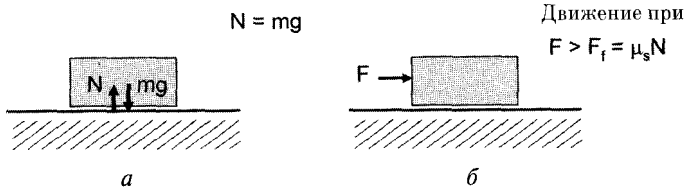


Рис. 3.13. Статическое равновесие физического тела на столе (*а*) и боковая сила, необходимая для преодоления статического трения и начала движения (*б*)

В технике внутреннее трение является источником неприятностей. И не только в технике. Трение в коленном суставе при ходьбе является патологией, причем очень тяжелой. Дело в том, что коленный сустав является синовиальным, в котором бедренная и большеберцовая кости разделены хрящом. Это сочленение окружено синовиальной жидкостью, находящейся в суставной сумке. Синовиальная жид-

---

Рис. 3.12. Электромиограмма (ЭМГ) мышц тазобедренного (*а*), коленного (*б*) и голеностопного (*в*) суставов во время ходьбы здорового человека. Серый тон обозначает слабую активацию мышц (<20%), а черный цвет — их сильную активацию (>20%). Белый цвет на панели (*в*), показывающей состояние собственных мышц ступни, указывает на их очень слабую активацию. Станс разбит на 4 фазы: приземление, мидстанс, терминальный станс и пресвинг. Свинг разделен на три фазы: начальный свинг, мидсвинг и терминальный свинг (см. также рис. 3.9) [104, 162]

кость является той самой «смазкой» сустава, которая обеспечивает малые значения кинетического коэффициента трения $\mu_k = 0.003–0.01$. Кстати говоря, эта величина практически недостижима в технике (таблица 3.4). Подобная синовиальная конструкция характерна для коленного и тазобедренного суставов, у которых хрящ довольно толстый (≥ 5 мм), а также для суставов пальцев, у которых хрящ образует относительно тонкий слой ~ 1–2 мм. По типу смазки суставы можно разделить на три группы. Для *жидко-пленочной смазки* характерно довольно широкая щель между трущимися поверхностями, заполненная синовиальной жидкостью. В суставах с *граничной смазкой* щель между трущимися поверхностями очень узкая (1–100 нм). Смазка таких поверхностей осуществляется гликопротеинами (рис. 3.14, *а*). В суставах со *смешанным типом смазки* встречаются оба вышерассмотренных варианта смазки (рис. 3.14, *б*). Синовиальные суставы с жидко-пленочной смазкой отличаются исключительно низким коэффициентом трения ~ 0.02, в то время как у суставов с граничной смазкой коэффициент трения на два порядка выше. Что касается искусственных суставов, то это довольно сложное устройство, в котором также содержится смазывающая жидкость, как и в природных суставах (рис. 4.51).

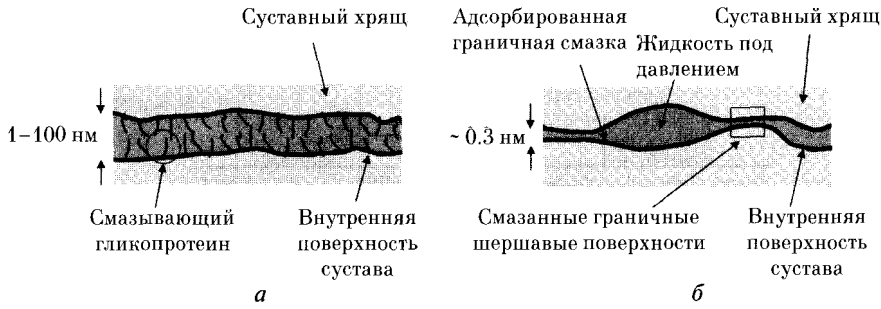


Рис. 3.14. В синовиальных суставах граничный тип смазки характерен для относительно ровных участков поверхности хряща (*а*). Смешанный тип смазки: граничный тип смазки характерен для близко расположенных участков поверхностей (толщина щели сравнима с неровностями на этих поверхностях), в то время как жидко-пленочная смазка встречается между поверхностями, достаточно далеко удаленными друг от друга (*б*) [155]

Потеря синовиальной жидкости в результате травмы, утрата хряща из-за его длительного износа или травмы, а также чрезмерное разрастание кости в области сустава (например, при остеоартрите) вызывают острую боль при движении сустава. (Автор участвовал в художественной самодеятельности в школе и умудрился стукнуться левой коленкой о дверь — да так, что синовиальная жидкость вытекла из коленного сустава. До тех пор, пока на ногу не наложили гипс, острую боль можно было успокоить только жалкими попытками ходить задом наперед, не допуская никаких поворотов в коленке).

Таблица 3.4. Статические и кинетические (отмечено) коэффициенты трения [109, 110, 159].

Трущиеся поверхности	Коэффициент трения
Обычные объекты и тела	
Автомобильная шина (резина) на мокром или сухом бетоне, статика	1.0
Тормозная колодка и сухой чугунный барабан, статика	0.4
Тормозная колодка и смазанный минеральным маслом чугунный барабан, статика	0.1
Графит по стали, статика	0.1
Сталь по несмазанной стали	0.7
Сталь по смазанной стали или по льду	0.15
Тефлон по тефлону или по стали	0.04
Лед по льду, статика	0.1
Лед по льду, 4 м/сек, кинетика	0.02
Дерево по дереву	0.25–0.50
Искусственный хрящ в коленке человека, кинетика	0.005–0.02
Искусственный хрящ в тазобедренном суставе, кинетика	0.01–0.04
Спортивные принадлежности (кинетика)	
Коньки по льду	0.003–0.007
Лыжи по снегу	0.05–0.20
Теннисный мяч по дереву	0.25
Баскетбольная обувь по чистой (пыльной) деревянной площадке	1.0–1.2 (0.3–0.6)
Ребристая подошва на искусственном газоне	1.2–1.7
Кроссовки на войлочном покрытии, глине, асфальте	0.9–1.1, 0.3–0.5, 0.6–0.8

Наружное трение может быть необходимо. Трение не всегда является источником неприятностей. Без него мы не смогли бы ходить или бегать. Вместо привычных движений мы бы скользили и падали. Когда пятка или подошва касается земли во время ходьбы, именно сила трения сначала замедляет, а затем полностью останавливает движение ступни вперед (рис. 3.15). Позже в течение малой доли секунды перед отрывом пальцев от земли сила трения толкает тело вперед. Эти силы замедления и ускорения стопы обычно составляют около $0.15 \times mg$, так что ходьба возможна лишь при статическом коэффициенте трения $\mu_s > 0.15$. На рисунке 3.16 видно, как этот минимально необходимый коэффициент трения

должен увеличиться при увеличении скорости ходьбы. Для типичной скорости 3 мили в час (1 миля за 20 мин) минимальный коэффициент трения повышается до 0.17. На рисунке 3.17 видно, как эта величина изменяется во время шага, а также то, как она растет при толкании различных грузов [115]. В таблице 3.4 приведены кинетические коэффициенты трения для нескольких случаев. Из нее мы можем узнать, что ходьба по льду является нелегким делом, последствия которого могут быть весьма печальны.

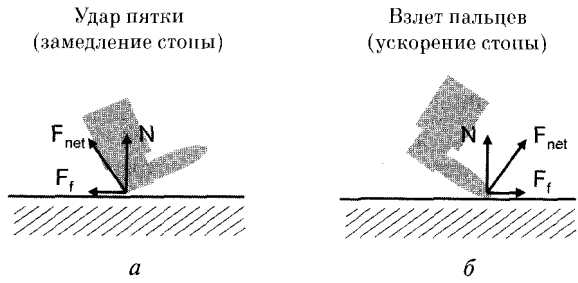


Рис. 3.15. Фаза удара (контакта) пятки и замедления движения стопы (*а*). Фаза взлета пальцев и ускорения стопы. F_{net} = результирующая сила (*б*)

3.3.4. Энергетика

Наше движение при ходьбе является удивительным, хотя и обманчиво простым явлением. Чтобы в этом убедиться, попробуем проанализировать изменения кинетической и потенциальной энергии во время цикла ходьбы. Горизонтальное направление обозначим (x), а вертикальное — (z). Кинетическая энергия объекта KE равна $m_b v^2/2$, где m_b является массой тела, а v — скоростью его центра масс. Полную кинетическую энергию можно разделить вертикальную и горизонтальную составляющие:

$$KE = KE_H + KE_V, \tag{3.1}$$

$$KE_H = \frac{1}{2} m_b v_x^2 = \frac{1}{2} m_b \left(\frac{dx}{dt}\right)^2, \tag{3.2}$$

$$KE_V = \frac{1}{2} m_b v_z^2 = \frac{1}{2} m_b \left(\frac{dz}{dt}\right)^2. \tag{3.3}$$

Потенциальная энергия задана формулой:

$$PE = m_b g z_{см}. \tag{3.4}$$

Здесь $z_{см}$ является вертикальной координатой центра масс тела человека.

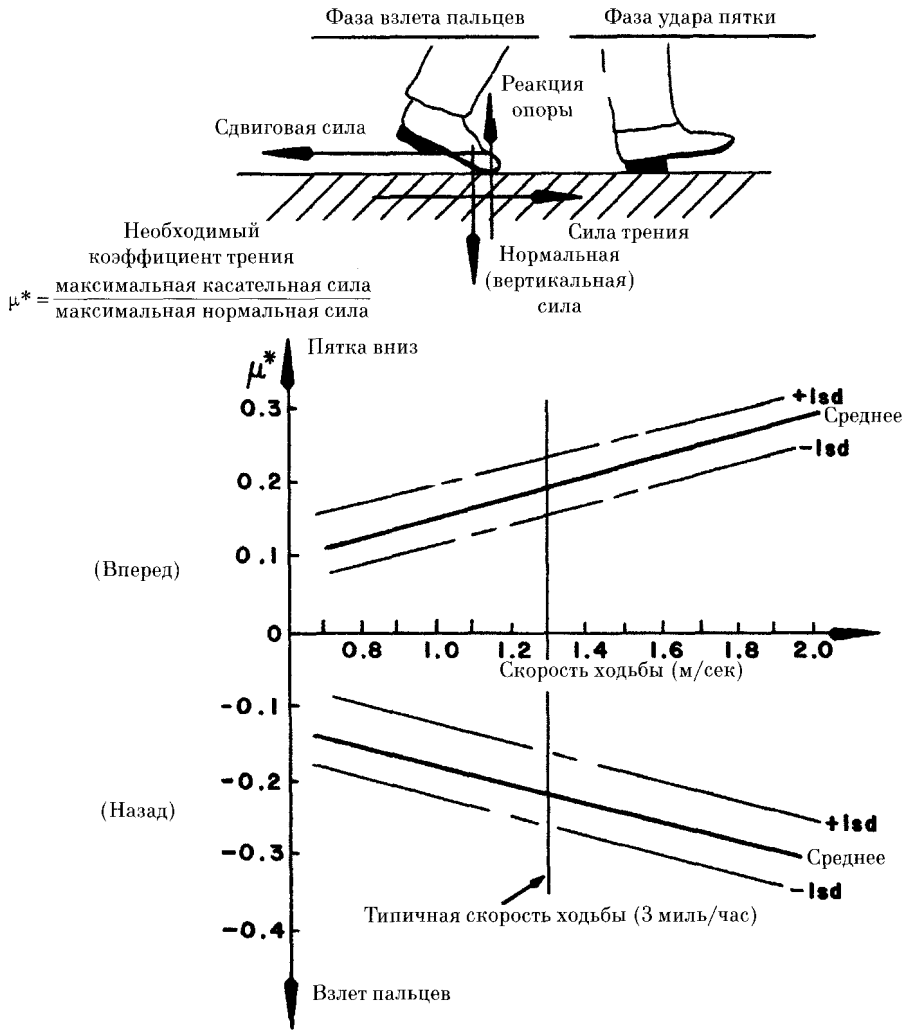


Рис. 3.16. Коэффициенты трения, необходимые при ходьбе с разной скоростью [114]

Если мы рассматриваем систему, в которую энергия снаружи не поступает (например, в виде работы, выполняемой над телом некоторой внешней силой) и из которой механическая энергия никуда не уходит (например, из-за трения), то для такой системы справедлив закон сохранения механической энергии:

$$E = \text{KE} + \text{PE} = \text{const}. \tag{3.5}$$

Мы не можем ожидать выполнения этого закона при ходьбе, но исследования показали, что он в действительности выполняется с большой точностью. Ходьба является более экономным способом передвижения, чем бег.

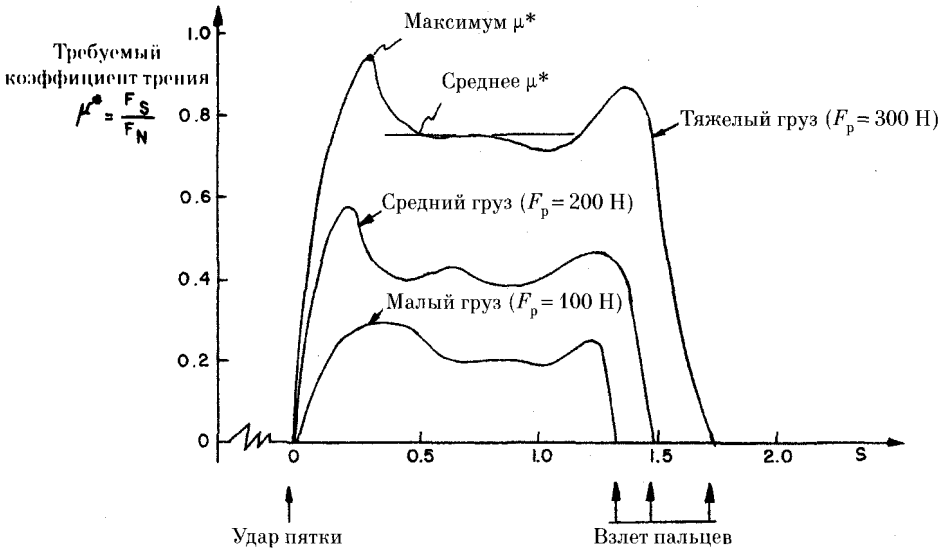


Рис. 3.17. Кинетические коэффициенты трения, необходимые для толкания тележки, нагруженной разным весом [113]

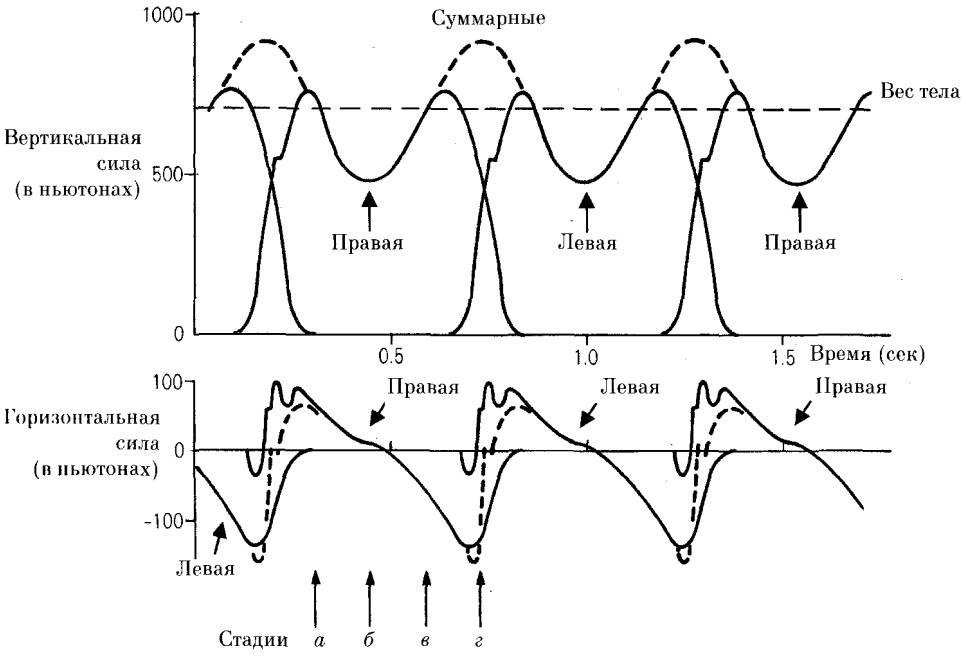


Рис. 3.18. Вертикальные и горизонтальные силы, действующие на ступни во время ходьбы [99]

Фотографии на рисунке 3.8 показывают стадии движения во время шага правой ногой. На стадии (*а*) правая нога только что замедлилась, б льшая часть пятки контактирует с опорой, причем ступня находится впереди центра масс тела. На стадии (*б*) правая ступня прочно стоит на опоре параллельно ее поверхности, причем она расположена под центром масс тела. На стадии (*в*) правая нога находится позади центра масс, однако большинство кончиков пальцев опираются на опору, начиная толчок вперед. На стадии (*г*) передняя часть правой стопы толкает тело вперед, в то время как пятка левой стопы только что коснулась опоры и начала замедляться. Попробует проанализировать горизонтальные и вертикальные силы (F_H и F_V), а также оба вида энергии на всех указанных стадиях ходьбы (рис. 3.18).

Горизонтальные силы происходят от трения. Во время стадии (*а*) на рисунке 3.18, горизонтальная сила F_H замедляет движение правой ступни, но во время стадий (*в*) и (*г*) эта сила ускоряет ступню. Учитывая, что горизонтальная скорость центра масс всего тела уменьшается, если правая ступня замедляется, и увеличивается, если эта ступня ускоряется, то на стадии (*а*) KE_H уменьшается, а на стадиях (*в*) и (*г*) эта величина растет.

Во время рассматриваемого шага центр масс (CM = center of mass) тела изменяет свое положение. Действительно, при переходе от стадии (*а*) к стадии (*б*) правая нога распрямляется, так что центр масс поднимается (z_{CM} растет), что приводит к увеличению потенциальной энергии PE. Напротив, при переходе от стадии (*б*) к стадиям (*в*) и (*г*) правая нога сгибается, так что центр масс снижается и PE уменьшается. После стадии (*г*) левая нога выпрямляется, и PE снова растет.

Так как изменения высоты центра масс происходят благодаря действию вертикальных сил, а при переходе от стадии (*а*) к стадии (*б*) центр масс поднимается, то в этот период на тело действует результирующая положительная сила $F_V > m_b g$. Напротив, при переходе от стадии (*б*) к стадиям (*в*) и (*г*) z_{CM} уменьшается, что указывает на действие отрицательной вертикальной силы $F_V < m_b g$.

Таким образом, мы видим, что при переходе от (*а*) к (*б*) центр масс поднимается, PE растет, а правая ступня замедляется, вызывая уменьшение KE_H. Во время стадии (*в*) центр масс понижается, PE уменьшается, но правая ступня ускоряется, вызывая увеличение KE_H. Значит, PE и KE_H изменяются в противофазе — пока одна величина увеличивается, другая уменьшается, и наоборот. Такое свойство характерно для гармонического (синусоидального) движения — например, для колебания груза на пружинке или для колебания маятника на нити.

Рисунок 3.19 показывает, что во время шага $PE + KE_V$ и KE_H изменяются не в фазе. (KE_V также изменяется во время шага в результате изменения z_{CM} — но это изменение незначительно). Удивительно, но сумма этих трех величин $PE + KE_V + KE_H$ во время шага практически не меняется. И снова мы видим

сходство с колебательными процессами, во время которых величины PE и KE изменяются в противофазе, но сумма их постоянна в течение всего периода колебаний (цикла). Этот обмен потенциальной и кинетической энергии также происходит в маятнике или в катящемся яйце (рис. 3.20). Указанное наблюдение послужило основой того, что некоторые ученые стали сравнивать движение ноги при ходьбе с колебанием маятника в рамках так называемой *баллистической* (маятниковой) модели ходьбы. Однако прежде чем глубже развить эту аналогию, мы подробно рассмотрим математику гармонических колебаний маятника.

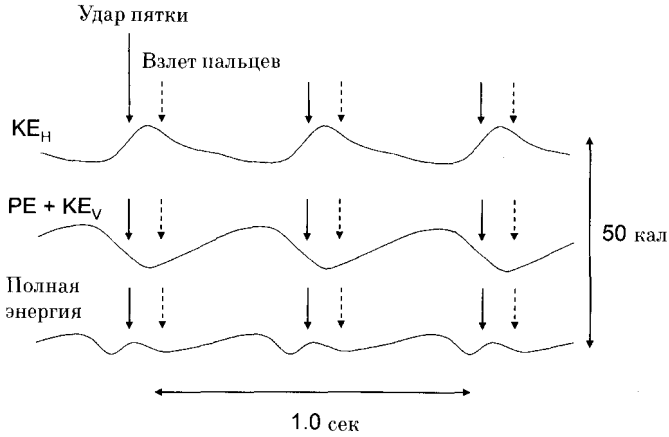


Рис. 3.19. Изменения механической энергии при ходьбе, измеренные с помощью силомерной платформы (*force plate*). Стрелки показывают моменты удара пятки и взлета пальцев. Графики показывают горизонтальную кинетическую энергию, потенциальную энергию плюс вертикальную кинетическую энергию и суммарную энергию [112, 146]

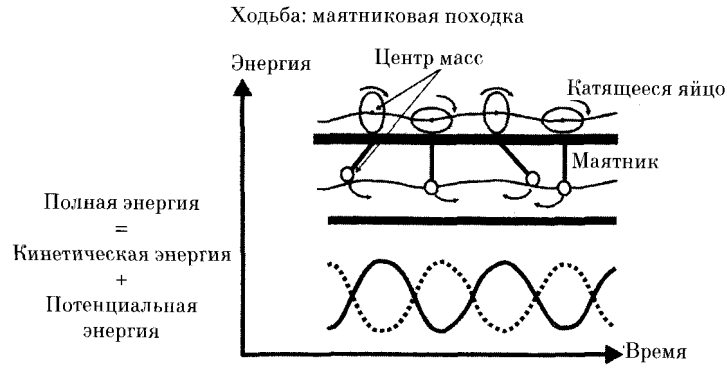


Рис. 3.20. Периодический обмен кинетической и потенциальной энергии в маятнике и в катящемся яйце, при котором сохраняется суммарная (полная) энергия движения. Эти процессы служат моделями для движения ноги при ходьбе [151]

3.3.5. Гармонические колебания, маятники и моменты инерции

Простой гармонический осциллятор

Отклонение x от положения равновесия тела массы m, прикрепленного к пружине с жесткостью k (рис. 3.21), определяется вторым законом Ньютона $F = ma$, где F является возвращающей силой, которая действует на тело со стороны пружины. При этом $a = d^2x/dt^2$ является ускорением тела. Таким образом, движение тела на пружине описывается следующими уравнениями:

$$m\frac{d^2x}{dt^2} = -kx\,, \tag{3.6}$$

$$\frac{d^2x}{dt^2} = -\frac{k}{m}x = -w^2x\,. \tag{3.7}$$

Здесь $w = (k/m)^{1/2}$ является *собственной* (*резонансной*) *частотой* гармонического осциллятора. Решение уравнения (3.7) может быть записано в следующем виде:

$$x = A\cos(\omega t + \phi). \tag{3.8}$$

Здесь A является произвольной величиной (*амплитудой колебаний*), а ϕ — начальной *фазой* этих колебаний (обычно, как и в наших рассуждениях, она мало на что влияет). Свойства решения (3.8) подробно обсуждены в приложении С.

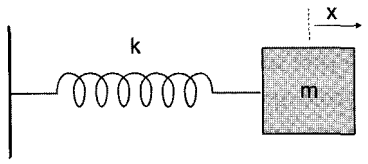


Рис. 3.21. Простой гармонический осциллятор с телом массы m, прикрепленным к пружине с жесткостью k

Кинетическая энергия во время колебательного процесса выглядит следующим образом:

$$\mathrm{KE} = \frac{1}{2}mv^2 = \frac{1}{2}m\left(\frac{dx}{dt}\right)^2 = \frac{1}{2}mA^2\omega^2\,sin^2(\omega t + \varphi). \tag{3.9}$$

Здесь мы учли, что $dx/dt = -A\omega\sin(\omega t + \phi)$. Далее, для потенциальной энергии получим:

$$\mathrm{PE} = \frac{1}{2}kx^2 = \frac{1}{2}kA^2\,cos^2(\omega t + \varphi) = \frac{1}{2}mA^2\omega^2\,cos^2(\omega t + \varphi). \tag{3.10}$$

Здесь мы снова использовали параметр $w = (k/m)^{1/2}$ (собственная частота осциллятора). Наконец, получаем искомый результат для суммарной энергии:

$$E = \text{KE} + \text{PE} = \frac{1}{2}mA^2\omega^2 \sin^2(\omega t + \varphi) + \frac{1}{2}mA^2\omega^2 \cos^2(\omega t + \varphi) = \frac{1}{2}mA^2\omega^2 . \quad (3.11)$$

Таким образом, полная энергия гармонического осциллятора не меняется во время его колебаний.

Угловая частота ω измеряется в радианах за секунду. Циклическая частота $f = \omega/2\pi$ означает количество циклов за секунду и измеряется в герцах (Гц). Таким образом, полный цикл одного колебания совершается за время, равное $T_{\text{period}} = 1/f = 2\pi/\omega$ (*период колебаний*). За это время произведение ωt увеличится на 2π радиан (переменная величина $\omega t + \phi$ называется *фазой* колебаний, так что за один период колебаний фаза увеличивается на 2π радиан).

Колебания массивного тела на подвеске

В дальнейшем для моделирования процесса ходьбы мы используем маятник. Самым простым маятником является грузик массы m, подвешенный на невесомой нити длиной L (рис. 3.22, *а*). Пусть нить отклонилась на угол θ от вертикали. Расстояние грузика по дуге от самого нижнего положения равно $L\theta$. Скорость грузика в направлении, перпендикулярном нити, равна $v = Ld\theta/dt$, а ускорение вдоль того же направления составляет $Ld^2\theta/dt^2$. Для малых углов $|\theta| \ll 1$ перпендикуляр к нити близок к горизонтальному направлению, поэтому горизонтальная координата грузика равна $x \cong L\theta$, так что его ускорение в горизонтальном направлении выражается формулой $d^2x/dt^2 \cong Ld^2\theta/dt^2$. Из диаграммы сил на рисунке 3.22 видно, что натяжение нити уравновешивается проекцией силы тяжести на направление нити ($mg\cos\theta$). Это означает, что грузик движется только под действием другой проекции силы тяжести, а именно $mg\sin\theta$, которая всегда стремится уменьшить угол θ. Сила, масса и ускорение связаны вторым законом Ньютона, который в данном случае (для горизонтального движения грузика) выглядит так:

$$mL\frac{d^2\theta}{dt^2} = -mg\sin\theta . \quad (3.12)$$

Для малых углов $|\theta| \ll 1$, так что $\sin\theta \cong \theta$. Соответственно,

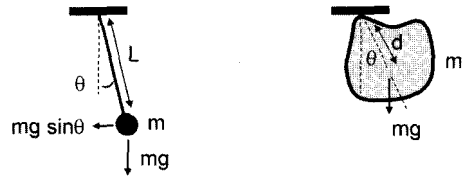
$$mL\frac{d^2\theta}{dt^2} = -mg\theta , \quad (3.13)$$

$$\frac{d^2\theta}{dt^2} = -\frac{g}{L}\theta = -\omega^2\theta . \quad (3.14)$$

И в физическом, и в математическом смысле полученный результат весьма близок к тому, что мы уже получили для случая простого гармонического осциллятора. Единственное отличие в том, что теперь собственная (резонансная) частота осциллятора выражается формулой $\omega = (g/L)^{1/2}$. Решение уравнения (3.14) то же, что и (3.8):

$$\theta(t) = B\cos(\omega t + \beta). \tag{3.15}$$

Здесь B является произвольной константой (*амплитудой*), величина в скобках $\omega t + \beta$ называется *фазой*, а константа β — *начальной фазой* колебаний. Как и ранее, фаза не играет заметной роли в наших рассуждениях — в конце концов, она зависит от того, какой момент времени мы приняли за нуль.



Грузик на нити, математический маятник — *а*

Физический маятник — *б*

Рис. 3.22. Модели осцилляторов: грузик на нити (*а*, математический маятник) и массивное тело на подвеске (*б*, физический маятник).

Кинетическая энергия грузика, подвешенного на нити, определяется следующей формулой:

$$\mathrm{KE} = \frac{1}{2}mv^2 = \frac{1}{2}m\left(L\frac{d\theta}{dt}\right)^2 = \frac{1}{2}mB^2L^2\omega^2\sin^2(\omega t + \beta). \tag{3.16}$$

Здесь мы учли, что $v = Ld\theta/dt = -BL\omega\sin(\omega t + \beta)$. Далее, для потенциальной энергии получаем формулу:

$$\mathrm{PE} = mgL(1 - \cos\theta) \approx \frac{1}{2}mgL\theta^2. \tag{3.17}$$

Здесь мы также воспользовались малостью угла θ, благодаря чему $1 - \cos\theta \cong$ $\cong 1 - \theta^2/2$, так что

$$\mathrm{PE} \approx \frac{1}{2}mgLB\cos^2(\omega t + \beta) = \frac{1}{2}mB^2L^2\omega^2\cos^2(\omega t + \beta). \tag{3.18}$$

Напомним, что $\omega = (g/L)^{1/2}$. Мы снова видим, что оба вида энергии (потенциальная и кинетическая) не изменяются «синхронно» или «в одной фазе». Для

тех, кто знает тригонометрию, ясно, что эти величины изменяются строго в противофазе.

Определим полную энергию осциллятора:

$$E = \text{KE} + \text{PE} = \frac{1}{2} mB^2L^2\omega^2 \sin^2(\omega t + \beta) + \frac{1}{2} mB^2L^2\omega^2 \cos^2(\omega t + \beta). \quad (3.19)$$

Окончательно,

$$E = \frac{1}{2} mB^2L^2\omega^2. \quad (3.20)$$

В эту формулу входят только постоянные величины. Значит, при колебании математического маятника полная энергия не изменяется.

Идея моделировать движение ноги при ходьбе с помощью математического маятника (гармонического осциллятора) возникла на том основании, что во время ходьбы кинетическая и потенциальная энергии ноги переходят одна в другую, как и во время колебаний маятника. Модель маятника (баллистическая модель ходьбы) нам потребуется для того, чтобы определить собственную частоту колебаний ноги $\omega = (g/L)^{1/2}$ и с помощью нее рассчитать скорость движения идущего человека. Однако прежде, чем это сделать, мы должны модифицировать простой математический маятник, поскольку реальную ногу нельзя рассматривать как груз (стопу), подвешенный на невесомой нити, роль которой играют бедро и голень. Модель математического маятника нам также понадобится при анализе процесса бросания мяча.

Физический маятник

Если мы умножим обе стороны уравнения (3.12) на L, то получим

$$mL^2 \frac{d^2\theta}{dt^2} = -mgL \sin\theta. \quad (3.21)$$

Внимательно посмотрев на правую часть этого уравнения, мы увидим в ней вращающий момент τ, действующий на грузик относительно оси вращения, проходящей через точку подвеса нити. При этом расстояние грузика от оси равно L (совпадает с длиной радиус-вектора **r**, которую обозначают *r*). Согласно нашему определению (рис. 3.22, *б*), угол между радиус-вектором **r** и вектором силы тяжести **F** равен $360^\circ - \theta$. Учитывая, что $\sin(360^\circ - \theta) = -\sin\theta$, получаем:

$$\tau = mgL \sin(360^\circ - \theta) = -mgL \sin\theta = mL^2 \frac{d^2\theta}{dt^2}. \quad (3.22)$$

Член mL^2 в правой части этого уравнения называется *моментом инерции* I грузика относительно оси вращения (для ноги она проходит через тазобедренный сустав). Обобщая это понятие на случай сложного объекта, составленного

из нескольких «грузиков», то есть тел с массой m_i, каждое из которых находится на расстоянии R_i от оси, получим:

$$I = \sum_i m_i R_i^2 . \tag{3.23}$$

Для тела с переменной плотностью $\rho(\mathbf{r})$, каждая точка которого $(\mathbf{r})$ находится на расстоянии R от оси вращения, момент инерции равен следующему объемному интегралу (берется по всему объему тела):

$$I = \int \rho(\mathbf{r}) R^2 dV . \tag{3.24}$$

Для физического тела с моментом инерции I, полной массой m и центром масс, находящимся на расстоянии d от оси вращения, получаем:

$$\tau = -mgd \sin\theta = I \frac{d^2\theta}{dt^2} . \tag{3.25}$$

Для малых углов $\sin\theta \cong \theta$, так что

$$\frac{d^2\theta}{dt^2} = -\frac{mgd}{I} \sin\theta \approx -\frac{mgd}{I}\theta . \tag{3.26}$$

Теперь собственная частота определяется формулой $\omega = (mgd/I)^{1/2}$. В приложении «***B***» можно найти более подробное обсуждение этого уравнения.

Будьте внимательны к обозначениям. В главе 2 мы обозначали угловую скорость как $\Omega = d\theta/dt$ и получили выражение для момента количества движения тела $L = I\Omega$, а также уравнение вращения тела под действием вращающего момента τ: $(\tau = dL/dt)$. Обратите внимание, что в этих выражениях L вовсе не длина подвеса!

Дополнительные сведения о моменте инерции

Рассмотрим объект массой m и моментом инерции I, измеренным относительно оси, проходящей через центр масс. Зная этот момент инерции, можно вычислить момент относительно любой другой оси, параллельной указанной и отстоящей от нее на расстоянии q. Это позволяет сделать теорема о параллельных осях:

$$I_{\text{(относительно смещенной оси)}} = I_{\text{(относительно центра масс)}} + mq^2. \tag{3.27}$$

Эта теорема проиллюстрирована на рисунке 3.23, *а*. Ее можно доказать на основе определения (3.24).

Момент инерции любого тела связан с другой величиной, называемой *радиусом инерции* ρ, (*radius of gyration*) следующей формулой:

$$I = m\rho^2. \tag{3.28}$$

Эта формула говорит о том, что момент инерции любого тела совпадает с моментом точечного тела той же массы, отодвинутой от оси вращения на расстояние, равное радиусу инерции ρ. В справедливости этой формулы можно убедиться на простых примерах. Первый пример — это кольцо радиуса ρ и массой m (ось вращения проходит через центр). Другой пример — гантель, состоящая из двух точечных масс $m/2$, отнесенных от центра масс (через него проходит ось вращения) на расстояние ρ. Очевидно, что радиус инерции математического маятника (грузик на нити) равен длине нити, однако в этом случае ось вращения не проходит через центр масс. На рис. 3.23, *б* понятие радиуса инерции проиллюстрировано для оси, проходящей через центр масс, а также для произвольной оси. Средние значения (для разных людей) радиусов инерции различных сегментов тела приведены в таблице 1.9.

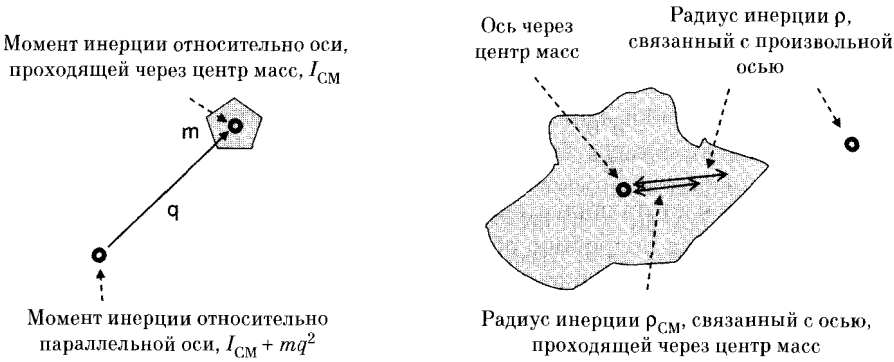


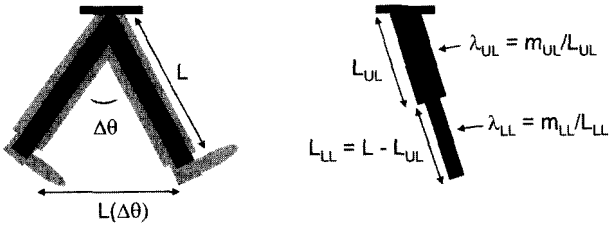
Рис. 3.23. Теорема о параллельных осях. Две оси расположены перпендикулярно странице. Они проходят через центр масс и через точку, удаленную от него на расстояние q (*а*). Радиусы инерции схематически изображены для моментов инерции, измеренных относительно центра масс и относительно произвольной оси (*б*)

3.3.6. Баллистическая (маятниковая) модель ходьбы

Баллистическая модель ходьбы утверждает, что ходьба является периодическим процессом, подобным качанию маятника с угловой частотой ω. Это означает, что полный цикл ходьбы (период) происходит за время $T_{period} = 2\pi/\omega$. Один шаг вперед совершается за половину этого времени $T_{half\_period} = \pi/\omega$. Для ноги длиной L_{leg}, которая поворачивается во время полного шага на угол Δθ, длина шага равна ~ $L_{leg}(\Delta\theta)$ — разумеется, в приближении малых углов (рис. 3.24, *а*). Скорость движения равна длине шага, деленной на время его осуществления (на половину периода):

$$v = \frac{\omega}{\pi} L_{leg}(\Delta\theta). \tag{3.29}$$

Для грузика на веревке $\omega = (g/L_{leg})^{1/2}$, поэтому $T_{half\_period} = \pi(L_{leg}/g)^{1/2}$. На основании рисунка 1.15 и таблицы 1.6, для человека ростом $H = 1.8$ м берем следующую величину для оценки длины ноги: $L_{leg} = 0.53H = 0.95$ м. Вспоминая, что $g = 9.8$ м/сек^2, получаем $T_{half\_period} = 0.98$ сек.



Баллистическая (маятниковая) модель ходьбы — *а*

Модель составной ноги — *б*

Рис. 3.24. Нога как физический маятник. Баллистическая модель ходьбы (*а*). Распределение масс вдоль ноги считается однородным. Модель составной ноги, в которой линейное распределение масс отличается у верхнего и нижнего звеньев (*б*)

Как все это соотносится с реальной ходьбой? При медленной ходьбе скорость движения равна 0.5 м/сек. При длине шага 0.3 м время одного шага составит $T_{half\_period} \cong 0.60$ сек. При быстрой ходьбе скорость движения повышается до 2.0 м/сек, причем длина шага увеличивается до 0.7 м. Время шага сокращается до (приблизительно) 0.35 сек. Мы видим, что модель дает довольно хорошую оценку для медленной ходьбы (действительно, мы получили 0.98 сек для теоретической длительности времени шага вместо экспериментального значения 0.60 сек). Тем не менее, расхождение теории и опыта увеличивается при повышении скорости ходьбы. Ясно, что быстрая ходьба не является свободными колебаниями математического маятника. Эти колебания являются *вынужденными* (то есть, происходящими под действием не только силы тяжести, но и силы мышц). Работу мышц ног легко почувствовать, перейдя от медленной прогулки к торопливому шагу.

Нельзя ли улучшить модель «медленной ходьбы», учтя распределение массы вдоль ноги вместо ее сосредоточения в ступне (математический маятник)? Другими словами, не пора ли перейти к физическому маятнику? Для ноги массы m_{leg} и длины L с равномерной линейной плотностью (да еще с одинаковой толщиной по всей длине, что не вполне верно, рис. 3.24, *а*) следует применить уравнение (3.26), которое дает $\omega = (m_{leg}gd/I)^{1/2}$ и, соответственно, $T_{half\_period} = \pi(I/m_{leg}gd)^{1/2}$.

Расстояние центра масс от оси вращения $d = L_{leg}/2$. Момент инерции ноги $I = m_{leg}(L_{leg})^2/3$. Этот результат получается интегрированием по длине ноги всех моментов инерции, вносимых в общую сумму каждым «кусочком» ноги массой $\lambda(dR)$, где $\lambda = m_{leg}/L_{leg}$ является линейной плотностью распределения массы ноги. Момент инерции каждого маленького фрагмента ноги, находящегося на расстоянии R от оси, равен $R^2\lambda(dR)$. Суммируем моменты инерции этих фрагментов по всей ноге, т. е., начиная с координаты 0 (подвеска ноги в тазобедренном суставе) до ее полной длины L_{leg}. Таким образом,

$$I = \int_0^{L_{leg}} \lambda R^2 dR = \frac{m_{leg}}{L_{leg}} \frac{L_{leg}^3}{3} = \frac{1}{3} m_{leg} L_{leg}^2 . \qquad (3.30)$$

Этот же результат мы получим, применив формулу (3.24). Действительно, для ноги с постоянной площадью поперечного сечения A, $\rho(\mathbf{r}) = \lambda/A$, и $dV = AdR$, так что $\rho(\mathbf{r})dV = \lambda(dR)$, что мы и использовали выше.

Далее, $\omega = (m_{leg}gd/I)^{1/2} = (m_{leg}g\,(L_{leg}/2)/(m_{leg}L_{leg}^2/3))^{1/2} = (3g/2L_{leg})^{1/2}$, так что $T_{half\_period} = \pi(2L_{leg}/3g)^{1/2} = 0.80$ сек (как и раньше, $L_{leg} = 0.95$ м). Полученная величина уже ближе к опытному значению 0.60 сек, так что модель физического маятника сработала лучше, чем модель математического маятника (грузик на невесомой нити). Не будем забывать, что наши рассуждения — всего лишь отдаленные приближения к реальности. Об этом нам напомнит хотя бы тот факт (рис. 3.25), что при реальной ходьбе энергия шага сохраняется лишь на 70%, а не на все 100%, как в наших маятниках.

Что будет, если мы попробуем еще немного улучшить нашу модель? Вспомним то обстоятельство, что реальная нога не отличается однородностью распределения масс по всей длине, так что 1 см бедра (по длине) весит больше, чем 1 см голени (рис. 3.24, *б*). Масса всей ноги составляет $m_{leg} = 0.161m_b$, а ее длина $L_{leg} = 0.530H$. Таблицы 1.6 и 1.7, а также рисунок 1.15 сообщают о том, что масса верхней части ноги (*upper leg*) равна $m_{u,\,leg} = 0.10m_b = 0.621m_{leg}$, а ее длина составляет $L_{u,\,leg} = 0.245H = 0.462L_{leg}$ (H — это рост человека). Соответственно, для нижней части ноги (*lower leg*) имеем следующие величины: $m_{l,\,leg} = 0.061m_b = 0.379m_{leg}$, а ее длина составляет $L_{l,\,leg} = 0.285H = 0.538L_{leg}$.

Теперь требуется вычислить расстояние от тазобедренного сустава до центра масс ноги d, а также ее момент инерции I относительно оси, проходящей через этот сустав. В общем виде, центр масс двух тел дается формулой:

$$r_{CM} = \frac{m_1 r_1 + m_2 r_2}{m_1 + m_2} . \qquad (3.31)$$

В наших обозначениях для модели составной ноги получаем:

$$d = \frac{m_{u,\,leg}\left(L_{u,\,leg}/2\right) + m_{l,\,leg}\left(L_{u,\,leg} + L_{l,\,leg}/2\right)}{m_{u,\,leg} + m_{l,\,leg}} \qquad (3.32)$$

$$= \frac{(0.621m_{\text{leg}})(0.231L_{\text{leg}}) + (0.379m_{\text{leg}})(0.731L_{\text{leg}})}{m_{\text{leg}}} = 0.421L_{\text{leg}}. \qquad (3.33)$$

Для момента инерции составной ноги (рис. 3.24, *б*) имеем:

$$I = \int_0^{L_{\text{u, leg}}} \lambda_{\text{u, leg}} R^2 dR + \int_{L_{\text{u, leg}}}^{L_{\text{leg}}} \lambda_{\text{l, leg}} R^2 dR = \frac{1}{3}\lambda_{\text{u, leg}} L_{\text{u, leg}}^3 + \frac{1}{3}\lambda_{\text{l, leg}} \left(L_{\text{leg}}^3 - L_{\text{u, leg}}^3\right). \qquad (3.34)$$

Здесь $\lambda_{\text{u, leg}} = m_{\text{u, leg}}/L_{\text{u, leg}} = 0.62m_{\text{leg}}/0.46L_{\text{leg}} = 1.34m_{\text{leg}}/L_{\text{leg}}$ и $\lambda_{\text{l, leg}} = m_{\text{l, leg}}/L_{\text{l, leg}} = 0.38m_{\text{leg}}/0.54L_{\text{leg}} = 0.70m_{\text{leg}}/L_{\text{leg}}$. Учитывая, что $L_{\text{u, leg}} = 0.46L_{\text{leg}}$, получаем $I = 0.256m_{\text{leg}}L^2_{\text{leg}}$. В задаче 3.17 проведено сравнение теоретических величин моментов инерции для рассматриваемых здесь случаев с опытными данными с учетом теоремы о параллельных осях и величин радиусов инерции (табл. 1.9).

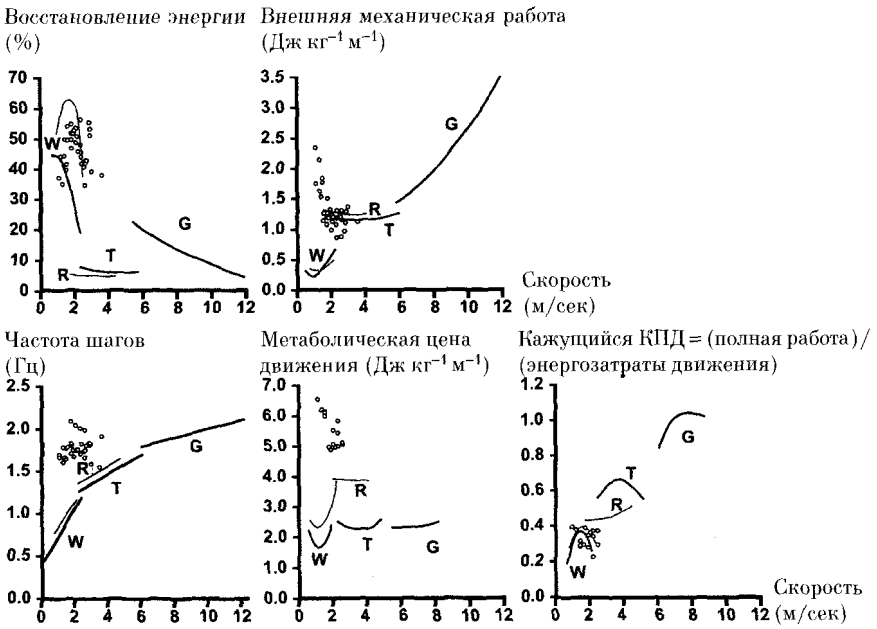


Рис. 3.25. Зависимость характеристик ходьбы от скорости для лошади (толстые кривые) и для человека (тонкие кривые) с учетом различных типов движения: прогулка шагом (*walking*, W), бег (*running*, R), рысь (*trotting*, T), галоп (*galloping*, G) для лошади и бег вприпрыжку для человека (*skipping*, светлые кружки) [151]

Наконец, $\omega = (m_{\text{leg}}gd/I)^{1/2} = (m_{\text{leg}}g\,(0.421L_{\text{leg}})/(0.256m_{\text{leg}}L^2_{\text{leg}}))^{1/2} = (1.64g/L_{\text{leg}})^{1/2}$, так что $T_{\text{half\_period}} = \pi(0.61L_{\text{leg}}/g)^{1/2} = 0.76$ сек. Новый результат всего на 4.5% лучше прежнего, полученного в модели с однородным распределением масс по всей длине ноги. Стоило ли трудиться!

3.3.7. Модель обратного маятника

Нога похожа на обычный маятник (грузик на нити), когда она не касается земли и перемещается вперед. Во время станса (стопа стоит на опоре) нога тоже поворачивается, но этот процесс похож совсем на другой маятник, который называется «*обратным*». При этом центр масс ноги путешествует по дуге радиуса R, центр которой находится на земле (рис. 3.26).

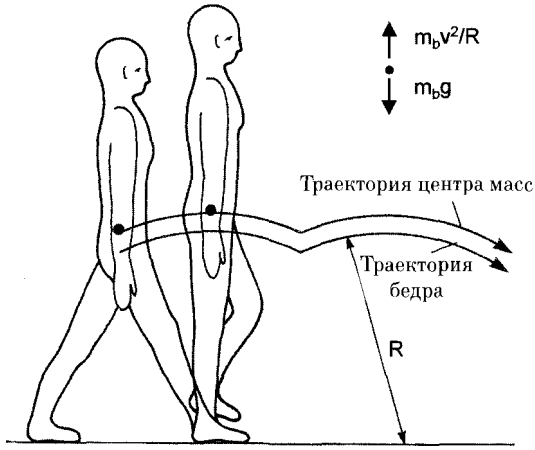


Рис. 3.26. Отрыв от земли при быстрой ходьбе, объясняемый моделью обратного маятника [99]

Чтобы «организовать» движение по окружности, необходима центростремительная сила величиной $m_b v^2/R$, где v равна скорости движения по окружности, что практически совпадает со скоростью ходьбы. Эту силу обеспечивает сила тяжести $m_b g$. Однако если она окажется слишком малой для скорости v, то человек «взлетит», т. е. оторвется от земли. Таким образом, максимальная скорость ходьбы (без отрыва от поверхности земли) составляет $v_{max} = (gR)^{1/2} \sim 3.0$ м/сек для $R = 0.9$ м. Если человек желает передвигаться быстрее, он должен изменить способ движения — например, начать бег трусцой или бежать вприпрыжку. Если дело происходит на Луне, то там максимальная скорость ходьбы составляет только 1.2 м/сек ($g_{Moon} = 0.17\, g_{Earth}$). Аналогично для Марса максимальная скорость немногим больше (1.9 м/сек), поскольку там $g_{Mars} = 0.4 g_{Earth}$. Столь жесткий запрет на скорость ходьбы по Луне объясняет тот факт, что астронавты там прыгают, а не ходят. Поистине, «лунная» походка — это прыжки кузнечика! Кстати, те же ограничения работают и на Земле. У детей длина ноги R короче, чем у взрослых, так что они вынуждены бежать при меньшей скорости, чем взрос-

лые. Взрослым разрешается ходить с максимальной скоростью 3 м/сек, но на самом деле они начинают бежать уже при скорости 2 м/сек. Возможно, организм старается снизить таким способом энергетические затраты на единицу пути (рис. 3.25). Спортсмены умудряются «спортивно ходить» со скоростью 4 м/сек — однако ценой искривления бедер и изучения специфической «походки», которая позволяет сделать траекторию движения их центра масс более плоской (что означает увеличение радиуса траектории R).

3.4. БЕГ

Бег отнюдь не равен быстрой ходьбе — это качественно другой способ передвижения. Во время ходьбы каждая ступня стоит на земле более чем половину времени шага. При этом возникают периоды времени, когда обе ступни покоятся на опоре. Напротив, ни в какой момент времени не бывает так, что во время ходьбы обе ноги одновременно находятся в воздухе. Совсем другие особенности движения характерны для бега. В этом случае каждая ступня покоится на земле менее чем половину времени «бегового шага» (шаг составляет половину периода ходьбы или бега). Кроме того, в некоторые промежутки времени обе ноги находятся в воздухе. Эти отличия ходьбы и бега имеют далеко идущие последствия — иногда весьма огорчительные. Например, на летней олимпиаде 2000 года австралийская спортсменка Джейн Савиль (спортивная ходьба) лидировала в гонке на 20 км. За 200 м до финиша у нее сдали нервы — и она перешла на бег, что зафиксировали фотокамеры. Да, у нее обе ноги одновременно оказались в воздухе — а это уже не ходьба, а самый настоящий бег! Результат: спортсменку дисквалифицировали. Судьи не такие уж «злодеи» — до этого эпизода Джейн Савиль сумела «заработать» две желтые карточки за тот же грех, так что третья была «заслуженно» красной. Только через 4 года она смогла частично реабилитироваться и завоевать бронзу на очередной Олимпиаде в 2004 году. Вот как опасно путать бег с ходьбой!

3.4.1. Кинематика

На рисунке 3.27 показаны снимки различных стадий движения ног во время бега. Одно из отличий между ходьбой и бегом состоит в том, что во время ходьбы нога практически полностью выпрямляется (на стадии мидстанса), что никогда не происходит во время бега. Другим отличием является тот факт, что при ходьбе станс длиннее свинга, а при беге — наоборот. Как видно на рисунке 3.9, при беге станс занимает 40% цикла, начиная с момента удара пяткой. Оставшееся время нога находится в воздухе (60%) с момента взлета пальцев до следующего удара пяткой. В течение первых 15% времени цикла после отры-

ва от земли нога пассивно «парит» в воздухе (*float*), после чего следующие 30% времени цикла занимает стадия свинга (активное маховое движение), а далее нога снова свободно парит в воздухе в течение оставшихся 15% времени цикла до момента очередного удара пяткой по опоре.

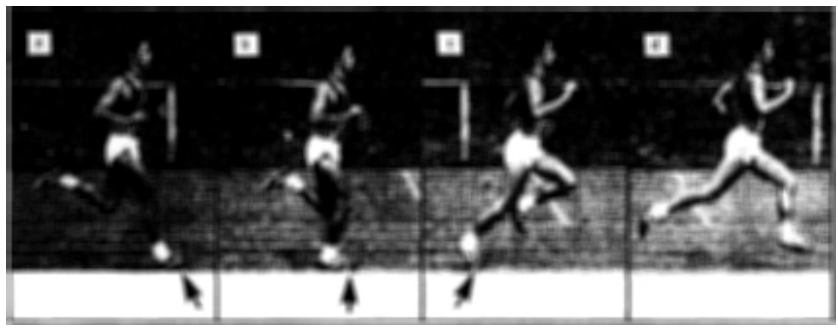


Рис. 3.27. Стадии бега. Стрелки показывают направления сил, действующих со стороны опоры на ногу спортсменки [99]

Таблица 3.5. Максимальные и минимальные значения углов в тазобедренном, коленном и голеностопном суставах (в градусах) для бега на разных скоростях при разных наклонах беговой дорожки [150].

	Уровень			**Наклон**		
Скорость (м/с)	**3,4**	**4,2**	**5,0**	**3,4**	**4,2**	**5,0**
Угол наклона (градусы)	**0**	**0**	**0**	**–20**	**0**	**20**
Бедро						
Сгибание	39,0	41,0	46,6	25,8	39,0	54,5
Разгибание	–20,6	–23,1	–28,0	–18,4	–20,6	–18,7
Колено						
Разгибание перед ударом пяткой	13,4	16,7	15,5	4,0	13,4	37,7
Амортизирующий рефлекс	40,6	39,4	42,9	41,2	40,6	46,3
Фаза толчка	15,1	16,8	14,2	32,1	15,1	13,0
Сгибание во время свинга	103,9	108,1	117,3	99,6	103,9	113,2
Лодыжка						
Тыльное сгибание перед ударом пяткой	91,3	91,8	92,5	–	91,3	97,6
Тыльное сгибание во время станса	112,4	108,7	110,8	103,5	112,4	116,4
Отгибание подошвы	64,2	58,7	57,1	76,4	64,2	59,4

При беге изменения сагиттальных углов в суставах ноги качественно такие же, как и при ходьбе (верхняя панель рис. 3.10), однако некоторые количественные отличия существуют, особенно для коленного сустава. На рисунке 3.28 показаны типичные годографы углов во время бега со скоростью 3.4 м/сек. На этих графиках показаны зависимости одного угла от другого по ходу цикла бега, где каждая точка соответствует определенному моменту цикла. В среднем, угол в тазобедренном суставе изменяется от 39° при сгибании до –21° при разгибании, так что диапазон изменения этого угла составляет 60°. В момент удара пяткой бедренная кость отклонена примерно на 25° от вертикали из-за сгиба тазобедренного сустава, после чего этот угол на некоторое время стабилизируется (почти вертикальная правая часть годографа на рис. 3.28, *а*). Перед ударом пяткой (нога почти прямая) угол в коленном суставе составляет 13°, но после удара он увеличивается до 41° (сгиб колена на 27° в результате амортизирующего рефлекса). Далее во время фазы толчка колено разгибается, так что угол в коленном суставе уменьшается до 15°. Во время свинга (нога над землей) угол в коленном суставе увеличивается до 104°, так что полный диапазон изменения этого угла составляет 90°. В голеностопном суставе угол до удара пяткой составляет 91° (тыльное сгибание), причем он еще более увеличивается во время станса (до 112°). Далее во время отгибания подошвы угол уменьшается до 64°, так что полный диапазон изменения угла в голеностопном суставе составляет 48°. Приведенные цифры зависят от скорости бега, а также от наклона беговой дорожки. В таблице 3.5 приведены наибольшие значения сагиттальных углов ноги для сгибания и разгибания при беге с разной скоростью на наклонных и горизонтальной дорожках.

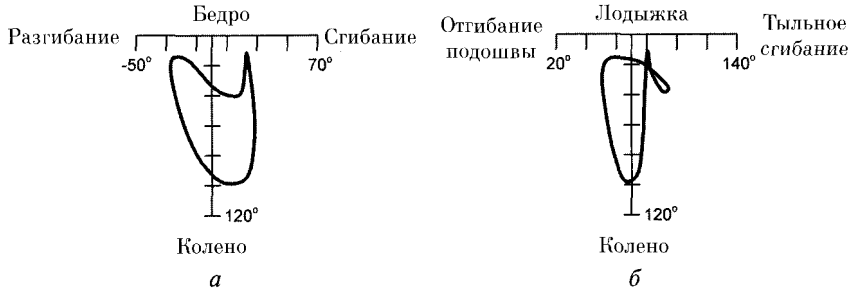


Рис. 3.28. Средние годографы зависимостей угла в тазобедренном суставе от угла в коленном суставе (*а*) и угла в голеностопном суставе от угла в коленном суставе (*б*) во время бега со скоростью 3.57 м/сек. Определения углов даны на рис. 3.1. По данным работ [150, 175]

Ноги не являются единственными частями тела, которые изменяют свое положение относительно центра масс во время ходьбы и бега. Руки движутся вперед и назад, а торс поворачивается вправо и влево — причем в противофазе с движениями ног. Почему это происходит? Попробуйте представить себе, что

было бы без таких дополнительных движений. С каждым толчком правой ноги тело приобретает момент количества движения вокруг вертикальной оси (то есть, закручивается) в отрицательном направлении (рис. 3.29), так что для стабилизации положения тела требуется компенсирующий положительный момент количества движения (который как раз возникает из-за движений рук, головы и торса). Аналогичная компенсация происходит и во время толчка левой ногой. (Важность компенсации вращательного момента можно показать на примере включения ротора стиральной машины). Движения рук и корпуса компенсируют до 90% нежелательных моментов количества движения, связанных с вращением вокруг вертикальной оси.

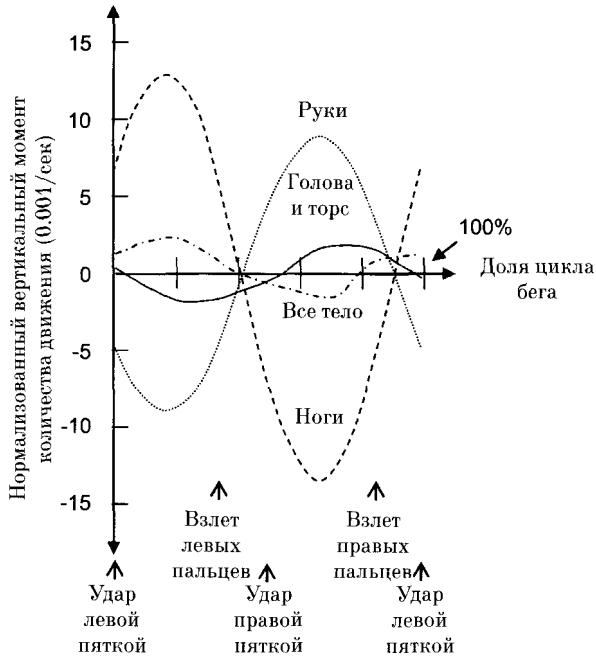


Рис. 3.29. Нормализованные вертикальные моменты количества движения рук, головы с торсом, и всего тела, измеренные относительно вертикальной оси во время цикла бега со скоростью 4.5 м/сек. Нормализацию выполнили путем деления моментов количества движения (кг-м^2/сек) на массу тела (кг) и на квадрат роста бегуна (м) [128, 129]

3.4.2. Работа мышц

Каждый процесс сгибания и разгибания сустава, описываемый кинематикой движения тела, вызывается координированной работой соответствующих групп мышц — сгибателей и разгибателей. Мышечная активность в

каждой фазе цикла движения качественно похожа на ту, которая показана на рисунках 3.10 — 3.12 для трех сагиттальных суставов во время ходьбы. Описание активности групп мышц дано выше в таблицах 3.1 — 3.3. На рисунке 3.30 показана активность мышц при беге.

3.4.3. Энергетика

На рисунке 3.27 показано, что тело бегущей спортсменки замедляется во время стадии (*а*), когда правая ступня опускается на дорожку, и ускоряется во время стадии (*в*), когда правая нога толкает тело вперед — это похоже на ходьбу. Соответственно, для величин горизонтальной кинетической энергии справедливо неравенство:

$$KE_H\ (t = \text{стадия } б) < KE_H\ (t = \text{стадия } г), \tag{3.35}$$

поскольку стадии (*б*) и (*г*) следуют непосредственно за (*а*) и (*в*).

Во время стадии (*г*) обе ноги оторваны от земли, тело летит в воздухе, причем центр масс тела и, соответственно, его потенциальная энергия, достаточно высоки. Напротив, во время стадии (*б*) правая ступня находится на земле, причем правая нога согнута (а не вытянута, как при ходьбе), так что потенциальная энергия тела сравнительно мала. Другими словами,

$$PE\ (t = \text{стадия } б) < PE\ (t = \text{стадия } г), \tag{3.36}$$

складывая оба неравенства, получаем:

$$KE_H\ (t = \text{стадия } б) + PE\ (t = \text{стадия } б) \ll KE_H\ (t = \text{стадия } г) + PE\ (t = \text{стадия } г). \tag{3.37}$$

Видно, что во время бега KE_H и PE (в действительности, PE + KE_V, причем вклад KE_V довольно мал) не изменяются в противофазе, так что их сумма существенно колеблется во время стадий бега (рис. 3.31). Таким образом, модель маятника совершенно непригодна для описания процесса бега [99]. Во время стадии (*б*) суммарная механическая энергия тела уменьшается, однако не все это снижение будет потеряно безвозвратно: некоторая часть энергии переходит в потенциальную энергию растяжения сухожилий и связок — также как и при прыжках на прыгалке *Пого* (пружинная прыгалка с двумя педалями и центральной пружиной). Вопрос о частичном сбережении энергии в сухожилиях и связках мы рассмотрим здесь и вернемся к нему снова после того, как познакомимся с эластичными свойствами различных частей тела (глава 4).

На рисунке 3.32 показан график изменения со временем вертикальной силы, действующей на ступню со стороны опоры при беге со скоростью 4.5 м/сек, которая сопоставима со скоростями марафонцев (42.2 км за 2 часа 37 мин). В этом примере максимум силы равен $2.7 m_b g = 2.7 W_b$. Для человека весом 70 кГ

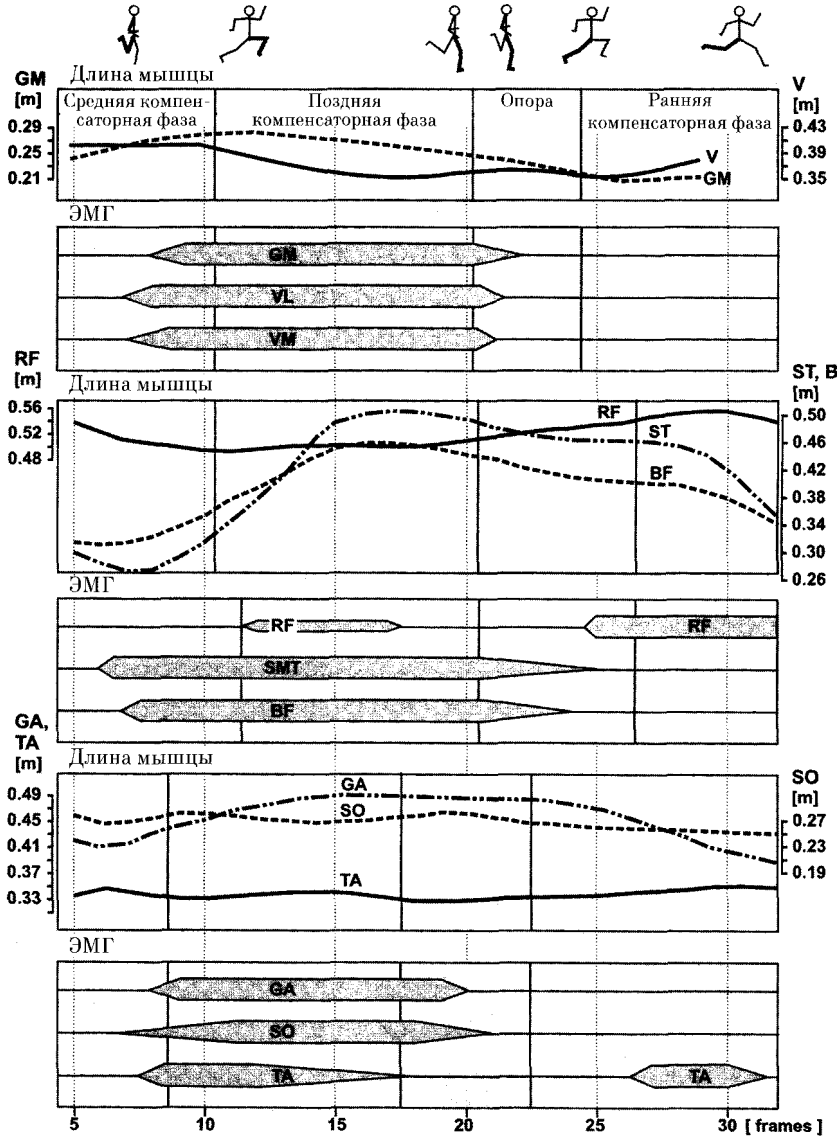


Рис. 3.30. Зависимость длины мышц и электромиограммы (ЭМГ) от времени в течение одного цикла бега для следующих мышц правой ноги: большой ягодичной (GM), латеральной широкой мышцы бедра (*vastus lateralis*, VL), бицепсов бедра (BF), медиальной широкой мышцы бедра (*vastus medialis*, VM), комбинации мышц VL и VM (V), прямой бедренной (RF), полусухожильной (*semitendinosus*, ST), комбинации полуперепончатой (SM) и ST мышц (SMT), икроножной (GA), камбаловидной (SO) и передней большеберцовой (TA) [126, 145]

(700 Н) эта сила примерно равна 1900 Н. У спринтеров эта величина повышается до 3.6 $m_b g$ (ударные силы, действующие на ступни бегунов, мы рассмотрим подробнее при обсуждении соударений).

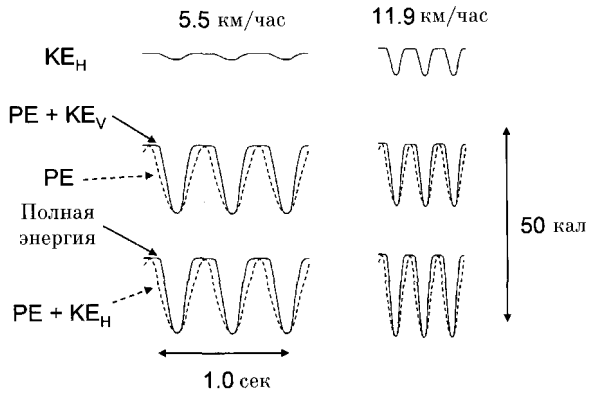


Рис. 3.31. Изменения механической энергии во время бега с двумя разными скоростями на силомерной платформе (*force plate*). Сверху вниз: горизонтальная кинетическая энергия, сумма потенциальной и вертикальной кинетической энергий (пунктир — только потенциальная энергия), полная энергия (пунктир — сумма потенциальной и горизонтальной кинетической энергий) [112, 146]

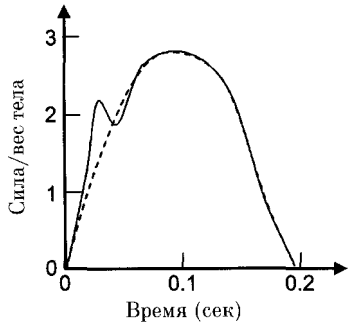


Рис. 3.32. Вертикальная сила, действующая на опору во время бега (сплошная линия — опыт, пунктир — аппроксимация). Данные получены с помощью силомерной платформы (*force plate*) и усреднены для пяти человек, бегущих со скоростью 4.5 м/сек [99]

На рисунке 3.33 показан баланс моментов вращения в *квазистатических* условиях, когда вертикальная сила, действующая на ступню, достигает 1900 Н. Этот рисунок похож на рычаг второго рода (глава 2). При равновесии ахиллово сухожилие действует вверх с силой 4700 Н. Этой силе противодействует сила реак-

ции тела 6400 Н, направленная вниз. Равновесие означает не только равенство противоположно направленных сил (6400 Н = 1900 Н + 4700 Н), но и равенство противоположных моментов этих сил. Учитывая длину плеч рычагов относительно голеностопного сустава (120 мм и 47 мм), убедитесь в том, что это условие также выполняется.

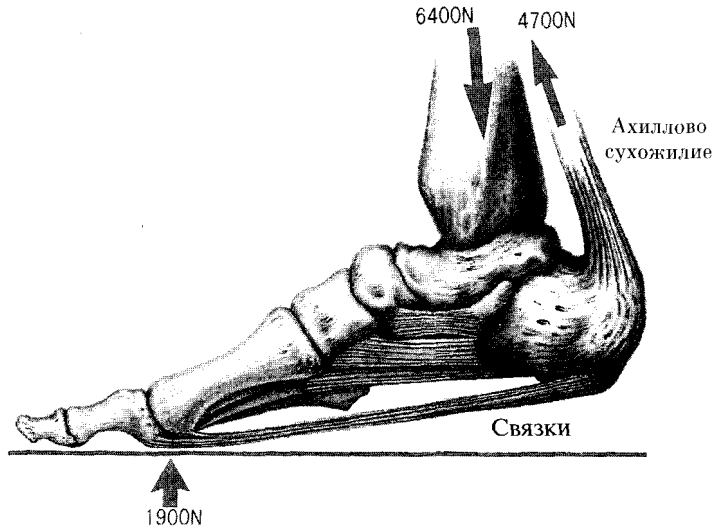


Рис. 3.33. Максимальные величины сил, действующих на ступню при беге [99]

Ахиллово сухожилие также известно под названием «*пяточное*». Оно связывает латеральную и медиальную головки икроножной мышцы, а также камбаловидную мышцу с пяткой (рис. 1.8, 3.4 и таблица 3.3).

Во время бега на марафонскую дистанцию бегун теряет примерно 100 Дж кинетической энергии при каждом контакте ступни с землей. Однако не вся эта энергия теряется безвозвратно. Некоторая ее часть запасается в теле, причем часть запасенной энергии возвращается обратно благодаря «пружинному» эффекту. Чтобы поддерживать постоянной среднюю скорость бега, требуется периодически добавлять ту часть механической энергии, которая безвозвратно теряется на каждом шаге. Эта энергия передается телу во время ускоряющего толчка ноги. *Насколько тело замедляется при каждом шаге?* Вычислите это сами для данной скорости и массы, считая, что тело теряет 100 Дж кинетической энергии при каждом контакте ступни с землей (задача 3.22).

Из теряемых на каждом шаге 100 Дж кинетической энергии 35 Дж запасается в виде потенциальной энергии растяжения Ахиллова сухожилия. Далее при обсуждении механических свойств тканей тела (глава 4) мы увидим, насколько эта величина соответствует силам, развиваемым Ахилловым сухожилием.

Из указанных 35 Дж 93% энергии относится к возобновляемой во время фазы ускорения, так что это замечательное сухожилие работает почти как идеальная пружина без трения. Во время контакта с опорой свод стопы уплощается, что требует затраты 17 Дж энергии. Из этой величины 80% энергии является возобновляемой. Часть энергии затрачивается на растяжение сухожилий четырехглавой мышцы бедра, расположенной над коленной чашечкой. Основная часть остальной энергии теряется в мышцах, работающих на торможение тела — и эта энергия безвозвратно уходит в тепло. В целом, 50 Дж энергии является возобновляемой благодаря «пружинному» эффекту, а вот оставшаяся часть (тоже 50 Дж) должна вырабатываться мышцами для ускорения тела. Заметим, что наше оптимистическое утверждение относительно возобновляемого характера 50% кинетической энергии, теряемой на каждом шаге, разделяют далеко не все специалисты. Например, на рис. 3.25 лишь 5% энергии является возобновляемой. В этом вопросе есть много нюансов, к которым относятся и физические свойства тканей тела, лежащие в основе анализа механизмов аккумулирования механической энергии и механизмов тормозящего действия мышц. Вскоре мы подробно рассмотрим соответствующие процессы. Кстати говоря, длинные кости ног также способны запасать механическую энергию, однако, как увидим далее, их аккумулирующие возможности весьма малы. Важным вопросом является эффективность использования возвращенной энергии и своевременность ее извлечения из «механических аккумуляторов». К трудностям, встречаемым при оценке роли аккумулирования и возврата механической энергии, относится слишком большое различие между величиной потери кинетической энергии на каждом шаге и примерно пятикратно бóльшей величиной химической энергии, необходимой для компенсации этой потери.

Хорошая спортивная обувь снижает силу удара при каждом шаге бегуна. *Может ли обувь помочь сберечь энергию, подобно пружине, и снизить ее потери на каждом шаге?* При кажущейся простоте вопроса, ответ на него неочевиден. Во время бега подметки спортивной обуви сжимаются максимум на 10 мм. Они запасают около 7 Дж энергии, из которых 54–66% могут возвратиться бегуну. На первый взгляд кажется, что это помощь, хотя и небольшая. Однако, амортизирующий эффект обуви ведет к тому, что значительно меньше энергии запасается природными «пружинами» человеческого тела. Если усилить демпфирование ударов стопы, то возникнет неустойчивость на стадиях станса и отрыва пальцев. Более того, если добиться аккумулирования некоторого количества энергии в специальной обуви, то отнюдь не ясно, можно ли существенную часть этой энергии вернуть спортсмену. Причина в том, что запасенная энергия должна быть возвращена в строго определенную фазу бега, во время заданного положения ноги и в течение определенного отрезка времени [159]. Резонансная частота ненагруженных кроссовок составляет ~ 100–200 Гц, а у нагруженных она существенно ниже: 20–30 Гц. Поскольку любая запасенная под пяткой энергия должна быть

возвращена не ранее, чем через 100–200 мсек после контакта стопы с опорой, а в реальности она возвращается гораздо раньше (через 50–100 мсек, что соответствует 10–20 Гц), то кажется, что современная эластичная обувь мало приспособлена для своевременного обмена механической энергией. Кроме того, если энергия запасается под пяткой, а возвратиться должна под пальцами (именно передняя часть стопы толкает тело вперед при беге), то опять мало толку от такого «аккумулятора». Спортсмены физики не знают, но их опыт бесценен. Так вот, на соревнованиях спринтеры убирают эластичные стельки из обуви, включая свой природный аккумулятор механической энергии на полную мощность. Однако на тренировках они надевают эластичную обувь, защищая свои суставы от излишних механических нагрузок.

Хорошая беговая дорожка может возвратить спортсмену около 12 Дж энергии при каждом шаге (таблица 3.8). Коэффициент упругости такого покрытия втрое превышает аналогичную величину нижней части ноги (80000 Н/м), что может повысить скорость бега примерно на 2%. На дистанции 100 м такая дорожка улучшит результат примерно на 0.2 сек, а на марафонской дистанции — на целых 80 сек! Правда, марафонцы не бегают по искусственным беговым дорожкам. Современные беговые покрытия можно настроить на резонансную частоту около 2 Гц, что соответствует периоду времени, необходимому для извлечения запасенной энергии. Рассматриваемый случай является одним из видов соударений, которые мы обсудим ниже в этой главе. Кроме того, соударениям посвящены конец главы 4 и задача 4.39.

Интересно отметить, что при ходьбе человеку возвращается существенно бóльшая часть потерянной механической энергии (примерно 70%), чем при беге (рис. 3.25). У кенгуру при каждом прыжке возвращается около 50% утраченной энергии.

Ускорение до спринтерских скоростей

Средняя скорость спринтеров мирового класса на дистанциях 100 и 200 м составляет 10.2 м/сек (таблица 6.34). На более длинных дистанциях скорость спортсменов замедляется, поскольку запасы энергии, которые приводят в действие мышцы при их самой высокой скорости сокращения, как раз заканчиваются после 200 м спринтерского бега (глава 6). На более коротких дистанциях скорость бегунов также снижается, поскольку несколько секунд уходит на разгон до максимальной скорости из положения старта. Попробуем промоделировать процесс ускорения на основе анализа изменения энергии тела с каждым отталкиванием ноги от земли [144]. В момент отталкивания (рис. 3.27, *в*) одна нога бегуна находится на земле. Работа мышц этой ноги ускоряет тело вперед. Для последующего анализа обозначим массу каждой ноги m_{leg}, так что масса верхней части тела (без ног) равна $m_b - 2m_{leg}$. В данной модели мы пренебрегаем многими фазами бега: свободным полетом, замедлением тела при приземлении, и т. д. — все это мы рассматриваем как единую стадию (*в*).

Пусть при самом первом отталкивании правая нога находится на земле. Она толкает верхнюю часть тела и левую ногу с силой F, действующей на расстоянии L, после чего в конце толчка тело приобретает скорость v_1. Работа мышц FL переходит в кинетическую энергию верхней части тела $\left(m_b - 2m_{\text{leg}}\right)v_1^2/2$ и в кинетическую энергию левой ноги $m_{\text{leg}}v_1^2/2$, в то время как правая нога все еще находится на земле (ее кинетической энергией мы пренебрегаем). Таким образом, после первого шага получаем:

$$FL = \frac{1}{2}\left(m_b - 2m_{\text{leg}}\right)v_1^2 + \frac{1}{2}m_{\text{leg}}v_1^2 = \frac{1}{2}\left(m_b - m_{\text{leg}}\right)v_1^2 \tag{3.38}$$

и

$$v_1^2 = \frac{2FL}{m_b - m_{\text{leg}}}. \tag{3.39}$$

Во время второго толчка левая нога находится на земле. Она совершает работу FL, ускоряя верхнюю часть тела от скорости v_1 до скорости v_2, так что

$$FL = \frac{1}{2}\left(m_b - 2m_{\text{leg}}\right)\left(v_2^2 - v_1^2\right) + \frac{1}{2}m_{\text{leg}}v_2^2,$$

$$= \frac{1}{2}\left(m_b - m_{\text{leg}}\right)v_2^2 - \frac{1}{2}\left(m_b - 2m_{\text{leg}}\right)v_1^2 \tag{3.40}$$

и

$$v_2^2 = \frac{1}{m_b - m_{\text{leg}}}\left(2FL + \left(m_b - 2m_{\text{leg}}\right)v_1^2\right). \tag{3.41}$$

Используя (3.39) для определения v_1^2, получаем:

$$v_2^2 = \frac{2FL}{m_b - m_{\text{leg}}}\left(1 + \frac{m_b - 2m_{\text{leg}}}{m_b - m_{\text{leg}}}\right). \tag{3.42}$$

Аналогичным образом, после третьего толчка имеем:

$$v_3^2 = \frac{1}{m_b - m_{\text{leg}}}\left(2FL + \left(m_b - 2m_{\text{leg}}\right)v_2^2\right). \tag{3.43}$$

С помощью (3.42) получим:

$$v_3^2 = \frac{2FL}{m_b - m_{\text{leg}}}\left(1 + \frac{m_b - 2m_{\text{leg}}}{m_b - m_{\text{leg}}} + \left(\frac{m_b - 2m_{\text{leg}}}{m_b - m_{\text{leg}}}\right)^2\right). \tag{3.44}$$

После n шагов получим:

$$v_n^2 = \frac{2FL}{m_b - m_{\text{leg}}} \times \left(1 + \frac{m_b - 2m_{\text{leg}}}{m_b - m_{\text{leg}}} + \left(\frac{m_b - 2m_{\text{leg}}}{m_b - m_{\text{leg}}}\right)^2 + \ldots + \left(\frac{m_b - 2m_{\text{leg}}}{m_b - m_{\text{leg}}}\right)^n\right). \quad (3.45)$$

По формуле суммы геометрической прогрессии $1 + x + x^2 + x^3 + \ldots + x^n = (1 - x^n)/(1 - x)$ при $0 < x < 1$ имеем:

$$v_n^2 = \frac{2FL}{m_b - m_{\text{leg}}} \frac{1 - \left(\frac{m_b - 2m_{\text{leg}}}{m_b - m_{\text{leg}}}\right)^n}{1 - \left(\frac{m_b - 2m_{\text{leg}}}{m_b - m_{\text{leg}}}\right)} = \frac{2FL}{m_{\text{leg}}}\left(1 - \left(\frac{m_b - 2m_{\text{leg}}}{m_b - m_{\text{leg}}}\right)^n\right). \quad (3.46)$$

Переходя к пределу для бесконечного числа шагов ($n \to \infty$) для финальной (final) скорости окончательно получим:

$$v_{\text{final}} = \sqrt{\frac{2FL}{m_{\text{leg}}}}. \quad (3.47)$$

Таблица 1.7 сообщает нам, что $m_{\text{leg}} = 0.161 m_{\text{b}}$, так что спринтер с массой 70 кг, силой толчка $F = 560$ Н и длиной шага $L = 1.0$ м разовьет финальную скорость 10.0 м/сек.

3.4.4. Модель прыгающего мяча и пружинной прыгалки

Подобно тому, как при изучении ходьбы можно многое понять с помощью модели маятника, бег также становится яснее с помощью механических моделей. На рисунке 3.34 показана модель прыгающего мяча. Эта модель становится еще проще для пружинной прыгалки, поскольку у прыгалки нет кинетической энергии, связанной с вращением вокруг собственной оси (как у мяча). Если мяч или прыгалка находятся на максимальной высоте, их потенциальная гравитационная энергия (PE) принимает самое большое значение, а кинетическая энергия равна нулю. (Мы выбрали такую систему отсчета, в которой мяч не движется по горизонтали — например, ту, в которой мы находимся, если бежим рядом с мячом. Так что здесь речь идет только о вертикальном движении). Так как мяч в воздухе не деформирован (и пружина прыгалки не сжата), то в верхней точке потенциальная эластическая энергия EE также равна нулю. Перед самым контактом с землей гравитационная часть PE становится почти минимальной, а EE по-прежнему нулевой. Во время столкновения с землей EE растет, а KE падает до нуля. Далее вся EE возвращается — сначала, главным образом, переходя в KE. Полная энергия TE = KE + PE + EE всегда постоянна [151]. Во время прыжков мяча происходит обмен между всеми тремя видами энергии.

Между бегом и рассмотренной моделью есть сходство, но не слишком сильное. Действительно, на стадии (*г*) рисунка 3.25 PE и KE одновременно достигают максимума, хотя в этот момент EE равна нулю. На стадии (*б*) обе величины PE и KE минимальны, однако EE запасена в сухожилиях, в своде стопы и т.п. Следовательно, фазы изменения KE при беге и прыжках мяча отличаются. Однако если мы рассмотрим фазы изменения суммы энергий PE + KE = TE — EE и фазы изменения EE, то мы обнаружим сходство между бегом и прыгающим мячом. В отличие от ходьбы, во время бега возврат энергии очень мал, так что бег не слишком «эластичен».

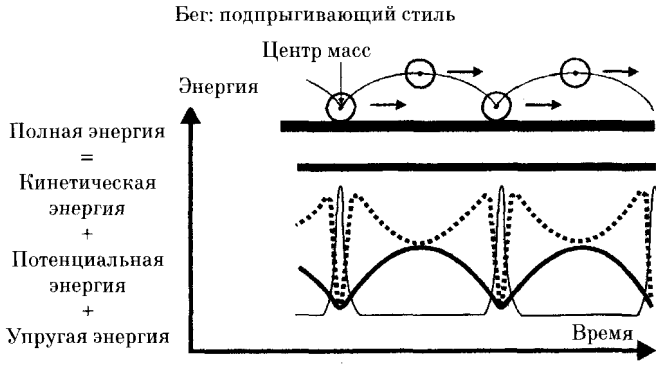


Рис. 3.34. Моделирование бега с помощью прыгающего мяча. Сумма кинетической энергии мяча (пунктир), его гравитационной потенциальной энергии (жирная линия средней толщины) и эластической потенциальной энергии (тонкая сплошная линия) сохраняется постоянной во время подпрыгиваний (самая толстая линия) [151]

Рисунок 3.35 показывает модель «одноногой прыгалки» для бега и «двуногой прыгалки» для «скачек» — особого типа бега с выпрыгиванием. Последний тип бега является экзотическим способом передвижения для двуногих (третьим, после ходьбы и бега). От бега он отличается тем, что значительную часть цикла составляет «души исполненный полет», а от обычного бега тем, что включает в себя фазу, когда обе ступни одновременно расположены на земле (таблица 3.6). С энергетической точки зрения бег с выпрыгиванием весьма эффективен: при нем возвращается 50% энергии, затрачиваемой на торможение при приземлении (рис. 3.25). Эти модели для движения двуногих существ можно применять и для анализа движения четвероногих (рис. 3.35). В то время как у двуногих имеется всего два (основных) способа движения (ходьба и бег), четвероногие передвигаются тремя способами — шагом, рысью и галопом (таблица 3.6).

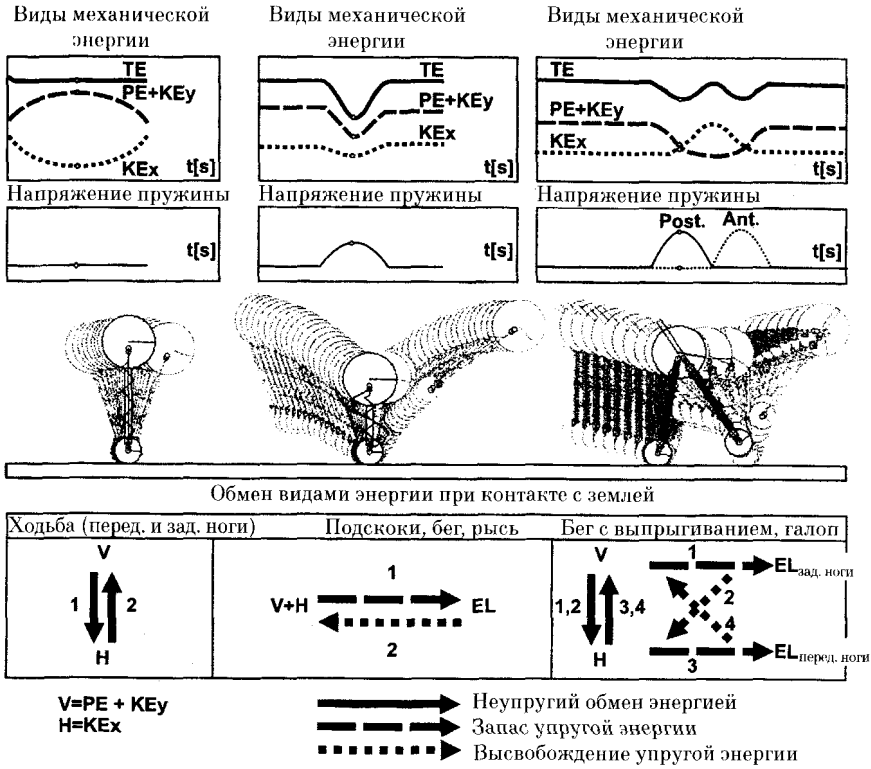


Рис. 3.35. Три механические модели движения. Слева вверху: обратный маятник как модель ходьбы. Средняя панель вверху: одноногая прыгалка как модель бега и вертикальных прыжков. Справа вверху: двуногая прыгалка — модель для бега с выпрыгиванием. Также показана сила сжатия пружины и варианты обмена видами энергии при контакте с землей [151]

3.5. ПРЫЖКИ

В этом разделе мы изучим механику таких спортивных упражнений, как *прыжок вверх на месте* и *прыжок с шестом*. В задачах (ниже) мы также рассмотрим прыжки в высоту и в длину (задачи 3.34–3.37 и 3.38–3.40, соответственно). Во всех типах прыжков кинетическая энергия бега преобразуется в потенциальную энергию. Прыжок вверх на месте рассматривается как половина соударения с полом (наличествует только фаза контакт–подъем, а предшествующая фаза спуска — контакт отсутствует). Другие типы прыжков, такие как прыжки с трамплина и некоторые другие гимнастические упражнения, включают в себя полное соударение с поверхностями (спуск–контакт–подъем). При полном соударении исключительно важно, сколько энергии возвращается прыгуну в фазе подъема. Этому вопросу мы уделим особое внимание в обсуждении.

Таблица 3.6. Сравнение типов движения двуногих и четвероногих [151].

Двуногие	Последовательность ног[а)]	Особенности
Ходьба	R, L, R, L, и т.д.	Нет фазы полета
Бег	R, полет, L, полет, и т.д.	
Бег с выпрыгиванием:		
Правое одностороннее выпрыгивание	L, R, полет, L, R, полет, и т. д.	Для левого варианта: R, L, полет, и т.д.
Двустороннее выпрыгивание	L, R, полет, R, L, полет, и т. д.	
Четвероногие (аналогия с двуногими)	**Последовательность ног[б)]**	**Особенности**
Ходьба «*walk*» (ходьба)	FL, HR, FR, HL	Крупный шаг «*stride*»: до 3 копыт на земле
Рысь «*trot*» (бег)	Как у двух бегущих двуногих с 50% разностью фаз.	Иноходь (*rack*) — вид бега рысью с 0% разностью фаз
Галоп (нет аналога)		
Медленный (легкий) галоп или кантер (кентер, canter)	HL, HR, FL (одновременно), FR, полет	Правый кантер: заменить L и R.
Диагональный галоп «*transverse gallop*» (быстрый бег)	HL, HR, полет; FL, FR, полет	Правый диагональный
Латеральный галоп «*rotary gallop*» (быстрый бег)	HL, HR, полет; FR, FL, полет	По часовой или против часовой стрелки

[а)] R — правая нога, L — левая нога.

[б)] FL (*fore left*) — передняя левая; HR (*hind right*) — задняя правая; FR — передняя правая; HL — задняя левая.

3.5.1. Вертикальный прыжок с места

Как высоко вы сможете подпрыгнуть? Это зависит от того, с какой скоростью вы сумеете оторваться от опоры. Кусочно-линейных диаграммы на рисунке 3.36, на которых сегменты тела представлены отрезками прямых линий, показывают четыре стадии подпрыгивания.

Исходно человек стоит на полу прямо (рис. 3.36, *а*). Центр масс его тела находится примерно на высоте 1.0 м от пола и на 5 см выше тазобедренного сустава. Рисунок 3.36, *б* показывает положение тела после *приседания с наклоном*, в результате чего центр масс опускается до высоты (примерно) 0.65 м от пола. На третьей диаграмме показана последующая фаза *распрямления* и *отрыва от опоры (взлета)*. При взлете (рис. 3.36, *в*) центр масс тела находится на высоте 1.05 м от пола, что немного выше, чем на рисунке 3.36, *а*, поскольку при от-

рыве человек приподнимается на носках. Во время распрямления центр массы смещается вверх на расстояние s и достигает при отрыве вертикальной скорости v_{TO} (индекс ТО = *take-off*, взлет). После отрыва человек пролетает в *свободном полете* расстояние H, после чего его вертикальная скорость v становится равной нулю (рис. 3.36, *г*).

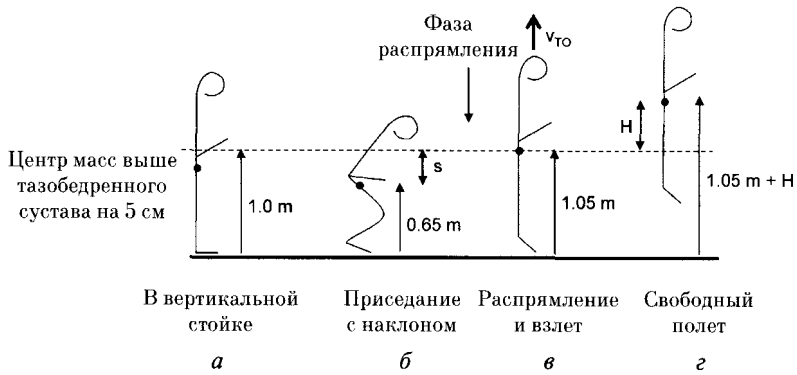


Рис. 3.36. Кусочно-линейная диаграмма подпрыгивания, включающая начальную вертикальную стойку (*а*), приседание с наклоном (*б*), распрямление до момента отрыва от опоры (*в*) и свободный полет (*г*) [161]

Как вычислить высоту прыжка? При отрыве от опоры вся полученная от работы мышц кинетическая энергия преобразуется в потенциальную энергию центра масс в его высшей точке свободного полета. Поэтому:

$$\frac{1}{2} m_b v_{\text{ТО}}^2 + m_b g\,(1.05\,\text{м}) = 0 + m_b g\,(1.05\,\text{м} + H)\,, \tag{3.48}$$

$$\frac{1}{2} m_b v_{TO}^2 = m_b g H\,. \tag{3.49}$$

Таким образом, $H = v_{TO}^2 / 2g$, так что чем больше скорость отрыва, тем выше прыжок.

Во время фазы распрямления на обе ноги со стороны опоры действует вертикально направленная сила $N(t)$, так что полная вертикальная сила равна $F_V(t) = N(t) - m_b g$. На рисунке 3.37 показывает среднюю величину этой силы, измеренной у нескольких мужчин в начале 1930-х годов в Колумбийском университете [161]. Видно, что сначала эта сила растет, а затем уменьшается. До тех пор, пока она приложена к телу, центр масс ускоряется вверх и смещается на расстояние s (рис. 3.36, *б*, *в*). Работа W совершенная мышцами во время фазы распрямления оставляет

$$W = \int_0^s F_V(t)\,dz\,. \tag{3.50}$$

Обратите внимание, что прежде, чем взять интеграл (3.50), надо преобразовать подынтегральную функцию так, чтобы вместо переменной t получить переменную z. На экспериментальном графике силы $N(t)$ (пунктирная линия на рис. 3.37, *а*) видно, что во время фазы распрямления (в промежуток времени от 0.6 сек до взлета, когда $N(t)$ практически мгновенно падает до нуля) эта сила примерно постоянна и в среднем равна 300 фунтов. Таким образом, мы просто заменим подынтегральную функцию в (3.50) константой (реакция опоры минус вес тела).

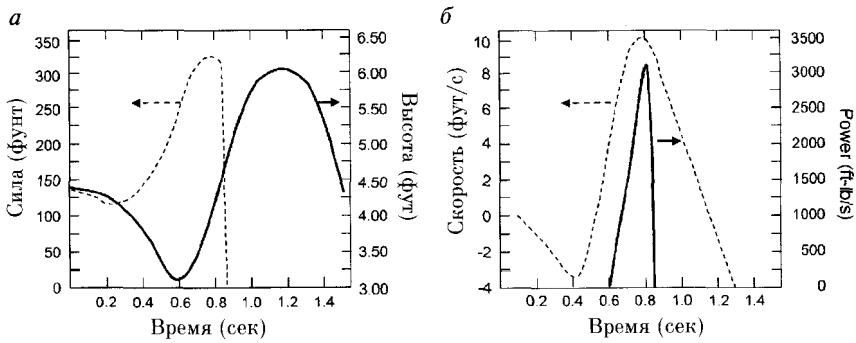


Рис. 3.37. Кинематические и динамические величины во время вертикального прыжка с места: сила реакции опоры (пунктир, левая шкала) и высота центра масс (сплошная линия, правая шкала) (*а*); вертикальная скорость центра масс (пунктир, левая шкала) (*б*) и мощность реакции опоры, равная произведению силы (*а*) на скорость (*б*). Мощность показана сплошной линией с правой шкалой [161]

Работа W перейдет в кинетическую энергию тела при взлете. В свою очередь, эта кинетическая энергия перейдет в потенциальную энергию гравитации в самой высокой точке полета, так что:

$$\int_0^s F_V(t)\,dz = \frac{1}{2} m_b v_{TO}^2 = m_b g H. \tag{3.51}$$

Окончательно,

$$H = \frac{\int_0^s F_V(t)\,dz}{m_b g}. \tag{3.52}$$

Примем вес тела $W_b = m_b g$ = 140 фунтов (64 кГ, 620 Н). Средняя величина вертикальной реакции опоры $\langle N(t) \rangle$ = 300 фунтов (см. выше). Для s = 1.4 фута (0.43 м), получаем:

$$H = \frac{\int_0^s F_V(t)\,dz}{m_b g} = \frac{\big(N(t) - m_b g\big)s}{m_b g} \tag{3.53}$$

$$= \frac{(300\text{ lb} - 140\text{ lb})1.4\text{ ft}}{140\text{ lb}} = 1.6\text{ ft}\ (0.49\text{ м}). \tag{3.54}$$

Как долго длится взлет (отрыв)? Допустим, что вертикальное ускорение во время выпрямления постоянно и равно a. (Это было бы справедливо только в том случае, когда вертикально направленная сила была бы постоянна, что не верно). Из $F_V = m_b a$ получаем:

$$a = \frac{N(t) - m_b g}{m_b}. \tag{3.55}$$

Обозначая длительность отрыва τ, имеем:

$$v_{TO} = a\tau. \tag{3.56}$$

С помощью формулы

$$s = \frac{1}{2}a\tau^2 \tag{3.57}$$

окончательно получим:

$$\tau^2 = 2\left(\frac{m_b}{N(t) - m_b g}\right)\left(\frac{s}{g}\right) = 2\left(\frac{140\text{ lb}}{160\text{ lb}}\right)\left(\frac{1.4\text{ ft}}{32.2\text{ ft/s}^2}\right). \tag{3.58}$$

Здесь мы учли, что $\big\langle N(t)\big\rangle - m_b g = 300\text{ lb} - 140\text{ lb} = 160$ фунтов (710 Н). Таким образом, ускорение происходит в течение времени $\tau = 0.28$ сек.

Какова высота прыжка и связанное с ней время взлета? Деление (3.56) на (3.57) исключает a и в результате дает

$$v_{TO} = \frac{2s}{\tau} \tag{3.59}$$

так что

$$H = \frac{v_{TO}^2}{2g} = \frac{(2s/\tau)^2}{2g} = \frac{2s^2}{g\tau^2}. \tag{3.60}$$

Если вы сможете уменьшить время распрямления (время взлета), то сможете прыгнуть гораздо выше! Далее мы увидим, что время распрямления меньше у людей, мышцы ног которых содержат больше быстро сокращающихся волокон. Однако более краткое время распрямления может быть только результатом определенного компромисса, требующего ухудшения других характеристик

(глава 5). Дело в том, что при сокращении с постоянной скоростью мышцы развивают тем меньшее напряжение, чем быстрее они сокращаются. Соответственно это сокращение гораздо меньше того, которое мышцы могут развивать при неизменной длине (изометрическое сокращение или активация). Измерение силы реакции опоры с помощью силомерных платформ (*force plates*) показало, что хотя пиковое значение силы для ноги типичного бегуна может составлять 1710 Н, эта сила падает до 715 Н, если тот же бегун прыгает вверх на месте [99]. Это удивительное наблюдение объясняется более быстрым сокращением мышц во время прыжка. Можно также ожидать, что средняя сила ног при прыжке вверх будет ниже максимальной, которую они способны развить при постоянной скорости сокращения при длине, близкой к оптимальной, поскольку мышцы развивают меньшее напряжение, если они гораздо длиннее или короче, чем их длина в покое. Кроме того, плечо силы в коленном суставе изменяется во время прыжка (оно минимально при согнутом колене в положении приседания перед подпрыгиванием).

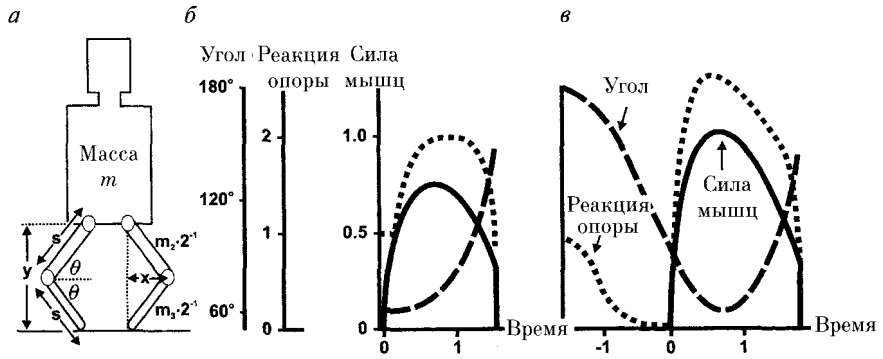


Рис. 3.38. Механическая модель для анализа вертикальных прыжков (*а*). Прыжок из неподвижного положения приседания (*б*). Прыжок с форсированным приседанием (*в*). Показаны изменения силы мышц, реакции опоры и угла в коленных суставах во время прыжка [101] и [100]

На рисунке 3.38 проанализированы два способа прыжка вверх на месте с учетом активации мышц, напряжения сухожилий и реакции опоры [101]. В первом случае прыжок выполняется из неподвижного положения приседания. Первоначально, по мере того как мышцы сокращаются, происходит только медленное движение вокруг коленок, сопровождающееся значительным напряжением сухожилий. Далее происходит быстрое сокращение мышц, сила которых в 2 раза меньше по сравнению с силой изометрического сокращения. Непосредственно перед прыжком мышцы и сухожилия развивают силу, которая больше изометрической в 4 раза.

Прыжок с форсированным приседанием (*countermovement jump*) начинается с вертикальной стойки как свободное падение. Далее мышцы тормозят это движение вниз до позиции приседания. После этого начинается ускоренное движение вверх, как и в предыдущем способе. При движении вниз мышцы развивают большую силу, чем при изометрическом сокращении (процесс торможения при эксцентрическом сокращении, глава 5). В результате сухожилия растягиваются сильнее, чем при первом способе прыжка. Обе эти особенности приводят к тому, что прыжок вверх с форсированным приседанием более эффективен, чем прыжок первым способом. Прыжок с форсированным приседанием получается выше еще и потому, что непосредственно перед сокращением мышцы растягиваются, приводя к развитию большей силы во время последующего сокращения на более поздних фазах прыжка. Эти особенности второго способа прыгания не включены в модель, показанную на рисунке 3.38.

3.5.2. Прыжок с шестом

Прыжок с шестом состоит из нескольких фаз, из которых только последняя представляет собой движение вверх (с небольшой горизонтальной составляющей). Этот сложный спортивный маневр начинается с толка вперед — подобно прыжку в длину. При этом большая часть горизонтальной кинетической энергии прыгуна преобразуется в эластическую потенциальную энергию шеста, которая затем (тоже большей частью) преобразуется в гравитационную потенциальную энергию прыгуна (рис. 3.39). Быстро бегущий прыгун с шестом может добиться высоких результатов, если он действительно сумеет преобразовать «большие части» указанных видов энергии последовательно друг в друга. Это удается выполнить при хорошей технике прыжка и соответствующем шесте. Чтобы пролететь над планкой в горизонтальном направлении, нужна некоторая оставшаяся горизонтальная кинетическая энергия, однако ее требуемое количество пренебрежимо мало.

На рисунке 3.39 показаны вертикальные отметки, необходимые для анализа прыжка с шестом: высота центра масс в момент отрыва (*take-off height* = высота отрыва, H_1), максимальный прирост высоты центра масс прыгуна при контакте с шестом (высота размаха = *swing height*, маховая высота H_2), прирост высоты после отпускания шеста (*flight height*, высота полета, H_3) и максимальный зазор над планкой (*clearance*, клиренс H_4 — эта величина может быть отрицательной). У прыгунов мирового класса, использующих фибергласовые шесты, *угол отрыва* относительно вертикали составляет 13–15 .

Считая, что рассмотренные выше преобразования одного вида энергии в другой происходят без потерь, можно получить удивительно хорошее предсказание

высоты прыжка с шестом. Сначала прыгун бежит и ускоряется до скорости $v_{H,i}$, причем его центр масс располагается над поверхностью земли на высоте h_{CM} (H_1 на рис. 3.39). Во время бега h_{CM} приблизительно составляет 0.9 м, соответствуя немного пригнувшейся позе разбегающегося прыгуна. Разбег необходимо завершить преобразованием начальной кинетической энергии $E_{H,i} = mv_{H,i}^2/2$ в потенциальную энергию. Во время преодоления планки центр масс прыгуна находится на высоте $h_{bar} + h_{min}$, где h_{bar} — высота планки, а h_{min} (H_4 на рис. 3.39) — прирост высоты центра масс прыгуна, которой необходим, чтобы не коснуться планки (мы оценим его величиной ~ 0.1 м). Таким образом, в результате прыжка центр масс поднимается на $h_{bar} + h_{min} - h_{CM}$. Хороший прыгун с шестом может достичь скорости $v_{H,i} \sim 9.5$ м/с. (На дистанции 100 м спринтеры мирового уровня достигают скорости 10.2 м/с). Считая, что начальная кинетическая энергия преобразуется без потерь в потенциальную энергию прыгуна над планкой, получаем:

$$\frac{1}{2}mv_{H,i}^2 = mg\left(h_{bar} + h_{min} - h_{CM}\right), \tag{3.61}$$

отсюда

$$h_{bar} = h_{CM} - h_{min} + \frac{v_{H,i}^2}{2g}. \tag{3.62}$$

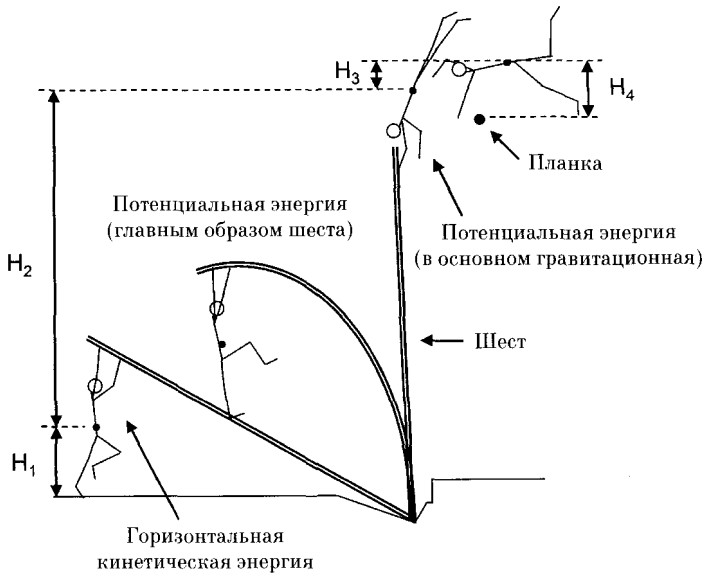


Рис. 3.39. Высотные отметки для анализа прыжка с шестом [127]

Вспоминая, что $g = 9.8$ м/сек^2, получаем $h_{\text{bar}} = 5.4$ м. Этот результат является типичным для мастера спорта. В 2006 году зафиксирован мировой рекорд 6.14 м (см. задачу 3.33). Следует иметь в виду, что пролетая над планкой, прыгун с шестом сохраняет движение вперед, так что v_{H} не равна точно нулю (не вся кинетическая энергия переходит в потенциальную). Другой особенностью, не включенной в наш анализ, является то, что спортсмен отталкивается от шеста перед тем, как с ним расстаться — и этот маневр также влияет на результат.

Шесты для прыжков в высоту делают очень упругими. Такой шест запасает энергию деформации и возвращает ее спортсмену гораздо эффективнее, чем это делают элементы тела во время прыжка и бега. Существует оптимальная жесткость шеста, при которой спортсмены добиваются наивысших результатов [171]. Если шест слишком жесткий, то он распрямляется до того, как спортсмен достигнет максимальной высоты. В результате такой шест толкает спортсмена не вверх, а в горизонтальном направлении назад от планки. Напротив, если шест недостаточно жесткий, то он распрямляется слишком медленно и спортсмен проскочит планку до того, как он наберет наибольшую высоту.

3.6. БРОСОК МЯЧА

Биомеханика броска мяча очень сложна. Она включает в себя координированное движение многих мышц относительно нескольких суставов тела — подобно тому, что происходит при ходьбе или беге. Ниже мы займемся моделированием броска мяча. При этом мы сильно упростим проблему и впоследствии заново оценим наши первоначальные допущения и упрощения. Начнем с первого допущения: в броске участвует только рука. Это допущение существенно упрощает задачу.

Диаграммы на рисунке 3.40 показывают четыре модели бросания мяча рукой с верхним захватом (*overhand*):

(*а*) Бросок с движением в плечевом и локтевом суставах (рис. 3.40, *а*).

(*б*) Бросок прямой рукой (локтевой сустав зафиксирован в выпрямленном положении). Рука поворачивается только в плечевом суставе с помощью дельтовидных мышц (рис. 3.40, *б*).

(*в*) Бросок предплечьем от себя. Плечевой сустав неподвижен. Движение происходит только в локтевом суставе с помощью разгибательной трехглавой мышцы плеча (рис. 3.40, *в*).

(*г*) Бросок предплечьем к себе. Плечевой сустав неподвижен. Движение происходит только в локтевом суставе с помощью сгибателя (двуглавой мышцы плеча, рис. 3.40, *г*).

Похожие диаграммы можно нарисовать для и бросания мяча рукой с нижним захватом (*underhand*), причем в этом случае годятся диаграммы (*а*), (*б*) и (*г*)

рисунка 3.40. Каждая из этих моделей описывает весьма неестественное движение (попробуйте сами бросить мяч по указанным схемам!), однако они удобны в качестве моделей первого приближения.

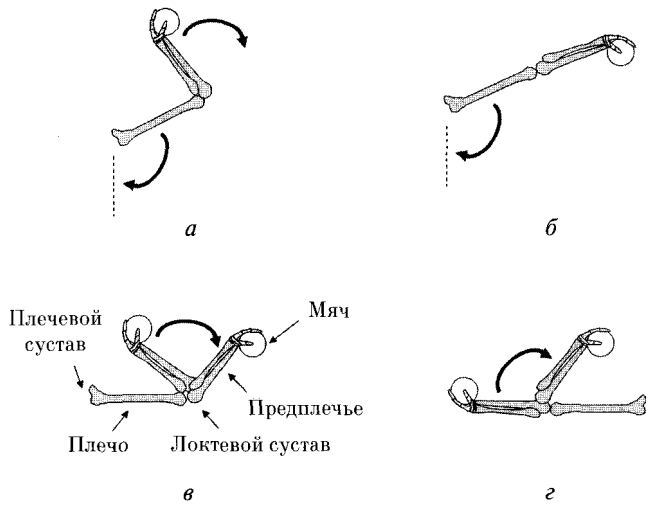


Рис. 3.40. Четыре модели бросания мяча; поворот в плечевом и разгибание в локтевом суставах (*а*); поворот в плечевом суставе с фиксированным локтевым суставом (*б*); разгибание локтя при фиксированном положении плеча (*в*); сгибание локтя при фиксированном положении плеча (*г*)

Модель (*а*) описывает два сустава тела и, следовательно, является двухсегментной. Модели (*б–г*) описывают одиночный сустав тела и являются односегментными. Более сложные модели являются мультисегментными.

Мы проанализируем бросок мяча с помощью односегментной модели (*г*), где предплечье движется вследствие сокращения сгибателя — двуглавой мышцы, что заставляет предплечье вращаться в локтевом суставе. Эта модель пригодна для описания броска сверху или снизу. Хотя модель очень проста, в ней имеется несколько сложных нюансов, на которые мы обратим особое внимание. Нам хотелось бы узнать, с какой скоростью мы сможем бросить мяч (например, бейсбольный). Сначала мы допустим, что двуглавая мышца — единственная мышца, сгибающая предплечье; позднее мы изучим другие мышцы, которые могут участвовать в этом процессе, формируя в совокупности *«эффективную»* двуглавую мышцу плеча.

Мы уже проводили анализ вращающего момента для рассматриваемого случая (глава 2). Как видно на рисунке 2.9, *г* (модель 3 главы 2),

$$\Sigma\tau_z = Md_M \sin\theta - W_F d_F \sin\theta - W_B d_B \sin\theta = (Md_M - W_F d_F - W_B d_B)\sin\theta. \quad (3.63)$$

Здесь W_B — вес мяча (*ball*). Для простоты мы сначала допустим, что плечевая кость находится в вертикальном положении. При равновесии (рука неподвижна) вращающие моменты дают в сумме ноль. При повороте руки (да еще с ускорением для броска) указанная выше сумма должна быть положительной.

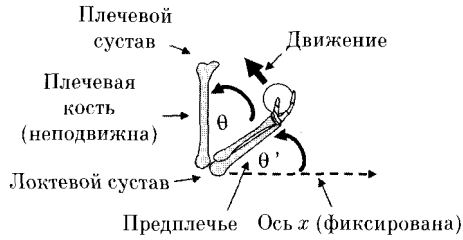


Рис. 3.41. Углы, образуемые при бросании мяча, включая углы вращения предплечья относительно горизонтальной оси (θ') и неподвижного плеча (θ)

На рисунке 3.41 показаны обозначения углов, описывающих положение предплечья. Угол θ образован движущимся предплечьем и неподвижным плечом. Предплечье образует угол θ' с горизонтальной осью x. Уравнение вращательного движения предплечья выглядит следующим образом:

$$\sum \tau_z = I \frac{d^2\theta'}{dt^2}. \tag{3.64}$$

Здесь мы учли то обстоятельство, что $\theta + \theta' = \pi/2$ и, соответственно, $d\theta/dt + d\theta'/dt = 0$ и $d^2\theta/dt^2 + d^2\theta'/dt^2 = 0$. Таким образом,

$$\frac{d^2\theta'}{dt^2} = -\frac{d^2\theta}{dt^2}. \tag{3.65}$$

Из (3.25) получаем:

$$\sum \tau_z = -I \frac{d^2\theta}{dt^2} \tag{3.66}$$

или

$$\frac{d^2\theta}{dt^2} = -\frac{\sum \tau_z}{I}. \tag{3.67}$$

Теперь нам нужно оценить момент инерции I и величину вращающего момента. Момент инерции относительно оси, проходящей через локоть, равен сумме моментов инерции руки и мяча. Используя (3.23) и (3.30) получаем:

$$I = \frac{1}{3} m_F L^2 + m_B L^2. \tag{3.68}$$

Здесь L — длина предплечья (0.146 H) плюс половина кисти (0.108 $H/2$), так что $L \sim 0.2\ H \sim 36$ см. Вес предплечья (со всей кистью) примерно равен $0.022 W_b$, так что $m_f \sim 2$ кг для игрока массой 90 кг. В этой задаче мы ориентируемся на игрока основной лиги ростом 6 футов (1.8 м) и массой 200 фунтов (90 кг). По правилам основной лиги бейсбольный мяч должен весить от 5.00 до 5.25 унций («Официальные правила бейсбола по основной лиге», правило 1.09), что соответствует массе 0.146 кг. В результате получаем $I = 1053$ кг-см^2. (Конечно, физику вряд ли понравится сочетание килограммов с сантиметрами. Эта смесь единиц СГС и СИ характеризует нас не лучшим образом, но так уж принято среди специалистов).

Теперь вычислим вращающие моменты, связанные с предплечьем и мячом. Вспоминая, что $W = mg$, получим:

$$W_F d_F = (2 \text{ кг})(9.8 \text{ м/сек}^2)(18 \text{ см}) = 353 \text{ Н-см}, \tag{3.69}$$

$$W_B d_B = (0.146 \text{ кг})(9.8 \text{ м/сек}^2)(36 \text{ см}) = 51.5 \text{ Н-см}. \tag{3.70}$$

В сумме эти крутящие моменты составляют 404 Н-см.

При оценке вращающего момента вследствие деятельности мышц мы сначала сделаем некоторые допущения. Примем, что расстояние от точки прикрепления двуглавой мышцы плеча до оси вращения (d_M) составляет 4 см и не зависит от угла θ. На самом деле, как показано на рис. 3.42, $d_M = d_M(\theta)$, так что наше допущение не вполне точно — однако эта неточность не изменит общий вывод. Далее предположим, что мышца развивает постоянную и максимальную силу M. Это поможет нам понять, с какой максимальной скоростью мы можем бросить мячик. Разумеется, это предположение очень далеко от истины (глава 5), поскольку в действительности (*а*) сила мышцы M зависит от ее длины (l_M), которая зависит от θ, и (*б*) M зависит от скорости сокращения мышцы $v_M = dl_M/dt$, которая, в свою очередь, зависит от $d\theta/dt$. В некоторых случаях мы откажемся от принятых выше упрощений (см. задачи к главе 5). Сейчас нам достаточно того факта, что большинство мышц развивает максимальную силу, отнесенную к единице площади поперечного сечения, равную ~ 20 Н/см^2 (это весьма скромная величина для «среднего» человека, которая может быть существенно выше у тренированного олимпийца).

Для двуглавой мышцы диаметром 2 дюйма, площадь поперечного сечения равна 20.3 см^2, так что $M = 405$ Н и $Md_M = 1620$ Н-см. Соответственно, из (3.63) получаем:

$$\Sigma\tau_z = (1620 \text{ Н-см} - 404 \text{ Н-см}) \sin\theta = (1216 \text{ Н-см}) \sin\theta \tag{3.71}$$

и

$$\frac{d^2\theta}{dt^2} = -\frac{\sum \tau_z}{I} = -\frac{(1216 \text{ Н-см}) \sin\theta}{1.053 \text{ кг-см}^2}. \tag{3.72}$$

Поскольку 1 Н = 1 кг-м/сек^2 = 100 кг-см/сек^2, то

$$\frac{d^2\theta}{dt^2} = -116\sin\theta(t). \tag{3.73}$$

Здесь мы выразили $\theta(t)$ как явную функцию времени.

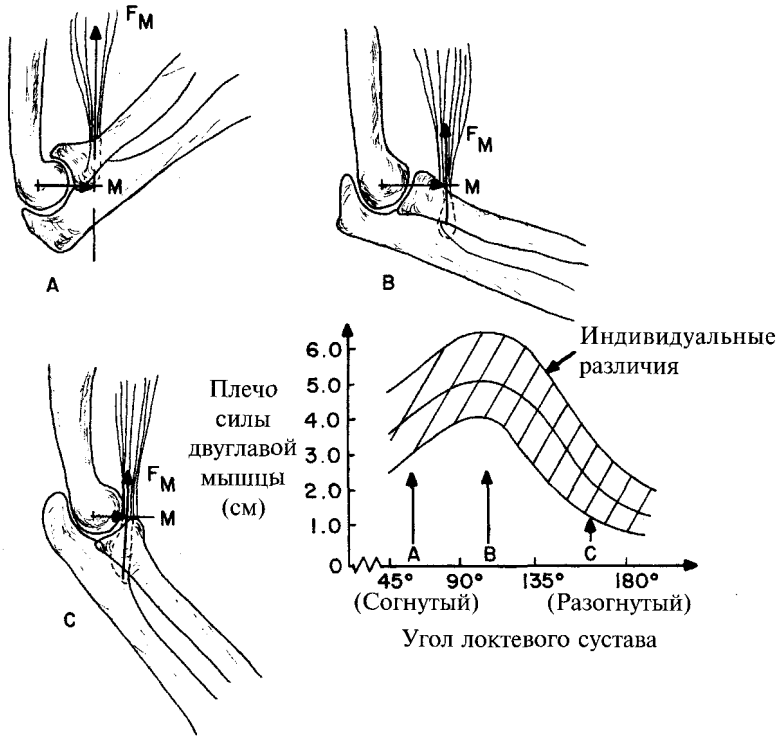


Рис 3.42. Изменение вращающего момента, развиваемого двуглавой мышцей плеча в зависимости от угла сгибания локтя [113]

Чтобы определить скорость бейсбольного мяча в конце броска игрока, нам необходимо решить это уравнение. В любой момент времени t скорость мяча составляет $v_B = |Ld\theta(t)/dt|$. Прежде чем получить финальную скорость (в конце броска), давайте исследуем значения наших величин в начале броска — математики их называют «начальными условиями». На рис. 3.43, *а* мы видим, что в начале ($t = 0$) рука выпрямлена, так что $\theta(t = 0) = \pi$ (или 180°). Поскольку мячик сначала неподвижен, то при ($t = 0$) справедливо $d\theta/dt = 0$. В конце броска мячик выпускается из руки в момент времени t_{final}. Пусть в конце броска $\theta = 0$, так что $\theta(t_{final}) = 0$. У спортсмена мячик уходит в свободный полет раньше, чем локоть распрямится до угла $\theta = 0$. Однако в любом случае, обозначая

время конца броска t_{final}, получим, что мячик вылетает из руки со скоростью $v_B = |Ld\theta(t_{\text{final}})/dt|$.

Мы ограничим пределы изменения угла θ от $3\pi/4$ до $\pi/4$ (от 135° до 45°, рис. 3.43, *б*) поскольку именно в этих пределах мышцы работают наиболее эффективно. Итак, начальные условия выглядят следующим образом:

$$\theta(t = 0) = 3\pi/4 \qquad d\theta/dt\ (t = 0) = 0. \tag{3.74}$$

Для сравнения можно записать «конечные условия»:

$$\theta(t = t_{\text{final}}) = \pi/4 \qquad d\theta(t = t_{\text{final}})/dt = ? \tag{3.75}$$

В действительности, мы хотели бы знать последнее значение, ибо оно сразу даст нам искомую скорость мяча в конце броска.

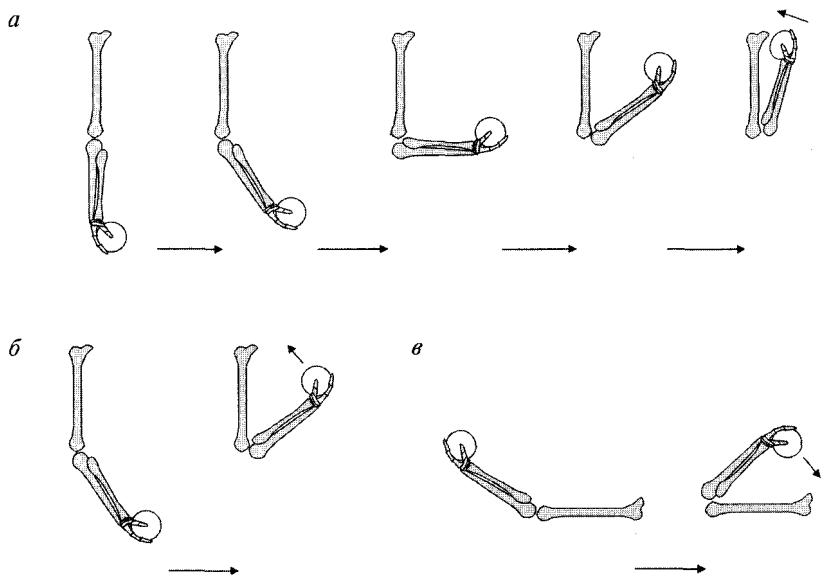


Рис. 3.43. Модели бросания мяча с неподвижным плечом: с вращением предплечья на 180° (*а*), с вращением предплечья на 90° при вертикальном положении плеча (*б*) и с вращением предплечья на 90° при горизонтальном положении плеча (*в*). Направление вектора скорости вылетающего мяча показано на последнем рисунке каждой диаграммы. Очевидно, что в рамках этих простых моделей горизонтальному броску мяча соответствуют различные положения плеча

Несмотря на простейший вид уравнения (3.73), для него не существует решения в виде формулы (как говорят математики, нет «аналитического» решения). Такие уравнения решают методами «численного интегрирования» на компьютерах

(этим методам посвящен специальный курс «вычислительная математика»). Мы пойдем другим путем. Сделаем несколько дополнительных приближений, которые упростят решение. Для этого мы заменим $\sin\theta(t)$ постоянной величиной. В пределах интересующих нас изменений угла, мы заменяем $\sin\theta(t)$ на $(\sin\theta) = 0.707$ ($= \sin\pi/4 = \sin 3\pi/4$). Это приведет к некоторому занижению скорости, поскольку в выбранных пределах угла $\sin\theta(t)$ меняется от 0.707 до 1.0. Теперь уравнение (3.73) принимает следующий вид:

$$\frac{d^2\theta}{dt^2} = -116\langle \sin\theta \rangle = -\alpha\,. \tag{3.76}$$

Это уравнение решается элементарно (см. Приложение «*B*»). Интегрирование обеих частей дает следующий результат:

$$\frac{d\theta}{dt} = -\alpha t + c_1\,. \tag{3.77}$$

Здесь постоянная c_1 определяется из начальных условий: $d\theta/dt = 0$ при $(t = 0)$, что дает $c_1 = 0$, так что получаем:

$$d\theta/dt = -\alpha t. \tag{3.78}$$

Это уравнение тоже интегрируем:

$$\theta(t) = -\frac{1}{2}\alpha t^2 + c_2\,. \tag{3.79}$$

Здесь c_2 также является константой, определяемой начальными условиями. Поскольку $\theta(t = 0) = 3\pi/4$, то $c_2 = 3\pi/4$ и $\theta(t) = -\alpha t^2/2 + 3\pi/4$. При t_{final}, $\theta(t = t_{\text{final}}) = \pi/4$, так что

$$\frac{\pi}{4} = -\frac{1}{2}\alpha t_{\text{final}}^2 + \frac{3\pi}{4}\,, \tag{3.80}$$

отсюда $t_{\text{final}} = (\pi/\alpha)^{1/2}$. Используя (3.78), $|d\theta/dt\ (t = t_{\text{final}})| = |-\alpha t_{\text{final}}| = (\pi\alpha)^{1/2}$. Скорость мяча, вылетающего из руки, составляет:

$$v_B = \left| L\frac{d\theta(t = t_{\text{final}})}{dt} \right| = \sqrt{\pi\alpha}\,. \tag{3.81}$$

Для $L = 36$ см получаем $v_B = 63.8(\alpha)^{1/2}$, в единицах см/сек. При этом постоянная α измеряется в единицах 1/сек^2 (или сек$^{-2}$).

Теперь мы можем рассмотреть несколько особых случаев.

Случай a: Для бицепса плеча диаметром 2 дюйма, приняв среднее значение $\langle \sin\theta \rangle = 0.707$, получим $\alpha = 81.7$ сек$^{-2}$, $t_{\text{final}} = 0.2$ сек и $v_B = 577$ см/сек $= 5.77$ м/с $=$ $= 12.9$ миль/час. (Полезно запомнить, что 60 миль/час $= 26.8$ м/сек $= 96.6$ км/час). Поскольку игроки американской бейсбольной лиги могут бросить мяч со скоро-

стью около 100 миль/час, то вычисленная нами скорость очень мала. Возможно, для среднего спортсмена следовало бы ожидать более умеренной скорости (около 70 миль/час), но даже эта величина значительно превосходит полученную расчетную величину. Такое расхождение требует ревизии наших допущений.

Случай б: Давайте выберем для среднего значения $\langle \sin\theta \rangle$ большую величину — например, 1.0 (соответственно, для угла θ будут выбраны более узкие границы). Этому углу соответствует $\alpha = 115.5$ сек$^{-2}$ и $t_{final} = 0.165$ сек. Теперь $v_B = 6.86$ м/сек = 15.3 миль/час. Результат по-прежнему слишком мал.

Случай в: Теперь давайте увеличим мышцы, оценив их диаметр в 3 дюйма. Поскольку максимальная сила мышц пропорциональна площади их поперечного сечения, то вращающий момент, развиваемый этими мышцами, составит 1620 Н-см $\sin\theta \times 9/4$ = 3645 Н-см $\sin\theta$. Суммарный вращающий момент будет равен (3645 – 404 Н-см) $\times \sin\theta$ = (3241 Н-см) $\times \sin\theta$. Вспоминая, что $\langle \sin\theta \rangle = 1.0$, получаем $\alpha = 308$ сек$^{-2}$ и $t_{final} = 0.10$ сек. Итак, $v_B = 11.2$ м/сек = 25.0 миль/час. Результат явно улучшился, но до цели все еще далеко.

Случай г: Нашей последней и решительной попыткой улучшить предсказания модели станет отказ от действия силы тяжести. Это позволит нам пренебречь весами руки и мяча. На диаграммах рис. 3.43 видно, что в некоторых фазах броска силы веса руки и мяча работают против мышц, а в других — помогает им. Физик сказал бы, что в первом приближении этими весами (и их вращающими моментами) можно пренебречь, что мы сейчас и сделаем. Это означает, что мы пренебрежем вращающим моментом (–404 Н-см $\sin\theta$) в предыдущем случае (*в*). Теперь $\alpha = 346$ сек$^{-2}$, так что $t_{final} = 0.094$ сек и $v_B = 11.9$ м/сек = 26.5 миль/час. Отказ от гравитации не вылечил нашу модель.

Очевидно, в наших рассуждениях присутствует какой-то скрытый дефект. Давайте внимательнее изучим принципиальные предположения моделей броска мяча.

1. Действительно ли мышечная сила на единицу площади поперечного сечения составляет примерно 20 Н/см^2? Ответ неочевиден. Максимальная сила на единицу площади находится в пределах 30 — 40 Н/см^2, однако такую силу мышцы развивают только в определенную фазу броска, а не на всем его протяжении. Наша оценка средней силы мышц правильная. Если использовать величину 30 Н/см^2, то это увеличило бы скорость в $(1.5)^{1/2}$ раза, что дало бы примерно 32.5 мили/час для случая (*г*). Радикального улучшения модели нет и в этом подходе.
2. Вспомним о том, что бицепс плеча (двуглавая мышца) не является единственной мышцей, сгибающей локоть (рис. 2.10, модель 4 главы 2). Подключение других мышц увеличивает вращающий момент в 2.6 раза. Учет этого обстоятельства увеличит скорость в $(2.6)^{1/2}$, то есть до 52 миль/час. Признаемся, что оценка диаметра бицепса плеча 3 дюймами является завышенной — бо-

лее точный анализ показывает, что участие других мышц (помимо бицепса) в броске мяча увеличивает скорость до 45 миль/час. Неплохой прирост скорости, но до цели еще далеко.



Рис. 3.44. Бросок *Sandy Koufax* на чемпионате мира по бейсболу на стадионе Yankee 2 октября 1963. Его команда *Los Angeles Dodger* выиграла две встречи со счетом 5—2 и 2-1 в серии из 4 игр, разгромив соперников из *New York Yankee*. Этот чемпионат запомнился и великолепной игрой *Mickey Mantle* во время встречи с командой Whitey Ford. Его победный хоумран (*home-run*, бросок мяча через все поле, дающий игроку право на пробежку по всем базам противника) решил исход матча и чемпионата. Фотография перепечатывается с разрешения руководства клуба Los Angeles Dodgers

3. Обратим внимание на то, что все наши модели (рис. 3.43) рассматривают случай броска с удержанием мяча снизу. При броске локоть сгибается в результате работы двуглавой мышцы (бицепс плеча). Если мяч удерживается сверху, то при броске локоть не сгибается, а разгибается, так что работает не бицепс, а трехглавая мышца плеча. Замена бицепса на трицепс принципиально не изменит результат моделирования скорости броска мяча.
4. Мы рассмотрели простые односегментные модели с движением в локтевом суставе. Мы не учли движение всей руки с участием вращения в плечевом суставе (двухсегментная модель, рис.3.40, *а*) а также пренебрегли работой кисти. Кроме того, мы не учли работы мышц спины и ног (мультисегментная модель). Работают ли ноги во время броска нападающего в бейсболе? Посмотрите на рисунок 3.44, где во всем великолепии показан бросок легенды американского бейсбола *Sandy Koufax* и вы поймете, почему у питчеров (нападающих) очень сильные ноги, которые еще и быстро бегают.

Последняя (четвертая) гипотеза действительно объясняет причину заниженных результатов односегментных моделей. Такие модели слишком просты, чтобы описать реальный механизм броска мяча. С учетом работы всех мышц (а не только мышц плеча) мы получили бы куда большую «эффективную» площадь поперечного сечения некоторой «обобщенной» мышцы. Кроме того, «эффективное плечо» такой мышцы вносило бы свой (увеличенный) вклад во вращающий момент, который разгоняет мяч. На этом пути мы получили бы более точное приближение результатов моделирования к реальным скоростям мяча.

Однажды *Sandy Koufax* сказал: «Каждый, кто занимается каким-нибудь видом спорта, является системой рычагов ...». Он продолжил свое описание наиболее важных элементов того «балета», который нам показывают выдающиеся питчеры во время броска: «Передняя нога заряжается энергией при торможении туловища. Перед самой остановкой тела к броску подключается рука... Это похоже на включение сцепления в автомобиле... В результате рука развивает большую скорость, чем в том случае, когда она просто двигалась бы вместе с телом». Санди очень точно и образно рассказывает о механизме броска. «Питчер — это двурукая катапульта. Он старается выдвинуть бросающую руку как можно дальше вперед. Так поступают все профессионалы. Когда передняя нога останавливается, включается в работу верхняя часть туловища. Бросающая рука полностью выпрямляется — как по линейке. По существу, вы работаете как система рычагов, которая умело превращает энергию разных частей вашего тела в движение мяча...» [140].

Очевидно, что для точных результатов требуется более общая мультисегментная модель. При броске мяча возможно движение в шести суставах: голеностопном, коленном, тазобедренном, плечевом, локтевом и запястном. Если каждый из них участвует в разгоне мяча (именно это и происходит), то их вклады в кинетическую энергию мяча суммируются. Голеностопный, коленный и тазобедренный суставы обеспечивают толчок вперед подобно первому шагу в спринте. Забег на 100 ярдов за 10 сек соответствует скорости примерно 20 миль в час. Для достижения такой скорости бега спринтеру требуется сделать несколько шагов. Питчер ограничивается скруткой и выпадом, так что оценим вклад в скорость мяча его голеностопного, коленного и тазобедренного суставов величиной 10 миль/час. Время, требующееся для того, чтобы плечо повернулось в плечевом суставе и угол этого поворота при броске мяча примерно те же самые, что и рассмотренные выше для вращения предплечья в локтевом суставе. Это означает, что вклады поворотов локтевого и плечевого суставов в скорость мяча составляют примерно по 45 миль/час. Хотя кисть может внести свой небольшой вклад в скорость мяча, в реальности она занята его подкруткой (см. задачи в конце главы), так что ее вкладом

в скорость мяча можно пренебречь. Суммируя все наши оценки, получаем конечную скорость мяча 100 миль/час, что вполне соответствует реальным скоростям броска профессиональных спортсменов.

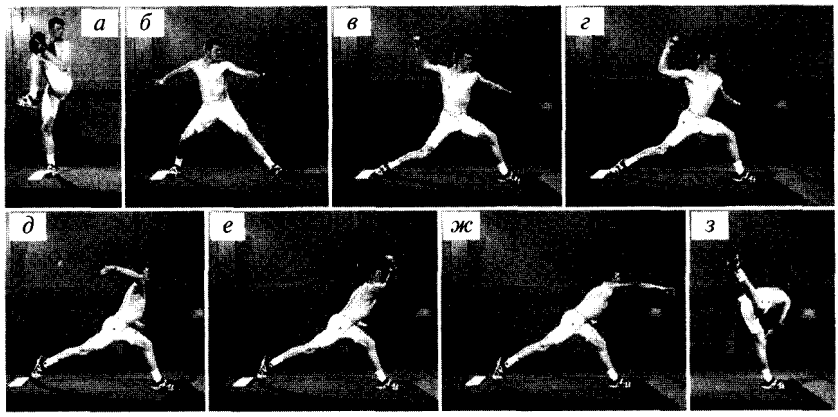


Рис. 3.45. Механика движения питчера (нападающего) в бейсболе. Показаны шесть фаз броска: начальная скрутка (*windup*, *а*), выпад (*stride*, *б*), подъем руки (*arm cocking*, *в*), ускорение руки (*г-е*), замедление руки после броска (ж), и завершающее приземление (*follow-through*, *з*). Эту фотографию любезно предоставил американский институт спортивной медицины

Механика броска мяча в бейсболе становится яснее, если рассмотреть шесть фаз броска, показанных на рис. 3.45 [158, 176]. После начальной *скрутки* (windup, «взвод пружины») питчер находится в начальном равновесном (неподвижном) положении (момент времени $t = 0$ сек). Питчер делает выпад левой ногой и касается ее опоры за время ~ 0.50 сек. При этом его таз вращается, передавая энергию от ног к верхней части тела (максимальная скорость вращения составляет 550–700°/сек). Верхняя часть туловища вращается со скоростью 1100–1350 °/сек. По мере выпрямления локтя (2200–2800°/сек) рука распрямляется и вращается в плечевом суставе (6900–9800°/сек). Мяч выпускается в момент времени ~ 0.64 сек, что примерно на 0.14 сек позже контакта ноги опорой. Далее передняя нога выпрямляется, чтобы помочь затормозить тело. Мы видим, что экспериментальное значение длительности ускорения согласуется с нашей оценкой 0.1 сек. Не удивительно, что как только мы добавили в наши рассуждения вклад вращения в плечевом суставе (а оно может даже превышать указанные выше величины), то мы получили реальную оценку ~ 100 миль/час для скорости быстрого мяча (*fastball*), запущенного профессиональным питчером. Вращающие моменты, приложенные к предплечью от локтя и к плечу от плечевого сустава во время подачи, показаны на рисунках

3.46 и 3.47 (вместе с погрешностью измерений). Эти величины согласуются со значениями, полученными с помощью нашей простой односегментной модели.

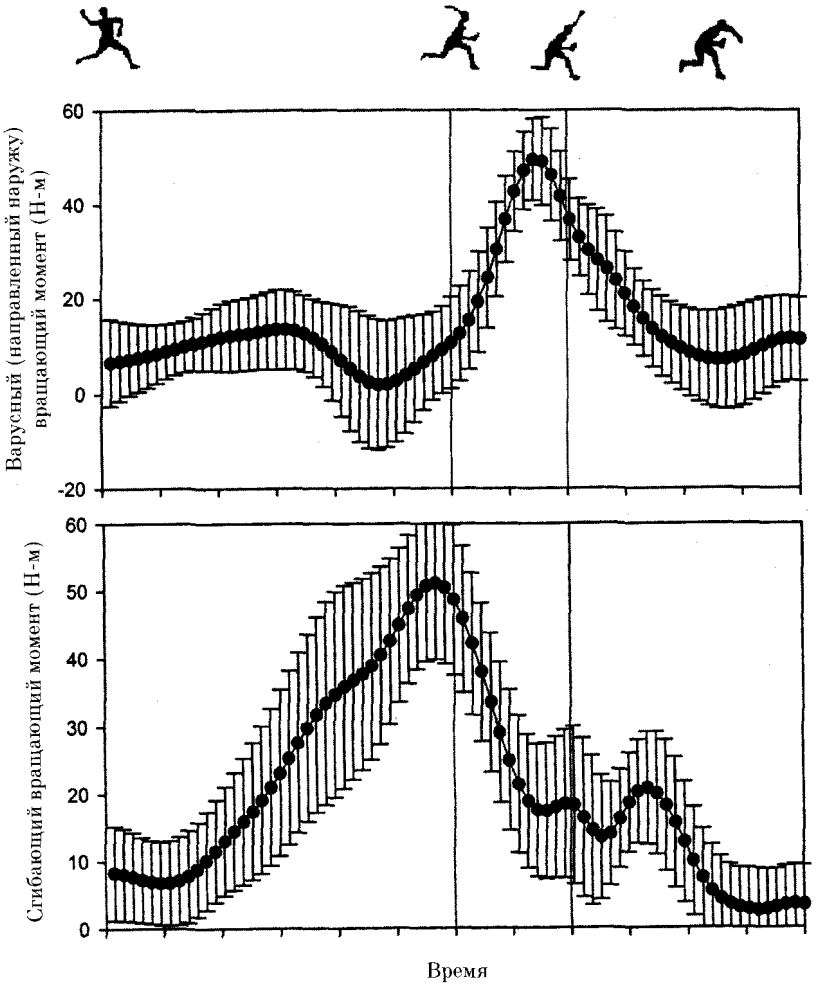


Рис. 3.46. Вращающие моменты, приложенные к предплечью в локте во время подачи бейсбольного мяча. На оси абсцисс время отложено в долях длительности броска [176]

3.6.1. Бросание вращающегося мяча

Вращение (подкрутка) брошенного или отбитого битой бейсбольного мяча влияет на его движение. Мяч, брошенный питчером, вращается из-за подкрутки кистью и из-за «отверточного» поворота предплечья (вращение лу-

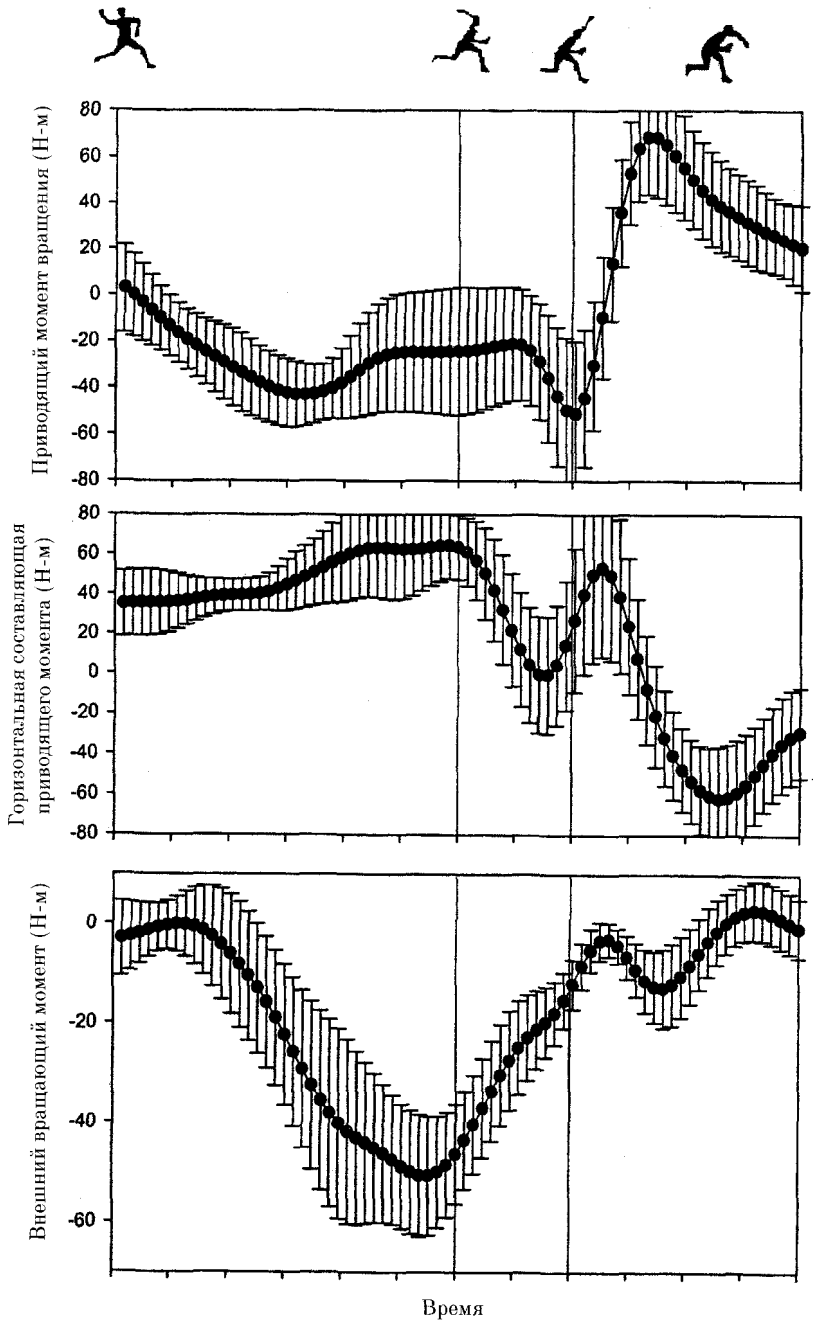


Рис. 3.47. Вращающие моменты, приложенные к плечу в плечевом суставе во время подачи бейсбольного мяча. На оси абсцисс время отложено в долях длительности броска [176]

чевой кости относительно локтевой, см. главу 1). Подающий старается придать мячу наибольшую скорость вращения (ω, рад/сек), если он бросает «крученый» мяч (кервобол). Напротив, бросая «наклбол» (*knuckleball*), питчер старается минимизировать скорость вращения мяча (различные типы бросков приведены в таблице 3.9 в разделе задач).

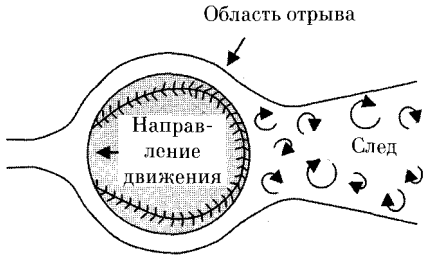


Рис. 3.48. В лабораторной системе координат (*rest frame*) воздух перемещается относительно мяча, который постоянно находится в одной точке и вращается на одном месте. Струя воздуха набегает на мяч слева (в исходной системе координат мяч летит справа налево). Воздух обтекает мяч и отделяется от его поверхности в зоне отрыва, образуя турбулентный след в виде множества хаотичных вихрей [173]

Вращающийся мяч испытывает действие *силы Магнуса* (или подъемную силу, что описано в главе 7) из-за своего вращения, что меняет траекторию его полета по сравнению с некрутящимся мячом. Когда некрутящийся мяч движется в воздухе, то воздух симметрично перемещается относительно верхней и нижней сторонам мяча, формируя симметричный кильватерный след. Действительно, как видно на рисунке 3.48 в системе координат, перемещающейся вместе с мячом (она называется «*лабораторной*»), воздушные потоки симметрично обтекают мяч, так что не существует никакой силы, действующей перпендикулярно направлению движения мяча и способной изменить его траекторию.

Для бейсбольного мяча, вращающегося в лабораторной системе координат (рис. 3.49), обтекание воздуха несимметрично. Пусть верхняя поверхность мяча вращается в том же направлении, что и воздушный поток. Тогда в верхней части мяч ускоряет обтекающую струю, которая в результате прижимается к мячу. Напротив, внизу мяч препятствует обтеканию струи, которая из-за этого отодвигается от мяча. Оба процесса ведут к тому, что мяч отклоняет струю вниз. По третьему закону Ньютона, на мяч действует равная и противоположно направленная сила, которая толкает его вверх. Рисунок 3.50 показывает, что направление этой *силы Магнуса* перпендикулярно к оси вращения мяча (вектор оси вращения мяча направлен на вас, если вы видите, что мяч вращается против часовой стрелки). Кроме того, сила Магнуса перпендикулярна направлению его

движения. Иными словами, сила Магнуса направлена в соответствии с векторным произведением оси вращения мяча и его линейной скорости (направлению поступательного движения). Таким образом, если эти векторы направлены по осям x и y, то сила Магнуса будет направлена по оси z.



Рис. 3.49. Бейсбольный мяч, вращающийся по часовой стрелке в аэродинамической трубе, где поток воздуха движется вправо. Чтобы сделать движение воздуха видимым, к нему подмешан дым. Обтекающая струя смещается вниз. Сила Магнуса направлена вверх. (Предоставлено F.N.M. Brown из лаборатории Hessert университета Нотр Дам)

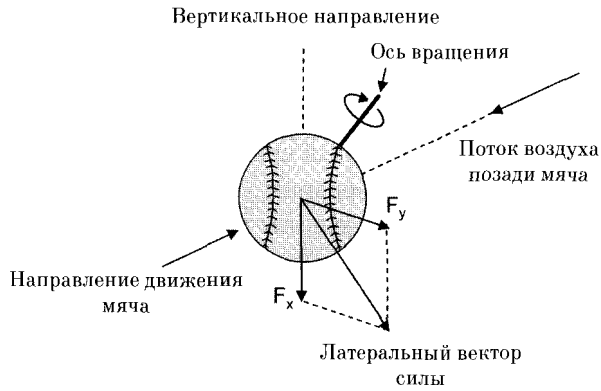


Рис. 3.50. Направление силы Магнуса [173]

Сила Магнуса объясняет, почему брошенный мяч не всегда летит по той траектории, которую можно было бы ожидать в соответствии с силой тяготения и силой лобового сопротивления воздуха. Полет крученого мяча отклоняется от ожидаемой «прямой» траектории. Если мяч подкручен кистью или битой и послан на левый или правый фланг игрового поля, то он вполне может улететь

за ограничительную линию. Крученый мяч, посланный с верхним вращением (*topspin, топспин, накат*), падает вниз быстрее, чем мяч без подкрутки. Напротив, крученый мяч с нижним вращением («подрезанный», *backspin*) падает вниз медленнее некрутящегося мяча. Мяч, брошенный правшой, обычно закручен против часовой стрелки, если смотреть сверху. Если такой крученый мяч отбивать правой рукой, то можно до него не дотянуться, ошибочно ожидая полет по прямой линии. Мяч, закрученный по часовой стрелке (обычный крученый от броска левши или «штопор» [*screwball*] от правши) искривляются по направлению к отбивающему игроку-правше. Мячи, вращающиеся под другими углами, смещаются как вертикально, так и горизонтально, отклоняясь от гравитационной траектории. Более подробно эти вопросы рассмотрены в [97] и [173], а также в задачах 3.54–3.59. Задача 3.60 посвящена подачам мяча в бейсболе, называемым наклболом (*knuckleball*, бросок с минимальным вращением мяча) и броском мятого (*scuffed*) мяча.

3.6.2. Мощность, развиваемая при броске мяча

Какую мощность развивают мышцы при броске мяча (например, при очень медленном броске, использующем только движение локтя)? При линейном движении с постоянной силой F, работа, совершенная при движении на расстояние Δx составляет

$$W = F\Delta x. \tag{3.82}$$

Мощность является работой, выполненной за единицу времени ($W/\Delta t$). В нашем случае мощность броска составляет

$$P_{\text{power}} = Fv, \tag{3.83}$$

где линейная скорость $v = \Delta x/\Delta t$.

Для вращательного движения аналогичные выражения выглядят следующим образом:

$$W = \tau\Delta\theta, \tag{3.84}$$

$$P_{\text{power}} = \tau\Omega. \tag{3.85}$$

Здесь изменение угла $\Delta\theta$ происходит за время Δt с угловой скоростью $\Omega = \Delta\theta/\Delta t$. Эти формулы согласуется с предыдущими (3.82 и 3.83). Действительно, определим мощность, необходимую для приложения вращающего момента при повороте с радиусом r. Поскольку $\tau = rF$ и $v = \Omega r$,

$$P_{\text{power}} = \tau\Omega = (rF)\Omega = (\Omega r)\ F = Fv. \tag{3.86}$$

Для мультисегментных моделей (учитывающих повороты в нескольких суставах), необходимо рассматривать суммарный вращающий момент и угловую скорость для каждого сустава, так что

$$P_{\text{power}} = \sum_k \tau_k \Omega_k. \tag{3.87}$$

Вращающий момент, развиваемый мышцей диаметром 3 дюйма, составляет 3645 Н-см (случай *в*, 25.0 миль/час), причем согласно нашему допущению, во время броска он постоянен. Средняя (av = average) угловая скорость $\Omega_{\text{av}} = \Delta\theta/\Delta t$, где $\Delta\theta = 3\pi/4 - \pi/4 = \pi/2$ и $\Delta t = t_{\text{final}} = 0.10$ сек, так что $\Omega_{\text{av}} = 15.7$ рад/сек. Во время броска угловая скорость линейно увеличивается (это следует из уравнения 3.78), начиная от 0 в начале броска и достигая максимального значения $\Omega_{\text{peak}} = 31.4$ рад/сек при его окончании.

Используя (3.85), получаем среднюю мощность броска:

$$P_{\text{power, av}} = (3645 \text{ Н-см})(15.7 \text{ рад/сек}) = 57000 \text{ Н-см/сек} = 570 \text{ Вт} = 0.76 \text{ л. с.} \tag{3.88}$$

Мы использовали соотношение 1 Вт = 1 Н-м/сек и 1 л. с. = 746 Вт. Максимальная мощность составляет:

$$P_{\text{power peak}} = (3645 \text{ Н-см})(31.4 \text{ рад/сек}) = 1140 \text{ Вт} = 1.5 \text{ л. с.} \tag{3.89}$$

Эта величина кажется подозрительно большой для медленного «локтевого» броска. Правда, если оценить диаметр бицепса плеча диаметром всего 2 дюймами (что наблюдается у среднего нетренированного человека), то средняя и пиковая мощности броска составят, соответственно, 178 и 356 Вт.

3.7. ДРУГИЕ ТИПЫ ДВИЖЕНИЯ

Источники [99, 127, 159] описывают много других типов движений. Одним из таких движений является езда на велосипеде. Рисунки 3.51–3.53 показывают углы, образующиеся в суставах во время одного периода оборота педалей. Кроме того, на этих рисунках показаны графики изменений длины мышц с сухожилиями, а также графики положительной (сокращение) и отрицательной (растяжение) работы мышц [127]. Ниже (глава 7) мы проанализируем плавание и возможный (пока еще в мечтах) полет человека. В этих случаях нас будут особо интересовать подъемная сила и лобовое сопротивление среды (воды или воздуха).

Угловая кинематика и кинетика всего тела очень важны в нескольких видах спорта, таких как спортивная гимнастика, ныряние и бег на коньках [127]. Выше мы видели, что для некоторых спортивных упражнений (например, при бросании мяча), учет поворотов нескольких сегментов тела является принципи-

альным. На рисунке 3.54 показаны величины момента инерции тела во время ныряния и при упражнениях на перекладине. Распрямляясь или складываясь, спортсмен управляет своим моментом инерции относительно оси вращения. В распрямленном состоянии (упражнение на перекладине, рис. 3.54 справа) момент инерции максимален. Напротив, перед вхождением в воду ныряющий спортсмен «*группируется*», что значительно уменьшает его момент инерции и одновременно увеличивает скорость его вращения (рис. 354 и 3.55), поскольку момент количества движения постоянен, если к спортсмену не приложен внешний крутящий момент.

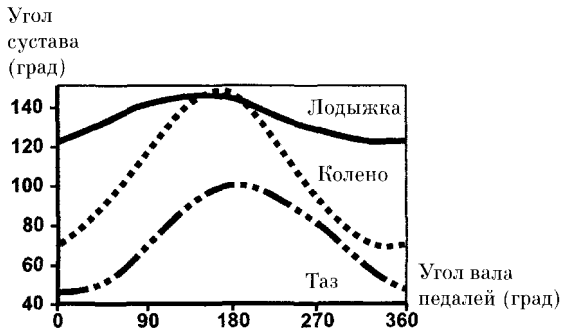


Рис. 3.51. Углы суставов правой ноги во время одного периода вращения педалей при езде на велосипеде. Угол тазобедренного сустава образуется между тазом и бедром (180° при полном выпрямлении), а угол колена — между бедром и голенью (180° при полном выпрямлении). Угол лодыжки образован голенью и линией, соединяющей ось голеностопного сустава с осью вала педалей [126, 131]

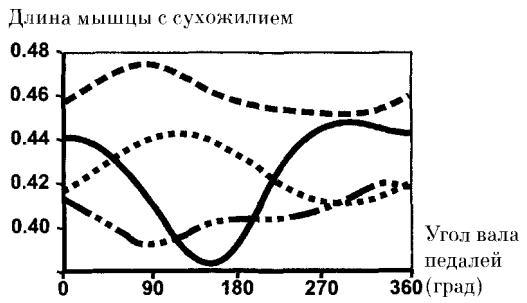


Рис. 3.52. Изменения длины мышцы с сухожилием у двухсуставных мышц (которые соединяют два сустава) во время цикла вращения педалей при езде на велосипеде. Показаны данные для прямой мышцы бедра (*rectus femoris*, пунктирная линия), двуглавой мышцы бедра (*biceps femoris*, точечная линия) полуперепончатой мышцы (*semimembranosus*, сплошная линия) и икроножной мышцы (gastrocnemius, точки — тире) [126, 131]

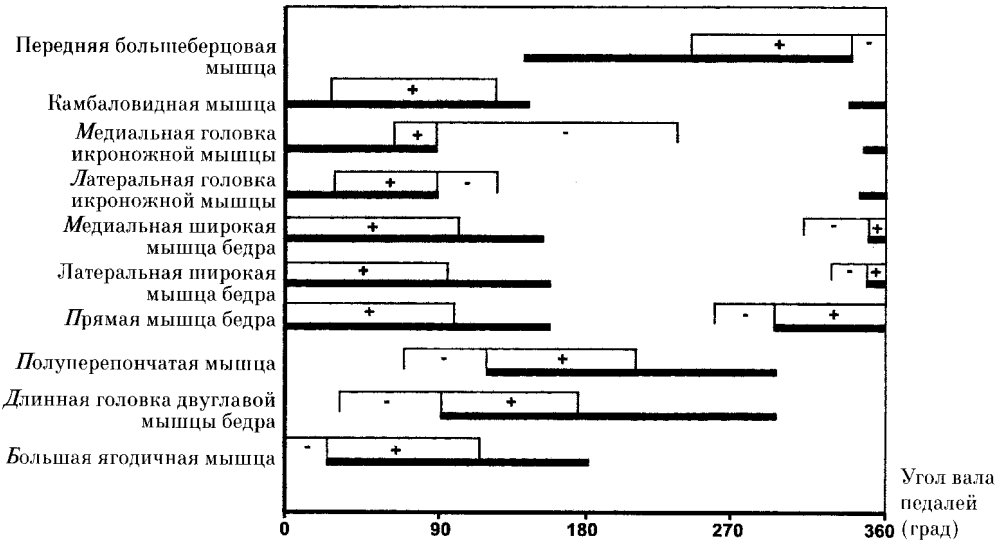
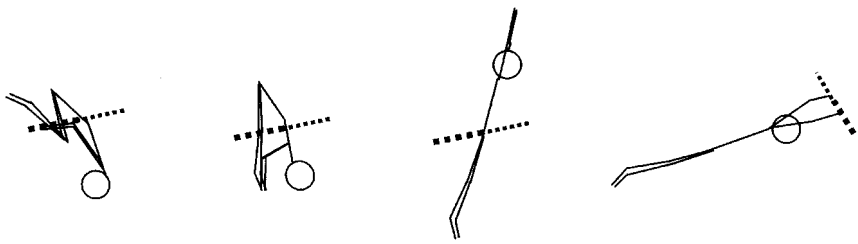


Рис. 3.53. Углы вала педалей, соответствующие положительной работе (сокращение мышцы) и отрицательной работе (растяжение мышцы) для десяти мышц во время одного цикла вращения педалей при езде на велосипеде [126, 131]



Ныряние: группировка $I_{СМ} = 3.5$ кг-м^2

Ныряние: руки на стопах $I_{СМ} = 6.5$ кг-м^2

Ныряние: растяжка $I_{СМ} = 15.0$ кг-м^2

Перекладина: растяжка $I_{СМ} = 83.0$ кг-м^2

Рис. 3.54. Моменты инерции тела при нырянии (относительно оси, проходящей через центр масс) и при гимнастическом упражнении на перекладине (относительно перекладины) [127]

Этот способ управления скоростью вращения собственного тела исключительно важен в фигурном катании (см. задачу 3.42). При выполнении полета в спортивном упражнении суммарный угловой момент тела постоянен, но угловые моменты вращения отдельных частей тела могут изменяться, как это видно на примере передачи момента количества движения от верхней части тела к ногам во время ныряния головой вперед с трамплина (*piked front dive*) на рисунке 3.56.

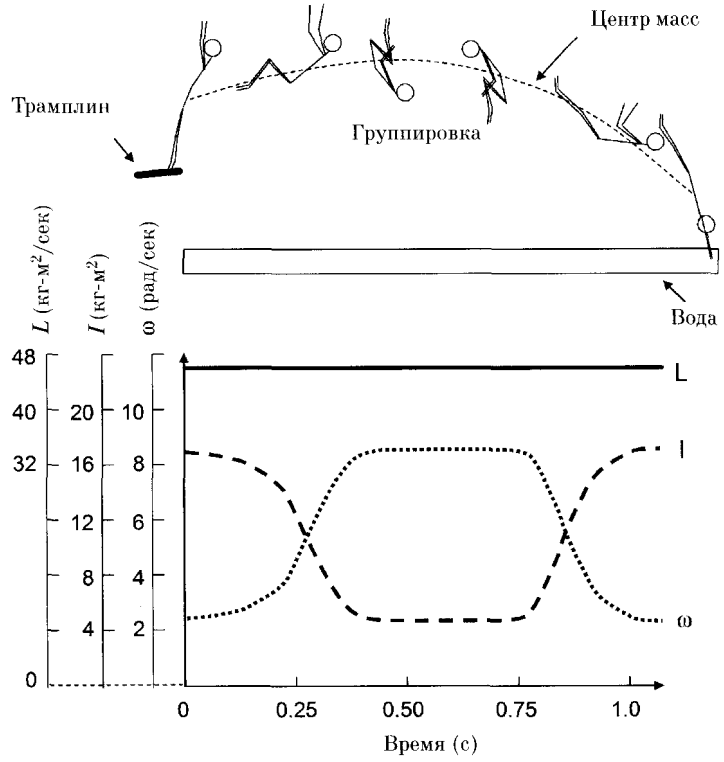


Рис. 3.55. Взаимосвязь между моментом количества движения, моментом инерции и угловой скоростью во время ныряния назад с поворотом на полтора оборота. После прыжка с трамплина тело выпрямлено. Далее спортсмен вращается и группируется, обхватив колени руками. Перед вхождением в воду тело распрямляется. Трамплин придает ныряльщику достаточную вертикальную скорость, чтобы у него хватило времени для выполнения этого сложного поворота перед погружением. Пунктиром показана траектория центра масс спортсмена [127]

В полете перед вхождением в воду спортсмен отбирает часть этого момента с помощью специальных движений рук и превращает его в плавный поворот тела, необходимый для занятия строго вертикального положения непосредственно перед погружением (рис. 3.56). Например, если перед нырянием ваши руки во время подпрыгивания с трамплина вытянуты над головой, а потом одна рука сделает латеральный поворот и прижмется вниз к телу, то тело повернется в противоположном направлении. Причина в том, что во время поворота руки тело также будет вращаться (в противоположную сторону), поскольку общий момент количества движения свободного тела постоянен.

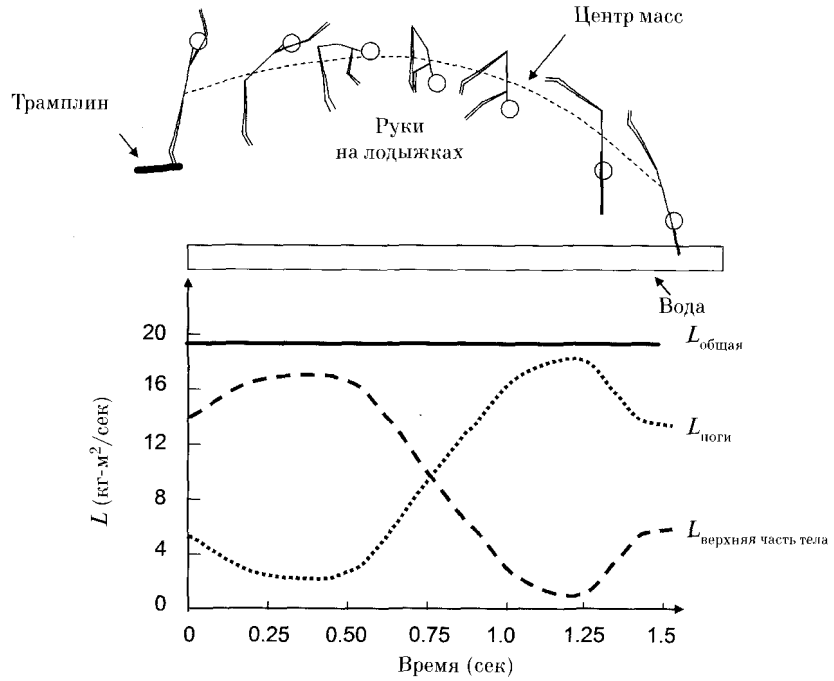


Рис. 3.56. Взаимодействие между моментом количества движения, сосредоточенным сначала в верхней части тела, а затем в ногах во время ныряния головой вперед. В начальной фазе полета тело выпрямлено. Далее спортсмен сгибается в поясе, держа выпрямленные ноги за лодыжки. Перед погружением ныряльщик снова выпрямляется. Трамплин придает ныряльщику достаточную вертикальную скорость, чтобы у него хватило времени для выполнения этого сложного поворота перед погружением. Пунктиром показана траектория центра масс спортсмена [127]

3.8. СОУДАРЕНИЯ ТЕЛА ЧЕЛОВЕКА

До сих пор мы исследовали, как люди начинают или продолжают движение. Теперь мы будем изучать, что происходит при резкой остановке движения (при ударе). Удар при столкновении с внешними предметами является типичным событием в жизни человека, особенно у детей. В ряде случаев такие соударения ведут к тяжелым последствиям (например, к переломам костей). Мы сможем проанализировать эти последствия, изучая процесс торможения тела в результате удара. Кроме того, мы будем использовать этот анализ для определения сил, воздействующих на ступни ног при контакте с беговой дорожкой во время бега, а также для оценки энергии, возвращаемой спортсмену во время прыжка после удара ног (или одной ноги) об опору. В ряде примеров человек является пассивным участником столкновения (удар

головы о приборную доску автомобиля при аварии или удар кулака противника в боксе). В других случаях человек сам наносит удар — например, ударяя битой по бейсбольному мячу.

3.8.1. Кинематика соударения

Мы намерены изучить, как тело человека реагирует на быстрое торможение. За время t при постоянном ускорении a скорость объекта меняется от начальной величины v_i до конечной величины

$$v_f = v_i + at. \tag{3.90}$$

За это время объект перемещается на расстояние

$$\Delta x = v_i + \frac{1}{2}at^2. \tag{3.91}$$

Пусть объект массой m движется с положительной скоростью v. Если он тормозиться с постоянным (отрицательным) ускорением до скорости $v_f = 0$ за время $t = t_{coll}$, то его отрицательное ускорение составит $a_{coll} = \Delta v/\Delta t = -v_i/t_{coll}$. Обычным людям (не физикам) легче работать с положительными величинами, так что мы введем положительную величину «замедления» (*deceleration*), равную $a_{decel} = -a_{coll} = v_i/t_{coll} > 0$. Расстояние, которое пройдет объект за время удара, составляет

$$\Delta x = v_i t_{coll} + \frac{1}{2}a_{coll}t_{coll}^2 = v_i t_{coll} + \frac{1}{2}\left(\frac{-v_i}{t_{coll}}\right)t_{coll}^2 \tag{3.92}$$

$$= \frac{1}{2}v_i t_{coll} = +\frac{1}{2}a_{decel}t_{coll}^2 = \frac{v_i^2}{2a_{decel}}. \tag{3.93}$$

Здесь мы учли, что $v_i = a_{decel}t_{coll}$.

Величина силы, приложенной к объекту, составляет:

$$|F| = \left|m\frac{\Delta v}{\Delta t}\right| = \frac{mv_i}{t_{coll}}. \tag{3.94}$$

Отношение силы к площади A в области удара дается формулой:

$$P = \frac{|F|}{A} = \frac{m|\Delta v/\Delta t|}{A} = \frac{mv_i}{At_{coll}}. \tag{3.95}$$

Эту величину также называют давлением удара. Рассмотренное торможение до нулевой скорости обычно происходит при абсолютно неэластичном соударении. При полностью эластичных или частично эластичных условиях соударяющиеся объекты отскакивают друг от друга. При этом изменения их количеств движе-

ния и связанных с этими изменениями силы, действующие во время контакта, являются очень большими.

Частично упругие соударения

Прежде мы в неявной форме допускали, что объект сталкивается с бесконечно большим по массе телом. Кроме того, мы не описали количественно «эластичность» соударения. При ударе сохраняются количество движения и полная энергия (включая возможное выделение тепла). Если соударение не является упругим (эластичным), то кинетическая энергия не сохраняется, поскольку часть ее переходит в тепло. Рассмотрим два объекта с массами m_1 и m_2, которые движутся в направлении x со скоростями v_1 и v_2 до удара и v'_1 и v'_2 после удара. При движении в сторону положительных значений x скорость $v > 0$, а при движении к отрицательным значениям x скорость $v < 0$. Сохранение количества движения выглядит следующим образом:

$$m_1 v_1 + m_2 v_2 = m_1 v_1' + m_2 v_2' . \tag{3.96}$$

Доля скорости, возвращенной телу в результате соударения, характеризуется коэффициентом возврата e (или COR = *coefficient of restitution*)

$$e = -\frac{v_1' - v_2'}{v_1 - v_2} . \tag{3.97}$$

Для неподвижного массивного объекта (2) коэффициент возврата $e = v'_1/v_1$. Таким образом, для такого случая коэффициент возврата равен 1 при абсолютно упругом соударении ($v_1' = -v_1$), и он равен 0 при абсолютно неупругом соударении ($v_1' = 0$). Таблица 3.7 показывает типичные значения коэффициент возврата для мячей. Как правило, этот коэффициент уменьшается со скоростью.

Подстановка (3.97) в (3.96) дает

$$v_1' = \frac{(m_1 - em_2)v_1 + (m_2 + em_2)v_2}{m_1 + m_2} , \tag{3.98}$$

$$v_2' = \frac{(m_1 - em_1)v_1 + (m_2 + em_1)v_2}{m_1 + m_2} . \tag{3.99}$$

3.8.2. Последствия соударений

Падения и автомобильные ДТП

Каковы результаты соударения для тела человека? Мы исследуем два типа последствий: потенциально смертельные удары из-за травмы мозга и различные повреждения частей тела [156, 169].

Таблица 3.7. Коэффициенты возврата (e) у мячей [97, 127, 171, 173].

Мяч	Поверхность	e	Скорость
Супербол (*super ball*)	Пол из твердой древесины	0.89	медленная
Гольф	Пол	0.83–0.89	медленная
Теннис	Сетка ракетки	0.76–0.88	медленная
Ракетки	Пол	0.74–0.88	медленная
Баскетбол	Пол из твердой древесины	0.76	медленная
Волейбол	Пол из твердой древесины	0.74	медленная
Футбол	Пол	0.69–0.80	медленная
Сквош (*squash*)	Клееная фанера	0.48–0.60	медленная
Бейсбол	Ясеневые доски на бетоне	0.563	58 миль в час
	Деревянная	0.588	25 миль в час
	Деревянная	0.584	18 миль в час
	Деревянная	0.46	89 миль в час
	Обычная деревянная бита	0.55	обычный бросок
Софтбол (*softball*)	Пол из твердой древесины	0.31	медленная

Рассмотрим силы, действующие на голову во время удара. Пусть голова массой 3 кг движется со скоростью 1 м/сек и ударяется о стальную балку с полной остановкой. Время соударения оценим в 0.01 сек (10 мсек). Исходя из (3.93), за время удара голова переместится на расстояние 5 мм. Замедление головы равно a_{decel} = (1 м/сек)/(0.01 сек) = 100 м/сек^2 ≈ 10 g, что очень много. Сила, ощущаемая головой, составляет ma_{decel} = 3 кг × 100 м/сек^2 = 300 Н [110]. Скоро мы увидим последствия этого. Некоторое время назад (до того, как в автомашинах были введены страховочные ремни безопасности) приборные доски автомобилей изготавливали из металла вместо более мягкого пластика, используемого сейчас. Представьте себе травмы головы в результате аварий при ударе головой об эти доски!

Теперь исследуем силы, воздействующие на наши ноги, когда мы прыгаем босиком с уступа, причем уступ имеет высоту (h) всего-навсего 1 м. Может показаться, что это не слишком опасное дело, но если мы приземлимся на одну прямую ногу, то последствия могут быть катастрофическими. Замедление при таком типе приземления происходит во время сдавливания подушечек на подошвах наших ног. Потенциальная гравитационная энергия тела перед прыжком составляет mgh, что равно кинетической энергии перед ударом о землю $mv_i^2/2$, где v_i — начальная скорость при ударе. Получаем:

$$v_i = \sqrt{2gh} = \sqrt{2 \times 9.8\,\text{м}/\,\text{с}^2 \times 1} \approx \sqrt{20\,\text{м}^2/\text{с}^2} = 4.5\,\text{м/с}\,. \qquad (3.100)$$

Считая, что подушечка ноги сдавливается при ударе на $\Delta x = 1$ см $= 10^{-2}$ м, то время удара составляет $t_{\text{coll}} \sim 5$ мсек.

С помощью (3.92) и (3.93) определяем замедление при ударе о землю:

$$a_{\text{decel}} = \frac{v_i^2}{2\Delta x} = \frac{1}{2}\frac{20\,\text{м}^2/\text{с}^2}{10^{-2}} = 10^3\,\text{м}/\,\text{с}^2 = 100g\,. \qquad (3.101)$$

Полученная величина является очень большой. Для человека $m_b = 70$ кг, полученное замедление соответствует силе $m_b a_{\text{decel}} = (70\text{ кг}) \times (10^3\text{ м/сек}^2) = 7 \times 10^4$ Н $=$ $= 7$ тонн (напомним, мы рассматриваем прыжок вниз на одну ногу). Эта сдавливающая (компрессионная) сила оказывает наибольшее влияние на самые тонкие кости, поглощающие энергию удара. В области лодыжки радиус большой берцовой кости примерно равен 1 см, так что площадь поперечного сечения составляет $A \sim 3$ см$^2 = 3 \times 10^{-4}$м^2. Во время удара давление в этой области большой берцовой кости составляет

$$\frac{F}{A} = \frac{7 \times 10^4\,\text{Н}}{3 \times 10^{-4}\,\text{м}^2} = 2.3 \times 10^8\,\text{Н/м}^2 = 230\ \text{Н/мм}^2\,. \qquad (3.102)$$

При компрессии кости обычно ломаются, если они подвергаются воздействию давления выше $\sim 1.7 \times 10^8$ Н/м$^2 = 170$ Н/мм$^2 = 170$ МПа. Этот порог повреждения называется предельным напряжением сжатия ПНС (*ultimate compressive strength*, UCS, глава 4). Согласно нашей оценке, при прыжке с высоты 1 м на одну выпрямленную ногу давление на большую берцовую кость превышает ПНС, так что такой прыжок обязательно сломает ногу. Не вздумайте проверить этот вывод экспериментально! Теперь мы понимаем, почему полезно больше знать о механических свойствах различных частей тела. В задаче 3.68 рассмотрен вопрос о смягчении удара о землю с помощью мышц ног.

Два рассмотренных примера с оценкой (3.92) и (3.93) наводят на мысль о том, как уменьшить воздействие удара. Поскольку давление при ударе составляет mv_i/At_{coll}, то воздействие удара можно уменьшить путем увеличения времени соударения t_{coll} и/или площади контакта A. Время соударения можно увеличить путем (*а*) использования более мягких стелек в области удара (бегайте в кедах с мягкими стельками), (*б*) увеличения длительности соударения с помощью группировки тела во время удара (лучший способ — сгибание ног в коленях перед ударом, при котором мышцы возьмут на себя часть энергии соударения) или (*в*) перекатывание (*rolling over*) подобно тому, как это делают парашютисты в конце парашютного прыжка. Такое перекатывание служит также и для увеличения площади соударения A.

Очевидно, что при падениях и ударах можно получить травму. *В каких случаях удары не являются фатальными?* Это зависит от того, какая часть тела вступает в контакт, о какой тип поверхности она ударяется, и каково время соударения. При падении плашмя ваша судьба зависит от того, какой стороной тела вы ударились: спиной, грудью (падение ничком) или боком. Существуют некоторые правила, составленные на основании клинических наблюдений. Человек не выживет после падения на бок со скоростью 8 м/сек или падения на спину со скоростью 12 м/сек. Вы сможете выжить при падении на ноги при скорости 12 м/сек на бетон, 15 м/сек на грунт и 35 м/сек на воду. Человек может выжить при падении головой на бетон или лед со скоростью 9 м/сек [110]. Рисунок 3.57 показывает, что соударения человека несовместимы с жизнью при увеличении замедления свыше 175–200 g.

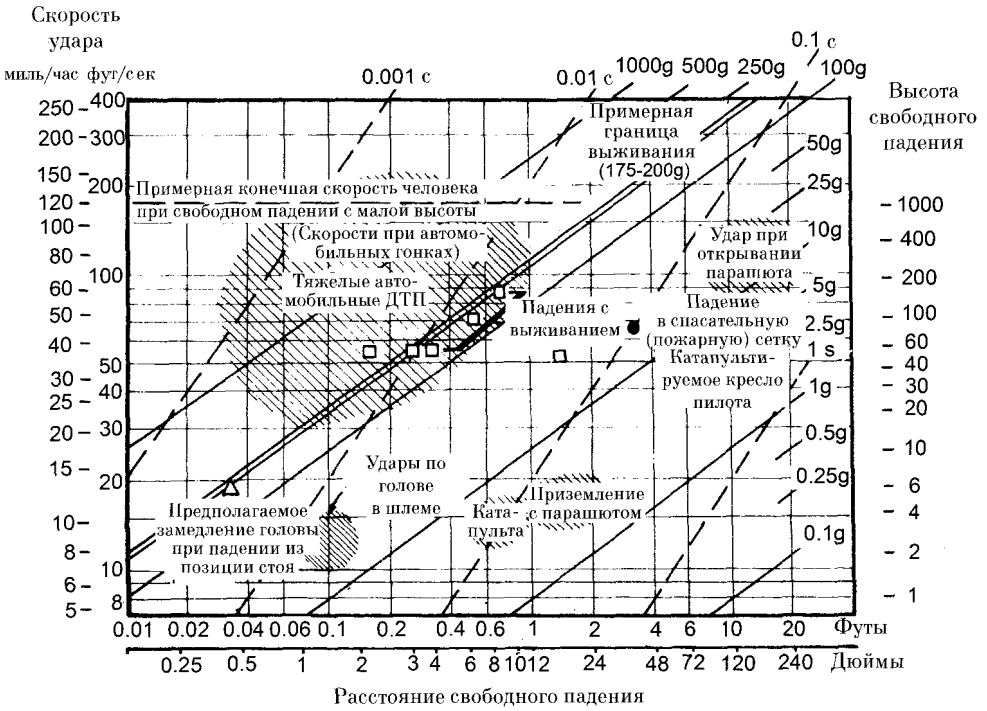


Рис. 3.57. Выживаемость при ударах. Расстояние свободного падения показывается скоростью удара, с принятием во внимание сопротивления воздуха телу человека на уровне моря. Полоса значений 175—200 г разделяет зоны примерного выживания и смерти [169]

Что происходит при таких ударах? Рассмотрим травмы головы. При прямой (непосредственной) травме голова ударяется о твердый предмет, так что череп может быть проломлен. При этом мозг продолжает двигаться вперед в тот пе-

риод времени, когда череп уже заторможен, так что он ударяется о внутреннюю поверхность черепа. Этот удар приводит к ушибу (*контузии*) или кровотечению (*кровоизлиянию*). В дополнение к этому первичному ушибу мозг может рикошетом отскочить от черепа и удариться о противоположную часть черепа. Некоторые исследователи полагают, что рассматриваемое повреждение мозга вызывается не ударом и контрударом, а формированием области пониженного давления, возникающего в той части мозга, которая находится «в тылу» (на противоположной от удара стороне). В области пониженного давления образуются газовые пузырьки (явление кавитации), которые и являются источником повреждения. Сильное повреждение может возникнуть, если мозг подвергнуть чрезмерному ускорению (замедлению) даже без удара (непрямая травма). Действительно, при инерционных повреждениях из-за вращательных ускорений и торможений, а также при *синдроме тряски младенца* (*Shaken Baby Syndrome*) аксоны нервных клеток повреждаются растяжением (*диффузное повреждение аксонов*) [106]. Типичным признаком такого повреждения является хлыстовая травма шеи (*whiplash*). Тяжесть таких повреждений качественно описана в сокращенной шкале повреждений (СШП = AIS = *abbreviated injury scale*). Это шкала оценивает повреждения частей тела или органов по их серьезности и угрозе для жизни. Она классифицирует поражения как небольшие (AIS = 1), умеренные (2), серьезные (3), тяжелые (4), критические (5) и несовместимые с жизнью (6).

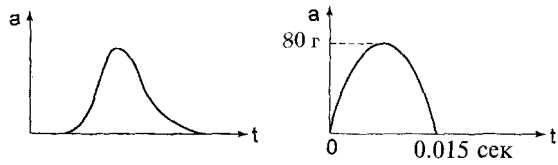


Рис. 3.58. Зависимость ускорения от времени: типичная кривая (*а*); удар боксера-тяжеловеса по голове манекена (*б*) [105]

Существуют полуколичественные инструкции по серьезности травм и возможности фатального повреждения головы, которые разработаны по описаниям несчастных случаев [119, 156]. Используя экспериментальные данные, полученные на трупах и животных, ученые Wayne State University разработали кривую устойчивости к ударам [124, 125, 143], которую другой ученый Гэдд преобразовал в индекс [120]. Индекс тяжести поражения по Гэдду (GSI = Gadd Severity Index) определяется как

$$\mathrm{GSI} = \int \left(\frac{a_{\mathrm{decel}}}{g} \right)^{2.5} dt . \qquad (3.103)$$

Этот индекс измеряется в секундах. Интеграл (3.103) берется за все время удара — например, за всю длительность соударения при фронтальном ударе боксера в голову (рис. 3.58, *а*). Здесь a_{decel} выражается в тех же единицах, что и g, а время t измеряется в секундах. Если замедление во время соударения постоянно, то формула (3.103) упрощается следующим образом:

$$\text{GSI} = \left(\frac{\Delta v}{g t_{\text{coll}}}\right)^{2.5} \times t_{\text{coll}} . \tag{3.104}$$

Индекс Гэдда помогает определить вероятность повреждения черепа или сотрясения при фронтальных ударах. Если GSI доходит до ~ 1000 сек, то имеется 50% вероятность смертельного исхода. Если GSI значительно превышает 1000, то у пострадавшего практически нет шансов выжить. Даже в том случае, когда GSI значительно ниже 1000, возможно серьезное повреждение. Например, GSI ~ 400 соответствует умеренному сотрясению, при котором можно потерять сознание.

Ученый Версаче рекомендовал модифицировать GSI, чтобы устранить возможное искажающее влияние длинного «хвоста» кривой затормаживания (рис. 3.58, *а*), который вряд ли имеет значение при определении тяжести травмы, однако влияет на величину индекса GSI. Этот сокращенный индекс называется критерием повреждения головы (КПГ, HIC = *head injury criterion*):

$$\text{HIC} = max\left[\left\{\frac{1}{t_2 - t_1}\int_{t_1}^{t_2}\left(\frac{a_{\text{decel}}}{g}\right)\mathrm{d}t\right\}^{2.5}(t_2 - t_1)\right]. \tag{3.105}$$

Этот индекс также измеряется в секундах [172]. Максимум берется по всем возможным интервалам между t_1 и t_2 во время соударения, разделенным не более чем 36 мсек. Согласно более поздней версии критерия (HIC-15) длительность интервала интегрирования составляет 15 мсек. Специальное исследование показало, что величина HIC = 1000 сек является пороговой для серьезных повреждений головы, при которых вероятность смерти составляет около 7% (AIS = 3). Индекс HIC = 1500 является пороговым для критической травмы с 26% вероятностью смертельного исхода (AIS = 4 — 5). При HIC = 3200 вероятность смерти приближается к 100%. На рис. 3.59 показана вероятность риска серьезного повреждения мозга (AIS ≥ 4) в зависимости от индекса HIC-15. Этот график является интегралом кривой вероятности Гаусса:

$$R = \left(\frac{430}{\pi}\right)^{1/2}\int_0^{\text{HIC-15}} exp\left[-\{(x - 1434)/430\}^2\right]dx. \tag{3.106}$$

Математикам этот интеграл известен как *функция ошибки* (приложение ***В***). Риск серьезного повреждения мозга составляет 5% при HIC-15 = 700 и 50% при HIC-15 ~ 1400 — 1500 (в последнем случае наблюдаются тяжелые повреж-

дения черепа). Зависимость максимальных значений AIS при повреждениях головы от величины индекса HIC-15 представлена на рис. 3.60. Аналогичный график для вероятности смертельного исхода показан на рис. 3.61. Клинические наблюдения показали, что HIC является лучшим «предсказателем» (прогностическим фактором) серьезности травмы мозга, чем GSI. Задачи 3.70 и 3.71 помогают разобраться в различии между индексами GSI и HIC для одних и тех же аварий. Применение рассмотренных индексов для предсказания последствий ДТП не является универсально принятым по нескольким причинам. Например, GSI и HIC оценивают только эффект прямолинейного ускорения, оставляя без внимания угловое ускорение, которое также может иметь большое значение. В литературе периодически появляются новые критерии тяжести травмы [135].

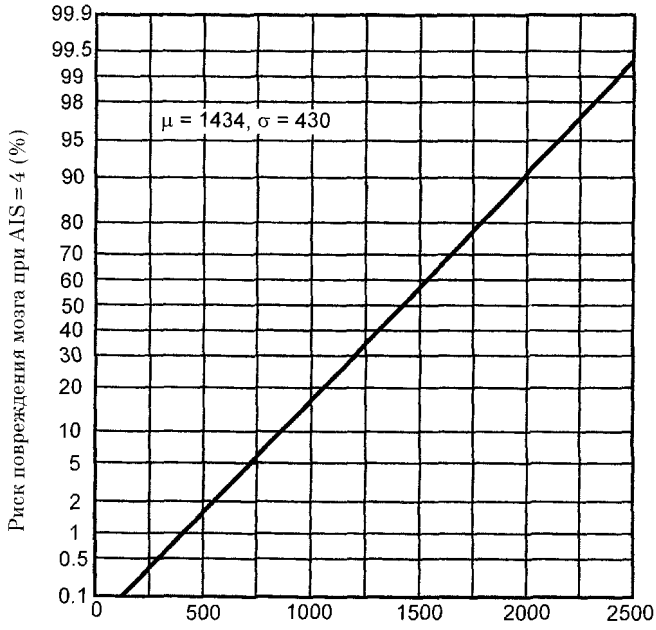


Рис. 3.59. Вероятность повреждения мозга (оцениваемая уровнем AIS ≥ 4) как функция величины HIC-15 при лобовых ударах по черепу [147]

Попробуем оценить влияние эластичности (упругости) тканей головы на исход автомобильной аварии (ДТП). Эластичность приводит к тому, что при ударе о тяжелый твердый предмет голова отскакивает. В наших рассуждениях мы допустим, что этот предмет гораздо тяжелее головы (например, стена). В случаях, которые мы рассматривали до сих пор, мы полагали, что $v_f = 0$. Теперь мы

будем считать, что $v_f = -v_i$, так что $\Delta v = v_i - v_f = 2v_i$ и $a_{decel} = \Delta v/\Delta t = 2v_i/t_{coll}$. Если во время удара эти значения постоянны, то

$$GSI = \left(\frac{2v_i}{gt_{coll}}\right)^{2.5} \times t_{coll} . \quad (3.107)$$

Для неупругих столкновений

$$GSI = \left(\frac{v_i}{gt_{coll}}\right)^{2.5} \times t_{coll} . \quad (3.108)$$

Пусть v_i = 50 миль/час = 22.3 м/сек = 80.4 км/час. Экспериментальные оценки дали величину t_{coll} ~ 2 — 50 мсек. Предположим, что время удара составляет 10 мсек. Это соответствует GSI = 44000 для абсолютно упругого удара и GSI = 7800 для абсолютно неупругого удара. Хотя обе величины означают смертный приговор участнику ДТП, мы видим, насколько свойство упругости способно снизить индекс GSI и, соответственно, тяжесть травмы.

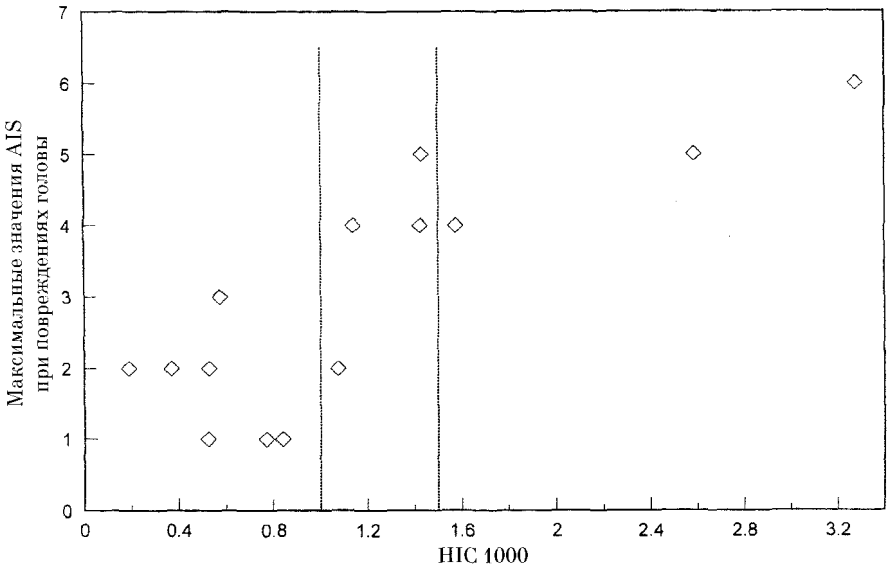


Рис. 3.60. Зависимость максимальных значений AIS при повреждениях головы от величины индекса HIC-15 [167, 130]

Разобранный выше пример показывает, как полезны мягкие элементы на приборной доске автомобиля и воздушные подушки безопасности! Для велосипедистов и мотоциклистов той же цели служат подшлемники (прокладки между каркасом шлема и головой). Смягчающие элементы шлема помогают двумя путями. Он смягчает удар головой, поскольку кинетическая энергия головы тра-

тится на деформацию мягких прокладок. Это уменьшает величину замедления (отрицательного ускорения) головы. Кроме того, сила удара распределяется по внутренней поверхности шлема, которая значительно больше, чем область удара при обычном столкновении. Требования к характеристикам материалов шлема и подшлемника обсуждаются в главе 4. Ясно, что смягчающие элементы должны поглощать кинетическую энергию головы без ее возврата — иначе мы вернулись бы к случаю упругого соударения, которое фатально для головы.

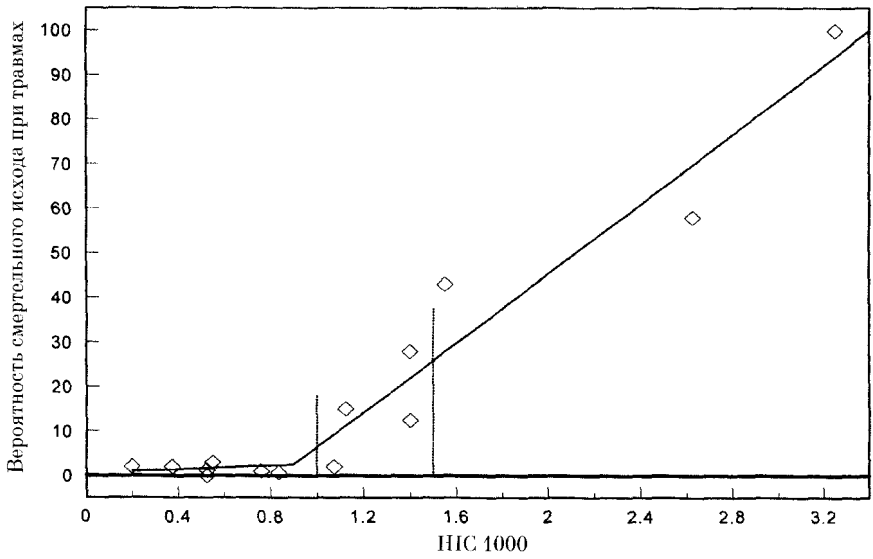


Рис. 3.61. Вероятность смертельного исхода от условий соударения, оцененных индексом HIC [167, 130]

Бокс

Снижение когнитивных (интеллектуальных) способностей у боксеров в течение длительного периода является результатом постоянно получаемых ударов в голову, что в итоге приводит к появлению симптомов «опьянения от ударов» (*punch drunk*) и к кулачной деменции *dementia pugilistica* (слабоумию). При нокауте, выполненном боксером-тяжеловесом, противник получает слабое сотрясение мозга (GSI ~ 400). Эта величина GSI получена путем интегрирования графика силы на рисунке 3.58, *б*. Аналогичную величину дают и другие оценки, основанные на уравнениях механики.

Сначала решим вопрос: зачем боксеры надевают боксерские перчатки? Эти перчатки защищают того, кто наносит удар, а также того, кто его получает. Боксерские перчатки уменьшают величину замедления a_{decel} бьющего кулака путем

увеличения времени соударения t_{coll} благодаря толстой смягчающей прокладке перчатки, а также благодаря увеличению площади контакта A из-за большой ширины перчатки. Большая площадь контакта снижает давление на особые места некоторых костей, тем самым, уменьшая опасность переломов. Величина замедления снижается по двум причинам. Во-первых, удар кулака в перчатке о голову становится гораздо менее упругим, чем удар без перчатки. Радикальную роль неупругого столкновения в защите от травм мы уже видели выше. Во-вторых, без перчатки величина a_{decel} гораздо выше, чем в перчатке, так что бокс без перчаток означает высокую вероятность перелома руки боксера (рис. 3.62) и травмы головы его противника. Впрочем, силы, развиваемые боксерами при

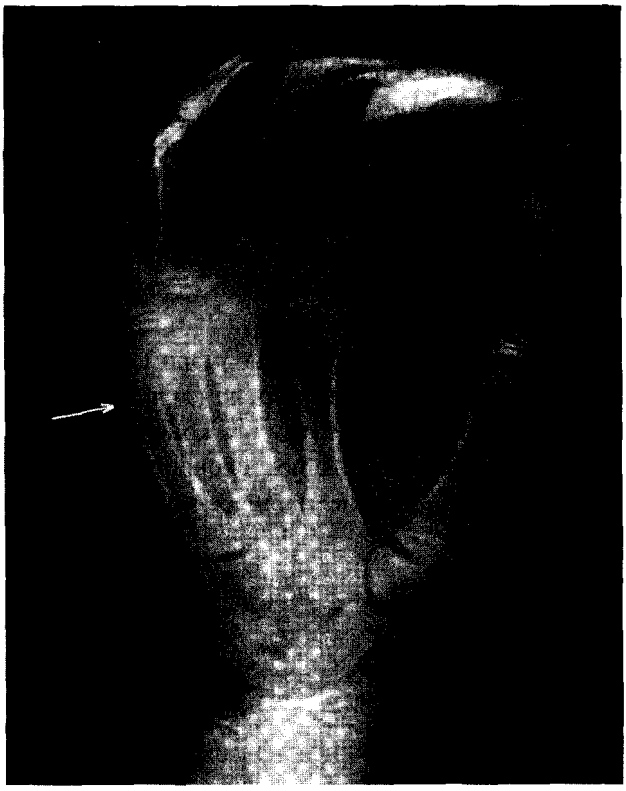


Рис. 3.62. Рентгеновский снимок перелома руки боксера, возникшего в результате удара сжатым кулаком. Как называется сломанная кость? [130, 141]

ударах, очень велики даже при наличии боксерских перчаток. Рассмотрим, что происходит, когда кулак боксера ударяет в голову противника.

Тренированный боксер наносит удар не только рукой, но и всем телом (роль этого обстоятельства мы видели выше на примере броска мяча в бейсболе). Для простоты рассуждений, мы будем учитывать только движение кулака и руки боксера. Аналогично, голова другого боксера присоединена к телу, однако мы будем учитывать действие удара только на голову и шею. Сначала кулак (*fist*) движется со скоростью $v_{\text{fist, i}}$. Поскольку мы пренебрегаем движением плеча, то средняя скорость руки составляет ~ $v_{\text{fist, i}}/2$. Согласно таблице 1.7, масса руки (с кулаком) составляет $m_{\text{arm}} = 0.050m_{\text{b}}$ (массой перчаток в 5 унций пренебрегаем; как всегда, m_{b} обозначает массу тела). Масса головы и шеи другого боксера составляет $m_{\text{head}} = 0.081m_{\text{b}}$.

Упругость удара радикально влияет на результат нашего анализа. После упругого соударения сталкивающиеся тела имеют разные скорости, но у них сохраняются суммарное количество движения и кинетическая энергия. Напротив, при абсолютно неупругом соударении сталкивающиеся тела движутся с одинаковой скоростью (как бы «слипшись» друг с другом), причем сохраняется только их суммарное количество движения. При этом соударении сохраняется только общая энергия, но не ее кинетическая составляющая (часть энергии преобразуется в тепло). Большинство соударений являются частично упругими (или частично неупругими, что эквивалентно). Степень «упругости» отражается коэффициентом возврата. Для простоты в нижеследующем анализе мы не будем применять этот коэффициент, считая соударение абсолютно неупругим (коэффициент возврата равен нулю).

Итак, боксеры надели перчатки. Перед ударом кулак движется со скоростью $v_{\text{fist, i}}$, так что количество движения руки (*arm*) составляет ~ $m_{\text{arm}}(v_{\text{fist, i}}/2)$. Соударение является неупругим, поэтому к концу удара кулак и голова будут двигаться с одной и той же конечной скоростью v_{f} (рис. 3.63, *а*). Средняя скорость руки составляет $v_{\text{f}}/2$. Общее количество движения после удара равно $m_{\text{arm}}(v_{\text{f}}/2) + m_{\text{head}}v_{\text{f}}$, так что

$$\frac{m_{\text{arm}}v_{\text{fist, i}}}{2} = \frac{m_{\text{arm}}v_{\text{f}}}{2} + m_{\text{head}}v_{\text{f}}\,. \tag{3.109}$$

Отсюда получаем:

$$v_f = \frac{v_{\text{fist, i}}}{1 + 2m_{\text{head}} / m_{\text{arm}}} = 0.236 \times v_{\text{fist, i}}\,. \tag{3.110}$$

Здесь введены массы руки и головы. Таким образом, во время контакта кулак замедляется от скорости $v_{\text{fist, i}}$ до скорости $0.236v_{\text{fist, i}}$, тогда как голова, напротив, ускоряется от 0 до скорости $0.236v_{\text{fist, i}}$. Если перчатка сжимается на $\Delta x = 1$ см при каждом ударе, то голова разгоняется с ускорением $a_{\text{coll}} = v_{\text{f}}^2/2\Delta x = (0.236v_{\text{fist, i}})^2/(2\times 1\text{ см})$. Время удара составляет $t_{\text{coll}} = v_{\text{f}}/a_{\text{coll}} = (2\times 1\text{ см})/0.236v_{\text{fist, i}}$.

Рассмотренная ранее модель броска мяча вполне подходит и для анализа удара боксера, который можно рассматривать как бросок кулака. Теперь вместо сокращающейся двуглавой мышцы, заставляющей угол θ уменьшаться во время броска мяча, сокращаются трехглавые мышцы, заставляя угол θ увеличиваться. Без учета влияния остальных частей тела, мы получим $v_{\text{fist, i}} \sim 30$ миль/час (13.4 м/сек), считая диаметр двуглавой мышцы равным 3 дюймам. Полагая, что боксеры выступают в перчатках, получим, что при ударе голова разгоняется до $v_f = 3.2$ м/сек с ускорением $a_{\text{coll}} = 500$ м/сек$^2 = 51g$ за время соударения $t_{\text{coll}} = 0.0063$ сек. Если мы допустим, что (3.104) можно использовать для расчета как ускорения, так и замедления, получаем индекс тяжести поражения GSI = 117. Это означает травму, но не смертельный удар. При меньшем смягчающем слое в перчатках (например, деформирующимся всего на $\Delta x = 0.5$ см), индекс GSI увеличится до 332. Если снова принять $\Delta x = 1$ см, но увеличить скорость кулака до максимального значения $v_{\text{fist, i}} = 20.1$ м/сек (45 миль/час), то получим $v_f = 4.7$ м/с и GSI = 593. Такой индекс соответствует тяжелой травме. Таким образом, головы

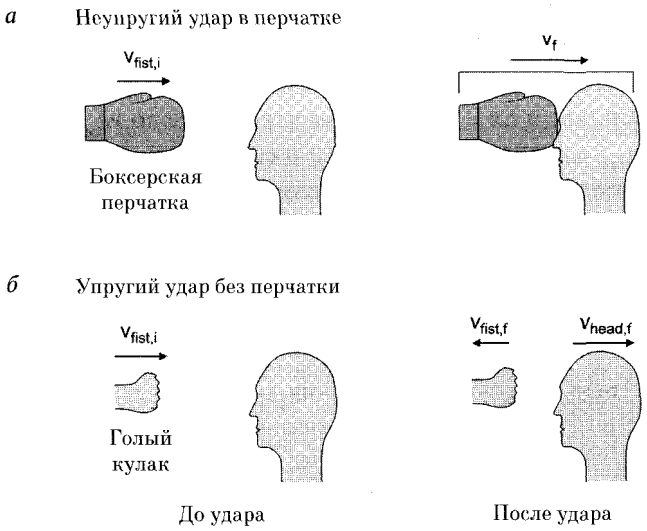


Рис. 3.63. Модели ударов по голове: неупругий удар в боксерской перчатке (*а*) и упругий удар незащищенным кулаком (*б*)

боксеров все-таки повреждаются, даже если они надевают перчатки. Поскольку в удар вовлекается не только рука, но и все тело, то в обоих случаях величины v_f и GSI будут еще более высокими.

Теперь посмотрим, что произойдет, если боксеры не наденут боксерских перчаток. По нашему предположению, соударение кулака и головы при боксе без перчаток является упругим с конечными скоростями $v_{\text{fist, f}}$ и $v_{\text{head, f}}$ (рис. 3.63, *б*).

При этом длина удара (длина деформирующейся области ткани) значительно короче, чем при неупругом ударе. Оценим ее величиной 1 мм. Изменение характера соударения и длины деформирующейся области приводят к значительно более тяжелым последствиям при кулачном бое без перчаток — как для наносящего удары (переломы рук), так и для встречающего их (тяжелые травмы головы). Использование тех же самых приблизительных расчетов для движения руки, наряду с сохранением общих количества движения и кинетической энергии, приводит к следующим результатам:

$$\frac{m_{\text{arm}} v_{\text{fist, i}}}{2} = \frac{m_{\text{arm}} v_{\text{fist, f}}}{2} + m_{\text{head}} v_{\text{head, f}}, \tag{3.111}$$

$$\frac{m_{\text{arm}}}{2}\left(\frac{v_{\text{fist, i}}}{2}\right)^2 = \frac{m_{\text{arm}}}{2}\left(\frac{v_{\text{fist, f}}}{2}\right)^2 + \frac{m_{\text{head}}}{2} v_{\text{head, f}}^2 . \tag{3.112}$$

Окончательно,

$$v_{\text{head, f}} = \frac{v_{\text{fist, i}}}{1 + m_{\text{head}} / m_{\text{arm}}} = 0.382 \times v_{\text{fist, i}} . \tag{3.113}$$

Эта величина больше в 1.6 раз ранее полученного значения для бокса в перчатках. При $v_{\text{fist, i}} = 30$ миль/час и $\Delta x = 1$ мм, голова ускоряется до $v_{\text{head, f}} = 5.1$ м/сек. При этом ускорение $a_{\text{coll}} = 13100$ м/сек^2 = 1340 g и время соударения $t_{\text{coll}} = 0.00039$ сек. В результате получим GSI = 25600. Даже если это значение несколько преувеличено, оно означает возможность гибели в кулачном бою без перчаток и гарантированные переломы суставов пальцев.

3.8.3. Удары по мячу

Теперь мы изучим соударения, в которых участвуют ракетка (бейсбольная бита) и мяч [173]. Физика этого процесса учитывает движение объекта (мяча), движение инструмента (биты) и их встречу (соударение). Соударения мы рассматривали применительно к боксу, где нас интересовали травматические последствия для спортсменов. (Как и вообще в жизни, в боксе лучше «отдавать» чем «получать»).

Чтобы понять, что происходит при встрече бейсбольной биты с мячом, воспользуемся формулой (3.98), где теперь индекс (1) относится к мячу (*ball*), а индекс (2) — к бите (*bat*):

$$v'_{\text{ball}} = \frac{(m_{\text{ball}} - e m_{\text{bat}}) v_{\text{ball}} + (m_{\text{bat}} + e m_{\text{bat}}) v_{\text{bat}}}{m_{\text{ball}} + m_{\text{bat}}} . \tag{3.114}$$

В этой и последующих формулах при вычислениях мы смело заменим массу весом, поскольку $W = mg$, так что величина g сократиться в числителе и знаменателе.

Чтобы понять судьбу мяча, ударенного ракеткой (битой), нам необходимо знать движения тела, рук, кисти во время удара (рис. 3.64), скорость поданного мяча, положения центров масс соударяющихся объектов относительно контактной площадки, а также массы (веса) мяча и биты. В настоящее время в главной лиге бейсбольные биты весят 32 унции, хотя в старину отбивающие игроки (*sluggers*) играли битами весом до 44–50 унций! Параметры бейсбольного мяча более консервативны: с незапамятных времен его вес равен $W_{ball} = 5.125$ унций при коэффициенте возврата для деревянной биты $e = 0.55$.

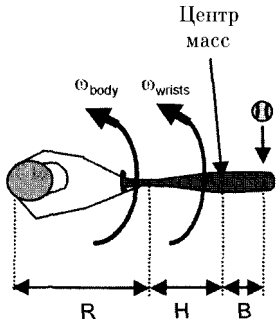


Рис. 3.64. Модель удара битой по мячу. Вид на игрока сверху (игрок стоит слева, мяч приближается к бите из правого верхнего угла рисунка). Игрок держит биту двумя руками. Серый кружок слева — голова в спортивной кепке с козырьком. Показаны угловые скорости тела ω_{body} и кистей ω_{wrist} спортсмена

Чтобы отбить подачу и пустить ответный хоумран, мяч после удара должен лететь со скоростью около 100 миль в час. Такой мяч перелетит забор высотой 15 футов, расположенный на расстоянии около 330 футов от базы (*home plate*). Кстати, дальность полета мяча очень сильно зависит от лобового сопротивления (*drag*) воздуха. Если бы не было этой силы сопротивления, то для максимальной дальности полета мяч следовало бы бросать или отбивать так, чтобы он летел под углом 45° к горизонту. Сила лобового сопротивления воздуха уменьшает величину оптимального угла до 35° [97]. Чтобы запустить указанный выше хоумран, бита должна двигаться со скоростью около 50 миль/час в своем центре масс, или же со скоростью ~ 58 миль/час несколько дальше от центра масс биты (и от игрока) — в том месте площадки биты, которое называется «лакомый кусочек» (*sweet spot*) и который отбивает мяч лучше всего [173]. Ниже мы подробно проанализируем все важные особенности удара биты по летящему навстречу мячу.

Чему равен оптимальный вес биты?

В рамках минимальной энергетической модели [103, 136, 157, 173] предполагается, что оптимальный вес биты соответствует минимуму затраченной энергии для достижения заданной скорости отбитого мяча. Минимизация

суммарной начальной кинетической энергии мяча и биты с учетом формулы (3.114) дает:

$$\frac{W_{\text{bat, ideal}}}{W_{\text{ball}}} = \frac{v'_{\text{ball}} - v_{\text{ball}}}{v'_{\text{ball}} + ev_{\text{ball}}}. \tag{3.115}$$

Оценивая скорость типичной подачи мяча величиной (–80 миль/час), а скорость отбитого мяча (при запуске хоумрана) величиной $v'_{\text{ball}} = 110$ миль/час, получим оптимальный вес биты, равный $W_{\text{bat}} = m_{\text{bat}}g = 15$ унций. Это существенно меньше, чем вес биты для взрослых. Это наводит тень сомнения на предположение о том, что наилучшая бита — это та, при которой энергетические затраты минимальны. В момент удара спортсмен показывает все, на что он способен, а вовсе не оптимизирует энергозатраты.

Другой способ определения идеального веса бейсбольной биты основан на комбинации теоретических соображений и экспериментальных данных. Подмечено, что наибольшая скорость движения биты линейно снижается с ее весом:

$$v_{\text{bat}} = A - BW_{\text{bat}}. \tag{3.116}$$

Подстановка (3.116) в (3.114), применение весов вместо масс, дифференцирование по W_{bat} и приравнивание результата к нулю (так находят максимум) дает тот вес биты, который соответствует наибольшей скорости отбитого мяча:

$$\frac{W_{\text{bat, ideal}}}{W_{\text{ball}}} = \sqrt{1 + (A - v_{\text{ball}})/(BW_{\text{ball}})} - 1. \tag{3.117}$$

Как-то раз у отбивающего игрока замерили коэффициенты формулы (3.116) и опубликовали в статьях [103, 173]. Оказалось, что

$$v_{\text{bat}}\ (\text{миль/час}) = 63 - 0.39W_{\text{bat}}\ (\text{унция}). \tag{3.118}$$

Таким образом, получилось, что $A = 63$ миль/час (максимальная скорость биты, которая ничего не весит) и $B = 0.39$. Это означает, что при скорости мяча $v_{\text{ball}} = -80$ миль/час идеальная бита должна весить 38.5 унций, что представляется вполне разумным. При этом скорость мяча после удара возрастает до 95.1 миль/час. А что показывает опыт? Спортсменам дают биты разных весов (изменяющихся в широком диапазоне), а вот их результат (скорость отбитого мяча) почти одинаков. Этот факт скорее говорит о спортивной воле к результату, чем об ошибке в наших рассуждениях.

Применение мультисегментной модели, включающей в себя не один, а несколько суставов, очень полезно при анализе как статического равновесия, так и движения — например, процесса бросания мяча, как мы видели выше в этой главе. Оказывается, мультисегментная модель весьма полезна и для анализа процесса отбивания мяча битой в бейсболе (рис. 3.64). При этом движении тело

спортсмена поворачивается с угловой скоростью ω_{body} благодаря комбинированному вращению в тазобедренном, плечевом и голеностопном суставах. Кроме того, у спортсмена вращаются обе кисти (он держит биту обеими руками) с угловой скоростью ω_{wrist}. Обозначая длину руки R, получаем линейную скорость обеих кистей $R\omega_{body}$. Центр масс биты расположен на расстоянии H от кистей. Благодаря вращению тела спортсмена, этот центр масс приобретает линейную скорость $(R + H)\omega_{body}$. Кроме того, центр масс биты приобретает линейную скорость и от вращения кистей H_{wrist}. Таким образом, до контакта с мячом центр масс биты движется со скоростью

$$v_{bat} = (R + H)\omega_{body} + H\omega_{wrist}. \tag{3.119}$$

Если мяч (*ball*) ударяется о биту не в ее центре масс, а на расстоянии B от него, то параметр H следует заменить на $(H + B)$, так что

$$v_{bat\_not\_CM} = (R + H + B)\,\omega_{body} + (H + B)\omega_{wrist}. \tag{3.120}$$

Скорость биты в точке контакта с мячом и скорость ее центра масс связаны следующим образом:

$$v_{bat\_not\_CM} = v_{bat} + B\,(\omega_{body} + \omega_{wrist}). \tag{3.121}$$

Эта формула говорит о том, что линейная скорость контактной площадки биты образуется в результате вращения центра масс биты плюс вращения площадки вокруг этого центра с угловой скоростью $\omega_{bat} = \omega_{body} + \omega_{wrist}$.

Как полученные результаты отразятся на нашем анализе соударения мяча с битой? Уравнение сохранения количества движения (3.96) остается справедливым для мяча и центра масс биты. Однако в уравнении для коэффициента возврата (3.97) необходимо вводить скорости биты в точке удара (в области контакта) до и после соударения. Кроме того, следует учитывать вращающий момент, действующий на биту со стороны мяча в том случае, если контактная площадка смещена относительно центра масс биты. Этот вопрос подробно рассмотрен в задаче 3.90.

3.8.4. Бег

Ступни наших ног участвуют в соударении каждый раз, когда они касаются земли во время ходьбы, бега, а также приземления после прыжка. Во время очень медленного шага соударение «мягкое»: на ступню действует сила реакции со стороны опоры, которая плавно увеличивается от 0 до $m_b g$. Во время бега эта сила достигает величин ~ (2.0–3.6) $m_b g$. Точнее говоря, у марафонцев ступни ног (каждая по очереди) испытывают силу ~ $2.7m_b g$, тогда как у спринтеров эта сила достигает величины ~ $3.6m_b g$. В чем физический смысл таких разных величин?

Уравнение (3.101) показывает, что при соударении замедление равно $a_{decel} = v_i^2 / 2\Delta x$. В этой формуле v_i обозначает начальную вниз направленную скорость опускания ступни, а величина Δx — ее вертикальный тормозной путь. При беге со скоростью 5 м/сек (в два раза меньше, чем у спринтеров) вертикальная скорость опускания ступни равна 1.5 м/сек. Вертикальный тормозной путь определяется сжатием жирового слоя пятки (около 4 мм), а также подошвы кроссовок (примерно 8 мм), что дает в сумме приблизительно 12 мм. Таким образом, замедление равно 187.5 м/сек^2, а максимальная сила, действующая на замедляющуюся массу m, равна $19.1mg$. Примерное количество энергии, возвращаемой телу во время такого соударения, было рассмотрено ранее и будет обсуждено далее в связи с данными таблицы 3.8. Перейдем к оценке сил, вовлеченных в вертикальное замедление бегуна.

Если при ударе пяткой о землю замедляется все тело, рассматриваемое как цельный жесткий предмет, то сила, приложенная к пятке, будет равна $19.1m_bg$. Вспоминая о перегрузках пилотов и космонавтов, мы чувствуем, что эта оценка слишком завышена. Похоже на то, что при ударе пяткой тело замедляется не как цельный предмет. В другом крайнем случае предположим, что во время удара пятки замедляется только ступня. Поскольку ее масса составляет только $0.0145m_bg$ (таблица 1.7), то сила воздействия на пятку будет всего $0.28\ m_bg$. К этой силе надо добавить силу, которая замедляет тело в более медленной режиме: ее оценивают как $0.9855m_bg$, так что в сумме получим $1.26m_bg$. Теперь полученная оценка представляется слишком низкой. Вспоминая доктрину Машеньки из сказки «Маша и три медведя» (если одна кровать слишком велика, а другая — очень маленькая, ляжем спать в среднюю кроватку), рассмотрим несколько промежуточных оценок. В одном случае предположим, что во время удара пяткой замедляются ступня плюс голень (нижняя часть ноги, *lower leg*), что дает $0.061m_bg$. В другом случае пусть замедляются ступня, голень и бедро — получим $0.161m_bg$. Соответственно, получаем две оценки: $1.165m_bg + 0.939m_bg = 2.104m_bg$ в первом случае и $3.075m_bg + 0.839m_bg = 3.914m_bg$ во втором. Сравнивая эти оценки с результатами измерений, с которых мы начали этот раздел, приходим к выводу, что в момент удара пятки замедляется стопа, голень и часть массы бедра. Более точные опыты показали, что это действительно так. Кстати, именно вовлечение в замедление при ударе пяткой некоторой части массивного бедра приводит к риску травмы коленного сустава при беге (например, разрыва надколенных сухожилий).

Подкат в бейсболе

Как правило, в бейсболе спортсмен выполняет подкат (скользит по полю лежа), когда он желает добраться до второй или третьей базы, ускользая от соперника (защитника, принимающего игрока, *fielder*), который может его «застукать» (*tag*). При подкате игрок лежит на поле, так что сопернику до него труд-

нее дотянуться. Кроме того, в подкате больше шансов удержаться на базе и не проскочить ее. Более того, в подкате скорость удара с базой меньше, чем при беге, что снижает вероятность получить травму при ударе с базой (описаны случаи травм ступни). Впрочем, некоторые спортсмены выполняют подкат головой вперед (автор не рекомендует читателям этот маневр), что может привести к травме рук. В подкате есть существенный недостаток: он связан с замедлением и, следовательно, с приростом времени достижения базы, который мы обозначим $\Delta t_{\text{slide, extra}}$. У ловкого противника появляется больше времени, чтобы застукать подкатывающегося игрока. Конечно, если двигаться с прежней начальной скоростью v_{i} без замедления и резко остановиться у базы, не проскочив ее и не повредив свои связки, то такой маневр был бы эффективнее подката. В реальности спортсмены предпочитают подкат. При этом им необходимо учесть несколько важных факторов: (*1*) выбрать расстояние от базы Δx_{slide}, с которого следует начать подкат, (*2*) учесть (финальную, *final*) скорость удара при встрече с базой $v_{\text{f, slide}}$ и (*3*) выбрать коэффициент трения во время скольжения по полю μ_{slide}. В последнем случае спортсмен может управлять скоростью замедления (то есть, величиной коэффициента трения) с помощью шипов на кроссовках, чертя на поле более или менее глубокие борозды. При этом спортсмен должен учитывать свой вес и габариты — оба фактора, влияющие на величину замедления при подкате. Считая, что спортсмен воздействует на поле силой своего веса, получаем постоянную силу трения $\mu_{\text{slide}} m_{\text{b}} g$, так что $a_{\text{coll}} = -a_{\text{decell}} = -\mu_{\text{slide}} g$.

С помощью (3.90) получаем: $\Delta t_{\text{slide}} = (v_{\text{i}} - v_{\text{f, slide}})/\mu_{\text{slide}} g$, где Δt_{slide} обозначает длительность скольжения при подкате. Соответственно, $\Delta t_{\text{slide, extra}} = \Delta t_{\text{slide}} - \Delta x_{\text{slide}}/v_{\text{i}}$. Далее, на основании (3.91) имеем: $\Delta x_{\text{slide}} = v_i \Delta t_{\text{slide}} - \frac{1}{2}\mu_{\text{slide}} g \Delta t_{\text{slide}}^2$. Более подробно подкат проанализирован в задачах 3.95 и 3.96.

3.8.5. Прыжки

Некоторые типы прыжков предусматривают полное (а не половинчатое, как при прыжке вверх с места) соударение. При таких прыжках особо важную роль играют упругие свойства опоры, характеризуемые коэффициентом упругости (жесткостью).

В таблице 3.8 приведены параметры различных опорных поверхностей, встречаемых в спорте. Для каждой поверхности приведены коэффициент упругости, величина максимальной деформации, максимальной запасенной энергии деформации, а также максимальная высота, на которую спортсмен массы 70 кг может подняться с помощью этой запасенной энергии. Как видим, свойства опорных поверхностей весьма сильно влияют на параметры прыжка (особенно в случае батута и акробатического помоста).

Таблица 3.8. Возвращение энергии упругими спортивными снарядами [171].

Спортивный инвентарь	k ×1000 Н/м	Δx_{max} (см)	KE_{max} (Дж)	H_{max} (см)
Батут	5	80	1600	230
Акробатический помост	50	10	250	36
Гимнастический помост	120	5	150	22
Беговая дорожка	240	1	12	2
Покрытие гимнастического зала	400	0.5	5	1

Величины Δx_{max} и KE_{max} являются максимальной деформацией и запасенной энергией ($KE_{max} = k\Delta x_{max}^2 / 2$) соответственно, а H_{max} — максимальная высота подъема спортсмена массы $m_b = 70$ кг с помощью этой энергии: $H_{max} = KE_{max}/m_b g$.

3.9. ДЛИТЕЛЬНЫЕ УСКОРЕНИЯ

В предыдущих разделах мы видели, что соударения с участием головы могут привести к травмам как в результате деформации контактной поверхности, так и в результате получаемого головой ускорения. Из этого понятно, что длительные линейные и угловые ускорения сами по себе (без удара) могут быть опасными и заслуживают особого внимания. Влияние длительных (*sustained*) ускорений на живой организм жизненно важно для космонавтов и летчиков-истребителей [117, 118].

Линейные ускорения и их эффекты мы будем рассматривать в системе координат, показанной на рисунке 1.1, где ускорению величиной $+1g_z$ соответствует обычное земное притяжение с ускорением g [116, 117]. В таких координатах крайне трудно разогнать себя (или даже только понять руки или ноги) с ускорением $2.5g_z$. При вертикальном ускорении от 3 до $4g_z$ в глазах потемнеет уже через 3–4 сек, а полная потеря зрения наступит через 5 сек. Чуть позже «выключатся» слух и сознание. При вертикальных ускорениях от 4.5 до $6g_z$ возможны судороги. Как мы увидим в главе 7, одной из причин таких катастрофических последствий вертикального ускорения является тот факт, что кровь, качаемая сердцем, просто не сможет подняться до головы. При ускорении $+1g_z$ систолическое артериальное давление равно 120 мм рт. ст. на уровне сердца. При этом давление на уровне головы и ног составляет, соответственно, 96 и 170 мм рт. ст. При вертикальном ускорении $+5\ g_z$ давление на уровне сердца сохраняется таким же, а вот на уровне головы оно становится равным нулю! При этом на уровне

ног давление равно 370 мм рт. ст. В этих условиях кровь в мозг не поступает, и человек теряет сознание. Лишнее давление в ногах означает расширение и переполнение вен, что также влияет на распределение крови в организме. Конечно, в организме существуют компенсаторные возможности (повышается артериальное давление, увеличивается частота сердцебиения, снижается минутный объем сердца, и т.п.), однако возможности подобной адаптации к новым условиям весьма ограничены. Вертикальное ускорение 5g еще можно как-то перенести, однако о надежной работе в таких условиях говорить не приходится. Тот факт, что зрение является первой функцией, страдающей при вертикальном ускорении, объясняется тем обстоятельством, что кровь поступает к сетчатке не сразу из артерии, а после преодоления дополнительного барьера величиной 20 мм рт. ст. Именно на такую величину (примерно) внутриглазное давление превышает внутричерепное. Кстати, по своей симптоматике потеря зрения при вертикальном ускорении похожа на ту, которая наблюдается при *ишемической дисфункции сетчатки.*

Отрицательное вертикальное ускорение также негативно влияет на человеческий организм. При ускорениях от $-2\ g_z$ до $-3\ g_z$ наблюдается гиперемия (прилив крови) лица, пульсирующие головные боли и помутнение зрения (через 5 сек). Многие испытуемые не выносят даже 5 секунд ускорения $-5\ g_z$ из-за переполнения глаз кровью, а также из-за носовых кровотечений и кровоизлияний.

Существенно лучше мы переносим горизонтальные ускорения величиной $+1g_x$ вперед и $-1g_x$ назад. Горизонтальное ускорение вперед величиной $+2g_x$ можно сносно переносить 24 часа. Ускорение $+4g_x$ переносится, по меньшей мере, в течение 60 минут. При ускорении от $+2g_x$ до $+3g_x$ возникает ощущение увеличения собственного веса, появляется чувство тяжести в абдоминальной области; кроме того, испытуемый испытывает некоторые трудности с фокусировкой зрения. При дальнейшем повышении переднего горизонтального ускорения от $+3g_x$ до $+6g_x$ возникает ощущения зажатости грудной клетки, стеснения дыхания и боли в груди, дополняемые размытостью зрения. Каждый из этих симптомов усиливается при росте ускорения от $6g_x$ до $9g_x$. При ускорении $8g_x$ невозможно поднять руки, а при ускорении $9g_x$ нельзя приподнять голову от ложемента. При ускорениях 9–12 g_x затруднено дыхание и потеряно периферическое зрение. Наконец, при $15g_x$ очень трудно дышать и говорить, причем наблюдается периодическая полная потеря зрения. Эффекты отрицательного горизонтального ускорения (направленного назад) аналогичны действию положительного горизонтального ускорения. В то же время, имеется весьма важное отличие: при отрицательном горизонтальном ускорении отсутствует ощущение сдавливания груди, что существенно облегчает дыхание.

При латеральных ускорениях ($\pm g_y$) ощущение дискомфорта возникает, начиная с $3g_y$ (через 10 сек). Если повысить величину латерального ускорения до $5g_y$, то начиная с 14.5 сек наблюдаются кровоизлияния и сильные головные боли.

В соответствии с трехмерной декартовой системой координат (рис. 1.1), существует 3 вида центростремительных ускорений. Поворот вокруг x-оси называется *качением* (*rolling*, бортовая качка корабля). Поворот вокруг y-оси называется *тангажом* (килевая качка, *pitching*). Наконец, поворот вокруг z-оси называется *рысканьем* (*yawing* или *spinning*). Кульбиты акробата (вперед и назад) выполняются с вращением по тангажу. Если таким образом вращаться вокруг y-оси, проходящей через сердце, то угловая скорость 120 об/мин выдерживается без особых последствий в течение 3 сек. Меньшую скорость вращения (70 об/мин) можно сносно переносить в течение 400 сек [117,174].

3.10. ФИЗИКА СПОРТА

В этой главе мы увидели, какое множество различных типов движений можно проанализировать с помощью простых физических моделей. Мы не случайно рассмотрели движения, характерные для разных видов спорта, будь то легкая атлетика, бейсбол или бокс. Вообще говоря, физике различных видов спорта посвящены несколько монографий. Как правило, эти монографии сконцентрированы на целях спортивных движений и мало обращают внимание на способы, которыми тело человека добивается этих целей. Конечно, полностью разделить эти вопросы невозможно, так что в любом случае специальные «спортивные» монографии весьма интересны. Великолепная книга Hay [127], написанная на тему спортивных движений, относится к редким исключениям. В ней исследована биомеханика многих видов спорта, включая гимнастику, плавание, легкую атлетику и основные коллективные игры. В книге, написанной Hung и Pallis [133], рассматриваются проблемы гольфа, тенниса, бейсбола, баскетбола, а также американского и общемирового футбола. Adair [97, 98] и Watts в соавторстве с Bahill [173] проанализировали бейсбол, уделив особое вниманию полету мяча, посланного питчером и затем отбитого *слаггером* (защитником).

В своей книге Gay [122] рассуждает о физике футбола. Футбол является воплощением всех соударений, которые претерпевает мяч и игроки в самых разных видах спорта. Нападающий постоянно бьет по мячу (сильно или слабо), стараясь приблизить его к воротам противника. Защитник атакует нападающего, стараясь столкнуться с ним и остановить его продвижение. Целью большинства игроков нападающей команды (тех, что без мяча) являются столкновения с защитниками команды противника, чтобы не дать им столкнуться со своим нападающим. Столкновения повсюду и везде — вот он, сокровенный смысл футбола!

Проблемы физики гольфа тщательно рассмотрены в книге Jorgensen [134]. Удар клюшкой в гольфе можно рассматривать как двухсегментный маятник — один сегмент составляют руки спортсмена, а другой — клюшка. Книга Lind и Sanders [142] — это взгляд физиков на лыжные гонки, включая движения спортсменов, свойства снега, лыжной смазки, и т.п. Книги Laws и соавторов [137,138,139] посвящены очень деликатной теме: физике танцев.

3.11. РЕЗЮМЕ

Разнообразные движения тела можно понять на основе анализа их кинематики, динамики и энергетики. Не менее важно понимать условия равновесия тела и роль скелетных мышц в его поддержании. Ходьба, бег, прыжки, броски мяча следует анализировать с помощью простых физических моделей, которые постепенно можно усложнять, добиваясь приближения к реальным параметрам спортивных элементов. Аналогичным образом модель соударяющихся предметов оказывается полезной для понимания движения тела и взаимодействующих с ним объектов — как во время спортивных выступлений, так и при автомобильных авариях.

ЗАДАЧИ

3.1. Рассмотрим поведение человека, смоделированного в виде одномерного вертикальной планки высоты H и массой m_b, в двумерном мире (рис. 3.7, *а*). Масса тела равномерно распределена по всей планке. Центр масс человека проецируется вертикально вниз на точку невесомой ступни, отстоящую на 25% длины ступни от ее дорзального края. Длина ступни $0.152H$ (табл. 1.6), высота пренебрежимо мала. На какой угол человек может отклониться вперед и назад, сохраняя равновесие? При решении этой задачи рассмотрите повороты относительно осей, проходящих через передний и задний края ступни (рис. 3.7, *а*).

3.2. Может ли двумерная беременная женщина (рис. 3.7, *б*) сохранить устойчивое равновесие? Считайте, что центры масс основной и дополнительной частей тела расположены на высоте $0.58H$ над уровнем пола. Масса «дополнительной» части тела (плод и окружающие его ткани) составляет $0.25m_b$, причем центр масс этой части тела смещен вперед на расстояние 0.1Н от центра масс основной части тела. Параметры ступней даны в задаче 3.1.

3.3. Рассмотрим гимнастку, принявшей позицию, называемую «арабеск» (задача 2.11). В этой позиции центр масс опущен (по сравнению с вертикальной стойкой), однако не смещен в латеральном направлении. Как переход в такую позицию отразился на устойчивости равновесия гимнастки?

3.4. (*а*) Почему трехногий штатив для фотоаппарата устойчив?
(*б*) Объясните, почему шестиногое насекомое может сохранять равновесие при движении, если оно одновременное поднимает 3 ноги, в то время как оставшиеся 3 ноги покоятся на земле? [163].
(*в*) Как могла бы передвигаться лошадь (по-видимому, очень медленно), если бы она с целью сохранения равновесия в каждую фазу движения двигалась подобно насекомому предыдущей задачи (*б*), всегда опираясь на 3 ноги, и перемещая

только одну ногу? Будет ли такая схема ходьбы естественной для четырехногих животных? Почему?
(*г*) Вертикальное положение двуногого существа (например, человека) не так устойчиво, как треногий штатив. В то же время, стойка человека босиком на одной или на обеих ногах может напоминать треногу. Объясните, почему возможно такое «треногое» приближение описания равновесия тела человека. Почему устойчивость «треноги» человека довольно слабая?

3.5. Вертикальная сила, действующая на коленную головку бедренной кости, равна 300 Н. Определите силу трения для нормального сустава ($\mu = 0.003$) и для сустава, пораженного артритом ($\mu = 0.03$).

3.6. Ускоряющийся спринтер, описанный в этой главе, отталкивается от беговой дорожки с силой 560 Н в горизонтальном направлении. Считая, что вертикальная сила реакции опоры равна $3m_b g$ при массе спортсмена $m_b = 70$ кг, найдите минимальный коэффициент трения кроссовок о дорожку, при котором спринтер не будет проскальзывать при беге. Что бы вы предложили для увеличения этого коэффициента трения?

3.7. Оцените моменты инерции вертикально стоящего человека относительно трех координатных осей вращения, проходящих через его центр масс [127]:
(*а*) вертикальная ось (1 кг-м^2);
(*б*) латеральная ось (11 кг-м^2);
(*в*) фронтальная ось (горизонтальная ось сагиттальной плоскости, 11 кг-м^2);
(*г*) Если человек свернется клубочком из вертикальной стойки, то это никак не изменит (в первом приближении) его моменты инерции относительно всех трех осей, рассмотренных выше. Правильно ли это утверждение? Приведите численные оценки.

3.8. Для каждой модели задачи 1.30 вычислите моменты инерции стандартного человека относительно осей вращения, указанных в задаче 3.7.

3.9. (*а*) Для каждой конечности и их сегментов, приведенных в табл. 1.9, покажите, что сумма квадратов радиусов инерции относительно центра масс и квадрата расстояния проксимального конца от центра масс равно квадрату радиуса инерции относительно этого проксимального конца. Все расстояния можно измерять в относительных единицах, полученных нормировкой на длину сегмента.
(*б*) Решите ту же задачу для дистального конца сегмента или конечности.
(*в*) Почему вычисленные значения оказались равными?

3.10. С помощью теоремы о параллельных осях вычислите момент инерции ноги спринтера относительно оси, проходящей через бедро (рис. 3.65). Моменты

инерции бедра, голени и стопы относительно собственных центров масс равны, соответственно, 0.1050, 0.504 и 0.0038 кг-м^2. Расстояния этих центров масс относительно выбранной оси составляют 0.30, 0.45 и 0.53 м, а их массы — соответственно 7.21, 3.01 и 1.05 кг.

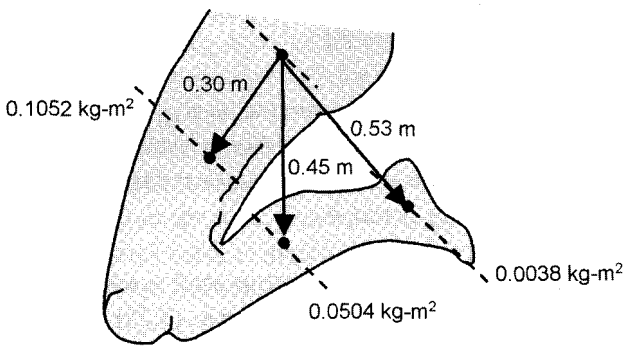


Рис. 3.65. К задаче 3.10: расчет момента инерции ноги спринтера относительно оси, проходящей через бедро [127]

3.11. Как определения углов суставов ноги (рис. 3.1) отличаются от тех, которые мы использовали в этой главе при рассмотрении процесса ходьбы, а также от тех, которые даны в подписи к рис. 3.51?

3.12. Выразите углы, заданные в задаче 2.37, через углы суставов в мультисегментной модели (рис. 2.57).

Ходьба и бег

3.13. С помощью рис. 3.9 определите долю времени, в течение которого земли касаются обе ноги, только одна нога и ни одной ноги в следующих случаях:
(*а*) при ходьбе
(*б*) во время бега.

3.14. (*а*) С помощью маятниковой модели ходьбы определите, с какой скоростью может ходить человек на Земле. Каждые полпериода человек делает шаг. Длина ноги L. При каждом шаге нога поворачивается на угол 30°, так что длина шага равна $(\pi/6) \times L$. (Кстати, этот угол соответствует максимальной скорости ходьбы).
(*б*) Вычислите частоту колебаний маятника и соответствующую ей скорость ходьбы для взрослого человека ростом 2 м и для ребенка ростом 1 м. Имеют ли какой-либо физический смысл отношения их частот колебаний «маятника»

и скоростей ходьбы? Объясните ваши соображения подробно. При решении этой задачи считайте, что ноги взрослого и ребенка имеют одинаковую линейную плотность.

3.15. Покажите, что вполне разумно масштабировать длину ноги с коэффициентом $m_b^{1/3}$, так что скорость ходьбы масштабируется с коэффициентом $m_b^{1/6}$ (табл. 1.13).

3.16. Вычислите момент инерции ноги массы m_{leg} с длиной L_{leg} и постоянным линейным распределением плотности двумя способами:
(*а*) путем изменения пределов интегрирования в формуле (3.30).
(*б*) используя формулу (3.30) и теорему о параллельных осях.

3.17. Сравните величины моментов инерции всей ноги, определенные в рамках: *1*) модели с постоянной линейной плотностью (3.30); *2*) более точной модели (3.34) и *3*) модели, учитывающей радиус инерции всей ноги (табл. 1.9). При решении этой задачи не забудьте про теорему о параллельных осях.

3.18. Определите, какая часть момента количества движения тела, приращенная движением ноги, компенсируется противофазным маховым движение руки при ходьбе. Считайте, что параметры рук и ног соответствуют «стандартному человеку». Ноги и руки считайте распрямленными. И руки, и ноги характеризуются постоянным линейным распределением масс.
(*а*) Сначала предположите, что величина $d\theta/dt$ равна по величине и противоположна по знаку для ног и для рук.
(*б*) Далее предположите, что продвижения вперед ноги и руки $Ld\theta/dt$ равны по величине и противоположны по знаку; при этом параметр L обозначает длину руки или ноги.

3.19. Оцените вертикальный момент количества движения, приобретаемым телом бегущего человека при каждом шаге (движением туловища и рук пренебрегаем) на скорости 3.4 м/сек.

3.20. Каждый шаг при подъеме по лестнице можно смоделировать как состоящий из двух этапов. Сначала одна ступня ставится на очередную ступеньку лестницы, а далее эта же нога продвигает все тело выше. Считайте, что во время первого движения центр масс не изменил своего положения, так что все изменения высоты центра масс происходят только на второй фазе рассмотренного процесса. Кроме того, примите, что времена обеих фаз подъема по лестнице одинаковы. Лестница состоит из 13 ступенек высотой 20 см каждая. Быстрый подъем по лестнице происходит в течение 3.6 сек, а медленный — за 6.0 сек. Вычислите среднюю общую вертикаль-

ную силу для второй фазы движения при обеих скоростях подъема по лестнице и соотнесите ее с весом тела W_b. Горизонтальным движением можно пренебречь.

3.21. Определите полный диапазон изменения угла в бедренном, коленном и голеностопном суставах для каждого варианта бега, приведенного в табл. 3.5.

3.22. (*а*) Человек массой 70 кг бежит со скоростью 4.50 м/сек. При каждом касании ступни беговой дорожки он теряет 100 Дж кинетической энергии (рис. 3.27). Какова скорость спортсмена непосредственно после потери этой энергии? Считайте, что перед контактом ступни с дорожкой скорость была 4.50 м/сек. В этой задаче игнорируйте вертикальное движение и связанное с ним изменение потенциальной энергии.
(*б*) Сколько энергии должно быть выработано телом бегуна во время фазы (*в*), чтобы возместить только что потерянную энергию, когда ступня вошла в контакт с беговой дорожкой? Учтите, что 93% из 35 Дж, запасенных в Ахилловом сухожилии и 80% из 17 Дж, аккумулированных в распрямленном своде стопы во время фазы (*а*), возвращаются бегуну во время фазы (*в*) — и больше ничего не возвращается.
(*в*) Бегун делает 3 шага в секунду. Его мышцы превращают химическую энергию в механическую энергию с кпд = 20%. Сколько внешней энергии необходимо спортсмену за 1 час бега? Выразите ваш ответ в ккал/час. Напомним, что 1 ккал = 10^3 кал, и 1 кал = 4.184 Дж.

3.23. Через сколько шагов стартующий спринтер наберет скорость, равную 90% от финальной? Какое расстояние он пробежит за это время?

3.24. Финальная скорость, до которой разгоняется спринтер, относится к верхней части тела и к одной ноге (которая в воздухе). Если вторую ногу спортсмена считать полностью неподвижной, то какую скорость приобретает центр масс бегуна в результате ускорения?

3.25. Предположим, что толчковая нога ускоряющегося спринтера не вносит вклад в кинетическую энергию, оцениваемую формулами (3.38)–(3.47). Далее предположим, что центр масс этой ноги движется с половинной скоростью по отношению к скорости остальных частей тела. Ответьте на следующие вопросы:
(*а*) Разумны ли оба предположения? Почему?
(*б*) Как второе предположение отразится на формулах (3.38)–(3.47)?
(*в*) Как сделанные предположения отразятся на вычисленной величине финальной скорости спринтера?
(*г*) Как сделанные предположения отразятся на количестве шагов, необходимых для достижения скорости, равной 90% финальной?

3.26. Предположим, что толчковая нога ускоряющегося спринтера не вносит вклад в кинетическую энергию, оцениваемую формулами (3.38)–(3.47). Будем считать, что эта нога поворачивается вокруг неподвижной стопы, покоящейся на беговой дорожке. Таким образом, верхняя точка этой ноги (тазовая головка бедренной кости) движется с той же скоростью, что и туловище спортсмена, а вот нижняя точка (стопа) остается неподвижной. Считайте ногу прямым отрезком с постоянной линейной плотностью. Какая часть кинетической энергии ноги теряется при изменении ее движения от поступательного (в воздухе) к вращательному?

3.27. Решите задачи 3.25 (*б–г*) для случая, сформулированного в задаче 3.26.

3.28. Покажите, что максимальная горизонтальная скорость бега млекопитающих в первом приближении не зависит от их массы, приняв нижеследующие предположения [148,168]. Будем считать, что максимальная сила, развиваемая скелетной мышцей, пропорциональна площади ее поперечного сечения, которая, в свою очередь, пропорциональна ($\propto$) L^2, где L — характерный линейный размер животного. Масса тела пропорциональна объему, так что $m_b \propto L^3$. Далее действуйте следующим образом:
(*а*) Работа мышц ноги на каждом шаге равна силе мышцы, умноженной на изменение ее длины. Покажите, что эта величина масштабируется как L^3.
(*б*) Кинетическая энергия этой ноги равна $I\,(d\theta/dt)^2/2$, где I — момент инерции ноги, а $d\theta/dt$ — ее угловая скорость, равная скорости бега v, деленной на длину ноги. Покажите, что эта энергия масштабируется как L^3v^2.
(*в*) Приравняв величины, полученные в пп. (*а*) и (*б*), покажите, что v не зависит от L и, следовательно, и от m_b.

3.29. Покажите, что максимальная вертикальная (вверх направленная) скорость млекопитающих должна уменьшаться при увеличении линейного размера животного L как $1/L$ или (что эквивалентно), при увеличении массы животного как $1/m_b^{1/3}$ [148, 168]. Решите эту задачу, приравнивая мощность мышц к мощности, требуемой для преодоления силы тяжести. Подсказка: мощность, получаемая от мышц, равна работе, совершаемой мышцами ноги во время шага ($\propto L^3$, согласно задаче 3.28), деленной на продолжительность этого шага. В свою очередь, длительность шага равна длине ноги, деленной на скорость, которая согласно задаче 3.28 не зависит от L. Мощность, необходимая для преодоления силы тяжести во время подъема, равна весу тела, умноженному на скорость подъема.

Прыжки

3.30. В задаче о космонавтах пренебрежем сопротивлением воздуха и атрофией их мышц после длительного перелета.

(*а*) Если на Земле человек способен в вертикальном прыжке с места поднять свой центр масс на 0.7 м, то как высоко сможет подпрыгнуть космонавт на Луне?
(*б*) Если на Земле легкоатлет прыгает в длину на 25 футов, то как далеко он сможет прыгнуть на Луне? Считайте, что спортсмен прыгает под углом 30°.

3.31. (*а*) При выполнении вертикального прыжка с места центр масс прыгуна расположен на высоте 0.65 м во время приседания с наклоном и на высоте 1.05 м при взлете. Во время фазы распрямления *полная* (средняя) сила реакции опоры, приложенная к обеим ногам прыгуна и направленная вертикально вверх, равна 1600 Н. Напомним, что часть этой силы противодействует весу спортсмена, а другая часть (*подъемная сила*) — силе мышц ног. Если при расчетах возникнет необходимость считать подъемную силу постоянной во время фазы распрямления, то так и поступайте. Найдите, как высоко поднимается центр масс человека во время свободного вертикального полета, скорость при взлете и продолжительность фазы распрямления.
(*б*) У среднего человека 43% массы приходится на мышцы, причем главным образом на скелетные. Предположим, что стандартный человек из задачи (*а*) натренировал свое тела так, что оно стало массивнее на 10 кг. Пусть вся эта прибавка пошла на все мышцы тела пропорционально их начальной массе. Кроме того, примем, что полная вертикальная сила пропорциональна суммарной мышечной массе тела. Как высоко прыгнет спортсмен (с места) после такой тренировки?
(*в*) Повторите пункт (*б*), считая, что после тренировки масса мышц увеличилась только на 1 кг.
(*г*) Повторите пункт (*б*), считая, что вместо тренировки было усиленное питание, так что «спортсмен» набрал лишний жир, не изменив массы мышц.
(*д*) Найдите, как высоко поднимается центр масс человека во время свободного вертикального полета в задаче (*а*), если он принял чудо-допинг, который сократил длительность фазы распрямления на 0.05 сек.
(*е*) Как высоко подпрыгнет человек из задачи (*а*), если он будет прыгать на Луне с твердой поверхности? Считайте, что $g_{\text{Moon}} = g_{\text{Earth}}/6$. Кроме того, примите, что мышцы прыгуна работают одинаково на Земле и на Луне.
(*ж*) Если человек из задачи (*а*) прыгнет с резиновой платформы или с песка вместо твердой поверхности, то высота прыжка будет меньше. Почему?

3.32. Решите задачу 3.31 (*б*) предположив, что в результате тренировки (или диеты) спортсмен не изменил свой вес, но либо увеличил массовую долю мышц от 43% до 53% или, напротив, снизил ее до 33%.

3.33. Мировой рекорд в прыжке с шестом составляет 6.14 м, что превышает вычисленное в этой главе значение 5.4 м. Заново проведите расчет, подняв скорость до уровня спринтера мирового класса (10.2 м/сек). Прирост высоты над

3.26. Предположим, что толчковая нога ускоряющегося спринтера не вносит вклад в кинетическую энергию, оцениваемую формулами (3.38)–(3.47). Будем считать, что эта нога поворачивается вокруг неподвижной стопы, покоящейся на беговой дорожке. Таким образом, верхняя точка этой ноги (тазовая головка бедренной кости) движется с той же скоростью, что и туловище спортсмена, а вот нижняя точка (стопа) остается неподвижной. Считайте ногу прямым отрезком с постоянной линейной плотностью. Какая часть кинетической энергии ноги теряется при изменении ее движения от поступательного (в воздухе) к вращательному?

3.27. Решите задачи 3.25 (*б–г*) для случая, сформулированного в задаче 3.26.

3.28. Покажите, что максимальная горизонтальная скорость бега млекопитающих в первом приближении не зависит от их массы, приняв нижеследующие предположения [148,168]. Будем считать, что максимальная сила, развиваемая скелетной мышцей, пропорциональна площади ее поперечного сечения, которая, в свою очередь, пропорциональна ($\propto$) L^2, где L — характерный линейный размер животного. Масса тела пропорциональна объему, так что $m_b \propto L^3$. Далее действуйте следующим образом:
(*а*) Работа мышц ноги на каждом шаге равна силе мышцы, умноженной на изменение ее длины. Покажите, что эта величина масштабируется как L^3.
(*б*) Кинетическая энергия этой ноги равна $I\,(d\theta/dt)^2/2$, где I — момент инерции ноги, а $d\theta/dt$ — ее угловая скорость, равная скорости бега v, деленной на длину ноги. Покажите, что эта энергия масштабируется как L^3v^2.
(*в*) Приравняв величины, полученные в пп. (*а*) и (*б*), покажите, что v не зависит от L и, следовательно, и от m_b.

3.29. Покажите, что максимальная вертикальная (вверх направленная) скорость млекопитающих должна уменьшаться при увеличении линейного размера животного L как $1/L$ или (что эквивалентно), при увеличении массы животного как $1/m_b^{1/3}$ [148, 168]. Решите эту задачу, приравнивая мощность мышц к мощности, требуемой для преодоления силы тяжести. Подсказка: мощность, получаемая от мышц, равна работе, совершаемой мышцами ноги во время шага ($\propto L^3$, согласно задаче 3.28), деленной на продолжительность этого шага. В свою очередь, длительность шага равна длине ноги, деленной на скорость, которая согласно задаче 3.28 не зависит от L. Мощность, необходимая для преодоления силы тяжести во время подъема, равна весу тела, умноженному на скорость подъема.

Прыжки

3.30. В задаче о космонавтах пренебрежем сопротивлением воздуха и атрофией их мышц после длительного перелета.

(*а*) Если на Земле человек способен в вертикальном прыжке с места поднять свой центр масс на 0.7 м, то как высоко сможет подпрыгнуть космонавт на Луне?
(*б*) Если на Земле легкоатлет прыгает в длину на 25 футов, то как далеко он сможет прыгнуть на Луне? Считайте, что спортсмен прыгает под углом 30°.

3.31. (*а*) При выполнении вертикального прыжка с места центр масс прыгуна расположен на высоте 0.65 м во время приседания с наклоном и на высоте 1.05 м при взлете. Во время фазы распрямления *полная* (средняя) сила реакции опоры, приложенная к обеим ногам прыгуна и направленная вертикально вверх, равна 1600 Н. Напомним, что часть этой силы противодействует весу спортсмена, а другая часть (*подъемная сила*) — силе мышц ног. Если при расчетах возникнет необходимость считать подъемную силу постоянной во время фазы распрямления, то так и поступайте. Найдите, как высоко поднимается центр масс человека во время свободного вертикального полета, скорость при взлете и продолжительность фазы распрямления.
(*б*) У среднего человека 43% массы приходится на мышцы, причем главным образом на скелетные. Предположим, что стандартный человек из задачи (*а*) натренировал свое тела так, что оно стало массивнее на 10 кг. Пусть вся эта прибавка пошла на все мышцы тела пропорционально их начальной массе. Кроме того, примем, что полная вертикальная сила пропорциональна суммарной мышечной массе тела. Как высоко прыгнет спортсмен (с места) после такой тренировки?
(*в*) Повторите пункт (*б*), считая, что после тренировки масса мышц увеличилась только на 1 кг.
(*г*) Повторите пункт (*б*), считая, что вместо тренировки было усиленное питание, так что «спортсмен» набрал лишний жир, не изменив массы мышц.
(*д*) Найдите, как высоко поднимается центр масс человека во время свободного вертикального полета в задаче (*а*), если он принял чудо-допинг, который сократил длительность фазы распрямления на 0.05 сек.
(*е*) Как высоко подпрыгнет человек из задачи (*а*), если он будет прыгать на Луне с твердой поверхности? Считайте, что $g_{\text{Moon}} = g_{\text{Earth}}/6$. Кроме того, примите, что мышцы прыгуна работают одинаково на Земле и на Луне.
(*ж*) Если человек из задачи (*а*) прыгнет с резиновой платформы или с песка вместо твердой поверхности, то высота прыжка будет меньше. Почему?

3.32. Решите задачу 3.31 (*б*) предположив, что в результате тренировки (или диеты) спортсмен не изменил свой вес, но либо увеличил массовую долю мышц от 43% до 53% или, напротив, снизил ее до 33%.

3.33. Мировой рекорд в прыжке с шестом составляет 6.14 м, что превышает вычисленное в этой главе значение 5.4 м. Заново проведите расчет, подняв скорость до уровня спринтера мирового класса (10.2 м/сек). Прирост высоты над

планкой оценим как $h_{min} = 0.02$ м. Почему для высоты прыжка получаются разные величины?

3.34. Выполняя прыжок в высоту с разбега, спортсмен сначала разбегается, а потом бросает свое тело вверх над планкой. Прыгая старым «перекидным» (*straddle high jump*) способом, спортсмен должен был поднимать свой центр масс на 150 мм выше планки, чтобы не задеть ее. Напротив, во время прыжка «на спине» (*Fosbury flop*) центр масс не поднимается до уровня планки, оставаясь чуть ниже ее даже в самой верхней точке прыжка (рис. 3.66). Для приблизительной оценки будем считать, что центр масс поднимается над планкой на 100 мм (H_3 на рис. 3.66).
(*а*) Если у стандартного прыгуна (массой 70 кг) центр масс расположен на высоте $H_1 = 0.9$ м, какова максимальная высота планки ($H_1 + H_2 - H_3$) при удачном прыжке? Считайте, что спортсмен разбегается со скоростью 7 м/сек, причем вся его горизонтальная кинетическая энергия превращается без потерь в вертикальную и далее потенциальную.
(*б*) Поскольку мировой рекорд прыжков в высоту составляет «всего» 2.45 м (2006), какое количество кинетической энергии бегущего прыгуна не перешло в кинетическую энергию вертикального взлета?
(*в*) Измерения показали, что когда спортсмен массой 76 кг разбегается со скоростью 6.7 м/сек и берет высоту 2.0 м, то его горизонтальная скорость над планкой равна 4.2 м/сек. Сколько энергии осталось неучтенной? Куда она делась? При решении этой двумерной задачи не забывайте, что полная кинетическая энергия равна сумме ее горизонтальной и вертикальной составляющих $mv_x^2 / 2 + mv_y^2 / 2$.

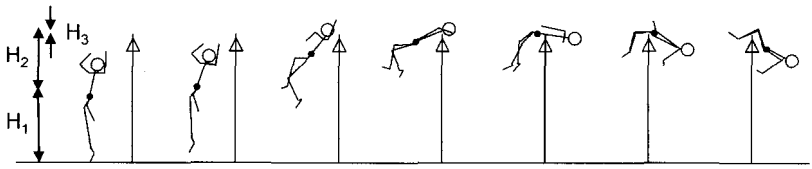


Рис. 3.66. К задачам 3.34 и 3.35. Мультисегментная модель прыжка в высоту с разбега методом «на спине» (*Fosbury flop*). Центр масс (жирная точка) все время находится ниже планки. H_1 — начальная высота центра масс, H_2 — максимальный подъем центра масс и H_3 — расстояние центра масс от планки в высшей точке полета (отрицательная величина для прыжка на спине) [127]

3.35. Во время прыжка в высоту методом «на спине» (иначе говоря, лицом вверх, рис. 3.66) центр масс прыгуна остается чуть ниже планки в самой верхней точке полета. Определите величину клиренса H_3, если рост спортсмена 1.96 м, $H_1 = 1.40$ м, $H_2 = 0.97$ и высота планки 2.30 м. Даны параметры реального прыгуна *Dwight Stones* [127].

3.36. С помощью двухсегментной модели прыжка в высоту методом «на спине» (рис. 3.67) вычислите, насколько центр масс прыгуна ниже планки во всех фазах прыжка (*а–д*). Насколько он ниже планки в самой верхней точке полета (фаза *в*)?

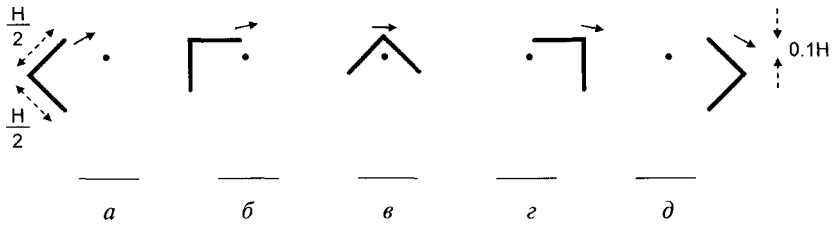


Рис. 3.67. К задачам 3.36 и 3.37. Простая односегментная модель прыжка в высоту методом «на спине» человека ростом H, чье тело представлено в виде взаимно перпендикулярных двух стержней (сегментов) равной длины. Во время всех фаз полета (*а*)–(*д*) вершина тела всегда находится выше планки (ее торец показан точкой) на $0.1H$, в то время как центр масс над планкой не поднимается

3.37. Рассмотрите двухсегментную модель прыжка в высоту методом «на спине» (рис. 3.67), считая угол не прямым, а тупым, что более реалистично. Далее считайте, что общая ориентация спортсмена в фазах (*а–д*) осталась неизменной. Найдите максимальный угол между сегментами модели, при котором центр масс прыгуна в самой высшей точке полета еще останется под планкой.

3.38. (*а*) При анализе прыжков в длину выделяют следующие горизонтальные отрезки (рис. 3.68): L_1 — расстояние от центра масс до толчковой ступни в момент взлета, считайте его равным 0.24 м; L_2 — длина полета центра масс по горизонтали и L_3 — расстояние от центра масс до пятки приземлившейся ступни (считайте его постоянной величиной 0.53 м). Вычислите длину прыжка для профессиональных прыгунов (мужчины и женщины), у которых скорость разбега составляет, соответственно, 9.8 и 8.6 м/сек при угле взлета 20.0°.
(*б*) В предыдущей задаче мы пренебрегли силой лобового сопротивления воздуха, а также разностью в высотах центра масс при взлете и приземлении. Как скажется на расчетах пункта (*а*) тот факт, что при взлете центр масс расположен на 60 см выше, чем при посадке?

3.39. Тренированный прыгун в длину массой 70 кг разбегается со скоростью 10.5 м/сек, пытаясь прыгнуть как можно дальше.
(*а*) Покажите, что если пренебречь сопротивлением воздуха, то максимальный результат достигается при угле взлета 45°. Определите длину прыжка в этом

случае. Для простоты считайте, что длина прыжка равна длине горизонтального полета центра масс L_2 (см. задачу 3.38 и рис. 3.68).
(*б*) Сравните полученное значение с мировым рекордом по прыжкам в длину 9.0 м. Почему полученное Вами значение отличается от мирового рекорда? Обратите внимание на то, что большинство прыгунов мирового класса прыгают под углом приблизительно 20° к горизонту.

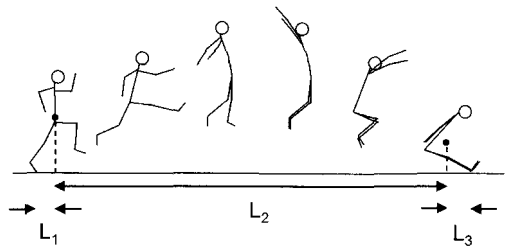


Рис. 3.68. Характерные длины при анализе прыжков в длину [127]

3.40. Если пренебречь сопротивлением воздуха, то артиллерийский снаряд летит дальше всего, если выстрел направлен под углом 45° к горизонту. С учетом сопротивления воздуха артиллеристы направляют пушку примерно под углом 35°, если хотят выстрелить как можно дальше. Почему же спортсмены прыгают под углом всего 20°?

3.41. Покажите, что максимальный подъем центра масс при прыжке в высоту млекопитающих в первом приближении не зависит от массы животного. Для этого сначала покажите, что ускорение a, определяемое работой мышц, масштабируется как $1/L$ (то есть, пропорционально этой величине), где L — характерный линейный размер животного. Далее покажите, что скорость взлета равна $v = \sqrt{2as}$ (s — длина разгона по вертикали) и не зависит от L. Таким образом, высота прыжка $v^2/2g$ не зависит от массы животного. При решении этой задачи используйте те же формулы масштабирования для максимальной мышечной силы и для массы тела, которые применяются в задаче 3.28. Кстати, как величина s масштабируется с L?

Другие виды движений

3.42. (*а*) Фигурист вращается на льду с циклической частотой f (число оборотов в секунду), которая равна 0.6 сек$^{-1}$, если фигурист расправляет руки, но существенно возрастает, если он (она) прижимает руки к телу. Отчего это происходит?

(*б*) Момент инерции фигуриста изменяется в (α) раз при рассмотренном выше перемещении рук. Определите частоту вращения фигуриста с прижатыми к телу руками.
(*в*) Оцените величину множителя (α) с помощью таблиц 1.6–1.9 и задач 1.30 и 1.31.

Броски мячей и других предметов

3.43. (*а*) С помощью односегментной модели броска мяча (эта глава), которая дает для скорости броска бейсбольного мяча величину 45 миль/час, определите, с какой скоростью вы сможете бросить футбольный мяч. Считайте, что масса футбольного мяча Национальной футбольной лиги составляет 0.40–0.43 кг. Как Ваш результат соотносится с реальной величиной 68 миль/час, измеренной у профессионала НФЛ? Почему величины так отличаются?
(*б*) Будет ли разумно изменить односегментную модель броска футбольного мяча подобно тому, что мы проделали для бейсбола (и получили реальную скорость 100 миль/час)?

3.44. В рамках односегментной модели броска мяча (эта глава) каков должен быть угол плеча относительно вертикали, чтобы вектор скорости выпущенного мяча был горизонтальным (считайте, что в момент отпускания мяча угол между плечом и предплечьем $\theta = \pi/4$, рис. 3.41).

3.45. (*а*) Измените односегментную модель броска бейсбольного мяча таким образом, чтобы бросок выполнялся выпрямленной рукой, поворачиваемой в плечевом суставе дельтовидными мышцами.
(*б*) С какой скоростью бросается мяч, если диаметр дельтовидных мышц равен 3 дюйма? При решении этой задачи учтите заключительные замечания, которыми мы подытожили наши рассуждения о броске мяча.

3.46. Как крутящие моменты, которые мы рассматривали в моделях броска бейсбольного мяча, соотносятся с рис. 3.46 и 3.47? Должны ли они быть сопоставимыми?

3.47. Оцените относительную конечную угловую скорость вращения предплечья и кисти при броске мяча (рис. 3.45). После этого оцените относительный вклад в скорость мяча движений предплечья и кисти. Считайте, что мяч находится на расстоянии в половину длины ладони от кистевого (запястного) сустава.

3.48. (*а*) Покажите, что бейсбольный мяч улетит дальше всего, если он выпущен под углом 45°. Покажите, что если скорость выпущенного мяча равна v, то он пролетит в горизонтальном направлении расстояние, равное v^2/g. Эта величина

завышена, поскольку она вычислена без учета сопротивления воздуха. Если учесть это сопротивление, то оптимальный угол составит 35°. Кроме того, мы не учли разность высот пуска и приземления мяча. Эти нюансы мы изучим позднее.
(*б*) Как далеко улетит бейсбольный мяч, если он брошен со скоростью 90 миль/час?
(*в*) Если бейсбольный мяч намок и стал весить 7 унций вместо исходных 5 унций, то насколько изменится дальность его полета? Считайте, что мяч вылетел с тем же количеством движения, как и сухой мяч в задаче (*б*).

3.49. Считая, что компоненты начального вектора скорости полета бейсбольного мяча равны $v_{x,0}$ в горизонтальном направлении и $v_{z,0}$ в вертикальном, покажите, что мяч пролетает расстояние $2 \times v_{x,0} \times v_{z,0}/g$, которое называется *диапазоном полета* (*range*).

3.50. Известно, что наибольшая дальность полета мяча соответствует броску под углом 45° (без учета сопротивления воздуха) только в том случае, если мяч брошен от уровня земли. Если уровень «взлета» и «посадки» отличаются, то данное утверждение не вполне точно, что мы сейчас и проверим.
(*а*) Пусть объект брошен с начальной скоростью v под углом α с высоты $z = h$. Покажите, что далее траектория объекта определяется формулами $x(t) = vt\cos\alpha$ и $z(t) = h + vt\sin\alpha - gt^2/2$.
(*б*) Покажите, что мяч достигнет земли $z(t) = 0$ после того, как он пролетит расстояние $x_{\text{final}} = \left(v^2 \cos\alpha / g\right)\left(\sin\alpha + \sqrt{q^2 + \sin^2\alpha}\right)$, где $q = \sqrt{2gh/v}$. Обратите внимание, что $q^2 = mgh/(mv^2/2)$ является отношением начальной потенциальной энергии к начальной кинетической энергии.

(*в*) Приняв $dx/d\alpha = 0$, покажите, что мяч улетит дальше всего, если он пущен под углом, определяемым уравнением $tg\alpha_{max} = 1/\sqrt{1+q^2}$, причем он пролетит расстояние $x_{\text{final, max}} = (v/g)\sqrt{v^2 + 2gh}$.

3.51. Бейсбольный мяч брошен с высоты 6.5 футов над уровнем земли с начальной скоростью 90 миль/час. Пренебрегая сопротивлением воздуха, определите, как далеко он улетит при следующих условиях:
(*а*) Мяч брошен под углом 45°. Разность высоты старта и финиша не учитывайте.
(*б*) Мяч брошен под углом 45°. Решите задачу с учетом разности высоты бросания и приземления мяча (задача 3.50).
(*в*) Мяч брошен под оптимальным углом для достижения наибольшей дальности (кстати, определите этот угол). Учтите разность высот бросания и приземления мяча (задача 3.50).

3.52. Бейсбольный питчер бросает мяч с высоты 5 футов со скоростью 90 миль/час из точки, расположенной на расстоянии 6 футов впереди границы питчерского круга подачи. Мяч прилетает на базу, расположенную на высоте 3 фута и на расстоянии 60 футов и 6 дюймов от границы круга подачи. Пренебрегая сопротивлением воздуха, ответьте на следующие вопросы:
(*а*) Какова длительность полета мяча?
(*б*) Под каким углом к горизонту брошен мяч?
(*в*) Когда мяч прилетел на базу, то какова величина его снижения относительно пути, который он проделал бы при движении по горизонтали со своей начальной скоростью? Эффекты вращения мяча не учитывайте.

3.53. Бейсбольный питчер бросает мяч с начальной скоростью, у которой горизонтальная и вертикальная компоненты равны, соответственно, $v_{x,0}$ и $v_{z,0}$. Сопротивление воздуха не учитывайте.
(*а*) Покажите, что в момент времени t координаты мяча будут $x = v_{x,0}t$ и $z = v_{z,0}t - gt^2/2$.
(*б*) Покажите, что после прохождения пути d по горизонтали мяч опускается на расстояние $gd^2 / 2v_{x,0}^2$ относительно первоначальной траектории (прямой линии).
(*в*) Покажите, что мяч всегда остается в плоскости $y = 0$.

3.54. В последние 0.04 сек броска питчер покручивает бейсбольный мяч на пол-оборота с помощью углового ускорения кисти и поворота лучевой кости относительно локтевой. Покажите, что выпущенный мяч вращается с угловой скоростью 1500 об/мин.

3.55. Питчер старается как можно сильнее подкрутить брошенный мяч (ω, рад/сек), желая пустить мяч по искривленной траектории (*curve ball*, крученый мяч). Табл. 3.9 показывает, что из этого получается. На вращающийся мяч действует сила Магнуса, которая искривляет его траекторию по сравнению с траекторией мяча, который не вращается. Величина этой силы равна $\pi\rho r^3\omega v/2$, где ρ — плотность воздуха, r — радиус мяча, ω — скорость вращения (рад/сек) и v — линейная скорость мяча [173].
(*а*) Согласно измерениям, сила Магнуса, действующая на бейсбольный мяч, равна $6.4\times10^{-7}fv$ (в фунтах), где f — скорость вращения (об/мин) и v — линейная скорость в фут/сек. Как соотносятся эмпирическая и теоретическая (выше) формулы силы Магнуса?
(*б*) Сколько оборотов сделает быстрый фастбол, медленный крученый мяч, среднескоростной неспешно вращающийся наклбол, если каждый из них движется с постоянной скоростью, пролетая 55 футов до базы противника?

Таблица 3.9. Линейные и угловые скорости бейсбольного мяча, пущенного профессиональными питчерами [173].

Вид броска (*pitch*)	Линейная скорость (миль/час)	Типичная скорость вращения (об/мин)
Фастбол (*fastball*, «быстрый мяч»	85–95	1600
Скользящий мяч (слайдер, *slider*)	75–85	1700
Крученый мяч	70–80	1900
Резвый (*change-up*, «ускоренный»)	60–70	1500
Наклбол (*knuckleball*, прямой)	60–70	25–50

(*в*) Нарисуйте диаграмму, показывающую начальную скорость мяча, его вращение и направление силы Магнуса, если питчер-правша закрутил мяч своим «отверточным» движением кисти (т. е., по часовой стрелке, глядя сверху) вокруг вертикальной оси.
(*г*) считая силу Магнуса постоянной, определите боковое смещение мяча относительно ожидаемой траектории (если бы он не вращался) в конце пути, когда мяч долетает до базы противника. Не учитывайте изменения скорости и направления движения из-за сопротивления воздуха и силы тяжести — считайте, что мяч летит горизонтально со скоростью 80 миль/час. Кроме того, считайте, что изменение траектории из-за силы Магнуса очень маленькие, так что их можно не учитывать при расчете смещения. Более подробно сила лобового сопротивления воздуха (*drag*) будет рассмотрена в главе 7.

3.56. Как и в задаче 3.53, питчер бросает мяч с начальной скоростью, у которой горизонтальная и вертикальная компоненты равны, соответственно, $v_{x,0}$ и $v_{z,0}$. Теперь, однако, следует учесть постоянную вертикальную силу $\alpha_z g$ и боковую силу Магнуса $\alpha_y g$.
(*а*) Покажите, что в момент времени t координаты мяча составят: $x = v_{x,0}t$, $y = \alpha_y g t^2/2$ и $z = v_{z,0}t - (1 - \alpha_z)\, gt^2/2$.
(*б*) Покажите, что после прохождения пути d по направлению x-координаты (направление броска) мяч опускается на расстояние $(1 - \alpha_z)\, gd^2 / 2v_{x,0}^2$ и отклоняется вбок на расстояние $\alpha_y\, gd^2 / 2v_{x,0}^2$ относительно первоначальной траектории (прямой линии).
(*в*) Покажите, что мяч всегда остается в наклонной плоскости $z = (v_{z,0}/v_{x,0})\, t - ((1 - \alpha_z)/\alpha_y)\, y$.
(*г*) Объясните, почему мяч отклоняется вбок при $\alpha_y \neq 0$, падает быстрее, чем ожидается при $\alpha_z < 0$, и падает медленнее, чем ожидается при $\alpha_z > 0$ («взлетающий фастболл»).

Обратите внимание на то, что в рамках данной простейшей модели вектор дополнительный силы считается постоянным. Иными словами, сила Магнуса рассчитывается для мяча, летящего в направлении оси (x) с постоянной скоростью. Более реалистичная модель должна учитывать изменение траектории мяча под действием силы тяжести, сопротивления воздуха и, разумеется, самой силы Магнуса.

3.57. (*а*) Покажите, что крученый мяч, брошенный питчером со скоростью 80 миль/час и закрученный с такой скоростью, что на него действует боковая сила Магнуса величиной 2 унции ($\alpha_y = 0.5$), отклоняется вбок на расстояние 2.1 фута от ожидаемой траектории, пролетая расстояние 60 футов до базы противника.
(*б*) В каком направлении крутится мяч (оно дается *правилом правой руки*) если мяч сворачивает направо, когда на него смотрит защитник со своей базы. Такие мячи бросают питчеры-правши, закручивая их естественным движением, или левши, которые умудряются закрутить мяч в ту же сторону. Спортсмены особо выделяют последний неестественный бросок, называя его «штопором».
(*в*) С какой скоростью вращается мяч?

3.58. Может ли силой Магнуса, заданной в задаче 3.57, объяснить феномен подъема мяча (защитнику кажется, что *фастболл* = быстрый мяч, посланный питчером, поднимается)? Это могло бы иметь место, если бы мяч достаточно быстро вращался в соответствующем направлении, так что сила Магнуса была бы направлена вертикально вверх и ускоряла бы мяч больше, чем g (в задаче 3.56 это соответствовало бы соотношению $\alpha_z > 1$). Рассчитайте силу Магнуса для поступательной скорости мяча 100 миль/час и угловой скорости 2300 об/мин (типичные параметры для выдающихся питчеров). Покажите, что даже при самых благоприятных условиях ускорение, обеспечиваемое силой Магнуса, составляет примерно (2/3) g, что соответствует $\alpha_z \sim 2/3$ в задаче 3.56. Таким образом, «взлетающий фастбол» поднимается только в воображении слаггера (защитника), который соотносит его траекторию с ожидаемым полетом мяча, который практически не вращается [102,173].

3.59. Предположим, что питчер-правша выполняет одинаковое естественное движение кистью, если он бросает мяч с верхним захватом (*overhand*, кисть над мячом) или с боковым захватом (*side arm*). При броске с верхним захватом (рука движется в вертикальной плоскости) мяч падает «слишком быстро». При броске с боковым захватом (рука движется в горизонтальной плоскости) мяч отклоняется влево. При броске на ¾ верхнего захвата (рука движется в плоскости, которая является биссектрисой указанных выше плоскостей) мяч отклоняется вниз и влево. С чего бы это?

3.60. Привычным движением бросая наклбол, питчер думает не о силе Магнуса, а о латеральной силе, которая действует на мяч из-за того, что его форма отличается от сферической в результате наличия швов или вмятин на его поверхности (рис. 3.69). Во время броска наклбола питчер специально пытается уменьшить скорость вращения мяча (табл. 3.9), поскольку для неспешно вращающегося мяча указанная боковая сила минимальна (при этом о силе Магнуса можно забыть — она слишком маленькая). При медленных оборотах мяча латеральная сила по-прежнему существует, но ее характер (как и точную траекторию мяча) невозможно предсказать (очень удобно для обмана защитника). Хитрые питчеры специально сминают мяч перед броском, что также ведет к появлению этой непредсказуемой латеральной силы. Величина указанной «подъемной» силы (ее направление зависит от оси вращения, так что «подъемной» ее называют по самолетной привычке) определяется формулой $C_L A\rho v^2/2$, где C_L называется *подъемным коэффициентом*, а величина A равняется площади поперечного сечения мяча, как в уравнении (7.50) [173].

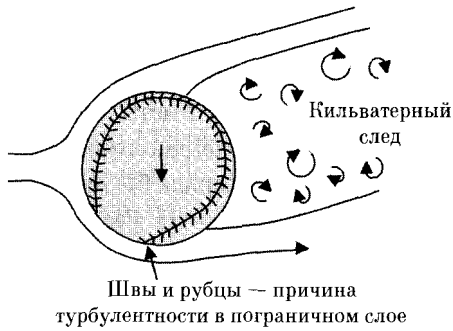


Рис. 3.69. Обтекающие мяч струи воздуха могут быть асимметричными, даже если мяч не вращается. На рисунке верхняя часть мяча гладкая, а нижняя смята или содержит швы. Потоки воздуха вызывают турбулентное течение в пограничном слое около мяча, которые задерживают отрыв струи снизу. В результате кильватерная струя отклоняется вверх, так что на мяч действует сила, направленная вниз [173]

(*а*) Для брошенного наклбола иррегулярная подъемная сила равна $2.16\times10^{-5}v^2$ (в фунтах), если скорость измерять в фут/сек. Покажите, что $C_L = 0.42$.
(*б*) Для смятого мяча указанная сила составляет $1\times10^{-5}v^2$ (в тех же единицах). Покажите, что этой формуле соответствует $C_L = 0.194$.
(*в*) Определите, насколько сместится вбок наклбол, если мяч совсем не вращается? (Кстати, если мяч не крутится, то его траектория становится предсказуемой — в том числе для противника, что нежелательно).

3.61. Большинство баскетболистов выполняют свободные броски с линии методом верхнего захвата мяча (*overhand*). В то же время бывают такие профессионалы, вроде *Wilt Chamberlain* и *Rick Barry*, которые забрасывают мяч в корзину нижним захватом. В обоих случаях баскетбольный мяч должен попасть в горизонтальное кольцо диаметром 18 дюймов, центр которого выдвинут перед щитом на 15 дюймов. Кольцо расположено на высоте 10 футов от пола. Линия свободных бросков отстоит от плоскости щита на 15 футов. Баскетбольный мяч диаметром 9.7 дюймов весит 21 унцию.

Специальное исследование показало, что при броске, выполненном с высоты 7 футов, ошибка в угле наклона броска (относительно горизонтали) минимально влияет на точность попадания в кольцо, если этот угол находится в границах от 38° до 45° [127,132]. Более поздние работы сообщили, что лучший угол броска находится между 51° и 56°, причем в этом исследовании выяснена и оптимальная скорость броска (от 20.5 до 24.0 фут/сек). Подкручивание мяча благодаря согласованному движению колен, локтей и кистей приводит к подъему мяча из-за силы Магнуса [127].

Предположим, что мяч проходит середину кольца под углом 41° к горизонтали (его называют *углом входа*). Пусть баскетболист ростом 6 футов посылает мяч в кольцо выпрямленными вверх руками с верхним захватом мяча. В другом случае спортсмен посылает мяч нижним захватом также выпрямленными руками, которые выпускают мяч, находясь в горизонтальном положении на уровне плеч. Определите начальную скорость мяча и угол броска в каждом случае. Подсказка: используйте антропометрические данные, приведенные в главе 1.

3.62. Метатель ядра бросает свой снаряд массой 7.25 кг с высоты 2.2 м. Если ядро бросают под тем углом, который соответствует максимальной длине броска (задача 3.50), то оно отлетает на расстояние 23.06 м. Найдите этот угол и начальную скорость ядра. Сопротивление воздуха не учитывайте. [144].

3.63. (*а*) Найдите начальную кинетическую энергию и максимальный прирост потенциальной энергии для толкания ядра в задаче 3.62.

(*б*) Если кпд при толкании ядра равен 20%, то сколько энергии затрачивается при выполнении броска (задача 3.62)? Выразите ответ в джоулях и килокалориях.

(*в*) Если ядро ускоряется от положения покоя на плече до расстояния вытянутой руки, то расстояние ускорения равно длине руки (около 0.7 м). Насколько возрастает потенциальная энергия ядра во время фазы ускорения (при заданном угле броска) и как она соотносится с величинами, полученными в задаче (*а*)?

(*г*) С какой силой ускоряется ядро, если при распрямлении руки эта сила постоянна?

(*д*) Если мышцы, ускоряющие ядро, развивают 20 Н на каждый $см^2$ площади поперечного сечения, то какова величина площади их поперечного сечения?

Если бы ядро ускоряла одна мышца с круглым поперечным сечением, то каков был бы диаметр этой мышцы?

3.64. Метатель молота бросает молот массы 7.25 кг с высоты 3.5 м от земли. Если молот брошен под углом, который соответствует максимальной длине броска (задача 3.50), то он летит на 102 м. Найдите этот угол и начальную скорость молота. Сопротивление воздуха не учитывайте [144].

3.65. (*а*) Найдите начальную кинетическую энергию и максимальный прирост потенциальной энергии молота в задаче 3.64.
(*б*) Если кпд при метании молота равен 20%, то сколько энергии затрачивается при выполнении этого упражнения? Выразите ответ в джоулях и килокалориях.

3.66. Силы, развиваемые мышцами, пропорциональны их физиологическому поперечнику (площади поперечного сечения PCA). Для каждого из нижеследующих случаев результат примерно пропорционален $(\text{PCA})^x$, если он получен с пренебрежением силы, необходимой для противодействия силе тяжести и силой сопротивления воздуха. Определите показатель степени (x) в каждом случае (он должен быть либо 0.5, либо 1).
(*а*) Максимальный вес штанги у штангиста;
(*б*) Скорость мяча, брошенного питчером;
(*в*) Наибольшая длина броска мяча;
(*г*) Наибольшая скорость удара бейсбольной битой (похожа ли эта задача на задачу [*б*]?);
(*д*) Наибольшая скорость мяча после удара битой;
(*е*) Наибольшее расстояние, на которое может улететь отбитый мяч.

Соударения у людей

3.67. Покажите, что прямые линии, соответствующие времени замедления и величине этого замедления (рис. 3.57) можно получить из элементарных кинематических формул, соответствующих постоянному замедлению.

3.68. Рассмотрим приземление в конце прыжка. Теперь мы попробуем учесть работу мышц ноги, связанных с коленным суставом, которая направлена на смягчение последствий удара. Раньше в этой главе мы игнорировали указанный эффект смягчения. Центр масс человека массой m_b падает с высоты h до уровня земли. В этот момент пятки соприкасаются с опорой. После контакта центр масс продолжает опускаться на расстояние s с замедлением до полной остановки. В этот период на тело действует сила реакции опоры F, которая смягчает соударение.

(*а*) С помощью закона сохранения энергии покажите, что $F = m_b g\ (1 + h/s)$.
(*б*) Если мы приземляемся на обе ноги и желаем, чтобы давление удара не превышало 10% ПНС (предельное напряжение сжатия), то максимальная сила, приложенная к ступням, не должна превышать 10^4 Н. Докажите это утверждение, пользуясь нашим анализом приземления на жесткие ноги.
(*в*) Если мы замедлим падение путем сгибания ног в коленках, во время которого центр масс опускается на 0.5 м, то с какой высоты безопасно прыгнуть человеку массой 70 кг? (Все-таки, сами не прыгайте!)

3.69. Рассмотрим случай падения конькобежца на льду [105]. Предположим, что его голова ударяется о лед со скоростью, соответствующей падению с высоты 6 футов.
(*а*) Считая силу удара постоянной, покажите, что индекс тяжести поражения для этого удара определяется формулой $GSI = (t_f/\Delta t)^{2.5}\Delta t$, где t_f соответствует длительности свободного падения, а Δt — длительности соударения.
(*б*) Вычислите величину GSI для времен соударения Δt = 1, 2, 5 и 10 мсек.
(*в*) Пусть высота свободного падения H = 6 футов. Обозначим Δs полное расстояние сжатия при ударе (сопровождается распрямлением кожи и/или амортизирующим действием мягких тканей). Покажите, что $GSI = (H / \Delta s)^{1.5}\sqrt{2H / g}$.
(*г*) Вычислите величину GSI для Δs = 0.1, 0.2, 0. 5 и 1 см.
(*д*) Определите диапазон величин Δt для случая (*б*) и Δs для случая (*г*), в которых можно ожидать серьезную травму.

3.70. Оцените, насколько отличаются индексы тяжести поражения GSI и HIC-15 при постоянной величине замедления при ударе в следующих случаях:
(*а*) Величина замедления равна αg при длительности удара τ.
(*б*) $\alpha = 70$, $\tau = 15$ мсек
(*в*) $\alpha = 40$, $\tau = 60$ мсек
(*г*) Как бы вы оценили прогностическую силу каждого из указанных параметров? Как они зависят от длительности удара?

3.71. Рассмотрим, как индексы тяжести поражения GSI и HIC-15 изменяются в том случае, когда величина замедления при ударе не является постоянной. Пусть начальная скорость равна v, а полное время соударения $\tau < 15$ мсек. Для простоты положим $v = \beta g\tau$, где β — постоянная величина. Замедление $a(t) = \alpha(t)g$. Для каждого из следующих случаев сначала проверьте, что скорость объекта уменьшается до нуля за время τ. Нарисуйте графики изменения скорости и $\alpha(t)$. Вычислите значения GSI и HIC-15 для следующих случаев:
(*а*) $\alpha(t) = \beta$ является постоянной величиной в течение времени τ.
(*б*) $\alpha(t) = 1.5\beta$ на отрезке времени от 0 до $\tau/2$ и $\alpha(t) = 0.5\beta$ при $\tau/2 < t < \tau$.

(*в*) $\alpha(t) = 2(1 - \tau/t)\,\beta$, так что величина замедления падает линейно на отрезке времени от 0 до τ.
(*г*) Насколько отличаются индексы GSI и HIC-15? Какой из них более «чуткий» к изменению величины замедления?

3.72. В этой главе мы вычислили индекс тяжести поражения GSI для случаев упругого и неупругого ударов головы с начальной скоростью $v_i = 50$ миль/час и временем соударения 10 мсек. При каких величинах длительности соударения можно ожидать, что упругий удар приведет к смертельной травме, а неупругий причинит повреждения, совместимые с жизнью?

3.73. Выведите уравнение (3.104) для частично упругого соударения с коэффициентом возврата e. Сделайте то же самое для соударения с очень массивным объектом.

3.74. (*а*) Вычислите индекс GSI для частично упругого соударения головы с очень массивным объектом. Голова движется со скоростью $v_i = 25$ миль/час. Время соударения 20 мсек, коэффициент возврата e. Вычислите индекс GSI при $e = 0$ (абсолютно неупругое соударение), $e = 0.5$ и $e = 1.0$ (абсолютно упругое соударение).
(*б*) В каких диапазонах величин e соударение будет определенно фатальным, вероятно фатальным, вероятно совместимым с жизнью (но определенно с серьезными повреждениями) и вероятно легким по своим последствиям?

3.75. (*а*) Питчер попадает в голову защитника массой 80 кг, у которого голова средних размеров не защищена шлемом. Мяч ударяет по голове со скоростью 90 миль/час перпендикулярно ее поверхности. Удар является упругим. Считайте, что в соударении участвуют только мяч и голова, но не остальные части тела защитника. Вычислите GSI, считая, что во время удара мяч движется с постоянным замедлением, причем его диаметр изменяется на 6%, а голова игрока не деформируется вовсе.
(*б*) Каков прогноз для жизни защитника?

3.76. Некоторые профессиональные игроки в футбол страдают тем же снижением интеллектуальных способностей, что и боксеры. Причина одна — регулярные удары по голове. Оцените величину индекса GSI для игрока массой 82 кг, который получает удар по голове мячом массы 430 г, летящим со скоростью 50 миль/час. Мяч ударяет в голову перпендикулярно ее поверхности, так что он отскакивает точно в обратном направлении. Считайте соударение упругим. Во время удара линейный размер мяча сокращается на 3 см. Считайте, что в соударении участвуют только мяч и голова, но не остальные части тела футболиста.

3.77. На рис. 4.74 показаны графики функции замедления и ее аппроксимации прямоугольной функцией для головы, ударяющейся о шлем с начальной скоростью 5.63 м/сек.
(*а*) Если удар происходит с замедлением по указанной аппроксимирующей прямоугольной функции, то остановится ли голова за время, равное длительности этой функции?
(*б*) Вычислите индексы тяжести поражения GSI и HIC-15 для рассматриваемой аппроксимирующей прямоугольной функции замедления.

3.78. В профессиональном американском футболе защитник, стоящий непосредственно за линией схватки (*linebacker*) и нападающий этой линии из команды противника (*fullback*), каждый массой в 245 фунтов, несутся навстречу друг другу. Скорость каждого игрока равна 30 фут/сек. (По правде говоря, это первый спортсмен несется на второго, а тот старается уклониться от жаркой встречи). В нашем примере игроки сталкиваются и останавливаются через 0.2 сек с постоянным замедлением.
(*а*) Чему равно замедление каждого футболиста? Ответ выразите в величинах g.
(*б*) Какая сила действует на каждого игрока при столкновении?

3.79. (*а*) Здоровенный защитник американского футбола (лайнбакер = *linebacker*, см. выше) массой 310 фунтов бежит со скоростью 24 фут/сек на перехват шустрого квотербака (*quaterback*, один из нападающих команды противника), масса которого всего 189 фунтов, и который стоит на месте в ожидании передачи. С помощью закона сохранения количества движения определите скорости игроков после их встречи, а также направления этих скоростей. Считайте, что трения нет, так что при соударении кинетическая энергия тоже сохраняется.
(*б*) Теперь рассмотрите случай, когда лайнбакер удерживает квотербака во время и после соударения («упаковывает» его). Какая часть кинетической энергии потеряется в этом случае? Куда денется потерянная энергия, если пренебречь силами взаимодействия с поверхностью футбольного поля?

Броски и удары в играх с мячом

3.80. В волейболе и баскетболе мяч может упасть на твердый пол с высоты 1.83 м. Как высоко он подпрыгнет после падения?

3.81. Бейсбольный мяч испытывают при разных температурах, бросая с высоты 1.83 м. Если его охладить в бытовом холодильнике в течение 1 часа, то он подпрыгивает на 0.46 м, а если нагреть за 15 мин до 225°C, то высота отскока повысится до 0.55 м. При комнатной температуре мяч прыгает на 0.51 м. Определите коэффициент возврата e в каждом случае [127].

3.82. Насколько далеко улетит отбитый бейсбольный мяч? Считайте что скорости мяча и биты одинаковы (90 миль/час), и что бита намного тяжелее мяча. Коэффициент возврата $e = 0.46$. Решите задачу в лабораторной системе координат, в которой бита покоится, получите ответ и перейдите к исходной системе координат, в которой покоятся бейсбольное поле и зрители. Кстати, ответ будет завышенным — почему? (Потому что не учитываем силу сопротивления воздуха).

3.83. Будем считать, что нападающий (питчер) и защитник (слаггер) развивают один и тот же крутящий момент при броске мяча и при отбивании его битой. Если питчер может бросить мяч со скоростью 90 миль/час, то сможет ли он замахнуться тяжелой битой и развить скорость 60 миль/час в ее центре масс? Считайте, что момент инерции при броске мяча равен моменту руки относительно плеча (вклад мяча пренебрежимо мал). Напротив, момент инерции при замахе битой является суммой моментов тела, обеих вытянутых рук и вытянутой биты (рис. 3.64).

3.84. Выведите уравнение (3.115) с помощью указаний, данных в тексте главы непосредственно перед этим уравнением.

3.85. С помощью нашей простой модели крутящего момента для броска мяча покажите, как конечная скорость биты зависит от ее веса. Является ли зависимость (3.116) разумной с точки зрения линейности и величин коэффициентов?

3.86. Выведите уравнение (3.117) с помощью указаний, данных в тексте главы непосредственно перед этим уравнением.

3.87. С помощью уравнений (3.114)–(3.118) определите диапазон веса биты, при котором скорость отбитого мяча равна максимальной с точностью до 2 миль/час. Максимальная скорость мяча соответствует оптимальному весу биты.

3.88. В случае оптимизации веса бейсбольной биты для скорости мяча 80 миль/час и с учетом того, что скорость биты падает с увеличением ее веса, определите скорость биты до и после ее соударения с мячом.

3.89. С помощью (3.117) определите оптимальный вес биты и скорость отбитого мяча для главной лиги, в которой скорость биты (миль/час) описана формулой $v_{bat} = 48 - 0.34 W_{bat}$, где вес биты W_{bat} задан в унциях. В каком диапазоне веса биты скорость отбитого мяча отклоняется от максимальной не более чем на 5%?

3.90. Уравнение (3.114) дает скорость бейсбольного мяча после столкновения с битой в случае, когда мяч попал в ее центр масс. В этой задаче надо рассмотреть более общий случай (мяч попадает в любую точку биты, рис. 3.64). Как и в

тексте, мы обозначим скорость мяча после соударения символом v'_{ball}, а скорость центра масс биты после удара по мячу символом v'_{bat}. Величины без штриха относятся к моменту времени перед соударением.

(*а*) С учетом закона сохранения количества движения (3.96) покажите, что теперь этот закон выглядит следующим образом:

$$m_{\text{ball}}v_{\text{ball}} + m_{\text{bat}}v_{\text{bat}} = m_{\text{ball}}v'_{\text{ball}} + m_{\text{bat}}v'_{\text{bat}}. \tag{3.122}$$

(б) Во время соударения сохраняется и суммарный момент количества движения. Кинетическая энергия вращения мяча составляет 5–10% его кинетической энергии поступательного движения (кстати, докажите это), так что мы ею пренебрежем. Покажите, что закон сохранения момента количества движения приводит к уравнению:

$$I_{\text{bat}}\left(\omega'_{\text{bat}} - \omega_{\text{bat}}\right) + Bm_{\text{ball}}\left(v'_{\text{ball}} - v_{\text{ball}}\right) = 0. \tag{3.123}$$

Здесь I_{bat} обозначает момент инерции биты относительно ее центра масс. Величины ω_{bat} и ω'_{bat} обозначают угловые скорости биты до и после удара по мячу, соответственно.

(*в*) Теперь в уравнение возврата (3.97) войдут величины скоростей биты в точке контакта с мячом. Покажите, что коэффициент возврата e определяется следующим уравнением:

$$e = -\frac{v'_{\text{ball}} - v_{\text{bat}} - B\omega'_{\text{bat}}}{v_{\text{ball}} - v_{\text{bat}} - B\omega_{\text{bat}}}. \tag{3.124}$$

(*г*) Решите три вышеприведенных уравнения и покажите, что скорость мяча после удара битой составляет:

$$v'_{\text{ball}} = \frac{\left(m_{\text{ball}} - em_{\text{bat}} + m_{\text{ball}}m_{\text{bat}}B^2 / I_{\text{bat}}\right)v_{\text{ball}} + m_{\text{bat}}(1+e)\left(v_{\text{bat}} + B\omega_{\text{bat}}\right)}{m_{\text{ball}} + m_{\text{bat}} + m_{\text{ball}}m_{\text{bat}}B^2 / I_{\text{bat}}}. \tag{3.125}$$

(*д*) Покажите, что это уравнение сводится к (3.114), если мяч попадает в центр масс биты ($B = 0$).

Более подробно эта задача рассмотрена в работах [107, 108, 173].

3.91. Удар по мячу в футболе (например, при забивании пенальти) является примером соударения — в данном случае ноги и мяча.

(а) Во время удара по мячу весом 0.91 фунтов действует средняя сила 450 фунтов. Удар длится 8 мсек. С какой скоростью полетит мяч после удара?

(б) Как далеко улетит мяч после удара, если его запузырить под углом 45°? Сопротивлением воздуха пренебречь. Выдайте ответ в ярдах.

3.92. Футболист бьет по мячу так, что он взлетает под углом 45° и приземляется на расстоянии 50 ярдов (в этой задаче сопротивление воздуха не учитывайте). Рост футболиста 1.9 м при массе 80 кг (см. табл. 1.6 и 1.7, а также рис. 1.15). Массой мяча можно пренебречь. В конце удара нога футболиста движется с той же скоростью, что и мяч. Проанализируйте движение ноги футболиста, считая ее стержнем с постоянным линейным распределением плотности (масса единицы длины постоянна). Определите среднюю мощность (в ваттах и лошадиных силах), генерируемую ногой во время удара. Длительность удара равна 0.2 сек. Считая, что тело выполняет указанное механическое движение с кпд = 15% и определите мощность, которую надо затратить при ударе по мячу. Выразите ответ в ваттах и лошадиных силах.

3.93. Пусть после удара футболиста его ступня и мяч движутся с одинаковой скоростью. Считая футболиста «стандартным человеком» (глава 1), определите, с какой скоростью полетит футбольный мяч. Движения бедра и голени заданы на рис. 3.70.

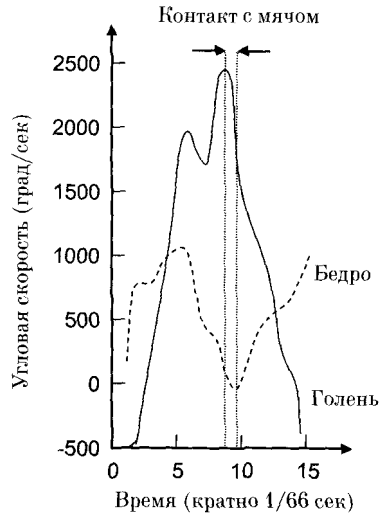


Рис. 3.70. К задаче 3.93. Угловая скорость бедра в тазобедренном суставе и голени в коленном суставе во время удара футболиста по мячу. Необычная единица времени 1/66 секунд связана со старой техникой фотографирования, для которой была характерна съемка со скоростью 66 кадров в секунду [149, 164]

3.94. Предполагается ли в задаче 3.93, что соударение является неупругим, частично упругим или абсолютно упругим? Является ли это предположение разумным? Если нет, то как бы вы поправили метод решения задачи?

Подкат

3.95. Бейсболист бежит к базе противника со скоростью 9 м/сек и делает подкат (скользит по полю) до полной остановки на протяжении 4 м. Какой коэффициент трения во время подката?

3.96. (*а*) Если игрок скользит во время подката у базы противника со скоростью $v_{\text{slide, final}}$, то его ступня продвинется на расстояние d в ходе разгрома базы. Определите постоянную величину замедления во время столкновения с базой. Считая, что сила замедления F_{coll} приложена ко всему телу, определите ее величину.
(*б*) Оцените возможность перелома ноги в рассмотренном выше эпизоде. Считайте, что сила замедления F_{coll} приложена к кости с площадью поперечного сечения A. Перелом наступит, если давление компрессии F_{coll}/A превысит величину ПНС (*предельное напряжение сжатия*). Получите формулу для предельной финальной скорости подката $v_{\text{slide, fracture}}$, после превышения которой нога сломается.
(*в*) С помощью полученной выше формуле вычислите величину предельной финальной скорости подката $v_{\text{slide, fracture}}$. Величины A и ПНС найдите в главах 1 и 4.

ГЛАВА 4 МЕХАНИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ТЕЛА

Перейдем к изучению механических свойств органов и тканей тела человека. В последующих главах мы рассмотрим и другие физические свойства этих объектов — тепловые, электрические и оптические. Однако начнем мы именно с механических свойств, знание которых необходимо для понимания работы человека как сложного механизма, его равновесия, движения и реакции на столкновения, которые могут вызвать травмы. Кроме того, механику тела надо знать и для того, чтобы правильно спроектировать протезы — например, для замены тазобедренного сустава. Исследовательские и конструкторские группы вполне обоснованно озабочены тем, как тело человека реагирует на протезы с биохимической точки зрения. Жизненно важно знать, будут ли протезы отторгнуты живым организмом. Также необходимо понимать, насколько хорошо протезы согласуются с другими частями тела с точки зрения механики [184]. Этим вопросам посвящены, в том числе и задачи 4.13, 4.14, а также рисунок 4.76. Например, если протезные материалы мягче материала замененного органа, то протез быстро износится. Наоборот, если протез изготовлен из более жесткого материала, он вызовет преждевременный износ смежных тканей. В главе 3 мы увидим, насколько радикально механические свойства внешних объектов (беговые кроссовки, покрытие стадиона, шест для прыжка, и т.п.) влияют на движение спортсмена.

Нашей целью будет характеристика механического поведения частей человеческого тела на основе простейших математических моделей, которые применяются в материаловедении и инженерных расчетах. После создания модели для части тела, мы применим ее для анализа относительно сложных явлений, таких как деформация кости. Действительно, как узнать, при каких спортивных нагрузках кость «всего лишь» изогнется, а при каких сломается?

Все рассматриваемые в главе механические свойства имеют биологическую основу, которая настолько сложна, что мы не будем ее обсуждать вовсе. Скажем лишь, что далеко не все сугубо «биологические» особенности меха-

ники тела стали понятными к настоящему времени. Мы лишь предположим, что все механические свойства примерно одинаковы у разных людей, так что можно работать со средними величинами. В то же время, нельзя забывать и том, что генотип, пол, возраст, перенесенные заболевания и травмы влияют на все свойства человека, включая и механические характеристики его органов и тканей.

С механической точки зрения, различные части человеческого тела можно классифицировать многими способами. Например, эти части могут быть *пассивными* или *активными*. Пассивные компоненты (например, кости и сухожилия) реагирует на внешние силы, но не генерируют никаких сил. Напротив, активные компоненты (мышцы) являются «моторами» живого организма. Это разделение не является совершенным. Безусловно, мышцы являются активными элементами системы, однако они обладают и вполне определенными пассивными свойствами, так что модель мышцы должна быть довольно сложной и включать как активные, так и пассивные элементы. В этой главе мы подробно обсудим пассивные свойства биологических тканей, а рассмотрение активных свойств отложим до главы 5.

Отклик (реакция) пассивных элементов на приложенное напряжение (сила/площадь) ни в коем случае не является «элементарным» или тривиальным. Пассивные компоненты тела реагируют на внешнюю силу такими способами, которые могут зависеть или не зависеть от времени. Мы имеем в виду то, что ответ образца биологического материала на приложенную силу может зависеть в одном случае, только от нее, или же от этой и ранее приложенных сил, в другом случае (при этом говорят о влиянии предыстории на отклик образца).

Наиболее простой тип пассивного отклика является *гармонический* или *гуковский* (в честь английского ученого Hook — того самого, чей закон учат в школе). В этом случае образец ведет себя как идеальная эластичная пружина — или как осциллятор (маятник), сделанный на основе идеальной пружины (отсюда и название «гармонический»). Деформации и силы в эластичном (гуковском) образце связаны простой пропорциональной зависимостью. Отклик эластичного образца на приложенную силу мгновенный и никак не зависит от времени — ни до, ни после приложения силы. Всю энергию деформации в эластичном образце можно вернуть обратно (нет потерь энергии). Кости и сухожилия довольно хорошо (хотя и не идеально) моделируются эластичной средой. Эластичная природа сухожилий является исключительно важным механическим свойством, которое помогает сохранять энергию при движении и повторно ее использовать. В опытах по *сжатию* и *растяжению* некоторые элементы тела (например, кости) ведут себя подобно механическим пружинам. Напротив, другие элементы (связки и сухожилия) демонстрируют иное поведение. С чем связано такое различие? Ответ мы найдем в этой главе.

Откровенно говоря, никакой материал не является строго эластичным (гуковским, гармоничным). Большинство эластичных материалов перестают быть таковыми при достаточно больших деформациях или прилагаемых к ним силах. Даже в том случае, когда деформация не связана линейным соотношением с силой, она может быть обратимой. Это означает, что образец вернется в первоначальное состояние при снятии нагрузки — как в случае *линейной*, так и *нелинейной* областей эластичной деформации (рис. 4.1). При дальнейшем повышении напряжения материал утрачивает свойство эластичности, поскольку в нем развивается *пластическая деформация*, которая необратима. Это означает, что после развития пластической деформации образец никогда не вернется в прежнее состояние после снятия нагрузки. Еще большие напряжения приведут к разрыву (перелому) или коллапсу (разрушению при сжатии). Перелом костей является более чем наглядным примером реакции материала на чрезмерное напряжение.

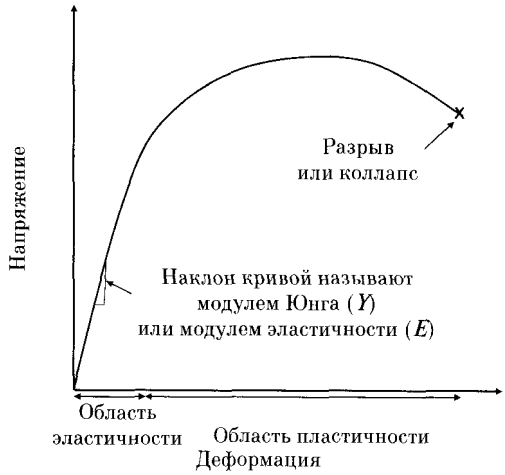


Рис. 4.1. Общий вид зависимости деформации от приложенного механического напряжения. Подробности приведены на рис. 4.15

В то время как поведение эластического образца не зависит от предыстории и позволяет полностью вернуть энергию, затраченную на его деформацию, образцы с противоположным (*вязким*) поведением «помнят» предыдущие воздействия и не возвращают энергию, затраченную на их деформацию. Вязкие материалы рассеивают механическую энергию, превращая ее в тепло. Трение является классическим примером «вязкого» поведения. Многие материалы одновременно обладают свойствами вязкости и эластичности, так что их называют *вязкоэластичными*. Ниже мы смоделируем такое сложное поведение с помощью математических уравнений.

Для понимания дальнейшего следует объяснить различия между *интенсивными* и *экстенсивными* свойствами материалов. Представим себе, что нам необходимо изучить свойства твердого железного шара объемом 100 $см^3$ и массой 787 г. Вычислим плотность шара: несложный подсчет дает величину 787 г/100 $см^3$ = 7.87 г/$см^3$. Эта величина относится к единице объема и отражает *интенсивные* свойства вещества (железа). Плотность железа никак не зависит от размера или формы тела, которое мы использовали для ее вычисления. Она получится той же самой, какой бы предмет мы ни взяли для этой цели. Напротив, экстенсивные свойства предмета зависят от его формы. Например, объем и масса шара зависят от его радиуса, а масса зависит еще и от интенсивного свойства (от плотности). Другим интенсивным свойством является температура, которая не зависит ни от какой другой характеристики тела.

Представление об интенсивных и экстенсивных свойствах весьма важны для решений практических вопросов — например, такого: *почему некоторые кости человека ломаются чаще других?* Для этого существует несколько причин: (*а*) кости могут иметь разные интенсивные свойства. Например, одни кости могут быть более пористыми, чем другие. Такие кости легче ломаются (у них ниже предельные прочностные характеристики), что и наблюдается при болезни костей *остеопорозе*, характерной для пожилых людей и связанной с дефицитом кальция в костях. (*б*) Кости могут иметь разные экстенсивные свойства, например, разный диаметр. (*в*) Некоторым костям может просто не везти по жизни (шутка). Причина (*а*) лишний раз напоминает о том, что материалы человека и их свойства являются сложными. Они являются композитными, состоящими из разных веществ и структур на микроскопическом уровне. Кость сделана из композитного (неоднородного, составного) кальциевого неорганического и органического материала.

Ранее мы уже встречались с последствиями того, как механические свойства влияют на тело человека и его функции. Анализируя бег, мы видели, что около трети кинетической энергии, теряемой при каждом ударе стопы о землю, уходит на растяжения Ахиллова сухожилия, причем большая часть этой энергии деформации возвращается бегуну (почти эластичное поведение сухожилия). При моделировании броска мяча, мы пренебрегли любым трением в локтевом суставе — и не случайно, поскольку как раз до этой темы мы говорили о низком коэффициенте трения в синовиальных суставах. В нашем анализе ударов и столкновений мы видели, что большеберцовая кость может сломаться, если спрыгнуть на выпрямленной ноге всего лишь с высоты в 1 м. В модели броска мяча мы рассматривали действие силы, развиваемой плечевыми бицепсами (пример активного элемента).

Интересные данные о механических свойствах материалов человеческого тела приведены в следующих источниках: [182, 184, 185, 195, 199, 201, 210, 212, 220,

221, 223, 225]. В работе [228] очень подробно рассмотрены свойства природных тканей тела и протезных материалов. Кроме того, весьма полезные сведения по рассматриваемым вопросам можно почерпнуть из [177, 190, 236].

4.1. ТКАНИ ТЕЛА ЧЕЛОВЕКА.

Мы кратко опишем свойства основных структурных элементов человеческого тела: костей и мягких тканей, таких как связки, сухожилия и хрящи, после чего подробно займемся их механическими свойствами. Мы будем выделять 4 типа тканей:

1. *Эпителиальные ткани* покрывают тело и выстилают органы, а также выделяют гормоны. Они представляют собой тесно упакованные клетки, где для межклеточной жидкости и нервных окончаний оставлено мало места, и где совсем нет сосудов (про такие ткани говорят, что они *аваскулярные*).
2. *Соединительная ткань* включает в себя кости, хрящи, плотные соединительные ткани (связки и сухожилия), рыхлые соединительные ткани (жир и сосуды кровеносной и лимфатической систем). Большая часть соединительной ткани содержит нервные волокна и клетки матрикса. В костях и на периферии менисков располагаются многочисленные кровеносные сосуды, так что эти фрагменты соединительной ткани значительно *васкуляризованы* в отличие от сухожилий, связок и хрящей (в значительной части последних). Матрикс состоит из волокон и подложки. Волокна подразделяются на коллагеновые (сделанные из белка *коллагена*), которые прочные и гибкие, и на эластичные (синтезированы из белка *эластина*) которые стойкие и хорошо растяжимые. Кроме них, имеются еще и ретикулярные (напоминающие паутину) волокна. Подложка содержит белки клеточной адгезии, которые связывают клетки соединительной ткани в единое целое, и протеогликаны, обеспечивающие необходимую прочность такого соединения.
   Эпителиальные оболочки выстроены из эпителиальной и соединительной ткани. Они образуют наружные покровы тела (кожная оболочка), покровы внутренних органов (серозные оболочки сердца, *перикардиум*), легких (плевра), абдоминальных органов (*перитонеум*), открытых во внешнюю среду полостей (слизистые мембраны носовой полости, покровы суставов костей = синовиальные мембраны), а также оболочки респираторного, желудочно-кишечного и мочеполового трактов.
3. *Нервная ткань*, предназначенная для управления всем живым организмом, состоит из *нейронов*, которые генерируют и передают электрические сигналы, и нейроглии, (с *глиальными клетками*), которая обеспечивает питание нейронам и электрически изолируют их от окружающих тканей и межклеточной жидкости. Кроме того, глиальные клетки прикрепляют нейроны к кровеносным сосудам.

4. *Мышечная ткань* управляет движениями тела. Она содержит не только активные (способные развить силу), но и пассивные элементы (например, соединительная ткань). Структурные свойства мышечной ткани подробно рассмотрены в главе 5.

Различное представительство этих универсальных «строительных элементов» тела в разных тканях показано на рисунке 4.2

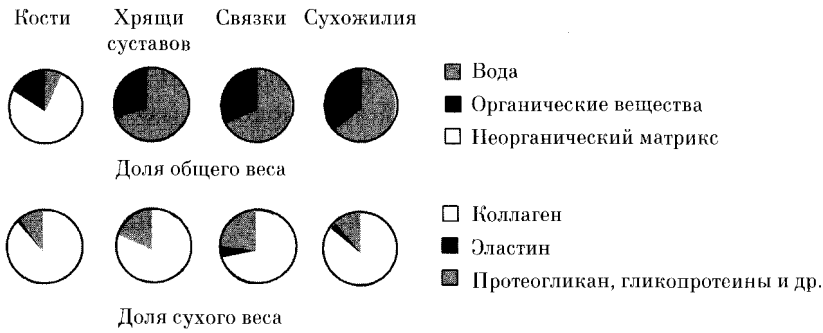


Рис. 4.2. Типичный состав нескольких структурных компонентов мышц и скелета человека в процентах от общего и сухого веса [180]

4.1.1. Кости

Кости обеспечивают структурную основу тела человека, прикрепляя мышцы и внутренние органы. Кости являются исполнительными элементами скелетных мышц. Кости защищают внутренние органы от внешних механических воздействий (например, череп защищает мозг, а ребра — легкие). Кости запасают минералы (кальций и фосфор) и даже жир (желтый костный мозг). Наконец, важнейшая функция костей — производство красных кровяных телец (эритроцитов), осуществляемое красным костным мозгом. Прочный материал костей с очевидностью позволяет им играть роль полужесткого каркаса тела, допуская в то же время определенные движения этого каркаса (а как бы иначе мышцы могли бы двигать части тела, если бы кости были мягкими и податливыми?) Мы увидим, что большие кости способны одновременно выполнять указанные функции, имея в то же время внутреннюю полость, где содержится мягкий костный мозг. Кости бывают разными: длинными (кости рук и ног), короткими и плоскими (кости черепа и ребра), а также с нерегулярной формой (кости таза и позвоночника).

Кости сделаны из композитного материала, в котором живая ткань объединена с неживой. Живая ткань включает в себя клетки остеобласты и остеокласты, которые, соответственно, производят новый и утилизируют старый материал кости, а также остеоциты, которые когда-то были остеобластами, но оказались

замурованными в толще кости, ими же созданной. За исключением воды, неживой материал кости состоит на 40% по весу (60% по объему) из коллагена, а оставшаяся часть приходится на гидроксиапатит кальция ($Ca_{10}(PO_4)_6(OH)_2$). Это вещество образует гексагонально-симметричные кристаллы размером ~ 5 нм × 5 нм × 40 нм, которые подобны керамике и имеют плоскую (или похожую на палочку) форму. В кости эти кристаллы связываются в единую структуру коллагеном, подобному эластомеру. Неорганическая керамика придает компактному веществу кости большую прочность и жесткость (последняя связана с высоким значением модуля Юнга *Y*), а также высокое значение *предельного напряжения сжатия* ПНС (*ultimate compressive strength*, UCS). В свою очередь, коллаген придает кости свойство гибкости (кость намного гибче и эластичнее, чем керамика!), а также повышает ее прочность при растяжении и изгибе. Если куриную косточку подержать сутки в 1 М растворе соляной кислоты HCl, она станет очень гибкой, поскольку кислота растворяет керамические кристаллы, сохраняя только коллагеновый матрикс [186]. Около 1% органических веществ кости составляют протеогликаны (мукополисахариды). Четверть (25%) объема кости занимает вода, из которой ~60% связана с коллагеном. Губчатое вещество кости содержит пустоту размером 50–500 мкм в латеральном направлении.

На рисунке 4.3, *а* показана структура типичной длинной кости, такой как бедренная. Она имеет длинное трубчатое тело (*диафиз*), выполненное из компактного (кортикального, плотного) вещества, придающего кости высокую прочность. Далее мы увидим, что трубчатая структура кости достигает прочности такой же (гипотетической) кости без полости — но гораздо более экономным расходованием материала и при более легком весе. У каждого конца тело кости расширяется и образует *эпифиз*, покрытый суставным хрящом, который обеспечивает смазку сустава. Внутри эпифиза (под компактным веществом) размещается губчатое (*trabecular* = трабекулярное ~ с поперечными образованиями, *cancellos* = решетчатое) вещество кости, которое представляет собой пористую сеть трабекул (поперечных элементов), способную поглощать энергию удара. Подобная пористая структура встречается и в костях позвоночника, где она также лежит в основе прочности и способности поглощать энергию удара (спасая кость от перелома). На рисунке 4.3, *б* видно, что кортикальный слой диафиза кости достаточно толстый, однако он истончается в проксимальном конце кости, где он окружает губчатое вещество. В полости тела кости (т. е., в диафизе) содержится костный мозг. В коротких костях и в костях нерегулярной формы губчатое вещество окружено тонким слоем компактного вещества, в то время как в плоских костях трубчатый и компактный слои напоминают сэндвич.

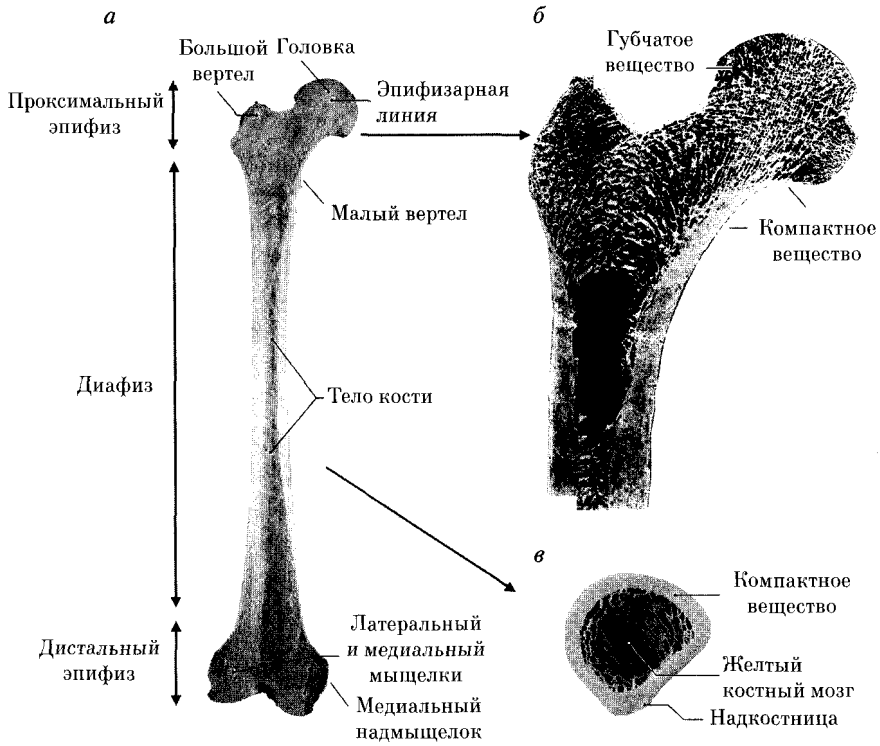


Рис. 4.3. Структура длинной кости показана на примере бедренной кости. Схема фронтального сечения (*а*) [233]. Фотография проксимального эпифиза. Корональное сечение проксимального конца бедренной кости 31-летнего мужчины. Разрез проходит через головку, шейку, большой вертел и часть тела кости. Сечение несколько смещено от средней точки между средней и задней третями кости. Однородный тон соответствует компактному, а сетчатая штриховка — губчатому веществу кости (*б*) [234]. Схема поперечного сечения диафиза (*в*) [233]

4.1.2. Связки и сухожилия

Связки и сухожилия являются примером плотной соединительной ткани с густой сетью волокон с небольшим количеством клеток и со слабо развитым матриксом. Связки представляют собой прочные полосы фиброзной (волокнистой) соединительной ткани. Они на 55–65% состоят из воды и на 35–45% из сухого вещества, которое в свою очередь, состоит из 70–80% коллагена (в основном первого типа), 10–15% эластина, и небольшого количества (1–3%) протеогликанов. Коллаген (рис. 4.4) придает связкам их высокую прочность при растяжении. Спирали коллагена собираются в микрофибриллы диаметром 50–500 нм, которые образуют коллагеновые волокна 100–300 мкм в диаметре, содержащие клетки фибробластов, синтезирующих коллаген.

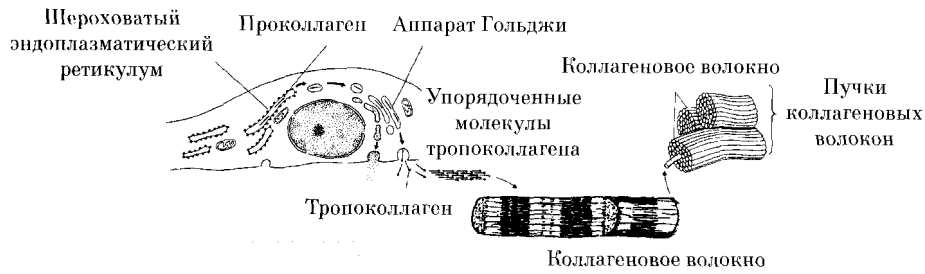


Рис. 4.4. Структура коллагена в сухожилиях и связках с упорядоченным расположением молекул коллагена в микрофибриллах. Структурные подробности показаны на рис. 4.5 [231]

В высушенном состоянии сухожилия состоят на 75–85% из коллагена (95% первого типа и 5% III или V типов), < 3% эластина и на 1–2% из протеогликана. Структурная иерархия (рис. 4.5) подобно той, которую мы видели у связок за исключением того, что сухожилия организованы в пучки. Кроме того, пучки коллагеновых волокон в сухожилиях параллельны в большей степени, чем в связках (рис. 4.6).

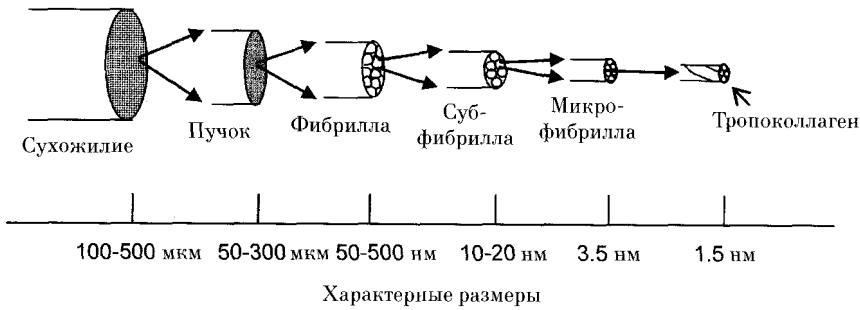


Рис. 4.5. Иерархическая структура сухожилий [180, 205]

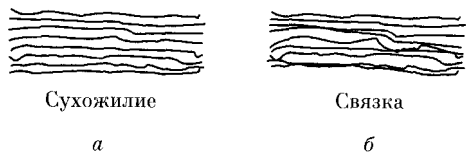


Рис. 4.6. Коллагеновые волокна параллельны в сухожилиях (*а*) и почти параллельны в связках (*б*). [222]

Напротив, сухое вещество кожи состоит на 56–70% из коллагена (в основном первого типа), 5–10% эластина и 2-4% протеогликана.

В каждом из рассмотренных мягких материалов коллаген придает прочность при растяжении, а эластин — гибкость (эластичность), что более важно для связок, чем для сухожилий.

4.1.3. Хрящи

Хрящи подразделяют на три типа: (1) *Гиалиновые хрящи* (наиболее типичны для взрослых), находящиеся на вентральных концах ребер и на поверхностях суставов костей. (2) *Эластичные хрящи* отличаются высокой гибкостью и находятся в наружном ухе и в евстахиевых трубах. (3) *Волокнистые хрящи* встречаются в межпозвоночных дисках.

Хрящи, которые выстилают поверхность костей в синовиальных суставах, имеют толщину 1–6 мм и называются *суставными хрящами*. Эти хрящи служат как самовосстанавливающаяся хорошо смазанная поверхность несущего подшипника с защитой от износа. Чаще всего в этой роли выступает гиалиновый хрящ, за исключением таких суставов, как коленный (с менисками), которые содержат волокнистые хрящевые диски.

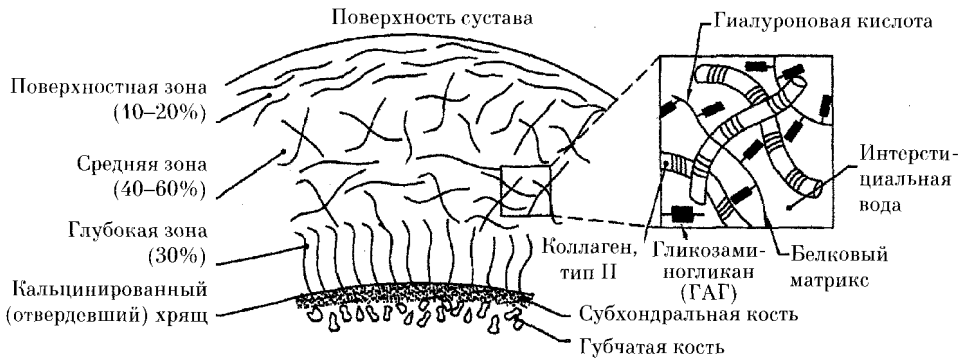


Рис. 4.7. Гетерогенная структура суставного хряща, включающая жидкую и твердую фазы. На вставке изображена схема молекулярной организации хрящевой ткани

Суставной хрящ не предназначен для амортизации ударов или для замедления вращения в суставе [210]. Дело в том, что хрящ весьма тонок, так что он не сможет аккумулировать заметную часть энергии удара благодаря своей деформации, хотя он и более мягок, чем кортикальный отдел кости. Хрящи поглощают значительно меньше ударной энергии, чем мышцы, которые противодействуют вращению в суставе (эксцентрическое сокращение, глава 5) или чем кости на обеих сторонах сустава (см. задачу 4.12). Примерно 30% массы хряща представляет собой твердый коллагеновый матрикс (40–70% сухой массы, ~80% коллагена

второго типа и незначительные доли коллагена типов V, VI, IX, X, XI). Кроме того, в состав хряща входит протеогликан (15– 40% сухой массы) и вода (70%). Неорганические соли присутствуют в незначительных количествах. Структура хряща представлена на рисунке 4.7. Хондроциты (хрящевые клетки), которые синтезирует органические материалы хряща, занимают не более 5–10% его объема. Хрящ является вязкоэластичной тканью, что объясняется его исключительной гибкостью и наличием в его структуре полостей (размером до 50 ангстрем), которые заполнены водой. При деформации хряща вода протекает по этим полостям и тем самым рассеивает энергию деформации.

При растяжении коллаген твердой фазы (*solid phase*) хряща принимает на себя основную нагрузку. Напротив, при сжатии работают обе (жидкая и твердая) фазы хряща. Вязкоэластичные свойства хряща изменяются в зависимости от распределения и перетекания жидкости внутри него.

4.2. ЭЛАСТИЧНОСТЬ

4.2.1. Основные соотношения напряжения и деформации

В гуковском (эластичном, гармоническом) приближении, вещества рассматриваются как эластичные и моделируются уравнением идеальной пружины, называемом также законом Гука:

$$F = -kx. \tag{4.1}$$

Здесь F является силой, приложенной к пружине (или к эластичному объекту), k называется *жесткостью пружины*, а x — *деформация пружины* (величина смещения ее конца под действием силы F). Если пружина растянута направо (рис. 4.8), то прикрепленное к ее правому концу тело «ощущает» силу, равную по амплитуде kx и направленную влево. Эта силу «старается» восстановить исходное состояние равновесия.

При изучении таких эластичных (*гуковских*) материалов мы должны уточнить форму записи привычного со школы *закона Гука* (4.1). Дело в том, что при некоторой длине пружины или образца материала не наблюдается никаких «восстанавливающих» сил. Очевидно, при такой длине x_0 тело находится в состоянии равновесия. Длину x_0 мы назовем «равновесной». В уравнении (4.1) величина x означает не полную длину пружины, а величину отклонения от равновесной длины, которая называется «деформацией». Таким образом, строгая запись закона Гука выглядит следующим образом:

$$F = -k\,(x - x_0). \tag{4.2}$$

При решении задач с пружинами обычно рассматривают действие пружины на прикрепленные к ней тела (например, пружинный маятник). В нашей кни-

ге нас интересует действие внешних сил на саму пружину — точнее, на ткани организма, если мы их считаем эластичными. При этом мы вводим силу $F_{applied}$ (*applied* = приложенная сила), приложенную к «пружине». Обратите внимание, что эта сила противоположна по направлению силе $F_{response}$ (*response* = ответ, реакция), которая пружина развивает (и равна ей по амплитуде в соответствии с третьим законом Ньютона). Таким образом, для наших задач мы изменяем форму записи закона Гука следующим образом:

$$F_{applied} = k\,(L - L_0). \tag{4.3}$$

Здесь L обозначает длину образца в любом его состоянии, а L_0 — длину в ненагруженном (равновесном) состоянии.

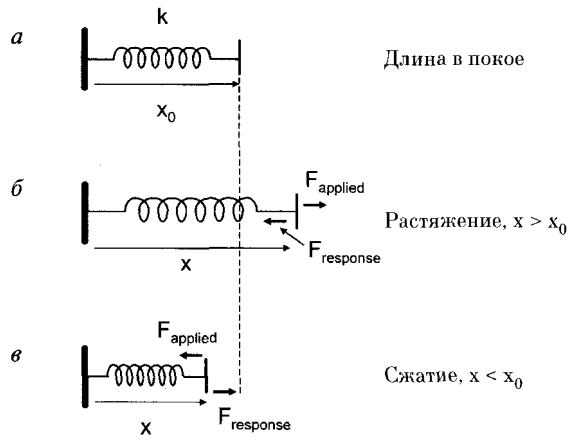


Рис. 4.8. Пружинная модель эластичных материалов для состояний равновесия (*а*), растяжения (*б*) и сжатия (*в*). В тексте вместо величины x применяется величина L. Обозначения: *applied* = приложенная (сила), *response* = отклик, реакция модели

Если $L = L_0$, то образец ненагружен (*relaxed* = расслаблен). Если к образцу приложена положительная (в наших обозначениях) сила $F_{applied}$ (рис. 4.8, *б* и 4.9, *а*), то образец находится под действием *силы растяжения* (*tension*), при которой $L > L_0$. Напротив, при действии отрицательной силы $F_{applied}$ (рис. 4.8, *в* и 4.9, *б*) образец находится под действием *силы сжатия* (или *компрессии*), при которой $L < L_0$.

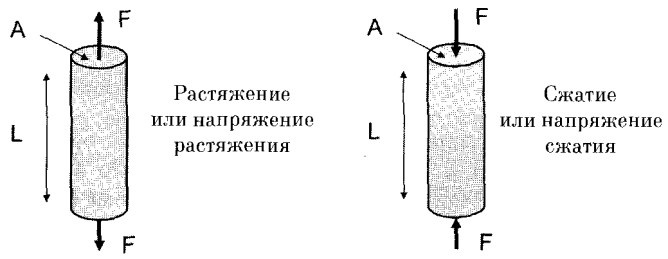
Уравнение (4.3) описывает экстенсивные свойства материала. Хотя они весьма важны для инженеров и конструкторов, нас более интересуют интенсивные свойства вещества (те, которые не зависят от формы и размеров образца). Если площадь поперечного сечения образца равна A и его длина равна L, то мы можем переписать уравнение (4.3) в следующем виде:

$$\frac{F_{\text{applied}}}{A} = \frac{kL_0}{A}\frac{L - L_0}{L_0}. \tag{4.4}$$

Каждая дробь в этом уравнении является интенсивной величиной. Приложенная сила F_{applied}, деленная на площадь A, называется (механическим) *напряжением* σ. Относительное изменение длины $(L - L_0)/L_0$ называется *относительной деформацией* ϵ. Величина называется $(L - L_0)$ удлинением (это экстенсивная характеристика). Нормализованная жесткость пружины kL_0/A называется модулем Юнга (модулем эластичности) и обозначается как Y (или E). Модуль Юнга является фундаментальным интенсивным свойством материала. В новых обозначениях получим:

$$\sigma = Y\epsilon. \tag{4.5}$$

Это фундаментальное линейное соотношение справедливо только для небольших относительных деформаций. Как правило, его можно применять только при $|\epsilon| << 1$, однако, строго говоря, область применимости (4.5) зависит от вида материала. То, что формулу (4.5) можно применять только для малых сил и деформаций понятно хотя бы потому, что мы пренебрегли изменениями площади поперечного сечения при изменении длины образца. В действительности, эта величина зависит от текущей длины деформируемого образца (см. ниже). В то же время, во многих случаях этим изменением можно пренебречь.



Для $F = \sigma A > 0$:
$L > L_0$ и $\epsilon = (L - L_0)/L_0 > 0$

а

Для $F = \sigma A < 0$:
$L < L_0$ и $\epsilon = (L - L_0)/L_0 < 0$

б

Рис. 4.9. Растяжение (*а*) и сжатие (*б*) цилиндра с длиной L_0 в ненагруженном состоянии

Как видно на рисунке 4.8, напряжение растяжения означает $\sigma > 0$, что соответствует $\epsilon > 0$. При сжатии $\sigma < 0$, что соответствует деформации $\epsilon < 0$. Для эластичных материалов, деформируемых в линейной (гуковской) области (при малых деформациях) зависимость напряжения от относительной деформации линейна (пропор-

циональна), как видно на рисунке 4.1. Единицы, в которых измеряют напряжение σ и модуль Юнга Y являются теми же, что и единицы измерения давления (сила/площадь): Н/м^2 = Па. Не менее удобна и внесистемная единица Н/мм^2 = 1 МПа (мегапаскаль). Ниже мы будем применять обе указанные единицы. Относительная деформация ϵ безразмерна. В таблице 2.6 приведены полезные коэффициенты пересчета 1 Н/мм^2 = 10^6 Н/м^2 = 1 МПа = 145 psi (фунт/дюйм^2).

4.2.2. Другие типы взаимосвязи напряжение–деформация

Выше мы рассмотрели только один вид деформации, при котором изменяется линейный размер образца. Кроме такой деформации, существуют и другие виды изменения формы тела под влиянием внешней силы (рис. 4.10). На рисунке 4.11 показана структура деформации сдвига при действии силы F, вызывающей *напряжение сдвига* $\tau = F/A$. Обратите внимание, что теперь буква τ не имеет никакого отношения к моменту вращения. Ответ образца на действие силы в этом случае называется деформацией сдвига $\gamma = \mathrm{tg}\theta$. Для малых углов $\gamma \approx \theta$. Напряжение сдвига и деформация сдвига связаны соотношением

$$\tau = G\gamma. \tag{4.6}$$

Здесь G называется модулем сдвига. Сдвиговая деформация родственна кручению верха цилиндра, у которого закреплен нижний торец (рис. 4.11, б). В этом случае сила скручивания (torsion) T также связана с углом деформации ϕ линейной зависимостью.

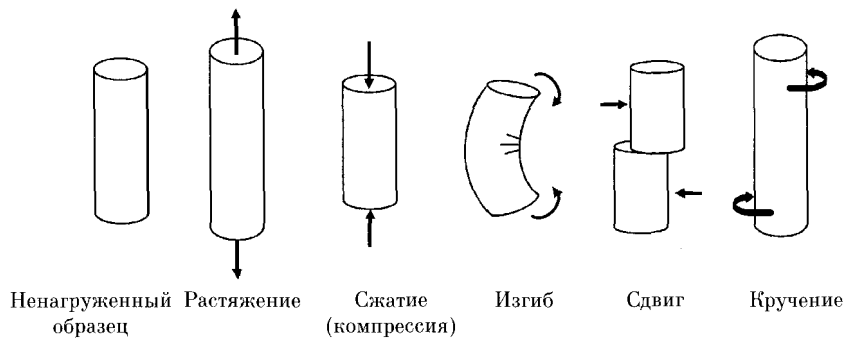


Рис. 4.10. Схемы различных типов деформаций [222]

Рассмотрим деформацию цилиндра, у которого длинная ось направлена вдоль оси z. Ранее мы обозначали деформацию в направлении этой оси как ϵ. Теперь мы знаем, что сила, приложенная к цилиндру параллельно оси z, вызывает деформацию цилиндра в разных направлениях, так что нам следует обозначить

деформацию в направлении приложенной силы как ϵ_z. Зная, что под действием приложенной силы цилиндр изменяет свой поперечник, мы введем величины относительной деформации по направлениям x и y (боковая или поперечная деформация). Соответственно, появляются величины относительной поперечной деформации ϵ_x и ϵ_y. Поскольку эти деформации вызваны силой, направленной по оси z, то более правильно вводить обозначения ϵ_{xz}, ϵ_{yz} и ϵ_{zz}. Так получается матрица из $3 \times 3 = 9$ чисел (тензор деформации). Во многих простых случаях этот тензор существенно упрощается. Например, из-за симметрии цилиндра ясно, что $\epsilon_x = \epsilon_y$. Для заданного материала продольные и поперечные деформации линейно связаны друг с другом:

$$\nu = -\frac{\epsilon_x}{\epsilon_z} = const. \tag{4.7}$$

Постоянная величина в (4.7) называется *коэффициентом Пуассона.*

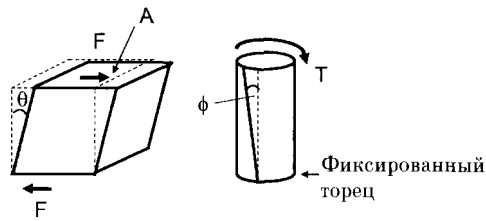


Рис. 4.11. Силы сдвига и кручения

Для изотропных материалов (их свойства не зависят от направления) коэффициент Пуассона должен (по теории) изменяться в пределах $-1 < \nu < 0.5$, однако никто еще не обнаружил материал с отрицательной величиной ν. Для *анизотропных материалов* (их свойства зависят от направления) коэффициент Пуассона может превышать значение 0.5. Для металлов и многих конструктивных материалов $\nu = 0.25$–0.35, однако для биологических материалов он несколько выше. Например, для костей ν изменяется в пределах от 0.21 до 0.62 [212]. Для тканей мозга $\nu \sim 0.5$. В результате деформации по всем трем направлениям объем образца умножается на множитель $(1 + \epsilon_x)(1 + \epsilon_y)(1 + \epsilon_z) \sim 1 + \epsilon_x + \epsilon_y + \epsilon_z$, поскольку всегда предполагается, что деформации малы (каждый $\epsilon << 1$). С помощью коэффициента Пуассона объем деформированного образца можно записать как $[1 + (1 - 2\nu)\epsilon_z] \times$ (объем недеформированного образца), так что относительное изменение объема составляет величину $(1 - 2\nu)\epsilon_z$. Например, при $\nu = 0.25$ этот относительный объем равен $0.5\epsilon_z$. Если $\nu = 0.5$, то при деформации объем не меняется,

даже если меняется форма образца. Аналогично, после деформации площадь поперечного сечения умножится на величину $(1 + \epsilon_x)(1 + \epsilon_y) \sim 1 + \epsilon_x + \epsilon_y = 1 - 2\nu\epsilon_z$, так что относительное изменение площади составит $-2\nu\epsilon_z$.

Подобно величинам Y и G, Коэффициент Пуассона ν является интенсивным свойством материала. Для изотропных материалов эти величины связаны формулой:

$$Y = 2G(1 + \nu). \tag{4.8}$$

Например, если $\nu = 0.25$, то модуль сдвига и модуль Юнга связаны соотношением $G = 0.4Y$.

4.2.3. Сокращение длины костей

Насколько сильно могут сократиться наши кости под влиянием сжимающей силы? Предположим, что соотношение $\sigma = Y\epsilon$ остается справедливым вплоть до какого-то максимального напряжения (после которого следует перелом). Это напряжение называется предельным напряжением сжатия ПНС (*ultimate compressive strength*, UCS). Для компактного вещества кости ПНС = 170 МПа. Поскольку $\sigma = Y(L - L_0)/L_0$, то изменение длины кости составит

$$\Delta L = L - L_0 = \frac{\sigma L_0}{Y}. \tag{4.9}$$

Для относительного изменения длины (для относительной деформации) получим следующее:

$$\epsilon = \frac{\Delta L}{L_0} = \frac{\sigma}{Y}. \tag{4.10}$$

Интересно оценить, *насколько сокращается длина бедренной кости, если мы встанем на одну ногу?* Без нагрузки ее длина равна $L_0 = 0.5$ м = 500 мм. *При вставании на одну ногу вес тела* 700 Н (для человека массой 70 кг) распределяется по площади поперечного сечения $A = 370$ мм^2, так что $\sigma = 700$ Н/370 мм^2 = = 2.1 Н/мм^2 =$=$ 2.1 МПа. Сокращение бедренной кости составит $\Delta L = (\sigma/Y)L_0 =$ $= ((2.1\text{ Н/мм}^2)/(179\times10^2\text{ Н/мм}^2))500$ мм $\approx$ 0.06 мм. При этом относительная деформация равна $\Delta L/L_0 = \sigma/Y = (2.1\text{ Н/мм}^2)/(179\times10^2\text{ Н/мм}^2) \approx 0.00012$, что в процентах означает 0.01%. В единицах *микродеформаций* (*microstrain*, 10^{-6} мм/м) относительная деформация составит 100 *микрострейнов* или 100 με.

Как говорили выше, при сжатии максимальная величина напряжения до перелома задается величиной ПНС (UCS). *Какова величина относительной деформации при ПНС*, если считать, что вплоть до перелома кость является эластичной и подчиняется закону Гука? Вычисляем относительное сокращение кости: $\Lambda L/L_0 = UCS/Y = (170\text{ Н/мм2})/(179\times10^2\text{ Н/мм}^2) \approx 0.01$. Чтобы узнать величину

относительной деформации в микрострейнах, умножим это значение на 10^6 и получим 10000 με. При длине кости 500 мм абсолютная величина сокращения длины кости составит 5 мм.

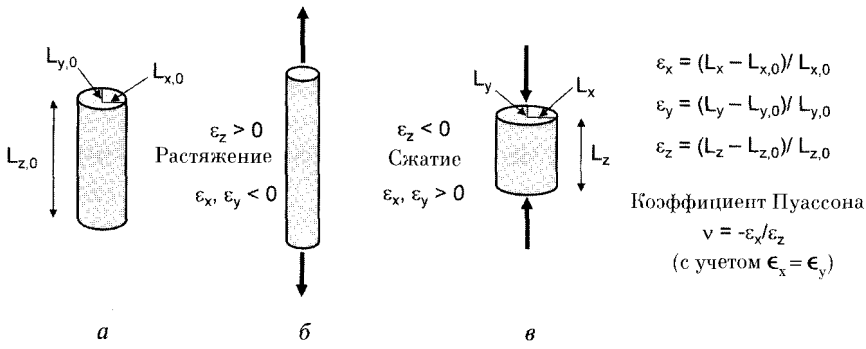


Рис. 4.12. Изменения поперечных размеров при растяжении (*б*) и сжатии (*в*) согласно коэффициенту Пуассона. Ненагруженный образец показан на (*а*)

4.2.4. Энергия, запасаемая деформированной средой

Чтобы определить величину потенциальной энергии, запасаемой образцом материала при его деформации, существует несколько эквивалентных способов. С помощью уравнения (4.1) потенциальную энергию PE (*potential energy*), запасенную в пружине, получим путем интегрирования силы по длине растяжения (переменную в подынтегральном выражении обозначаем штрихом — не путать со знаком производной, принятой в части учебной литературы, но не в этой книге):

$$\mathrm{PE} = -\int_0^x F dx' = \int_0^x kx' dx' = \frac{1}{2}kx^2 . \tag{4.11}$$

Здесь x является изменением длины пружины (L — L_0). В параметрах длины пружины получим:

$$\mathrm{PE} = \frac{1}{2}k\left(L - L_0\right)^2. \tag{4.12}$$

Если вместо пружины рассмотреть эластичный образец с площадью поперечного сечения A, то получим $Y = kL_0/A$ и $\epsilon = (L-L_0)/L_0$, так что

$$\mathrm{PE} = \frac{1}{2}\frac{YA}{L_0}\left(\epsilon L_0\right)^2 = \frac{1}{2}\left(Y\epsilon^2\right)\left(AL_0\right) = \frac{1}{2}Y\epsilon^2 V. \tag{4.13}$$

Здесь мы приняли $V = AL_0$ за объем образца, что верно для параллелепипеда длиной L_0. Учитывая, что $\sigma = Y\epsilon$, перепишем формулу для потенциальной энергии эластичной деформации в следующем виде:

$$\mathrm{PE} = \frac{1}{2}\sigma\epsilon V = \frac{1}{2}Y\epsilon^2 V = \frac{1}{2}\frac{\sigma^2}{Y}V. \qquad (4.14)$$

Обратите внимание, что потенциальная энергия, запасенная в единице объема деформированного образца PE/V, является интенсивной величиной.

Полученную формулу можно было бы вывести непосредственным суммированием произведений силы на путь по всему пути растяжения пружины (то есть, интегрированием этого произведения). С учетом $F_{\text{applied}} = k\,(L-L_0)$ получаем:

$$W = \int_{L_0}^{L} F dL' = \frac{1}{2}F_{\text{applied}}\left(L - L_0\right) = \frac{1}{2}k\left(L - L_0\right)^2. \qquad (4.15)$$

Или, аналогично,

$$W = \int_{L_0}^{L} F dL' = \int_0^{\epsilon}(\sigma A)\,d\left(\epsilon' L_0\right) = V\int_0^{\epsilon}\sigma d\epsilon' = \frac{1}{2}\sigma\epsilon V. \qquad (4.16)$$

Здесь последний интеграл равен площади под кривой на рисунке 4.13. Его можно вычислить, заменив σ на $Y\epsilon$ и снова интегрируя, получив $Y(\epsilon^2/2) = \sigma\epsilon/2$.

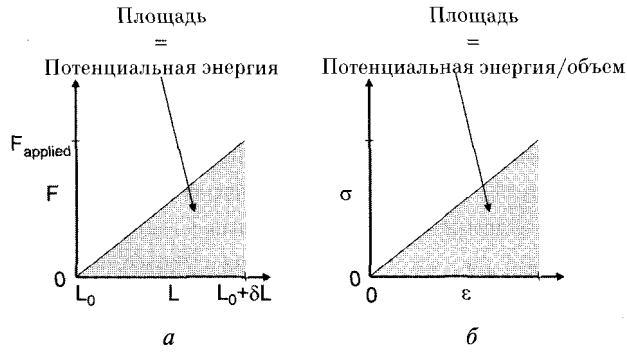


Рис. 4.13. Потенциальная энергия эластичного образца как площадь под кривой сила – путь (*а*) или напряжение–относительная деформация (*б*)

Проект оптимальной среды для аккумулирования механической энергии

Как можно было бы спроектировать материал, который лучше всего бы подходил для сохранения энергии деформации? Такой материал был бы очень полезен для сухожилий — он «впитывал» бы в себя ту энергию, которая иначе пошла бы на перелом кости. При решении этой задачи мы бы хотели (*1*) запасти наибольшую энергию для данной приложенной силы F_{appled} и (*2*) получить такую среду, которая могла бы выдерживать наибольшую силу F_{appled}.

(*1*) Подсчитаем запасенную энергию:

$$\mathrm{PE} = \frac{1}{2}\frac{\sigma^2}{Y}V = \left(\frac{\left(F_{\text{applied}}/A\right)^2}{2Y}\right)AL_0 = \frac{F_{\text{applied}}^2}{2Y}\frac{L_0}{A}. \qquad (4.17)$$

Итак, нам следует повышать длину L_0, уменьшать площадь поперечного сечения A и снижать модуль Юнга Y (делать материал более податливым).

(*2*) Чтобы не допустить поломки при больших приложенных силах, следует удерживать величину $\sigma = F_{applied}/A$ ниже критического уровня, который называется *пределом прочности на растяжение* ППР (UTS = *ultimate tensile strength*). Таким образом, мы не можем безоглядно снижать площадь A, следя за тем, чтобы выполнялось условие $\sigma < UTS$. Кроме того, существует конструктивное ограничение относительно длины L, до которой можно растянуть проектируемый элемент (например, сухожилие) при максимальной силе. Учитывая, что $L - L_0 = \epsilon L_0$, получаем ограничения как на ϵ, так и на L_0. Вспоминая, что $\epsilon = \sigma / Y$, видим, что модуль Юнга также должен быть ограничен.

Указанные выше два критерия можно выполнить, выбирая некие компромиссы между величинами L_0, A и Y. Хотелось бы иметь сухожилия длинные, тонкие, да еще и растяжимые (с малым модулем Юнга Y) — однако во всем приходится соблюдать меру. При реальном проектировании искусственного «сухожилия» следует помнить, что идеально эластичных материалов не существуют — все материалы являются *вязкоэластичными*.

Аккумулирование энергии деформации в сухожилиях и длинных костях

Давайте возвратимся к бегуну, о котором говорили в главе 3 (рис. 3.33) [178]. У этого бегуна на *Ахиллово сухожилие* действует сила 4700 Н. При площади поперечного сечения сухожилия 89 мм^2 это означает, что $\sigma = 4500$ Н/89 мм^2 = 53 Н/мм^2 = = 53 МПа. Пользуясь оценкой ППР сухожилия в ~ 100 Н/мм^2 = 100 МПа, мы видим, что напряжение растяжения Ахиллова сухожилия у бегунов достигает опасно высокого уровня. Теперь не приходится удивляться, что у этих спортсменов не так уж редки случая полного или частичного разрыва Ахиллова сухожилия (сопровождается характерным щелчком).

С помощью кривой напряжение–деформация (НД-кривая, рис. 4.14) получаем, что при беге Ахиллово сухожилие относительно деформируется на 0.06 = 6%. При длине сухожилия L_0 = 250 мм величина растяжения составит 15 мм, что соответствует запасенной в нем энергии деформации

$$PE = \frac{1}{2}\sigma\epsilon V = \frac{1}{2}\sigma\epsilon A L_0 = \frac{1}{2}\left(53\text{Н/мм}^2\right)(0.06)\left(89\text{мм}^2\right)(250\text{мм}) \qquad (4.18)$$

$$= 35000 \text{ Н-мм} = 35 \text{ Н-м} = 35 \text{ Дж}. \qquad (4.19)$$

Это именно то количество энергии, о котором мы говорили, что оно запасается Ахилловым сухожилием на каждом шаге бегуна.

Давайте теперь оценим, *сколько энергии деформации аккумулируют кости* во время одного шага бегуна? Оценку проведем для самой большой кости (у человека такой является бедренная кость). Длина бедренной кости $L_0 = 0.5$ м = 500 мм,

площадь ее поперечного сечения A = 330 мм^2, так что ее объем V = 165000 мм^3. Известно, что модуль Юнга бедренной кости Y = 17900 МПа = 17900 Н/мм^2. Согласно рис. 3.33, направленная вверх сила реакции составляет 6400 Н, которую мы будем считать действующей на всей протяженности бедренной кости (ответвлениями силы на мышцы пренебрегаем). Напряжение в кости равно 6400 Н/330 мм^2 = 19.4 Н/мм^2, так что потенциальная энергия деформации, запасенная в этой кости, равна следующей величине:

$$PE = \frac{1}{2}\frac{\sigma^2}{Y}V = \frac{1}{2}\frac{(19.4\text{Н/мм}^2)^2}{17900\text{Н/мм}^2}165000\text{мм}^3 \quad (4.20)$$

$$= 1730 \text{ Н-мм} = 1.73 \text{ Н-м} \sim 2 \text{ Дж}. \quad (4.21)$$

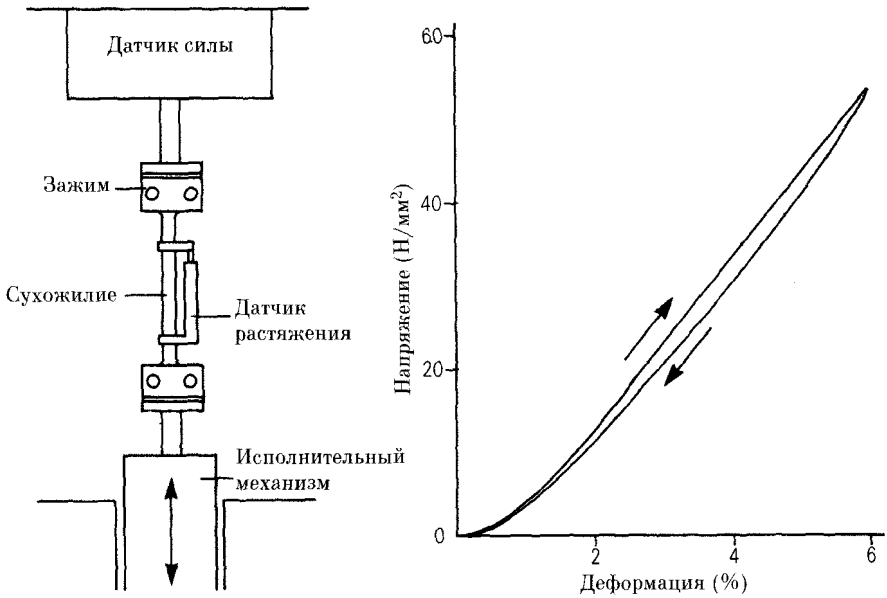


Рис. 4.14. Зависимость напряжения от относительной деформации (или силы от длины) для сухожилия сгибателя большого пальца ноги человека. Данные получены с помощью установки (слева) в 2-секундных циклах нагрузка (растяжение)–расслабление [178]

Если такое же количество энергии запасено в большеберцовой и малоберцовой костях, то длинные кости ног запасают в совокупности всего лишь 3–4 Дж энергии на каждом шаге бегуна. Это очень малая доля от 100 Дж кинетической энергии, теряемой беглецом на каждом шаге.

4.3. НЕЗАВИСИМЫЕ ОТ ВРЕМЕНИ ОТКЛОНЕНИЯ ОТ ЭЛАСТИЧНОСТИ

Гуковский (линейный) вид взаимосвязи напряжения с деформацией справедлив лишь до определенного предела напряжений (или относительных деформаций). Область линейности определяется малостью этих величин, так что $\epsilon \ll 1$. Точные значения предельных величин зависят от вида материала. На рисунке 4.15 показан более реалистичный график взаимосвязи деформации с напряжением. Вплоть до точки P (предел пропорциональности) эта связь линейна. Наклон графика постоянный, равный модулю Юнга Y. Чем больше этот модуль (рис. 4.16), тем материал жестче (или менее податлив). При больших напряжениях зависимость напряжения от деформации становится нелинейной. До порога эластичности E_L образец еще возвращается к своей первоначальной длине после снятия нагрузки, так что в нем не возникает *остаточной деформации*. В области линейных и даже нелинейных эластичных деформаций, на атомно-молекулярном уровне не остается остаточных напряжений после снятия нагрузки, (растянутые атомные связи полностью возвращаются в исходное состояние), так что в материале не происходит никаких атомных перестроек.

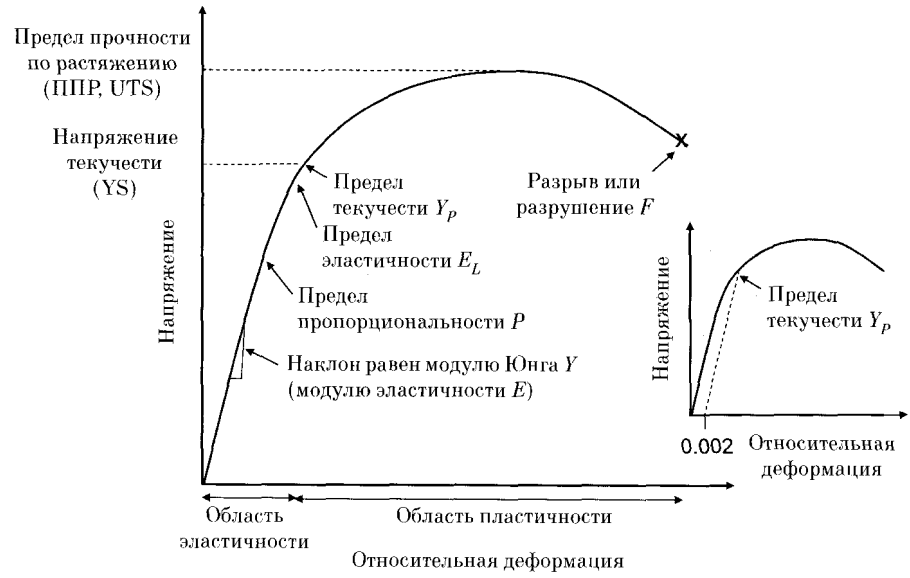


Рис. 4.15. Общий вид зависимости напряжения от относительной деформации. Величина напряжения является *технической* (сила, деленная на начальную площадь поперечного сечения). Эта величина уменьшается с ростом деформации на правой части графика (после превышения UTS = ППР). Разумеется, при этом истинное напряжение (сила на единицу текущей площади) растет (образец истончается). На вставке справа показан метод смещения для определения предела текучести (*yield point*)

Напротив, превышение эластичного предела при повышении напряжения приводит к *остаточным (пластичным) деформациям*, так что после снятия нагрузки форма образца отличается от первоначальной. *Пределом текучести* (*yield point* = *limit* = Y_P) называется напряжение, которое несколько превосходит предел эластичности. Выше предела текучести незначительный прирост напряжения вызывает большой прирост деформации. В некоторых книгах не различают понятия пределов эластичности и текучести. Действительно, эти понятия не всегда легко отличить. Как правило, предел текучести определяют как точку пересечения НД-графика (зависимость напряжение — деформация) с прямой линией, которая параллельна линейной части этого графика и пересекает ось абсцисс в точке 0.002 (или 0.2%). Этот способ определения предела текучести называют «методом смещения» (рис. 4.15, справа). Напряжение, соответствующее пределу текучести, называют напряжением текучести (НТ = YS = *yield stress*).

При растяжении образец остается целым до того момента, пока напряжение не достигнет *предела прочности при растяжении* ППР (UTS = *ultimate tensile stress*). Эту величину также называют *прочностью на разрыв* ПР (*tesile strength* = TS, *tensile*

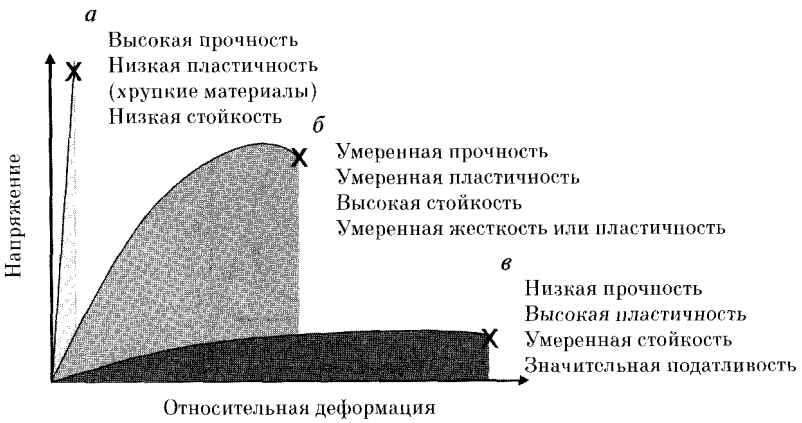


Рис. 4.16. Графики зависимостей напряжения от деформации для материалов различных типов, отличающихся прочностью (*strength*), пластичностью или тягучестью *ductility*) и стойкостью (*toughness*). По оси ординат отложено техническое напряжение (см. рис. 4.15). Даже прочные материалы ломаются, если приложенное напряжение (сжатия или растяжения) превышает величины ППР или ПНС. Хрупкие материалы отличаются небольшой величиной ППУ (*предельное процентное удлинение* = *ultimate percent elongation* = UPE), в то время как у пластичных материалов эта величина большая. Пластичные материалы способны аккумулировать значительное количество энергии деформации перед разрывом. Иными словами, они отличаются большими значениями величины работы, которую надо затратить на их разрушение (W_F, измеряется в Дж/м^2). Жесткие (неэластичные) материалы отличаются высоким значением модуля Юнга Y (Па)

breaking strength = TBS). Чем выше величина ППР, тем прочнее материал. Нагружение образца до уровня ППР приводит к его разрыву в точке *F* (*fracture* = поломка). Величина относительной деформации непосредственно перед разрывом называется *критической деформацией* (*ultimate strain*) или *предельным процентным удлинением* ППУ (*ultimate percent elongation* = UPE).

На рисунках 4.15 и 4.16 по оси ординат отложено не реальное напряжение в образце, а так называемое *техническое напряжение* (*engineering stress*), равное отношению силы на начальную площадь поперечного сечения образца (при нулевом напряжении). После прохождения точки ППР величина технического напряжения снижается, поскольку образец начинает истончаться перед разрывом, и его площадь сечения становится меньше. Это явление называют *сужением* или *образованием шейки* (*necking*). Это сужение намного сильнее того, которое определяется коэффициентом Пуассона. Истинное значение напряжения (сила, деленная на площадь) растет и после прохождения точки ППР, поскольку площадь поперечного сечения уменьшается при сужении образца перед разрывом.

На рисунке 4.17 видно, что НД-зависимости (напряжение – деформация) качественно отличаются для керамики, металлов и эластомеров (эластичных полимеров). В основе этих различий лежит разная молекулярная структура соответствующих материалов.



Рис. 4.17. НД-зависимости (напряжение–деформация) для разных материалов при растяжении

Для керамики характерен линейный график с очень крутым наклоном (высокое значение модуля Юнга *Y*). Разрыв керамического образца наступает сразу после перехода в нелинейную (но еще эластическую) область напряжений (деформаций). При этом величина критической деформации весьма мала (<0.1). В первом приближении кости ведут себя как керамика (рис. 4.18). На самом деле, кости сложнее керамических материалов, как мы увидим ниже. Металлы отличаются меньшим значением модуля Юнга, большей областью пластичности и большей величиной ППУ ~ 50%. Эластомеры (резина, полимеры и т.п.) сильно деформируются даже при слабых напряжениях, поскольку при таком рас-

тяжении длинные и «спутанные» молекулы просто распрямляются, что сопровождается значительным увеличением длины образца. Эта область деформации (положительный наклон графика с малой крутизной, рис. 4.24) называется *носок* (*toe region*). НД-зависимость у полимерных материалов является нелинейной (об этом позже). Как только молекулы образца выпрямятся, дальнейшее растяжение потребует существенно бо́льших напряжений, поскольку теперь придется не распрямлять молекулы, а растягивать межмолекулярные и внутримолекулярные связи. Полимерные материалы имеют очень высокие значения ППУ (больше единицы). У человека типичными эластомерами являются стенки кровеносных сосудов (особенно вен).

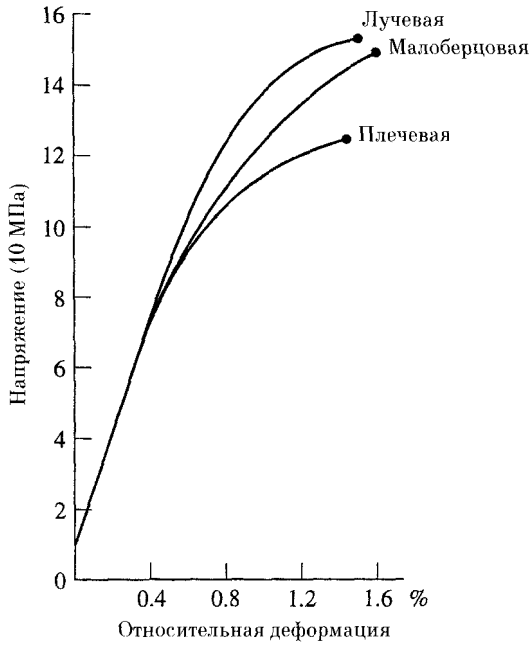


Рис. 4.18. НД-кривые при растяжении влажных (невысушенных) костей лиц в возрасте от 20 до 39 лет. Точки на кривых справа являются точками перелома [236]

В области пластических деформации кривые на рисунке 4.17 резко отличаются. Пластичные (тягучие) материалы (пластилин, жевательная резинка, пластмассы и большинство металлов) характеризуются достаточно протяженной областью пластических деформаций (графики для металлов и эластомеров на рис. 4.17). Непластичные (хрупкие) материалы — стекло, керамика (камни, кирпичи, бетон, фарфор), чугун, кости и зубы — практически не имеют области пластических деформаций (график для керамики показан на рис. 4.17). Эти материалы легко разрушаются даже при падении на пол. На них легко образуются трещины. Молекулярные связи

тягучих материалов организованы таким образом, что они допускают скольжение атомных слоев относительно друг друга (есть и металлы с таким свойством). Если тонкую палочку, сделанную из такого материала, потянуть за оба конца, она сузится в центре, образуя шейку. Напротив, у непластичных (нетягучих) материалов направленные ковалентные связи препятствуют развитию такого типа деформации. Как правило, у хрупких материалов величины ППУ очень маленькие. Напротив, тягучие материалы характеризуются высокими значениями ППУ.

На рисунках 4.15, 4.17 и 4.18 показаны эффекты растяжения. Для сжатия относительная деформация отрицательна ($\epsilon < 0$). При такой деформации модуль Юнга примерно одинаков для самых разных промышленных материалов. Такого единства не наблюдается у биологических тканей. Например, у хрящей растяжению противостоит твердая фаза, а сжатию — жидкая. Связки и сухожилия сопротивляются растяжению, однако легко сжимаются. Для больших напряжений (деформаций) зависимости напряжения от деформации становятся разными даже для небиологических материалов. Разрушение при сжатии происходит при *предельном напряжении сжатия* ПНС (*ultimate compressive strength*, UCS), называемым также *предельным сжатием* ПС (*compressive strength*, CS) или *напряжение разрушения при сжатии* (НРС, *compressive breaking stress*, CBS), который отличается от ППР (UTS), таблица 4.1.

Таблица 4.1. Механические свойства распространенных материалов [186, 201].

Материал	Модуль Юнга Y ($\times 10^3$ **МПа = ГПа**)	**UCS = ПНС (МПа)**	**UTS = ППР (МПа)**
Твердая сталь	207	552	827
Резина	0.0010	–	2.1
Нейлон 66	1.2–2.9	–	59–83
Золото	78	–	–
Вольфрам	411	–	–
Гранит	51.7	145	4.8
Бетон	16.5	21	2.1
Дуб	10.0	59	117
Сплавной кварц	73	–	69
Алмаз	965	–	–
Фарфор	–	552	55
Алюминий (85% плотность)	220	1620	125
Алюминий (99.8% плотность)	385	2760	205
Компактное вещество кости	17.9	170	120
Губчатое вещество кости	0.076	2.2	–

В таблице 4.1 приведены значения величин Y, UCS/ПНС и UTS/ППР для различных материалов. Обратите внимание на значительный разброс в величине модуля Юнга. Некоторые материалы, подобные граниту, фарфору или бетону, могут выдержать значительно большее напряжение при сжатии, чем при растяжении (USC >> UTS). Существуют материалы и с противоположными свойствами, у которых USC < UTS. Указанные в таблице два типа костной ткани (компактная и трубчатая) отличаются пористостью и демонстрируют резкие различия механических характеристик. Компактное (также называемое кортикальным или плотным) вещество кости характеризуется высоким значением модуля Юнга, сопоставимым с модулем Юнга прочных небиологических материалов (рис. 4.18). При этом компактное вещество выдерживает большие напряжения при сжатии, чем при растяжении. В отличие от керамики, компактная костная ткань обладает более высоким значением ППР. *Губчатое вещество* кости (*trabecular, spongy, cancellous*) отличается значительной пористостью и очень малым модулем Юнга — почти таким же, как у резины (рис. 4.19, *а*).

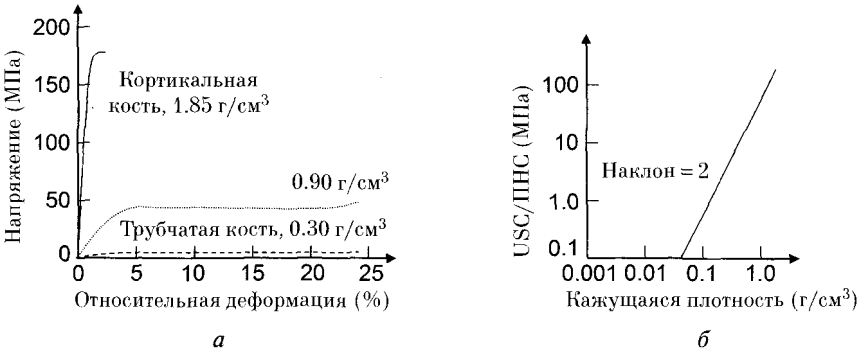


Рис. 4.19. Зависимость механических свойств кости от кажущейся плотности (*apparent density*). Зависимости напряжения от деформации костей с различной плотностью при сжатии (*а*) [197, 206]. Зависимость USC/ПНС губчатого вещества кости от его плотности (*б*) [180, 206]

На рисунке 4.20 представлены типичные НД-кривые для структурных материалов человеческого тела при растяжении. Ямада [Yamada, 236] опубликовал обширные экспериментальные данные с такими кривыми для многих тканей и анатомических образований тела человека. В таблице 4.2 перечислены несколько констант эластичности определенным по этим данным. На рисунке 4.21 представлено семейство НД-кривых для различных отделов тонкого кишечника. Обратите внимание, что эти кривые выражено нелинейны в рассматриваемом диапазоне деформаций и напряжений. Это свойство является типичным для биологических тканей (мы вернемся к нему ниже). Кроме того, биологические

ткани в крайней степени *анизотропны* (их свойства зависят от направления). Например, они легче растягиваются в поперечном направлении и труднее — в продольном [183, 200, 216].

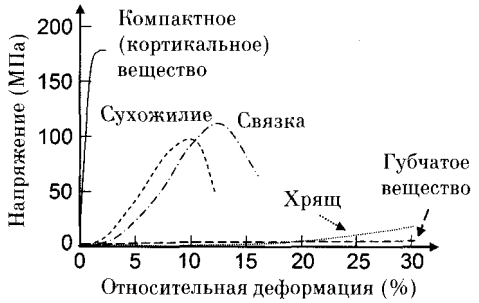


Рис. 4.20. Типичные зависимости напряжения от деформации для компактного и трубчатого веществ кости, а также для хрящей, связок и сухожилий при растяжении. Для некоторых биологических материалов эти НД-кривые резко выделяются своей индивидуальностью (например, для хряща) [180, 236]

В первом приближении, кости, зубы и ногти являются твердыми материалами, у которых НД-кривые похожи на соответствующие кривые керамических материалов. Сухожилия, хрящи, покоящиеся мышцы, кожа, артерии и кишки более похожи на эластомеры из-за большого содержания коллагена. Они никоим образом не являются гуковскими материалами (рис. 4.20). Каждый из упомянутых биологических материалов является вязкоэластичным, о чем речь пойдет особо.

Свойства компактного вещества у разных длинных костей скелета человека несколько отличаются (Табл. 4.6). Эти свойства могут быть анизотропными (рис. 4.22, таблица 4.3). Например, этой особенностью отличаются кости и пищевод, хотя они сделаны совершенно из разных тканей. Другие биологические материалы также анизотропны. Примером может служить дерево из-за своей слоистой структуры. Напротив, некоторые материалы являются *изотропными.* Некоторые параметры эластичности изменяются с возрастом. Кроме того, механические характеристики зависят от плотности, что является главной причиной того, что у людей с остеопорозом при падении часто ломаются кости. На рисунке 4.19, *б* видно, что USC/ПНС примерно пропорционален квадрату плотности кости. Возрастные изменения механических свойств костей во многом определяются снижением их плотности. На рисунке 4.23 показано, что механические свойства мягких тканей (в данном случае *передней крестообразной связки коленного сустава* = *anterior cruciate ligament*, ACL) также зависит от возраста. Этот объект является анизотропным (см. также рис. 4.21).

Таблица 4.2. Параметры эластичности биологических тканей при растяжении (данные о человеке, если не оговорено особо) [рассчитано на основе 236].

Орган	UTS/ППР (МПа)	UPE/ППУ (%)	Y (МПа)
Волосы (голова)	197	40	12000
Дентин (сжатие влажного образца)	162	4.2	6000
Компактная бедренная кость (сжатие)	162	1.8	10600
Компактная бедренная кость	109	1.4	10600
Ахиллово сухожилие	54	9.0	250
Ногти	18	14	160
Нервы	13	18	10
Межпозвоночный диск (сжатие)	11	32	6.0
Кожа лица	3.8	58	0.3
Позвонки	3.5	0.8	410
Эластичный хрящ (наружное ухо)	3.1	26	4.5
Гиалиновый хрящ (в синовиальном суставе)	2.9	18	24
Межпозвоночный диск	2.8	57	2.0
Клапаны сердца	2.5	15	1.0
Связки (крупный рогатый скот)	2.1	130	0.5
Желчный пузырь (кролик)	2.1	53	0.05
Пуповина	1.5	59	0.7
Полая вена (продольно)	1.5	100	0.04
Влажная губчатая кость (позвонок)	1.2	0.6	200
Коронарные артерии	1.1	64	0.1
Толстый кишечник (продольно)	0.69	117	0.02
Пищевод	0.60	73	0.03
Желудок (продольно)	0.56	93	0.015
Тонкий кишечник (продольно)	0.56	43	0.2
Скелетная мышца (прямая мышца живота)	0.11	61	0.02
Сердечная мышца	0.11	64	0.08
Печень (кролик)	0.024	46	0.02

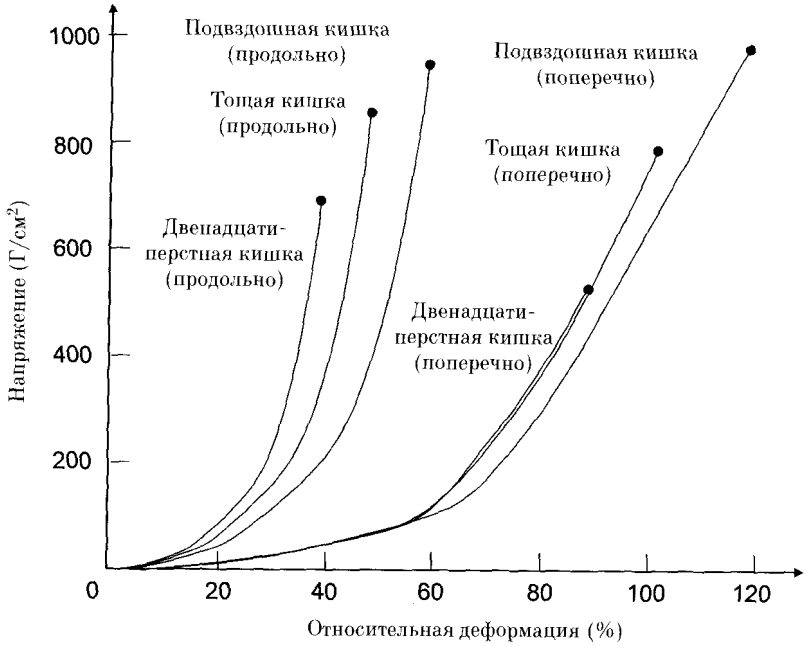


Рис. 4.21. НД-графики для ткани, взятой из разных отделов тонкого кишечника у лиц в возрасте от 20 до 29 лет и подвергнутой растяжению в продольном и поперечном направлениях. Точки на кривых являются точками перелома [236]

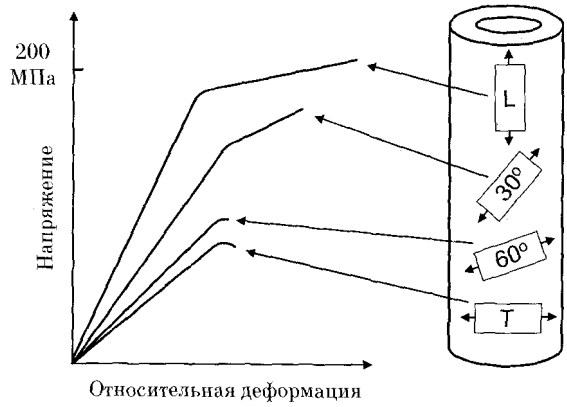


Рис. 4.22. Анизотропные свойства кортикального (компактного) вещества кости, взятой из тела бедренной кости человека. НД-кривые получены при растяжении. Каждая кривая обрывается справа в точке разрыва. L = longitudinal (продольно), T = transversal (поперечно) [196, 197]

Таблица 4.3. Механические свойства кортикального вещества кости человека [210].

Модуль Юнга	
Продольный	17.4
Поперечный	9.6
Изгиб	14.8
Модуль сдвига	3.51
Коэффициент Пуассона	0.39
Предел текучести	
Растяжение продольно	115
Сжатие продольно	182
Сжатие поперечно	121
Сдвиг	54
Предельное напряжение	
Растяжение продольно	133
Растяжение поперечно	51
Сжатие продольно	195
Сжатие поперечно	133
Сдвиг	69
Изгиб	208.6
Предельная деформация	
Растяжение продольно	0.0293
Растяжение поперечно	0.0324
Сжатие продольно	0.0220
Сжатие поперечно	0.0462
Сдвиг	0.33
Изгиб	(0.0178 бычий)

Ранее мы видели, что материалы, из которых создано тело человека, состоят из разных структур (то есть, они композитные). Анизотропия является их типичным свойством, тем более что некоторые ткани являются слоистыми. Кроме того, материал органа или части тела может быть очень неоднородным. Наши зубы являются одним из примеров, иллюстрирующих эту особенность. Зубы состоят из пульпы, окруженной главным образом дентином, который, в свою очередь,

окружен эмалью. Эмаль является очень твердым и износостойким веществом с крайне неоднородными свойствами [209]. Например, около поверхности второго коренного зуба (называемой *окклюзионной*, относящейся к прикусу) модуль Юнга достигает 120 ГПа, причем он снижается до (примерно) 55 ГПа около границы эмаль–дентин. Кроме того. Модуль Юнга несколько выше на стороне языка, чем на стороне щеки.

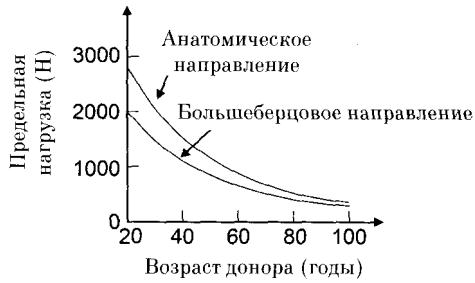


Рис. 4.23. Влияние возраста на предел прочности по разрыву (ППР) передней крестообразной связки коленного сустава для нагрузки разной ориентации [180, 235]

Какая часть человеческого тела является наиболее крепкой? Судя по величинам ППР (UTS), приведенным в таблице 4.2, получаем парадоксальный результат: не кости и не дентин зубов, а волосы! Правда, если мы возьмем данные по эмали зубов (не включены в эту таблицу), то результат будет еще выше. Эмаль зубов — абсолютный чемпион по прочности среди биологических материалов.

4.3.1. Негуковские материалы

Из рисунка 4.24 ясно, что многие биологические материалы нельзя моделировать гуковскими пружинами — даже при малых деформациях и напряжениях. Это особенно верно для тех тканей, где присутствует коллаген: для сухожилий, кожи, брыжейки (пленка, прикрепляющая кишки к дорзальной части абдоминальной полости), склеры, хряща и для покоящихся скелетных мышц. Для таких материалов экспериментально установлено следующее соотношение (при больших относительных деформациях):

$$\frac{d\sigma}{d\epsilon} = \alpha(\sigma + \beta). \tag{4.22}$$

Это уравнение резко отличается от закона Гука (справедливого, например, для костей при небольших деформациях), согласно которому $\sigma = Y\epsilon$, так что $d\sigma/d\epsilon = Y$ является постоянной и вовсе не зависит от напряжения.

Уравнение 4.22 можно проинтегрировать, разнеся в разные части переменные σ и ϵ:

$$\frac{d\sigma}{\sigma+\beta} = \alpha d\varepsilon\,, \tag{4.23}$$

$$\ln(\sigma + \beta) = \alpha\,\epsilon + \gamma. \tag{4.24}$$

Здесь γ является постоянной. Применяя экспоненциальное преобразование обеих частей, получим:

$$\alpha + \beta = \exp(\alpha\epsilon)\exp(\gamma) \text{ и } \sigma = \mu\exp(\alpha\epsilon) - \beta. \tag{4.25}$$

Здесь $\mu = \exp(\gamma)$. Учитывая, что $\sigma(\epsilon = 0) = 0$, получим $\beta = \mu$, так что

$$\sigma = \mu(\exp(\alpha\epsilon) - 1). \tag{4.26}$$

Кривые пассивного растяжения мышц иллюстрируют эту зависимость (рис. 5.25). В приложении «С» подробно рассказано о методе решения рассмотренного выше уравнения.

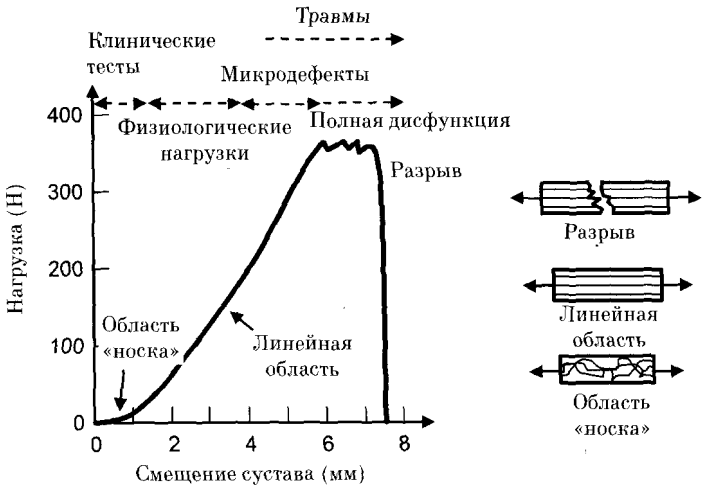


Рис. 4.24. Зависимость силы от деформации для передней крестообразной связки. Выделены области нагрузок, соответствующих клиническим тестам, физиологической активности, а также травмам, приводящим к микродефектам и к полной дисфункции [222, 224].

В некоторых случаях деформацию оценивают по Лагранжу как $\lambda = L/L_0 = \epsilon + 1$ (Как обычно, здесь L_0 и L обозначают длины в покое и при нагрузке). В новых обозначениях уравнение (4.26) принимает вид:

$$\sigma = \mu'\exp(\alpha\lambda) - \mu = \mu'\exp(\alpha L/L_0) - \mu, \tag{4.27}$$

здесь $\mu' = \mu\exp(-\alpha)$.

При больших напряжениях эта экспоненциальная формула может быть не вполне верной. Для *неогуковского* (*neo-Hookean*) *режима конечных деформаций* вводят величину $E = 1/2(\lambda^2-1)$, которая для малых деформаций соответствует формуле $\epsilon = \lambda - 1$. Для мягких неогуковских материалов характерно линейное соотношение между напряжением и λ^2 (или E), в противоположность линейной или экспоненциальной зависимости между напряжением и λ (или ϵ). Такой неогуковский режим деформации и другие, более общие способы определения понятия деформации рассмотрены в задачах 4.20–4.22.

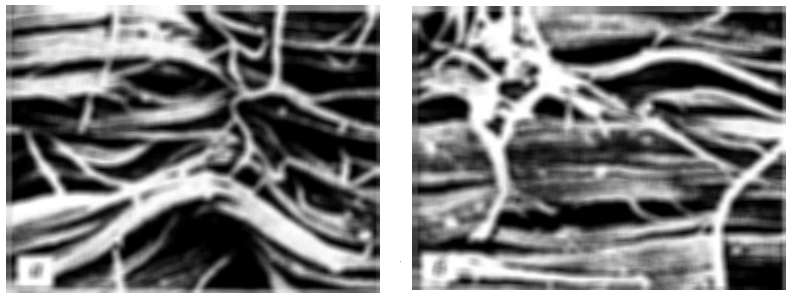


Рис. 4.25. Фотографии ненагруженных (*а*) и нагруженных (*б*) коллагеновых волокон коленной связки человека, полученные на сканирующем электронном микроскопе (×10000). Видно распрямление волокон при растяжении

Подобные негуковские зависимости напряжения от деформации характерны для материалов, содержащих волокна. Как говорили выше, существуют большие деформации при малых напряжениях, если при этом распрямляются спутанные волокна (область «носка» на НД-кривых), однако дальнейшие растяжения требуют намного больших напряжений, при которых растягиваются уже распрямленные волокна (рис. 4.25). Убедитесь в этом сами в опытах с пряжей. Волокна начинают рваться при ППР, соответствующему нагрузке на рисунке 4.24.

Теперь мы вернемся к деформации гуковских материалов, подобных костям. Что же касается негуковских материалов, то мы о них еще поговорим при обсуждении вязкоэластичных свойств мышц.

4.4. СТАТИЧЕСКОЕ РАВНОВЕСИЕ ДЕФОРМИРОВАННЫХ ТЕЛ (ТЕМА ДЛЯ УГЛУБЛЕННОГО ИЗУЧЕНИЯ)

В этом разделе мы более внимательно рассмотрим деформации костей под действием приложенных сил. Мы уже видели, как они могут быть растянуты или сжаты. Теперь мы посмотрим, как кости гнутся. Такой анализ

поможет нам понять, как кости ломаются при сгибе — например, при проскальзывании или при катании на лыжах. Кроме того, мы узнаем, почему длинные кости (например, бедренная кость) очень прочные, хотя внутри они полые. В виде маленького бонуса мы получим масштабирующий закон, который поможет разобраться с некоторыми нюансами метаболизма.

Как правило, в курсе физики описывают движения точечных тел или тел протяженной формы, но без деформации. Однако в реальной жизни объекты не являются материальными точками и деформируются в самых разных случаях — в движении или в покое. Протяженные объекты (у которых есть длина, ширина и высота) рассматриваются очень подробно в различных технических институтах по очевидным причинам. Ниже мы рассмотрим, как протяженные объекты изгибаются под действием нагрузки. Нашей целью является понимание механизма перелома костей, который мы рассмотрим в духе книги [182]. Все математические выкладки этого раздела следует отнести к углубленному изучению. При слабой математической подготовке в них можно не погружаться, прочитав только решения уравнений.

Рассмотрим балку длиной L (рис. 4.26). У этой балки постоянное поперечное сечение по всей длине (оно необязательно прямоугольное или круглое). На обоих торцах балка удерживается опорами, а к ее середине приложена сверху вниз сила F. Мы понимаем, что балка должна прогнуться. Более того, наша интуиция говорит о том, что если балка сделана из чего-то «твердого», то форма изгиба будет напоминать дугу, нарисованную в плоскости рисунка. Напротив, если балка резиновая, изгиб будет напоминать треугольник вершиной вниз. Поскольку изгибы мы изучаем применительно к костям, все деформации будем считать малыми.

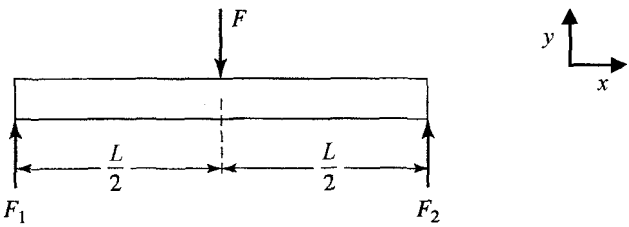


Рис. 4.26. Диаграмма сил, действующих на прямоугольную балку, нагруженную точно посередине [182]

В рассматриваемой двумерной задаче условия равновесия записывают для всей балки как $\Sigma F_x = 0$, $\Sigma F_y = 0$ и $\Sigma \tau = 0$ (2.8). В направлении оси x силы отсутствуют.

Мы предположим, что при равновесном изогнутом состоянии величина изгиба мала, так что в направлении оси x ничего особо интересного не произой-

дет. Направленная вниз сила нагрузки F (отрицательная относительно оси y) уравновешена силами реакции опор $F/2$ (силы реакции обеих опор равны «по соображениям симметрии»). Суммарный вращательный момент указанных трех сил равен нулю относительно любой оси.

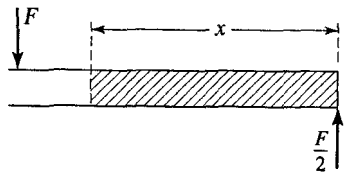


Рис. 4.27. Внешние силы, приложенные к фрагменту балки [182]

До сих пор мы просто воспроизвели обычные рассуждения о равновесии твердых тел, которые уже встречались в главе 2. Теперь посмотрим на условия статического равновесия для части балки, которая расположена справа и заштрихована (рис. 4.27). Расстояние x вдоль этого фрагмента будем отсчитывать от правого торца балки налево. Как и к любой другой части балки, к выделенному фрагменту можно применить условия статического равновесия. Мы снова проигнорируем уравнения, связанные с осью x, поскольку вдоль нее силы не действуют. Для рассматриваемого фрагмента $x < L/2$, так что согласно диаграмме сил (рис. 4.26) на фрагмент действует только одна сила F/2, направленная на торце вертикально вверх. Итак, эта сила и создаваемый ей момент вращения выглядят следующим образом:

$$\sum F_y = \frac{1}{2}F \quad \text{и} \quad \sum \tau_z = \frac{1}{2}xF\,. \tag{4.28}$$

Для вычисления крутящего (изгибающего, если точнее) момента мы выбрали ось, перпендикулярную плоскости страницы и проходящую через левую границу фрагмента на расстоянии x от его правого конца. Поскольку фрагмент находится в покое, оба выражения (4.28) должны быть равны нулю. Однако это не так! Где мы ошиблись? Мы «забыли» о силах, которые действуют на рассматриваемый фрагмент со стороны его левого соседа, то есть, от остальной части балки. Эта сила должна быть равной $-F/2$, чтобы уравновесить внешнюю силу $+F/2$ (рис. 4.28). Эту внутреннюю вертикальную силу часто называют «*внутренней силой сдвига*» или просто силой сдвига, приложенной к границе фрагмента. Эта сила подобно силе реакции, действующей на выделенные (в рассуждениях, «изолированные») части тела со стороны соседей (например, силе, действующей на ногу со стороны бедра). Кроме того, к левому торцу фрагмента должен быть приложен крутящий момент –

$xF/2$ (напомним, относительно оси, проходящей через этот же торец). Этот внутренний крутящий момент называют *внутренним изгибающим моментом* или просто изгибающим моментом.

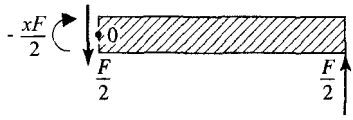


Рис. 4.28. Внутренние (слева) и внешние (справа) силы и моменты, действующие на выделенный фрагмент балки (см. рис. 4.27). Это пример диаграммы сил тела, рассматриваемого как «выделенное» или «изолированное»

Для длинного фрагмента балки ($L/2 < x < L$) в наши рассуждения надо добавить силу нагрузки $-F$, приложенную к центру балки. Для длинного фрагмента получаем (аналогично 4.28, без учета внутренних сил и их моментов):

$$\sum F_y = -\frac{1}{2}F \quad \text{и} \quad \sum \tau_z = \frac{1}{2}(L-x)F\,. \tag{4.29}$$

Для их уравновешивания понадобятся внутренняя сила $F/2$ и внутренний момент $-(L-x)\,F/2$. На рисунках 4.29 и 4.30 показаны графики внутренней вертикальной силы и внутреннего момента вращения фрагмента любой длины как функции расстояния x. Если мы учтем эти силы и моменты, то любой изолированно рассматриваемый фрагмент балки окажется в равновесии. Далее мы рассмотрим только короткие фрагменты $x < L/2$. Обобщение для длинных фрагментов можете сделать в качестве тренировки.

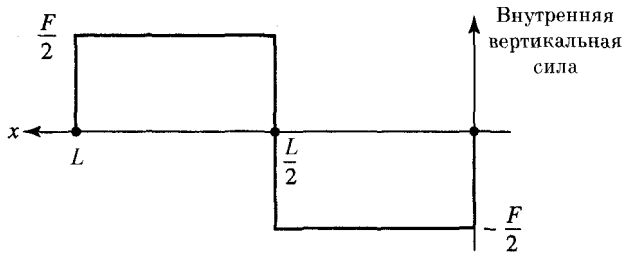


Рис. 4.29. Внутренняя вертикальная сила выделенного (рис. 4.27) фрагмента балки [182]

Откуда возникает внутренний момент вращения? Под действием нагрузки балка деформируется так, как показано на рисунке 4.31 (для наглядности величина деформации сильно преувеличена). Видно, что верхняя часть балки сжата,

и ее длина меньше L. Напротив, нижняя часть балки растянута, так что ее длина стала больше L. Такую деформацию можно увидеть, если взять эластичную губку для мытья посуды и согнуть ее в дугу. Где-то между низом и верхом балки (по направлению оси y) никакой деформации нет, так что вдоль такой средней изогнутой линии длина останется равной исходной L.

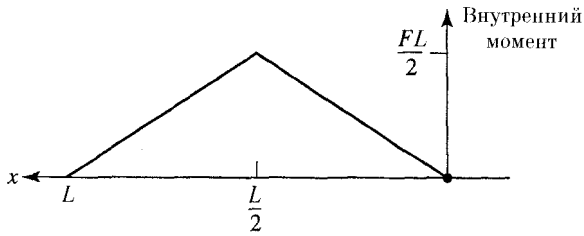


Рис. 4.30. Внутренний момент вращения выделенного (рис. 4.27) фрагмента балки [182]

Эта линия называется *нейтральной осью*. Она проходит через геометрический центр поперечного сечения балки, если это сечение симметрично. Чтобы балку можно было сжать в верхней части, на выделенный фрагмент должна действовать внутренняя сила в направлении $+x$ со стороны остальной (невыделенной) части балки (рис. 4.32). Аналогично, чтобы растянуть нижнюю часть фрагмента, к его левому торцу должна быть приложена внутренняя сила в направлении $-x$ со стороны левой части балки (рис. 4.32). Как показано на этом рисунке, на левый торец выделенного фрагмента действуют распределенные горизонтальные силы, величина которых плавно изменяется с координатой y от самой верхней точки A до самой нижней точки C. Эта горизонтальная сила становится равной нулю в точке O, лежащей на нейтральной оси. Разумеется, сумма этих внутренних горизонтальных сил равна нулю (условие равновесия).

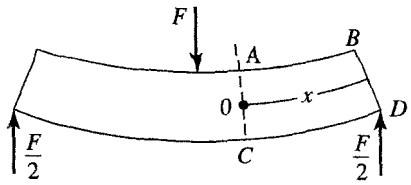


Рис. 4.31. Изгиб нагруженной балки [182]

Горизонтальные силы, показанные на рисунке 4.32, создают относительно оси z (проходящей через точку O) отрицательный момент вращения $-F|y|$, направленный по часовой стрелке (рис. 4.33). Считая силы, направленные направо, положительными, получим $F_A > 0$ и $F_C < 0$. Соответственно, для $y_A > 0$ и

$y_C < 0$ (вертикальные координаты отсчитываем от нейтральной оси) мы получим, что крутящие моменты в точках A и C равны друг другу по соображениям симметрии: $-F_A y_A = -F_C y_C$. Другие точки (между A и C) также вносят свои вклады в суммарный момент вращения, который мы обозначим как $\tau_{internal}$ (*internal* = внутренний). Теперь условие равновесия запишется в следующем виде:

$$\sum \tau_z = \tau_{internal} + \frac{1}{2} Fx = 0 \tag{4.30}$$

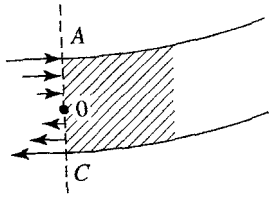


Рис. 4.32. Внутренние силы в изогнутой балке [182]

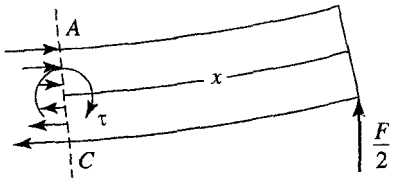


Рис. 4.33. Внутренние крутящие моменты в изогнутой балке [182]

Как вычислить суммарный внутренний момент вращения? Рассмотрим балку с произвольным, но постоянным поперечным сечением (рис. 4.34). Рассмотрим элементарный (маленький) элемент поперечного сечения с площадью dA, который расположен на расстоянии y от нейтральной оси. Площадь этого элемента $dA = w(y)dy$, где w(y) является шириной балки на уровне (y). На этот элемент действует сила $dF(y)$, равная следующему выражению:

$$dF(y) = \sigma(y)dA(y). \tag{4.31}$$

Каждая элементарная площадка создает крутящий момент

$$-ydF = -y\sigma(y)dA(y). \tag{4.32}$$

Таким образом, полный внутренний момент равен

$$\tau_{internal} = -\int_{y_B}^{y_A} y\sigma(y)dA(y) = -\frac{1}{2}Fx. \tag{4.33}$$

Здесь $y_A = L'$ и $y_B = -L$ (рис. 4.34), а член dA содержит в себе член dy (см. выше).

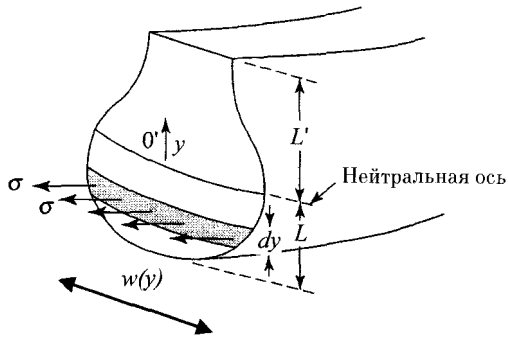


Рис. 4.34. Распределение напряжений в изогнутой балке. Элементарная площадка с координатой $y < 0$ заштрихована. Ее площадь равна $dA = w(y)dy$ [182]

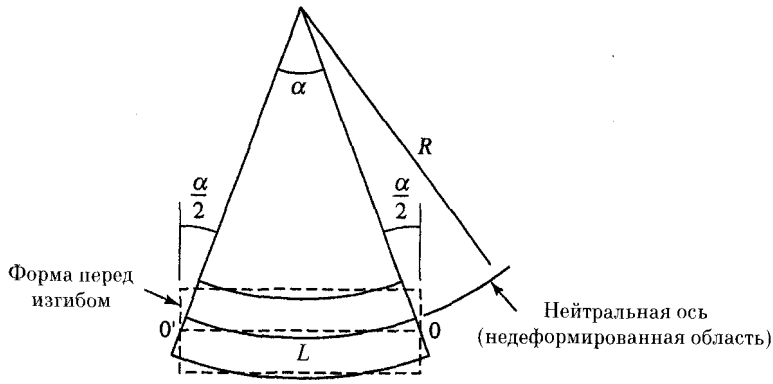


Рис. 4.35. Геометрия изогнутой балки [182]

Теперь очередной вопрос. Как распределено напряжение по поперечному сечению, то есть, каков вид функции $\sigma(y)$? Будем считать, что в первом приближении балка деформируется по дуге окружности радиуса R и угла α. (рис. 4.35 и 4.36). На уровне нейтральной оси $y = 0$, $L = R\alpha$ и $\alpha = L/R$. Если высота балки в направлении оси y равна d и она симметрична, то длина верха изогнутой балки равна $(R - d/2)\alpha$, а длина ее нижней части составляет $(R + d/2)\alpha$. Длина балки на любом уровне определяется формулой

$$L(y) = (R - y)\alpha = (R - y)\frac{L}{R} = \left(1 - \frac{y}{R}\right)L \qquad (4.34)$$

Так что удлинение балки равно $L\,(y) - L = -(y/R)\,L$, а относительная деформация равна

$$\epsilon(y) = -\frac{y}{R}, \tag{4.35}$$

где $1/R$ является кривизной.

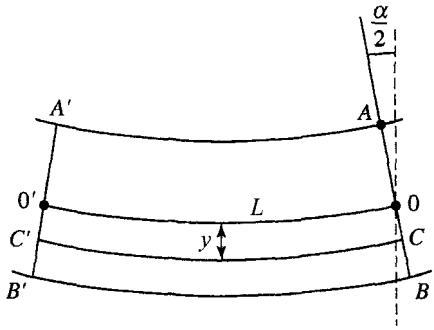


Рис. 4.36. Подробности геометрии изогнутой балки [182]

В гуковском диапазоне деформаций $\sigma = Y\epsilon$, так что для напряжения получаем величину $-Y(y/R)$. С учетом направлений сил, показанных на рисунке 4.34, напряжение положительно для положительных значений y, так что

$$\sigma(y) = Y\frac{y}{R}. \tag{4.36}$$

4.4.1. Изгиб балки (или кости)

Величину внутреннего момента вращения определяем следующим образом:

$$\tau_{\text{internal}} = -\int_{y_B}^{y_A} y\left(Y\frac{y}{R}\right)dA(y) = -\frac{Y}{R}\int_{y_B}^{y_A} y^2 dA(y) = -\frac{1}{2}Fx. \tag{4.37}$$

Здесь $y_A = d/2$ и $y_B = -d/2$ по симметрии.

В формуле (4.37) появился интеграл, который часто встречается в подобных задачах и определяется геометрией однородных деформируемых материалов. Этот интеграл называется *моментной площадью инерции* (*area moment of inertia*) I_A или просто *моментной площадью*:

$$I_A = \int_{y_B}^{y_A} y^2 dA(y). \tag{4.38}$$

Обратите внимание, что это совсем другой «момент», чем рассмотренный ранее момент инерции (3.24). Новый момент суммирует квадраты расстояния от плоскости, а старый — от оси. С помощью моментной площади и определения сгибающего момента M_B, возникающего в результате приложенных сил (при равновесии $M_B = -Fx/2$), (4.37) преобразуется следующим образом:

$$M_B = -\frac{Y}{R} I_A . \tag{4.39}$$

Для кривизны изгиба балки получим уравнение:

$$\frac{1}{|R|} = \frac{|M_B|}{YI_A} . \tag{4.40}$$

Уравнения (4.39) и (4.40) связывают четыре величины: *1*) приложенные силы — через сгибающий момент M_B; *2*) интенсивные свойства материала — через модуль Юнга Y; *3*) деформацию балки (отклик), вызванный приложенными силами — через радиус изгиба R и *4*) геометрию объекта — через моментную площадь I_A.

Для заданных значений M_B и Y и при условии, что моментная площадь I_A большая, изгиб будет небольшим. Напротив, при малой моментной площади балка сильно прогнется. Например, для прямоугольного сечения высотой h и шириной w моментная площадь равна следующей величине:

$$I_A = \int_{-h/2}^{h/2} y^2 (w dy) = \frac{1}{12} w h^3 . \tag{4.41}$$

Здесь мы учли, что $dA = (w)dy$.

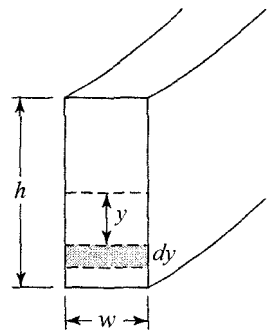


Рис. 4.37. К расчету моментной площади для балки прямоугольного сечения. Одна и та же формула применяется как при $h > w$, так и при $w > h$ [182]

Рассмотрим сечение балки в виде вертикально поставленного прямоугольника 2 см × 6 см (рис. 4.37). В этом расположении w = 2 см и h = 6 см. По формуле (4.41) моментная площадь $I_A = 2$ см $\times (6$ см$)^3/12 = 36$ см^4. Если тот же прямоуголь-

ник повернуть горизонтально (то есть, положить балку на другую грань), то w = 6 см и h = 2 см, так что I_A = 6 см × (2 см)^3/12 = 4 см^4. При одинаковой нагрузке одна и та же балка прогнется в 9 раз меньше, если ее правильно положить! Выстругайте палку из дерева с сечением 2 × 6 (в любых удобных единицах, хоть в миллиметрах) и убедитесь, что любимый студентами «сопромат» (сопротивление материалов) действительно работает!

Моментная площадь I_A будет больше, если масса сосредоточена дальше от нейтральной оси (при этом кривизна будет меньше для заданного изгибающего момента).

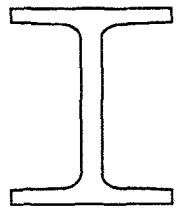


Рис. 4.38. Сечение двутаврового швеллера [182]

Эту особенность изгиба балки иллюстрирует рис. 4.38, где показана двутавровая балка (швеллер), у которой масса сосредоточена на верхнем и нижнем краях, что обеспечивает большую величину моментной площади по сравнению с балкой прямоугольного сечения (например, квадратного) той же площади. Именно удаленные от нейтральной оси части балки обеспечивают ее сопротивление изгибу. Тонкое центральное ребро швеллера снижает ее собственный вес.

Прочность и полость длинных костей

В этом разделе мы увидим, почему длинные кости могут быть пустотелыми (полыми) с существенной экономией массы при незначительной потере прочности. Та масса, которая удалена от нейтральной оси, обеспечивает пустотелой кости необходимую прочность. Такие полые кости обладают достаточной прочностью на изгиб, которая в пересчете на единицу массы больше, чем у полнотелых костей.

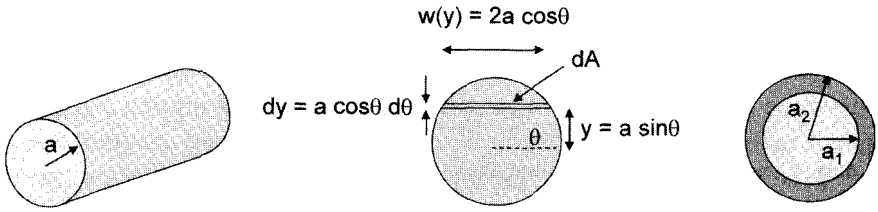
Для полнотелой (без полости) балки круглого сечения радиуса a (рис. 4.39, *а*) моментная площадь задается уравнением (4.38) $I_{A,\,solid} = \int_{-a}^{a} y^2 dA(y)$. На рис. 4.39, *б* видим, что $y = a\sin\theta$, $dy = a\cos\theta d\theta$ и $w(y) = 2a\cos\theta$, так что $dA = 2a^2\cos^2\theta d\theta$. Таким образом,

$$I_{A,\,solid} = \int_{-\pi/2}^{\pi/2} (a\sin\theta)^2 \left(2a^2\cos^2\theta d\theta\right) = 2a^4 \int_{-\pi/2}^{\pi/2} \sin^2\theta\cos^2\theta d\theta = \frac{1}{4}\pi a^4 . \quad (4.42)$$

Здесь мы учли, что $sin^2\theta cos^2\theta = sin^2\theta(1 - sin^2\theta) = sin^2\theta - sin^4\theta$ и что $\int_{-\pi/2}^{\pi/2} sin^2\,\theta d\theta = \frac{\pi}{2}$ и $\int_{-\pi/2}^{\pi/2} sin^4\,\theta d\theta = \frac{3\pi}{8}$. Масса полнотелой балки круглого сечения длины L и плотности ρ определяется формулой $m_{solid} = \rho\pi a^2 L$. С помощью (4.42) получаем, что для пустотелой (*hollow*) балки круглого сечения с радиусами $a_1 < a_2$ (рис. 4.39, *в*) моментная площадь выглядит следующим образом:

$$I_{A,\,hollow} = \frac{\pi\left(a_2^4 - a_1^4\right)}{4}. \tag{4.43}$$

Масса такой балки $m_{hollow} = \rho\pi\left(a_2^2 - a_1^2\right)L$.



а *б* *в*

Рис. 4.39. Полнотелая круглая балка (*а*); расчет моментной площади для полнотелой балки с круглым поперечным сечением (*б*); пустотелая балка (труба) (*в*)

Таблица 4.4. Моментные площади инерции и массы пустотелых и полнотелых балок круглого сечения.

a_1/a_2	$I_{A,hollow}/I_{A,solid}$	m_{hollow}/m_{solid}	$(I_{A,hollow}/m_{hollow})/(I_{A,solid}/m_{solid})$
0	1.0	1.0	1.0
0.2	0.998	0.96	1.04
0.4	0.974	0.84	1.16
0.5	0.937	0.75	1.25
0.6	0.870	0.64	1.36
0.8	0.590	0.36	1.64
0.9	0.344	0.19	1.81

По данным таблицы 4.4 видим, что при $a_1/a_2 = 0.5$ потеряно только 6% прочности на изгиб, однако при этом балка стала легче на 25%. Для балки радиуса a с очень тонкими стенками (т. е., для трубы) с толщиной $w \ll a$ ($a_2 = a$, $a_1 = a - w$) получаем, что $I_{A,\,hollow} = \pi a^3 w$, $m_{hollow} = 2\rho\pi awL$, $I_{A,\,hollow}/m_{hollow} = a^2/2\rho L$. При все

большем истончении стенок трубы, прочность на изгиб единицы ее массы растет, однако существуют ограничения на истончение стенок, поскольку труба может прогнуться слишком сильно (хотя и не сломается). Кроме того, существует такой механизм разрушения, как выпучивание Эйлера (*buckle*), о котором речь пойдет ниже.

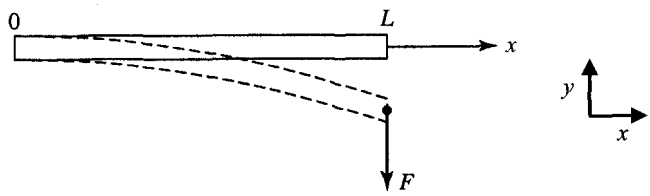


Рис. 4.40. Изгиб кронштейна, нагруженного на одном конце [182]

Изгиб костей и масштабирование

Рассмотрим кронштейн длины L, который прочно закреплен слева и сначала не нагружен на своем правом конце (рис. 4.40). На правый конец кронштейна приложим силу F, направленную вертикально вниз. Насколько сильно отогнется вниз этот конец? К фрагменту кронштейна длины x (считая от правого конца, рис. 4.41 и 4.42) приложен крутящий момент $M_B(x) = F(L - x)$. Около каждой точки (x) кронштейн изогнут с кривизной $1/R$, определяемой уравнением (4.40).

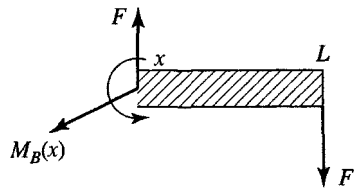


Рис. 4.41. Изгибающий момент в точке (x) горизонтальной оси для нагруженного кронштейна [182]

Локальная кривизна любой кривой (в нашем случае кривизна кронштейна) может быть выражена как $d^2y/dx^2 = -1/R\,(x)$, так что

$$\frac{d^2y}{dx^2} = -\frac{F(L-x)}{YI_A}. \tag{4.44}$$

Решение этого уравнения получается двукратным интегрированием с начальными условиями у стены ($y = 0$, $dy/dx = 0$):

$$y(x) = -\frac{F}{6YI_A}\left((L-x)^3 + L^2(3x - L)\right). \tag{4.45}$$

Подробности решений дифференциальных уравнений даны в приложении «С». Окончательно,

$$y(L) = -\frac{FL^3}{3YI_A}. \tag{4.46}$$

Это решение нам понадобится, когда мы будем рассуждать о масштабировании для метаболизма в главе 6.

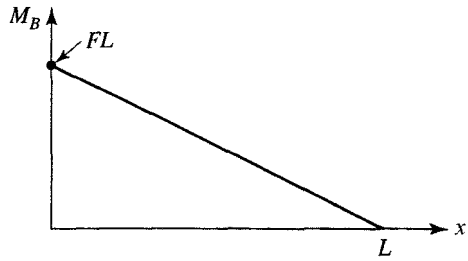


Рис. 4.42. Зависимость момента от длины нагруженного кронштейна. (Из [182])

4.5. ЗАВИСЯЩИЕ ОТ ВРЕМЕНИ ОТКЛОНЕНИЯ ОТ ЭЛАСТИЧНОСТИ: ВЯЗКОЭЛАСТИЧНОСТЬ

До сих пор мы задавались вопросом, насколько велика должна быть сила, чтобы вызвать заданное растяжение кости или сломать ее. Мы никогда не задумывались о том, зависит ли результат от того, быстро или медленно мы прикладываем некоторую силу. За этим вопросом неизбежно встает другой — по сравнению с чем следовало бы оценивать скорость приложения силы? Реакция многих биологических и небиологических материалов зависит от скорости приложения к ним силы. Кроме того, до некоторой степени их реакция зависит от того, что происходило до приложения силы (то есть, от предыстории). Эта очень важная особенность механических свойств тел (их «механического поведения») называется *вязкоэластичностью*. Как правило, твердые и жидкие биологические вещества являются вязкоэластичными. К таким веществам относятся сухожилия, связки, хрящи, кости и слизь. Далее мы научимся моделировать вязкоэластичные свойства различных веществ и увидим, как они влияют на нашу жизнь — например, посредством ушибов и переломов [195, 199].

Идеальное эластическое поведение нам показывает пружина (конечно, только «идеальная», рис. 4.43, *а*). Для такой пружины

$$F(t) = kx(t). \tag{4.47}$$

Теперь здесь F означает прилагаемую силу, а x — ответ пружины, то есть, изменение ее длины (смещение конца пружины). Коэффициент жесткости пружины k есть постоянная величина. Видно, что в каждый момент времени сила

и смещение определяются только тем, что имеет место в этот момент времени (t) и совершенно не зависят от того, что было ранее, т. е. от предыстории.

Идеально вязкое поведение моделируется амортизатором (*dashpot*), показанным на рис. 4.43, *б*). Движение рабочего конца амортизатора x (t) подчиняется следующему уравнению:

$$F(t) = cv(t) = c\frac{dx(t)}{dt}. \qquad (4.48)$$

Видно, что реакция амортизатора (развиваемая сила в ответ на смещение) зависит от скорости. В этом уравнении константа «c» описывает эффективность демпфирования вязкой средой. Ее называют *коэффициентом вязкого демпфирования* и иногда ошибочно обозначают буквой η (путая с коэффициентом вязкости). Идеальный амортизатор моделируют поршнем, перемещающимся в цилиндре, заполненном вязкой жидкостью. Положение смещенного поршня в данный момент зависит от предыстории! Кстати, дверной доводчик является примером почти идеального амортизатора, на котором можно «пощупать» свойства этого любопытного прибора. Коэффициент вязкого демпфирования описывает влияние вязкости на макроскопические свойства механического устройства, связывая силу давления на поршень и скорость его движения в вязкой среде. Коэффициент вязкого демпфирования связан с коэффициентом вязкости η, о котором мы будем говорить в главе 7, и который связывает напряжение сдвига и сдвиговую скорость вязкой жидкости ((7.22) и (7.23)).

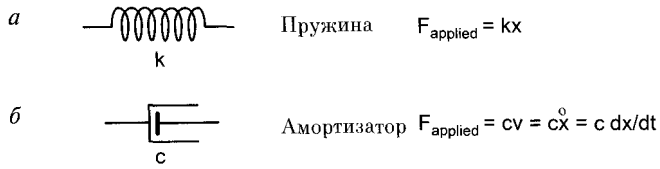


Рис. 4.43. Идеальная пружина (*а*) и идеальный амортизатор (*б*). Эти модели являются элементарными звеньями, из которых выстраиваются реалистичные модели механических свойств биологических материалов

Мы скомбинируем идеальные пружины и амортизаторы с целью создания моделей реальных вязкоэластичных материалов. На таких моделях мы увидим, как эти материалы реагируют на действие сил, которые зависят от времени. Мы изучим как макроскопические свойства объекта (силы и смещения), так и соответствующие микроскопические напряжения и деформации.

Вязкоэластичность проявляет себя тремя способами (рис. 4.44):

1. *Ползучая деформация* (*creep*). Если к физическому телу приложена постоянная сила (или механическое напряжение), то деформация, вызванная этой силой, увеличивается со временем.

2. *Релаксация напряжения* (*stress relaxation*). Если тело деформировано, то вызванная в нем сила (напряжение) со временем уменьшается.
3. *Гистерезис* (*hysteresis*). Если к телу сначала приложили нарастающую силу (напряжение), которую затем сменили убывающей силой, то деформации, вызванные одинаковой по величине силой в первом и втором случаях, не совпадают (цикл нагрузки — разгрузки не является обратимым). При снятии силы тело возвращает только часть энергии, которая была затрачена при приложении силы.

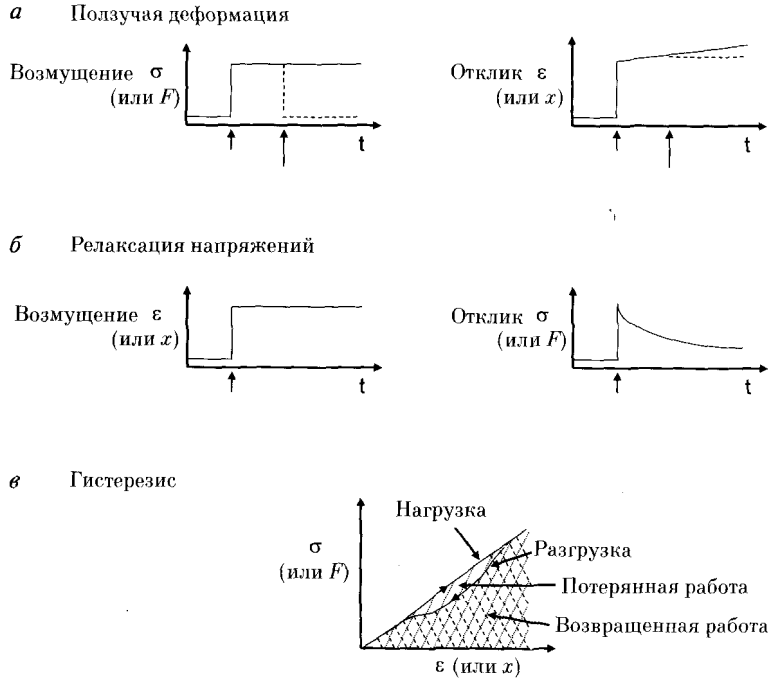


Рис. 4.44. Общие примеры ползучей деформации (*а*), релаксации напряжений (*б*) и гистерезиса (*в*) в вязкоэластичных системах и средах. На (*а*) и (*б*) возмущение (сила, деформация, «стимул») приложено в момент времени, указанный короткой стрелкой. Пунктирная линия на (*а*) показывает вариант снятия нагрузки (момент времени обозначен длинной стрелкой). На панели (*в*) двойная штриховка отмечает величину энергии, сохраняемой при цикле нагрузка — разгрузка (пропорциональна площади), а одинарная штриховка — величину потерянной за один цикл энергии. Более точно: речь идет о работе, совершаемой единицей объема (или над ней) при действии напряжения σ, вызывающего деформацию ϵ — или же (эквивалентно) о работе силы F, вызывающей смещение x

Каждый из указанных эффектов может быть описан в рамках наших моделей при задании напряжения (или силы) в виде следующих функций: ступенчатой Хэвисайда, прямоугольного импульса и синусоидального (гармонического) воз-

мущения, которые показаны на рисунке 4.45. Кроме того, возможны эффекты, не предсказываемые моделями — такие как поломка от износа или от усталости материала, которые случаются после длительной периодической деформации.

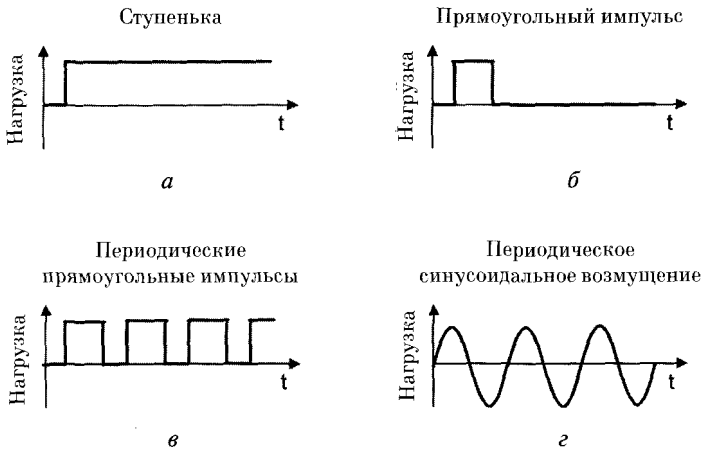


Рис. 4.45. Различные варианты приложения нагрузки: ступенька (*а*), прямоугольный импульс (*б*), периодические прямоугольные импульсы (*в*) и периодическое синусоидальное возмущение (*г*)

Одной из характерных особенностей вязкоэластичности является то, что соответствующие материалы ведут себя по-разному в различных временных границах. Это хорошо видно на примере известного материала *Silly Putty* («веселая шпаклевка»). Если шарик такой шпаклевки ударить о стену, он отскочит как теннисный мячик. Если же его растягивать пальцами, он ведет себя как пластилин. В первом случае шарик ведет себя как упругое тело (время действия силы удара о стенку мало). Во втором случае шарик обнаруживает вязкие свойства (время его растяжения руками велико).

На рисунке 4.46 показано семейство кривых зависимости напряжения от относительной деформации (*strain*) при разных скоростях этой деформации (*НД-кривые*). Если кость деформируется медленнее, в ней развиваются меньшие напряжения при одной и той же деформации. Рисунок 4.47 показывает НД-кривые для большеберцовой кости собаки, снятые до перелома при разной скорости приложения силы. Видно, что если сила растет медленно, то кость деформируется значительно больше, чем в случае быстро нарастающей силы. Иными словами, до перелома в первом случае кость сможет выдержать намного большие деформации, чем во втором случае. На рисунке 4.48 показан гистерезис НД-кривой для кости. На рисунках 4.49 и 4.50 показаны гистерезис и релаксация напряжений для связок, сухожилий, и неактивированных (пассивных) мышц.

На рисунке 4.51 показаны рост напряжения в хряще во время линейно нарастающей деформации и постепенное снижение напряжения после стабилизации деформации на некотором достигнутом уровне (релаксация напряжения). Там же показан механизм (модель), лежащий в основе релаксации напряжения. Этот механизм предполагает истечение (просачивание) жидкости из хрящевой ткани, функционально (физиологически) связанное со смазкой синовиальных суставов (рис. 3.14). Модуль Юнга хряща увеличивается от величины примерно 1 МПа для очень медленно нарастающей нагрузки до приблизительно 500 МПа для быстро растущего механического напряжения. На рисунках 4.52 и 4.53 показаны некоторые механические свойства хряща, измеренные при различных скоростях его деформации. Например, для латерального хряща мыщелка бед-

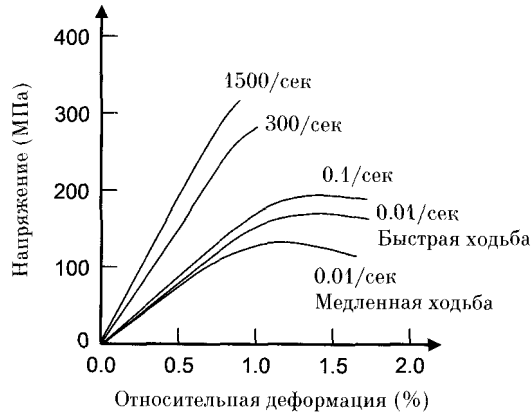


Рис. 4.46. Графики зависимости напряжения растяжения трубчатой кости от относительной деформации (НД-кривые) при разных скоростях деформации. С увеличением скорости растяжения модуль Юнга увеличивается [197, 210, 211]

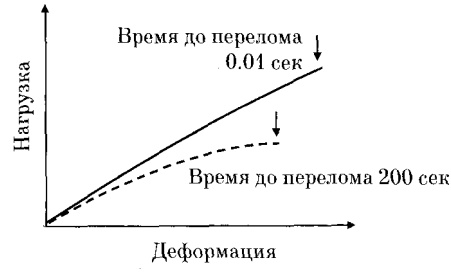


Рис. 4.47. Графики зависимости (относительной) деформации большеберцовой кости собаки от напряжения при разных скоростях увеличения нагрузки. Стрелки показывают точку перелома кости. При больших скоростях нагрузки сила перелома и накопленная до перелома энергия деформации почти удваиваются. На этом графике энергия деформации равна площади под кривой. [188, 229]

ренной кости модуль Юнга составляет ~ 0.70 МПа, а коэффициент Пуассона равен 0.10.

Прежде, чем предложить модели вязкоэластичных материалов, посмотрим, как идеальные пружина и амортизатор (будущие элементы наших моделей) реагируют на столь же идеализированные возмущающие воздействия.

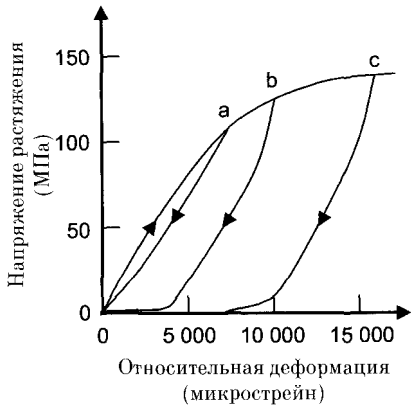


Рис. 4.48. Петли гистерезиса при повторных циклах (*а*, *б*, *в*) нагрузки-разгрузки с постепенным увеличением максимальной нагрузки. Повышение нагрузки ведет к расширению петли гистерезиса. По оси абсцисс отложена относительная деформация в миллионных единицах (микрострейн = microstrain) [184, 191]

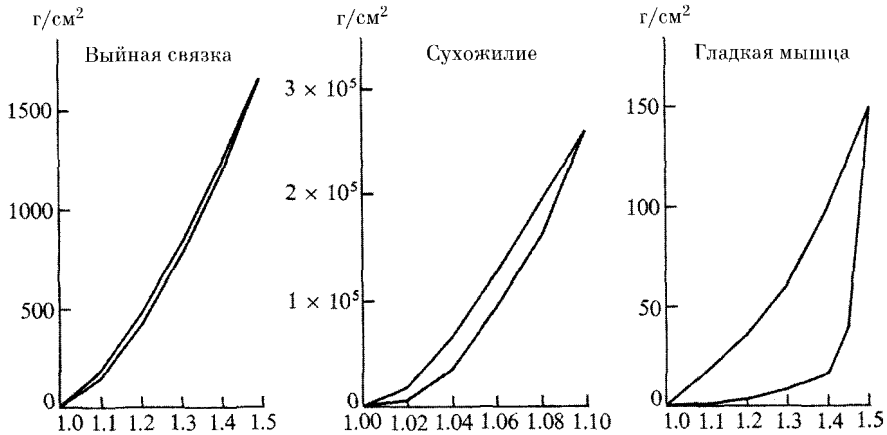


Рис. 4.49. Петля гистерезиса НД-кривых для неваскулярных тканей: выйная связка (коллаген денатурирован нагреванием до 76°С, так что в связке остался практически только эластин) (*а*), сухожилие (в основном коллаген) (*б*) и пассивная гладкая мышца кишечника (*в*). По оси ординат напряжение отложено в единицах г/см². [181, 198]

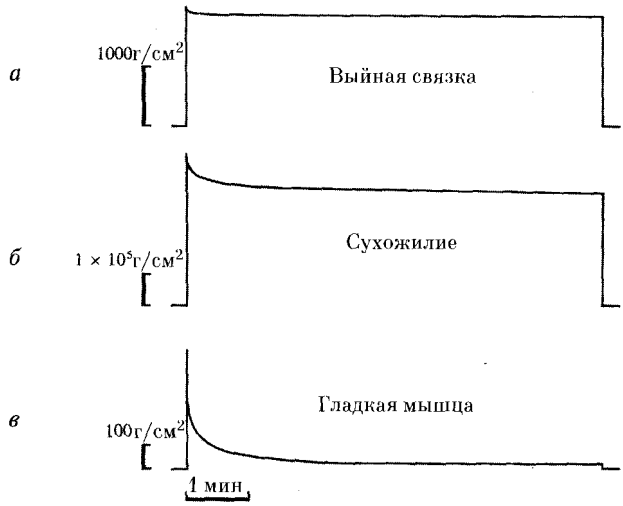


Рис. 4.50. Релаксация напряжения неваскулярной ткани: выйная связка (коллаген денатурирован нагреванием до 76°С, так что в связке остался практически только эластин) (*а*), сухожилие (в основном коллаген, *б*) и пассивная гладкая мышца кишечника (*в*). По оси ординат напряжение отложено в единицах г/см². [181, 198]

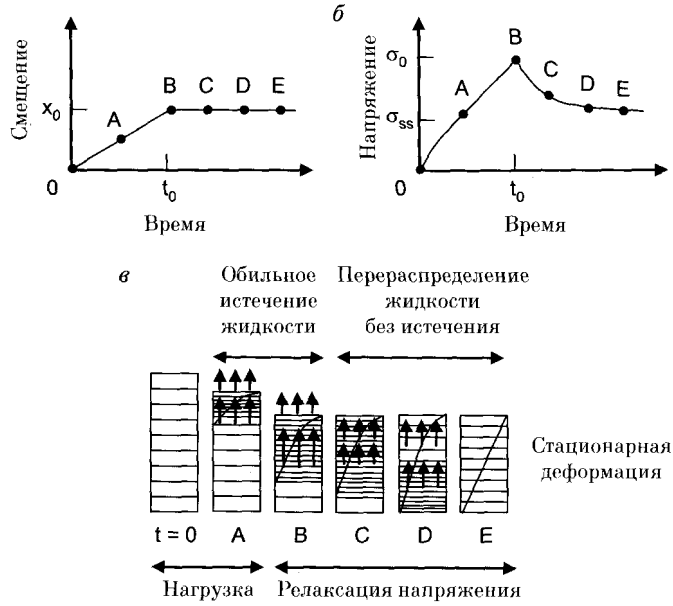


Рис. 4.51. Управляемая линейно нарастающая деформация хряща от нулевого момента времени до t_0 (*а*). Вязкоэластичный отклик напряжения растяжения, начиная с уровня σ_0 (в момент t_0) до стационарного уровня σ_{ss} (*б*). Физическая модель вязкоэластичного хряща, включающая движение интерстициальной жидкости (стрелки) — сначала ее вытекание из хряща наружу и перемещение внутри твердого матрикса, а затем только ее движение внутри этого матрикса. Кроме того, показана деформация матрикса хряща (*в*) [202, 215, 217]

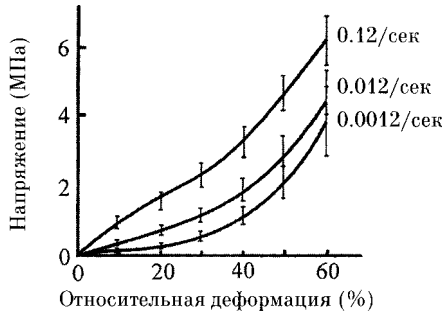


Рис. 4.52. Графики зависимости напряжения растяжения хряща от относительной деформации при разных скоростях деформации [210, 232]

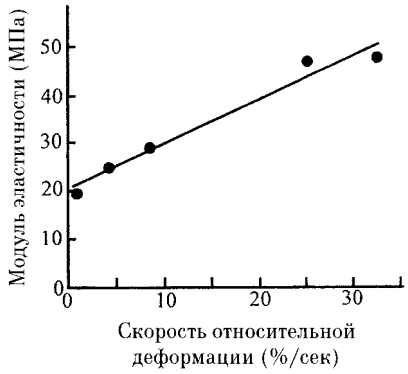


Рис. 4.53. Изменение модуля эластичности от скорости деформации суставного хряща быка [210, 227]

4.5.1. Идеальная пружина

С помощью уравнения (4.47) определим отклик идеальной пружины на приложение силы (или напряжения). Если мы приложим к пружине силу F_0 любой величины, то она вызовет деформацию (отклик), равную $x = F_0/k$. Если сила изменяется со временем как ступенька, то ее обычно используют для изучения ползучей деформации (увеличения деформации при неизменной силе). На рисунке 4.54, *а* видно, что никакого изменения отклика после мгновенного скачка графика вверх не происходит — у идеальной пружины нет ползучей деформации. Свойство идеальности можно показать и другим способом. Если мы мгновенно вызовем деформацию пружины величиной x_0 (или вызовем соответствующую относительную деформацию), которая задается функцией ступеньки $\theta(t)$ (об этой знаменитой θ-функции Хэвисайда мы еще поговорим), то сила натяжения пружины (или ее напряжение) изменится точно таким же ступенчатым

образом (рис. 4.54, *б*). Таким способом проверяют материалы на свойство релаксации напряжения. Как видно из этого рисунка, после растяжения пружины до определенной величины и удержания этой деформации никакой «релаксации» (то есть, ослабления) напряжения не происходит — у идеальной пружины она отсутствует. Ни ползучести, ни релаксации — вот что такое идеальная пружина!

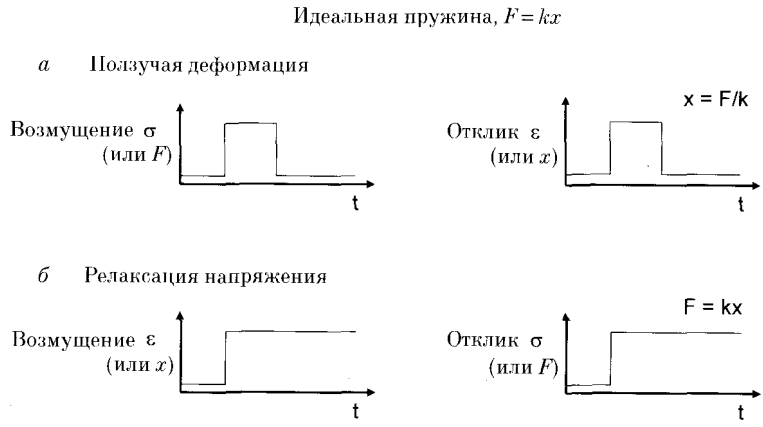


Рис. 4.54. Отклики идеальной пружины на стандартные воздействия

4.5.2. Идеальный амортизатор

Уравнение (4.28) описывает движение идеального амортизатора с константой демпфирования c. Такое уравнение часто используют для описания трения и других способов «растрачивания» (диссипации) энергии. Если мы мгновенно приложим силу F_0 в момент времени $t = 0$, то получим также мгновенное движение амортизатора со скоростью $v = dx/dt = F_0/c$. Как видно на рисунка 4.55, *а*, поршень амортизатора находится в положении $(F_0/c)\ t$. Этот «ползучий» отклик (скорость ненулевая, вот и «ползем») прекращается немедленно, как только мы уберем силу, поскольку $v = \mathrm{d}x/\mathrm{d}t$ тут же становится равной нулю. Попробуем поиграть с амортизатором по-другому. Давайте заставим его мгновенно изменить положение поршня (рис. 4.54, *б*). Иными словами, попробует деформировать амортизатор по закону θ-функции Хэвисайда (ступеньки). Оказывается, для этого следует приложить силу (или, что одно и то же, амортизатор разовьет противодействующую силу), равную дельта-функции Дирака (очень большую и очень краткосрочную — потом рассмотрим эту функцию подробно). Сила, развиваемая амортизатором в рассматриваемом случае, показана на рисунке 4.55, *б*. Удивительно, что сохраняя новое (деформированное) состояние амортизатора, мы получаем нулевую силу — как же это не похоже на пружину!

4.5.3. Простые вязкоэластичные модели

Для математического описания вязкоэластичных материалов обычно используют три модели. Каждая из них своим собственным образом комбинирует идеальные пружины и идеальные амортизаторы (рис. 4.56) [195, 199]. *Звено Максвелла* соединяет пружину и амортизатор последовательно (рис. 4.56, *а*). *Звено Войгта* соединяет их параллельно (рис. 4.56, *б*). Наконец, *звено Кельвина* объединяет последовательно соединенные пружину и амортизатор с параллельной им пружиной (рис. 4.56, *в*). Звено Кельвина называют еще и «*стандартной линейной моделью*» вязкоэластичности. Мы используем термины «*последовательное*» и «*параллельное*» соединения так, как это делают в школьном курсе электричества, соединяя сопротивления и конденсаторы, однако результат в нашем случае получается совсем другой.

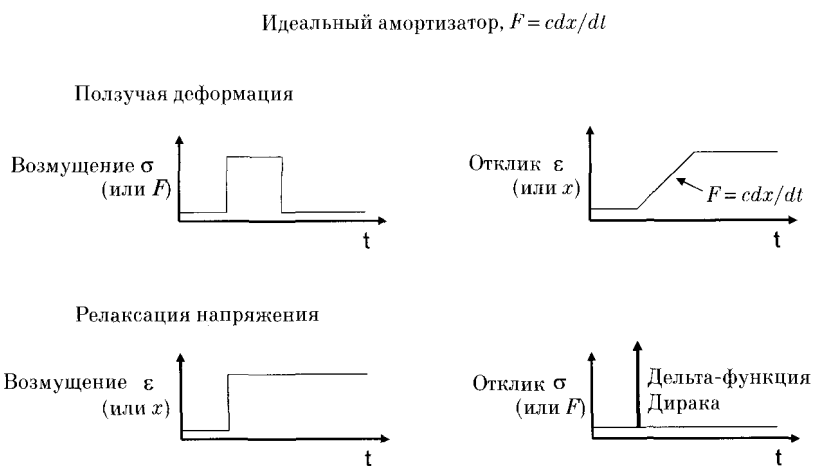


Рис. 4.55. Отклики идеального амортизатора на стандартные воздействия

Модели Максвелла и Войгта являются частным случаем модели Кельвина. Наоборот, модель Кельвина является обобщением обеих упрощенных моделей. Почему бы нам не использовать во всех случаях «умную» модель Кельвина? Иногда эта модель ведет к неоправданным сложностям. Напротив, для многих композитных материалов модель Кельвина является слишком простой, так что приходится выстраивать более сложную модель на базе нескольких звеньев Кельвина.

Что предсказывает каждая из рассмотренных моделей в случае их возмущения силами или деформациями? Для ответа на этот вопрос нам приходится рассчитывать поведение каждого составляющего звена общей модели, а потом получать результирующий отклик, связывая силу F и деформацию x целой системы.

При этом мы выражаем длину каждого объекта x_j^T как сумму равновесной длины x_j^E и отклонения от равновесия (деформации) x_j, так что $x_j^T = x_j^E + x_j$. При описании пружин весьма важно указывать их равновесную длину, поскольку $F = kx = k(x^T - x^E)$.

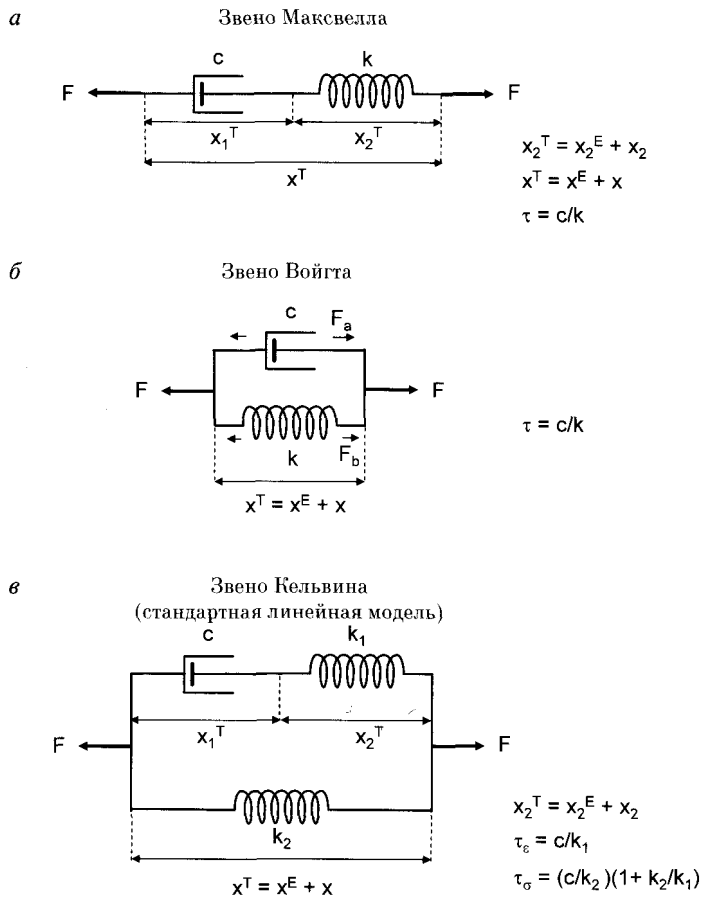


Рис. 4.56. Модели вязкоэластичности Максвелла, Войгта и Кельвина (стандартная линейная модель). Обозначения параметров пружины и амортизатора те же, что и на рис. 4.43 [198]

Модель Максвелла

Сила F, приложенная к звену Максвелла (рис. 4.56, *а*), в равной мере передается как на амортизатор (индекс *1*), так и на пружину (индекс *2*), так что $F = F_1 = F_2$. Для амортизатора получаем:

$$F_1 = F = c\frac{dx_1}{dt}\left(= c\frac{dx_1^T}{dt}\right). \tag{4.49}$$

Аналогично для пружины:

$$F_2 = F = kx_2\left(= k\left(x_2^T - x_2^E\right)\right). \tag{4.50}$$

Полная длина звена Максвелла составляет $x^T = x_1^T + x_2^T$, так что $dx^T / dt = x_1^T / dt + x_2^T / dt$. Поскольку при равновесии длина со временем не изменяется ($dx^E / dt = dx_1^E / dt = dx_2^E / dt = 0$), то получаем:

$$\frac{dx}{dt} = \frac{dx_1}{dt} + \frac{dx_2}{dt}. \tag{4.51}$$

С помощью (4.49) видим, что $dx_1/dt = F/c$. Аналогично из (4.50) имеем $x_2 = F/k$. Беря первую производную от этого соотношения, получаем: $dx_2/dt = (dF/dt)/k$. Наконец, с помощью (4.51) приходим к уравнению:

$$\frac{dx}{dt} = \frac{F}{c} + \frac{dF / dt}{k}. \tag{4.52}$$

Это искомое уравнение связывает деформацию $x(t)$ звена Максвелла при действии на него силы $F(t)$.

Чтобы протестировать ползучую деформацию звена Максвелла, приложим к нему постоянную силу F_0 в момент времени $t = 0$. На рисунке 4.55 видно, что амортизатор не может мгновенно изменить свою координату, так что в нулевой момент времени (но сразу после приложения силы) $x_1^T = 0$. Напротив, пружина мгновенно займет новое положение $x_2 = \mathrm{F}_0/k$, так что в нулевой момент времени после приложения ступенчатой силы получаем начальное условие $x(0) = F(0)/k$. Это верно и для последующего анализа релаксации напряжения. Для рассматриваемого случая уточняем: $x(t = 0) = F_0/k$.

Возмущающую силу можно записать в виде $F(t) = F_0\theta(t)$, где $\theta(t)$ называется ступенчатой функцией Хэвисайда (рис. 4.57, а), о которой мы уже кое-что говорили. Эту функцию можно задать следующим образом:

$$\theta(t) = 0 \text{ для } t < 0;\ \theta(t) = 0.5 \text{ для } t = 0;\ \theta(t) = 1 \text{ для } t > 0. \tag{4.53}$$

Между обеими фундаментальными функциями существует тесная связь. Оказывается, что производная ступеньки Хэвисайда $\theta(t)/\mathrm{d}t$ равна дельта-функции Дирака $\delta(t)$, которая равна нулю везде, кроме точки $t = 0$, где дельта-функция устремляется в бесконечность — однако в жестких рамках: интеграл дельта-функции по времени (площадь под графиком этой функции) равен 1. Существует много способов приблизить дельта функцию «обычными» зависимостями. Например, зададим ее следующим образом:

$$\delta(t) = 0 \text{ для } t < -T/2;\ \delta(t) = 1/\mathrm{T} \text{ для } -T/2 < t < T/2;\ \delta(t) = 0 \text{ для } t > T/2. \tag{4.54}$$

При этом будем считать, что $T \to 0$.

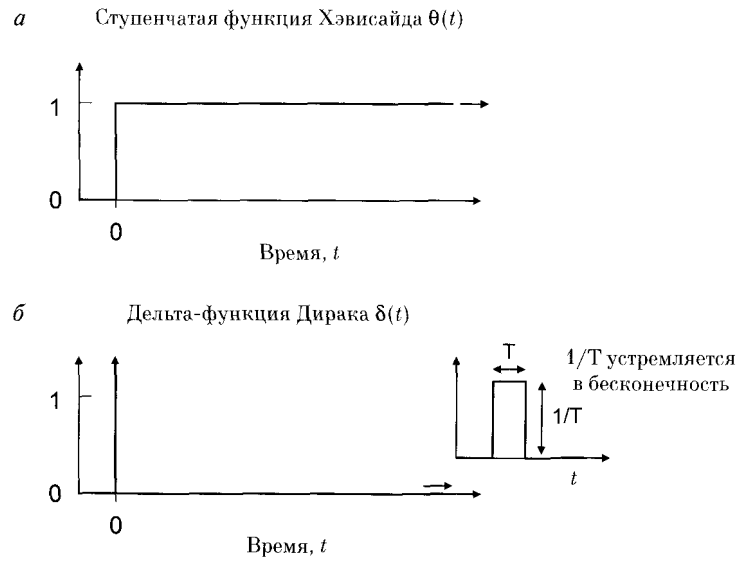


Рис. 4.57. Тета-функция (ступенька) Хэвисайда $\theta(t)$ (*а*) и дельта-функция Дирака $\delta(t)$ (*б*). Площадь под графиком дельта-функции равна 1, поскольку при устремлении ширины прямоугольника к нулю ($T \to 0$) его высота стремится к бесконечности $1/T \to \infty$. Если эти функции «проснутся» не в момент времени $t = 0$, а в другой момент времени (например, в момент t_0), то их записывают как $\theta(t - t_0)$ и $\delta(t - t_0)$, соответственно

Теперь перейдем к анализу релаксации напряжения. Как обычно, зададим деформацию звена Максвелла ступенькой Хэвисайда. Другими словами, в момент времени $t = 0$ деформация звена изменилась от нуля до x_0. Это условие запишем как $x(t) = x_0\theta(t)$. На амортизаторе после мгновенного выброса силы (рис. 4.55) сила снова станет равной нулю, так что $F_1^T = 0$. Далее сами решите дифференциальные уравнения и убедитесь, что отклик звена Максвелла на скачок силы $F(t) = F_0\theta(t)$ выглядит следующим образом:

$$x(t) = F_0\left(\frac{1}{k} + \frac{t}{c}\right)\theta(t). \tag{4.55}$$

Аналогично, отклик этого звена на скачок деформации $x(t) = x_0\theta(t)$ равен:

$$F(t) = kx_0\exp(-(k/c)\,t\theta(t)). \tag{4.56}$$

Справедливость этих решений можно проверить, подставив их в уравнение 4.52 (см. также приложение В). Они представлены графически на рисунках 4.58, *а* и 4.59, *а*. На этих графиках мы возмущали звено не одной, а двумя ступенчатыми функциями: сначала прилагали (например, силу F) в момент времени $t = 0$, а затем также скачкообразно возвращали ее к нулю в момент времени $t = T$ (то есть, воздействовали на звено противоположной по знаку ступенькой). Такое составное воздействие можно записать как $F(t) = F(\theta(t) - \theta(t - T))$.

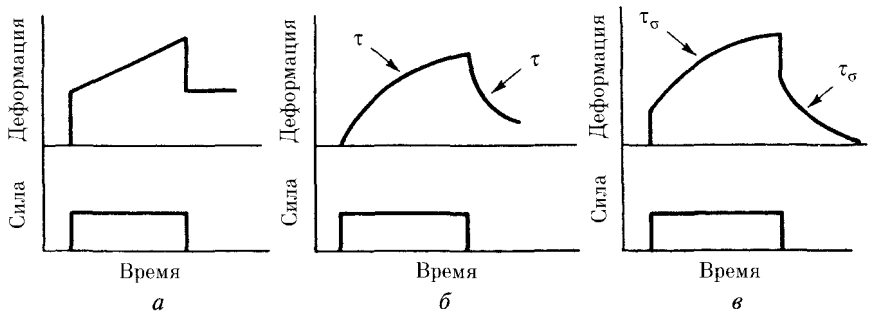


Рис. 4.58. Тест на ползучую деформацию для моделей вязкоэластичности Максвелла (*а*), Войгта (*б*) и Кельвина (стандартная линейная модель, *в*). Возмущающую силу моделировали прямоугольным импульсом. Показаны характерные постоянные времени ползучей деформации [198]

В тесте на ползучую деформацию мы получили мгновенный «пружинный» ответ (то есть, деформация изменилась скачкообразно). После этого деформация начала расти («ползти») постепенно — заработал амортизатор. Как только силу скачком убрали, деформация «пружинно» (скачком) уменьшилась (амплитуда скачка одинакова при подаче и снятии силы), после чего звено замерло в новом положении. Таким образом, мы видим простую линейную комбинацию откликов тех элементов, из которых составлено звено Максвелла (рис. 4.54 и 4.55).

В тесте на релаксацию напряжения звено Максвелла подвергается скачкообразной (ступенчатой) деформации. При этом звено немедленно реагирует силой из-за растяжения пружины, после чего сила падает по экспоненте как $\exp(-t/\tau)$ из-за движения амортизатора. Параметр $\tau = c/k$ называется постоянной времени (релаксации напряжения) и измеряется в секундах. Видно, что в рассмотренном случае реакция звена Максвелла на деформацию не является всего лишь линейной комбинацией откликов составляющих его элементов.

Модель Войгта

Структура звена Войгта (рис. 4.56) столь же проста, как и звена Максвелла, однако теперь пружина и амортизатор соединены параллельно. Результирующая сила равна сумме сил каждого элемента: $F = F_1 + F_2$. Деформация всего звена

идентична деформации каждого составляющего элемента: $x = x_1 = x_2$. Учитывая, что $F_1 = cdx_1/dt = cdx/dt$ и $F_2 = kx_2 = kx$, получаем:

$$F = c\frac{dx}{dt} + kx. \tag{4.57}$$

Начальные условия задают как $x(t = 0) = 0$ для любой мгновенно приложенной силы, поскольку амортизатор «не позволяет» немедленных деформаций.

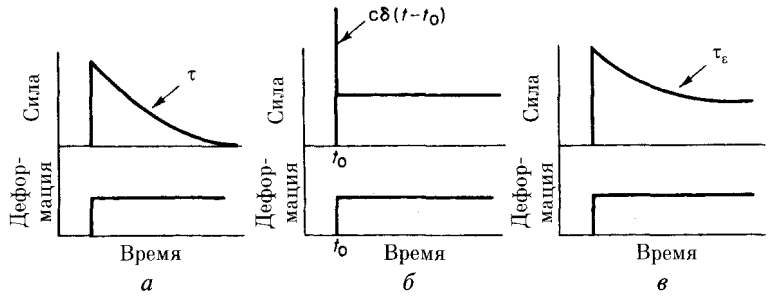


Рис. 4.59. Тест на релаксацию напряжения для моделей вязкоэластичности Максвелла (*а*), Войгта (*б*) и Кельвина (стандартная линейная модель, *в*). Возмущающую деформацию моделировали прямоугольным импульсом. Показаны характерные постоянные времени релаксации напряжения [198]

Отклик звена Войгта на скачок силы $F(t) = F_0\theta(t)$ равен:

$$x(t) = \frac{F_0}{k}(1 - exp(-(k/c)t))\theta(t). \tag{4.58}$$

Аналогично, отклик на скачок деформации $x(t) = x_0\theta(t)$ равен:

$$F(t) = cx_0\delta(t) + kx_0\theta(t). \tag{4.59}$$

Как и в предыдущем случае, справедливость этих решений можно проверить подстановкой в уравнение (4.57). Кроме того, загляните в приложение «С». Графики функций (4.58) и (4.59) изображены на рисунках 4.58, *б* и 4.59, *б*.

Тест на ползучую деформацию выявляет растущую (замедляясь и до определенного предела) деформацию, описываемую формулой $1 - exp(-t/\tau)$. Видно, что этот результат качественно отличается от аналогичного решения для звена Максвелла.

В тесте на релаксацию получается силовой ответ в виде дельта-функции Дирака (также как и на одиночном амортизаторе), после чего сила переходит на стационарный уровень, определяемый свойством пружины. Здесь мы также видим качественные отличия от звена Максвелла.

Модель Кельвина (стандартная линейная модель)

Универсальная (стандартная) модель Кельвина построена из трех элементов: двух пружин с жесткостями k_1 (в последовательной связке с амортизатором, верхняя на рисунке) и k_2 (параллельная связке пружина–амортизатор), а также из амортизатора (рис. 4.56, *в*).

Длина амортизатора $x_1^T = x_1^E + x_1$, а длина верхней (первой) пружины составляет $x_2^T = x_2^E + x_2$. Таким образом, суммарная длина звена Кельвина определяется следующим выражением:

$$x^T = x_1^T + x_2^T. \tag{4.60}$$

Эта длина равна длине нижней (второй) пружины. Как и в звене Максвелла, одна и та же сила действует на элементы последовательной связки верхней пружины и амортизатора:

$$F_a = c\frac{dx_1}{dt} = k_1 x_2. \tag{4.61}$$

В параллельной пружине развивается сила

$$F_b = k_2 x. \tag{4.62}$$

Полная сила звена Кельвина равна сумме этих сил:

$$F = F_a + F_b. \tag{4.63}$$

Наша задача — получить уравнение, содержащее только F, dF/dt, x и dx/dt. Учитывая (4.61), получаем $dx_1/dt = F_a/c$ и $x_2 = F_a/k_1$. Продифференцировав второе из этих уравнений, получим $dx_2/dt = (dF_a/dt)/k_1$. Учитывая, что $dx_i^E/dt = 0$, дифференцирование уравнения (4.60) приводит к следующему уравнению:

$$\frac{dx}{dt} = \frac{dx_1}{dt} + \frac{dx_2}{dt} = \frac{F_a}{c} + \frac{dF_a/dt}{k_1}. \tag{4.64}$$

С помощью (4.62) и (4.63) получим: $F_a = F - F_b = F - k_2 x$. Первая производная от этого выражения равна $dF_a/dt = dF/dt - k_2 dx/dt$. С учетом (4.64) получим:

$$\frac{dx}{dt} = \frac{F - k_2 x}{c} + \frac{1}{k_1}\left(\frac{dF}{dt} - k_2\frac{dx}{dt}\right). \tag{4.65}$$

Собирая подобные члены (силы и деформации) в разных частях уравнения, имеем:

$$F + \frac{c}{k_1}\frac{dF}{dt} = k_2 x + c\left(1 + \frac{k_2}{k_1}\right)\frac{dx}{dt}. \tag{4.66}$$

Заметим, что второе слагаемое в левой части уравнения отсутствует в модели Войгта, а первый член в правой части не представлен в модели Максвелла. Вынося за скобки коэффициент k_2 в правой части, получим:

$$F + \frac{c}{k_1}\frac{dF}{dt} = k_2\left[x + \frac{c}{k_2}c\left(1 + \frac{k_2}{k_1}\right)\frac{dx}{dt}\right]. \tag{4.67}$$

Обозначив как постоянные времени выражения $\tau_\epsilon = c/k_1$ и $\tau_\sigma = (c/k_2)(1+k_2/k_1) = c(1/k_1 + 1/k_2)$, получим:

$$F + \tau_\epsilon\frac{dF}{dt} = k_2\left[x + \tau_\sigma\frac{dx}{dt}\right]. \tag{4.68}$$

Это уравнение говорит о том, что силовой член (слева) релаксирует (плавно выходит на новый уровень) с постоянной времени τ_ϵ, а деформационный член — с постоянной τ_σ.

Это становится очевидным, если решить уравнение релаксации $Q + \tau dQ/dt = 0$. Решение этого простейшего уравнения следующее: $Q(t) = Q(0)exp(-t/\tau)$. Для внезапно приложенных сил и деформаций начальное условие модели Кельвина следующие: $\tau_\epsilon F(0) = k_2\tau_\sigma x(0)$.

Отклик звена Кельвина на приложенную силу $F(t) = F_0\theta(t)$ следующий:

$$x(t) = \frac{F_0}{k_2}\left[1 - \left(1 - \frac{\tau_\epsilon}{\tau_\sigma}\right)exp\left(-t/\tau_\sigma\right)\right]\theta(t). \tag{4.69}$$

Аналогично, отклик на скачок деформации $x(t) = x_0\theta(t)$ равен:

$$F(t) = k_2x_0\left[1 - \left(1 - \frac{\tau_\sigma}{\tau_\epsilon}\right)exp\left(-t/\tau_\epsilon\right)\right]\theta(t). \tag{4.70}$$

Как обычно, справедливость представленных решений проверяем подстановкой в уравнение (4.68). Опять-таки, загляните в приложение «С». Графики полученных решений показаны на рисунках 4.58, *в* и 4.59, *в*.

Тестируя звено Кельвина на ползучую деформацию, получим, что скачкообразная сила вызовет немедленную деформацию из-за работы пружины k_1, после чего деформация станет развиваться плавно в релаксационном режиме, описываемом кривой $1 - exp\,(-t/\tau_\sigma)$, которая отражает работу амортизатора. После снятия силы, напряжение звена спадает экспоненциально по закону $exp\,(-t/\tau_\sigma)$.

В аналогичном эксперименте по релаксации напряжения скачкообразная деформация вызовет мгновенный (ограниченный по амплитуде) скачок силы, после чего сила релаксирует по экспоненте $exp\,(-t/\tau_\varepsilon)$ до постоянного уровня.

Таким образом, поведение звена Кельвина включает в себя черты, характерные как для звена Максвелла, так и для звена Войгта. Звено Кельвина исправляет

существенные недостатки более простых звеньев Максвелла и Войгта, такие как нереалистический отклик в виде дельта-функции Дирака в тесте на релаксацию напряжения звена Войгта.

4.6. ВЯЗКОЭЛАСТИЧНОСТЬ КОСТЕЙ

Напряжение в кости зависит не только от текущего уровня относительной деформации, но и от того, как эта деформация развивалась (то есть, от предыстории). На рис. 4.46 показано, что для заданного уровня деформации, развиваемые напряжения будут тем больше, чем быстрее кость была деформировано. Аналогичным образом, уровень деформации в костях зависит не только от текущей величины напряжения, но и от того, насколько быстро это напряжение вызывалось внешней силой. На рисунке 4.47 показано, что при заданной силе деформация будет меньше, если силу приложить быстро.

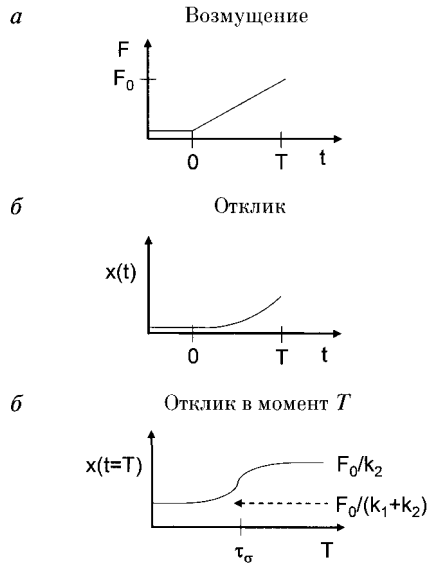


Рис. 4.60. Деформация (*б*), возникающая в ответ на линейно нарастающую силу (*а*). На графике (*в*) нарисована зависимость величины деформации в конце действия силы (когда она максимальна) от длительности воздействия T. На оси абсцисс показана характерная постоянная времени напряжения τ_σ.

Этот пример мы рассмотрим подробнее с помощью модели Кельвина. Теперь мы приложим другую возмущающую силу (не ступеньку). Пусть прилагаемая сила растет линейно от нуля до F_0 за время T. График этой силы показан на рисунке 4.60. Ее формула $F = F_0 \times (t/T)$ верна для периода времени от $t = 0$

до $t = T$. Сначала мы получим закон изменения деформации от времени $x(t)$ и величину деформации в момент времени $t = T$ — то есть, величину $x(T)$. Далее мы посмотрим, как эта величина зависит от параметра T (от длительности приложения силы).

Поскольку $dF/dt = F_0/T$, то с помощью (4.68) получим:

$$k_2\left(x + \tau_\sigma \frac{dx}{dt}\right) = F + \tau_\varepsilon \frac{dF}{dt} = F_0 \frac{t}{T} + \tau_\varepsilon \frac{F_0}{T} \tag{4.71}$$

или

$$x + \tau_\sigma \frac{dx}{dt} = \frac{F_0}{k_2 T} t + \frac{\tau_\varepsilon F_0}{k_2 T}. \tag{4.72}$$

Здесь мы учли, что $x(t = 0) = 0$.

Мы получили уравнения следующего вида:

$$x + a\frac{dx}{dt} = bt + e. \tag{4.73}$$

Решением этого линейного уравнения первого порядка является функция:

$$x(t) = bt + (e - ab)(1 - exp(-t/a)). \tag{4.74}$$

Можно убедиться в том, что условие $x(t = 0) = 0$ выполняется. Правильность решения можно проверить с помощью его подстановки в уравнение (4.72). При этом мы получим значения констант a, b и e. Окончательно (см. приложение «С»), получим:

$$x(t) = \frac{F_0}{k_2 T} t - \frac{cF_0}{k_2^2 T}\left(1 - exp(-t/\tau_\sigma)\right). \tag{4.75}$$

Разумеется, это решение справедливо только в том промежутке времени ($0 < t < T$), для которого мы его и решали. Указанное решение подробно разбирается в задаче 4.35. Его график показан на рисунке 4.60, *б*. Для малых времен ($t \ll \tau_\sigma$) формулу (4.75) можно упростить: $x(t) \approx F_0(t/T)/(k_1 + k_2)$.

В конце линейно нарастающей силы получим:

$$x(t = T) = \frac{F_0}{k_2} - \frac{cF_0}{k_2^2 T}\left(1 - exp(-T/\tau_\sigma)\right). \tag{4.76}$$

На рисунке 4.60 это решение представлено как функция длительности воздействия T. Теперь мы понимаем смысл фразы «быстрое» или «медленное» приложение силы — величиной сравнения является постоянная времени τ_σ. В предельных случаях получим:

$$x(T) = \frac{F_0}{k_1 + k_2} \text{ при } T \ll \tau_\sigma \text{ и } x(T) = \frac{F_0}{k_2} \text{ при } T \gg \tau_\sigma. \tag{4.77}$$

Этот результат соответствует опытным наблюдениям о том, что быстро приложенная нагрузка вызывает меньшие деформации (рис. 4.47 для кости). Точное значение термина «быстрый» или «медленный» в данном случае означает сравнение с характеристической постоянной времени τ_σ. Аналогичным образом можно смоделировать опыт по релаксации напряжения (в котором возмущающая деформация растет линейно со временем в течение промежутка времени T). В этом рассуждении роль характерной величины времени возьмет на себя параметр τ_ϵ (задача 4.38).

4.7. ПЕРЕЛОМЫ КОСТЕЙ

Кости скелета выполняют несколько важных функций и отличаются особыми свойствами. Мышцы поворачивают кости в суставах. В отличие от костей, которые достаточно жесткие и выдерживают большие напряжения, мышцы не могут развить опасных для костей сил, так что сокращение мышц их не деформирует. Если кости жесткие (их эластичность мала), то перед переломом они способны накопить только относительно небольшое количество энергии деформации (см. ниже). Напротив, эластичные кости более устойчивы к переломам (они еще и более легкие, что снижает энергетические затраты организма на движение), однако для мышц эластичная кость не является идеальным партнером. Для костей природа выбрала разумный компромисс между жесткостью и эластичностью. Например, у детей жесткость бедренной кости составляет только 2/3 жесткости аналогичной кости взрослого человека. Соответственно, для перелома этой кости у ребенка требуется на 50% больше энергии (ребенок лучше защищен от травм, чем взрослый организм). Напротив, кости внутреннего уха должны быть очень жесткими, чтобы эффективно передавать звуковые волны. При этом нагрузка на них нулевая, так что их незачем защищать от перелома.

Нашей следующей темой будет *работа перелома* W_F, равная той энергии, которую надо затратить, чтобы сломать кость. Обычно приводят значение работы (Дж) на единицу площади поперечного сечения ломаемого образца ($м^2$). Эту работу можно вычислить как энергию деформации, запасенную в образце до перелома. Такие вычисления мы проводили в начале этой главы с помощью кривых зависимости напряжения от относительной деформации. Материалы с большей величиной работы перелома называют прочными и стойкими (*tough*), а материалы с меньшей величиной — хрупкими (рис. 4.16). Типичными величинами являются 1–10 $Дж/м^2$ для стекла, ~1000 $Дж/м^2$ для нейлона, ~10000 $Дж/м^2$ для дерева и 10^5–10^6 $Дж/м^2$ для костей. Материалы одинаковой прочности по параметру ППР (предельная прочность на растяжение, UTS) обладают большей стойкостью к перелому (то есть, требуют затратить на перелом большую энергию), если они менее жесткие (с меньшим модулем Юнга). Действительно, в линейном приближении зависимости напряжения от деформации, энергия деформации в единице объема равна $PE/V = \sigma^2/2Y = (UTS=ППР)^2/2Y$ (4.17). Напомним, что PE обозначает потенциальную энергию (*potential energy*).

Таблица 4.5. Физические свойства костей различных типов [189, 212].

Свойство	Бедренная кость	Олений рог	Булла[a]
Модуль Юнга Y (ГПа)	13.5	7.4	31.3
Предельное напряжение изгиба (ПНИ = UBS), ГПа	247	179	33
Работа по перелому W_F, (Дж/м^2)	1710	6190	200
Плотность (г/см^3)	2.06	1.86	2.47

[a](*bulla*, «пузырь»)– часть височной кости, окружающей слуховой канал
[a] (*bulla*, «пузырь»)– часть височной кости, окружающей слуховой канал

Таблица 4.5 показывает, что механические свойства различных костей (бедренной, роговой и слуховой) резко отличаются даже при их сходной плотности. Бедренная кость поддерживает тело при движении. Она должна быть жесткой (большой модуль Юнга Y), прочной (большая величина UBS = ПНИ = предельное напряжение изгиба) и стойкой (большая величина работы перелома W_F). Оленьи рога должны быть весьма стойкими с очень большой работой перелома, чтобы предотвратить перелом во время брачных битв. Они действительно более стойкие, чем бедренные кости, однако им нет необходимости быть жесткими или прочными. Напротив, булла слухового канала окружает среднее и внутренне ухо. Она должна защищать слуховой аппарат от внешних звуков (звук должен попадать в ухо только по звуковому каналу). Эта особенность позволяет различать время прихода звуковой волны в правое и левое ухо, что лежит в основе распознавания направления звуковой волны. Акустическая фильтрация паразитных и информационных звуковых волн достигается увеличением модулем Юнга буллы относительно значения этого модуля для воды (глава 10). Действительно, модуль Юнга буллы необычайно высок. В то же время, булла и другие слуховые кости не обязаны быть прочными. Если эти кости сломаются, человек станет глухим.

4.7.1. Виды внезапного перелома костей

Вернемся к примеру, который мы обсуждали в начале этой главы. Мы рассматривали величину сокращения бедренной кости при UCS (ПНС, предельное напряжение сжатия) = 170 МПа = 170 Н/мм^2. Если кость не нагружена, то ее длина составляет L_0 = 0.5 м = 500 мм, а площадь поперечного сечения A = 370 мм^2. ПНС будет достигнуто при силе (170 Н/мм^2)(370 мм^2) = 56000 Н ~ 6 тонн на одну кость. Для человека весом 70 кГ (700 Н) эта сила превосходит собственный вес в 80 раз. Поскольку при ходьбе бедренная и тазобедренная кости испытывают нагрузку примерно в два раза превышающую вес тела, которая во время бега увеличивается еще в 2 раза, мы понимаем, что Создатель постарал-

ся на славу и не пожалел запаса прочности для бедренных костей. Жаль, что Ахиллово сухожилие, которое подвергается большим нагрузкам во время бега, не сделано столь же прочным, как и длинные кости!

Потенциальная энергия, которая выделяется при падении на пол из вертикального положения, составляет $m_b g\,(\Delta h_{CM})$. У человека ростом 1.8 м и массой 70 кг центр масс (СМ) располагается на высоте 0.9 м над уровнем пола. При падении высота центра масс уменьшается до 0.1 м, так что выделившаяся потенциальная энергия составляет $m_b g\,(\Delta h_{CM})$ = (70 кг)(9.8 м/сек^2)(0.8 м) ≈ 550 Дж.

Сколько энергии аккумулируют кости при таком падении? Рассмотрим самую большую кость — бедренную. Воспользуемся уравнением (4.17) с величинами L_0 = 0.5 м = 500 мм и A = 330 мм^2 (так что V = 165000 мм^3) и Y = 17900 МПа = = 17900 Н/мм^2. Оценим величину механического напряжения двумя предельными числами: UTS (ППР) = 122 МПа = 122 Н/мм^2 и UBS (ПНИ, предельное напряжение изгиба, см. ниже) = 170 МПа = 170 Н/мм^2 (Табл. 4.6). Соответственно, получаем:

$$\mathrm{PE} = \frac{(\mathrm{UTS})}{2Y}V = \frac{\left(122\ \text{Н/мм}^2\right)^2}{2\times 17900\ \text{Н/мм}^2}\ 165000\ \text{мм}^3 \simeq 69\ \text{Дж}. \qquad (4.78)$$

$$\mathrm{PE} = \frac{(\mathrm{UBS})}{2Y}V = \frac{\left(170\ \text{Н/мм}^2\right)^2}{2\times 17900\ \text{Н/мм}^2}\ 165000\ \text{мм}^3 \simeq 133\ \text{Дж}. \qquad (4.79)$$

Мы должны учесть, что энергия, которая идет на перелом кости, является лишь некоторой разумной частью от той кинетической энергии, которое тело набрало непосредственно перед падением. Если эта энергия распределилась между несколькими длинными костями, то полученные выше величины окажутся достаточными для быстрого («внезапного») перелома. Как мы знаем из жизненного опыта, падание приводит к перелому костей относительно редко. Дело в том, что выделяемая потенциальная энергия поглощается сжимающимися мышцами и деформирующимися мягкими тканями. Силы, перпендикулярные коже, мышцам, жиру и одежде поглощают энергию при сжатии и передают волны механического напряжения по телу. Фасции, сухожилия, связки, суставные сумки и сократившиеся мышцы «обволакивают» кости и защищают их от изгиба, принимая на себя часть растягивающей нагрузки и поглощая энергию при растяжении. У пожилых людей кости ломаются чаще, поскольку они менее прочные (из-за *остеопороза*, т. е. из-за разрежения костей, рис. 4.19). Кроме того, их мягкие ткани хуже поглощают энергию деформации, так что при ударе бо́льшая доля энергии перейдет к костям (которые еще и менее прочные).

Виды переломов костей определяются величиной приложенных сил и их направлением. Кости наиболее прочны при сжатии (компрессии), менее выносливы при растяжении и наиболее слабые при сдвиге. При некоторых ва-

риантах нагрузки на кость локально действуют растягивающие и сдвигающие силы, а при других — силы сжатия и растяжения. Как правило, кости ломаются при сдвиге (изгибе) или при растяжении, но не при сжатии, поскольку UTS (ППР) < UCS (ПНС). На рисунке 4.61 показано образование трещин при изгибе и скручивании длинных костей. При изгибе одна сторона кости сжимается, а другая растягивается. Из-за того, что UTS (ППР) < UCS (ПНС), разрушение начинается на стороне растяжения. Кроме того, в кости развиваются сдвиговые напряжения под углом 45° к оси нагрузки, причем сила сдвига больше на левой стороне (рис. 4.61), так что разлом распространяется перпендикулярно оси кости. На стороне сжатия, напряжение сдвига (под углом 45°) довольно велико, а напряжение сжатия меньше UCS (ПНС), так что трещины развиваются по двум направлениям (каждое под углом 45°), образуя «бабочку», показанную на рисунке 4.61. При скручивании, напряжение растяжения образует спиральную трещину, обвивающую кость, которая ломается в тот момент, когда концы этой спиральной трещины соединятся с общей продольной фиссурой [210].

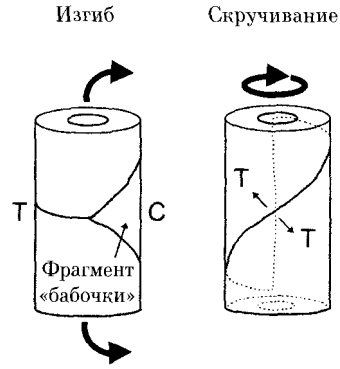


Рис. 4.61. Распространение трещины по кости при изгибе и скручивании. *T* означает растяжение, а *C* — сжатие

Прямой перелом кости может возникнуть в результате направленного удара по окружающим кость мягким тканям или непосредственно по кости при пулевом ранении. При этом кость ломается на две части (без осколков) при относительно малой энергии. Такой прямой перелом называется *поперечным*. При осколочном ранении кость дробится на несколько частей (*оскольчатый перелом*, рис 4.62, 4.63). При этом энергия, затраченная на перелом, значительно выше, чем в первом случае [179, 208, 218]. При ненаправленных ударах (например, при падении на лыжах) образуются *непрямые переломы* разных типов: *спиральные*, *косые*, поперечные с «бабочкой» и другие (рис. 4.62). На рисунке 4.63 показан поперечный перелом локтевой кости в результате прямого удара полицейской дубинкой. При

таком переломе затраченная энергия невелика. На рисунке 4.64 показана классификация переломов плечевой кости. Сходные классификации разработаны и для других костей.

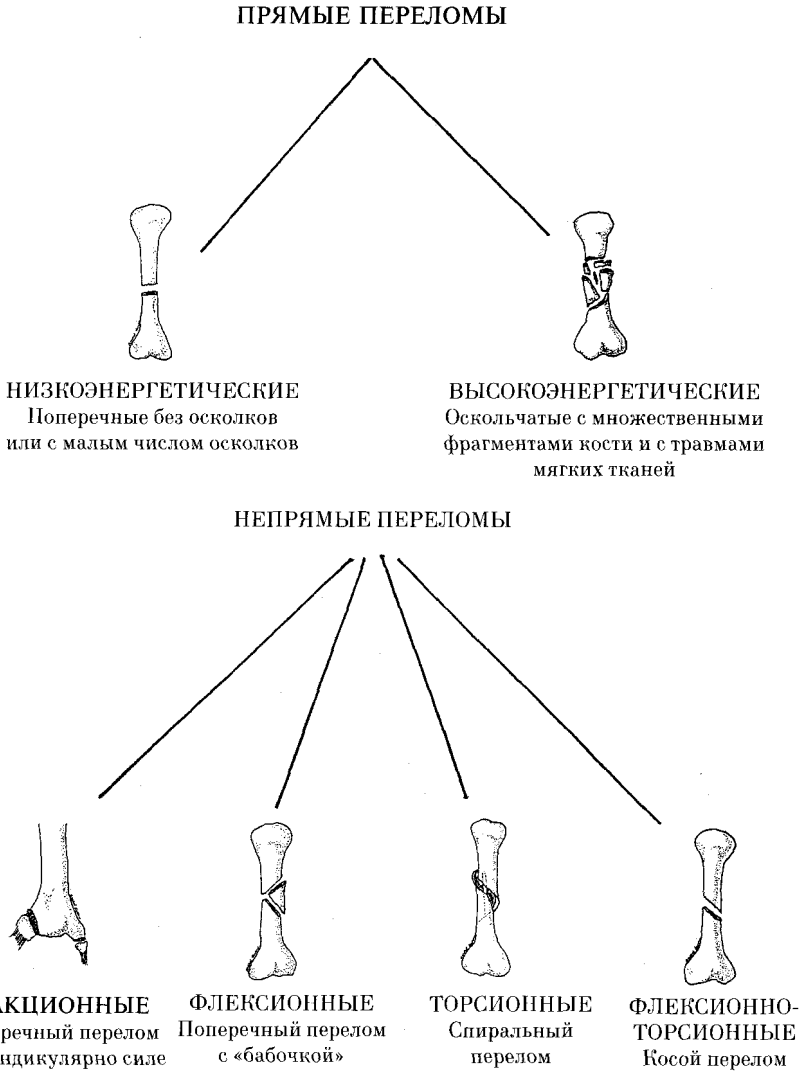


Рис. 4.62. Виды переломов костей при разных типах нагрузки [208]

Как и при любом другом ударе, мы можем снизить вероятность перелома кости при падении путем увеличения площади контакта и времени соударения. Учитывая, что кости являются вязкоэластичными, они способны поглотить часть энергии удара, что снижает вероятность перелома.

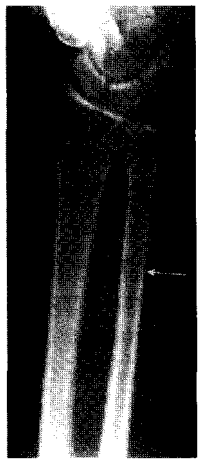


Рис. 4.63. Рентгеновский снимок перелома локтевой кости при ударе дубинкой [208]

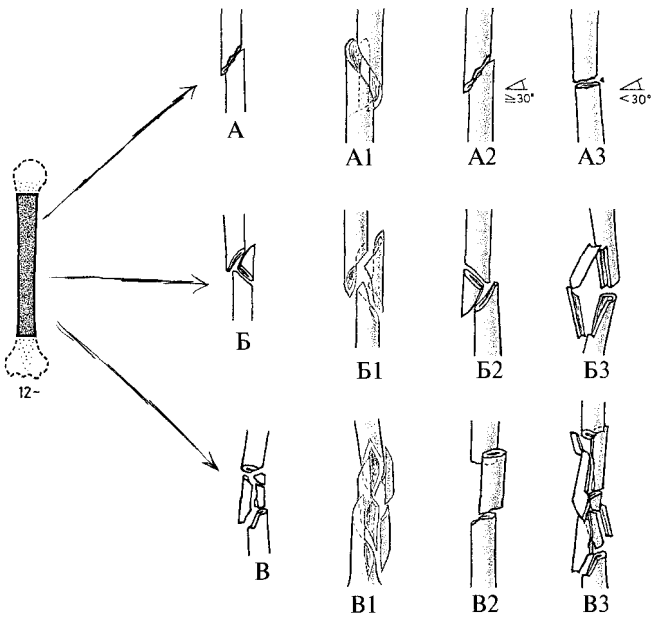


Рис. 4.64. Классификация переломов диафиза (центральная цилиндрическая часть) плечевой кости согласно ассоциации врачей AO-ASIF. А: *простые переломы*; А1: спиральный (винтообразный); А2: косой (≥30°); А3: поперечный (<30°); Б: клиновидный; Б1: спиральный клиновидный; Б2: флексионный клиновидный; Б3: оскольчатый клиновидный; В: комплексный перелом; В1: винтообразный; В2: сегментарный; В3: нерегулярный [208]

Перелом костей при изгибе

Рассмотрим кость толщиной d и симметричной относительно оси y. *Сломается ли она при изгибе под действием силы F, приложенной так, как показано на рис. 4.31?*

Применим те знания, которые мы получили в начале этой главы. Согласно уравнению (4.36), $\sigma(y) = Y(y/R)$, причем $y = d/2$ на верхней поверхности и $y = -d/2$ на нижней. При этом максимальные компрессионное и растягивающее напряжения определяются следующей формулой:

$$|\sigma_{\text{макс, компресс}}| = |\sigma_{\text{макс, растяж}}| = Y\frac{d}{2R}. \qquad (4.80)$$

Кость сломается, если при увеличении нагрузки окажется справедливым одно из следующих неравенств: $|\sigma_{\text{макс, компресс}}| > \text{UCS}$ (ПНС) или $|\sigma_{\text{макс, растяж}}| > \text{UTS}$ (ППР). Поскольку UCS = 170 МПа и UTS = 120 МПа, то при нарастании силы перелом возникнет по механизму растяжения на нижней стороне кости (рис. 4.35). В действительности этот перелом происходит при несколько большем напряжении, который называется *ultimate bending stress* (UBS = ПНИ = *предельное напряжение изгиба*). Как видно по данным таблицы 4.6, у длинных костей UBS > UTS. Кроме того, эта таблица показывает, что механические характеристики длинных костей рук и ног весьма близки, хотя и не идентичны.

Итак, при изгибе кость сломается в том случае, если будет справедливо следующее неравенство:

$$|\sigma_{\text{макс, компресс}}| > Y\frac{d}{2R_{\min}} = \text{UBS}. \qquad (4.81)$$

С помощью уравнения $1/|R| = |M_B|YI_A$ (4.40), описывающего кривизну изгиба, получаем, что кость ломается при сгибающем моменте M_B, определяемым следующим неравенством:

$$|M_B| \geq \frac{2(\text{UBS})I_A}{d}. \qquad (4.82)$$

Таблица 4.6. Свойства длинных костей [182, 236].

Кость	Y ($\times 10^4$ МПа)	UTS(ППР) ($\times 10^2$ МПа)	UBS(ПНИ) ($\times 10^2$ МПа)
Бедренная	1.72	1.21	2.08
Большеберцовая	1.80	1.40	2.13
Малоберцовая	1.85	1.46	2.16
Плечевая	1.71	1.22	2.11
Лучевая	1.85	1.49	–
Локтевая	1.84	1.48	–

Рассмотрим пример ступни, зажатой в области лодыжки в том момент, когда другая ступня скользит [182]. Такое может случиться, если стопа попала в дырку во льду, если футболисту сделали подножку или если на горных лыжах плохо отрегулированы ботинки. На рис. 4.65 эта ситуация смоделирована. Вес тела (за исключением веса зажатой ноги) $W_b - W_{leg}$ создает крутящий момент с плечом D, равный $D\,(W_b - W_{leg})$. Плечо равно расстоянию в латеральном направлении от средней линии тела (проходит через центр масс) до оси зажатой ноги, так что

$$|M_B| = D\left(W_b - W_{leg}\right) \geq \frac{2(\mathrm{UBS})I_A}{d}. \tag{4.83}$$

Если радиус кости a, то $I_A = \pi a^4/4$ (для этой оценки мы пренебрегаем тем, что кость пустотелая). Учитывая, что $d \sim 2a$, получаем, что кость ломается при величине плеча крутящего момента, равного

$$D \geq \frac{\pi a^3}{4}\frac{\mathrm{UBS}}{W_b - W_{leg}}. \tag{4.84}$$

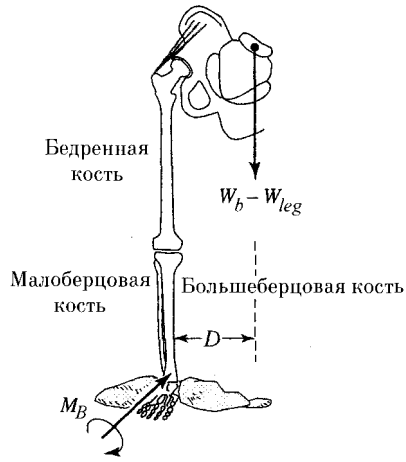


Рис. 4.65. Происхождение крутящего момента, действующего на ногу, попавшую в ловушку (зажатую в лодыжке) [182]

Наименьшее сечение большеберцовой кости расположено на расстоянии 1/3 ее длины, считая от лодыжки. Для этого сечения $a \sim 1$ см. Кстати, это намного меньше, чем радиус плечевой кости в любом ее сечении. Малоберцовая кость еще тоньше, однако на нее приходится значительно меньшая доля нагрузки. Считая $W_b - W_{leg} = 640$ Н для человека массой 75 кг (вес 750 Н), получаем, что перелом произойдет в тот момент, когда при проскальзывании (или аналогичном опасном эпизоде) средняя линия тела сместится более чем на 25 см от зажатой ноги.

Выпучивание Эйлера (тема для углубленного изучения)

Возможность перелома кости определяется ее предельными прочностными параметрами, дефектами костной ткани и способом приложения нагрузки. *Изгиб (выпучивание) Эйлера* (*Euler buckling*) легко представить себе с помощью соломинки для коктейлей, если соломинку поставить вертикально и надавить на нее сверху. При нарастании силы, сжимающей длинную тонкостенную трубу в продольном направлении, ее средняя часть изогнется в боковом направлении и труба сломается. Этот вид разлома связан с жесткостью (негибкостью) материала, а не с его прочностью. Этот вид перелом отличается от того, который происходит при изгибе балки, закрепленной на одном конце оси x, у которой другой конец оси x нагружен силой F, действующей в поперечном направлении (вдоль оси y). Такой вид изгиба и перелома мы уже изучали ранее (уравнения (4.44)–(4.46) и рис. 4.40). В этом случае крутящий момент равен силе, действующей вдоль оси y, умноженной на плечо (измеренное по оси x).

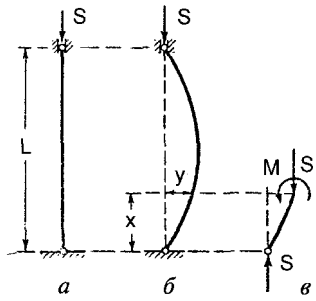


Рис. 4.66. Столб до (*а*) и после (*б*) выпучивания по Эйлеру. Нижний конец столба соответствует координатам $x = 0$ и $y = 0$. Равновесная диаграмма сегмента столба, показывающая действующие на него внешние и внутренние силы, а также моменты вращения (*в*)

Рассмотрим вертикальный столб длины L, закрепленный с обоих торцов (при $x = 0$ и $x = L$), который нагружен силой сжатия S, действующей вдоль оси x (рис. 4.66, *а*). Величина крутящего момента MB в (4.44) равна S_y, поскольку ось y перпендикулярна прилагаемой силе. Таким образом, согласно (4.40) и (4.44), кривизна изгиба выглядит следующим образом:

$$\frac{d^2y}{dx^2} = \frac{Sy}{YI_A}. \tag{4.85}$$

Где Y — модуль Юнга, а I_A — моментная площадь инерции. Таким образом,

$$\frac{d^2y}{dx^2} + \lambda^2 y = 0. \tag{4.86}$$

Где мы обозначили $\lambda^2 = S/YI_A$. Решения этого уравнения хорошо известно:

$$y(x) = A\sin\lambda x + B\cos\lambda x. \tag{4.87}$$

(Как всегда, в справедливости решения мы убеждаемся его подстановкой в уравнение и заглядываем в приложение «С»). Константа $B = 0$, поскольку $y = 0$ при $x = 0$, так что $y(x) = A\sin\lambda x$. Учитывая, что $y = 0$ при $x = L$, то либо $A = 0$, либо $\sin\lambda x = 0$. При выполнении первого граничного условия получаем, что столб всегда будет прямым. Второе условие допускает возможность изгиба с неопределенной (в том числе и с очень большой) амплитудой A. Это условие является тригонометрическим уравнением, решения которого следующее: $\lambda L = n\pi$, где $n = 1, 2, 3...$ Это означает, что $\lambda^2 = S/YI_A = n^2\pi^2/L^2 = n^2\pi^2 YI_A/L^2$. При $n = 1$ получаем:

$$S_c = \frac{\pi^2 YI_A}{L^2}. \tag{4.88}$$

Для трубы радиуса a с тонкой стенкой толщины $w \ll a (a_2 = a, a_1 = a - w)$, имеем $I_{A,\,hollow} = \pi a^3 w$, так что $S_c = \pi^3 Ya^3 w/L^2$. Следовательно, хотя постепенное истончение стенки трубчатой кости не влияет на ее сопротивление изгибу в пересчете на единицу массы, облегчаются условия для ее выпучивания по Эйлеру.

4.7.2. Переломы от длительного перенапряжения (тема для углубленного изучения)

Мы видели, что кости могут ломаться, когда нагрузка на них внезапно возрастает и превышает определенный порог. Однако существуют и другие режимы нагрузки, которые также вызывают перелом. Речь идет о длительных или периодических нагрузках, которые вызывают чрезмерную ползучую деформацию (например, при продолжительном сидении) или усталость кости из-за длительных периодически повторяемых напряжений (например, при длительной ходьбе, рис. 4.67). Если скорость повреждения кости превышает скорость ее репаративных процессов, то кость ломается от перенапряжения (*stress fracture*).

Попробуем представить себе опасность переломов костей в обычной жизни на основании рассмотренных выше характеристик. В начале этой главы мы говорили о том, что в длинных костях относительные микродеформации (*microstrain*) при ПНС (UCS) составляют ~ 10000 με (1%). В обычной жизни такая величина не встречается. Функциональные деформации костей большинства животных не превосходят 2000–3000 με. Во время скачек породистых лошадей деформации костей достигают величин 5000–6000 με. По некоторым данным, максимальная функциональная деформация большеберцовой кости человека (для которой случаи перелома от перенапряжения не являются редкими) не превышает 2000 με.

В то же время, существуют и другие данные, по которым деформация во время спортивных прыжков доходит до 3000 με. Это объясняет тот факт, что у баскетболистов нередко случаются травмы большеберцовой кости.

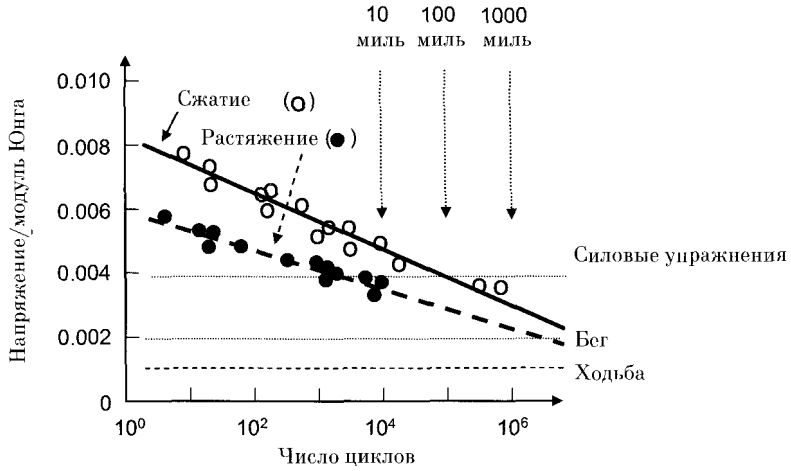


Рис. 4.67. Испытания кортикального слоя кости человека на усталость, ведущую к перелому от перенапряжения при периодическом сжатии (верхняя прямая) и растяжении (нижняя прямая). По оси *y* отложена величина напряжения в единицах модуля Юнга. Справа показано, какие величины напряжения соответствуют ходьбе, бегу и силовым упражнениям. Каждый цикл сжатия-растяжения соответствует шагу при ходьбе или беге. Количество циклов до перелома отложено по логарифмической оси *x* как в абсолютных единицах (внизу), так и в пробегаемом расстоянии (вверху)

Наука о том, каким образом начальное повреждение (дефект) материала растет при длительной нагрузке, что может вызвать катастрофические последствия, называется *механикой разрушения*. Вывод соотношений механики разрушения даже для случая линейного эластичного приближения выходит за рамки этой книги. За подробностями можно отослать читателя к монографиям [210, 214, 226, 230]. Тем не менее, мы представим здесь некоторые результаты этой области знаний, чтобы лучше понимать природу переломов от перенапряжения (от усталости материала).

Рассмотрим тонкую пластину с отверстием эллиптической формы, имеющим большой и малый радиусы, соответственно, *a* и *b* (рис. 4.68). Если растягивающее напряжение *s* приложено параллельно малой оси эллипса, то напряжение достигает максимума в районе конца большой полуоси (показано на рис. 4.68), определяемого следующей формулой:

$$\sigma = s\left(1+\frac{2a}{b}\right). \tag{4.89}$$

Напряжение вдали от области концентрации равно приложенному (s). Если большой радиус a становиться много больше малого радиуса b, то эллипс становится все более узким и все больше напоминает трещину. В этом случае формула (4.89) перестает работать. Эпюру (график распределения) напряжений можно определить и выразить как функцию расстояния от рассматриваемой точки концентрации (конец большой полуоси) r и угла относительно этой полуоси θ (рис. 4.68). При заданной величине r, напряжение достигает максимума при угле $\theta = 0$ (для физиков это очевидно «по соображениям симметрии»). При этом угле оно падает с ростом расстояния от точки концентрации по следующему закону:

$$\sigma = s\sqrt{\frac{a}{2r}}. \tag{4.90}$$

При приближении к дырке величина напряжения растет (r становится малым), однако она не становится бесконечной у самой дырки, как можно было бы подумать из вида формулы (4.90). Перенося знаменатель в (4.90) в левую часть уравнения, запишем полученное выражение в более общей форме: $\sigma(2r)^{1/2} = sa^{1/2}$. Справа стоит величина, которую можно встретить в более сложных формулах, описывающих напряжения в трещинах. С этой целью вводят коэффициент интенсивности напряжений (*stress intensity factor*):

$$K = Cs\sqrt{\pi a}. \tag{4.91}$$

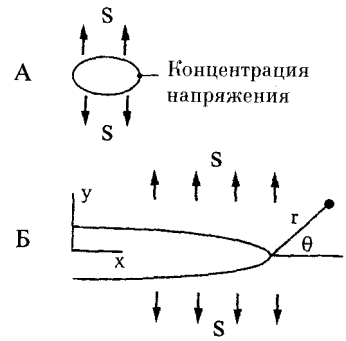


Рис. 4.68. Эллиптическое отверстие на плоской пластине, подвергнутой растяжению с напряжением s. Это напряжение многократно усиливается в области концентрации [210]

Константа C является безразмерной. Она зависит от размера и формы трещины, а также от способа нагрузки образца. Если коэффициент интенсивности напряжений K превысит критическую величину K_c, то трещина будет распространяться. Чем больше отношение K/K_c, тем быстрее эта трещина будет

развиваться. Напротив, если $K < K_c$, то трещина расти не будет. Коэффициент интенсивности напряжений K является *интенсивной* (а не *экстенсивной*) характеристикой материалов (табл. 4.7).

Таблица 4.7. Критические значения коэффициента интенсивности напряжений [210].

Материал	K_c (МПа-м$^{1/2}$)
Алюминий 2024	20–40
Сталь 4330V	86–110
Титан + Алюминий	106–123
Цемент	0.23–1.43
Кераминка Al_2O_3	3.0–5.3
Керамика SiC	3.4
Полимер PMMA	0.8–1.75
Поликарбонат	2.75–3.3
Корковая кость	2.2–6.3

На рисунке 4.69 показаны три способа приложения напряжения к образцу с целью генерации трещин и их распространения в правую сторону рисунка. В первом способе нагрузка является растягивающей (вертикальной на рисунке) и перпендикулярной к направлению распространения трещины (так, как при расколе бревна вдоль его длины). Во втором режиме нагрузка является сдвиговой; она параллельна к плоскости трещины и направлению ее распространения. В режиме III нагрузка перпендикулярна направлению распространения трещины (как при обычном разрыве бумаги).

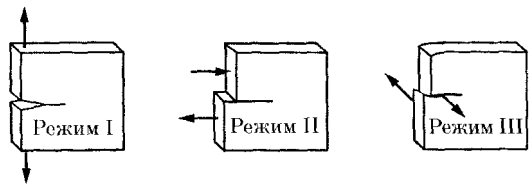
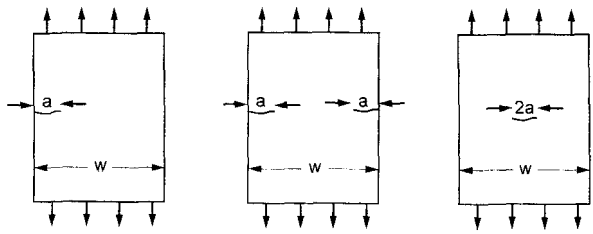


Рис. 4.69. Режимы генерации трещин: *I*, открытый (opening) способ; *II*, сдвиг кпереди или скользящий (*sliding*) способ; *III*, антиплоскостный (*antiplane*) или разрывный [210]

В первом режиме генерации трещин константа C в формуле (4.91) отличается для разных положений трещин (рис. 4.70). Для нагруженной пластины шириной w с трещиной длины a на одном конце эта константа определяется следующей формулой:

$$C = \frac{0.752 + 2.02q/\pi + 0.37\left(1 - sin(q/2)\right)^3}{cos(q/2)}\sqrt{\frac{2}{q}tg(q/2)}. \qquad (4.92)$$

Здесь мы обозначили $q = \pi a/w$.



а *б* *в*

Рис. 4.70. Виды переломов при первом режиме образования трещин. Панели *а–в* соответствуют уравнениям (4.92)–(4.94) [210]

Для трещин длины a на обоих концах пластины формула для константы C выглядит по-другому:

$$C = \left(1 + 0.122\,cos^4(q)\right)\sqrt{\frac{1}{q}tg(q)}. \qquad (4.93)$$

Наконец, для трещины длиной $2a$ в центре пластины:

$$C = \left(1 - 0.10\left(\frac{q}{\pi}\right)^2 + 0.96\left(\frac{q}{\pi}\right)^4\right)\sqrt{sec(q)}. \qquad (4.94)$$

Для кортикального слоя кости K_c = 2.2–5.7 МПа-м$^{1/2}$ (поперечный перелом большеберцовой кости в первом режиме). Такое же значение имеет коэффициент интенсивности и для продольного перелома бедренной кости. Во втором режиме перелома большеберцовой кости коэффициент интенсивности равен 2.2–2.7 МПа-м$^{1/2}$. В обоих случаях трещина распространяется параллельно длинной оси кости. Поперечное продвижение трещин в длинных костях перпендикулярно их послойной структуре приводит к тому, что эти трещины спирально закручиваются вокруг продольной оси. Таким образом, распространение трещин в костях отличается выраженной анизотропией (различием свойств материала в разных направлениях). Слоистая структура кости способна остановить развитие трещины или изменить направление ее развития.

Для маленьких трещин на большой пластине $q = \pi a/w \ll 1$. В этом случае все формулы (4.92)–(4.94) дают одно и то же значение $C \sim 1$ с критической величиной $K = K_c \sim s(\pi a_c)^{1/2}$ или

$$a_c \sim \frac{K_c^2}{\pi s^2}. \qquad (4.95)$$

Если вес тела человека 700 Н (70 кг) был бы равномерно распределен по поперечнику бедренной кости площадью 370 мм^2, то напряжение сжатия составило бы 2.1 Н/мм^2. Учитывая, что 1 МПа = 1 Н/мм^2, типичное значение K_c = 4 МПа-м$^{1/2}$ = = 4 Н/мм^2-м$^{1/2}$. Это дает a_c ~ 1 м.

Если ли какой-то особый смысл в том, что бедренная кость самопроизвольно разрушится лишь тогда, когда в ней «вдруг» появиться трещина длиной не менее 1 метра? (И это при том, что мы хорошо знаем, что размеры бедренной кости в любом направлении заведомо меньше 1 м). Да, смысл есть, поскольку мы надеемся, что нормальный человек не сломает ногу, если постоит только на ней. Если бы a_c была очень маленькой (около 1 мм), наши кости ломались бы во время вставания при малейшем дефекте. Если бы напряжение, прилагаемое к кости, было в 10 раз больше (например, из-за увеличения веса человека в 10 раз — вспомните о летчиках, космонавтах и перегрузках), то критическая длина дефекта кости была бы в 100 раз меньше, то есть всего 1 см. Обратите внимание, что наш результат a_c ~ 1 м противоречит исходному предположению, согласно которому мы оценили C ~ 1. Мы могли бы воспользоваться точными формулами для C, но все равно получили бы большие значения для a_c.

Энергия, необходимая для перелома кости по механизму развития трещины, берется из-за аккумулированной энергии деформации. Трещины растут, если скорость потери энергии деформации из-за ее уменьшения при развитии трещины dU/da (эту величину обозначают G и называют *скоростью высвобождения энергии деформации*) равна или превышает скорость поглощения энергии dW/da при выполнении работы по развитию и распространению трещины (эту величину обозначают R и называют *сопротивлением росту трещины*).

В первом режиме образования трещины скорость высвобождения энергии деформации для трещины длиной a при напряжении s следующая [210]:

$$G = \frac{dU}{dt} = \frac{\pi a s^2}{Y}. \qquad (4.96)$$

С учетом (4.91) получаем:

$$G = \frac{K^2}{CY}. \qquad (4.97)$$

Переломы — неисчерпаемая тема, которую мы рассмотрели лишь вкратце. Более подробные сведения можно найти в специальной литературе [210, 210, 230]. Ограниченность приведенного здесь подхода видна хотя бы из того, что принятая эластичная модель не учитывает роль пластических деформаций, которые развиваются в непосредственной близи от трещин.

4.8. РАСПРОСТРАНЕННЫЕ СПОРТИВНЫЕ ТРАВМЫ

Как мы видели ранее, повреждения костей, связок, мышц и других тканей и органов могут возникнуть в результате ударов, чрезмерных нагрузок или деформаций, а также из-за усталости тканей при длительной умеренной нагрузке. Именно такие условия часто возникают в спорте, что приводит к травмам, рассматриваемым ниже.

Голова

1. *Сотрясение мозга.* Этот вид травмы мы обсуждали в главе 3. Сотрясение мозга довольно часто встречается у боксеров, футболистов и хоккеистов. Оно случается и в бейсболе, когда подающий (*pitcher*) удачно заедет мячом в голову ударяющему (*batter*).

Плечо

1. *Расхождение плеча.* Эта травма, сопровождающаяся повреждением связок, возникает в результате столкновений, которые неизбежны в некоторых видах спорта. Растяжение связок является первой степенью расхождения. Небольшие разрывы связок отмечают вторую степень этой травмы. Третья степень характеризуется полным разрывом связок.
2. *Вывих плеча.* В результате удара, полученного при столкновении спортсменов, плечевая кость может быть выбита из сустава.
3. *Травма вращающих мышц.* Растяжение или разрыв четырех мышц, окружающих плечевой сустав (надостная *supraspinatus*, подостная *infraspinatus*, подлопаточная *subscapularis* и малая круглая *teres minor*). Травма этих мышц нередко случается у спортсменов, которым приходится много раз заводить руку за голову (и переутомлять плечо) — например, подающим в бейсболе, пловцам, штангистам и теннисистам.

Локоть

1. *Медиальный эпикондилит.* Эту травму еще называют «бейсбольный локоть» или «правый удар теннисиста». Она возникает из-за сильных изгибов кисти (особенно при пронации, то есть при повороте кисти внутрь). При этом страдают сухожилия, прикрепленные к медиальному надмыщелку. Как видно из названия, медиальный эпикондилит распространен у теннисистов (при ударе справа с верхней подкруткой — *topspin*). Кроме того, он встречается у подающих в бейсболе и метателей копья.
2. *Латеральный эпикондилит* (он же «левый удар теннисиста»). Эта травма возникает из-за перегрузки хватающих мышц кисти и мышц-супинаторов, вращающих кисть кнаружи. Страдают сухожилия разгибателей, когда кисть отгибается, а также указанные мышцы, когда это движение кисти выполняется с ударом (отбой мяча слева у теннисистов).

3. *Разрыв локтевой коллатеральной связки.* Эта травма весьма часто встречается у подающих в бейсболе из-за переутомления локтевого сустава. Корректируется с помощью операции «*Tommy John*», в ходе которой порванная связка заменяется локтевой коллатеральной связкой, взятой из здорового локтя.

Тазобедренный сустав

1. *Травма сгибателя бедра*: повреждения получают и другие мышцы вокруг тазобедренного сустава.
2. *Травма пойнтера бедра*: синяк или перелом в области подвздошного гребня (рис. 2.14 и 2.15). Эта травма типична для футболистов и хоккеистов.
3. *Аваскулярный некроз.* Возникает при столкновениях. Характеризуется отсутствием кровоснабжения в области сустава и ведет к отмиранию пораженных тканей. Наиболее часто встречается в области тазобедренного сустава, однако отмечены случаи аваскулярного некроза и в коленном, плечевом и голеностопном суставах.

Ноги

1. *Растяжения подколенных сухожилий* (спортсмены говорят: «я растянул поджилки»). Обычная травма у бегунов (особенно бегунов по пересеченной местности). Она характеризуется одновременными (эксцентрическими) сокращениями четырехглавой мышцы бедра и подколенных сухожилий. При этом важно, что прочность подколенных сухожилий составляет менее 60% прочности четырехглавой мышцы.
2. «*Расколотая голень*». Боль в мышцах передней области голени. Часто встречается у бегунов.

Коленный сустав

1. У спортсменов участились случаи *растяжения и разрыва передней крестообразной связки* (*anterior cruciate ligament*, ACL, рис 1.3). Повреждение этой связки случается у лыжников, баскетболистов, футболистов и регбистов при искривлении ноги в области колена, сопровождающимся чрезмерным растяжением передней крестообразной связки.
2. «*Колено бегуна*». Боль в тыльной области коленной чашечки и латерально от нее. Эта боль появляется в результате чрезмерного трения коленной чашечки о латеральный мыщелок бедренной кости (покрыт хрящом), которое характерно для спуска с горы бегом или даже для обычного спуска по лестнице. Болезненная чувствительность в сухожилиях выше и ниже коленного сустава (*patella tendinitis* = *пателлярный тендинит*, воспаление ткани сухожилия) возникает в результате повторных перегрузок при беге и прыжках.

Ступни

1. «*Торфяной палец*». Так на профессиональном жаргоне спортивных медиков называют синяк на последнем (плюснефаланговом) суставе пальца ноги. Такой синяк возникает у футболиста, когда пальцы ног оказываются зажатыми в ямке покрытия футбольного поля (в «торфе»).
2. *Плюсневый перелом* (перелом суставов пальцев ног) наступает в результате длительных перегрузок этих суставов при беге, требующем периодического отталкивания от опоры пальцами ног.
3. *Подошвенный фасцит*. Воспаление подошвенной фасции под сводом стопы, характерное для бегунов на длинные дистанции, теннисистов и баскетболистов. Для этой болезни существенно наличие мягких тканей вокруг подошвенной фасции.
4. *Травма Ахиллова сухожилия* (рис. 1.8 и 3.33). Встречается у представителей самых разных видов спорта как *тендинит* (воспаление) или разрыв сухожилия. Причиной является режим постоянных перегрузок, характерных для бегунов и теннисистов, подвергающих Ахиллово сухожилие чрезмерным растяжениям. Как мы видели ранее, напряжение в этом сухожилии при беге опасно близко подходит к уровню UTS (ППР).

Спина и позвоночник

1. *Грыжа межпозвоночного диска*. При этой травме (рис. 2.36) межпозвоночный диск оказывается смещенным, в результате чего он давит на корешки спинномозговых нервов. Эта травма сопровождается *поясничными болями*. Такие же боли могут возникать и от чрезмерной деформации мышц поясничного отдела спины или от растяжения связок, соединяющих пять самых нижних (сакральных) позвонков (*люмбарное растяжение*). Такие травмы характерны для начинающих штангистов, если они поднимают вес не ногами, а мышцами спины. Кроме того, поясничные боли возникают у обычных людей (не спортсменов) от длительного сидения в неправильной позе, при которой не поддерживается естественный изгиб спины.

Травмы костей и хрящей

1. *Перенапряжение костей* приводят к незначительным переломам из-за длительных перегрузок. Типичный пример — травмы стопы или голени при длительном беге.
2. *Открытый перелом*. При таком переломе обломки кости прорывают кожу и выходят на поверхность тела. Такие тяжелые травмы случаются при столкновениях в футболе и хоккее.
3. *Сломанные ребра* также появляются в результате столкновений. Растяжения и разрывы межреберных мышц могут образоваться в результате неаккуратных движений, например, при попытке «дотянуться» до удаленного объекта.

4.9. ЗАЩИТА ОТ ПЕРЕЛОМОВ И ДРУГИХ ТРАВМ: ВЫБОР МАТЕРИАЛА ДЛЯ ШЛЕМА.

В этой главе мы уже обсудили некоторые последствия ударов и столкновений человеческих тел. Переломы костей и гематомы в мягких тканях далеко не исчерпывают перечень травм, возникающих после ударов. В главе 3 мы также рассмотрели вопрос о том, как уменьшить вредные последствия ударов (в частности, при падениях) с помощью увеличения времени соударения и площади контакта. Последствия удара по голове традиционно смягчают с помощью шлема или каски [219]. Шлем состоит из внешнего панциря и внутренней подкладки. Панцирь перераспределяет энергию удара по подкладке. Благодаря ее большой площади, она поглощает большую часть кинетической энергии удара.

Чтобы выполнить свое предназначение, панцирь должен быть жестким (*rigid*), то есть, он должен успешно сопротивляться деформации, прочным (*tough*), что означает высокие предельные параметры по напряжению, и твердыми (*hard*), то есть, обладать высокой поверхностной прочностью, чтобы не допустить проникающих ранений. При необходимости защиты большой поверхности головы и распределения энергии удара по большой поверхности вкладыша, панцирь должен быть легким. Как правило, панцирь изготавливают из пластика, усиленного волокнами (смола и фибергласс), а также из термопластика (подобному поликарбонату).

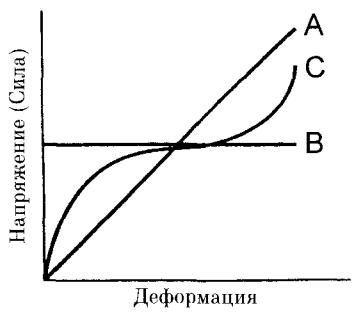


Рис. 4.71. Кривые напряжение — деформация для материалов вкладыша шлема [219]

Вкладыш должен обладать способностью сжатия и поглощения энергии, начиная уже с малой силы воздействия, чтобы как можно существеннее снизить максимальную величину силы удара по черепу и величину ускорения поверхности головы. Кроме того, вкладыш должен увеличивать продолжительность ударного воздействия. На рисунке 4.71 показаны три типа кривых сила–деформация (или напряжение — относительная деформация). Кривая *A* представляет собой идеальную пружину, в то время как кривая *C* соответствует более реалистичному

материалу шлема. Кривая *B* также является идеальной, потому что соответствующей ей материал начинает деформироваться уже при небольших напряжениях. Особо важно то, что запас по величине деформации для низких напряжений у данного материала неограничен, то есть он способен поглотить гигантское количество энергии. На рисунке 4.72 показаны реальные характеристики трех материалов, которые похожи на рассмотренные выше (рис. 4.71). Под каждой кривой заштрихована одинаковая площадь, соответствующая одинаковой энергии удара по каждому образцу.

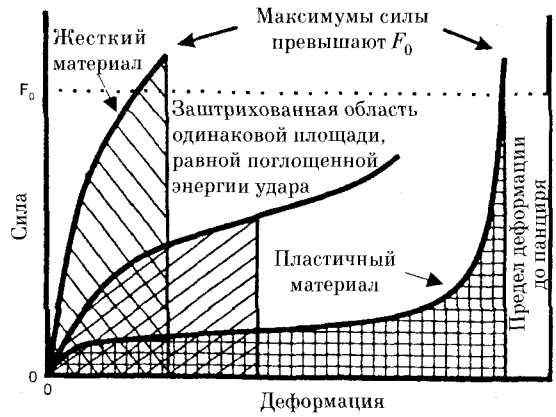


Рис. 4.72. Влияние свойств материала вкладыша шлема на передаваемую силу удара при одной и той же поглощенной энергии удара. Видно, что передаваемая сила превышает допустимый максимум как для очень крепкого и жесткого материала, так и для очень пластичного («слабого») материала. Пластичный материал сминается на всю свою толщину, так что контакт панциря с «головой» становится очень жестким, а передаваемая сила превышает допустимый порог [219]

Видно, что для жестких (большой модуль Юнга *Y*) и мягких материалов (малый модуль Юнга *Y*) максимальная передаваемая сила удара развивается в конце удара, причем она превышает допустимый предел. Напротив, максимальная передаваемая сила существенно меньше для материала со средней жесткостью. Именно такой материал следует выбирать для вкладыша шлема. Обратите внимание, что этот наилучший материал соответствует идеальной кривой на рисунке 4.71. Для такого материала напряжение не слишком сильно зависит от скорости деформации, так что вкладыш будет хорошо работать при высоких или низких скоростях удара. Как показано на рисунке 4.73, материал вкладыша должен деформироваться пластично и обладать широкой петлей гистерезиса НД-кривых (напряжение–деформация).

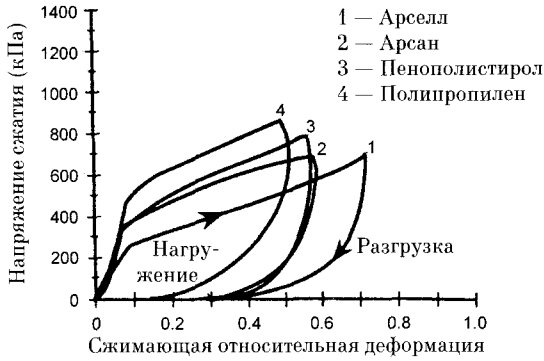


Рис. 4.73. НД-кривые реальных материалов вкладыша шлема. Поглощенная энергия равна разности площадей под нагрузочной и разгрузочной ветвями графика [219]

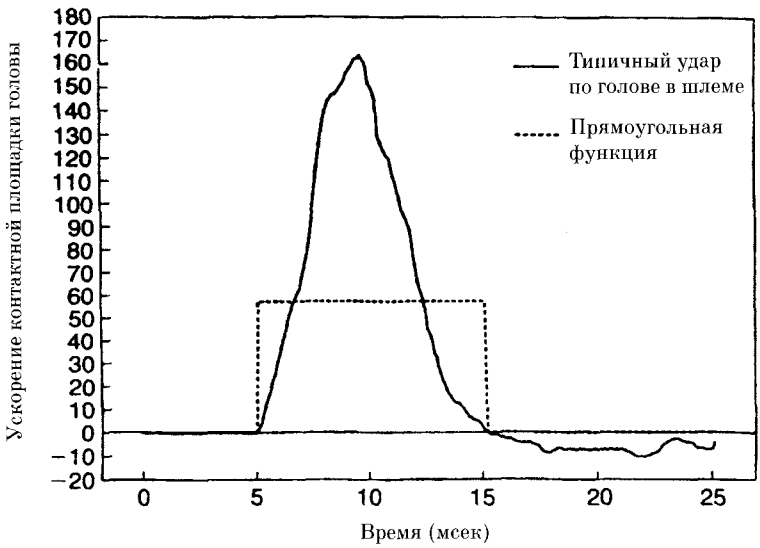


Рис. 4.74. Замедление удара по голове с помощью шлема. Без шлема удар вызвал бы ускорение контактной зоны, напоминающее по форме дельта-функцию (рис. 4.57) с бесконечно большим ускорением. При наличии шлема дельта-функция резко снижается и расширяется. Идеальный шлем превратил бы ее в прямоугольник (заштриховано)

В таком случае материал вкладыша поглощает энергию удара по голове и не передает ее на голову, как это бы случилось при эластичном (пружинистом) материале. Если предполагается, что шлем должен выдерживать многочисленные удары, то величина остаточной деформации вкладыша должна быть минимальной. Следует как можно больше расширить область ударного контакта вкладыша с головой. Тол-

щину вкладыша следует делать как можно большей (с учетом ограничений по весу и размерам), поскольку степень сжатия вкладыша напрямую зависит от силы удара. Сильный удар приведет к полному сжатию тонкого вкладыша, после чего он станет жестким и не сможет защитить голову. Конструкторы допускают деформацию вкладыша до 80%, но не больше. Как правило, вкладыши шлемов изготавливают из полужестких пенополиуретана или пенополистирола. (Кстати, губчатый материал концов длинных костей обладает сходными свойствами). На рисунке 4.74. показана роль шлема в замедлении удара по голове.

4.10. РЕЗЮМЕ

Для объяснения работы человека как механизма в нормальных и экстремальных условиях необходимо изучать напряжения, деформации и переломы материалов, из которых сделано тело человека. Для описания и понимания взаимосвязи сил и деформаций биологических материалов необходимо развивать как независимые от времени (стационарные) математические модели материалов, описывающие их эластичные и неэластичные свойства, так и нестационарные (зависимые от времени) модели, которые позволят понять переходные процессы, возникающие в этих материалах при внезапном или периодическом действии возмущающих сил. Механические свойства различных органов и тканей живого организма, определяющие их структуру, движение и физиологическую роль, весьма разные; в свою очередь, они определяются составом и структурой биологических материалов, из которых выстроены эти органы и ткани. Необходимо изучать деформацию наружных органов тела (например, изгиб костей скелета) с позиции биофизики разрушений и переломов, чтобы уметь анализировать поведение тела в экстремальных условиях, чреватых травматизмом.

ЗАДАЧИ

Напряжение и деформация

4.1. Определите жесткость пружины k в единицах системы СИ для сплошного цилиндра (модель кости по свойствам ее кортикального слоя) высотой 0.5 м и диаметром 2 см. Модуль Юнга $Y = 17.4$ ГПа.

4.2. Дана цилиндрическая пружина длиной 2 см, диаметром 3 мм и жесткостью $k = 1.7 \times 10^5$ Н/м.

(*а*) Настолько пружина растянется, если к ней приложить силу 100 Н?

(*б*) Какова величина относительной деформации пружины?

(*в*) Пружина сделана из однородного материала. Определите модуль Юнга этого материала в МПа.

4.3. Уравнение (4.8) показывает связь между модулем Юнга, модулем сдвига и коэффициентом Пуассона для изотропного эластического материала. Модуль всестороннего сжатия B определяется как отрицательное отношение прироста давления, приложенного к телу, к относительному изменению объема этого тела. Модуль B можно определить по любой паре из указанных выше трех параметров. Покажите, что для изотропного эластичного (по Гуку) материала $Y = 3B(1 - 2\nu)$. (Если цилиндр всесторонне сжимается внешним давлением, вызывающим в нем напряжение σ, то это давление равно $\sigma/3$).

4.4. Подсчитайте относительную деформацию и изменение длины бедренной кости во время одного шага при беге, ориентируясь на данные, обсуждаемые в связи с уравнением (4.21).

4.5. Как мы узнаем в главе 11, мы способны видеть близкие и далекие объекты благодаря свойству аккомодации глаза. Оно основано на том, что форма кристаллика глаза изменяется при изменении силы натяжения связок, которые поддерживают глаз. Расчет изменения формы линзы для этих условий является сложной трехмерной задачей [192, 193, 194], которую мы упростим в учебных целях. (По правде говоря, из-за свойства вращательной симметрии, данная задача сводится к двумерной — но все равно слишком сложной).
(*а*) С помощью одномерной модели, рассмотренной в этой главе, оцените напряжение в кристаллике, если его модуль Юнга равен 1×10^3Па (это характерно для 20-летнего возраста), а относительная деформация составляет 3%.
(*б*) Считая, что суммарная сила, действующая на кристаллик, равна 0.002 Н, определите эффективную площадь контакта (в мм^2).
(*в*) Определите относительную деформацию кристаллика для человека в возрасте 60 лет, если напряжение в кристаллике такое же, как и выше (*а*), однако модуль Юнга увеличился до $3\ 10^3$Па.

4.6. С помощью данных табл. 4.2 найдите напряжение (в МПа), необходимое для растяжения компактного вещества бедренной кости, ногтей, нервов, кожи и коронарных артерий до относительной деформации 0.01. При решении считайте эти биологические материалы эластичными (по Гуку), а деформации — малыми.

4.7. С помощью данных табл. 4.2 определите относительную деформацию компактного вещества бедренной кости, ногтей, нервов, кожи и коронарных артерий, если эти биологические материалы подвергнуты напряжению 0.5 МПа. При решении считайте эти биологические материалы эластичными (по Гуку), а деформации — малыми.

4.8. Определите плотность энергии для каждого варианта задачи 4.6.

4.9. Определите плотность энергии для каждого варианта задачи 4.7.

4.10. С помощью характеристик малоберцовой кости (рис. 4.18) определите следующие величины:
(*а*) Максимальное напряжение кости с поперечным сечением 4 см^2, которое она может выдержать перед поломкой.
(*б*) Удлинение кости под действием максимального напряжения (*а*), если начальная длина составляла 0.35 м.
(*в*) Напряжение в указанной выше (*а*, *б*) кости, если на нее действует сила 10^4 Н [186]. Насколько эта кость растянется?

4.11. Вычислите энергию деформации для вариантов (*а*) и (*в*) задачи 4.10 для кости длиной 0.5 м, считая, что $\sigma = Y\epsilon$ (вплоть до поломки).

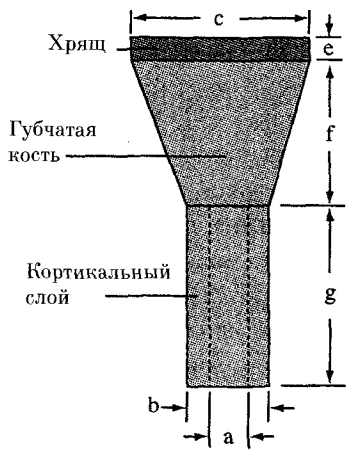


Рис. 4.75. К задаче 4.12. Модель проксимальной половины большеберцовой кости человека [210]

4.12. Определите долю энергии деформации, запасенную в хряще и в кости проксимальной половины большеберцовой кости (рис. 4.75), если она равномерно сжимается над поверхностью сустава. Малоберцовую кость не рассматривайте. Предположите, что большеберцовая кость состоит из трех частей: *1*) полый цилиндрический диафизарный сегмент (кортикальный слой кости); *2*) сплошной метафизарный сегмент губчатой кости и *3*) твердый дисковидный хрящевой слой. Размеры кости следующие (рис. 4.75): $a = 10$ мм, $b = 30$ мм, $c = 50$ мм, $e = 4$ мм, $f = 70$ мм и $g = 130$ мм. Все материалы эластичные. Значения модуля Юнга: 20000 МПа для кортикального слоя, 200 МПа для губчатой кости и два значения (20 или 200 МПа) для хряща. Подсчитайте суммарную энергию де-

формации для каждого сегмента модели и долю этой энергии от общей энергии деформации в кости. Проведите оценки для обеих величин модуля Юнга хряща [210].

4.13. Готовясь стать биомедицинским инженером, чем бы вы предложили заменить бедренную кость (состоящую, как известно, из компактного и губчатого веществ). Рассмотрите в качестве кандидатов материалы, приведенные в табл. 4.1. Можете предложить новый материал. Какой материал наилучший? Станете ли вы подбирать такие материалы, которые более всего похожи по характеристикам на природные? Почему?

4.14. На рис. 4.76 показана схема протезирования тазобедренного сустава, включающая в себя вертлюжный и бедренный имплантаты и подложку из полиметилметакрилата (ПММА). С помощью материала главы 2 покажите, что направление действия сил, приложенных к головке бедренной кости, не совпадает с направлением длинной оси этой кости. Покажите, что в результате появляются изгибающие и скручивающие моменты, действующие на имплантаты наряду со сжатием в осевом направлении.

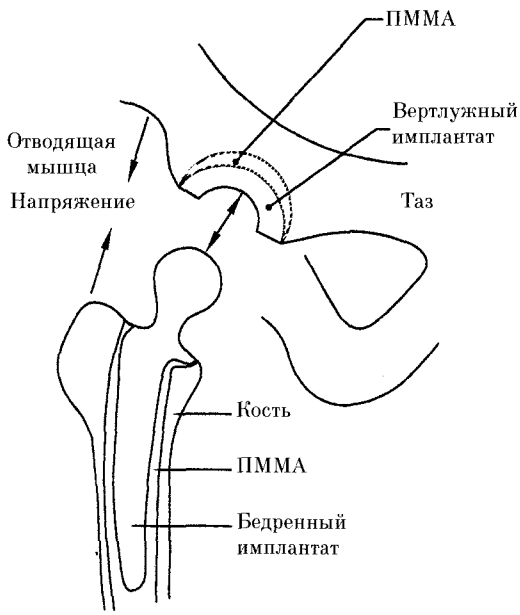


Рис. 4.76. Схема протезирования тазобедренного сустава [203]. К задаче 4.14

4.15. В средневековом орудии пыток (дыба) тело несчастного разрывали за голову и ступни.

(*а*) Что тут имеет место — компрессия или растяжение?
(*б*) Какая часть тела разорвется первой?

4.16. Приходилось слышать утверждение, что ППУ (предельное процентное удлинение), умноженное на модуль Юнга Y, примерно равно пределу прочности при растяжении ППР только для небольшой доли органов и материалов, перечисленных в табл. 4.2. Действительно, этому соотношению удовлетворяют параметры лишь некоторых материалов, таких как компактное вещество бедренной кости. Объясните, правильна ли высказанная точка зрения? Почему?

4.17. С помощью данных рис. 4.19, *а* определите степенной закон между модулем Юнга кости и ее пористостью.

4.18. Рассмотрите рис. 4.21.
(*а*) Почему говорят, что тонкий кишечник может растягиваться все легче и легче в поперечном направлении, чем в продольном?
(*б*) Справедливо ли утверждение, что тонкий кишечник может сильно растянуться при низких напряжениях?
(*в*) Насколько сильно может измениться радиус тонкой кишки при действии напряжения разумной величины? Достаточно ли велико значение ППУ (предельное процентное удлинение), чтобы такое могло случиться?

4.19. (*повышенной сложности*). На рис. 4.77 показаны две очень простые модели композитных материалов [210]. Обе они состоят из двух кусков эластичного материала с модулями Юнга Y_1 и Y_2. Объемные доли этих материалов в композитной структуре равны, соответственно, ρ_1 и ρ_2. Каждая модель состоит из двух склеенных параллелепипедов. В композитной модели Войгта (*Voigt*) сила прикладывается так, что оба материала деформируются одинаково (рис. 4.77, *а*). В композитной модели Ройсса (*Reuss*) оба материала испытывают одинаковое напряжение (рис. 4.77, *б*). Покажите, что эффективный модуль Юнга для модели Войгта задается формулой

$$Y_{\text{c, Voigt}} = \rho_1 Y_1 + \rho_2 Y_2, \tag{4.98}$$

в то время как модуль Юнга модели Ройсса равен

$$Y_{c,\ \text{Reuss}} = \frac{Y_1 Y_2}{(1-\rho_1)Y_1 + (1-\rho_2)Y_2}. \tag{4.99}$$

Обе приведенные формулы дают нижний и верхний пределы для модуля Юнга композитных материалов.

4.20. В тексте этой главы мы определили относительную деформацию ϵ как $(L - L_0)/L_0$, что равно $\lambda - 1$, где $\lambda = L/L_0$ называется лагранжевой деформацией или *степенью растяжения*. Такое определение деформации применяют при малых относительных деформациях, так что для удобства запишем, что $\epsilon_{small} = \lambda - 1$. В более общем случае относительную деформацию определяют как $\epsilon_{general} = (1/2)(\lambda^2 - 1)$. Эту величину называют еще и конечной деформацией (или гриновской деформацией). Иногда ее обозначают буковой E.
(*а*) Вычислите λ и сравните величины ϵ_{small} и $\epsilon_{general}$ для $L = 2$ см и $L_0 = 1$ см.
(*б*) Выразите $\epsilon_{general}$ через ϵ_{small} и наоборот.
(*в*) Покажите, что для очень малых значений $(\lambda - 1)$ конечная деформация $\epsilon_{general}$ приближается к малой деформации ϵ_{small}. Особо сравните их для случая $L = 1.01$ см и $L_0 = 1.00$ см.
(*г*) Найдите наибольшее значение $\lambda - 1$, для которого ϵ_{small} не превышает 10% от $\epsilon_{general}$.
(*д*) Пусть зависимость напряжения от деформации определяется формулой $\sigma = Y\epsilon_{general}$. Найдите взаимосвязь между величинами σ и ϵ_{small} и нарисуйте график этой зависимости. Сравните график с линейной и экспоненциальной функциями.

4.21. Существует еще один способ определения относительной деформации по Альманзи (*Almansi*), согласно которому вводят величину $e = (1/2)(1 - 1/\lambda^2)$. Решите задачу 4.20, заменив в ее условии величину $\epsilon_{general}$ новой величиной e.

4.22. Наконец, существует и такая точка зрения, что «самой правильной» деформацией следует считать величину $\ln\lambda$. Решите задачу 4.20, заменив $\epsilon_{general}$ на $\ln\lambda$.

Вязкоэластичность

4.23. (*а*) Чем быстрее вы попытаетесь открыть или закрыть дверь с доводчиком, тем большее сопротивление вы чувствуете. Следует ли в модель двери включить амортизатор? Почему?
(*б*) Если дверь с доводчиком открыть и отпустить, она возвращается в исходное положение. Означает ли это, что в модель двери следует ввести упругую пружину? Почему?
(*в*) Если дверь принудительно открыта и закрыта, то длина доводчика изменяется линейно со временем до тех пор, пока доводчик не вернется к исходной длине. Описывает ли такое поведение доводчика любая из трех моделей вязкоэластичности (Максвелла, Войгта и Кельвина)? Если нет, то какая из них наиболее подходит для описания работы доводчика?

4.24. Амортизатор длины 3 см характеризуется постоянной $c = 2\times10^4$ Н-сек/м. К амортизатору приложена постоянная сила 10 Н. Найдите длину амортизатора и скорость dx/dt через 2 сек после приложения силы.

4.25. Пусть постоянная амортизатора c изменяется линейно с его площадью поперечного сечения. Решите задачу 4.24 для амортизатора, который уменьшен по всем размерам в 2 раза.

4.26. Рассмотрите функцию $f(t)$, которая равна нулю до момента времени $-T/2$, но далее она возрастает линейно и в момент времени $T/2$ достигает 1, после чего остается на этом уровне.
(*а*) Нарисуйте график этой функции.
(*б*) На что эта функция становится похожа, если T стремится к нулю?
(*в*) Для произвольного значения T определите производную df/dt и нарисуйте ее график.
(*г*) На что становится похож график производной df/dt, если T стремится к нулю?

4.27. В тексте главы мы говорили, что производная от ступенчатой функции Хэвисайда $\theta(t)$ равна дельта-функции Дирака $\delta(t)$. Покажите, что интеграл от функции Дирака равен ступенчатой функции Хэвисайда.

4.28. С помощью ступенчатой функции Хэвисайда составьте следующие функции:
(*а*) $f(t) = 0$ при $t < -1$ сек, $f(t) = 2$ при $-1 < t < 3$ сек и $f(t) = 0$ при $t > 3$, что моделирует прямоугольный импульс, показанный на рис. 4.45, *б*.
(*б*) $f(t) = 0$ при $t < 0$ сек, $f(t) = 1$ при $0 < t < 3$ сек, $f(t) = -2$ при $3 < t < 4$ сек и $f(t) = 0$ при $t > 4$.
(*в*) $f(t) = 0$ при $t < 0$ сек, $f(t) = 1$ при $0 < t < 1$ сек, $f(t) = 0$ при $1 < t < 2$ сек, $f(t) = 1$ при $2 < t < 3$ сек и так далее, что моделирует прямоугольную волну (рис. 4.45, *в*).

4.29. Проверьте решения модели Максвелла сначала для возмущающей силы (4.55), а потом для возмущающей деформации (4.56), вставляя решения в (4.52). Убедитесь в справедливости решений в области $t > 0$ (ступенчатую функцию $\theta(t)$ можно заменить 1) и при $t = 0$.

4.30. Получите решения для модели Максвелла (4.55) и (4.56), интегрируя (4.52) от некоего раннего момента времени до момента t для случая внезапно приложенной постоянной силы F_0, как описано в тексте. Подсказка: в ходе решения должен появиться интеграл

$$x(t) = \int_{-\infty}^{t} \left(\frac{F(t')}{c} + \frac{dF(t')/dt'}{k} \right) dt' . \qquad (4.100)$$

4.31. Проверьте решения модели Войгта сначала для возмущающей силы (4.58), а потом для возмущающей деформации (4.59), вставляя решения в (4.57). Убедитесь в справедливости решений в области $t > 0$ (ступенчатую функцию $\theta(t)$ можно заменить 1) и при $t = 0$.

4.32. Проверьте решения модели Кельвина (стандартная модель) сначала для возмущающей силы (4.69), а потом для возмущающей деформации (4.70), вставляя решения в (4.68). Убедитесь в справедливости решений в области $t > 0$ (ступенчатую функцию $\theta(t)$ можно заменить 1) и при $t = 0$.

4.33. Что произойдет с моделью Кельвина, если k_1 устремиться к нулю, или k_2 устремится в бесконечность? А если оба коэффициента устремятся к своим пределам одновременно? А почему?

4.34. Покажите, что если на модель Максвелла подать силу $F(t) = F_0(\theta(t) - \theta(t-T))$, то решением будет функция $x(t) = F_0(1/k + t/c)\theta(t) - F_0(1/k + (t - T)/c)\theta(t - T)$.

4.35. (*а*) Проверьте (4.75) методом подстановки в уравнение модели Кельвина (4.68).
(*б*) Проверьте решения (4.77) для момента времени окончания действия пилообразной силы. Подсказка: используйте то обстоятельство, что функция $exp(-x) \approx 1 - x$ при $x \ll 1$. Кроме того, $exp(-x)$ быстро стремиться к нулю при больших значениях (x).
(*в*) Теперь объясните, почему модель Кельвина (исходно разработанная для твердых тел небиологической природы) хорошо описывает вязкоэластичные свойства костей (по крайней мере, качественно). Аккуратно нарисуйте график $x(T)$ как функцию времени от нуля до величины T, многократно большей τ.

4.36. Рассмотрите деформацию x, вызванную силой, линейно нарастающей от нуля при $t = 0$ до уровня F_0, при $t = T$, как записано в формулах (4.75) и (4.77). Далее сила поддерживается на постоянном уровне F_0 при $t > T$. С помощью модели Кельвина найдите x для времени $t > T$.

4.37. Решите задачу 4.36, если в момент времени $t = T$ сила внезапно упала до нуля и далее осталась на этом уровне.

4.38. На модель Кельвина подана возмущающая деформация, которая линейно нарастает от нуля при $t = 0$ до уровня x_0 в момент $t = T$ по закону $x(t) = x_0(t/T)$. Найдите силу $F(T)$, действующую в период от $t = 0$ до момента $t = T$ и получите величину силы в момент времени $t = T$. Рассмотрите, как функция $F(T)$ зависит от длительности интервала T и объясните, почему полученное решение качес-

твенно соответствует (или не соответствует) экспериментальным наблюдениям на костях (рис. 4.46) при увеличении скорости деформации.

4.39. (*задача повышенной сложности*). Одним из способов описания той фазы бега, которая называется «удар пяткой», является разработка одномерной модели, при которой масса через пассивную мышцу (моделируемую по Войгту с параллельным соединением эластичного и вязкого элементов) воздействует на беговую дорожку (моделируемую эластичным элементом, последовательно соединенным с мышцей). При этом масса в модели равна массе беглеца без массы ноги, вошедшей в контакт с дорожкой. Сила, с которой масса в модели действует на ее звенья, определяется как гравитацией, так и ускорением. Математически эта модель сводится к модели Кельвина. Покажите, что существует интервал величины жесткости дорожки, для которого период затухающих колебаний меньше, чем период колебаний для случая абсолютно жесткой дорожки. Кстати, как ответ согласуется с данными табл. 3.6? Учитывая, что скорость бегуна примерно обратно пропорциональна времени контакта пятки с дорожкой (которое составляет половину периода колебаний), результат означает, что люди могут бежать быстрее на дорожке с правильно подобранной эластичностью (этот факт был подтвержден экспериментально).

Переломы

4.40. В этой задаче предстоит определить, насколько сильно прогнется большеберцовая кость длины L перед переломом, если к ее центру приложена сила F, как показано на рис. 4.35.

(*а*) Покажите, что вертикальное отклонение балки равно $L^2/8R$, где R есть радиус кривизны. (Определите вертикальное отклонение как максимальную разность вертикальных координат нейтральной оси, проходящей латерально через балку). Считайте $R \gg L$.

(*б*) С помощью (4.81) покажите, что это максимальное вертикальное отклонение равно $L^2(\text{UBS})/4Yd$. Здесь d — толщина балки, которую можно принять равной диаметру большеберцовой кости, а UBS (ПНИ) — предельное напряжение изгиба.

(*в*) Считая, что длина большеберцовой кости равна 440 мм, а ее диаметр равен 20 мм, рассчитайте указанное выше отклонение. Используйте данные табл. 4.6 и других таблиц.

(*г*) Кажется ли ваш ответ разумным для вас самих? А почему?

(*д*) Сравните качественно полученный выше прогиб кости с тем, как она деформируется в латеральном направлении около вершины при сжатии и внизу при растяжении, если нагрузка равна ПНИ (при этом возникает деформация

$d/2R_{min}$). Повторите сравнение при нагрузке, соответствующей перелому при обычном сжатии и растяжении.

4.41. На основе сказанного в этой главе о переломах костей, оцените, при какой степени пористости (в долях от максимальной плотности кости) кости будут сравнительно легко ломаться.

4.42. (*а*) Оцените критическую нагрузку для выпучивания по Эйлеру бедренной кости взрослого человека. Считайте кость полнотелой.
(*б*) Достигают ли силы, действующие на бедренную кость во время физических упражнений величин, достаточных для выпучивания по Эйлеру?
(*в*) Если ваш ответ по пункту (б) отрицательный, то насколько малым должен быть модуль Юнга Y, чтобы выпучивание стало возможным при физических упражнениях?
(*г*) Если считать модуль Юнга пропорциональным пористости кости, насколько пористой должна быть бедренная кость, чтобы следовало беспокоиться относительно выпучивания?

4.43. Найдите критический уровень нагрузки, чтобы получить выпучивание человеческого волоса (уравнение выпучивания Эйлера, 4.88). Величину модуля Юнга Y возьмите из табл. 4.2. Считайте длину волоса L = 3 мм, а толщину — 0.02 мм.

4.44. Перерисуйте график (рис. 4.67) в линейных координатах.

4.45. С помощью рис. 4.67 определите соотношения между числом циклов, при котором наступает перелом от перенапряжения компактного вещества кости от приведенных диапазонов деформаций (как при сжатии, так и при растяжении). Выразите эти соотношения в виде зависимости расстояния (в милях), пройденного до перелома, от диапазона деформаций.

ГЛАВА 5 МЫШЦЫ

В этой главе мы рассмотрим двигательные органы (приводные механизмы, «моторы») тела, которыми являются мышцы. В организме существует три типа мышц (рис. 5.1): *1*) *Скелетные мышцы* участвуют в движениях скелета, движениях губ и глазного яблока. Они состоят из длинных цилиндрических клеток, которые выглядят (под микроскопом) как поперечнополосатые, имеют много ядер и находятся под контролем сознания (*произвольные мышцы*). Хотя скелетными мышцами можно управлять сознательно, некоторые из них не требуют постоянных сознательных усилий, как это происходит в случае диафрагмы при дыхании. *2*) *Сердечная мышца* составляет большую часть сердца. Ее мышечные клетки поперечно-исчерчены, имеют одно центрально расположенное ядро и часто разветвляются; в области торцевого контакта двух сердечных клеток образуется вставочный диск. *3*) *Гладкие мышцы* располагаются в стенках кровеносных сосудов, а также стенках органов пищеварительной и мочеполовой систем, способствуя продвижению биологических жидкостей и регулируя их потоки (рис. 7.21 и 8.14). Для этих клеток характерна удлиненная форма с суженными концами без поперечной исчерченности и одиночное центрально расположенное ядро. Гладкие мышцы не контролируются сознанием (*непроизвольные мышцы*). Аналогичным свойством обладает и сердечная мышца. В нашей книге мы сосредоточим внимание на скелетных мышцах. Многие свойства сердечной и гладкой мускулатуры сходны между собой. Некоторые различия между сердечной и скелетной мускулатурой описаны в главе 8.

Мы изучим, как работают мышцы, и построим их макроскопическую, микроскопическую и наноскопическую модели [271, 272, 283]. Мы также подвергнем переоценке некоторые допущения, которые были сделаны относительно силы сокращения мышц в предыдущих главах. В следующей главе мы подробно рассмотрим процесс превращения энергии в мышцах.

5.1. СКЕЛЕТНЫЕ МЫШЦЫ ТЕЛА

Рисунок 1.8 показывает большую часть главных скелетных мышц тела. Скелетные мышцы составляют около 43% от массы нормального тела или примерно 30 кг у человека массой 70 кг. В покое эти мышцы поглощают около 18% всей потребляемой организмом энергии. Эта величина называется уровнем основного обмена (ОО или BMR = *basal metabolic rate*). Разумеется, во время активности (например, при движении) они потребляют энергии гораздо больше. Из всей энергии, «сгорающей» в скелетной мышце, только около 25% используется на работу. Эта величина называется КПД мышцы. Остальная доля потребляемой энергии (примерно 75%) рассеиваются в виде тепла. Такой низкий КПД скелетных мышц нельзя считать недостатком — эти мышцы являются надежным и постоянным источником тепла для организма.

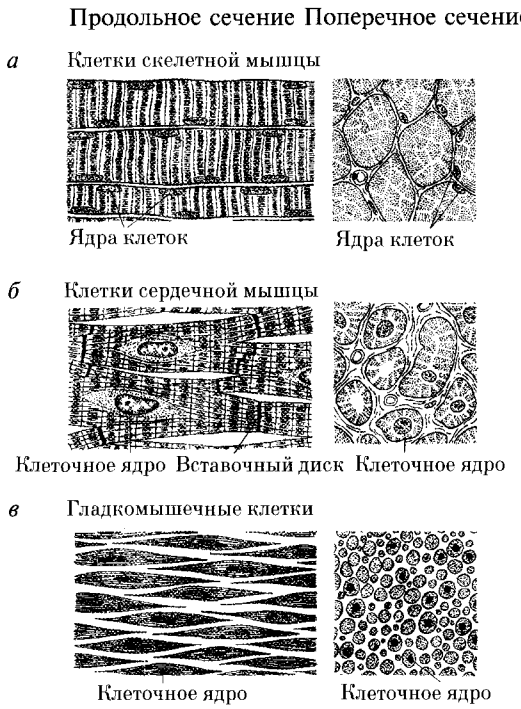


Рис. 5.1. Клетки скелетной (*а*), сердечной (*б*) и гладкой (*в*) мускулатуры [280]

Максимальная мышечная сила F_M (иногда ее называют натяжением T), которую может развить мышца, равно $k_M \times$ PCA, где PCA — физиологический поперечник (ФП) этой мышцы (*physiological cross-sectional area*). Пределы максимальных значений k_M составляют 20–100 Н/см^2 в изометрических условиях

(т. е., при постоянной длине). У мышц с перистым расположением волокон значения величины k_M существенно выше (рис. 5.38 и задача 5.2). У четырехглавой мышцы максимальное значение коэффициента k_M доходит до 70 Н/см^2 при беге и прыжках. В изометрических условиях этот коэффициент достигает величины 100 Н/см^2. К вопросу значений коэффициента k_M мы вернемся ниже.

Многие мышцы, которые проходят поверх тазобедренных, коленных и голеностопных суставов, играют особо важную роль во время движения тела. Относительная значимость этих ножных мышц зависит от расположения их точек прикрепления, длины и величины ФП (PCA). Некоторые из этих мышц показаны на рисунках 3.2–3.4. Аналогичные группы мышц участвуют в управлении движениями рук (рис. 5.26 и 5.27.). Относительные величины ФП (PCA) приведены в таблицах 5.1–5.3. В целом справедливо утверждение, что более длинные мышцы обеспечивают большие углы поворота в суставах. Чем больше ФП (PCA) мышцы, тем больше ее сила. Мышцы с меньшими значениями ФП (PCA) могут быть важны для обеспечения устойчивости положения тела в покое.

Таблица 5.1. Физиологический поперечник (ФП = PCA) мышц, проходящих через тазобедренный сустав, в процентах [289, 292].

Мышцы		% ФП (PCA)
iliopsoas	Подвздошно-поясничная	9
sartorius	Портняжная	1
pectineus	Гребешковая	1
rectus femoris	Прямая бедренная	7
gluteus maximus	Большая ягодичная	16
gluteus medius	Средняя ягодичная	12
gluteus minimus	Малая ягодичная	6
adductor magnus	Большая приводящая	11
adductor longus	Длинная приводящая	3
adductor brevis	Короткая приводящая	3
tensor fasciae latae	Напрягатель широкой фасции	1
biceps femoris (long)	Двуглавая бедра (длинная головка)	6
semitendinosus	Полусухожильная	3
semimembranosus	Полуперепончатая	8
piriformis	Грушевидная	2
lateral rotators	Латеральные вращатели	13

Таблица 5.2. Физиологический поперечник (ФП = PCA) мышц, проходящих через коленный сустав, в процентах [289, 292].

Мышцы		% ФП (PCA)
gastrocnemius	Икроножная	19
biceps femoris (small)	Двуглавая бедра (короткая головка)	3
biceps femoris (long)	Двуглавая бедра (длинная головка)	7
semitendinosus	Полусухожильная	3
semimembranosus	Полуперепончатая	10
vastus lateralis	Латеральная широкая	20
vastus medialis	Медиальная широкая	15
vastus intermedius	Промежуточная широкая	13
rectus femoris	Прямая бедра	8
sartorius	Портняжная	1
gracilis	Стройная	1

Таблица 5.3. Физиологический поперечник (ФП = PCA) мышц, проходящих через голеностопный сустав, в процентах [289, 292].

Мышцы		% ФП (PCA)
soleus	Камбаловидная	41
gastrocnemius	Икроножная	22
flexor hallucis longus	Длинный сгибатель большого пальца	6
flexor digitorum longus	Длинный сгибатель пальцев	3
tibialis posterior	Задняя большеберцовая	10
peroneus brevis	Короткая малоберцовая	9
tibialis anterior	Передняя большеберцовая	5
extensor digitorum longus	Длинный разгибатель пальцев	3
extensor hallucis longus	Длинный разгибатель большого пальца	1

Как видно из рисунка 1.8 и таблиц 5.1–5.3, многие из ножных мышц переходят более чем через один сустав. Рисунок 5.2 показывает три такие большие двухсуставные (проходящие через два сустава) мышцы ноги. В соответствии с третьим законом Ньютона, сила, оказываемая этими мышцами на кости в точках их прикрепления, одинакова, однако вращающий момент в проксимальном и дистальном суставах различен из-за разности плеч рычагов. Как видно на рисунка 5.2,

икроножная мышца является сгибателем колена и разгибателем стопы голеностопного сустава. Вращающий моментом больше во втором суставе, поскольку у него большее плечо рычага (5 см по сравнению с 3.5 см). При удержании неподвижного положения тела общий эффект икроножной мышцы заключается в повороте голени кзади и предотвращении коллапса коленного сустава.

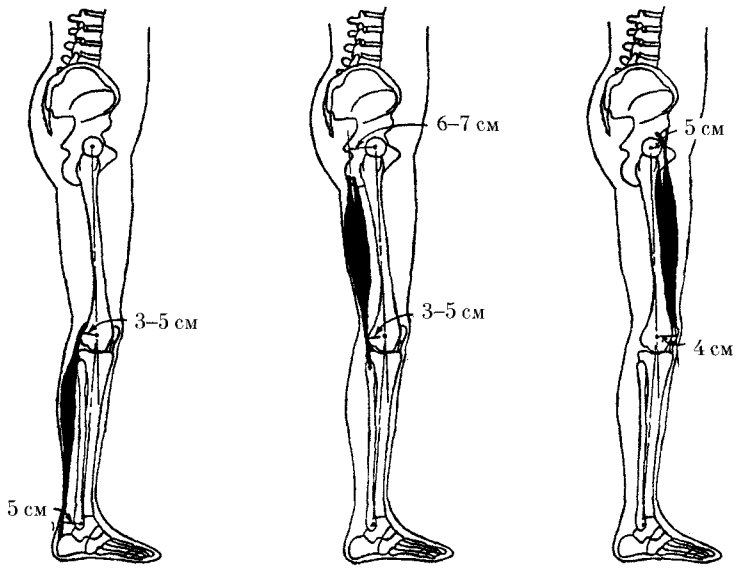


Рис. 5.2. Три главных двухсуставных мышц ноги: слева направо — икроножная, задняя группа мышц бедра и прямая мышца бедра. Цифры показывают длины проксимальных и дистальных плеч сил, развиваемых мышцами [292]

Мышцы задней группы мышц бедра являются разгибателями тазобедренного сустава и сгибателями колена, причем разгибание в тазобедренном суставе характеризуется двукратным моментом силы по сравнению со сгибанием в коленном суставе. При поддержании статической позы это особенность заставляет бедро вращаться назад. Кроме того, она же предотвращает коллапс коленного сустава. Прямая мышца четырехглавой мышцы бедра является сгибателем в тазобедренном суставе и разгибателем в коленном, причем вращающий момент в тазобедренном суставе лишь незначительно превышает соответствующий момент в коленном суставе. При этом главным эффектом четырехглавой мышцы является разгибание коленного сустава, поскольку 84% ФП (PCA) этой мышцы обеспечивают односуставные разгибатели колена, причем все они сокращаются одновременно. Общим действием этих трех главных двухсуставных мышц является разгибание всех трех суставов ноги, что удерживает тело от падения при действии силы тяжести. Координированная активность этих мышц, такая как

растяжение одной из них и сокращение другой, необходимо для обеспечения поворота в ножных суставах в широком диапазоне, несмотря на существенные ограничения изменения длины каждой из этих мышц [292].

5.1.1. Типы мышечной деятельности

Активация мышц происходит при самых разных условиях. Когда меняется длина мышцы, то угол сустава, через который проходит эта мышца, также изменяется, так что конечный отдел кости, входящей в этот сустав, приходит в движение. Поскольку это движение происходит под действием силы, то совершается механическая работа. Это можно назвать «динамической» работой. Если длина мышцы не меняется (*изометрическая активация*), то движение в суставе отсутствует и механической работы не совершается. Такой режим мышечной деятельности имеет большое значение, поскольку мышца развивает силу противодействия внешним механическим воздействиям, что необходимо как для удерживания тяжелых предметов или просто для поддержания определенной (например, вертикальной) позы. При таком «статическом» режиме активации мышца также расходует энергию, хотя и не совершает никакой механической работы.

При неизометрической активации (сопровождается движением в суставе) мышца осуществляет положительную или отрицательную механическую работу. При *концентрической* активации мышца развивает достаточную силу, чтобы преодолеть нагрузку. При этом происходит движение сустава. Например, при подъеме на ступеньку лестницы четырехглавая мышца бедра сокращается, так что в результате этого концентрического сокращения нога выпрямляется (разгибается). Напротив, при *эксцентрической* активации мышца не развивает усилия, достаточного для преодоления нагрузки. Длина мышцы не уменьшается, а увеличивается под действием противостоящей ей силы, однако мышца замедляет движение сустава. При спуске на ступеньку лестницы четырехглавая мышца бедра активируется эксцентрическим образом (то есть растягивается, «пытаясь» сократится) и тормозит сгибание колена в ходе противостояния силе тяжести. Таким образом, одни и те же мышцы-сгибатели, которые концентрически сокращаются во время сгибания, могут растягиваться при эксцентрической активации, чтобы замедлить процесс собственного растяжения. Из физики понятно, что при концентрическом сокращении мышца *положительную механическую работу*, тогда как при эксцентрическом растяжении она выполняет *отрицательную работу*.

При *изокинетической активации* скорость укорочения или удлинения мышцы и, следовательно, угловая скорость движения сустава, являются постоянными. При *изоинерциальной* активации внешняя сила, прикладываемая к мышце (например, сила тяжести) постоянна. При *изотонической активации* сила развиваемая

мышцей, постоянна. Этот режим мышечной деятельности является идеализированным, поскольку сила мышцы изменяется при изменении ее длины.

Во время сгибания локтя двуглавая мышца и мышца плеча сокращаются совместно. Их называют *агонистами* или главными движителями этого процесса. В этом движении плечелучевая мышца является *синергистом*. Подобные мышцы-синергисты помогают работе главных движителей и в некоторых случаях участвуют в тонкой настройке процесса движения. В рассматриваемом примере трехглавая мышца является *антагонистом* и противодействует первичным движителям.

При ходьбе и беге четырехглавые мышцы работают эксцентрично в начале шага, предотвращая коллапс (обнуление) угла колена. Далее эти мышцы работают концентрически с целью распрямления колена в той средней фазе шага, когда нога поворачивается, опираясь на стопу. Концентрическая фаза работы четырехглавых мышц особо выражена при ходьбе. Во время ходьбы или бега сгибатели стопы в голеностопном суставе сначала работают эксцентрически, помогая управляемому повороту ноги вокруг стопы, а затем концентрически, способствуя отталкиванию от дорожки.

5.2. СТРУКТУРА МЫШЦ

Мышцы имеют многоуровневую волокнистую структуру. Мышечные волокна объединены в пучки (*fasciculi*). На макроскопическом уровне эти пучки располагаются несколькими способами (рис. 5.3).

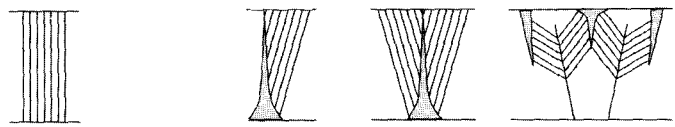


Рис. 5.3. Типы расположения волокон в скелетных мышцах: параллельное расположение (*а*); перистое расположение (*б*) [271]

В *веретенообразных* мышцах мышечные волокна расположены параллельно. Эти узкие мышцы переходят в сухожилия, которые прикрепляются к костям скелета. В *параллельных* мышцах волокна располагаются параллельно. Обычно такие мышцы длинные. Примером является портняжная мышца — самая длинная мышца тела человека, которая проходит от таза до большеберцовой кости (рис. 1.8 и 5.4). Другим примером является прямая мышца живота (брюшной пресс), в которой волокна

также располагаются параллельно. Обычно физиологи не делают различия между веретенообразными и параллельными мышцами, поскольку они имеют сходную организацию мышечных волокон. Волокна этих мышц содержат множество последовательно соединенных саркомеров (см. ниже). Такое строение позволяет мышце быстро и значительно сократить свою длину и вызвать высокоамплитудное смещение костей при движении суставов. В *одноперистых* мышцах параллельные мышечные волокна прикрепляются к сухожилиям под определенным углом. Примерами таких мышц являются длинный сгибатель большого пальца (*flexor policis longus*) и длинные разгибатели пальцев (*extensor digitorum longus*) стопы. В двуперистых мышцах такие параллельные мышечные волокна прикрепляются к сухожилию в двух разных направлениях. Примером служит прямая мышца бедра (*rectus femoris*). Эти *перистые* структуры напоминают перья птиц или листья некоторых видов деревьев. У *мультиперистых* дельтовидных плечевых мышц волокна прикрепляются к центральному сухожилию под несколькими углами. Многие короткие мышечные волокна перистых мышц могут прикрепляться к соответствующим коротким сухожилиям, развивая большую силу, чем параллельные мышцы, и вызывая больший размах движения — однако, с менее эффективным использованием мышечных сил (подробнее ниже; см. также задачу 5.18). Круговая мышца глаза (*orbicularis oculi*), расположенная вокруг глаза, является циркулярной мышцей, в которой мышечные волокна располагаются по периметру глаза. Большая грудная мышца (*pectoralis major*) верхней части грудной клетки является конвергирующейся (суживающейся) мышцей. Подобные мышцы суживаются (конвергируют) в точке прикрепления, что приводит к развитию большой силы именно в этой точке. Примеры каждого из этих типов мышц тела показаны на рисунке 5.4.

У мышц с разной структурой различаются способы, по которым складываются силы индивидуальных мышечных волокон. Эта результирующая сила прикладывается к сухожилию. У параллельных веретенообразных мышц вся сила волокон передается сухожилию. У перистых мышц волокна прикрепляются к сухожилию под углом θ, так что на сухожилие передается только определенная часть ($F \times \cos\theta$) силы **F** каждого волокна. Хотя это является явным недостатком перистой организации, она имеет и свои относительные достоинства. Поскольку такая геометрия позволяет волокнам прикрепляться вдоль части длины сухожилия (рис. 5.5), к сухожилию может присоединяться гораздо больше волокон. Кроме того, перистая организация мышечных волокон позволяет центральному сухожилию перемещаться на большее расстояние, чем при веретенообразной схеме, так что кости, соединенные с указанным сухожилием, могут перемещаться с большим размахом. Это преимущество перекрывает ограничение на изменение длины мышцы, которое в свою очередь, лимитирует пределы поворотов костей в суставах. Рассматриваемым особенностям структуры мышц посвящена задача 5.18. В таблице 5.4 для нескольких мышц приведены значения масс, длины волокон, ФП (PCA) и угла θ прикрепления волокон.

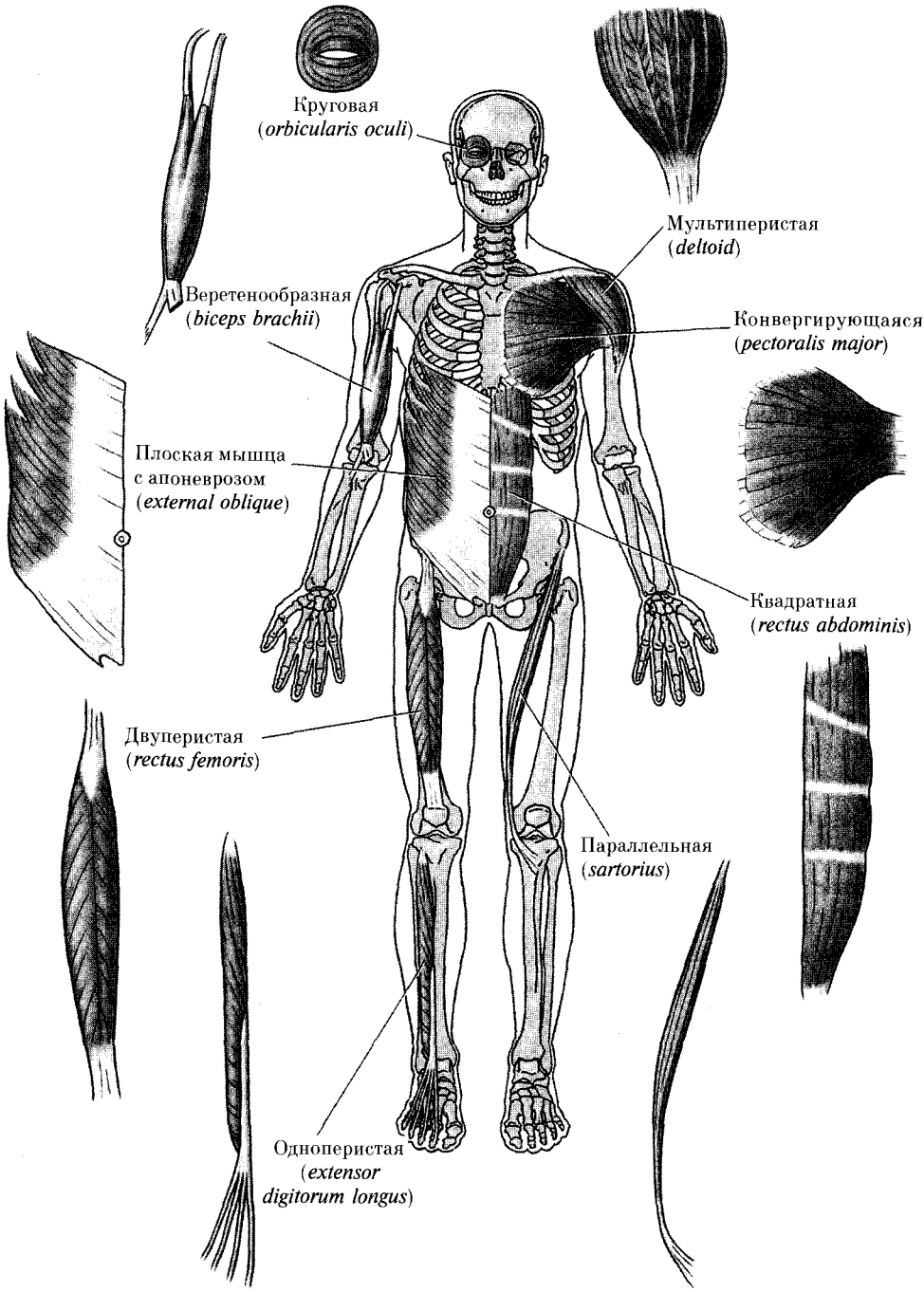


Рис. 5.4. Примеры организации мышечных волокон в организме [275]

Таблица 5.4. Свойства некоторых мышц [289, 292].

Мышца		Масса (г)	Длина волокон (см)	ФП (PCA) ($см^2$)	Угол прикрепления волокон (°)
sartorius	Портняжная	75	38	1.9	0
biceps femoris (long)	Двуглавая бедра (длинная головка)	150	9	15.8	0
semitendinosus	Полусухожильная	75	16	4.4	0
soleus	Камбаловидная	215	3.0	58	30
gastrocnemius	Икроножная	158	4.8	30	15
tibialis posterior	Задняя большеберцовая	55	2.4	21	15
tibialis anterior	Передняя большеберцовая	70	7.3	9.1	5
rectus femoris	Прямая бедра	90	6.8	12.5	5
vastus lateralis	Латеральная широкая	210	6.7	30	5
vastus medialis	Медиальная широкая	200	7.2	26	5
vastus intermedius	Промежуточная широкая	180	6.8	25	5

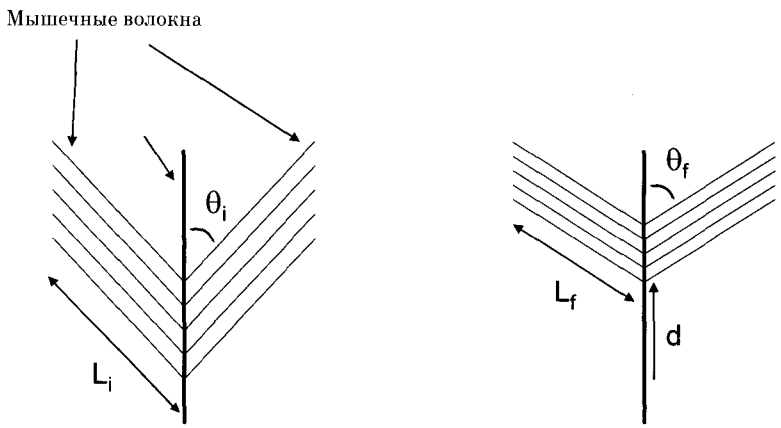


Рис. 5.5. Мышечные волокна перистых мышц до (*а*) и после (*б*) сокращения волокон, сопровождающегося перемещением сухожилия

Микроскопические компоненты скелетной мышцы показаны на рис. 5.6 и 5.7, на которых видно, что брюшко веретенообразной мышцы состоит из множества параллельных *пучков*. Каждый пучок состоит из множества параллельных *мышечных волокон* (или *мышечных клеток*). Каждое мышечное волокно состоит из параллельных *миофибрилл*. Каждая миофибрилла состоит из *миофиламентов*, представляющих собой цепочку компартментов длиной около 2–3 мкм, называемых *саркомерами*. Существуют толстые миофиламенты с последовательным соединением множества молекул миозина, а также тонкие миофиламенты, содержащие молекулы белка F-актина (актина), которые образуют скрученные нити. В свою очередь, эти нити окружены двумя другими белками: *тропомиозином*, который образует собственные нити, закрученные вокруг нитей актина, и *тропонином-Т*, который через регулярные промежутки прикрепляется к нитям актина и тропомиозина. Взаимодействие между белками миозина и актина соседних миофиламентов является фундаментальным химическим процессом, в котором химическая энергия превращается в механическую. В этом процессе участвует гидролиз АТФ (источник энергии) и происходит изменение конформации молекулы миозина.

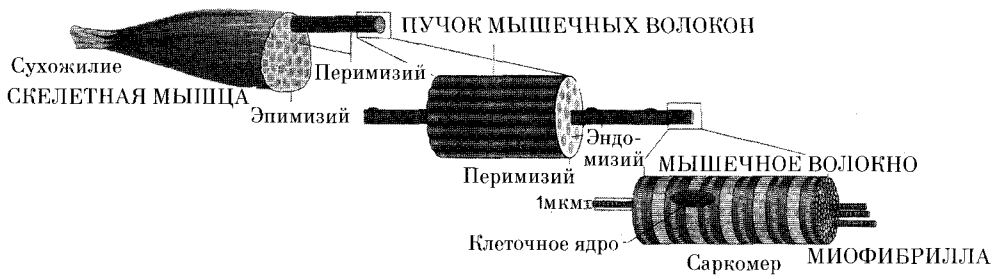


Рис. 5.6. Организация скелетных мышц, прослеженная до уровня миофибрилл [281]. Структура миофибрилл показана на рис 5.7

В крупных конечностях взрослого человека мышечные волокна имеют диаметр около 50 мкм. У спортсменов, занимающихся тяжелой атлетикой, эта величина может быть в два раза большей. В зависимости от типа мышцы, она может содержать от 10^4 до 10^7 мышечных волокон (таблица 5.5). Также в зависимости от типа мышцы, ее мышечное волокно может содержать от 10^4 до 1.7×10^5 саркомеров (таблица 5.6).

Электронно-микроскопическая фотография (рис. 5.7) показывает поперечнополосатую структуру миофиламента, которая в общих чертах также описана на этом же рисунке. Анизотропный А-диск выглядит как широкий и темный, тогда как изотропный I-диск выглядит широким и светлым. В середине темного А-диска расположена более светлая полоска (Н-зона), по центру которой проходит более темная линия (М-пластинка). Через светлый I-диск проходит темная Z-пластинка.

Таблица 5.5. Количество мышечных волокон в мышцах человека [272].

Мышца		Количество мышечных волокон
first lumbrical	Первая червеобразная	10250
external rectus	Наружная прямая	27000
platysma	Подкожная мышца шеи	27000
first dorsal interosseous	Первая тыльная межкостная	40500
sartorius	Портняжная	128150
brachioradialis	Плечелучевая	129200
tibialis anterior	Передняя большеберцовая	271350
medial gastrocnemius	Медиальная икроножная	1033000

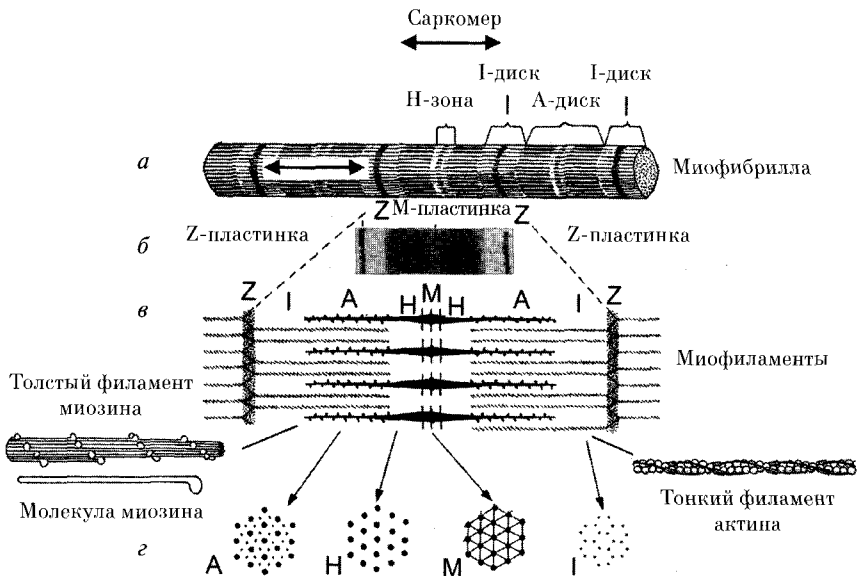


Рис. 5.7. Структура и ультраструктура миофибриллы, изображенной на рис. 5.6, показывающая поперечно исчерченную структуру саркомеров, периодичность которых обозначена стрелкой (*а*). Изображение скелетной мышцы, полученное с помощью сканирующего электронного микроскопа, показывающее структуру полос (дисков) и линий в саркомерах (*б*). Такая структура обусловлена наличием толстых и тонких филаментов, изображенных на панелях (*а*), (*б*) и (*в*) в продольном направлении, а на панели (*г*) — в поперечном [280]

Таблица 5.6. Количество саркомеров в мышцах человека [272].

Мышца		Количество саркомеров в одном волокне трех разных людей ($\times 10^4$)		
		Персона I	Персона II	Персона III
tibialis posterior	Задняя большеберцовая	1.1	1.5	0.8
soleus	Камбаловидная	1.4	-	-
medial gastrocnemius	Медиальная икроножная	1.6	1.5	1.5
semitendinosus	Полусухожильная	5.8	6.6	-
gracilis	Стройная	8.1	9.3	8.4
sartorius	Портняжная	15.3	17.4	13.5

Соседние саркомеры последовательно связаны между собой Z-пластинками. Темный А-диск в центре каждого саркомера содержит толстые миозиновые миофиламенты (филаменты), соединенные друг с другом в области М-пластинки, расположенной в Н-зоне. До некоторой степени эти толстые миозиновые миофиламенты перекрываются с тонкими актиновыми миофиламентами. В центрально расположенной Н-зоне находятся толстые, но отсутствуют тонкие филаменты. Зоны светлых I-дисков, расположенные рядом с Z-пластинками, являются скоплением тонких миофиламентов в той части волокон, где они не перекрываются с толстыми миофиламентами. В этой области тонкие миофиламенты соединены друг с другом Z-пластинками (рис. 5.7).

5.3. ПОКОЯЩАЯСЯ (ПАССИВНАЯ) МЫШЦА

Без электрической стимуляции мышцы находятся в состоянии покоя. Такие пассивные мышцы обладают механическими свойствами, которые следует изучить до того, как мы перейдем к рассмотрению их активного состояния. Причина в том, что механические свойства пассивной мышцы влияют на работу мышцы при активации. Экспериментально найдено, что мышцы в покое не обладают упругой деформацией (не подчиняются закону Гука (4.22)). Уравнение (4.27) показывает, что для больших растяжений, механическое напряжение и деформация связаны между собой соотношением:

$$\sigma = \mu' \exp(\alpha L/L_0) - \mu, \tag{5.1}$$

где $\lambda = L/L_0 = \epsilon + 1$ является коэффициентом деформации Лагранжа (*Lagrangian strain*), L — текущая длина мышцы, а L_0 — длина мышцы в покое.

При учете этого соотношения, сила растяжения пассивной мышцы связана с напряжением следующим образом:

$$F_M = \sigma \times (\text{PCA}). \tag{5.2}$$

Комбинируя (5.1) и (5.2), получаем:

$$F_M = (PCA)\,\mu' exp(\alpha L/L_0) - (PCA)\mu. \qquad (5.3)$$

Для больших величин растяжений требуется использовать более общие зависимости для подобного модифицированного гуковского режима растяжения мышцы. Этот вопрос подробно рассмотрен в главе 4 и в задачах 4.20–4.22.

5.4. АКТИВНАЯ МЫШЦА: МАКРОСКОПИЧЕСКИЙ УРОВЕНЬ

Электрическая стимуляция мышц приводит к их сокращению, при котором мышцы способны развивать немалую силу. Одиночное сокращение запаздывает по сравнению с вызвавшим его электрическим импульсом примерно на 15 мсек. Оно достигает максимума примерно за 40 мсек, а затем снижается до нуля примерно за 50 мсек (рис. 5.8, *а*, табл. 5.7). Форму сокращения можно описать уравнением

$$F(t) = F_0\,(t/T)\,exp(-t/T), \qquad (5.4)$$

где T — время сокращения.

Путем увеличения частоты стимулов и, следовательно, сокращений, можно увеличить силу, развиваемую мышцей (рис. 5.8, *б*, *в*). При достаточно большой частоте отдельные сокращения сливаются друг с другом, развивая практически постоянную силу. Этот режим сокращения, при котором еще можно различить отдельные подергивания мышцы, называется *зубчатым тетанусом*. При еще большей частоте стимуляции мышца развивают силу, которая постоянна во времени. Этот режим работы мышцы называется *гладким тетанусом* (рис. 5.9). Чтобы привести мышцы млекопитающих в состояние гладкого тетануса при комнатной температуре, требуется частота стимуляции примерно 50 – 60 импульсов в секунду (Гц). Эта величина варьирует примерно от 30 Гц для камбаловидной мышцы до 300 Гц для мышц глаза (рис. 5.11).

Таблица 5.7. Время сокращения мышц T (мсек) [292].

Мышца		Типичное среднее время (мсек)	Пределы изменения
triceps brachii	Трехглавая плечевая	44.5	16–68
biceps brachii	Двуглавая плечевая	52.0	16–85
tibialis anterior	Передняя большеберцовая	58.0	38–80
soleus	Камбаловидная	74.0	52–100
medial gastrocnemius	Медиальная икроножная	79.0	40–110

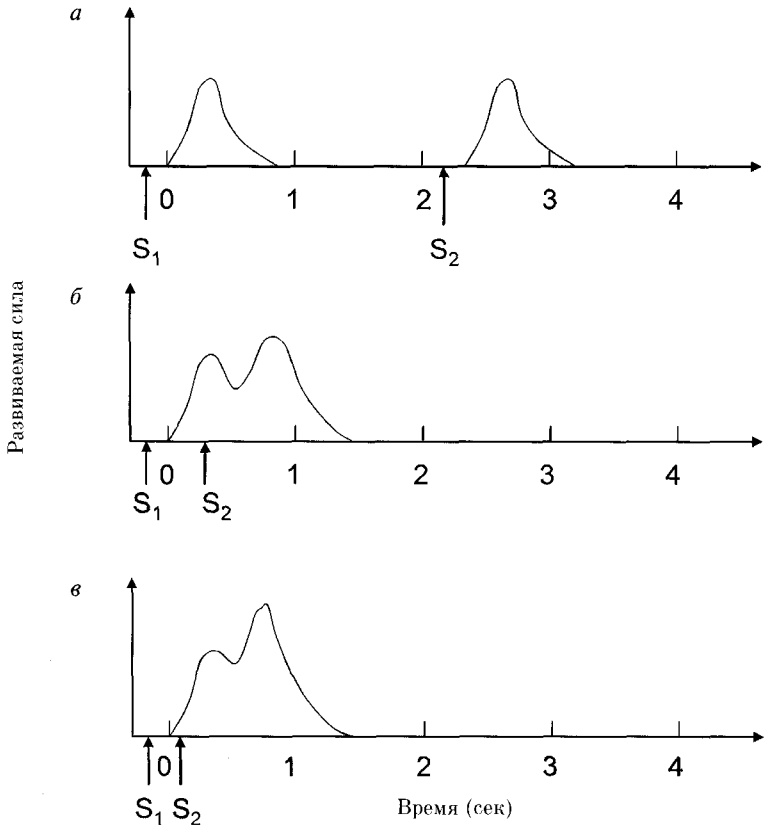


Рис. 5.8. Два сокращения, вызванные стимулами, предъявляемыми в моменты времени S_1 и S_2 с различным межстимульным интервалом [271]

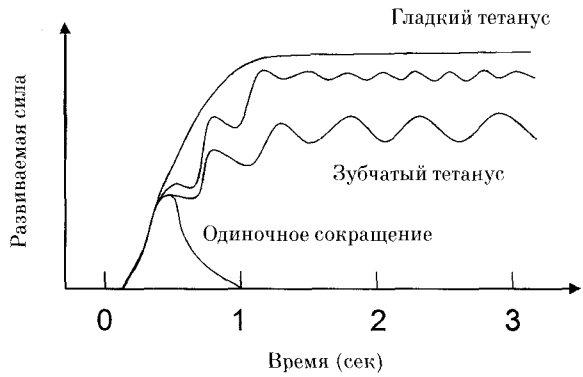


Рис. 5.9. Одиночное сокращение и серия сокращений, приводящих к развитию зубчатого тетануса, а при большей частоте – гладкого тетануса [27.]

Существует три разных типа мышечных волокон, которые отличаются по скорости своего сокращения и своей устойчивости к утомлению. В различных типах мышц они присутствуют в разных пропорциях (рис. 5.10). Более того, для данной мышцы их относительные количества могут различаться у разных людей. Медленно сокращающиеся (ST = *slow twitch*) красные волокна (тип I) характеризуются длительным сокращением (около 110 мс) и высокой устойчивостью к утомлению, поскольку они являются аэробными (для образования АТФ они используют кислород). Эти волокна окрашены в красный цвет, поскольку для снабжения кислородом они имеют развитое кровоснабжение. Быстро сокращающиеся (FT = *fast twitch*) волокна (тип II) обычно могут развивать большую силу, чем волокна первого типа. У таких мышц максимум напряжения достигается за меньшее время (около 50 мсек). Красные волокна промежуточного типа IIA характеризуются относительно коротким временем сокращения, промежуточной скоростью развития утомления и аэробным способом образования АТФ. Белые волокна типа IIB отличаются коротким временем сокращения и быстрой утомляемостью, поскольку они используют анаэробный (бескислородный) процесс для образования АТФ. Одной из причин быстрого ответа этих мышц является их иннервация толстыми аксонами крупных мотонейронов, по которым быстрее всех приходят нервные импульсы, активирующие мышцу.

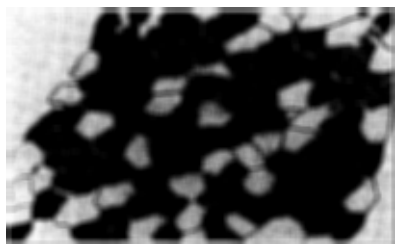


Рис. 5.10. Микрофотография окрашенных мышечных клеток из широкой латеральной (*vastus lateralis*) мышцы человека, показывающая волокна типа I (*темные*), волокна типа II (*светлые*) и нарисованные *тонкие линии*, показывающими границы этих волокон [250]

«Средняя» мышца имеет примерно 50% волокон первого типа и по 25% красных и белых волокон второго типа. Время сокращения мышцы зависит от соотношения количества быстрых и медленных волокон. На рисунке 5.11 показаны вызванные сокращения мышц трех указанных типов. Мышцы глаза содержат преимущественно быстрые волокна: время их ответа составляет около 1/40 сек. Икроножная мышца располагает меньшим числом быстрых волокон, так что ее время ответа составляет примерно 1/15 сек. Наконец, у камбаловидной мышцы большинство волокон являются медленными – соответственно, время ее сокращения составляет примерно 1/5 сек.

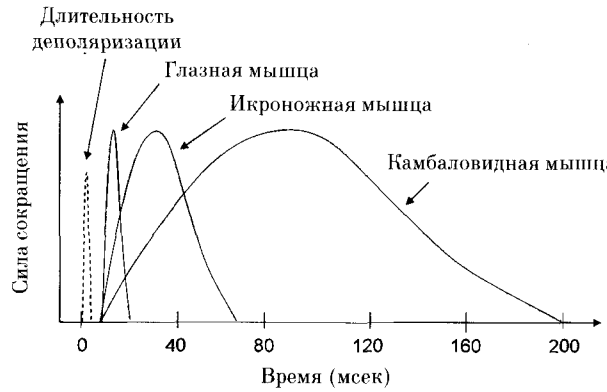


Рис. 5.11. Длительность изометрических ответов различных мышц с различным содержанием быстрых и медленных мышечных волокон [254]

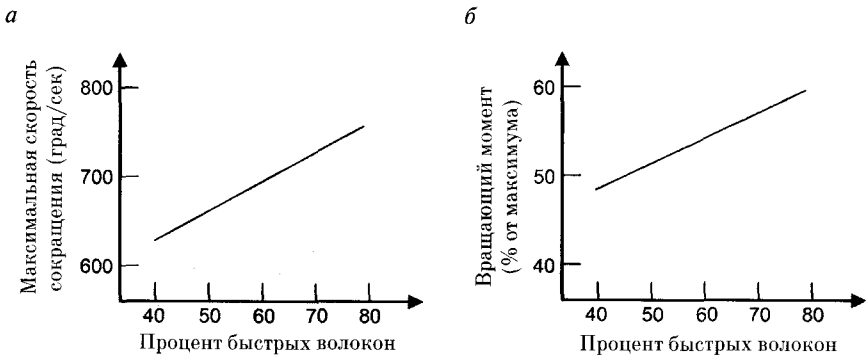


Рис. 5.12. Характеристики процесса разгибания колена в зависимости от процентного содержания быстрых волокон в мышцах коленного сустава [251, 286]

Различное представительство быстрых и медленных волокон в мышце представляется целесообразным для оптимизации функций тех или иных мышц и минимизации энергетических затрат организма. Глазные мышцы должны отвечать требованию высокой скорости реализации глазных рефлексов. Икроножная и камбаловидная мышцы верхней части икры совместно присоединяются к ахиллову (пяточному) сухожилию стопы, которое, в свою очередь, присоединяется к пяточной кости. Камбаловидная мышца является широкой мышцей икры, расположенной глубже, чем медиальная и латеральная головки икроножной мышцы (рис. 1.8, *б* и 3.4). Камбаловидная мышца работает в основном для поддержания неподвижной позы. В этом процессе особо важными качествами являются выносливость и устойчивость к утомлению, а вовсе не быстрый ответ. Икроножная мышца используется главным образом при прыжках и беге, для

которых необходим быстрый ответ — даже ценой снижения выносливости. Соотношение медленных и быстрых волокон мышц в области колена тренированных спортсменов показано на рисунке 5.12 и приведено в таблице 5.8. Очевидно, что спортсмены тех видов спорта, для занятия которыми требуется особая выносливость (например, бегуны–марафонцы), располагают большей долей медленных волокон в мышцах, используемых для бега. Напротив, спортсмены таких видов спорта, где требуются сила и скорость (спринтеры и тяжелоатлеты), отличаются более высоким содержанием быстрых волокон в тех мышцах, которые усиленно работают при этих видах деятельности. Аналогичные корреляционные данные имеются и относительно площади поперечного сечения двух типов мышечных волокон у представителей разных видов спорта.

5.4.1. Механическая модель активного состояния мышц

Теперь мы построим макроскопическую модель мышцы, находящейся в активном состоянии благодаря электрической стимуляции. Для этого мы применим модель пружинного амортизатора с вязко-эластичными свойствами (глава 4). Эта модель включает пружины и амортизаторы, объясняющие пассивные свойства мышцы, и генераторы напряжения (силы), характеризующие ее активное состояние. Хотя она достаточно хорошо математически описывает механические свойства скелетных мышц, действующих под нагрузкой, отдельные компоненты этой модели не всегда могут описать микроскопические свойства мышцы. Например, вязкость мышцы, моделируемая амортизатором, не очень хорошо описывает реальную вязкость жидкости внутри мышцы. Параллельные эластические элементы в действительности могут быть следствием свойств сарколеммы, которая является внешней мембраной, окружающей мышечное волокно. Высокоэластичный белок титин (рис. 5.22 ниже) образует сетчатую структуру вокруг толстых и тонких филаментов и также может вносить свой вклад в характеристики параллельных эластичных элементов. Участки зацепления миозина могут вносить вклад в свойства последовательного эластичного элемента. Считается, что в сердечной мышце соединительная ткань является основной частью параллельного эластичного элемента.

Рисунок 5.13, *а* показывает механическую модель с модулем, состоящим из генератора напряжения $T_0(x, t)$ и параллельно расположенных амортизатора с вязкостью c и пружины с жесткостью k_{PA}. Этот модуль соединен последовательно с другой пружиной с жесткостью k_{SE}. Общая длина этой мышцы составляет $x^T = x^E + x$, где x^E — «равновесная» длина, а x — смещение.

Можно показать, что рассматриваемая модель (которая показана также на рис. 5.14, *а*) математически эквивалентна модели, показанной на рисунке 5.14, *б*. В этот модели выбран иной способ последовательного и параллельного соединения основных элементов – эластичных пружин, вязкого амортизатора и ге-

Таблица 5.8. Процентное содержание медленных (ST) и быстрых (FT) мышечных волокон и площадь их поперечного сечения в разных мышцах спортсменов мужчин (М) и женщин (Ж) ([291]).

Спортсмены	Пол	Мышца		%ST	%FT	Площадь ST (мкм^2)	Площадь FT (мкм^2)
Бегуны спринтеры	М	*gastrocnemius*	икроножная	24	76	5.878	6.034
	Ж	*gastrocnemius*	икроножная	27	73	3.752	3.930
Бегуны на длинные дистанции	М	*gastrocnemius*	икроножная	79	21	8.342	6.485
	Ж	*gastrocnemius*	икроножная	69	31	4.441	4.128
Велосипедисты	М	*vastus lateralis*	латеральная широкая	57	43	6.333	6.116
	Ж	*vastus lateralis*	латеральная широкая	51	49	5.487	5.216
Пловцы	М	*posterior deltoid*	задняя дельтовидная	67	33	–	–
Тяжелоатлеты	М	*gastrocnemius*	икроножная	44	56	5.060	8.910
	М	*deltoid*	дельтовидная	53	47	5.010	8.450
Триатлонисты	М	posterior deltoid	задняя дельтовидная	60	40	–	–
	М	vastus lateralis	латеральная широкая	63	37	–	–
	М	gastrocnemius	икроножная	59	41	–	–

нератора напряжения (силы). Обе модели математически эквивалентны — они одинаково описывают поведение мышцы в разных условиях ее нагрузки и стимуляции. Следует иметь в виду, что у этих двух моделей отличаются коэффициенты жесткости пружин и вязкости амортизатора (задача 5.9). Показанная на рисунке 5.14, *а* модель совпадает с линейной стандартной моделью (модель Кельвина) за исключением того, что демпфер расположен параллельно с генератором напряжения.

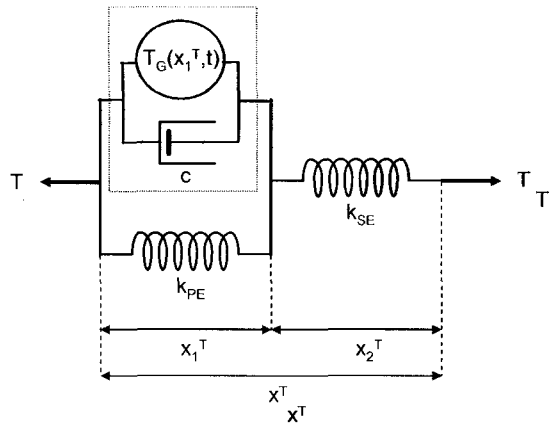


Рис. 5.13. Полная модель активного состояния мышцы [271]

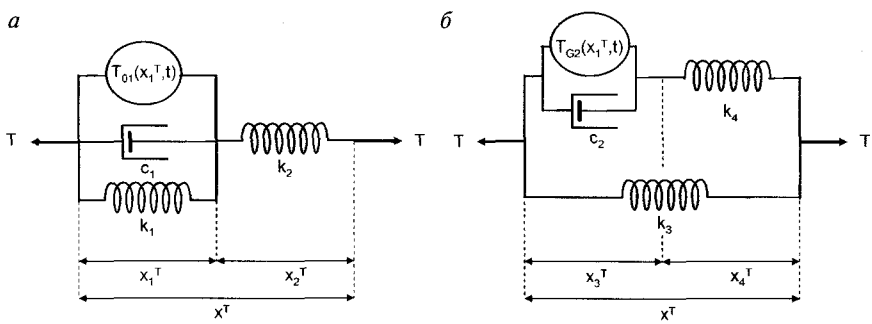


Рис. 5.14. Эквивалентные модели активного состояния мышцы. Модель (*а*) идентична модели на рис. 5.13 [271]

Изучение представленных выше моделей мы начнем путем решения несколько упрощенного варианта модели (рис. 5.15), содержащего только одну последовательную пружину с коэффициентом k_{SE} (для простоты будем использовать обозначение k). Если из нее убрать еще и генератор напряжения, то получим

известную модель Максвелла. Генератор напряжения развивает напряжение, которое зависит от длины мышцы x и времени t, $T_G = T_G(x, t)$. Рассмотрим изометрический режим работы мышцы, при котором ее общая длина не изменяется. Это означает, что $x^T = x^T_1 + x^T_2$ является постоянной величиной, где x^T_1 — длина генератора напряжения с демпфером, а x^T_2 — длина последовательно соединенной пружины. Для изометрических условий можно считать изменения всех длин, входящих в модель, малыми. В таком случае генератор напряжения зависит только от времени, $T_G = T_G(t)$. Ниже (рис. 5.16) мы сами выберем различные режимы работы этого генератора, то есть вид функции $T_G(t)$.

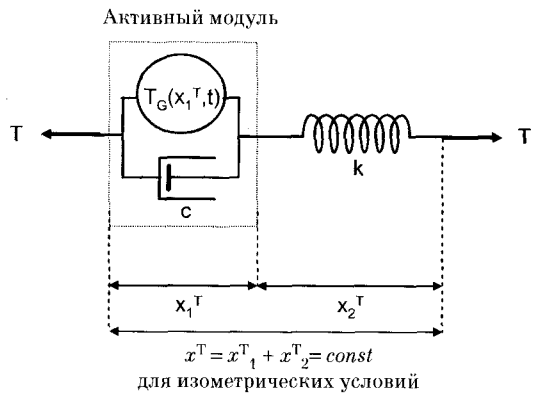


Рис. 5.15. Упрощенная модель активного состояния мышцы [271]

Общую длину модуля «*генератор напряжения/демпфер*» можно разделить на равновесную длину и смещение: $x^T_1 = x^E_1 + x_1$. Таким образом, для пружины мы получим $x^T_2 = x^E_2 + x_2$. Напряжение, развиваемое мышцей, составляет $T = T(t)$. Эта величина равна напряжению пружины

$$T = kx_2 \tag{5.5}$$

и также равна сумме напряжений на генератора и демпфере:

$$T = T_G + c\frac{dx_1}{dt}. \tag{5.6}$$

(Эти уравнения подробно рассмотрены в главе 4 при обсуждении вязкоэластичных моделей Максвелла и Войгта).

Поскольку $x^T = x^T_1 + x^T_2$ постоянно, то $dx^T/dt = 0$. Учитывая, что равновесные расстояния также постоянны, получаем:

$$dx/dt = dx_1/dt + dx_2/dt = 0. \tag{5.7}$$

Уравнение (5.6) дает $dx_1/dt = (T - T_G)/c$. Дифференцируя (5.5), получаем $dx_2/dt = (dT/dt)/k$, так что (5.7) превращается в следующее уравнение:

$$\frac{T - T_G}{c} + \frac{1}{k}\frac{dT}{dt} = 0\,. \tag{5.8}$$

Или

$$\frac{dT(t)}{dt} + \frac{T(t)}{\tau} = \frac{T_G(t)}{\tau}, \tag{5.9}$$

где $\tau = c/k$ является постоянной времени релаксации (расслабления), а $T(t)$ является функцией времени t, задаваемой, в свою очередь, генератором напряжения $T_G(t)$.

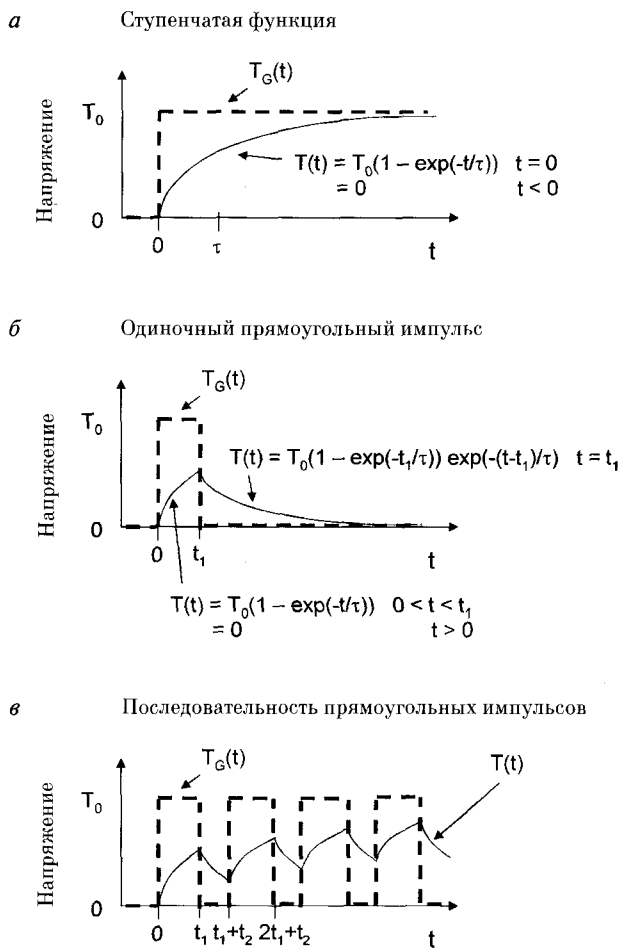


Рис. 5.16. Решения уравнения модели активного состояния мышцы, представленной на рис. 5.15 для случаев задания напряжения генератора (*а*) ступенчатой функцией, (*б*) одиночным прямоугольным импульсом и (*в*) последовательностью нескольких прямоугольных импульсов. В тексте описано решение после двух последовательных прямоугольных импульсов (5.18) [271]

Режим работы генератора мы выбираем сами. Если считать, что мышца покоилась при $t < 0$ и «включилась» в момент времени $t = 0$, начиная с которого генератор стал развивать постоянное напряжение, то получим следующие условия: $T_G(t) = 0$ для $t < 0$ и $T_G(t) = \alpha = const$ для $t > 0$. Считаем, что в момент времени $t = 0$ мышца развивала напряжение $T(0)$ при $t = 0$. С учетом всех сделанных предположений получаем решение дифференциального уравнения (5.9):

$$T(t) = \alpha + (T(0) - \alpha)\, exp(-t/\tau) = T(0)\, exp(-t/\tau) + \alpha(1 - exp(-t/\tau)). \quad (5.10)$$

Это решение полезно проверить подстановкой данного выражения в (5.9). Кроме того, нелишне посмотреть, что получается для начального момента времени $t = 0$ (см. приложение С).

До того, как включается генератор напряжения, $T_G = 0$ и $T(0) = 0$. При $t = 0$, $T_G(t) = T_0 (= \alpha)$. Для последующих моментов времени (5.10) дает решение:

$$T(t) = T_0(1 - exp(-t/\tau)), \quad (5.11)$$

которое показано на рис. 5.16, *а*.

Если генератор напряжения выключается в момент времени t_1, то $T_G(t) = 0$ для $t > t_1$. К моменту времени t_1 мышца развила напряжение

$$T(t_1) = T_0(1 - exp(-t_1/\tau)). \quad (5.12)$$

Уравнение (5.10) (в котором теперь $\alpha = 0$) показывает, что напряжение мышцы будет убывать по экспоненте $\exp(-\Delta t/\tau)$, где $\Delta t = t - t_1$. Поэтому, для $t > t_1$ получим:

$$T(t) = T_0(1 - exp(-t_1/\tau))\, exp(-(t - t_1)/\tau). \quad (5.13)$$

График этой функции показан на рис. 5.16, *б*.

Мы рассмотрели случай одиночного сокращения мышцы. Теперь мы можем рассмотреть последовательность из двух сокращений, следующих одно за другим (рис. 5.16, *в*). Длительность каждого сокращения равна t_1, а время между сокращениями (от конца первого до начала второго) равно t_2. Напряжение в начале второго сокращения определяется следующим уравнением:

$$T(t_1 + t_2) = T_0(1 - exp(-t_1/\tau))\, exp(-t_2/\tau). \quad (5.14)$$

Для $(t_1 + t_2) < t < (2t_1 + t_2)$, напряжение задано формулой (5.10) с начальным напряжением (5.14). При этом $\alpha = T_0$, а t в правой части уравнения следует заменить на $t - (t_1 + t_2)$, поскольку теперь этот момент времени определяет новое «начало отсчета». Соответственно,

$$T(t) = T_0\{1 + [exp(-t_2/\tau) - exp(-(t_1 + t_2)/\tau) - 1]\, exp(-(t - (t_1 + t_2))/\tau)\} \quad (5.15)$$

$$= T_0\{1 - \exp(-t/\tau) + \exp(-(t - t_1)/\tau) - \exp(-(t - (t_1 + t_2))/\tau)\}. \quad (5.16)$$

В конце второго сокращения $t = 2t_1 + t_2$, так что в этот момент напряжение равно

$$T(t) = T_0\{1 - exp(-(2t_1 + t_2)/\tau) + exp(-(t_1 + t_2)/\tau) - exp(-t_1/\tau)\} \quad (5.17)$$

$$= T_0[1 - exp(-t_1/\tau)][1 + exp(-(t_1 + t_2)/\tau)], \quad (5.18)$$

которое больше, чем напряжение в конце первого сокращения в число раз, определяемое множителем $(1 + exp(-(t_1 + t_2)/\tau))$.

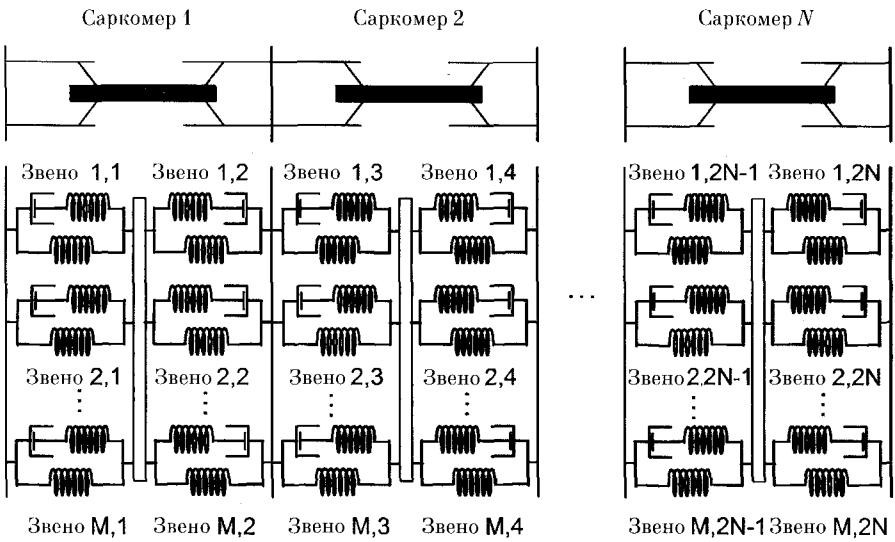


Рис. 5.17. Сетевая модель мышечного волокна, состоящая из матрицы элементарных звеньев, описывающих индивидуальные саркомеры [246, 278].

После N сокращений напряжение мышцы превосходит то, которое она развила в конце первого сокращения в число раз, определяемое множителем $1 + exp(-(t_1 + t_2)/\tau) + exp(-2(t_1 + t_2)/\tau) + ... + exp(-N(t_1 + t_2)/\tau)$, которое для больших N приближается к величине $1/[1 - exp(-(t_1 + t_2)/\tau)]$. Это значение вычисляется по формуле геометрической прогрессии: для $0 < x < 1$ сумма бесконечного ряда определяется формулой $1 + x + x^2 + x^3 ... = 1/(1 - x)$. Следовательно, в состоянии тетануса мышца развивает напряжение

$$T_{\text{tetanized}} = T_0 \frac{1 - exp(t_1/\tau)}{1 - exp(-(t_1 + t_2)/\tau)}. \quad (5.19)$$

Если импульсы следуют непосредственно один за другим, так что $t_2 = 0$, то это уравнение принимает вид $T_{\text{tetanized}} = T_0$.

На рисунке 5.17 представлена более сложная сетевая модель мышцы, в которой каждый саркомер описан уравнениями модели рис. 5.14, *б*.

5.5. ВЛИЯНИЕ УПРАЖНЕНИЙ

При тренировке ФП (PCA) мышцы увеличивается. Это увеличение происходит преимущественно за счет роста площади поперечного сечения отдельных мышечных волокон, которое называется *гипертрофией*. Ранее полагали, что образование новых волокон (*гиперплазия*) не участвует в этом процессе. В последнее время появились данные о том, что у людей этот процесс все же имеет место. При продолжительной тренировке с одной и той же нагрузкой гипертрофия развивается до тех пор, пока сила мышц не будет соответствовать этой нагрузке. При постоянной нагрузке и широком размахе движений суставов (например, у штангистов), максимальная нагрузка, которую можно использовать при тренировке, должна быть ниже усилия, развиваемого мышцами в том состоянии, когда их длина больше или меньше оптимальной (рис. 5.23). Такой режим тренировки не является наилучшим, поскольку нет возможности полностью нагрузить мышцу во время ее оптимальной длины. Для устранения этого недостатка разработаны тренажеры, позволяющие менять нагрузку на мышцы в зависимости от угла поворота сустава. Такие тренажеры позволяют наилучшим образом тренировать мышцы при широких пределах вращения в суставах. (Подумайте о том, можно ли улучшить результаты тренировки, нагружая мышцу, растянутую до оптимальной длины, при ограничении поворота в суставе?).

При рассмотренном нагрузочном режиме тренировки (например, штангистов), нагрузка 1 RM (*repetition maximum = максимальная повторяемая нагрузка*) соответствует тому максимальному весу, который можно поднять только один раз (без продолжительного отдыха). Соответственно, меньший вес 10 RM является тем максимальным грузом, который можно поднять 10 раз — и так далее. Оптимизация развития силы мышц происходит при такой тренировке, которая соответствует значению 6 RM или даже меньшему. Оптимизация развития выносливости мышц происходит при большом количестве повторений и, соответственно, при меньшей нагрузке (при этом $RM \geq 20$). Оптимизация размера мышц происходит при $6 \leq RM \leq 12$, причем серию упражнений с выбранной величиной RM следует повторять с короткими интервалами отдыха (менее 90 сек). Подробности можно узнать в специальной литературе [248, 268, 291].

5.5.1. Утомление мышц

При статическом и кинетическом анализе мышц (главы 2 и 3) мы предполагали, что сила мышц не изменяется со временем, то есть мышца никогда не утомляются. Разумеется, это всего лишь упрощающее предпо-

ложение — реальные мышцы снижают развиваемую силу при продолжении нагрузочного режима. Например, скелетная мышца может выдерживать достаточно сильную статическую нагрузку только ограниченное время, описываемое гиперболой Ромерта (рис. 5.18). На этом графике по оси абсцисс отложена сила мышцы в процентах от максимальной, а по оси ординат — время удержания нагрузки. Для нагрузок, меньших 15% максимальной величины, время утомления весьма большое (на графике не показано), однако все же не бесконечное.

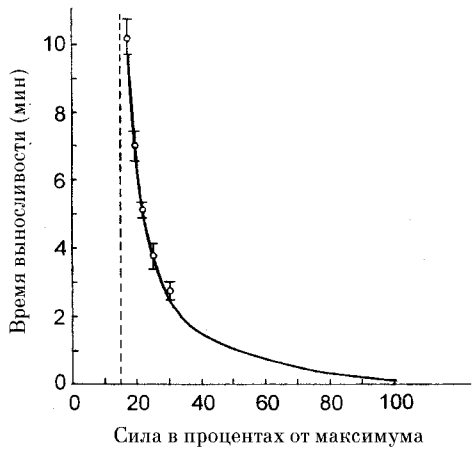


Рис. 5.18. Кривая Ромерта статической выносливости мышц. Данные показаны как средние величины со стандартным отклонением (±1 SD = *standard deviation*) [243, 285]

Мышечное утомление обусловлено как метаболическими изменениями в мышце, так и ухудшением (ингибированием, утомлением) механизмов ее активации. Сила может снижаться из-за нескольких метаболических факторов, которые затрудняют сцепление и разъединение поперечных мостиков. К этим факторам относятся (глава 6): образование в волокнах молочной кислоты, увеличение содержания фосфата и снижение КФ (PCr) (креатинфосфата). При этом истощение АТФ не является доминирующим фактором.

Увеличение внутримышечного давления до уровня, превышающего максимальное давление крови (систолическое давление, глава 8), ограничивает кровоток, что ограничивает приток кислорода к мышце (то есть ведет к ишемии), а также замедляет процесс удаления из мышцы продуктов метаболизма. В некоторых случаях ограничение кровотока начинается уже при нагрузке, составляющей 10–20% от уровня максимального контролируемого сокращения. При нагрузке в 50% некоторые мышцы становятся ишемизированными.

Ухудшение активации мышц может быть вызвано несколькими факторами, такими как центральное утомление (то есть, снижении мотивации) и периферическое утомление, обусловленное нарушением (ингибированием) механизмов нервного контроля работы мышц. Мышечные волокна типов I и IIA утомляются в меньшей степени, поскольку в них хорошо развита сеть капилляров. Мышцы, используемые для поддержания позы, такие как камбаловидная мышца голени, содержат большое количество волокон типа I. Мышцы, которые имеют кратковременную залповую активность (например, икроножная мышца), быстро утомляются – но им и не нужна повышенная выносливость.

5.6. КООРДИНАЦИЯ МЫШЕЧНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

В большинстве типов движения одновременно участвует несколько мышц [256, 257, 258]. Иногда они работают вместе на одну и ту же нагрузку, являясь *агонистами* (*протагонистами*). Если мышцы помогают друг другу иным способом, то их называют *синергистами* (в этом случае говорят, что обе мышцы сокращаются и расслабляются одновременно, или «синфазно»). Если сокращения мышц мешают друг другу, то такие мышцы называют *антагонистами* (работают в противофазе). Обсуждение работы мышц, участвующих в ходьбе, беге и прыжках, дано в главе 3 (рис. 3.2–3.4, 3.11, 3.12 и 3.30; таблицы 3.1–3.3). Ранее в этой главе приведены несколько примеров агонистов (например, несколько сгибателей одного и того же сустава) и антагонистов (например, сгибатели и разгибатели одного и того же сустава). Координированная мышечная активность во время каждой фазы цикла ходьбы продемонстрирована для трех сагиттальных суставов на рис. 3.11 и 3.12.

На рисунке 5.19 показаны силы, развиваемые камбаловидной и икроножной мышцами верхней части голени бегущей кошки как функции времени. Обе мышцы участвуют в этом движении и работают совместно. При этом они выполняют различные функции: камбаловидная мышца с большим количеством медленных волокон обеспечивает устойчивость, а икроножная (с большим количеством быстрых волокон) развивает вертикально направленную силу. Эти процессы развиваются по-разному в процессе шага и не совпадают во времени. По аналогии с простыми периодическими процессами такое несовпадение по времени называют несовпадением «по фазе» или «сдвигом по фазе». Например, максимум силы на нижнем графике достигается раньше, чем максимум на верхнем графике (рис. 5.19). Таким образом, работа камбаловидной и икроножной мышцы отличается «сдвигом по фазе». Фазовый сдвиг хорошо выявляется на параметрическом графике (рис. 5.20), где для одного и того же момента времени (играющем здесь роль параметра) сила, развиваемая камбаловидной мышцей, отложена по оси ординат, а сила икроножной мышцы — по оси абсцисс. График представляет собой замкнутый контур, начало и конец которого соответствуют моментам времени начала и конца шага. Направление перемещения точки графика задается

стрелкой, причем каждая точка графика соответствует определенному моменту времени шага. Если бы рассматриваемые мышцы работали строго синфазно, эти графики представляли бы прямую линию (площадь контура равна нулю). Соответственно, три графика силы мышц, изображенные на рисунке 5.19, имели бы одинаковую форму. В действительности, во время шага сначала развивается усилие в икроножной мышце, а затем, (немного позднее) — в камбаловидной мышце. При увеличении скорости движения, сила икроножной мышцы нарастает быстрее, чем сила камбаловидной мышцы. Это увеличение запаздывания «по фазе» отражается изменением формы контура (рис. 5.20).

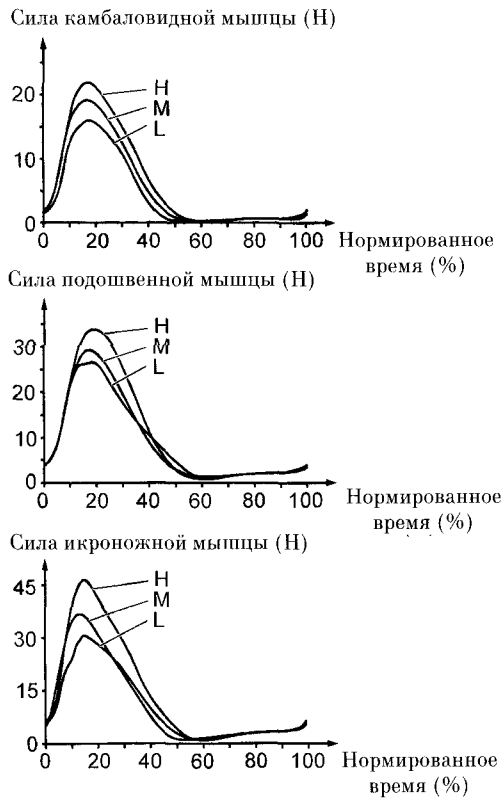


Рис. 5.19. Зависимость силы от времени для трех мышц — синергистов группы сгибателей стопы голеностопного сустава у кошки, идущей со скоростью 1.2 м/сек. Кроме средней силы (M), развиваемой за 43 шага, представлены самая большая (H) и самая маленькая (L) силы, развиваемые за тот же период [276, 258]

Если мышцы работают в противофазе (как антагонисты), то наклон контура параметрического графика сил этих мышц будет отрицательным (рис. 5.21). На этом графике видно, что во время шага силы, развиваемые передней больше-

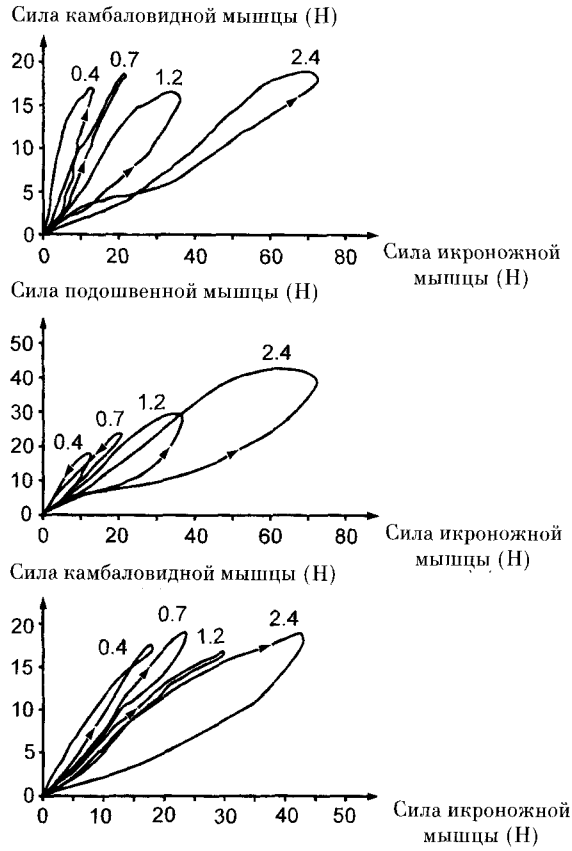


Рис. 5.20. Параметрические графики сил пары мышц-агонистов для трех мышц голеностопного суставе кошки, идущей со скоростью 0.4, 0.7 и 1.2 м/сек или бегущей рысью со скоростью 2.4 м/сек. Графики усреднены по данным для 10 шагов [276, 258]

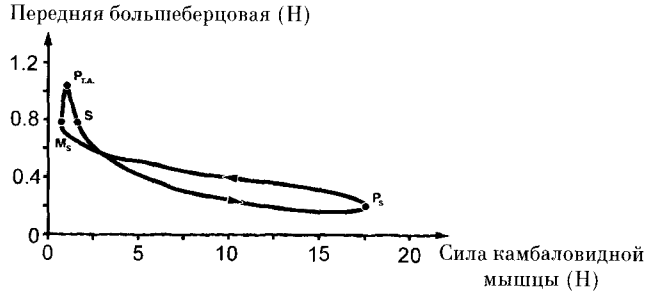


Рис. 5.21. Параметрический график сил пары мышц — антагонистов: камбаловидной и передней большеберцовой у кошки, идущей со скоростью 0.7 м/сек [276]

берцовой мышцей (*tibialis anterior*, рис. 3.4) и камбаловидной мышцей, находятся в противофазе.

5.7. АКТИВАЦИЯ И ТЕТАНУС: МИКРОСКОПИЧЕСКИЙ УРОВЕНЬ

В отличие от пассивных тканей, длина которых меняется из-за приложенной нагрузки подобно тому, как изменяется длина пружины, длина мышц и развиваемая ими сила меняется главным образом за счет скольжения толстых филаментов по тонким нитям (рис. 5.22 и 5.23). Поскольку элементарным модулем, обеспечивающим эти изменения, является саркомер длиной около 2 мкм, то эти рисунки описывают микроскопический вид работы мышцы.

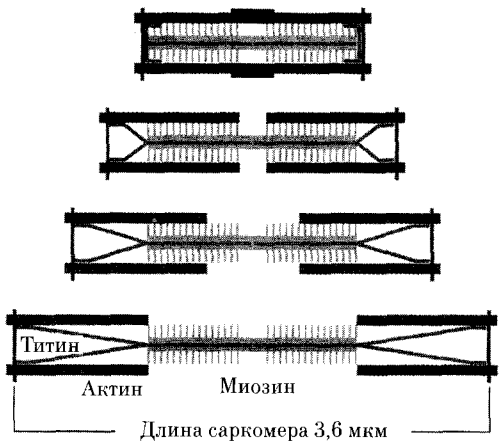


Рис. 5.22. Схематическое изображение механизма скользящих филаментов при относительном скольжении толстых и тонких филаментов в саркомерах увеличивающейся длины: 1.6, 2.2, 2.9 и 3.6 мкм (примерно соответствует саркомерам на рис. 5.23). Обратите внимание на эластичный белок титин, соединенный с толстыми филаментами. Он играет важную роль в придании мышце эластических свойств [281]

Максимальная сила напряжения, которая может быть развита мышцей, зависит от нескольких параметров, включающих текущую длину мышцы, текущую скорость мышечного сокращения и площадь физиологического поперечного сечения (физиологический поперечник, ФП = PCA) мышцы. При оптимальных условиях сокращения различных мышц большинства млекопитающих эта сила составляет около 30 Н/см^2.

Напряжение, развиваемое мышцей с фиксированным закреплением ее концов (*изометрический режим*) показано на рисунке 5.23. Максимум силы, развиваемой мышцей, соответствует ее оптимальной длине L_0 (эта величина несколь-

ко больше начальной длины мышцы в покое L_i). Этот максимальный уровень силы снижается наполовину, если длина мышцы составляет 70% (укороченная мышца) или 130% (удлиненная мышца) от оптимальной длины. Он почти равен нулю при 170% длины мышцы в покое. Эти наблюдения относятся как к общей длине мышцы в состоянии активности, так и к длине каждого саркомера (около 2 мкм).

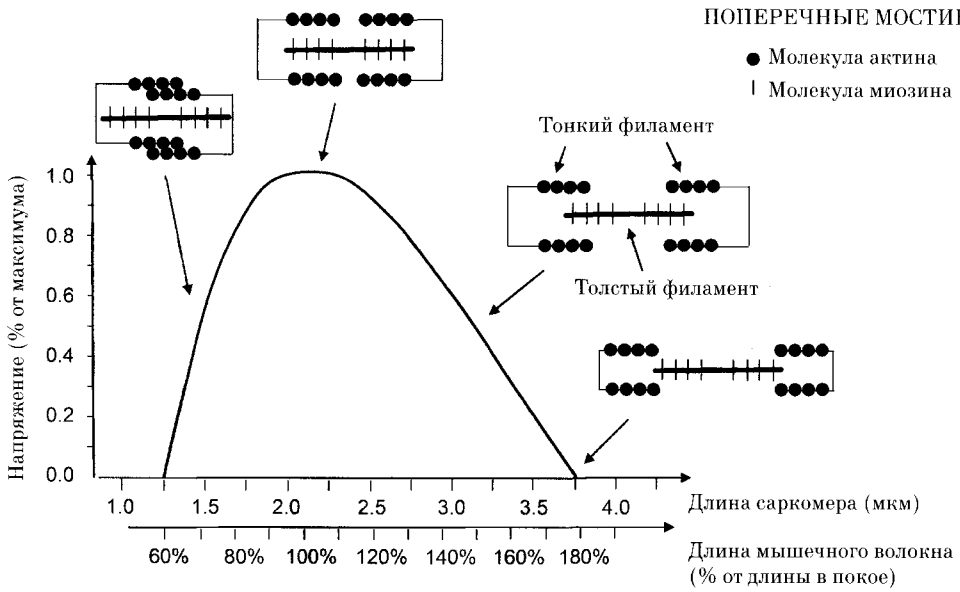


Рис. 5.23. Зависимость силы от длины саркомера (или мышцы) и схемы изменения степени перекрывания толстых (миозин) и тонких (актин) филаментов при различной длине саркомера. Длины саркомера и мышцы отложены по оси абсцисс. Показаны поперечные мостики между молекулами актина и миозина [254, 271, 280, 284]

Физической основой развиваемого мышцей напряжения является степень перекрывания молекул миозина и актина толстых и тонких филаментов. При длине мышцы в покое, число перекрывающихся пар миозин/актин максимально. Это число снижается, когда саркомер становится короче или длиннее. Взаимодействующие элементы толстых и тонких филаментов называются *поперечными мостиками.*

Одним из следствий изменения длины мышцы является сопутствующее изменение угла сустава (задача 5.17). Можно сказать и так, что развиваемая сила и результирующий вращающий момент мышцы определяются углом поворота в суставе. На рисунке 5.24 показаны примеры зависимости силы от угла сустава.

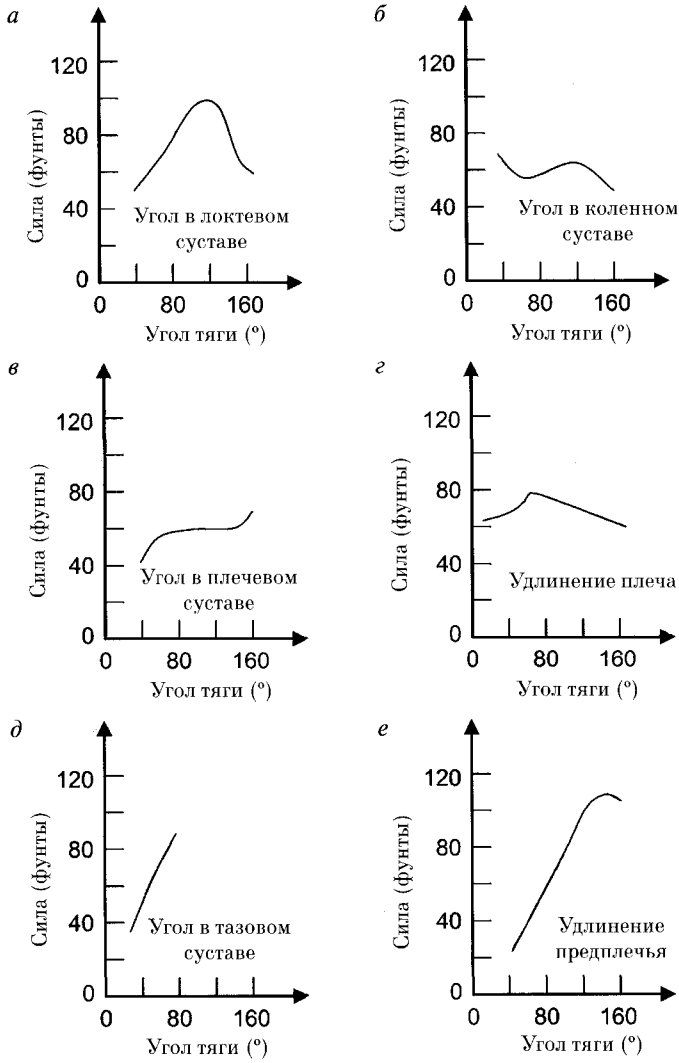


Рис. 5.24. Зависимость силы сгибания и разгибания от угла в локтевом, плечевом, бедренном и коленном суставах. Только некоторые из этих графиков напоминают классические кривые зависимости силы от длины для одиночного мышечного волокна или саркомера (например, рис. 5.23 с заменой линейного перемещения на угловое) [250]

5.7.1. Общее напряжение мышцы

На рисунке 5.25 показана зависимость общего напряжения мышцы в состоянии тетануса от ее длины. Эта зависимость резко отличается от той, что показана на рисунке 5.23. На рис. 5.25 также дана зависимость

пассивного напряжения мышцы от ее длины. При моделировании свойств мышцы в активном состоянии нельзя пренебрегать вкладом пассивных свойств мышечной ткани. Пассивный компонент рассмотрен в разделе (5.3). Он суммируется с активным напряжением, что дает величину общего напряжения (рис. 5.25).

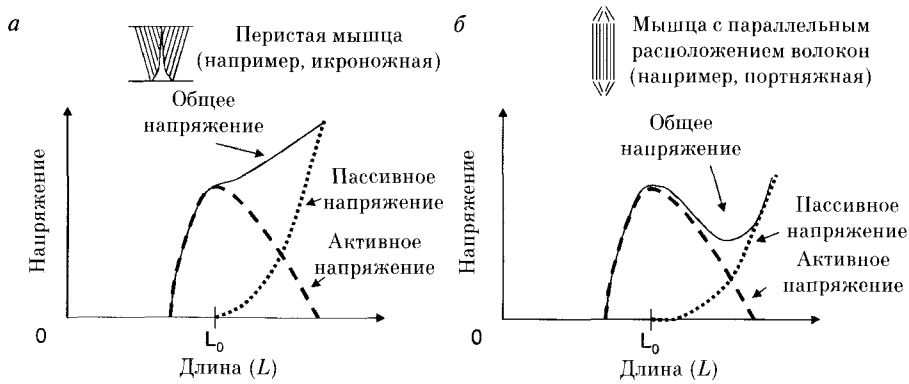


Рис. 5.25. Схематический график зависимости пассивного, активного и общего напряжения мышцы от ее длины для мышц с перистым и параллельным расположением волокон [240, 271]. См. также [237]

В параллельных веретенообразных мышцах (например, в портняжной мышце бедра) имеются длинные мышечные волокна с относительно малым количеством пассивной ткани. Максимум графика активного напряжения виден также и в общем ответе мышцы (рис. 5.25, *б*). У мышц с перистым расположением волокон (икроножная) имеются короткие волокна и большое количество соединительной ткани. У таких мышц вклад пассивного компонента весьма велик, так что он маскирует максимум активного напряжения в результирующем графике (рис. 5.25, *а*).

5.7.2. Примеры ограниченного предела полезной длины мышцы

Снижение силы мышцы, которую она способна развить при значительном укорочении или удлинении, можно наблюдать на простых примерах [239]. Большинству из нас бывает трудно подтянуться из положения с полностью выпрямленными руками, поскольку в этом положении нам нужно привести в действие мышцы, которые гораздо длиннее своей длины в покое. Гораздо легче начинать это упражнение из такого положения, при котором длина мышц ближе к их длине в покое.

Рассмотрим другой пример. Крепко зажмите шарик в кулаке. Пусть кто-нибудь сравнимого с вами телосложения попробует вынуть шарик из вашего кулака. Скорее всего, это не удастся сделать. Теперь другой рукой нажмите на верхнюю часть сжатого кулака вниз к запястью и согните запястье вниз (не причиняя боли). Пусть теперь ваш коллега попробует отобрать шарик. Теперь это ему нетрудно сделать. Что же изменилось? В первом случае длина мышц пальцев близком к их длине в покое. Во втором случае эти мышцы слишком растянуты, так что они не могут развить большое напряжение. Следует учесть, что некоторые мышцы, управляющие движением пальцев, не участвовали в нашем опыте. Действительно, на кисте руки имеется 20 мышц с общим весом около 91 г. Общий вес всей кисти составляет около 600 г. На предплечье расположены 20 мышц весом около 766 г. Девять из них (сгибатели и разгибатели весом около 400 г) соединены с кистью длинными сухожилиями (рис. 5.26 и 5.27). Если бы они располагались на кисти, то кисть была бы неуклюжей и громоздкой.

Теперь вернемся к примеру с мячиком, зажатым в кулаке. Когда запястье согнуто (рис. 5.28, *а*) без мячика, мышцы разгибатели пальцев уже растянуты, тогда как сгибатели пальцев расслаблены (черные кружки на рис. 5.29 *а*, *б*). Когда запястье находится в этом положении, и вы пытаетесь зажать мячик, то разгибателям нужно растянуться, а сгибателям нужно расслабиться еще больше (стрелки на рис. 5.29 *а*, *б*). Обе мышцы попадают в состояние за границей нормальных пределов своей длины.

Наши знания действительно чего-то стоят и имеют практическое применение! Вы можете заставить бандита с ножом в руке выбросить оружие, сильно согнув его запястье.

Подобным образом вы не сможете разогнуть свои пальцы, если ваше запястье приведено в крайнее разогнутое положение. Когда запястье находится в этом положении без мячика (рис. 5.28, *б*), разгибатели пальцев расслаблены, тогда как сгибатели пальцев растянуты (черные кружки на рис. 5.29, *в*, *г*). Если запястье находится в этом положении, а вы стараетесь полностью разогнуть пальцы, то разгибателям нужно укоротиться, а сгибателям – растянуться еще больше (стрелки на рис. 5.29, *в*, *г*). В этом случае обе мышцы также находятся за границей нормальных пределов своей длины, так что разогнуть пальцы не удастся!

5.8. КРИВАЯ ХИЛЛА СИЛА—СКОРОСТЬ

Максимум напряжения T, которое мышца может развить, зависит также от скорости ее сокращения. Аналогичным образом можно спросить, как зависит скорость укорочения мышцы от величины нагрузки (например, от веса груза, подвешенного к ее концу). Скорость сокращения $v = |\mathrm{d}L/\mathrm{d}t|$ измеряют у мышцы, один конец которой закреплен, а к другому приложена фиксированная нагрузка (такой нагрузкой может служить подвешенный груз). Такой режим

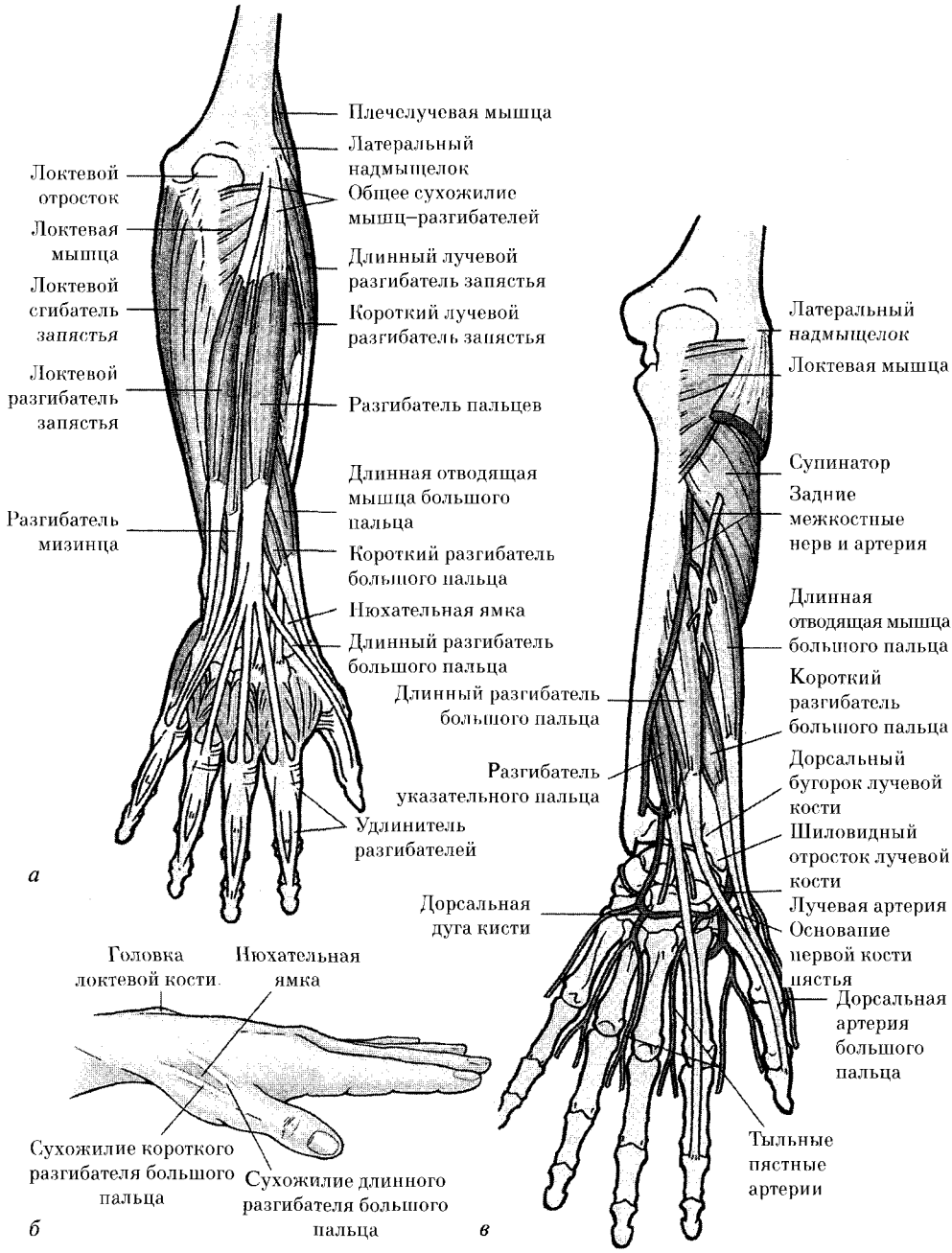


Рис. 5.26. Мышцы — разгибатели предплечья: вид поверхностных мышц сзади (*а*), некоторые элементы ладони (*б*), глубокие мышцы и отдельные артерии (*в*). Также показаны сухожилия, разгибающие кисть [274]

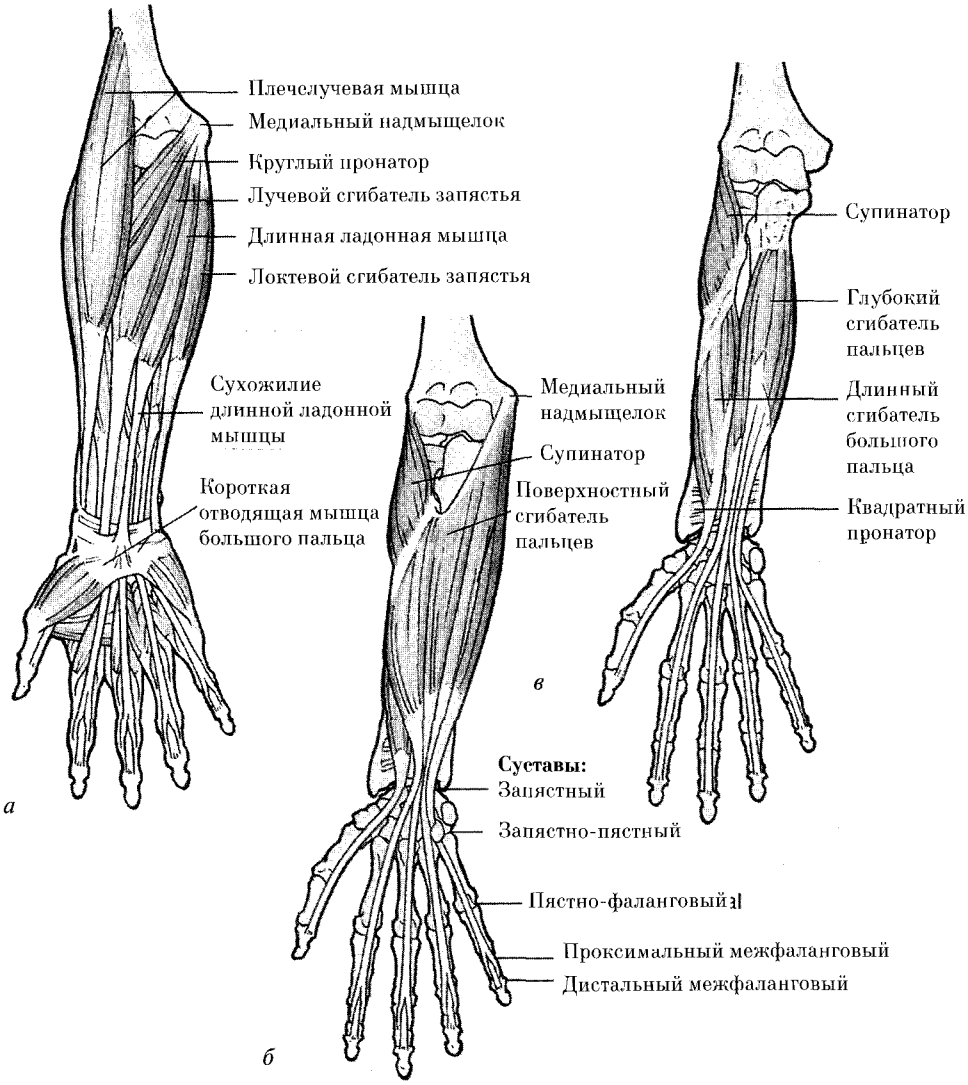


Рис. 5.27. Мышцы — сгибатели предплечья. Вид спереди первого (начиная с поверхности) слоя (*а*), второго слоя (*б*), а также третьего и четвертого слоев (*в*). Видны также сухожилия, идущие к кисти [274]

сокращения является изотоническим. Максимум напряжения и скорость сокращения, наблюдаемые в эксперименте, связаны между собой гиперболической зависимостью в виде кривой Хилла сила – скорость (рис. 5.30). Из этой кривой видно, что чем меньше масса груза, тем быстрее укорачивается мышца. Заметим, что Арчибальд Вивиан Хилл, который сформулировал эту зависимость между

силой и скоростью, получил Нобелевскую премию в области физиологии и медицины в 1922 году за открытие, связанное с теплопродукцией мышцы. Что же касается его работы относительно сил, развиваемых мышцами, то она появилась уже позже этого события.

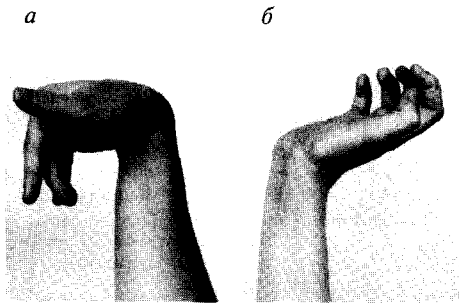


Рис. 5.28. Ограничения работы мышц: трудно сжать кулак при сильно согнутом запястье (*а*) или выпрямить пальцы при сильно разогнутом запястье (*б*) [239]

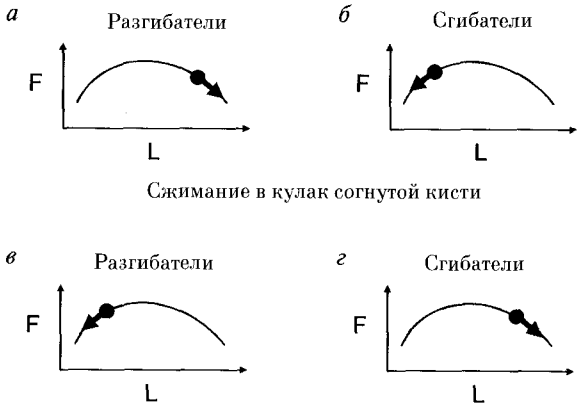


Рис. 5.29. Схематическое изображение сил, действующих на разгибатели и сгибатели во время сжатия кулака при согнутом запястье и во время разгибания пальцев при сильно разогнутом запястье. Текущие значения сил и длин показаны черными кружками. Стрелками показаны направления дальнейшего расслабления или растяжения, ведущие к снижению сил

Максимальное напряжение T_{max}, которое может быть развито, наблюдается при $v = 0$ (изометрические условия), что является пределом для очень медленного сокращения мышцы. Таким образом, $T(v = 0) = T_{max}$ (иногда эту величину обозначают как T_0). Напряжение T уменьшается и становится равным нулю при

v_{max}. Гиперболический вид экспериментальной кривой Хилла можно аппроксимировать соответствующим уравнением:

$$(T(v) + a)(v + b) = (T_{max} + a)\, b \tag{5.20}$$

или

$$T(v) = \frac{bT_{max} - av}{v + b}, \tag{5.21}$$

которое описывает график на рисунке 5.30 от точки $v = 0$ до v_{max}. Правая часть уравнения (5.20) представляет точку гиперболы с максимальным напряжением $T(v = 0) = T_{max}$, развиваемым при $v = 0$. Мы могли бы выбрать любую другую точку гиперболы, например, соответствующую минимальному напряжению $T(v = v_{max}) = 0$ при $v = v_{max}$. Тогда правая часть уравнения приняла бы вид $a(v_{max} + b)$. Ясно, что эти разные выражения для правой части равны между собой, так что $(T_{max} + a)\, b = a(v_{max} + b)$. Это означает, что $v_{max} = (b/a)\, T_{max}$. Данная формула говорит о том, что кривая Хилла определяется только тремя независимыми параметрами.

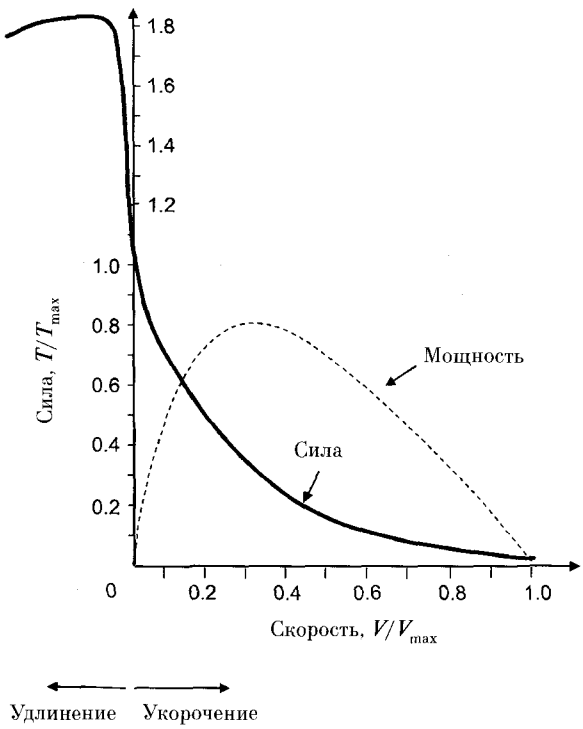


Рис. 5.30. Кривая Хилла сила — скорость укорочения мышцы. Пунктиром показана мощность = сила × скорость. Сила (ось ординат) показана в относительных единицах [271])

После перестановки уравнение (5.21) можно выразить как

$$v' = (1 - T')/(1 + T'/k), \tag{5.22}$$

где $v' = v/v_{max}$, $T' = T/T_{max}$, и $k = a/T_{max} = b/v_{max}$. Обычно $0.15 < k < 0.25$. В таблице 5.9 приведены параметры кривой сила – скорость сокращения для нескольких мышц. Эти данные получены на так называемых *скинированных* (*демембранированных*) мышцах, у которых мышечные волокна лишены клеточной мембраны (плазмалеммы) специальной механической или химической обработкой.

В разделе 3.83 мы видели, что мощность, развиваемая мышцей при перемещении предмета, равна Fv, где F — постоянная сила, прилагаемая к предмету, а v — это скорость, с которой он перемещается. Учитывая формулу Хилла, получаем мощность, развиваемую мышцей:

$$P(v) = T(v)v = v(bT_{max} - av)/(v + b). \tag{5.23}$$

Задача 5.21 показывает, что эта функция достигает максимума при $v \sim 0.3v_{max}$, при котором $T \sim 0.3T_{max}$. При этой скорости мощность достигает максимальной величины $\sim 0.1T_{max}v_{max}$ (рис. 5.30). Велосипеды снабжены шестеренками, которые позволяют пользоваться этим преимуществом, поддерживая скорость укорочения мышц около такой величины, при которой достигается пик мощности. Это устройство аналогично коробке передач автомобилей. При разных скоростях движения автомобиля его двигатель работает примерно на одних и тех же оборотах, развивая максимальный крутящий момент.

Таблица 5.9. Параметры кривой Хилла для скинированных мышц [270].

Мышца	Изометрическая сила, P_0 (MPa)	Максимальная скорость, v_0 (FL/сек) [а]	a/P_0
Камбаловидная (*soleus*) человека (15°C) [б]	0.145	0.52	0.037
Икроножная (*gastrocnemius*) человека (15°C) [б]	0.136	0.64	0.034
Камбаловидная (*soleus*) обезьяны (15°C) [б]	0.146	0.7	0.044
Икроножная (*gastrocnemius*) обезьяны (15°C) [б]	0.160	0.69	0.040
Поясничная (*psoas*) кролика (20°C) [в]	0.246	3.26	0.10
Камбаловидная (*soleus*) крысы (20°C) [в]	0.234	1.94	0.05

[а] FL – длина волокон.
[б] [290].
[в] [288].

На рисунке 5.31 представлены экспериментальные данные для крутящего момента, который можно развить при выпрямлении коленного сустава, в зависимости от скорости изменения угла [251]. (При построении графика было учтено, что сила пропорциональна крутящему моменту, а скорость изменения длины мышцы пропорциональна скорости изменения угла, так что графики сила-длина и крутящий момент – угол похожи друг на друга). Рис. 5.12 показывает, как максимальные угловая скорость и крутящий момент зависят от количества быстрых мышечных волокон.

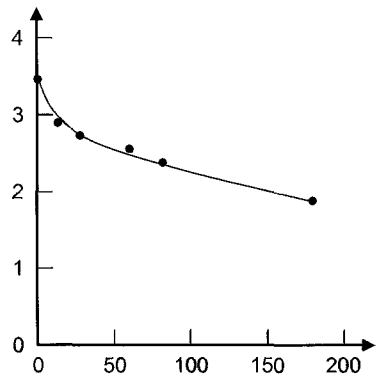


Рис. 5.31. Крутящий момент (на единицу массы тела) в зависимости от угловой скорости в коленном суставе при его выпрямлении [251, 286]

При меньшем возбуждении мышцы развивается меньшая сила сокращения при каждой величине скорости (рис. 5.32). Следует иметь в виду, что обычно мышцы не работают при нулевой скорости сокращения, как на рисунке 5.23, или при постоянной длине, как на рис. 5.30. В реальности сила мышцы зависит как от ее длины, так и от скорости сокращения, как показано на соответствующем трехмерном графике (рис. 5.33). В двухзвенной модели скелетной мышцы Хилла сократимый элемент (описываемый рассмотренной выше кривой Хилла сила–скорость) расположен последовательно с эластическим элементом [266].

Кривую Хилла сила — скорость можно вывести, учитывая работу всех поперечных мостиков скользящих филаментов. Этот статистический подход реализован в модели Хаксли, которая слишком сложна для данной книги [259, 262, 263, 264, 271].

До сих пор мы рассматривали сокращение мышцы при скоростях от 0 до v_{max}. Это важно при осуществлении положительной работы. Однако, как видно на рисунке 5.30, часть кривой расположена слева от оси ординат ($v = 0$), что соответствует удлинению нагруженной мышцы ($dL/dt > 0$). Напряжение, которое развивается при этом режиме эксцентрического сокращения, составляет пример-

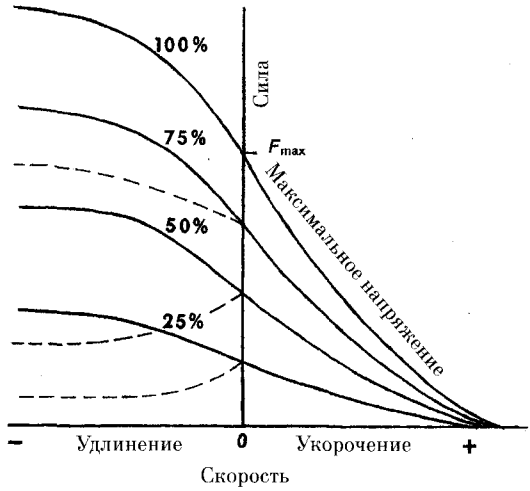


Рис. 5.32. Кривые сила–скорость при различной степени возбуждения мышц и выбранной величине длины мышцы. Все кривые укорочения соответствуют кривым Хилла сила–скорость, но для кривых удлинения имеется различие между изотонической активностью (сплошные линии) и равноскоростной активностью (пунктирные линии) [292]

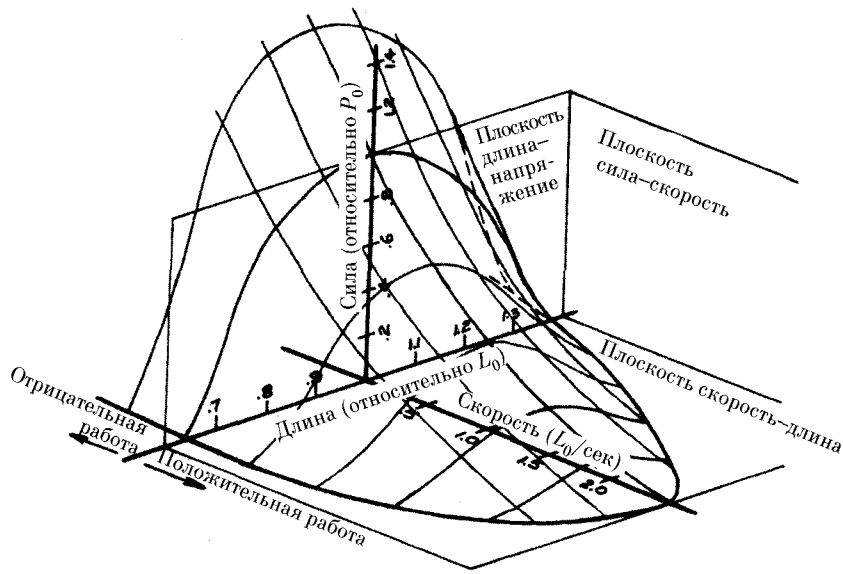


Рис. 5.33. Трехмерный график, показывающий напряжение активной части мышцы в зависимости от ее скорости и длины. График соответствует максимальному возбуждению мышцы и не учитывает ее пассивный ответ [292]

но $1.8T_{max}$. В этом режиме мышца используется для торможения (она препятствует внешнему действию, совершая отрицательную работу). Такое применение используется для эксцентрического тормозящего движения, при сопротивлении растяжению, при изометрическом (с постоянной длиной мышцы) возбуждении и при сохранении позы (например, при стоянии). Вспомним, что при каждом шаге во время бега теряется 100 Дж. Почти половина из этого количества затрачивается на тормозящее действие мышц ноги. Когда мышцы не полностью возбуждены, то весьма большое напряжение при торможении всегда проявляется в изотоническом режиме, но не всегда в равноскоростном режиме (рис. 5.32).

В тяжелой атлетике быстрым движением (толчком) можно поднять более тяжелую штангу, чем ту, которую спортсмен может одолеть медленным и постепенным движением. Это не противоречит кривой Хилла, поскольку атлет пользуется преимуществом большой силы мышц в тот момент, когда мышечные филаменты еще не успели набрать скорость. Итак, вы можете поднять более тяжелый вес «толчком» (быстрый подъем до уровня плеч, а затем выталкивание вверх при полностью вертикальном положении тела) по сравнению с «жимом» (быстрым подъемом до уровня плеч и далее медленным подъемом в вертикальное положение). Кстати, жим больше не используется в соревнованиях, поскольку трудно отличить его от толчка. У штангистов есть и третий вид упражнения – «рывок», при котором вес поднимается одним непрерывным движением. Мировые рекорды в рывке и толчке составляют 138 кг и 182 кг у женщин (вес тела ≥ 75 кг, 2006 г), а также 213 кг и 263 кг у мужчин (вес тела ≥ 105 кг). Подробности приведены в задаче 5.6.

5.9. МОДЕЛЬ СКОЛЬЗЯЩИХ ФИЛАМЕНТОВ: НАНОСКОПИЧЕСКИЙ УРОВЕНЬ

Организм имеет несколько двигательных белков, способных выполнять направленное движение. В мышцах эту функцию выполняет миозин (рис. 5.7, 5.22, 5.23 и 5.34) [279]. Белки кинезин и динеин осуществляют направленный транспорт структурных элементов клетки по микротрубочкам организма (рис. 5.35) [253, 282, 287]. Эти белки используются в организме при транспорте на дальние расстояния. Внутри клетки кинезин используется для транспорта от центра клетки к периферии, тогда как динеин работает в противоположном направлении. Такой направленный транспорт является предпочтительным по сравнению с диффузией, поскольку он обеспечивает направленный и быстрый перенос веществ. В главе 7 показано, что при линейной диффузии происходит медленное Гаусс-подобное ненаправленное распределение веществ на расстояние $x \sim \sqrt{2D_{diff}t}$ за время t, где D_{diff} – коэффициент диффузии.

Для мышечного движения необходимо направленное перемещение. На рисунке 5.34 показана головка молекулы миозина толстого филамента, присоединенная к молекуле актина в точке *x* тонкого филамента (рис. 5.34, *а*). Эту элементарное сочленение называют *поперечным мостиком*, а соответствующая стадия взаимодействия актина с миозином называют «взведенный курок» (*cocked position*). В этом положении АТФ гидролизуется с образованием АДФ, неорганического фосфата и с выделением энергии (глава 6), которая используется для того, чтобы деформировать молекулу миозина, которая пока еще связана с той же самой молекулой актина. Деформация сопровождается движением, причем это движение вызывается одновременным действием всех поперечных мостиков, прикрепленных к тому же филаменту. Таким образом, на рисунке 5.35 тонкий филамент скользит влево. Указанное действие АТФ, преобразующее ее химическую энергию в перемещение филаментов, называют «рабочим ходом» (*power stroke*) по аналогии с автомобильным двигателем. Далее молекула миозина отцепляется от актина (фаза расцепления), распрямляется и присоединяется к соседней молекуле актина в точке $x + 1$ (рис. 5.34, *в*) тонкого филамента (фаза присоединения). *Сколько поперечных мостиков имеется в мышце? Какая сила развивается в одном поперечном мостике?* Попробуем согласовать эти микроскопические характеристики с макроскопическими данными, согласно которым мышцы развивают напряжение до ~ 30 Н/см^2.

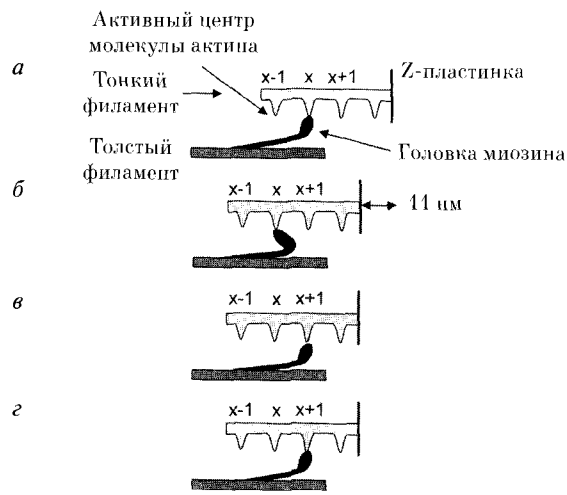


Рис. 5.34. Фазы скольжения миофиламентов: присоединение головки миозина к активному центру актина (точка *x*) (*а*); рабочий ход (*power stroke*), при котором головка миозина расщепляет АТФ и изгибается, перемещая тонкий филамент (*б*); головка миозина отсоединяется и расслабляется (*в*) и головка миозина вновь присоединяется к новому центру актина ($x + 1$) для нового цикла (*г*) [280, 284]

Каждая мышца состоит из 10^4–10^6 мышечных волокон. Каждое волокно имеет диаметр 10–80 мкм. Пусть в среднем это будет составлять 50 мкм, так что плотность волокон составляет приблизительно $1/(50\text{ мкм})^2 = 4\times10^4$ волокон/см^2. Каждое волокно имеет от нескольких сотен до нескольких тысяч миофибрилл — остановимся на оценке в 2000 миофибрилл на волокно. Каждая миофибрилла содержит около 1500 толстых миозиновых филаментов, 3000 тонких актиновых филаментов и приблизительно 1.0×10^4–1.7×10^5 саркомеров. Каждый толстый филамент содержит 200 молекул миозина. Эти филаменты расположены определенным образом (рис. 5.6, *а*, *б*).

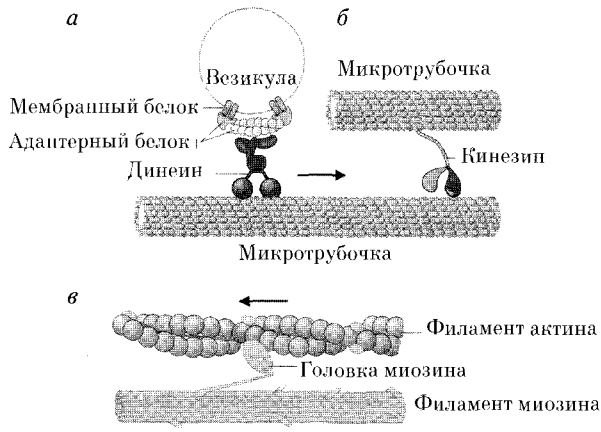


Рис. 5.35. Примеры двигательных белков: транспорт везикулы динеином вдоль микротрубочки (*а*); транспорт микротрубочки вдоль другой микротрубочки кинезином (*б*); перемещение филамента актина филаментом миозина (*в*) [281]

В саркомере все поперечные мостики параллельны, так что для каждого филамента их силы складываются — так же как суммируются усилия гребцов на лодке или участников команды на состязаниях по перетягиванию каната. Все филаменты в саркомере (миофибрилле) расположены параллельно и, таким образом, их усилия суммируется. То же самое справедливо для всех миофибрилл в мышечном волокне (они расположены параллельно) и для всех мышечных волокон. Чтобы подсчитать суммарную силу, надо сначала оценить количество индивидуальных сил в половинке саркомера (аналогично тому, как силу пружины можно измерить в любом ее поперечном сечении). Поскольку у нас есть данные по количеству всех силовых элементов мышцы в 1 см^2 ее поперечного сечения, то оценку напряжения мышцы выполним следующим образом. Сначала подсчитаем плотность молекул миозина: 4×10^4 волокон/см^2 × 2000 миофибрилл/волокно × 1500 толстых филаментов/миофибрилла × 200 молекул миозина/тол-

стый филамент. Это дает примерно 10^{13} молекул миозина/см^2. Таким образом, усилие, развиваемое каждым поперечным мостиком, приблизительно равно

$$\sim \frac{30 Н/см^2}{1 \times 10^{13} молекул\_миозина/см^2} = 3 \times 10^{-12} \text{ Н} = 3 \text{ пН}. \qquad (5.24)$$

К такому же выводу приводят оценки, выполненные на основе модели скользящих филаментов Хаксли с учетом кривой Хилла сила – скорость. Непосредственное измерение взаимодействия одиночного поперечного мостика между актином и миозином методом оптического пинцета (основанном на фокусированных лазерных ловушках, применяемых для того, чтобы ограничить движения этих молекул), показало, что в одном поперечном мостике развивается 3 – 4 пН. При этом длина «рабочего хода» (рис. 5.34, *б*) – то есть, расстояние относительного смещения филаментов при гидролизе 1 молекулы АТФ – оставляет 11 нм (рис. 5.36). Это уже не микроскопический, а поистине наноскопический взгляд на мышцы. В задаче 5.26 вы можете рассчитать работу этого перемещения и оценить ее долю от той энергии, которая выделяется при гидролизе АТФ, рассмотренном в следующей главе.

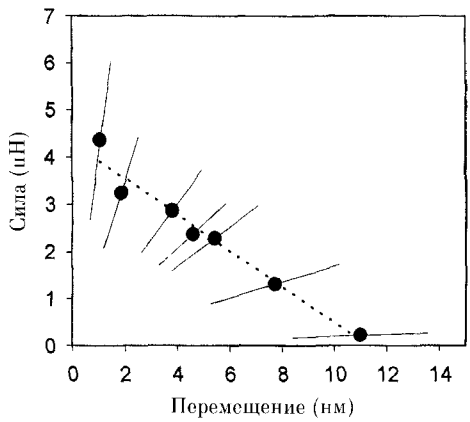


Рис. 5.36. Кривая зависимости силы от перемещения одиночной молекулы миозина, взаимодействующей с молекулой актина во время рабочего хода (измерено методом оптических пинцетов) [247]

При оценке влияния поперечных мостиков саркомеров на развиваемое напряжение, мы учитывали только количество поперечных мостиков в 1 см^2 поперечного сечения мышцы. Таким образом, нам удалось связать силу, развиваемую индивидуальным мостиком, с известной макроскопической величиной напряжения мышцы. Для развития такого напряжения достаточно одной половинки всех саркомеров, приходящихся на 1 см^2. В то же время известно, что

на длине каждого мышечного волокна укладывается последовательно примерно 1×10^4–1.7×10^5 саркомеров. Эти десятки тысяч саркомеров никак не увеличивают силу, развиваемую мышцей. Они служат для выполнения очень важной, хотя и совершенно другой функции. Необходимая величина вращения в суставе может быть достигнута только в том случае, если происходит достаточное изменение длины мышцы (или совокупной длины сухожилия и мышцы). При этом следует учесть, что эффективное изменение длины саркомера и мышцы составляет только около ±30%. Значительное перемещение мышцы может быть достигнуто только последовательным соединением многих саркомеров. Изменение общей длины соответствует длине мышцы в покое (то есть, количеству последовательно соединенных саркомеров в волокне). Второе преимущество перистого строения мышц также связано с этим обстоятельством.

Хотя рассмотренная модель с поперечными мостиками между толстыми и тонкими филаментами саркомера более или менее точна, реальная жизнь все же сложнее. Реальности проявляют себя уже в геометрии. В действительности, будучи скручены между собой, два филамента актина образуют двойную спираль, причем нить тропомиозина расположена в желобке этой спирали. (Тропомиозин является регуляторным белком, причем его нить отличается от толстой нити миозина.) Шесть филаментов актина окружают каждый филамент миозина, в то время как каждый филамент актина окружен тремя филаментами миозина (рис. 5.6). Кроме того, молекулярный цикл зацепления – расцепления актина с миозином происходит только при наличии ионов Ca^{2+}, вызывающих конформационные изменения этих белков, которые ведут к сближению головки миозина и нити актина. Временное увеличение концентрации кальция в саркомерах происходит в результате прихода к мышце нервного импульса. Чтобы развиваемая сократительным элементом сила использовалась для полезного перемещения, должна существовать точка прикрепления сократительного элемента и некий механизм этого прикрепления. Для данной цели существует белок титин, который прикрепляет каждый филамент актина к определенной поперечной структуре.

Следует учесть и то, что модель координированного движения миллионов молекул миозина, которые синхронно прикрепляются к актину, активируются АТФ, а затем отсоединяются и далее регулярно повторяют этот цикл, представляется крайне неправдоподобной [260, 261]. Вероятно, что вместо этой согласованной и быстрой последовательности циклов жди-тяни, молекулы миозина живут более яркой и индивидуальной жизнью на разных этапах этого цикла – но все же они не забывают образовывать поперечные мостики, тянущие мышцу в одном и том же направлении. (Представьте себя лодку с четырьмя гребцами и восемью веслами, в которой единовременно только два весла толкают лодку). Введем время цикла τ_{cycle} для произвольного поперечного мостика, в течение которого миозин прикрепляется к актину на время τ_{on} и затем отсоединяется (и

инактивируется) в течение времени τ_{off}, так что $\tau_{cycle} = \tau_{on} + \tau_{off}$. Во время фазы прикрепления поперечный мостик сдвигается (за счет гидролиза АТФ) на расстояние рабочего хода δ, которое составляет примерно 5.3 нм для миозина II скелетных мышц *in vitro*. (Мы округлим это значение до 5 нм.) Скважность r_{duty} определяется как часть времени, в течение которого сохраняется прикрепление поперечного мостика:

$$r_{duty} = \tau_{on}/(\tau_{on} + \tau_{off}) = \tau_{on}/\tau_{cycle}. \quad (5.25)$$

Для миозина $\tau_{on} \sim 10^{-3}$ сек, а $r_{duty} \sim 0.02$, так что каждая данная молекула миозина находится в контакте с филаментом актина относительно малую доли длительности цикла.

Чтобы движение нитей было непрерывным, некоторое минимальное количество головок (N_{min}) должно находиться в зацеплении в течение всего цикла, что ведет к соотношению

$$N_{min} = 1/r_{duty}. \quad (5.26)$$

Это соотношение дает оценку $N_{min} \sim 1/0.02 = 50$, так что в каждый момент времени работают только шесть головок миозина из 300 поперечных мостиков половинки саркомера.

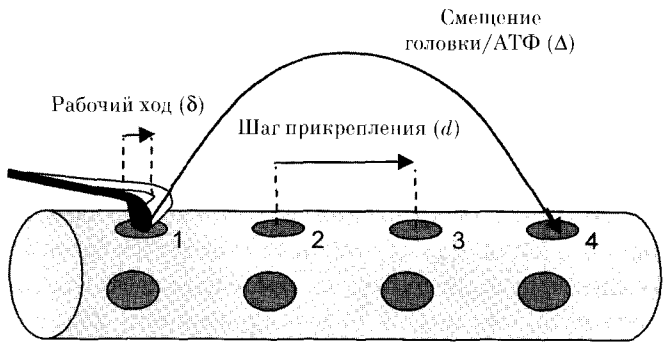


Рис. 5.37. Расстояния, соответствующие детальной модели актин-миозинового поперечного мостика. Этот поперечный мостик движется параллельно оси филамента и перепрыгивает через два участка связывания во время одного цикла гидролиза. В этой модели скважность рабочего цикла незначительна [261]

Во время цикла поперечного мостика, в течение которого осуществления один акт гидролиза АТФ (рис. 5.37), головка миозина «прыгает» на расстояние Δ, где

$$\Delta = \delta/r_{duty}. \quad (5.27)$$

Для малых сил эта «длина прыжка головки» составляет 5 нм × 50 = 250 нм. Время цикла связано с константой скорости гидролиза молекулы АТФ (k_{ATPase}) следующим образом:

$$\tau_{\text{cycle}} = 1/k_{\text{ATPase}}. \tag{5.28}$$

Используя $k_{\text{ATPase}} \sim 20$/сек, получим, что $\tau_{\text{cycle}} \sim 0.05$ сек. Этот результат согласуется с величиной $\tau_{\text{cycle}} = \tau_{\text{on}}/r_{\text{duty}} = 10^{-3}$ сек/0.02. Относительную скорость скольжения актиновых и миозиновых филаментов v можно получить из отношения общего смещения ко времени цикла, что составляет

$$v = k_{\text{ATPase}}\Delta = \Delta/\tau_{\text{cycle}} = \delta/\tau_{\text{on}}. \tag{5.29}$$

Итак, мы видим, что $v = 5$ нм/10^{-3}сек = 5 мкм/сек.

Кроме δ и Δ, нам понадобится третья геометрическая характеристика — расстояние d (шаг прикрепления) между двумя последовательными участками зацепления головки миозина. Это расстояние составляет примерно 36 нм. Данная величина связана с Δ соотношением $\Delta = nd$, где n — целое число. На схеме, представленной на рисунке 5.37, $\delta \ll d$ и $\Delta = 3d$, так что $n = 3$. В более простой модели согласованного движения поперечных мостиков между актином и миозином в неявной форме допускалось, что все эти три характеристики расстояния одинаковы, а r равно 1. В противоположность реальной скважности цикла миозина $r \ll 1$, работа двигательного белка кинезина, находящегося практически весь цикл в контакте с микротрубочкой, характеризуется скважностью, близкой к 1. При этом рабочий ход $\delta \sim 8$ нм, шаг прикрепления $d = 8$ нм и длина прыжка головки миозина $\Delta = 16$ нм.

Какова же максимальная механическая мощность, развиваемая ногами при физических упражнениях, таких как быстрый подъем в гору? Как такая мощность обеспечивается элементарными моторами — поперечными мостиками? Предположим, что мышцы икры и бедра сокращаются во время ходьбы на длину 3 см и вычислим энергию, необходимую для осуществления этих сокращений. Приняв 0.25 сек за длительность шага, получим необходимую мощность. Оценим диаметр этих мышц величиной 10 см, а эффективный диаметр филамента миозина — величиной 20 нм. Тогда количество филаментов миозина на поперечном сечении каждой мышцы будет примерно $(10 \text{ см})^2/(20 \text{ нм})^2 = 2.5\times10^{13}$, так что на поперечном сечении обеих мышц содержится примерно 5.0×10^{13} филаментов. С каждым миозиновым филаментом связаны 6 боковых нитей актина (рис. 5.6). Таким образом, в поперечном сечении мышц находятся 3.0×10^{14} поперечных мостиков.

Поскольку зацепление-расцепление индивидуального поперечного мостика сокращает мышцу на 5.3 нм, а каждая мышца в нашем примере сокращается на 3 см, то общее количество зацеплений-расцеплений поперечных мостиков

во время движения будет приблизительно ($3.0\ 10^{14}$) (3 см/5 нм) = 1.8×10^{21}. Если каждое перемещение поперечного мостика требует гидролиза одной молекулы АТФ, которая выделяет 14 ккал/моль = 9.7×10^{-20} Дж (глава 6), то величина необходимой энергии составляет ~ $(1.8\times10^{21})(9.7\times10^{-20})$ Дж = 175 Дж. Если эта энергия расходуется за 0.25 сек, то мощность составляет 175 Дж/0.25 сек = 700 Вт. Это соответствует энергии метаболизма, необходимой для осуществления активной деятельности — такой, как подъем в гору (задача 5.10 и глава 6). Заметим, что приблизительность ответа частично объясняется весьма грубой оценкой эффективного поперечного сечения рассмотренных мышц.

5.10. РЕЗЮМЕ

Функцию мышц можно понять, если проанализировать их тонкую структуру на уровне волокон и саркомеров, а также выяснить структуру филаментов в саркомерах. Силу мышцы можно моделировать как функцию ее общей длины и скорости сокращения. Чтобы проанализировать влияние импульсной электрической стимуляции мышц, можно использовать механические модели (глава 4). На наноскопическом уровне силу мышц можно анализировать на основе свойств поперечных мостиков между филаментами актина и миозина.

ЗАДАЧИ

Мышцы и силы

5.1. Средняя вертикальная сила, действующая на одну стопу спортсмена при соприкосновении с землей во время бега, составляет 1710 Н (2.7 вес_тела). Напротив, при прыжке в высоту у того же спортсмена средняя сила составляет только 715 Н на каждую стопу (при этом общая вертикальная сила, действующая на обе стопы, составляет всего лишь 1430 Н = 2.3 вес_тела). Возможно ли такое различие? Почему это верно (или неверно) из разумных качественных соображений? Учтите, что при рассмотренных видах физических упражнений в эти оценки вносят свой вклад пределы длины мышц. Данные работ [238] и [239] наводят на мысль, что стимуляция мышц при растяжении, которое происходит непосредственно перед сокращением по время бега, но не при прыжках, вносит вклад в это наблюдение. Это также согласуется с наблюдением, что движения вверх и вниз перед прыжком в высоту приводят к более высоким результатам.

5.2. (*а*) Говорят ли данные, представленные на рис. 5.38 о том, что сила мышц линейно зависит от площади поперечного сечения, как это утверждается в тексте?
(*б*) Если да, то каков коэффициент пропорциональности?
(*в*) Как этот коэффициент отличается у мужчин и женщин?

5.3. (*а*) Докажите, что физиологический поперечник (ФП = PCA) мышц с параллельным расположением волокон (PCA) = (m/Ld) см^2, где m — масса мышечных волокон, d — плотность мышц (1.056 г/см^2), и L — длина мышечных волокон. (*б*) Сделайте то же самое для мышц с перистым расположением волокон и покажите, что PCA = ($m\ cos\theta/Ld$) см^2, где θ — угол перистости (угол между продольной осью мышцы и углом отхождения волокон).

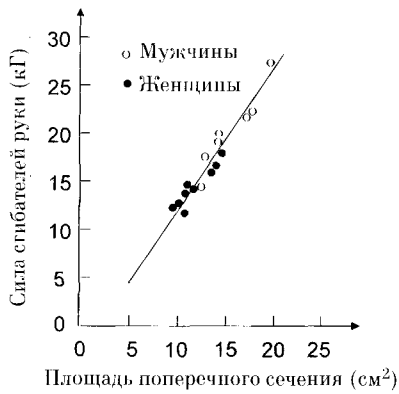


Рис. 5.38. Сила мышц сгибателей руки у мужчин и женщин в зависимости от площади поперечного сечения [265]. К задаче 5.2

5.4. Проверьте, соответствуют ли две формулы задачи 5.3 данным о мышцах, приведенным в таблице 5.4.

5.5. Определите, какой вес человек может поднять над головой на вытянутых руках.

(*а*) Используйте данные для человека массой 70 кг, приведенные в главе 1, в том числе объем скелетных мышц. Допустим, что все эти мышцы расположены в виде вертикального цилиндра с высотой, равной сумме длин рук, ног и туловища этого человека. Оцените площадь их поперечного сечения и примите, что они могут развивать силу 20 Н/см^2.

(*б*) Представляется ли ответ разумным? Если нет, то опишите каждый из следующих факторов, которые могут (или не могут) вносить вклад в формирование ошибочного ответа: (*1*) Руки человека тоньше ног, поэтому площадь поперечного сечения мышц не одинакова. Ответ определяется самым слабым (то есть тонким) элементом. (*2*) Длина мышц не соответствует принятой и ее следует взять не большей, чем некоторая часть от длины мышц рук или ног. Иными словами, следует учесть последовательное соединение нескольких мышц. (*3*) Не все скелетные мышцы туловища предназначены для заданного подъема.

(*4*) Не все участвующие в подъеме мышцы имеют параллельное расположение волокон. (*5*) Величина 20 Н/см^2 является неточной.
(*в*) Теперь снова решите эту задачу применительно к мужчинам и женщинам (штангистам мирового уровня) в отношении их рекордных результатов, пользуясь данными, приведенными в тексте. Какая часть площади поперечного сечения их скелетных мышц (предположим, что она одинакова по всей длине) эффективно участвует в этом подъеме?

5.6. Ниже приведены данные за 2006 год о рекордах в тяжелой атлетике в толчке в разных весовых категориях. Указаны взятый вес и собственный вес (в скобках). Итак, для мужчин: 168 кг (56 кг), 182 кг (62 кг), 197 кг (69 кг), 210 кг (77 кг), 218 кг (85 кг), 232 кг (94 кг), и 242 кг (105 кг). Теперь для женщин: 118 кг (48 кг), 127 кг (53 кг), 139 кг (58 кг), 141 кг (63 кг), 157 кг (69 кг) и 159 кг (75 кг). Как зависит поднятый вес от массы тела? (Рассмотрите этот вопрос отдельно для мужчин и женщин). Соответствует ли полученная зависимость закону мощности? Является ли она квазилинейной? Как вы можете объяснить эту зависимость?

5.7. Как можно произвести измерение зависимости силы от длины мышцы, если у нее закреплены оба конца (изометрические условия), как на рис. 5.23? Нет ли здесь противоречия?

5.8. Пусть веретенообразная мышца длиной L и физиологическим поперечником ФП (PCA) прикреплена к костям с двух сторон сухожилиями длиной $0.9L$ и имеет ФП (PCA) $= f << 1$. Общая длина составляет $2.8L$ и удерживается постоянной во время сокращения мышцы на 20%, развивая напряжение 15 Н/см^2. Используя данные таблицы 4.2:
(*а*) Определите напряжение на сухожилиях. Как это соответствует UPE (*ultimate percentage of elongation* = предельное процентное удлинение = ППУ) сухожилий?
(*б*) Определите связь между физиологическим поперечником f и модулем Юнга Y для сухожилия.
(*в*) Используя величину Y из таблицы, сравните диаметры мышц и сухожилий.
(*г*) Определите нагрузку на сухожилия. Как она соответствует величине ППУ (UPE) сухожилий?

5.9*. (Задача повышенной сложности). Покажите, что две модели на рис. 5.14 математически эквивалентны. Результаты расчетов по эти моделям тождественны при $c_1/(k_1 + k_2) = c_2/k_4$; $k_1k_2/(k_1 + k_2) = k_3$; $k_2 = k_3 + k_4$; и $(k_2/(k_1 + k_2))\ T_{01} = T_{02}$ [271].

Энергия мышц, их выносливость и совместная деятельность

5.10. Человек массой 75 кг поднимается по лестнице на высоту 50 м за 53 сек. Определите энергетические (метаболические) затраты во время подъема в ваттах

и ккал/час при условии, что КПД процесса составляет 25%. Как полученный результат соотносится с оценкой энергии такого движения, данной в тексте? (Метаболизм мышцы подробно рассмотрен в главе 6).

5.11. Выведите гиперболическую зависимость, которая описывает кривую Ромерта (рис. 5.18), связывающую между собой продолжительность выносливости и величину напряжения мышцы.

5.12. Рисунок 5.20 показывает, что когда кошка увеличивает скорость движения, ее икроножная мышца развивает все большее усилие, а камбаловидная — нет. Объясните, почему относительный вклад икроножной мышцы в силу, развиваемую задней конечностью, растет при увеличении скорости движения.

5.13. Представьте себе, что вы несколько раз сгибаете и разгибаете свою руку (скажем, чтобы коснуться плеча) с периодом 2 сек. Нарисуйте графики сил, развиваемые в головках двуглавой и трехглавой мышц, как функции времени. Используя время как параметр, нарисуйте график зависимости одной силы от другой.

Напряжение мышц в зависимости от длины или времени

5.14. Почему вы полагаете, что рис. 3.52 отражает общую длину мышц и сухожилий?

5.15. С помощью данных (рис. 3.52) определите, всегда ли основные мышцы ноги, используемые при езде на велосипеде, находятся в пределах своей оптимальной длины (так что они всегда развивают почти максимальную силу)? Может быть, они становятся гораздо длиннее или короче оптимальной длины во время некоторых частей цикла и развивают в эти моменты времени усилия, которые гораздо меньше оптимальных? Обоснуйте свой ответ.

5.16. В тренажерном зале вы тренируете свою двуглавую мышцу постоянным весом, стараясь поднять его путем поворота предплечья в локте. Опишите в общих чертах максимальное напряжение в зависимости от длины двуглавой мышцы, если:
(*а*) Вес так тяжел, что, невзирая на желание его поднять, вы можете только его удерживать.
(*б*) Вес так мал, что вы его легко поднимаете.
Для обоих случаев, какой точке графика соответствует вес гири? Опишите, насколько меняется длина мышцы во время упражнения.

5.17. На примере бросания мяча, рассмотренного в главе 3, мы предполагали, что сила, развиваемая двуглавой мышцей, не зависит от угла между плечом и

предплечьем; этот угол меняется от 180 до 0 в первом варианте задачи и от 135 до 45° во втором. Используйте наши знания о том, как сократительная сила мышцы меняется в зависимости от длины, и определите справедливость второго предположения. Допустим, что мышца имеет длину L_0 = 12 см в покое при 90° и что расстояние от локтевого сустава до места прикрепления на лучевой кости составляет 4 см (рис. 5.39). (Вам следует основывать свои заключения на вычислениях длины мышцы при различных углах — по меньшей мере, при 0, 45, 90, 135 и 180°. Длиной сухожилий можно пренебречь).

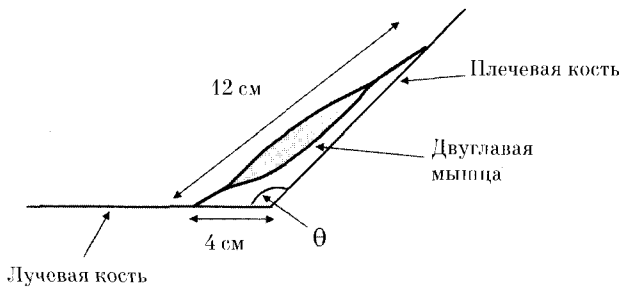


Рис. 5.39. Модель мышцы с параллельным расположением волокон (к задаче 5.17)

5.18. У мышц с веретенообразным (или параллельным) расположением волокон вся сократительная сила направлена вдоль оси сухожилия. Для таких мышц установлена определенная зависимость между изменениями длины мышцы и сухожилия, которая зависит от условий работы мышцы (изометрическое сокращение и т.п.). У мышц с перистым и двуперистым расположением волокон эти зависимости количественно отличаются. Обратитесь к рис. 5.40, который описывает мышцу с двуперистым расположением волокон в начальном, относительно более расслабленном состоянии (сплошные линии), и в конечном, относительно более сокращенном состоянии (пунктирные линии).

(*а*) В начальном состоянии длина сухожилия (до точки B, в которой мышца переходит в сухожилие) составляет 8.7 см (= 2.9 см + 5.8 см), причем каждое мышечное волокно имеет длину 10 см и прикрепляется к сухожилию под углом 30 . Предположим, что имеется всего N волокон, прикрепленных к сухожилию вблизи этой точки (с равным количеством волокон с обеих сторон) и что каждое волокно развивает силу F_{fiber}. Найдите общую силу, передающуюся по этому сухожилию F_{tendon}. (Нет ли тут некоторой «растраты» силы впустую?).

(*б*) Мышца сокращается таким образом, что длина сухожилия (до точки C) составляет 2.9 см, а угол между мышцей и сухожилием равен 60 . Найдите длину этой мышцы (пунктирные линии). Определите, что укоротилось сильнее во время этого сокращения – мышечные волокна или сухожилие? Хорошо это или

плохо для работы мышцы? (Компенсирует ли этот эффект, наряду со свойством присоединять к соответствующему типу сухожилия больше волокон, «потери» в силе, упомянутые выше?).

(*в*) Определите силу F_{tendon}, передающуюся на сухожилие в результате сокращения (задача *б*), допуская, что сократительная сила каждого мышечного волокна равна F_{fiber}. Как изменилась сила, передающаяся на сухожилие?

(*г*) Теперь рассмотрите более общий случай, когда сила, развиваемая мышечным волокном, изменяется в зависимости от его длины. Допустим, что F_{fiber} достигает пиковых значений при длине $L = 8$ см. При этом $F_{fiber}(L) = F_{max}(1 - (L - 8)^2/8)$. Нарисуйте график изменения F_{tendon} при сокращении L от 10 до 6 см. Достигает ли эта сила максимума при той же длине, когда $F_{fiber}(L)$ достигает пика? А почему?

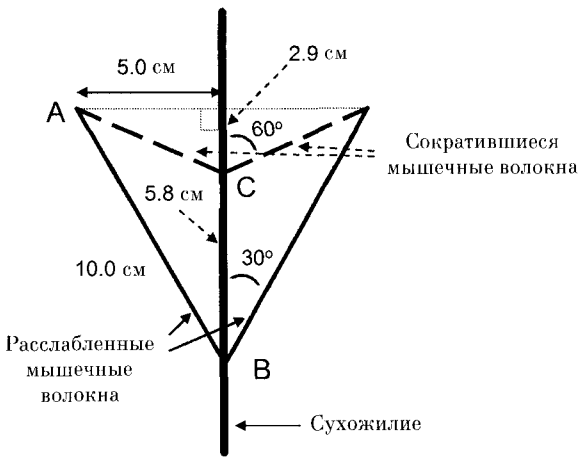


Рис. 5.40. Модель мышцы с двуперистым расположением волокон [272]. К задаче 5.18

5.19. Предположим, что сила мышцы F снижается по сравнению с ее максимальной величиной F_{max} (достигаемой при длине L_{peak}) по параболе: $F(L) = F_{max} - \Delta F((L - L_{peak})/L_{dec})^2$. Здесь L_{dec} является текущей длиной мышцы (dec = decrease = снижение, индекс отражает снижение силы). Покажите, что работа, совершенная мышцей при ее сокращении от $L = L_{peak} + L_{dec}$ до $L = L_{peak} - L_{dec}$, составляет $W = W_0(1 - \Delta F/3F_{max})$, где $W_0 = 2F_{max}L_{dec}$ — это работа, которую выполнила бы мышца, если бы ее сила не менялась в зависимости от ее длины [273].

5.20. Нарисуйте в одних координатах все 6 кривых, представленных на рис. 5.24, причем каждый график представьте в процентах от максимальной силы относительно угла поворота в суставе.

5.21. Определите величины T и v, которые соответствуют максимуму выходной мощности мышцы, описываемой уравнением Хилла (5.20). Найдите величину выходной мощности P_{max} мышцы. Примите $a/T_{max} = 0.25$ и не забудьте, что $P = Tv$. (Подсказка: продифференцируйте выражение для мощности по скорости v и приравняйте его к нулю. Для начала выразите $T(v)$ из уравнения Хилла. После этого составьте выражение для мощности $P(v) = T(v)v$. Максимальная мощность должна получиться примерно равной $0.1T_{max}v_{max}$).

5.22. На примере бросания мяча, рассмотренном в главе 3, мы предположили, что сила, развиваемая двуглавой мышцей, не зависит от скорости изменения угла θ локтевого сустава, то есть от $d\theta/dt$. В настоящей задаче с помощью уравнения Хилла мы исследуем два аспекта этого предположения. Пусть $T_{max} = (20\ Н/см^2) \times РСА$, где РСА (ФП) — физиологический поперечник мышцы. Далее, пусть $v_{max} = 6L_0$/сек для мышц, преимущественно содержащих медленные мышечные волокна и $v_{max} = 16L_0$/сек для мышц, преимущественно содержащих быстрые мышечные волокна, где L_0 — оптимальная для мышц длина волокон. (Поскольку мышцы часто содержат как быстрые, так и медленные волокна, то соответствующая величина v_{max} часто находится между этими двумя крайними значениями). Допустим также, что $a/T_{max} = b/v_{max} = 0.25$ и используем результаты задачи 5.21. Для каждого фрагмента задачи (*а–г*) рассмотрим случай (глава 3) для бицепса диаметром 2 дюйма и скорости бросания 17.8 миля/час (при отсутствии силы тяжести и при $sin\theta = 1$). Кроме того, примем $L_0 = 10$ см.

(*а*) Найдите a, b и максимальную мощность (Вт), которую может развивать мышца — сначала для мышцы с быстрыми, а затем с медленными волокнами.

(б) Если мячик вылетает из руки со скоростью x миля/час, то геометрия показывает, что скорость мышечного сокращения меньше скорости мячика в пропорции, задаваемой отношением расстояния точки прикрепления мышцы до оси локтевого сустава (4 см) к расстоянию мячика до этой оси (36 см). Как скорость мышечного сокращения, вычисленная по данным броска, соответствует максимальной скоростью мышечного сокращения (v_{max}) у мышц с быстрыми и медленными волокнами? Кроме того, как соотносится эта величина со скоростью мышечного сокращения у обоих типов мышц, при котором развиваемая мышцей мощность максимальна? (Пренебрегите реакцией сухожилий. Кстати, может ли она иметь существенное значение?).

(*в*) Средняя и максимальная мощности, которые нужно развить мышце, чтобы достичь указанных выше скоростей бросания, составляют, соответственно, 178 Вт и 356 Вт для бицепса диаметром 2 дюйма (здесь мы использовали кинематические расчеты главы 3). Вычислите максимальную мощность мышц с быстрыми и с медленными волокнами и сравните свои ответы с величинами, вычисленными с помощью кинематических расчетов. Повторите расчеты, если вы ошибочно предположили, что максимальная сила мышцы T_{max} не зависит от скорости со-

кращения. Действительно, при этом максимальная мощность мышцы составила бы $T_{max}v_{max}$, что явно неверно.
(*г*) После решения фрагментов задачи (*б*) и (*в*) не появились ли у вас сомнения в вычислениях, произведенных в главе 3? Если да, то следует ли полностью отвергнуть те вычисления? Не следует ли в усовершенствованной модели после достижения некоторой скорости мышечного сокращения предусмотреть уменьшение силы мышцы? Заметьте, что поскольку двуглавая мышца содержит преимущественно медленные волокна, то вариант с быстрыми волокнами не слишком реалистичен.

Микроскопические и наноскопические процессы в мышцах

5.23. (*а*) Определите время, которое потребуется для диффузии ионов Ca^{2+} в типичной клетке скелетной мышцы, если диаметр клетки 200 мкм, а коэффициент диффузии этих ионов составляет 10^{-5} см^2/сек. Примите во внимание, что поступление ионов происходит непосредственно с поверхности клетки в результате прихода нервного импульса, и диффузия происходит только в поперечном направлении (внутрь) клетки.
(*б*) Как полученный результат согласуется со временем обычной реакции мышц?
(*в*) В действительности нервный импульс активирует саркоплазматический ретикулум, который расположен поперек внешней мембраны клетки на границе Z-пластинок каждого саркомера. В этой области выделяются ионы Ca^{2+}, так что максимальное расстояние, которое нужно им преодолеть, чтобы диффундировать по всему саркомеру, составляет только 2 мкм. Сколько времени на это потребуется и кажется ли это время более корректным, чем первая оценка?

5.24. Определите количество саркомеров в своей двуглавой мышце: (*а*) вдоль по длине, (*б*) по ее поперечному сечению, и (*в*) общее количество.

5.25. При поднимании груза мышца удлиняется: сначала ее длина была на 25% короче длины в покое, а затем стала на 25% длиннее, чем длина в покое. Если длина саркомера в покое составляет 2.5 мкм, то сколько рабочих ходов поперечных мостиков (11 нм) происходит в каждом саркомере во время подъема?

5.26. Рисунок 5.36 представляет собой кривую зависимости силы от смещения одиночной молекулы миозина, взаимодействующей с молекулой актина во время рабочего хода (измерено «оптическими пинцетами»). Поскольку работа равна интегралу силы по расстоянию, определите работу, проделанную молекулой миозина во время одного рабочего хода. (Воспользуйтесь пунктирной линией и найдите площадь треугольника.) Считая, что энергия, получаемая клеткой

в результате гидролиза АТФ, составляет 10^{-19} Дж, вычислите КПД рабочего хода миозина при использовании энергии гидролиза АТФ. Вычисление проведите для средней силы. КПД будет больше примерно в 1.75 раз, если произвести менее строгую оценку, использующую наибольшую измеренную силу [247].

5.27. (*а*) Если одиночный поперечный мостик между актином и миозином развивает силу 4 пН, а рабочий ход равен 11 нм (рис. 5.36), докажите, что выполненная механическая работа составляет 22 пН $\times$ нм. Выразите эту величину в Дж и эВ (1 эВ = 1.6×10^{-19}Дж) в пересчете на один поперечный мостик, а также в ккал/мол для моля поперечных мостиков.
(*б*) Если при гидролизе АТФ выделяется 14 ккал/мол (глава 6) и гидролиз одной молекулы АТФ активирует один поперечный мостик, то какая доля получаемой энергии используется для механической работы?

ГЛАВА 6

МЕТАБОЛИЗМ: ЭНЕРГИЯ, ТЕПЛОТА, РАБОТА И МОЩНОСТЬ, РАЗВИВАЕМАЯ ТЕЛОМ

Организм не может существовать без энергии. Процессы, включающие в себя потребление, сохранение и использование энергии телом называют метаболизмом, а раздел науки, исследующий этот вопрос, иногда называют биоэнергетикой. В общем случае, метаболизм представляет собой использование энергии телом и сумму всех химических процессов, происходящих в клетках и необходимых для поддержания жизнедеятельности организма. Для того чтобы представить себе полную картину, необходимо рассмотреть поступление извне продуктов питания (субстратов жизнедеятельности) и кислорода, запасание энергии в организме в виде химических соединений и расход энергии, осуществляемый в виде потерь тепла и работы, совершаемой телом, так, как это сделано на рисунке 6.1.

Метаболические процессы можно разделить на катаболические и анаболические. В ходе катаболических реакций сложные молекулы химических соединений разлагаются на более простые, пригодные для использования энергии их химических связей. В анаболических реакциях из простых молекул образуются более сложные, пригодные для запасания их в организме.

Мы потребляем пищу для того, чтобы (1) обеспечить работу органов, (2) поддерживать постоянную температуру тела, используя для этого тепло, образующееся при функционировании органов, (3) производить внешнюю работу и (4) запасать энергию в виде химических соединений (например, в виде жира) для ее последующего использования. Порядка 5–10% получаемой извне энергии мы теряем вместе с твердыми и жидкими остатками пищи.

В этой главе мы сначала рассмотрим сохранение энергии (термодинамику). Затем мы выясним, каково содержание энергии в различных пищевых продуктах и способы, посредством которых она запасается в организме. Далее, мы определим, какой уровень метаболизма необходим для осуществления различных видов работы. И, наконец, мы проанализируем механизмы, посредством кото-

рых организм теряет энергию в виде тепла. Все эти этапы превращения энергии взаимосвязаны между собой и регулируются сложными управляющими механизмами и обратными связями, которые обсуждаются в главе 13.

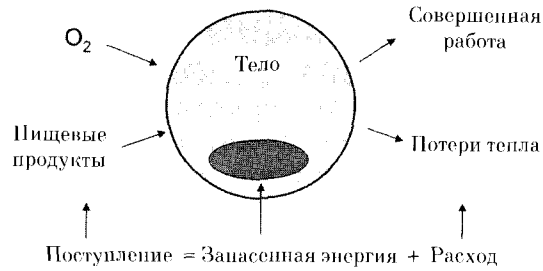


Рис. 6.1. Потоки энергии внутрь тела и из него

Прекрасное обсуждение метаболических процессов можно найти в следующих работах [297, 298, 300, 301, 306, 321, 334, 340].

6.1. СОХРАНЕНИЕ ЭНЕРГИИ И ТЕПЛОВЫЕ ПОТОКИ

Давайте сначала кратко рассмотрим некоторые основные положения термодинамики и физику потоков тепла, что понадобится нам в ходе дальнейшего анализа.

Первое начало термодинамики, примененное к телу человека, может быть записано следующим образом:

$$\Delta U = Q - W, \tag{6.1},$$

где ΔU — изменение внутренней (запасенной) энергии, Q — подводимое или отводимое тепло (тепловой поток) и W — механическая работа, совершаемая телом. Если запасаемая энергия уменьшается ($\Delta U < 0$), то тепло отводится от тела ($Q < 0$) и/или тело совершает работу против внешних сил ($W > 0$). Речь обычно идет о механической работе, такой, например, как движение или подъем груза на некоторую высоту. Тепло может как образовываться в процессе метаболизма (метаболическое тепло $Q_{мет}$), так и расходоваться ($Q_{отводимое}$) в процессе теплоотдачи излучением, конвекцией, кондукцией (проведением) и испарением. Можно записать $Q = Q_{мет} + Q_{отводимое}$, где производимое в процессе метаболизма тепло берется со знаком плюс, а отводимое от тела тепло — со знаком минус. Таким образом,

$$\Delta U = Q_{мет} + Q_{отводимое} - W. \tag{6.2}.$$

Производимое в процессе метаболизма тепло $Q_{мет}$ часто обычно называют уровнем метаболизма.

Термодинамические соотношения обычно устанавливают взаимосвязь между изменениями энергии в квазистационарных состояниях; они не учитывают скорость изменения энергии (изменение энергии за единицу времени), то есть кинетику процесса. При изучении метаболизма, как правило, исследуют скорость изменения энергии, поэтому более удобно пользоваться следующим уравнением:

$$dU/dt = dQ_{\text{мет}}/dt + dQ_{\text{отводимое}}/dt - dW/dt. \qquad (6.3).$$

(Используя это соотношение, следует обращать особое внимание на знаки. Положительное $dQ_{\text{мет}}/dt$ соответствует увеличению энергии тела, а отрицательное $dQ_{\text{отводимое}}/dt$ свидетельствует о потере энергии и, соответственно, об уменьшении энергии тела.)

Все виды энергии измеряются в одних и тех же (энергетических) величинах. Однако количество теплоты принято измерять в калориях, а механическую работу — в джоулях. Эти две единицы измерения связаны между собой соотношением

$$1 \text{ калория (кал)} = 4{,}184 \text{ джоуля (Дж)}. \qquad (6.4).$$

Количество теплоты часто измеряют в так называемых больших калориях (килокалориях); 1ккал = 1000 кал. Именно в килокалориях измеряют количество энергии, содержащейся в пищевых продуктах. Соотношение между различными единицами, в которых измеряют мощность (отношение энергии ко времени, в течение которого происходит её изменение) представлено в таблице 6.1.

Таблица 6.1. Единицы мощности.

1 ватт (Вт) = 1 Дж/с
100 Вт = 1,43 ккал/мин
1 лошадиная сила (лс) = 746 Вт = 642 ккал/час
1 ккал/мин = 69,7 Вт = 0,094 лс
1 ккал/час = 1,162 Вт

Важным понятием в термодинамике является *теплоемкость* (C) — величина, представляющая собой энергию (или, точнее, количество теплоты), которую необходимо подвести к телу для того, чтобы увеличить его температуру на 1°C. Теплоемкость единицы объема или массы тела называется *удельной теплоемкостью* (c). Теплоемкость представляет собой величину, зависящую от размеров тела (чем больше тело, тем большее количество тепла нужно подвести к нему, чтобы нагреть на один градус), в то время как удельная теплоемкость определяется только свойствами материала, из которого состоит данное тело. (Эта классификация аналогична таковой, которая используется для описания механических свойств,

как это сделано в главе 4.) Если удельная теплоемкость выражена в виде энергии на 1 грамм, её можно перевести в энергию, отнесенную к единице объема, для чего первую нужно умножить на плотность вещества ρ. Теплоемкость C равна произведению удельной теплоемкости c (выраженной, как отношение энергии к единице массы) на массу объекта m, то есть $C = mc$.

Повышение температуры тела ΔT при подведении к нему теплоты Q равно

$$\Delta T = Q/mc. \qquad (6.5).$$

Удельная теплоемкость воды равна $c = 1{,}0$ кал/г·град = 1,0 ккал/кг·град. Несмотря на то, что тело человека в большой мере состоит из воды, его удельная теплоемкость несколько меньше единицы и составляет примерно $c_{\text{тела}} = 0{,}83$ кал/г · град = = 0,83 ккал/кг · град. Это означает, что для того, чтобы повысить температуру человека, весящего 100 кг, на 1 градус Цельсия к нему нужно подвести 83 ккал тепла. Эти 83 ккал равны примерно энергетической ценности одного куска хлеба. Возникает естественный вопрос: *Если производимая нами в процессе метаболизма энергия, в основном, представляет собой тепло, то почему температура нашего тела не повышается на 1 градус Цельсия всякий раз, когда мы съедаем и усваиваем один кусок хлеба?* Нам очень повезло, что этого не происходит, а причиной того, что наша температура не повышается, является рассеяние телом тепла в окружающее пространство.

Теплоемкость тела C показывает, как меняется во времени температура тела, благодаря потокам тепла, направленным к телу или от него. Другая величина — коэффициент теплопередачи K — показывает, как меняется температура (ΔT) в пространстве между различными частями тела, удаленными друг от друга на расстояние Δx. Эту величину можно также использовать для того, чтобы оценить величину потока тепла, обусловливающего пространственное различие температуры разных участков тела. Передача тепла от одной части тела к другой, сопровождающаяся изменением температуры различных частей тела, описывается уравнением

$$(1/A) \cdot dQ/dt = -KdT/dx \sim -K\,\Delta T/\Delta x. \qquad (6.6).$$

В левой части этого соотношения стоит величина количества теплоты, которая переносится через площадку, площадь поверхности которой равна A, в единицу времени; эта величина называется тепловым потоком. Знак минус в правой части уравнения показывает, что тепло передается от более нагретой области к менее нагретой. В том случае, когда точно известно расстояние $d = \Delta x$ между двумя областями, в которых поддерживается различная, но постоянная температура (скажем, d равно толщине одежды или изолирующего воздушного слоя), можно определить коэффициент теплопередачи через поверхность единичной площади как $h = K/d$, и тогда уравнение (6.6) примет вид

$$(1/A) \cdot dQ/dt = -h\,\Delta T. \qquad (6.7)$$

Потоки тепла, обусловленные другими механизмами, таким, например, как излучение, также часто описывают с помощью соотношений (6.6) и (6.7).

Одним из следствий термодинамических законов является то обстоятельство, что машины, преобразующие химическую энергию в тепло и использующие это тепло для совершения механической работы (так называемые тепловые машины) имеют довольно невысокий коэффициент полезного действия (эффективность преобразования энергии). Максимальный коэффициент полезного действия, достигаемый в идеальной тепловой машине, равен $1 - T_c/T_h$, где T_h — максимальная, а T_c — минимальная температура термодинамического цикла (обе температуры должны быть выражены в градусах Кельвина). Внутренняя температура тела человека (температура T_h) составляет примерно 310 K, а температура окружающей среды (T_c) равна примерно 293 K. Таким образом, если бы мы были «тепловой машиной», наш коэффициент полезного действия должен был бы равняться примерно 5,5%. Это значительно меньше той эффективности, с которой человек трансформирует химическую энергию в механическую и которая составляет примерно 25%. В этом расхождении нет никакого противоречия, поскольку мы используем химическую энергию непосредственно для производства механической работы (см. главу 5), и не переводим её в качестве промежуточного этапа в тепло.

6.2. СОДЕРЖАНИЕ ЭНЕРГИИ В ПРОДУКТАХ ПИТАНИЯ

Пищевые продукты являются «топливом», обеспечивающим функционирование нашего организма. Существует некоторое сходство между окислением пищевых продуктов в ходе метаболизма и их сжиганием, хотя, естественно, мы не «сжигаем» продукты питания в атмосфере кислорода. Тем не менее, полезно изучить явление сжигания пищевых продуктов, поскольку энергия, выделяющаяся при сжигании, представляет собой максимальную энергию, которая может быть нами получена при использовании этих продуктов в качестве топлива. (В дальнейшем мы увидим, что метаболическое окисление лишь несколько менее эффективно, чем сжигание.) Величина энергии сгорания (энтальпия) может быть оценена в процессе калориметрии, при которой богатое энергией топливо сжигается в сосуде с теплоизолирующими стенками (калориметрическая бомба). Выделяющаяся при этом энергия с хорошей точностью отражает энергосодержание сжигаемого продукта, хотя условия, при которых происходит процесс в калориметрической бомбе (постоянный объем и меняющаяся температура в калориметре), отличаются от условий «сжигания» продукта в организме человека, где этот процесс обычно происходит при постоянном давлении и меняющемся объеме.

Глюкоза. Метаболизм глюкозы является типичным примером, позволяющим описать метаболизм углеводов в организме человека. При окислении одного моля (180 г, $6{,}02\times10^{23}$ молекул) глюкозы шестью молями кислорода (192 г = 134,4 литра при нормальных условиях, то есть при давлении, равном 1 атмосфере, и при температуре 0°С, когда 1 моль газа занимает объем 22,4 литра) образуется 6 молей диоксида углерода, 6 молей воды (108 г, 108 мл) и выделяется 686 ккал энергии. В виде химической реакции это записывается следующим образом:

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 = 6CO_2 + 6H_2O + 686 \text{ ккал}. \qquad (6.8)$$

Следовательно, энергия, выделяющаяся из единицы массы глюкозы, составляет 686 ккал/180 г глюкозы = 3,80 ккал/г. Можно также определить *калорический эквивалент,* то есть количество энергии, выделяющееся при использовании 1 литра кислорода: 686 ккал/134,4 л O_2 = 5,5 ккал/л O_2.

В дальнейшем мы увидим, что энергия, выделяющаяся при окислении глюкозы, может быть использована в организме для того, чтобы из 30–32 молей аденозин дифосфорной кислоты (АДФ, аденозин дифосфата) и фосфатных групп образовалось 30–32 моля макроэргического (богатого энергией) соединения АТФ (аденозин трифосфорной кислоты, аденозин трифосфата), в виде которого запасается энергия для последующего использования.

Пальмитиновая кислота. В качестве примера, типичного для окисления в организме жирных кислот, рассмотрим окисление пальмитиновой кислоты. Химическая запись этой реакции выглядит следующим образом:

$$CH_3(CH_2)_{14}COOH + 23O_2 \rightarrow 16\ CO_2 + 16H_2O + 2397 \text{ ккал}. \qquad (6.9)$$

Таким образом, при окислении одного моля (256,4 г) пальмитиновой кислоты 23 молями (515,2 л) кислорода образуется по 16 молей диоксида углерода (358,4 л) и воды и выделяется 2397 ккал энергии. Следовательно, из 1 грамма пальмитиновой кислоты выделяется 2397 ккал /256,4 г = 9,3 ккал/г энергии; калорический эквивалент при этом равен 2397 ккал/515,2 л O_2 = 4,7 ккал/л O_2. В процессе метаболического окисления 1 моля пальмитиновой кислоты в организме образуется 106 молей АТФ (из 106 молей АДФ и фосфатных групп).

Сравнивая молекулы глюкозы и пальмитиновой кислоты, обратим внимание на то, что в обоих этих соединениях на один атом углерода приходится 2 атома кислорода; поэтому после окисления образуется равное количество молей углекислого газа (CO_2) и воды (H_2O). Однако в молекуле пальмитиновой кислоты и других жиров на один атом углерода приходится значительно меньше атомов кислорода, чем в молекуле глюкозы и других углеводов. Поэтому при окислении жиров на образование одного моля углекислого газа требуется значительно

больше кислорода, чем при окислении углеводов. (Молекулярная масса пальмитиновой кислоты равна 256 граммам, что значительно меньше молекулярной массы «эквивалентного углевода», то есть соединения с таким же количеством атомов углерода, но с «углеводным» соотношением атомов С и О: $C_{16}H_{32}O_{16}$, молекулярная масса которого 480 г.) Таким образом, можно сказать, что жиры значительно меньше оксигенированы, чем углеводы, и на их окисление требуется больше кислорода.

Приведенные выше значения содержания энергии в единице массы пищевых продуктов представляют собой максимальные значения, поскольку они получены в условиях калориметрии при сжигании этих веществ в виде калориметрической бомбы. Энергия, которая образуется при окислении этих веществ в организме, несколько меньше этих значений. Эту энергию обычно называют *энергетической ценностью (или калорическим содержанием)*. В таблице 6.2 приведены средние значения энергетической ценности и калорических коэффициентов белков, жиров, углеводов и этилового спирта.

Видно, что энергетическая ценность несколько меньше соответствующей величины, полученной при сжигании калориметрической бомбы. Это связано, во-первых, с потерями энергии при переваривании пищи, которые составляют 2% для углеводов, 5% для жиров и 8% для белков, а также с дополнительной потерей 17% энергии, содержащейся в белке, с мочой. Небольшое различие между величинами энергетической ценности для этанола связано с некоторой потерей его с мочой и с выдыхаемым воздухом. Обратим внимание на тот факт, что энергетическая ценность глюкозы, полученная в калориметрической бомбе, несколько ниже, чем средняя энергетическая ценность углеводов. Энергетическая ценность углеводов и белков составляет в среднем 4 ккал/г, а жиров — 9 ккал/г.

Таблица 6.2. Средние значения энергетической ценности пищевых продуктов (использованы данные из [306]).

Продукт	**Энергетическая ценность (ккал/г)**	**Энергетическая ценность полученная при калориметрии (ккал/г)**	**Калорический эквивалент (ккал/л O_2)**	**Образование CO_2 (ккал/л CO_2)**	**Дыхательный коэффициент (ДК) (л CO_2/л O_2)**
Углеводы	4,02	4,10	5,05	5,05	1,0
Белки	4,20	5,65	4,46	5,57	0,80
Этанол	7,00	7,10	4,86	7,25	0,67
Жир	8,98	9,45	4,74	6,67	0,71

Таблица 6.3. Плотность энергии в различных видах химического топлива (данные [308]).

Топливо	Плотность энергии (Дж/м^3)	Плотность энергии (Дж/кг)
АТФ	$1{,}4\times10^8$	$1{,}0\times10^5$
H_2, газ, 10^3 атм	$4{,}9\times10^9$	$1{,}2\times10^8$
Нитроглицерин	$1{,}0\times10^{10}$	$6{,}3\times10^6$
Глицин (аминокислота)	$1{,}0\times10^{10}$	$6{,}5\times10^6$
Дерево	$1{,}1\times10^{10}$	$1{,}9\times10^7$
Моча	$1{,}4\times10^{10}$	$1{,}1\times10^7$
Метанол	$1{,}8\times10^{10}$	$2{,}2\times10^7$
Растительный белок	$2{,}3\times10^{10}$	$1{,}7\times10^7$
Ацетон	$2{,}4\times10^{10}$	$3{,}1\times10^7$
Глюкоза	$2{,}4\times10^{10}$	$1{,}6\times10^7$
Гликоген	$2{,}5\times10^{10}$	$1{,}8\times10^7$
Животный белок	$2{,}5\times10^{10}$	$1{,}8\times10^7$
Углеводы	$2{,}6\times10^{10}$	$1{,}7\times10^7$
Бензин	$2{,}8\times10^{10}$	$4{,}4\times10^7$
Бутан	$3{,}0\times10^{10}$	$4{,}9\times10^7$
Жир	$3{,}3\times10^{10}$	$3{,}9\times10^7$
Холестерин	$4{,}2\times10^{10}$	$3{,}9\times10^7$
H_2, твердый, 10^5 атм	$7{,}2\times10^{10}$	$1{,}2\times10^8$
Алмаз	$1{,}2\times10^{11}$	$3{,}3\times10^7$

Обратите внимание, что 10^{10} Дж/м^3 = 1,39 ккал/см^3 и 10^7 Дж/кг = 2,39 ккал/г.

Этанол (этиловый спирт) характеризуется значительно большей энергетической ценностью, чем углеводы. Этим объясняется то обстоятельство, почему мы так легко набираем вес, потребляя алкоголь, например, пиво. Однако, если «питаться» исключительно алкоголем, то можно умереть с голода, поскольку, хотя энергетические нужды организма будут вполне удовлетворены, но будет ощущаться опасный недостаток витаминов и минералов. Приведенные в таблице значения энергетической ценности продуктов питания можно сравнить с наиболее часто используемыми источниками энергии, такими как бензин (11,4 ккал/г), уголь (8 ккал/г) и дерево (18,5 ккал/г). Энергия, выделяемая на 1 литр кислорода (калорический эквивалент) является более или менее постоянной величиной для различных продуктов питания и меняется

от 4,5 до 5,5 ккал/л O_2. При «смешанной диете» (включающей белки, жиры и углеводы) калорический эквивалент обычно оценивают величиной 4,83 ккал/л O_2 или как 5,89 ккал на 1 литр выделяемого в ходе химических реакций CO_2. В таблице 6.3 сопоставлена плотность запасаемой энергии (измеряемая в Дж/м^3 или в Дж/кг) для различных видов химического топлива.

Другой способ характеризовать метаболические процессы состоит в использовании *дыхательного коэффициента* (ДК). ДК равен отношению числа молей выделившегося углекислого газа к числу молей потребленного кислорода и представляет собой меру того, сколько углекислого газа выделяется в процессе дыхания при потреблении определенного количества кислорода. Ясно, что при окислении глюкозы дыхательный коэффициент равен 1,0 (6 л CO_2 выделяется при потреблении 6 л O_2), а для пальмитиновой кислоты дыхательный коэффициент равен 16 л/23 л = 0,7. Типичное значение дыхательного коэффициента для белков составляет 0,8.

Опираясь на полученные знания, мы можем проанализировать типичную бытовую ситуацию. Возьмем продаваемый в магазинах пончик, глазированный шоколадом, и назовем его «стандартный пончик». На упаковке написано, что этот пончик содержит 18 граммов жира, 29 граммов углеводов и 2 грамма белка. Оценим энергетическую ценность такого пончика, как это сделано в таблице 6.4. Масса пончика 57 граммов; из них 49 граммов — это питательные вещества, характеризующиеся определенным калорическим содержанием. Вычисления, представленные в таблице 6.4, показывают, что энергетическая ценность такого пончика равна 286 ккал/пончик. На упаковке написано, что энергетическая ценность одного пончика равна 280 ккал. Эти величины очень близки. Они практически совпадают, если учесть что при вычислении энергетической ценности пончика мы проводили округление используемых величин до ближайшего целого числа (как это рекомендует делать Администрация по пищевым продуктам и лекарственным средствам США). Примерно 57% калорий в пончике содержат жиры (162 из 286 ккал). В дальнейшем мы узнаем, сколь серьезные физические упражнения нужно проделать, чтобы скомпенсировать калории, поступившие в организм при съедании одного пончика, и не «растолстеть». (Со «стандартным пончиком» связаны также задачи 6.13 и 6.14.)

Таблица 6.4. Энергетическая ценность одного «стандартного пончика» (выпускавшегося в 2005 году).

18 г жиров	×9 ккал/г	= 162 ккал
29 г углеводов	×4 ккал/г	= 116 ккал
2 г белков	×4 ккал/г	= 8 ккал
Общая масса 49 г		= 286 ккал

6.2.1. Энергия, трансформируемая в ходе обмена веществ, и сохранение энергии

Следует проявить определенную аккуратность при определении энергии, поступающей в организм с продуктами питания, которая может быть преобразована в процессе обмена веществ и использована для жизнедеятельности. Эта энергия, используемая в ходе метаболизма, несколько меньше энергии, поступающей с пищей, поскольку часть потребленной энергии теряется с твердыми остатками пищи (выводится из организма по системе пищеварения в виде фекалий). Скорость метаболизма (уровень энергообмена, M) dM/dt зависит не только от скорости усвоения энергии, поступающей с пищей, но и от скорости потерь энергии с твердыми остатками пищи, мочой и газообразными продуктами жизнедеятельности. С учетом этих поправок можно получить реальный уровень энергии, используемый организмом в процессе метаболизма [298].

В таблице 6.5 приведены значения энергетической ценности и состав некоторых продуктов питания. Энергетическая ценность на единицу массы зависит от относительного содержания в продукте белков, жиров и углеводов, а в алкогольных напитках — от относительного содержания спирта. Например, наш «стандартный пончик» содержит 280 ккал или 280 ккал/57 г = 4,91 ккал/г. В таблице 6.6 даны значения энтальпии (энергии, получаемой при сжигании в калориметре) для различных видов молока. В этой таблице отражена потребляемая энергия, которая может не полностью использоваться в процессах метаболизма. Для различных пищевых продуктов энтальпия, получаемая из белков, жиров и углеводов, может быть существенно различна. Если диета содержит 42% жиров и 18% белков, то лишь 89,3% потребленной энергии (энергии, получаемой при калориметрии) может быть использовано в ходе метаболизма. Примерно 5,8% энергии будет потеряно с твердыми остатками пищи, 4,5% теряется с мочой и 0,4% в виде метана. Среднее время нахождение поглощенной пищи в пищеварительном тракте составляет 46 часов: первая порция пищи начинает выводиться из организма примерно через одну треть этого среднего времени, а последняя порция выводится из кишечника через время, примерно вчетверо большее, чем это среднее время.

Энергия может сохраняться или выделяться (например, грудное молоко) из организма в виде энтальпии тканей R, которая включает в себя жиры, белки и СНО. (Энтальпия или тепловое содержание представляет собой максимальную тепловую энергию, которая может быть получена при постоянном давлении.) Скорость изменения энтальпии представляет собой разность между скоростью поступления усваиваемой энергии и скоростью теплопродукции в процессе метаболизма

$$dR/dt = dM/dt - dQ_{\text{мет}}/dt. \qquad (6.10)$$

(В этом уравнении не учтена возможная лактация). Комбинируя соотношение (6.10) с соотношением (6.3), получим

$$dR/dt = dM/dt + dQ_{\text{отводимое}}/dt - dW/dt - dU/dt. \qquad (6.11)$$

Если человек не потребляет пищу (то есть $dM/dt = 0$), то dR/dt отрицательно и эта величина равна теплу, образующемуся в ходе катаболизма. Чем больше пищи потребляет человек, тем в большей степени увеличивается dR/dt и тем в меньшей степени используется запасенная энергия. При этом, очевидно, увеличивается теплопродукция. Это увеличение теплопродукции называют *специфическим динамическим действием пищи.*

Таблица 6.5. Состав и энергетическая ценность съедобной части наиболее употребляемых продуктов питания (использованы данные из [311]).

Продукт	Масса (г)	Энергия (ккал)	Углеводы (г)	Белки (г)	Жиры (г)	Вода (%)
Зерновые продукты						
Белый хлеб, 1 кусок	25	67	12	2	1	37
Овсяная каша, 1 чашка	234	145	25	6	2	85
Желтый кекс, глазированный шоколадом, 1 кусок	64	243	35	2	11	22
Сырный кекс	80	257	20	4	18	46
Молочные продукты						
Цельное молоко, 1 чашка	244	150	11	8	8	88
Сливочное масло	113	813	следы	1	32	16
Сыр чеддер	28	114	следы	7	9	37
Творог, 4%	225	233	6	28	10	79
Шоколадное мороженое	66	143	19	3	7	56
Сырое яйцо	50	75	1	6	5	75
Мясо и рыба						
Жареная грудка цыпленка	86	142	0	27	3	65
Говядина (жареная)	85	231	0	21	16	56
Лосось (жареный)	85	184	0	23	9	62
Фрукты, овощи, орехи, жидкое масло						
1 сырое яблоко	138	81	21	следы	следы	84
1 абрикос без косточки	35	17	4	следы	следы	86

Таблица 6.5. (Продолжение)

Продукт	Масса (г)	Энергия (ккал)	Углеводы (г)	Белки (г)	Жиры (г)	Вода (%)
Сушеные абрикосы	35	83	22	1	следы	31
1 апельсин	131	62	15	1	следы	87
Сырая морковь	72	31	7	1	следы	88
Вареный картофель	202	220	51	5	следы	71
Жареный картофель	134	458	53	6	25	35
Жареный земляной орех	146	854	31	35	73	2
Очищенный грецкий орех	120	785	16	18	78	4
Рапсовое масло	218	1927	0	0	218	0
Освежающие напитки						
Кока-кола	370	152	38	0	0	89
Пиво	355	146	13	1	0	92
Джин, водка, виски	42	105	следы	0	0	64
Красное вино	103	74	2	следы	0	89

Таблица 6.6. Пищевая ценность молока (использованы данные [298]).

Вид млекопитающего	Энтальпия (ккал/г)	Распределение энтальпии (%)			Сухое вещество (%)
		Жиры	Белки	Углеводы	
Человек	0,69	54	7	39	12,4
Корова	0,71	48	26	26	12,4
Коза	0,69	50	22	27	12,0
Лошадь	0,51	23	22	54	10,5
Тюлень	5,09	88	11	0,1	61,0

В таблице 6.7 представлены результаты калориметрических экспериментов, осуществленных на трех группах людей. Испытуемые первой группы находились на голодной диете, и у них энергия, запасенная в виде белка и жира, переходила в тепло. Испытуемые второй группы получали пищу, но не выполняли физической работы (содержание жира в их организме оставалось примерно постоянным). Испытуемые третьей группы получали пищу и выполняли физическую работу (крутили педали велоэргометра). У этих испытуемых, несмотря на то, что они нормально питались, небольшая часть запасенной энергии переходила в тепло.

Таблица 6.7. Средние за несколько дней данные калориметрических экспериментов (в ккал/день). (Использованы результаты, представленные в работах [298] и [295]).

Энергия	Первая группа	Вторая группа	Третья группа
Поступление энергии	0	2659	4340
Содержание энергии в твердых остатках пищи	0	107	176
Содержание энергии в моче	105	134	138
Изменение количества белка в организме	–463	–16	–57
Изменение количества жира	–1892	176	–484
Теплопродукция	2187	2270	4554

На рисунке 6.2 представлены зависимости сохранения энергии и теплопродукции от количества потребляемой энергии (потребляемой пищи). Часть поступающей с пищей энергии, запасаемой в процессе метаболизма, характеризуется коэффициентом K, а часть энергии, которая теряется в виде тепла — коэффициентом $1 - K$. Наклон кривой сохранения энергии k определяется соотношением

$$k = (dR/dt)/(dM/dt), \tag{6.12}$$

а наклон кривой теплопродукции определяется величиной $1 - k$. K представляет собой среднее значение величины k. Поскольку кривые, изображенные на рисунке 6.2 нелинейны, ясно, что k и K в общем случае не равны друг другу. Величина k, также называемая *эффективностью использования энергии*, изменяется в зависимости от количества потребленной пищи. Ниже линии равновесия (когда $dR/dt = 0$) k примерно равно 0,90. Эта величина отражает эффективность использования запасенной энергии. Выше линии равновесия k примерно равно 0,75 и отражает эффективность формирования запасов энергии. Это означает, что ниже уровня равновесия только порядка 10% полученной с пищей энергии переходит в тепло, а выше уровня равновесия в тепло переходит порядка 25% поступившей с пищей энергии, а остальные 75% идут на то, чтобы «делать нас более толстыми». (В этом рассуждении мы не учитывали возможность увеличения мышечной массы.) Такие значения k характерны для нормальной сбалансированной диеты. При потреблении одних углеводов $k = 0{,}94$ ниже уровня равновесия и 0,78 выше него. Для жиров, $k = 0{,}98$ выше уровня равновесия и 0,85 ниже него. Для белков k ниже уровня равновесия равно 0,77, а выше уровня равновесия — 0,64. Очевидно, что наш организм эффективно использует запасенную энергию и менее эффективно формирует запасы жира и белков. Также ясно, что метаболизм белков менее эффективен, чем метаболизм углеводов и жира [298].

6.3. МОЛЕКУЛЫ, В ВИДЕ КОТОРЫХ ЗАПАСАЕТСЯ ЭНЕРГИЯ

6.3.1. Как образуется АТФ и как он используется в виде источника энергии

Катаболизм. АТФ или аденозин трифосфат представляет собой основную молекулу, в виде которой в организме запасается энергия. Эта молекула быстро распадается, высвобождая необходимую для жизнедеятельности энергию. Зададим себе вопрос: *Почему наш организм переводит энергию пищевых продуктов в АТФ, а не окисляет непосредственно углеводы, жирные кислоты и белки?* Дело в том, что использование АТФ в качестве источника энергии более удобно. Кроме того, молекулы АТФ, распадаясь, выделяют энергию малыми порциями, что также весьма удобно для использования.

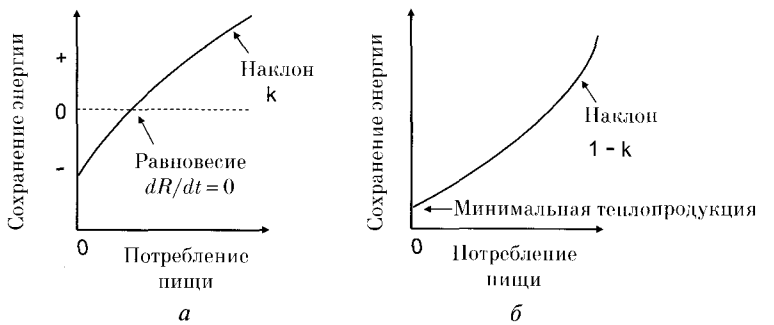


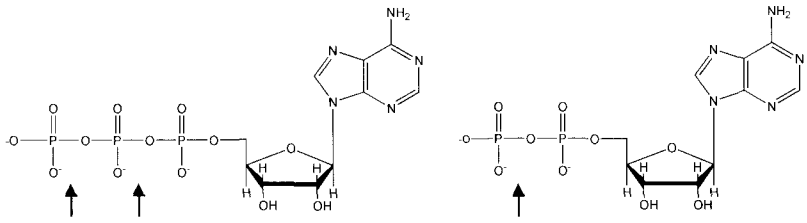
Рис. 6.2. Зависимость сохранения энергии и теплопродукции от количества энергии, потребляемой с пищей. (Данные взяты из работы [298])

Структура молекулы АТФ представлена на рисунке 6.3. Эта молекула состоит из пятиуглеродного сахара рибозы, который связан с ароматическим основанием аденином, образуя, таким образом, аденозин. Аденозин связан с тремя фосфатными группами. Эти группы связаны нестойкими макроэргическими (обладающими высокой энергией) связями (на рисунке 6.3 они отмечены стрелками). Самая левая из изображенных на рисунке 6.3 связь между фосфатными группами разрывается в процессе гидролиза АТФ с высвобождением энергии

$$\text{АТФ} + H_2O \rightarrow \text{АДФ} + \text{неорганический фосфат} + \text{энергия}, \qquad (6.13)$$

где АДФ — аденозин дифосфат. Эта реакция описывает основной катаболический процесс, приводящий к высвобождению энергии. Мы обсуждали этот процесс в главе 5, когда описывали механизм, посредством которого развивается мышечное сокращение. Высвобождаемая в этом процессе энергия (или, точнее говоря, свободная энергия) составляет, в зависимости от условий, при которых

происходит реакция, от 7 до 14 ккал на 1 моль АТФ (см. задачу 6.30). При типичных условиях, существующих в клетке, эта энергия равна 12–14 ккал/моль [320, 322, 329].



а *б*

Рис. 6.3. Структура молекул АТФ (*а*) и АДФ (*б*), показывающая, что молекула АТФ имеет на одну фосфатную группу больше, чем молекула АДФ. Слева направо можно видеть три (*а*) или две (*б*) фосфатные группы, пятиуглеродный сахар рибозу и аденин, который представляет собой структуру, состоящую из двух колец. Две нестойкие макроэргические связи, соединяющие фосфатные группы в молекуле АТФ, и одна такая связь в молекуле АДФ отмечены стрелками

Анаболизм. После гидролиза молекулу АДФ нужно «перезарядить» (рефосфорилировать), присоединив к ней фосфатную группу и создав, таким образом, молекулу АТФ, энергию которой можно будет использовать в дальнейшем. Такой цикл «перезарядки» каждая молекула АТФ претерпевает в среднем один раз в минуту (см. задачу 6.36). *Каким же образом организм производит «зарядку» молекулы АТФ, используя энергию, содержащуюся в пищевых продуктах, например, в глюкозе?* Этот процесс происходит в виде последовательности химических реакций, некоторая часть которых осуществляется без участия кислорода (*анаэробный гликолиз*), тогда как для осуществления большей части необходим кислород (*аэробный метаболизм или клеточное дыхание*) [301, 306, 321, 329. 340]. При этом используется циркулирующая в крови глюкоза или гликоген $(C_6H_{12}O_6)_n$ — полимеризованный сахар, мономером которого является молекула глюкозы, связанная с другими такими же молекулами гликозидными (кислородными) связями. Гликоген хранится в скелетных мышцах, где непосредственно используется для рефосфорилирования молекул АТФ, и в печени. Хранящийся в печени гликоген распадается в ходе процесса гликогенолиза до глюкозы, которая поступает в кровь и доставляется током крови ко всем органам и тканям. Продукты анаэробного гликолиза претерпевают последовательность аэробных химических реакций в *цикле Кребса и в цепи переноса электронов (ЦПЭ).* Цикл Кребса и ЦПЭ схематически изображены на рисунке 6.4. Более подробно мы рассмотрим эти реакции несколько ниже.

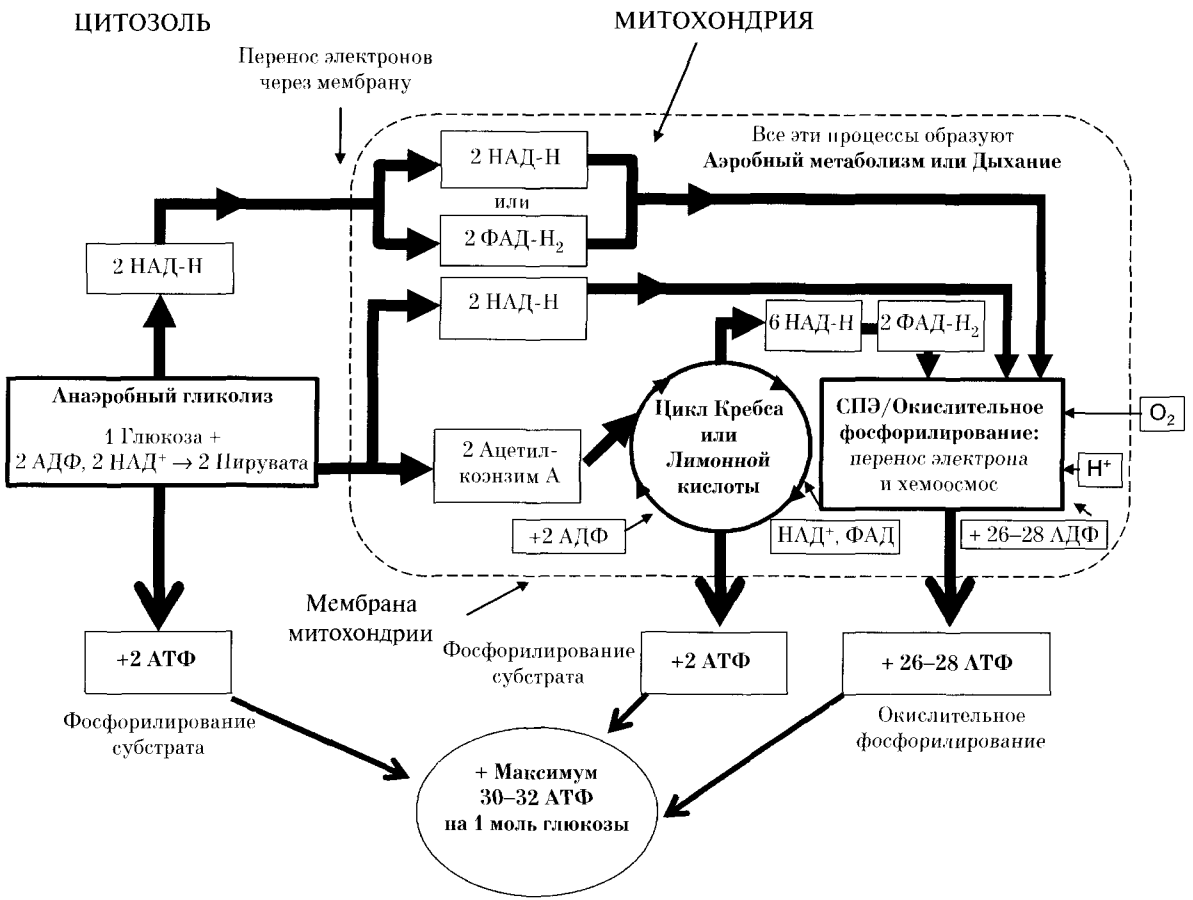


Рис. 6.4. Схематическое изображение процессов, происходящих при ресинтезе АТФ из АДФ и неорга нического фосфата. Анаэробный гликолиз происходит в цитозоле (во внутриклеточной жидкости), а аэробный метаболизм (клеточное дыхание) реализуется в митохондриях. (Данные взяты из работ [301, 324, 329])

За счет энергии, содержащейся в 1 моле глюкозы, в результате аэробного метаболизма происходит «зарядка» (ресинтез) 30-32 молей АТФ. При этом ресинтез 2 молей АТФ происходит в ходе анаэробного процесса, а 28-30 молей АТФ рефосфорилируются в ходе процессов, происходящих при потреблении достаточного количества кислорода. Энергию, получаемую от глюкозы и идущую на «зарядку» 30 молей АТФ, можно оценить, пользуясь соотношением:

30 моль АТФ/моль глюкозы x 14,0 ккал/моль АТФ = 420 ккал/моль глюкозы. (6.14)

Эту энергию можно сравнить с энергией, образующейся при сжигании 1 моля глюкозы

180 г/моль глюкозы x 3,8 ккал/г глюкозы = 686 ккал/моль глюкозы. (6.15).

Таким образом, коэффициент полезного действия, с которым организм использует глюкозу для ресинтеза 30 молей АТФ, составляет 420 ккал/686 ккал = 61%. 32 моля АТФ, «заряжаемые» за счет глюкозы, дадут эффективность (коэффициент полезного действия), равный 448 ккал/686 ккал = 65%. Такова эффективность использования глюкозы в мышечных клетках человека. При других специфических условиях свободная энергия АТФ может быть несколько ниже. (Этот вопрос рассматривается в задачах 6.30 и 6.31.) Тем не менее, полученные значения (61–65%) свидетельствуют о весьма высокой, хотя и не стопроцентной, эффективности использования энергии глюкозы в этом процессе. Она значительно выше коэффициента полезного действия типичных тепловых машин, который составляет примерно 10–20%. Коэффициент полезного действия использования глюкозы мышцами для производства мышечной работы значительно ниже полученных здесь цифр, что связано с действием других факторов, которые мы рассмотрим ниже.

6.3.2. Как организм использует молекулы АТФ

АТФ является конечным источником энергии, обеспечивающим мышечное сокращение, но количества АТФ, содержащегося в мышцах, не всегда достаточно для осуществления определенной работы. В организме имеются как механизмы для использования АТФ, хранящегося в мышцах, так и механизмы, позволяющие передавать энергию от других молекул. Эта энергия используется для ресинтеза АТФ из АДФ, а образующийся при этом АТФ далее уже используется непосредственно для обеспечения мышечной работы. Можно выделить четыре уровня шагов, каждый из которых используется для обеспечения все более длительной работы, хотя интенсивность этой работы градуально снижается (Таблица 6.8) [3,6, 324, 329].

Таблица 6.8. Из [306].

Система	моль АТФ/min	моль АТФ
Фосфагенная система (АТФ-ФК)	3.6	0.7
Анаэробный гликолиз	1.6-2.5	1.2
Аэробные метаболизм из запасов гликогена	1.0	90.0

Шаг 1. В скелетных мышцах в норме содержится АТФ в количестве, достаточном для того, чтобы обеспечить энергией 8 мышечных сокращений. Этой энергии обычно хватает для работы мышцы в течение 3 секунд или на то, чтобы пробежать дистанцию длиной 25 метров. Образование этой энергии описывается соотношением (6.16), которое иллюстрирует рисунок 6.3:

$$\text{АТФ} + H_2O \rightarrow \text{АДФ} + \text{фосфат} + H + 14 \text{ ккал/моль}. \qquad (6.16)$$

Шаг 2. Теперь рассмотрим ситуацию, когда требуется большее количество АТФ. В этом случае АТФ ресинтезируется из содержащегося в мышцах фосфокреатина (или креатин-фосфата) — ФК (см. рис. 6.5). Этот способ получения энергии описывается реакцией

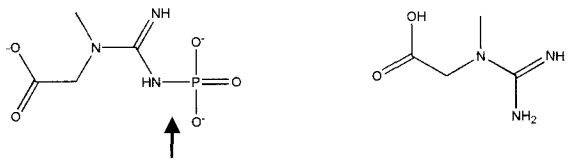
$$\text{АДФ} + \text{ФК} \rightarrow \text{АТФ} + \text{К}, \qquad (6.17)$$

где К — креатин. Эта реакция сильно смещена вправо; константа равновесия реакции больше 20. В мышце содержится фосфокреатин в количестве, достаточном для осуществления примерно 100 мышечных сокращений, что позволяет пробежать первые 50 метров спринтерской дистанции (в течение примерно 8–10 секунд).

Шаги 1 и 2, взятые вместе (реакции (6.16) и (6.17)) образуют фосфагенную систему или систему АТФ-ФК. Фосфагенная система позволяет субъекту использовать примерно 4 моля АТФ в минуту. Эта энергия может быть использована в течение короткого времени (8–10 секунд) и на коротких дистанциях (до 100 метров быстрого бега) или для небольшого количества прыжков. Фасфокреатин ресинтезируется из креатина и неорганического фосфата за счет энергии АТФ. При интенсивной работе мышц процесс ресинтеза фосфокреатина осуществляется в виде аэробного метаболизма только после окончания работы.

Если мышцам требуется больше энергии, чем может быть обеспечено работой фосфагенной системы, то они начинают получать её из гликогена, хранящегося в самих мышцах, и за счет метаболизма циркулирующих в крови глюкозы и жирных кислот. В этом случае при производстве АТФ в качестве промежуточных продуктов образуются два соединения, обладающих высокой энергией. (1) НАД-Н, образующийся из $НАД^+$ (никотинамид аденин динуклеотида, про-

изводного витамина ниацина) и (2) ФАД-H_2, образующийся из ФАД (флавинаденин динуклеотида, производного рибофлавина или витамина В). Способы использования энергии этих соединений для образования АТФ различны в случаях «легкой» и «тяжелой» работы.



Креатин-фосфат Креатин

а *б*

Рис. 6.5. Структура креатин-фосфата (а) и креатина (б) показывающая, что креатинфосфат имеет неорганическую фосфатную группу P_i. Нестойкая макроэргическая связь фосфатной группы в креатин-фосфате отмечена стрелкой. Фермент креатинкиназа катализирует перенос фосфатной группы от креатинфосфата на молекулу АДФ с образованием АТФ (6.17)

Шаг 3. Если человек выполняет «тяжелую» работу и нуждается в быстром поступлении АТФ, а скорость доставки кислорода недостаточна для реализации аэробного метаболизма, то ресинтез АТФ идет практически исключительно за счет анаэробного гликолиза (по пути Эмбдена-Мейергофа). В этом случае одного моля глюкоза-1-фосфата (образующегося из 1 моля углеводов) достаточно для преобразования в АТФ всего 3 молей АДФ. При реализации этого процесса 1 моль АТФ используется для образования фруктоза-1,6-дифосфата из фруктоза-6-фосфата, образующегося, в свою очередь, из глюкоза-1-фосфата. На каждом из двух последовательных шагов этих гликолитических реакций образуется по 2 моля АТФ. Таким образом, суммарно в этом процессе происходит ресинтез 3 молей АТФ. Метаболизм циркулирующей в крови глюкозы дает суммарно только два моля АТФ (на один моль глюкозы), поскольку 1 моль АТФ расходуется на образование глюкоза-6-фосфата (см. Задачу 6.33).

Таким образом, в отсутствие кислорода, описанное выше разложение гликогена или глюкозы происходит лишь частично. Для ресинтеза еще 28–30 молей АТФ необходим кислород, обеспечивающий аэробный метаболизм глюкозы. В ходе анаэробного гликолиза энергия запасается в виде двух молекул пировиноградной кислоты ($C_3H_4O_3$), которые образуются из одной молекулы глюкозы. Если эти молекулы пировиноградной кислоты не могут быть загружены в цикл Кребса (для аэробного метаболизма), то они превращаются в две молекулы молочной кислоты ($C_3H_6O_3$). Помимо этого, в ходе анаэробного гликолиза из одной молекулы глюкозы образуются две молекулы НАД-Н. Однако энергия этих высокоэнергетичных молекул также не может быть

использована до тех пор, пока не будет компенсирован кислородный долг, поскольку в отсутствие кислорода не функционирует цепь переноса электронов (ЦПЭ, см. рис. 6.4).

Преимуществом системы анаэробного гликолиза (или системы гликоген-молочная кислота) является, во-первых, то, что он позволяет мышцам получать энергию в отсутствие или при недостатке кислорода, что имеет важное физиологическое значение. Во-вторых, гликолиз обеспечивает работу средней мощности: расход энергии порядка 2,5 молей АТФ в минуту, что составляет примерно 60% от уровня, даваемого фосфагенной системой. Гликолиз позволяет совершить порядка 600 мышечных сокращений за промежуток времени примерно равный 1,3–1,6 минуты. Образующегося при гликолизе количества энергии достаточно для того, чтобы пробежать около 400 метров. (Максимальная мощность, развиваемая при анаэробном метаболизме составляет для мужчин порядка 2,1 лс, а для женщин — 1,7 лс. Эти величины резко уменьшаются после достижения человеком 25-летнего возраста.) Однако анаэробный гликолиз имеет и явные недостатки. Во-первых, этот процесс энергетически неэффективен. Во-вторых, в ходе гликолиза образуется молочная кислота, которая вызывает ощущение дискомфорта (боль в мышцах) и мышечное утомление. Заметим, что поскольку реакция перехода пировиноградной кислоты в молочную обратима, то при доставке к тканям достаточного количества кислорода (во время восстановления после окончания «тяжелой» работы) произойдет переход образовавшейся в течение гликолиза молочной кислоты в пировиноградную. (Этот процесс происходит, главным образом, в печени, а не в мышцах.)

Шаг 4. При «легкой» работе доставка кислорода достаточна для того, чтобы мышцы получали энергию исключительно за счет аэробного метаболизма углеводов. Аэробный метаболизм, в дополнение к анаэробной стадии, состоит из двух сложных процессов: цикла Кребса, который также называют циклом трикарбоновых кислот или циклом лимонной кислоты, и цепи переноса электронов (ЦПЭ), которую также называют цитохромным путем метаболизма или окислительным фосфорилированием (рис. 6.4). В отличие от анаэробного гликолиза, происходящего в цитозоле, оба эти процесса происходят в клеточных митохондриях. Кислород непосредственно необходим только для окислительного фосфорилирования (для работы ЦПЭ). Однако в отсутствие кислорода цикл Кребса также неэффективен, что обусловлено возвратными реакциями. (Цикл Кребса назван так по имени Ганса Адольфа Кребса, получившего в 1953 году Нобелевскую премию по физиологии и медицине за открытие цикла лимонной кислоты.)

Образующиеся в ходе гликолиза 2 моля НАД-Н проникают внутрь митохондрии через митохондриальную мембрану. Другой продукт гликолиза, пировиноградная кислота (пируват), два моля которой образуется из 1 моля глюкозы, являются материалом, служащим для запуска цикла Кребса. Перед тем, как попасть в «котел» цикла Кребса, каждая молекула пировиноградной кислоты производит одну молекулу ацетил-коэнзима А, которая поступает в цикл Кребса, и

одну молекулу НАД-Н. Таким образом, из одной молекулы глюкозы образуется две молекулы ацетил-коэнзима А и две молекулы НАД-Н. Из каждой молекулы пировиноградной кислоты в цикле Кребса образуется 1 молекула АТФ, 3 молекулы НАД-Н и 1 молекула ФАД-H_2 (помимо этого, в качестве побочного продукта, образуется 2 молекулы углекислого газа CO_2). Следовательно, из каждой молекулы глюкозы в цикле Кребса производится 2 молекулы АТФ, 6 молекул НАД-Н и 2 молекулы ФАД-H_2. Таким образом, из каждого моля глюкозы в цепь переноса электронов поступает 10 молей НАД-Н и 2 моля ФАД-H_2. В ЦПЭ они трансформируются в АТФ и воду H_2O. (Напротив, если после гликолиза 2 моля НАД-Н проникает через митохондриальную мембрану, образуя 2 моля ФАД-H_2, то в цепь переноса электронов поступает 8 молей НАД-Н и 4 моля ФАД-H_2.)

Существует несколько различных путей, посредством которых эти высокоэнергетичные соединения трансформируются в АТФ. Из одного моля НАД-Н образуется 2,5 моля АТФ и из одного моля ФАД-H_2 образуется 1,5 моля АТФ. Таким образом, $2{,}5 \times 10 + 1{,}5 \times 2 = 28$ молей АТФ. Учитывая 2 моля АТФ, образовавшихся непосредственно в процессе гликолиза и 2 моля АТФ, поступившие из цикла Кребса, получим, что из одного моля глюкозы образуется 30-32 моля АТФ (в зависимости от способа поступления субстратов через митохондриальную мембрану). Такая оценка (30–32 моля АТФ на один моль глюкозы) используется в большинстве современных работ [321, 329]; в более ранних работах пользовались оценкой 36–38 молей АТФ на один моль глюкозы [320].

АТФ также может образовываться при окислении жирных кислот и некоторых аминокислот и белков. (При этом нужно отметить, что метаболизм жиров и белков происходит только в присутствии кислорода.) Роль белкового метаболизма в покое весьма незначительна, а при «нормальной» работе (работе средней мощности) вклад белкового метаболизма в общее обеспечение организма энергией не превышает 5–10%. При активации любой молекулы жирной кислоты затрачивается энергия 2 молекул АТФ. Активированная молекула жирной кислоты метаболизирует внутри митохондрии в несколько шагов; на каждом шаге молекула теряет два атома углерода, которые идут на образование молекул ацетил-коэнзима А, НАД-Н и ФАД-H_2. Этот процесс β оксидации идет до тех пор, пока сохраняются молекулы ацетил-коэнзима А. Так, метаболизм содержащей 16 атомов углерода молекулы пальмитиновой кислоты состоит из семи шагов; в результате образуется 8 молекул ацетил-коэнзима А (включая молекулу, оставшуюся после β оксидации), 7 молекул НАД-Н и 7 молекул ФАД-H_2. Каждый моль ацетил-коэнзима А далее окисляется в цикле Кребса, давая 3 моля НАД-Н, 1 моль ФАД-H_2 и 1 моль АТФ. НАД-Н и ФАД-H_2 далее преобразуются в системе переноса электрона. Из моля пальмитиновой кислоты в ЦПЭ поступает 31 моль НАД-Н и 15 молей ФАД-H_2. Суммарно, в цепи переноса электронов образуется $2{,}5 \times 31 + 1{,}5 \times 15 = 100$ моль АТФ. Добавляя оставшиеся 8 молей АТФ (образовавшиеся в цикле Кребса), получим, что при метаболизме пальмитиновой кис-

лоты образуется 108 молей АТФ. Учитывая тот факт, что 2 моля АТФ пошли на активацию кислоты, получим, что «чистый энергетический выход» одного моля пальмитиновой кислоты равен 106 молям АТФ [329].

Здоровый, хорошо тренированный мужчина может потреблять до 50 мл кислорода на 1 кг веса тела в минуту. Эта аэробная система (описываемая *шагом 4*) позволяет производить работу невысокой мощности (с расходом энергии порядка 1 моля АТФ в минуту, что составляет примерно 25% от мощности фосфагенной системы), но работу эту можно производить в течение весьма длительного времени. В организме достаточно гликогена, для того чтобы обеспечить в этом режиме порядка 10000 мышечных сокращений. Такая работа характерна для бега на длинные дистанции, включая марафонский бег, и для упражнений на выносливость. При таком уровне активности содержащийся в мышцах гликоген будет исчерпан в течение нескольких часов (от 1,5 до 4 часов). Другой эффективный механизм, позволяющий производить долговременную работу, состоит в том, что циркулирующая в крови глюкоза может трансформироваться в пировиноградную кислоту, которая, в свою очередь, может в присутствии кислорода использоваться в клеточных митохондриях для образования АТФ.

В организме человека может запасаться совершенно незначительное количество кислорода. В силу этого кислород должен постоянно доставляться извне через легкие и разноситься системой кровообращения ко всем клеткам организма. Кислород доставляется к тканям по артериям, переходит из крови в ткани в капиллярах, и бедная кислородом кровь возвращается к легким, где вновь насыщается кислородом. Скорость потребления организмом кислорода dV_{O2}/dt равна произведению минутного объема кровообращения (Q_t, см. Главу 8) и разности содержания кислорода (парциального давления кислорода) в артериях и венах: $p_a - p_v$:

$$dV_{O2}/dt = Q_t(p_a - p_v). \qquad (6.18)$$

При аэробной работе скорость потребления кислорода dV_{O2}/dt линейно возрастает с ростом Q_t. Для средне тренированного человека максимальное потребление кислорода организмом dV_{O2}/dt составляет примерно 2,8 л/мин, а максимальный минутный объем кровообращения Q_t примерно равен 19 л/мин. Для хорошо тренированного спортсмена эти величины, соответственно, равны dV_{O2}/dt = 4 л/мин и Q_t = 25 л/мин.

В таблице 6.9 представлены концентрации (в миллимолях на килограмм мышечной массы) и общее количество молекул (в миллимолях), в виде которых запасается энергия в организме, а также величина энергии, которая может быть получена из этих молекул мужчиной массой 70 кг, мышечная масса которого составляет 30 кг. У женщин концентрация АТФ и фосфокреатина такая же, как и у мужчин, но сама по себе мышечная масса у женщин меньше. Энергетические ресурсы, хранящиеся в организме человека в виде химических (макроэргических) соединений, даны в таблице 6.10.

Таблица 6.9. Оценка энергии, запасенной в теле человека массой 70 кг с мышечной массой 30 кг. Дана концентрация на кг массы и (в скобках) общее количество энергии, в предположении, что 1 моль АТФ соответствует 10 ккал (Данные из работы [306]).

Система	Содержание в мышцах (в моль/кг мышечной массы[a]) (общее)	Полезная энергия (в ккал/кг мышечной массы) (общая энергия)
Фосфагенная система (АТФ-ФК)		
АТФ	4-6 (120-180)	0,04-0,06 (1,2-1,8)
ФК	15-17 (450-510)	0,15-0,17 (4,5-5,1)
АТФ + ФК	19-23 (570-690)	0,19-0,23 (5,7-6,9)
Анаэробный гликолиз		
Образование АТФ	33-38 (1000-1200)	0,33-0,38 (10,0-12,0)
Аэробный метаболизм		
Из запасов гликогена	13-15 г (400-450)	
Образование АТФ	2800-3200 (87000-98000)	28-32 (870-980)

[a] Если не указано иное.

Таблица 6.10. Запасы источников энергии и самой по себе энергии в теле человека весом 65 кг, 12% из которых составляет жир (Данные из работы [340].)

	Количество (г)	Энергия (ккал)
Углеводы		
Гликоген печени	110	451
Гликоген мышц	500	2050
Глюкоза в жидкостях	15	62
Общие углеводы	625	2563
Жир		
Подкожный и внутренний	7800	73320
Внутримышечный	161	1513
Общий жир	7961	74833

В таблице 6.11 дан перечень различных физических упражнений, которые разбиты по группам, каждая из которых соответствует работе той или иной энергетической системы. Более подробно такое разбиение проведено в таблице 6.12, в которой указаны примерные процентные соотношения участия той или иной энергетической системы при выполнении данных физических упражнений.

Таблица 6.11. Энергетические системы, задействованные при спортивных упражнениях (Данные из работы [314]).

Преимущественно фосфагенная система
Бег на 100 метров
Прыжки
Поднятие тяжестей
Дайвинг
Пробежка по футбольному полю
Фосфагенная система и система гликоген-молочная кислота
Бег на 200 метров
Игра в баскетбол
Бег между базами в бейсболе
Пробежка по хоккейному полю
Преимущественно система гликоген-молочная кислота
Бег на 400 метров
Заплыв на 100 метров
Игра в теннис
Игра в американский футбол
Система гликоген-молочная кислота и аэробная система
Бег на 800 метров
Заплыв на 200 и 400 метров
Бег на коньках на дистанцию 1500 метров
Бокс
Гребля на 2000 метров
Пробежка 1500 метров
Аэробная система
Бег на коньках (дистанция 10000 метров)
Бег на лыжах по пересеченной местности
Марафонский бег (42 километра 195 метров)
Бег трусцой

Таблица 6.12. Процентное соотношение участия разных энергетических систем. (Данные из работ [306, 307]).

Вид спортивного упражнения	АТФ-ФК и анаэробный гликолиз	Анаэробный гликолиз и аэробная система	Аэробная система
Аэробные танцы	5	15–20	75–80
Бейсбол	80	15	5
Баскетбол	60	20	20
Дайвинг	98	2	пренебрежимо
Фехтование	90	10	пренебрежимо
Хоккей на траве	50	20	30
Футбол	90	10	пренебрежимо
Гольф	95	5	пренебрежимо
Гимнастика	80	15	5
Хоккей на льду			
Нападающий, защитник	60	20	20
Вратарь	90	5	5
Гребля	20	30	50
Теннис	70	20	10
Волейбол	80	5	15
Пешая прогулка	пренебрежимо	5	95
Рестлинг	90	5	5

Таблица 6.13. Процентное соотношение участия разных энергетических систем при скоростном беге на коньках на разные дистанции. (Данные из работ [306, 307]).

Длина дистанции	АТФ-ФК и анаэробный гликолиз	Анаэробный гликолиз и аэробная система	Аэробная система
500 метров	80	10	10
1000 метров	35	55	10
1500 метров	20–30	30	40–50
5000 метров	10	25	65
10000 метров	5	15	80
> 10000 метров	5	25	70

Таблица 6.14. Процентное соотношение участия разных энергетических систем при плавании на разные дистанции. (Данные из работ [306, 307]).

Длина дистанции	АТФ-ФК и анаэробный гликолиз	Анаэробный гликолиз и аэробная система	Аэробная система
50 метров	90	5	5
100 метров	80	15	5
200 метров	30	65	5
400 метров	20	40	40
1500 метров	10	20	70

Таблица 6.15. Процентное соотношение участия разных энергетических систем при беге на разные дистанции. (Данные из работ [306, 307]).

Длина дистанции	АТФ-ФК и анаэробный гликолиз	Анаэробный гликолиз и аэробная система	Аэробная система
100 метров, 200 метров	95–98	2–5	пренебрежимо
400 метров	80	15	5
800 метров	30	65	5
1500 метров	20–30	20–30	40–60
3000 метров	10	20	70
5000 метров	10	20	70
10000 метров	5	15	80
Марафон	пренебрежимо	5	95

Таблица 6.16. Время восстановления после изнурительной работы. (Данные из работы [306]).

	Минимум	Максимум
Восстановление системы АТФ + ФК	2 мин	5 мин
Пополнение запасов мышечного гликогена	5–10 час	24–46 час
Восстановление запасов гликогена печени	неизвестно	12–24 час
Восстановление O_2 в плазме и миоглобине	10–15 с	1 мин
Длительность быстрой составляющей восстановления O_2	3 мин	6 мин
Длительность медленной составляющей восстановления O_2	30 мин	1 час
Уменьшение молочной кислоты в крови и мышцах	30–60 мин[a)]	1–2 час[a)]

[a)] Более быстрое восстановление при работе и более медленное в покое.

В таблицах 6.13–6.15 роль различных энергетических систем рассмотрена для случаев бега на различные дистанции (как обычного бега, так и на коньках) и плавания. Видно, что во всех случаях при беге и плавании на короткие дистанции задействуются, в основном, фосфагенная (АТФ-ФК) и анаэробная системы, тогда как при забегах и заплывах на длинные дистанции работает, главным образом, аэробная система.

Этапы метаболизма, определяющие деятельность этих систем, регулируются обратными связями и управляющим механизмом (Глава 13). После окончания активной деятельности каждой из этих систем, следует период восстановления. Время восстановления к исходному уровню энергетических резервов, «выплаты» кислородного долга и уменьшения концентрации молочной кислоты после окончания работы приведено в таблице 6.16. Длительность анаэробной работы лимитируется концентрацией молочной кислоты в мышцах, максимальная величина которой составляет 2,0–2,3 г/кг мышечной массы. Это значит, что при мышечной массе равной 30 кг максимальное количество молочной кислоты в организме может составлять 60–70 г. Получить представление о том, как проходит восстановление после тяжелой физической работы, может каждый из вас. Для этого нужно сделать пробежку, причем бежать нужно настолько быстро, насколько вы можете и столь долго (далеко), сколько ваш организм может вам позволить. Вы начнете задыхаться. После такой работы вы будете тяжело дышать, причем так часто и глубоко, насколько это возможно. Это и будет частью процесса восстановления. (Перед тем, как проделывать такие опыты на самом себе, обязательно проконсультируйтесь со своим врачом!)

6.4. УРОВНИ МЕТАБОЛИЗМА

Для разных людей характерны разные уровни метаболизма (УМ, *MR, metabolic rate*); эти различия обусловлены весом, генетическими особенностями и другими факторами. Уровень метаболизма также зависит от потребления пищи. Так, например, известно, что он снижается у людей, соблюдающих пост, и это уменьшение УМ противодействует ожидаемому эффекту диеты. Здесь мы сначала поговорим о минимальном уровне метаболизма человека, а затем выясним, как увеличивается уровень метаболизма при повышении активности организма. Отметим, что хотя термин «уровень метаболизма» можно считать общепринятым, правильнее говорить об уровне катаболизма.

6.4.1. Основной обмен

Основным обменом (ОО, *BMR, basal metabolic rate*) называют уровень метаболизма, характерный для бодрствующего человека, находящегося в состоянии минимальной активности. Для человека массой 70 кг ОО состав-

ляет примерно 1680 ккал в сутки или 70 ккал в час (легко запомнить: уровень основного обмена составляет примерно 1 ккал на 1 кг массы тела в час). Такой уровень обмена соответствует мощности в 81 Вт. Это значит, что даже в состоянии покоя каждый из нас рассеивает в окружающее пространство примерно такое же количество тепла, как 100-ваттная лампочка накаливания. Позднее мы увидим, что ОО тем выше, чем больше масса человека.

Величины основного обмена, которые можно найти в разных источниках, различаются между собой. Эти различия можно объяснить, отчасти, тем, что значения ОО получают в различных условиях, а отчасти тем, что, приводя разные величины ОО, не указывают пол, возраст, вес и другие важные характеристики индивидуума. Для того чтобы правильно оценить величину ОО, при измерении необходимо придерживаться следующих правил:

(1) Испытуемый не должен есть в течение, по меньшей мере, 12 часов перед измерением:

(2) Перед измерением испытуемый должен хорошо выспаться и не должен совершать никаких усилий между моментами пробуждения и измерения;

(3) Испытуемый должен находиться в состоянии полного физического покоя, лежа на спине в течение, по крайней мере, 30 минут;

(4) Испытуемый не должен быть возбужден; он должен находиться в состоянии психического комфорта;

(5) Испытуемый должен находиться при комнатной температуре (от 20 до 27°С).

Основной обмен превышает уровень метаболизма, который регистрируется во время сна (когда интенсивность пищеварения минимальна). Мы видели, что основной обмен измеряется при строго определенных условиях. Однако иногда измеряют «минимальный» уровень метаболизма, который определяется при не столь точно фиксированных условиях. Измеренный таким образом уровень метаболизма не имеет общепринятого названия. В качестве эквивалентов основного обмена иногда используют такие величины, как энергозатраты покоя (ЭП) и метаболический уровень покоя (МУП). МУП, вообще говоря, аналогичен ОО, однако измеряется при несколько отличных условиях, а именно, рано утром, сразу после пробуждения после восьмичасового сна (естественно, во время сна испытуемый не ест). Такая процедура измерения более проста в исполнении, и ею часто пользуются. ЭП обычно измеряют после того, как испытуемый проводит 4 часа в положении сидя; естественно, что так измеренная величина ЭП несколько превышает ОО. Как основной обмен, так и уровни метаболизма при разных видах деятельности чаще всего определяют, измеряя потребление кислорода. Это разумно, поскольку при аэробной активности организма эти две величины (ОО и УМ) пропорциональны.

В таблице 6.17 приведены данные, характеризующие вклад некоторых органов в ОО. Видно, что три четверти метаболической активности приходится на органы, общая масса которых составляет 5 кг, то есть примерно 8% от общей массы тела. Оценку метаболических уровней сердца и легких мы получим в главах 8 и 9.

Таблица 6.17. Метаболизм различных органов человека в покое (использованы данные из работы [300]).

Орган	Процент ОО	МУ (ккал/мин)	Масса органа (кг) для мужчины весом 65 кг
Печень и селезенка	27	0,33	
Головной мозг	19	0,23	1,40
Скелетная мускулатура	18	0,22	28,0
Почки	10	0,13	0,30
Сердце	7	0,08	0,32
Остальные органы	19	0,23	
Сумма = 1,22			

Как мы покажем несколько позже в этой главе, уровень метаболизма зависит от массы тела, роста испытуемого и его пола. Кроме того, ОО сильно зависит от температуры тела: изменение температуры тела на 1°С соответствует изменению основного обмена на 10% (по другим данным – на 13%). Таким образом, при увеличении температуры тела от нормальной величины, равной 37°С, до 40°С основной обмен увеличивается на 30% (39%), а при уменьшении температуры на 3°С (до 34°С) ОО уменьшается на те же 30% (39%).

Вопрос об основном обмене беременных женщин обсуждается в задаче 6.50.

Масштабирование основного обмена

Прежде чем перейти к вопросу о том, как ОО и УМ зависят от пола, веса, возраста и т.д., мы несколько расширим обсуждение и выясним, как изменяется ОО у разных видов млекопитающих. Совершенно очевидно, что чем больше животное, тем выше уровень его основного обмена. Более того, можно, воспользовавшись некоторым соотношением, связать основной обмен с размерами тела, конкретно, с массой животного m.

Из таблицы 6.18 видно, что ОО млекопитающих почти линейно возрастает с ростом массы тела m. Большинство исследователей считает, что ОО связан с массой по закону «степени 3/4»:

$$\text{ОО} = cm^{3/4}, \tag{6.19}$$

где $c = 90$ ккал/кг$^{3/4}$ в сутки. Это так называемый *закон Клейбера* [317, 318, 319]. Он представляет собой пример аллометрического соотношения, описанного в таблице 1.13. Считается, что эта зависимость верна для всех видов млекопитающих – от мыши до слона. (Некоторые авторы полагают, что этой зависимости подчиняются и киты, однако, никто не знает, чему равен ОО кита и как его померить.) Поскольку это правило масштабирования выведено для сравнения

различных видов млекопитающих, нет сомнения в том, что оно хорошо работает при сравнении ОО людей разных размеров, от детей до взрослых индивидуумов. Другое утверждение состоит в том, что зависимость ОО млекопитающих от их массы описывается законом «степени 2/3». Однако исследователи, полагающие справедливым закон Клейбера, отмечают, что закон «степени 2/3» приводит к двукратной ошибке при сравнении ОО в диапазоне от мыши до коровы.

Обе зависимости дают практически одинаковые предсказания ОО в диапазоне масс, характерных для человека, поэтому не имеет особого значения, какую из них мы будем использовать для анализа. Приверженцы каждой из этих зависимостей утверждают, что их экспериментальные данные соответствуют той зависимости, которую они предпочитают. Интересно, однако, исследовать физические закономерности, лежащие в основе как закона «степени 3/4», так и закона «степени 2/3» [304, 312]. Для обеих зависимостей найдутся как аргументы «за», так и аргументы «против».

Таблица 6.18. ОО, определенный для некоторых видов млекопитающих (см., например, [324]).

Вид	Масса	ОО (ккал/сутки)
Мышь	20 г	3
«Средняя» женщина, 25 лет	55 кг	1260
«Средний» мужчина, 25 лет	65 кг	1500
Слон	5000 кг	70000

Соображения, свидетельствующие в пользу закона масштабирования Клейбера

Разумно предположить, что уровень метаболизма и, в частности, основной обмен имеют характерный масштаб, определяемый максимальной мощностью сокращения мышц [323, 324]. Эта мощность пропорциональна произведению Fv, где F — сила сокращения мышц, а v — скорость мышечного сокращения. Сила сокращения может быть выражена по формуле $F = \sigma A$, где σ — сила, развиваемая единицей поперечного сечения мышечного волокна, а A — площадь поперечного сечения мышцы. Таким образом,

$$\text{ОО} \sim Fv = \sigma A v. \tag{6.20}$$

Исследования показывают, что величины σ и v практически одинаковы для мышц всех размеров и всех видов млекопитающих. Следовательно

$$\text{ОО} \sim A. \tag{6.21}$$

Конечность млекопитающего содержит много таких мышечных волокон. Если характерный поперечный размер (диаметр) конечности равен d, а длина конеч-

ности L, то площадь поперечного сечения и масса конечности будут задаваться следующими соотношениями:

$$A \sim d^2, \tag{6.22}$$

$$m \sim d^2 L. \tag{6.23}$$

Из этих соотношений ясно, что отношение основного обмена к массе равно отношению длины L к диаметру d. Можно привести четыре соображения, позволяющие утверждать, что L пропорционально $d^{2/3}$. Во-первых, измерения, проведенные на приматах, показывают, что L изменяется при изменениях d именно таким образом. Во-вторых, такая же зависимость наблюдается между высотой ствола дерева L и диаметром ствола d, что наводит на мысль об универсальности такой зависимости. В третьих, соотношение $L \sim d^{2/3}$ также отражает условие, при котором длинная вертикальная колонна высоты L и диаметром d начинает изгибаться под действием собственного веса в том случае, когда её отклоняют от вертикального положения.

Четвертый аргумент основывается на свойстве автомодельности (самоподобия), которое описывается выражением, выведенным нами ранее (4.46). Конец балки длины L с поперечным размером d, изображенной на рис. 4.40, отклоняется вниз на расстояние $y(L) = -FL^3/3YI_A$, где F – сила, приложенная к концу балки. В зависимости от формы поперечного сечения балки её момент инерции I_A будет различным. Так, для цилиндрической балки $I_A = \pi d^4/64$ (это вытекает из формулы $I_A = \pi a^4/4$, где a – радиус цилиндра, равный $d/2$). При квадратном сечении балки момент инерции будет равен $d^4/12$, а в случае прямоугольного сечения, имеющего ширину w и глубину h, $I_A = wh^3/12$ (см формулы (4.41) и (4.42)). Видно, что при любом поперечном сечении момент инерции пропорционален четвертой степени характерного поперечного размера. (Мы для определенности будем считать сечение балки круглым.)

Угол θ, на который отклонится от горизонтали конец балки, при условии его малости можно найти, как отношение $|y|/L$

$$\theta = |y|/L = FL^2/3YI_A. \tag{6.24}$$

Идея автомодельности предполагает, что угол θ будет одним и тем же для всех видов млекопитающих и, следовательно, является постоянной величиной. Если F представляет собой силу тяжести, то $F = mg = \rho Vg$, где ρ — плотность материала, из которого сделана балка, а V — её объем, равный $V = (\pi d^2/4)L$. Если вся эта сила приложена к концу балки, то

$$\theta = ((\rho(\pi d^2/4)L)g)\ L^2)/3Y(\pi d^4/64) = (16\rho g L^3)/3Yd^2. \tag{6.25}$$

Если угол не зависит ни от L, ни от d, то мы вновь получаем соотношение $L \sim d^{2/3}$.

Учитывая, что $m \sim d^2L$, а $L \sim d^{2/3}$, получим $m \sim d^2(d^{2/3}) = d^{8/3}$. Таким образом, $d \sim m^{3/8}$. Принимая во внимание, что основной обмен пропорционален поверхности (ОО ~ A), а поверхность пропорциональна квадрату поперечного размера (А ~ d^2), получим ОО ~ d^2. Используя соотношение $d \sim m^{3/8}$, получаем

$$\text{ОО} \sim (m^{3/8})^2 = m^{3/4}. \tag{6.26}$$

Таким образом, из соображений автомодельности мы вывели закон Клейбера.

Проведенное выше рассмотрение далеко небезупречно. Например, энергия, необходимая для работы скелетных мышц, представляет собой лишь малую часть ОО (см. таблицу 6.17). Поэтому выведенный из анализа работы мышц закон может давать искаженные представления о зависимости основного обмена от массы тела.

Соображение, свидетельствующее в пользу закона «степени 2/3»

Ранее мы отмечали, что ОО отражает мощность метаболических процессов. Из этого соображения можно заключить, что ОО напрямую связан с уровнем тепловых потерь млекопитающего. Тепло отдается с поверхности тела и потому уровень тепловых потерь пропорционален площади поверхности, которая, в свою очередь, пропорциональна квадрату линейного размера L данного животного: ОО ~ L^2.. Масса животного пропорциональна кубу линейного размера L: $m \sim L^3$. Из этих простых соображений получаем

$$\text{ОО} \sim m^{2/3}. \tag{6.27}$$

Изменения основного обмена в зависимости от размеров человека

Основной обмен человека зависит от его массы, а также от ряда других факторов, таких как пол, рост и возраст. Для оценки ОО человека общепринято использовать уравнение Харриса-Бенедикта, которое имеет следующий вид:

для мужчин: $$\text{ОО} = 66{,}4730 + 13{,}7516\ m + 5{,}0033\ H - 6{,}75505\ Y, \tag{6.28}$$

для женщин: $$\text{ОО} = 655{,}0955 + 9{,}5634\ m + 1{,}8496\ H - 4{,}6756\ Y. \tag{6.29}$$

Здесь m — масса человека в кг, H — его рост в см, Y — возраст в годах. ОО при этом получается в ккал в сутки.

Эти уравнения могут быть также записаны и в другом виде:

для мужчин: $$\text{ОО} = 71{,}2\ m^{3/4}\ [1 + 0{,}004(30 - Y) + 0{,}010(S - 43{,}4)], \tag{6.30}$$

для женщин: $$\text{ОО} = 65{,}8\ m^{3/4}\ [1 + 0{,}004(30 - Y) + 0{,}010(S - 43{,}4)], \tag{6.31}$$

где S – характеристика телосложения, равная $S = H/m^{1/3}$ (H — рост в см, m — масса в кг).

Данные другого исследования, в котором определяли основной обмен в зависимости от пола и возраста, представлены в таблице 6.19.

Таблица 6.19. Основной обмен (в ккал в сутки) для различных возрастных групп. (Использованы данные работ [298] и [335]).

Возраст (годы)	ОО (мужчины)	ОО (женщины)
до 3 лет	59,5 m – 30	58,3 m – 31
3–10	22,7 m + 504	20,3 m + 486
10–18	17,7 m + 658	13,4 m + 693
18–30	15,1 m + 692	14,8 m + 487
30–60	11,5 m + 873	8,1 m + 846
старше 60	11,7 m + 588	9,1 m + 658

m – масса тела в кг.

Таблица 6.20. Основной обмен (в ккал в сутки) для мужчин и женщин разного возраста, полученный в предположении, что ИМТ для мужчин равен 22, а для женщин — 21, и формулы, приведенные в таблице 6.19 верны. (Использованы данные работ [298] и [335]).

Рост (м)	Масса (кг)	Возраст		
		18–30	30–60	старше 60
Мужчины				
1,5	49,5	1440	1450	1150
1,6	56,5	1540	1530	1250
1,7	63,5	1650	1620	1350
1,8	71,5	1770	1710	1450
1,9	79,5	1900	1800	1560
2,0	88,0	2030	1900	1670
Женщины				
1,4	41,0	1100	1190	1030
1,5	47,0	1190	1240	1090
1,6	54,0	1290	1300	1160
1,7	61,0	1390	1360	1230
1,8	68,0	1500	1420	1310

В таблице 6.20 даны значения ОО для взрослых людей разного роста. Данные, приведенные в этой таблице, соответствуют формулам, приведенным в таблице 6.19. Массу представленных в таблице субъектов выбирали таким образом, чтобы индекс массы тела (ИМТ) равный отношению массы в килограммах к квадрату роста человека, выраженного в метрах (ИМТ = m/H^2), составлял для мужчин 22, а для женщин 21.

Из приведенных в таблице данных видно, что ОО у молодых людей выше, чем у пожилых. Это естественно, так как молодые люди обычно более худощавы (не имеют лишнего жира). Также ясно, что худые люди высокого роста имеют высокий ОО, тогда как для людей, имеющих лишний вес, характерен относительно низкий уровень ОО. Отметим, что ОО у беременных женщин выше тех цифр, которые приведены в таблице. Аналогично, более высокий уровень основного обмена характерен для людей с повышенной температурой тела и находящихся в состоянии стресса. Более интенсивно обменные процессы протекают и в тех случаях, когда температура окружающей среды более высокая или более низкая, чем предписывается стандартом измерения основного обмена. Для людей, которые потребляют недостаточное количество пищи (находятся на диете, соблюдают пост или голодают) характерен более низкий уровень ОО, чем тот, который приведен в таблице. Наблюдающиеся у людей различия в уровнях ОО и интенсивности метаболических процессов будут подробно рассмотрены ниже.

6.4.2. Уровни метаболизма при обычных видах деятельности

Естественно, что мы проводим большую часть времени в условиях, отличных от тех, которых следует придерживаться при измерении основного обмена. Метаболический уровень в ситуации, когда человек активен (деятелен), обычно выражается одним из следующих способов. (1) Оценивают общий уровень метаболизма (УМ), включая ту его часть, когда человек находится в состоянии, характерном для основного обмена. Эту величину выражают либо как (а) ОО + УМ, связанный с деятельностью человека, либо как (б) ОО, умноженный на некоторый множитель (фактор) f, который называют фактор активности, либо как (в) ОО, умноженный на фактор, называемый метаболический эквивалент и обозначаемый МЕТ. (При этих подсчетах обычно вместо ОО используют величину метаболического уровня покоя, поскольку он проще измеряется.) (2) Оценивают только превышение уровня метаболической активности над основным обменом: УМ – ОО, характеризуя, таким образом, только энергозатраты, связанные с деятельностью человека.

Естественно, любой из этих методов оценивания УМ должен давать один и тот же результат (общее значение УМ). Тем не менее, не удивительно, что публикуемые в разных источниках значения УМ, оцененные различными способа-

ми, часто не совпадают. Это естественно в силу ряда причин. Во-первых, точные характеристики определенного (данного) вида деятельности могут быть оценены недостаточно точно, что приводит к ошибкам в определении УМ. Во-вторых, часто должным образом не учитываются различия в метаболических величинах, связанные с полом, возрастом и весом испытуемых. Кроме того, не всегда можно точно определить разницу между метаболическими уровнями. Например, может оказаться не учтенным расхождение между величинами основного обмена и метаболического уровня покоя. Помимо этого, иногда фактор МЕТ определяют относительно метаболического уровня покоя (то есть сразу после сна), а относят его к уровню метаболизма, характерного для сидящего человека. Еще одно тонкое различие состоит в том, что ОО пропорционален массе тела в степени 3/4, в то время как увеличение уровня метаболизма, связанное с деятельностью (активностью организма), скорее всего, связано с массой тела m линейно. (Правда, последнее утверждение не всегда может выполняться точно.) Таким образом, существует достаточно много обстоятельств, делающих точную оценку УМ затруднительной. Однако, несмотря на возможные расхождения значений УМ, исследование общего уровня метаболической активности представляется важным и весьма интересным.

Как видно из данных, приведенных в таблице 6.21, чем выше уровень активности (чем тяжелее работа), тем выше уровень метаболизма и тем больше потребность организма в кислороде. Именно с этим связана возникающая при выполнении тяжелой работы одышка (частое и глубокое дыхание). Если развиваемая мощность не очень высока и полностью покрывается аэробными процессами, то потребление кислорода (и, соответственно, минутный объем дыхания) пропорционально развиваемой мощности и уровню теплопродукции.

Уровень метаболизма во время физической работы может быть измерен как с помощью *прямой калориметрии* (рис. 6.6), так и методом *непрямой калориметрии* (рис. 6.7). При прямой калориметрии человек помещается в теплоизолированную камеру (комнату) и измеряется количество теплоты, производимое человеком в процессе деятельности. Уровень метаболизма определяют, основываясь на предположении о том, что примерно 40% всей высвобождаемой энергии идет на «зарядку» молекул АТФ, а оставшиеся 60% превращаются в тепло. Именно количество выделяющейся теплоты и измеряется теплоизолированной камере. Производимое человеком, находящимся в камере, тепло нагревает воду, текущую по трубам, проходящим в стенках камеры, и измеряется разность температуры воды на входе и на выходе. Создание такой камеры является довольно дорогостоящим делом, а временной ответ такого метода весьма медленный (то есть человек должен длительное время непрерывно выполнять одну и ту же работу, для того чтобы можно было оценить энергетические характеристики такой деятельности). В силу последнего обстоятельства, оценить метаболический уровень при тяжелой работе, пользуясь методом прямой калориметрии, весьма затруднительно.

Таблица 6.21. Приближенные значения общего уровня метаболизма (УМ) и потребления кислорода при различных уровнях активности «среднего» человека весом 70 кг. (Из [296] и [300]).

Активность	Эквивалентная теплопродукция		Потребление кислорода (л/мин)
	(ккал/ч)	(Вт)	
Очень низкий уровень активности			
Сон	71	83	0,24
Сидя в состоянии покоя	103	120	0,34
Стоя в расслабленном состоянии	108	125	0,36
Легкая работа			
Медленная ходьба (5 км/час)	228	265	0,76
Работа средней мощности			
Езда на велосипеде (15 км/час)	344	400	1,13
Спокойное плавание	400	465	1,32
Тяжелая работа			
Игра в футбол	500	580	1,65
Очень тяжелая работа			
Подъем по ступенькам (116 ступ./мин)	589	685	1,96
Езда на велосипеде (21 км/час)	602	700	2,00
Игра в баскетбол	688	800	2,28
Предельно тяжелая работа			
Участие в велогонке	1400	1600	4,62

При непрямой калориметрии измеряют скорость потребления организмом кислорода, dV_{O2}/dt, и скорость производства углекислого газа, dV_{CO2}/dt. Для определения этих величин нужно измерить объем вдыхаемого (и, соответственно, выдыхаемого) воздуха и изменение процентного содержания кислорода и углекислого газа во вдыхаемом и выдыхаемом воздухе (задача 6.10). Если бы жиры и углеводы имели одинаковый калорический эквивалент, то скорость производства энергии в организме определялась бы как произведение калорического эквивалента на скорость потребления кислорода dV_{O2}/dt. Однако, поскольку эти эквиваленты неодинаковы, необходимо определить дыхательный коэффициент (ДК, таблица 6.2). Дыхательный коэффициент позволит выяснить, какой процент жиров и углеводов участвует в метаболизме во время осуществления данной работы. ДК = 1 указывает на то, что мышцы потребляют только глюкозу или гликоген, то есть метаболизм идет только за счет окисления углеводов.

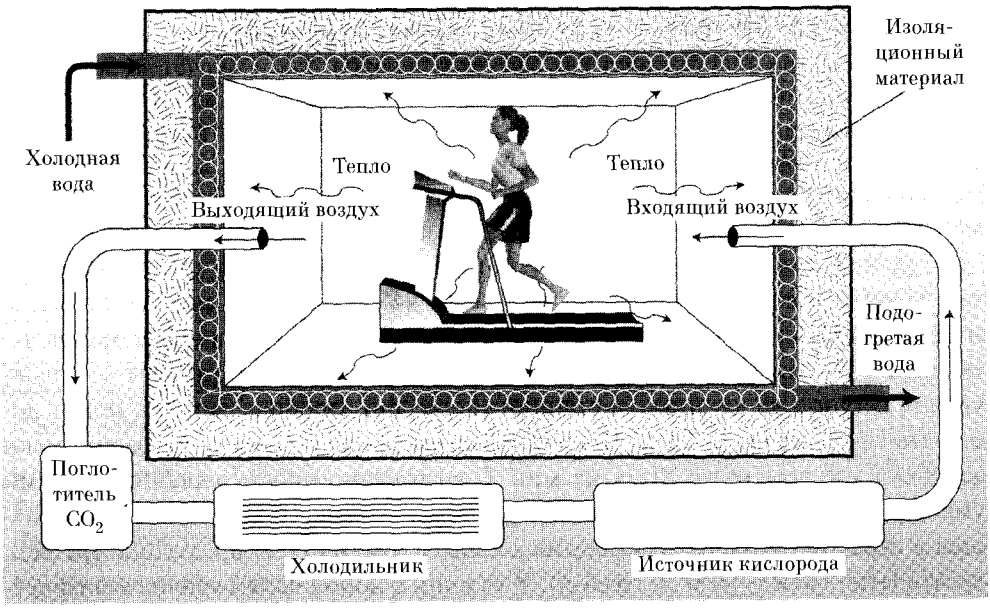


Рис. 6.6. В теплоизолированной камере, предназначенной для прямой калориметрии, тепло производится находящимся в камере человеком и через воздух передается к стенкам камеры. Теплопродукция и, соответственно, уровень метаболизма определяются по результатам измерения изменений температуры воздуха в камере и температуры воды, текущей в её стенках. (Из [340]. Печатается с разрешения)



Рис. 6.7. Отбор газа при непрямой калориметрии. (Из [340]. Печатается с разрешения)

ДК = 0,71 указывает на то, что источником энергии являются исключительно жиры. Значения ДК, заключенные между этими двумя пределами, показывают, что производство энергии идет как за счет углеводов, так и за счет жиров (задача 6.10). При этом предполагается, что белки не участвуют в метаболизме. Это утверждение несправедливо в том случае, если работа длится несколько часов, так как при этом до 10% метаболической энергии поступает за счет белкового метаболизма. Метод непрямой калориметрии значительно более удобен в применении, чем метод прямой калориметрии, и широко распространен.

Аэробная емкость (максимальное потребление кислорода) среднего студента колледжа в возрасте 18–22 лет составляет 44–50 мл O_2/кг· мин для юношей и 38–42 мл O_2/кг· мин для девушек. У хорошо тренированных спортсменов эта емкость возрастает до 60 мл/кг· мин, а у показывающих результаты мирового уровня бегунов на длинные дистанции (стайеров) аэробная емкость может достигать 70–80 мл O_2/кг· мин. Нетренированные люди пожилого возраста имеют аэробную емкость ниже 20 мл/кг· мин. С возрастом емкость аэробной системы уменьшается примерно на 10% за десятилетие. У женщин этот процесс начинается в середине второго десятилетия жизни, а у мужчин — в середине третьего десятилетия (между 20 и 30 годами). У мужчин с нормальным уровнем физической активности аэробная емкость в 25 лет в среднем составляет 47,7 мл/кг· мин, в 35 лет — 43,1 мл/кг· мин, в 45 лет — 39,5 мл/кг· мин, в 52 года — 38,4 мл/кг· мин, в 63 года — 34,5 мл/кг· мин и в 75 лет — 25,5 мл/кг· мин.

Все эти изменения метаболических уровней связаны с соответствующими изменениями, происходящими в клетках, органах и системах организма. В таблице 6.22 даны значения выходной мощности различных клеток и тканей при различных уровнях активности.

Поскольку мы здесь обсуждаем метаболические уровни, следует помнить, что у людей с одинаковыми размерами тела и уровнем активности метаболизм может оказаться существенно различным. Различия в уровне основного обмена и вообще в уровнях метаболизма при одной и той же деятельности у внешне одинаковых людей могут составлять 6–10%. В таблице 6.23 можно увидеть поразительный пример, когда уровни метаболизма у двух молодых женщин различаются более, чем на 50%. Эти различия, в основном, связаны с разным метаболизмом во время ночного сна; различия в уровне метаболизма, наблюдающиеся в процессе деятельности, не столь значительны и потому не имеют особого значения.

Уровни метаболизма при движении

На рисунке 6.8 представлена зависимость теплопродукции от скорости, с которой идет человек. Видно, что при маленьких и умеренных значениях скорости движения эта зависимость практически линейна. Это значит, что «энергетическая плата» за пройденный путь практически не зависит от скорости движения (в этом диапазоне скоростей). При скорости выше 3 м/с (примерно 10 км/час) видно явное отклонение от линейной зависимости (кривая круто уходит верх).

Таблица 6.22. Оценочные значения выходной мощности (метаболического уровня) и плотности мощности клеток и тканей. (Использованы данные, представленные в [308]).

Органелла, клетка или объект	Выходная мощность (пикоВт)	Объем (мкм^3)	Плотность мощности (Вт/м^3)
Мышечный миозиновый мостик	0,000001	5×10^{-7}	2×10^{6}
Тромбоцит (неактивированный)	0,003–0,09	3	$0{,}1–3{,}0\times10^{4}$
Эритроцит	0,008	94	$8{,}5\times10^{1}$
Бактерия *E. coli*	0,05	2	$2{,}5\times10^{2}$
Митохондриальная органелла	0,1–1,1	1	$0{,}1–1{,}1\times10^{6}$
Тромбоцит (активированный)	0,7–7,0	3	$0{,}2–2{,}3\times10^{6}$
Клетка кожи	1–3	1000	$1{,}0–3{,}1\times10^{3}$
Скелетная мышца (в покое)	1–10	2000	$0{,}5–4{,}9\times10^{3}$
Типичная тканевая клетка (базальное состояние)	30	8000	$3{,}8\times10^{3}$
Клетка кишечника / желудка	46–52	8000	$5{,}6–6{,}5\times10^{3}$
Нервная клетка (базальное состояние)	70–110	14000	$5{,}0–7{,}9\times10^{3}$
Кардиомиоцит	87–290	8000	$1{,}1–3{,}6\times10^{4}$
Скелетная мышца (при максимальном произвольном сокращении)	113	2000	$5{,}7\times10^{4}$
Клетка почки	155–346	8000	$1{,}9–4{,}3\times10^{4}$
Нервная клетка (максимальная активность)	255–330	14000	$1{,}8–2{,}4\times10^{4}$
Типичная тканевая клетка (макс. активность)	480	8000	6×10^{4}
Скелетная мышца (тетанус)	2300	2000	$1{,}2\times10^{6}$
Клетка крыла пчелы	3400	1000	$3{,}4\times10^{6}$
Кардиомиоцит (максимальное сокращение)	3500–5000	8000	$4{,}4–6{,}3\times10^{5}$
Мозг человека	15–25 Вт	$1{,}4\times10^{-3}$ м^3	$1{,}1–1{,}8\times10^{4}$
Тело человека (в покое)	100 Вт	0,1 м^3	$1{,}0\times10^{3}$
Тело человека (макс. активность)	1600 Вт	0,1 м^3	$1{,}6\times10^{4}$
Автомобиль с бензиновым двигателем	200 кВт	10 м^3	$2{,}0\times10^{4}$
Солнце	$3{,}92\times10^{26}$ Вт	1.41×10^{27} м^3	0,28

Если не указано иное, все клетки относятся к человеку.

1 Вт = 0,86 ккал/час.

Таблица 6.23. Потребление пищи и теплопродукция для двух женщин в возрасте 23 лет с примерно одинаковыми параметрами (Использованы данные из [298], из результатов Warwick, так как они процитированы в работе [309]).

	Потребляющая много пищи	**Умеренная в отношение потребления пищи**	
Масса тела (кг)	54,2	52,7	1,03
Масса тела без жира (кг)	45,1	43,6	1,03
Среднее потребление пищи (ккал/сутки)	2370	1550	1,54
Теплопродукция (ккал/сутки)	2170	1390	1,55
Ночная теплопродукция (ккал/сутки)	1720	1100	1,56

Почему при высокой скорости движения мы предпочитаем бежать, а не идти? При высокой скорости движения очень трудно не перейти с ходьбы на бег, поскольку энергозатраты на ходьбу при таких скоростях значительно превышают энергозатраты на нормальный бег или бег трусцой (рис. 3.25). Оказывается, что при скорости 2,4 м/с (примерно 8,7 км/час) метаболическая мощность, развиваемая при беге, на 14% меньше мощности, развиваемой при ходьбе с той же скоростью. Таким образом, в терминах энергии, необходимой на горизонтальное перемещение единицы массы на 1 метр, переход с ходьбы на бег означает уменьшение метаболической мощности с 3,93 Дж/кг· м (0,94 кал/кг · м) до 3.40 Дж/кг · м (0,81 кал/кг· м). Рисунок 3.25 показывает, что при оптимальном способе передвижения энергетическая цена перемещения на определенное расстояние практически не зависит от скорости, с которой осуществляется это перемещение. Такое свойство реализуется в широком диапазоне скоростей и выполняется как для людей, так и для лошадей. На рисунке 6.9 показаны зависимости метаболических потребностей от скорости для некоторых видов перемещений.

Работу считают положительной при концентрических сокращениях мышц и отрицательной — при эксцентрических сокращениях (см. рис. 3.53). Метаболическая цена положительной работы больше, чем соответствующая цена равной по величине отрицательной работы. Дополнительная энергия, необходимая для перемещения в горизонтальном направлении примерно равна 2,8 Дж/кг· м. Эта величина значительно меньше дополнительной энергии, необходимой для перемещения в вертикальном направлении (порядка 30 Дж/кг· м). Очевидно, что подъем в гору требует больше энергии, чем движение по плоской поверхности, а спуск под горку требует меньше энергии, чем движение по ровной дороге. Работа и мощность, потребные для ходьбы в гору, могут быть оценены как 2,7, умноженные на увеличение потенциальной энергии тела (или, соответственно,

на скорость увеличения потенциальной энергии). Это значит, что эффективность (коэффициент полезного действия) такого рода работы можно оценить как 1/2,7 = 36%. (Как мы скоро увидим, согласно этой формуле, дополнительная энергия, потребная для вертикального подъема, составляет 26 Дж/кг·м, что находится в хорошем соответствии с приведенной выше величиной 30 Дж/кг·м.) Энергия, расходуемая при движении под гору составляет примерно 50% изменения потенциальной энергии. Эта энергия необходима для того, чтобы предотвратить «скатывание» тела вниз. Вопрос о мощности, развиваемой при ходьбе или беге в гору или под гору, обсуждается в задаче 6.58.

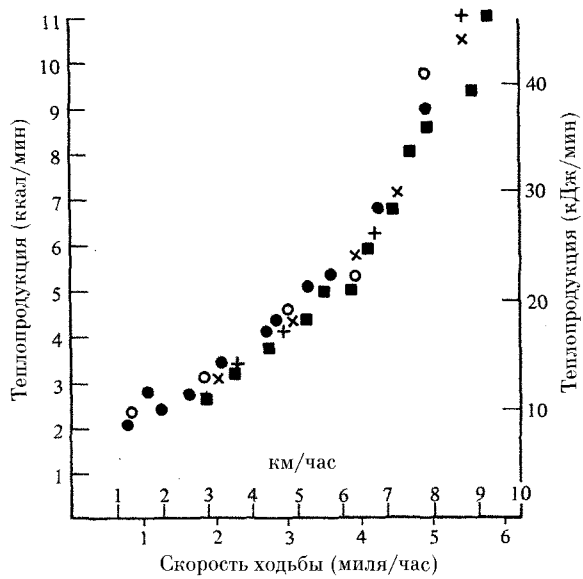


Рис. 6.8. Теплопродукция (метаболическая потребность) при ходьбе. (Из [298], суммированы данные, приведенные в [330])

Обратимся теперь к движению по беговой дорожке (тредмилу), которая используется для оценки состояния сердечно-сосудистой и дыхательной систем у здоровых людей и у больных, страдающих сердечными заболеваниями. При ходьбе или беге пациента по тредмилу у него непрерывно регистрируют электрокардиограмму (подробнее о кардиограмме говорится в главах 8 и 12). При тесте на тредмиле скорость беговой дорожки и угол её наклона (имитирующий угол подъема при ходьбе или в беге в гору) постепенно увеличиваются, образуя несколько «ступеней» нагрузки. Испытание продолжается до тех пор, пока либо будет выполнена вся программа (будут пройдены все ступени), либо пациент устанет и не сможет продолжать выполнение программы, либо

проявятся какие-либо нарушения в работе сердца. В таблице 6.24 приведены скорости и углы наклона беговой дорожки при выполнении протокола Брюса. В другом широко используемом протоколе, протоколе Нотона, скорость беговой дорожки фиксируется на уровне 4,8 км/час, а угол подъема дорожки увеличивается каждые две минуты на 2,5°: от 2,5° (первая ступень) до 20° (восьмая ступень). Такой тредмил с изменяющимся углом наклона используют также для определения эффективности деятельности скелетных мышц при движении человека в гору. При этом регистрируют скорость потребления кислорода, а, следовательно, и уровень метаболизма, у группы людей, которых заставляют сначала двигаться с постоянной скоростью по горизонтальной дорожке, а затем – по дорожке с увеличивающимся наклоном. Коэффициент полезного действия оказывается порядка 30%.

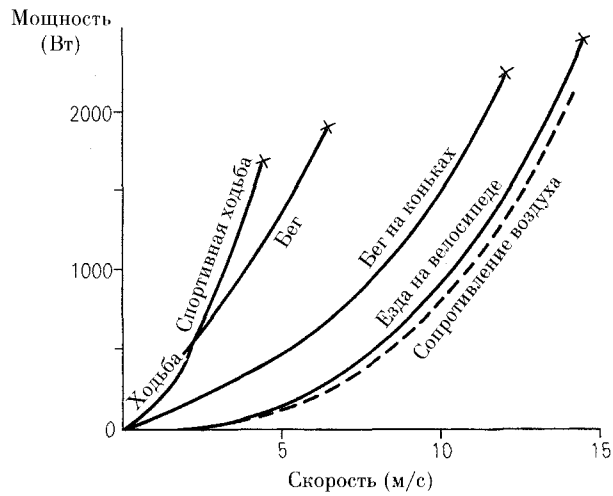


Рис. 6.9. Зависимость метаболической потребности от скорости при некоторых типах перемещений. Проведена экстраполяция на скорости мировых рекордов на дистанции 5 км (для бега) и 10 км (для других видов перемещений). Штриховой линией обозначена мощность, необходимая только для преодоления сопротивления воздуха. (Из [294], основано на данных приведенных в [332]. Печатается с разрешения)

Для примера определим метаболическую мощность и скорость потребления кислорода на пятой ступени протокола Брюса для мужчины, весом 75 кг. Общий метаболический уровень представляет собой сумму основного обмена (или, точнее, уровня метаболизма для стоящего человека), мощности, необходимой для горизонтального движения, и дополнительной мощности,

необходимой для подъема под заданным углом. Второе слагаемое в этой сумме примерно равно произведению 2,8 Дж/кг · м на расстояние, пройденное по горизонтали за единицу времени. Это слагаемое равно 2,8 Вт × mv, где m — масса тела человека (в кг), а v — скорость его ходьбы (или бега трусцой, если на такой скорости это более удобно), измеренная в метрах в секунду. Третье слагаемое определяется тем, насколько быстро меняется потенциальная энергия человека при подъеме; оно пропорционально mg (dh/dt). Множителем здесь является коэффициент 2,7. Таким образом, третье слагаемое равно $2{,}7mg(dh/dt)$. Человек, проходящий расстояние x под углом θ к горизонтали, поднимается на высоту $x\sin\theta$ (начертите простой рисунок для того, чтобы доказать это утверждение). Итак, третье слагаемое будет иметь вид $2{,}7mgsin\theta(dx/dt)$. Поскольку $dx/dt = v$, это слагаемое примет вид $2{,}7mgv\sin\theta = 26$ (Вт) × $mv\sin\theta$. Суммируя второе и третье слагаемые, получим мощность, измеренную в ваттах: $(2{,}8 + 26\ sin\ \theta)mv$ или $(2{,}4 + 22{,}8\ sin\theta)mv$, измеренную в ккал/час (при этом использовано соотношение 1 Вт = 0,86 ккал/час). Учитывая, что скорость равна 8 км/час (или 2,23 м/с), а угол подъема составляет 18%, то есть $(0{,}18)90^\circ = 16{,}2^\circ$ (значит $\sin\theta = 0{,}28$), получим, что для человека, весом 75 кг, второе слагаемое будет равно 401 ккал/час, а третье слагаемое — 1068 ккал/час. Добавляя к этим величинам примерно 100 ккал/час (для стоящего человека), получим, что уровень метаболизма на пятой ступени составляет довольно большую величину — примерно 1570 ккал/час. (Естественно, что пациент находится на этой ступени не более 3 минут.) Предполагая, что при выполнении такой работы испытуемый находится на чисто аэробном обмене, оценим минутное потребление кислорода. Если считать, что источником энергии являются только углеводы, калорический эквивалент которых равен 5,05 ккал/л O_2, получим, что для выполнения работы на пятой ступени протокола Брюса необходима скорость потребления кислорода, равная (1570 ккал/час)/(5,05 ккал/л O_2) = 311 л O_2/час = 5,2 л O_2/мин.

Таблица 6.24. Протокол Брюса для проведения теста на беговой дорожке (Использованы данные из [306]).

Ступень	Скорость (км/час)	Наклон (%)	Время (с накоплением) (мин)
I	3,4	10	1-3
II	4,0	12	4-6
III	5,3	14	7-9
IV	6,5	16	10-12
V	8,0	18	13-15

Таблица 6.25. Влияние ветра на энергетические потребности при ходьбе и беге. (Использованы данные из [298] и вычисления из [333]).

Вид деятельности скорость (м/с)	Скорость ветра w (м/с)	Потребление кислорода (л/мин)	Теплопродукция (Вт)	Увеличение энергии/w^2 (Вт с^2/м^2)
Ходьба 1,25 м/с	0,0	0,878	294	
	10,0	1,192	399	1,05
	14,1	1,505	504	1,05
Ходьба 2,08 м/с	0,0	1,649	552	
	10,0	2,221	744	1,91
	14,1	2,792	935	1,91
Бег, 3,75 м/с	0,0	2,836	950	
	10,0	3,243	1086	1,36
	14,1	3,710	1243	1,36
Бег, 4,47 м/с	0,0	3010	1008	
	10,0	3710	1243	2,52
	14,1	4525	1576	2,52

Заметим, что в последней колонке стоит увеличение теплопродукции, деленное на квадрат скорости ветра при данных условиях ходьбы или бега.

Почему трудно бегать при ветре? Ответ на этот вопрос состоит в том, что бег в ветреную погоду требует больших метаболических затрат (большей метаболической мощности). Из таблицы 6.25 видно, что при ходьбе или беге в ветреную погоду метаболическая мощность увеличивается как квадрат скорости ветра. Ходьба быстрым шагом при ветре требует такой же метаболической мощности, как относительно медленный бег в безветренную погоду. Метаболическая мощность, идущая на преодоление сопротивления ветра, составляет примерно 8% для бегунов на средние дистанции и достигает 15% общей метаболической мощности для спринтеров. (Мы обсудим этот эффект в главе 7).

Масштабирование уровня метаболизма с помощью метаболических эквивалентов и факторов активности

В деятельном организме фактическая теплопродукция или уровень метаболизма (УМ) выше, чем основной обмен (таблица 6.21). Можно записать связь между уровнем метаболизма и основным обменом (ОО) следующим образом:

$$\text{УМ} = f(\text{ОО}), \tag{6.32}$$

где f — фактор (или коэффициент) активности.

Другой мерой активности является метаболический эквивалент (MET). Среднее потребление кислорода человеком можно оценить как произведение (3,5 мл/кг·мин) × MET. Типичные значения метаболического эквивалента даны в таблицах 6.26–6.30. Часто используют соотношение MET = f/1,5. Это связано с тем, что фактор активности f используют в комбинации с меньшей величиной — основным обменом. Остается, правда, неясным, почему соотношение между f и MET достигает столь большой величины, как 1,5.

Усредненный в течение дня фактор активности

Фактор активности можно относить как к данной конкретной деятельности (как это было сделано выше), так и к некой «осредненной» деятельности в течение суток. Такой фактор называют усредненным и обозначают как f_{av}. Не существует единого мнения о том, чему равен усредненный фактор активности. Естественно, он зависит от типа работы выполняемой данным человеком, длительности выполнения той или иной работы, доступности для данного индивидуума средств автоматизации и т.п. Согласно данным исследования, проведенного под эгидой ООН, для взрослого человека f_{av} составляет примерно 1,55, если человек занят легкой работой, 1,78 — для работы умеренной мощности и 2.10 в случае тяжелой работы. Согласно другим исследованиям, эти цифры значительно меньше: 1,3 для низкого уровня активности (сидячей работы), 1,5 для работы средней тяжести (когда регулярно выполняются те или иные физические упражнения) и 1,7 для тяжелой работы (высокой физической активности).

Самая большая из приведенных выше величин, f_{av} = 2.1, характерная для самой тяжелой работы, все-таки ниже, чем оценка фактора активности для шотландских шахтеров, полученная в 1950-х годах, когда этот труд был очень слабо механизирован. Пиковый уровень метаболизма для шахтеров составлял тогда 4,3 × ОО, а среднее значение f в течение суток (f_{av}) равнялось примерно 2,5 (как это показано в таблице 6.31). В наше время вследствие широкого внедрения средств автоматизации подавляющее большинство видов деятельности требуют значительно меньших затрат физического труда.

Таблица 6.26. Типичные значения MET при занятиях собой (Использованы данные из [340]).

Занятие	MET
Отдых сидя, стоя, еда, беседа	1,0
Одевание, раздевание, мытье рук и лица, перемещение кресла-каталки	2,0
Прогулка со скоростью 4 км/час	3,0
Принятие душа	3,5
Спуск по лестнице	4,5
Прогулка со скоростью 5,4 км/час	5,5

Таблица 6.27. Типичные значения MET при занятиях домашним хозяйством (Использованы данные из [340]).

Занятие	MET
Шитье руками	1,0
Шитье на швейной машинке	1,5
Полировка мебели	2,0
Чистка картофеля, ручная стирка, замешивание теста	2,5
Мытье полов, мытье окон, глажение, уборка кроватей	3,0
Полировка, отжим белья вручную	3,5
Выбивание ковров	4,0

Таблица 6.28. Типичные значения MET при выполнении той или иной работы (Использованы данные из [340]).

Работа	MET
Сидение за партой, письмо, езда в машине, ремонт часов	1,5
Печатание на пишущей машинке	2,0
Сварка, сборка радиоприемника, игра на музыкальном инструменте	2,5
Сборка прибора	3,0
Кладка кирпича, штукатурные работы	3,5
Трудная работа по сборке, езда на велосипеде, перевоз грузов на тачке (50 кг, 4 км/час)	4,0
Плотницкие работы	5,5
Косьба, рубка дров	6,5
Работа лопатой	7,0
Копание ямы, выемка грунта	7,5

Механическая работа и мощность

Как показывает первое начало термодинамики (6.1), запасенная энергия может быть израсходована на производство тепла и на совершение работы. Человек может совершать только механическую работу и никакую другую (такую, например, как работу по глубокому обдумыванию сложной задачи). Механическая работа равна произведению силы, которая прикладывается к объекту, на расстояние, на которое перемещается данный объект под действием этой силы.

Таблица 6.29. Типичные значения MET при занятиях спортом (Использованы данные из [340]).

Упражнение (условия, при которых они выполняются)	MET
Прогулка пешком, 3,2 км/час	2,5
Езда на велосипеде, 8,8 км/час	3,0
Прогулка пешком, 4 км/час; езда на велосипеде, 9,5 км/час	3,5
Ходьба, 4,8 км/час; ритмическая гимнастика	4,5
Езда на велосипеде, 15,5 км/час; плавание вольным стилем, 0,3 м/с	5,0
Ходьба, 5,5 км/час	5,5
Ходьба, 6,4 км/час	6,5
Бег трусцой, 8 км/час	7,5
Бег, 12 км/час; езда на велосипеде, 21 км/час	9,0
Плавание вольным стилем, 0,6 м/с	10,0
Бег, 13,5 км/час	12,0
Бег, 16 км/час; плавание вольным стилем 0,75 м/с	15,0
Бег, 19 км/час; плавание вольным стилем 0,9 м/с	20,0
Бег, 24 км/час; плавание вольным стилем, 1,05 м/с	30,0

Таблица 6.30. Типичные значения MET при развлечениях, занятиях собственными увлечениями (хобби). (Использованы данные из [340]).

Занятие	MET
Рисование, сидя	1,5
Игра на фортепиано, вождение машины	2,0
Гребля на каноэ, 4 км/час; прогулка верхом на лошади	2,5
Игра в волейбол, в бильярд	3,0
Игра в боулинг	3,5
Игра в гольф, в крикет	4,0
Стрельба из лука, игра в настольный теннис, в бейсбол	4,5
Игра в теннис	6,0
Езда на лошади рысью, исполнение народных танцев	6,5
Катание на лыжах, езда на лошади галопом	8,0
Игра в сквош	8,5
Фехтование, игра в баскетбол, в футбол	9,0
Гимнастика, игра в гандбол	10,0

Таблица 6.31. Анализ метаболической мощности, потребной для шотландского шахтера в начале 1950-х годов (до периода механизации производства). (Данные из [298], пересчет данных из работы [310]).

Активность	Время		УМ/ОО = f	$F \times f$
	мин	часть суток (F)		
Нахождение в постели	501	0,348	1,00	0,348
Занятия, не связанные с работой				
Нахождение в положении сидя	331	0,230	1,51	0,347
Нахождение в положении стоя	19	0,013	1,71	0,022
Ходьба	129	0,089	4,67	0,416
Умывание и одевание	43	0,030	3,14	0,094
Работа в саду	17	0,012	4,76	0,057
Езда на велосипеде	21	0,015	6,28	0,094
Занятия, связанные с работой				
Нахождение в положении сидя	130	0,090	1,60	0,144
Нахождение в положении стоя	18	0,012	1,71	0,021
Ходьба	58	0,040	6,38	0,255
Работа отбойным молотком	11	0,007	6,38	0,045
Установка крепей	59	0,041	5,43	0,223
Погрузка	104	0,072	6,00	0,432
Суммарно	1440	1,000	-	2,497

УМ — уровень метаболизма; ОО — основной обмен.

Обсуждая метаболические уровни, мы должны быть очень аккуратны при определении типов работы и энергии [341]. На рисунке 6.10 показан процесс поднятия некоторого предмета. При этом совершается *внешняя* работа. Однако в суставных соединениях при этом совершается работа по поднятию центра масс тела человека. Это – *внутренняя* работа. Напомним, что принято считать, что при сокращении концентрических мышц производится положительная (механическая) работа, тогда как при сокращении эксцентрических мышц производимую работу считают отрицательной. При ходьбе по горизонтальной поверхности производятся одинаковые по величине положительная и отрицательная работы. Если же человек идет вверх по склону, то производится большее количество положительной работы, а при ходьбе вниз под уклон производится больше отрицательной работы. Эффективности положительной и отрицательной работы различны.

Более того, сам по себе термин *эффективность* может обозначать различные вещи, поэтому при употреблении этого термина нужно проявлять известную аккуратность и давать точные определения [341]. *Метаболическая или мышечная*

эффективность представляет собой отношение общей механической работы, совершенной всеми мышцами, к метаболической работе мышц (к затратам метаболической энергии). Другая мера эффективности, *механическая эффективность*, представляет собой отношение всей произведенной механической работы (как внутренней, так и внешней) к дополнительной метаболической энергии (к превышению израсходованной метаболической энергии над метаболической энергией покоя). Такой более жестко ограничивающий термин как *эффективность работы* представляет собой отношение внешней механической работы к метаболической «плате» за совершение этой работы (затраченной метаболической энергии минус метаболическая энергия при нулевой внешней работе). Неэффективность при осуществлении той или иной работы связана с тем, что не вся метаболическая энергия переходит в механическую энергию по совершению работы.

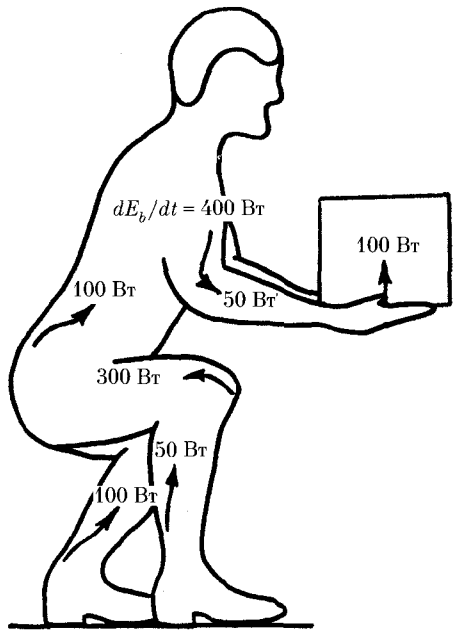


Рис. 6.10. Внутренняя и внешняя работа, совершаемая человеком при поднятии груза. (Из [341]. Перепечатывается с разрешения)

Для целей нашего анализа, мы просто введем параметр эффективности ε, который определим как отношение скорости осуществления механической работы к уровню метаболизма. Как видно из таблиц 6.32 и 6.33, этот параметр редко превосходит 20%; обычно он много меньше этой величины. Относительно высокая эффективность (ε порядка 22%) характерна для езды на велосипеде. В то же время, столь широко распространенное занятие, как вскапывание земли,

весьма неэффективно: параметр ε составляет здесь порядка 3%. Для сравнения, эффективность паровой машины составляет примерно 17%, а эффективность бензинового двигателя ε = 38%.

Таблица 6.32. Механическая мощность и эффективность механической работы (Использованы данные из [296]).

Занятие	Механическая мощность		УМ (Вт)	Эффективность (%)
	лс	Вт		
Езда на велосипеде	0,15	112	505	19
Качение тачки с грузом	0,12	90	525	17
Перекапывание земли	0,024	17,5	570	3

Таблица 6.33. Эффективность механической работы (Использованы данные из [306]).

Вид деятельности	Эффективность (%)
Езда на велосипеде по горизонтальному участку	24-34
Езда на велосипеде в гору	19
Катание на коньках	11
Гребля	10-20
Плавание вольным стилем	2,9-7,4
Ходьба по горизонтальной дороге	20-35
Ходьба вниз по склону	21-43

Таблица 6.34. Скорости мировых рекордов в беге (данные на 2006 год).

Дистанция (м)	Средняя скорость бега (м/с)
100	10,22
200	10,35
400	9,26
1500	7,28
10000	6,32
42195[a)]	6,12
100000	4,46

[a)] марафонская дистанция

Таблица 6.35. Приблизительные значения максимальной механической мощности для хорошо физически развитого человека. (Использованы данные из [296]).

Мощность		Длительность	Общая энергия	
лс	Вт		кДж	ккал
2	1500	6 сек	9,0	2,2
1	750	1 мин	45	10,8
0,35	260	35 мин	546	130
0,2	150	5 час	2700	645
0,1	75	8 час	2160	516

Куда девается остальная часть энергии? Остаток энергии идет на производство тепла. Это значит, что от 80% до 100% образовавшейся в ходе метаболизма энергии переходит в тепло. Если неквалифицированный рабочий производит механическую работу, равную примерно 500 ккал, его суточная потребность в пище должна на 2500 ккал превосходить основной обмен, поскольку механическая эффективность его работы не превосходит 20%.

Скорость потребления кислорода ограничена способностью легких осуществлять газообмен и способностью сердца и системы кровообращения доставлять кислород ко всем органам и тканям организма для обеспечения аэробного метаболизма. В качестве примера, иллюстрирующего ограничения в доставке кислорода тканям, можно привести уменьшение скорости бега при увеличении длины дистанции (когда дистанция становится более 200 м). Это видно из данных мировых рекордов в беге на разные дистанции, приведенных в таблице 6.34.

Таблица 6.35 иллюстрирует тот факт, что максимальная механическая мощность, развиваемая человеком, находящимся в хорошей физической форме, уменьшается с увеличением длительности времени, в течение которого этот человек выполняет работу. При краткосрочной работе мы можем развить высокую мощность механической работы благодаря анаэробным метаболическим процессам. Длительная работа требует аэробного метаболизма.

Как «сжечь» съеденную пищу

Давайте предположим, что вы только что съели «стандартный пончик», о котором мы говорили выше в этой главе. Вы чувствуете себя виноватым в нарушении диеты и хотите «сжечь» дополнительные калории. Что для этого нужно сделать?

Если ваш вес 70 кг и вы спокойно сидите, то, естественно, вы сжигаете 103 ккал в час. Если вы решите поиграть в баскетбол, то ваш уровень метаболизма увеличится до примерно 688 ккал в час, то есть вы увеличите уровень метаболизма на 585 ккал в час. В «стандартном пончике» 280 ккал, и, играя в баскетбол, вы сожжете эти дополнительные калории за

$$280 \text{ ккал}/580 \text{ (ккал/ч)} = 0{,}48 \text{ часа} = 29 \text{ мин.} \qquad (6.33)$$

Таким образом, этот пончик стоит вам получаса активной игры в баскетбол.

Давайте предположим, что вы хотите сжечь калории, содержащиеся в пончике, с помощью прогулки. Уровень метаболизма при неспешной прогулке составляет примерно 228 ккал/час, то есть превышение над уровнем основного обмена составляет 125 ккал/час. Чтобы прогулкой скомпенсировать калории, содержащиеся в пончике, нужно гулять

$$280 \text{ ккал}/125 \text{ (ккал/ч)} = 2{,}24 \text{ часа} = 2 \text{ часа } 14 \text{ минут}, \qquad (6.34)$$

это несколько дольше обычной послеобеденной прогулки.

Почему люди с возрастом набирают вес? Одна причина этого состоит в том, что с возрастом уменьшается основной обмен (см. таблицы 6.19 и 6.20). Помимо этого, уменьшается и активность людей, характеризующаяся фактором f_{av}. Наконец, очень важно то, что с годами люди часто начинают больше есть (чаще «перекусывают») (см. задачу 6.77). В следующем разделе мы обсудим, как влияет на массу тела такая комбинация факторов, как увеличение потребления энергии с пищей и уменьшение физической активности.

6.4.3. Прибавка и потеря веса

Если поступление калорий с пищей превышает ваши метаболические потребности, масса тела увеличивается. Наоборот, если с пищей поступает недостаточное количество калорий (меньшее, чем ваши энергетические траты), масса тела уменьшается. Контролировать поступление калорий можно, контролируя количество и качество съеденной пищи, а управлять метаболическими тратами можно, меняя уровень активности и более или менее интенсивно занимаясь физическими упражнениями. (В качестве примера можно привести историю автора этой книги, который за время её написания легко набрал лишние 4,5 кг за 6 месяцев. Для совершения этого «подвига» ему не потребовалось менять диету, достаточно было просто меньше заниматься спортом и больше есть на ночь. Сейчас автор обдумывает возможность противоположного эксперимента: сбросить лишний вес, увеличив объем физических упражнений и уменьшив количество съедаемой пищи.) Как мы увидим дальше в этой главе, ваш уровень метаболизма зависит от температуры тела и от потерь тепла. (Например, если у вас низкая температура, вы начинаете дрожать и тем самым увеличиваете свой метаболический уровень.)

В тексте этого раздела и в задачах, приведенных в конце главы, мы обсудим несколько очень простых моделей, показывающих, как происходит увеличение и уменьшение веса тела. *Сколько веса, запасенного в виде жира можно потерять в течение одной недели? Как вес тела регулируется потреблением соли? Как ме-*

няется вес вашего тела вследствие изменений потребляемого количества калорий, возраста и конституции? Модели, которые мы будем рассматривать, не только просты, они чрезвычайно упрощены. И, тем не менее, это очень трудная задача, сделать эти модели более реалистичными. Например, увеличение основного обмена, обусловленное увеличением мышечной массы, значительно больше, чем увеличение основного обмена, вызванное таким же увеличением массы жира. Как учесть в модели это обстоятельство?

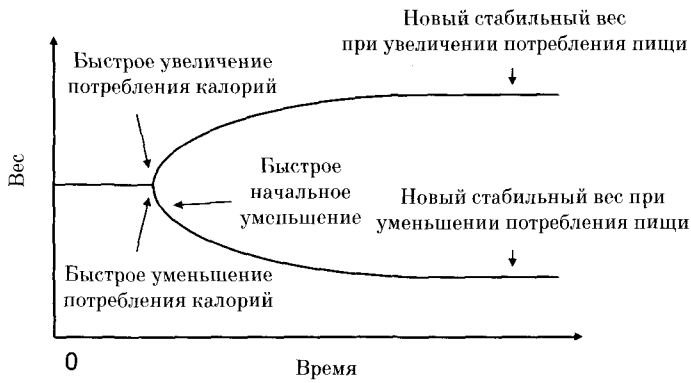


Рис. 6.11. Схематическое изображение изменений во времени веса тела (его увеличение или уменьшение), вызванных малым быстрым увеличением или уменьшением потребления пищи, причем это изменение потребления калорий поддерживается до достижения нового стационарного уровня. Сходные изменения должны происходить и при быстром малом изменении уровня активности человека

Возможно, разумно ввести некие зависимости, характеризующие связь уровня метаболизма с массой тела, возрастом и конституцией индивидуума, используя для этого закон Клейбера, уравнение Харриса–Бенедикта и т.д. С помощью этих зависимостей можно будет определять стабильный вес индивидуума и его изменения. Однако совсем не ясно, действительно ли это разумно, поскольку организм управляет уровнем метаболизма по-разному у разных людей. Так, например, одна и та же диета может привести к быстрой потере веса у одного человека и к очень незначительной и медленной потере веса у другого. Поэтому пока давайте предположим, что такие зависимости существуют для каждого индивидуума, хотя совершенно неочевидно, что это предположение верно. Мы будем использовать эти зависимости для определения того, как меняется стабильный вес человека при изменениях потребления пищи, уровня активности и возраста. *Мы также попытаемся определить, как быстро параметры тела человека достигают нового стабильного уровня при резком изменении потребления пищи или уровня активности.* В общем виде эти изменения изображены на рисунке 6.11.

Если увеличение или уменьшение веса вашего тела происходит исключительно за счет изменения количества жира, то, учитывая то обстоятельство, что в одном грамме жира содержится 9 килокалорий (9 ккал/г), легко понять, что увеличение или уменьшение метаболического потребления на 4090 ккал приведет к изменению веса на один фунт (примерно 455 граммов). Если изменение веса тела происходит за счет изменения количества белка (4 ккал/г), то изменение массы на 1 фунт будет следствием изменения метаболического потребления на 1820 ккал. Согласно правилу Вишновского, изменение массы тела на 1 фунт происходит при изменении метаболического потребления на 3500 ккал [342]. Следовательно, правило Вишновского предполагает, что при изменениях веса тела приобретается (или теряется) 3/4 жира и 1/4 мышечной массы.

Поскольку у мужчин и женщин, у молодых людей и у людей в возрасте соотношения между жиром, мышечной массой и жидкостью в организме различны, это давно и широко используемое правило (правило Вишновского) в настоящее время не считается универсальным. Среднее изменение количества энергии, необходимое для изменения массы тела на 1 фунт, значительно меньше у мужчин (2480 ккал/фунт), чем у женщин (3380 ккал/фунт). Аналогично, оно почти на 10% больше для пожилых людей (2610 ккал/фунт для 70-летнего мужчины и 3510 ккал/фунт для 70-летней женщины), чем для людей молодого возраста (2360 ккал/фунт для 35-летнего мужчины и 3260 ккал/фунт для 35-летней женщины) [331]. (Все данные нормированы на индивидуума массой 90 кг и ростом 170 см).

Предположим, что вы увеличили или уменьшили суточное потребление пищи на 1000 ккал/сутки. Если вся эта дополнительная энергия пойдет на увеличение или уменьшение запасов жира, то это приведет к тому, что за сутки изменение массы тела составит примерно 110 граммов: (1000 ккал/сутки)/(9 ккал/г жира), а за неделю — примерно 750-800 граммов. Если вы находитесь на диете и, напротив, уменьшили потребление энергии на столь значительную величину, как 1000 ккал в сутки, то, при условии, что компенсировать эту недостающую энергию вы будете за счет окисления жиров, вы вряд ли можете ожидать потери веса более чем 800 граммов в неделю. (Естественно, что активные физические упражнения могут сделать потерю веса более быстрой.)

Почему некоторые диеты способны обеспечить более быструю потерю веса, особенно на начальных стадиях? Некоторые диеты приводят к тому, что теряются не столько жиры, белки и углеводы, а, главным образом, содержащаяся в организме жидкость (вода). (Такие диеты часто используют боксеры, которым нужно быстро сбросить вес для того, чтобы попасть в нужную весовую категорию.) Кроме того, при разумно построенных диетах наибольшие потери веса происходят на ранних стадиях. В первые дни пребывания на таких диетах сжигание 1000 килокалорий происходит, в основном, за счет утилизации гликогена, хранящегося в гликогеновых депо. При «сжигании» 1 грамма гликогена выделяется 4,1 ккал энергии. Однако, если учесть, что гликоген в организме связан с водой, то получается,

что на 1 килокалорию теряется примерно 1 грамм массы. Следовательно, при «сжигании» 1000 килокалорий за счет гликогена, теряется примерно 1000 граммов массы тела. На более поздних стадиях, когда депо гликогена истощается и начинается сжигание жиров, недостающие 1000 ккал метаболической энергии дают потерю веса всего в 110 граммов. Такое резкое уменьшение скорости снижения веса может разочаровать многих людей, желающих похудеть с помощью диеты.

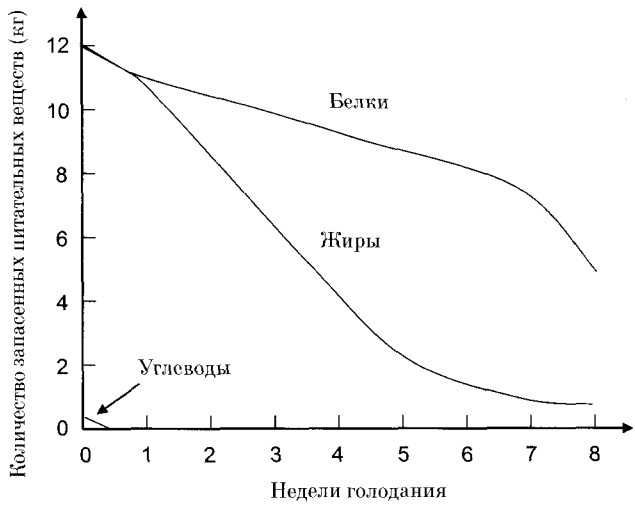


Рис. 6.12. Влияние голодания на энергоснабжение организма. (Основано на [314])

Перефразируя совет, данный мистером Микобером Дэвиду Копперфильду (читайте Чарльза Диккенса) «Ежедневное потребление 2000 килокалорий при ежедневном расходовании 2100 килокалорий приводит к счастью. Ежедневное потребление 2000 килокалорий при расходе, равном 1900 килокалорий, приводит к беде». (Это утверждение справедливо, по крайней мере, для тех, кто уже пережил свои юношеские годы.)

При голодании организм утилизирует сначала углеводы — главным образом, гликоген, запасенный в печени и в мышцах. Этих запасов хватает для того, чтобы обеспечить жизнедеятельность организма в течение примерно половины суток. Дальше организм начинает использовать в качестве источника энергии жиры и белки (см. рис. 6.12). Резервы жира примерно в 100 раз превышают первоначальные резервы углеводов. После того, как жировые депо опустошаются, организм начинает использовать в качестве источника энергии белки. Истощение запасов белка приводит к смерти. Смерть обычно наступает тогда, когда количество белка в организме уменьшается вдвое от первоначального. Это связано с тем, что белки необходимы для нормального функционирования всех клеток.

6.5. ПОТЕРИ ТЕПЛА ОРГАНИЗМОМ

Почему потеря тепла организмом имеет важное значение? Практически вся генерируемая в нашем организме энергия переходит в тепло, и лишь очень незначительная её часть трансформируется в механическую работу. Примем основной обмен человека массой 70 кг равным 1680 ккал/сутки. Если бы все производимое организмом тепло оставалось внутри тела, то согласно соотношению (6.5) скорость изменения температуры тела можно было бы представить следующим образом:

$$dT/dt = 1/(mc) \cdot (dQ/dt) = \text{ОО}/mc, \qquad (6.35)$$

где скорость теплопродукции dQ/dt примерно равна основному обмену ОО, а средняя удельная теплоемкость тела $c = 0{,}83$ ккал/кг · °С. (Для того, чтобы соответствовать принятым в литературе обозначениям, мы будем пользоваться градусами Кельвина, то есть $c = 0{,}83$ ккал/кг · К.) Тогда теплоемкость тела $C = c \times m =$ = 58 ккал/°С. Значит, скорость увеличения температуры равна

$$dT/dt = (70 \text{ ккал/час})/(58 \text{ ккал/}^0\text{С}) = 1{,}2 \text{ °С/час}. \qquad (6.36)$$

Таким образом, если бы мы не имели возможности эффективно отдавать тепло, температура нашего тела весьма быстро повышалась бы, даже несмотря на наличие у нас способности производить механическую работу ($0{,}8 \text{ ОО} < dQ/dt < \text{ОО}$).

Обычно удельную теплоемкость тела принимают равной 0,829 ккал/кг · К. Эта величина несколько больше той, которую можно вычислить, используя удельные теплоемкости для составляющих тела, равные (в ккал/кг· К) 0,507 для жиров, 0,299 для белков, 0,201 для минеральных веществ, 0,272 для углеводов и 1,00 для воды. Вычисления, основанные на этих величинах, для мужчины, тело которого не содержит жира (72% воды, 22% белков и 6% минеральных веществ) дали бы удельную теплоемкость, равную 0,798 ккал/кг · К. Для худого мужчины (тело которого содержит 12% жира) $c = 0{,}765$ ккал/кг · К, и для толстого мужчины (50% массы тела которого составляет жир) удельная теплоемкость составляет 0,652 ккал/кг · К. Удельная теплоемкость различных тканей тела представлена в таблице 6.36, а теплоемкость других распространенных материалов дана в таблице 6.37.

6.5.1. Способы теплоотдачи

Существуют четыре способа отдачи тепла организмом. Абсолютная величина теплоотдачи каждым из этих способов и их относительный вклад в процесс теплоотдачи зависит от одежды, условий окружающей среды, состояния окружающих предметов (ограждений) и т.д. (рис. 6.13 и 6.14). Подробно вопрос теплоотдачи телом человека обсуждается в работах [297, 298, 300, 306, 340].

1. Теплоотдача излучением (радиацией). Каждое нагретое тело излучает энергию (по закону излучения абсолютно черного тела). В состоянии покоя излучением отдается примерно 54-60% всей энергии, отдаваемой телом в окружающую среду.
2. Конвекция и кондукция (проведение тепла) обеспечивают примерно 25% теплоотдачи тела.
3. Испарение пота обеспечивает порядка 7% теплоотдачи.
4. Испарение воды в процессе дыхания обеспечивает порядка 14% потерь тепла.

Таблица 6.36. Термофизические характеристики тканей и органов тела и других материалов (Использованы данные из работы [308]).

Орган или ткань	Теплопроводность K (Вт/м · К)	Удельная теплоемкость c_v (МДж/м^3 · К)	Плотность ρ (кг/м^3)
Кожа — очень теплая	2,80	3,77	1000
Кожа — нормальная температура	0,960	3,77	1000
Кожа — холодная	0,335	3,77	1000
Подкожный жир	0,190	1,96	850
Мышца — в теле	0,642	3,94	1050
Мышца — свежевыделенная	0,545	3,64	1050
Кость — средняя	1,16	2,39	1500
Кость — компактная	2,28	2,70	1790
Кость — трабекулярная	0,582	2,07	1250
Кровь — вода при 310 К	0,623	4,19	993
Кровь — плазма при 310 К	0,599	4,05	1025
Кровь — цельная (гематокрит 40%)	0,549	3,82	1050
Сердце — свежевыделенное	0,586	3,94	1060
Печень — свежевыделенная	0,565	3,78	1050
Почка — свежевыделенная	0,544	4,08	1050
Брюшина	0,544	3,89	1050
Мозг — свежевыделенный	0,528	3,86	1050
Мозг — живой	0,805	–	–
Легкое — бычье, свежевыделенное	0,282	2,24	603
Все тело (в среднем)	–	4,12	1156

Замечание: 1 МДж/м^3 · К = 239 ккал/м^3 · К и 1000 кг/м^3 = 1 г/см^3.

Таблица 6.37. Термофизические характеристики некоторых материалов (Использованы данные из работы [308]).

Орган или ткань	Теплопроводность K (Вт/м· К)	Удельная теплоемкость c_v (МДж/м^3· К)	Плотность ρ (кг/м^3)
Воздух	0,009246	0,00119	1,18
Хлопчатобумажное полотно При 310К	0,0796	0,0267	160
Резина	0,156	2,41	1200
Этиловый спирт при 310К	0,163	1,96	789
Тефлон	0,399	2,20	2180
Цемент	0,934	1,93	2310
Стекло (плоское)	1,09	1,94	2520
Лед при 249К (-42°С)	2,21	1,76	913
Сапфир (перпендикулярно к оси с) при 310 К	2-20	2,89	3970
Нержавеющая сталь	13,8	3,68	7910
Алюминий	204	2,45	2710
Серебро	405	2,59	10,500
Алмаз (натуральный)	2000	1,82	3510

Замечание: 1 МДж/м^3· К = 239 ккал/м^3· К и 1000 кг/м^3 = 1 г/см^3.

При очень высоком уровне активности организма (при интенсивной деятельности) тепловые потери увеличиваются от уровня примерно 1,5 ккал/мин, характерного для состояния покоя, до 15 ккал/мин. При этом величина теплоотдачи, обусловленная излучением, остается примерно на прежнем уровне 0,8 ккал/мин, но её доля при этом уменьшается до примерно 5% от общей теплоотдачи. Потери тепла, связанные с кондукцией и конвекцией, увеличиваются от 0,3 до 2,2 ккал/мин, что составляет примерно 15% от всей теплоотдачи. Остальные 80% теплоотдачи определяются испарением пота; количество испаряемой жидкости возрастает с примерно с 0,3 до 12 мл /мин.

Принципы всех этих путей теплоотдачи полностью определяются физическими законами, но абсолютные величины теплоотдачи в каждом конкретном случае зависят от биологических процессов.

При моделировании процессов теплоотдачи, человека обычно представляют в виде вертикально стоящего цилиндра, а животных, передвигающихся на четырех конечностях, представляют в виде горизонтального цилиндра. Конкретно,

моделью типичного (среднего) человека служит цилиндр, высотой 1,65 м и диаметром 0,234 м. (Вспомним, что во введении говорится, что в нулевом приближении физик может моделировать корову шаром. Наша модель представляется несколько более сложной, поскольку цилиндр есть более сложно организованная конструкция, чем шар. Смотрите рис. 1.31, на котором человека моделируют с помощью комбинации цилиндрических компонентов.)

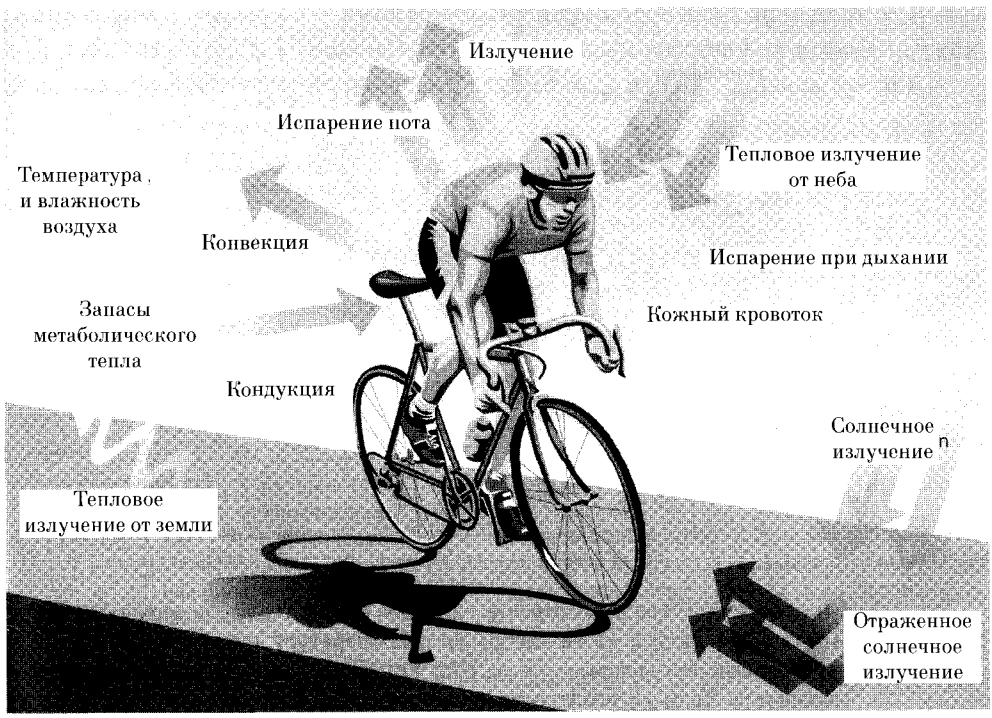


Рис. 6.13. Обзор способов теплоотдачи и неметаболического получения энергии. (Из [240], адаптировано из [313]. Используется с разрешения.)

Мы сосредоточим наше внимание, главным образом, на рассмотрении теплового потока в одномерном случае. Например, уравнение теплопроводности (6.6) записано для одномерного случая и описывает теплопередачу между двумя плоскими поверхностями, разделенными расстоянием Δx (рис. 6.15, *а*). Поток тепла в радиальном направлении через тонкую цилиндрическую оболочку толщины Δr в цилиндре радиуса r (рис. 6.15, *б*) описывается таким же уравнением, с тем лишь отличием, что вместо расстояния между плоскостями Δx в уравнении (6.6) используется величина $r \ln (1 + \Delta r/r)$. В случае передачи тепла через сферическую оболочку Δr в сфере радиуса r (рис. 6.15, *в*) в уравнение (6.6.) вме-

сто Δx нужно подставить $r\,\Delta r/(r + \Delta r)$. В обоих случаях подстановки дают верные результаты (то есть можно считать, что мы рассматриваем плоский одномерный случай) при условии, что $r \gg \Delta r$.

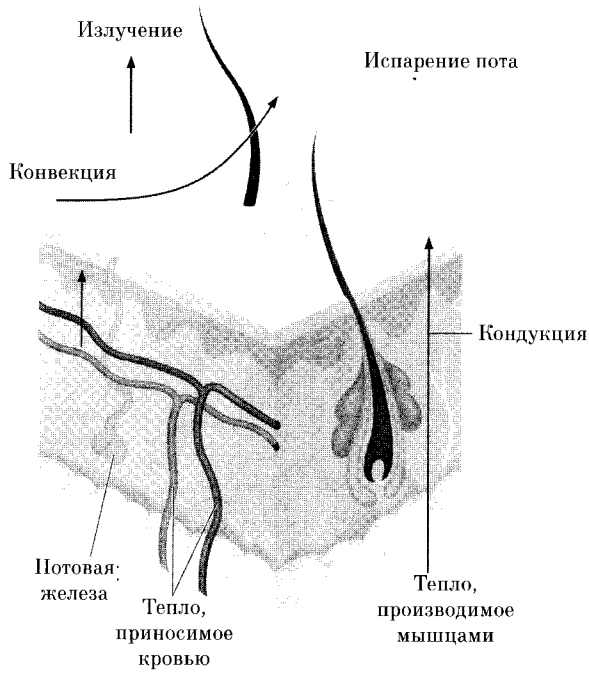


Рис. 6.14. Микроскопическое рассмотрение способов отвода тепла с поверхности кожи. Когда температура кожи превышает температуру окружающей среды и ограждений, тепло отводится за счет конвекции, кондукции, излучения и испарения. Если же температура кожи ниже температуры окружающей среды, теплоотдача осуществляется только за счет процесса испарения. Кожа нагревается благодаря притоку артериальной крови и тепловой кондукции от подкожных тканей. (Из [340]. Используется с разрешения)

Теплоотдача посредством излучения

Тела, находящиеся в состоянии теплового равновесия излучают с каждой единицы своей поверхности энергию, величина которой зависит от температуры тела. Эти тела также получают такую же по природе тепловую энергию извне, которая зависит от температуры окружающих предметов (которые часто называют «ограждениями»). Если предмет находится при температуре T, то он излучает энергию, интенсивность которой распределена по длинам волн (или, соответственно, по частотам) согласно закону распределения Планка для потока тепла от абсолютно черного тела:

$$I(\lambda, T)d\lambda = \frac{2hc^2\varepsilon/\lambda^5}{exp(hc/\lambda k_B T) - 1} d\lambda, \qquad (6.37)$$

где ε — параметр, который называют коэффициент излучения (или коэффициент черноты), h — постоянная Планка (равная 6,626 × 10–34 Дж · с), K_B — постоянная Больцмана (1,381 × 10–23 Дж./К), T — абсолютная температура в градусах Кельвина (T(K) = T(°C) + 273°). I (λ, T) есть интенсивность излучения при данной длине волны λ; I(λ, T) dλ — интенсивность излучения в диапазоне длин волн от λ до λ + dλ, где dλ << λ. Интенсивность излучения измеряется в единицах энергии, деленных на произведение площади и времени (энергия/площадь·время).

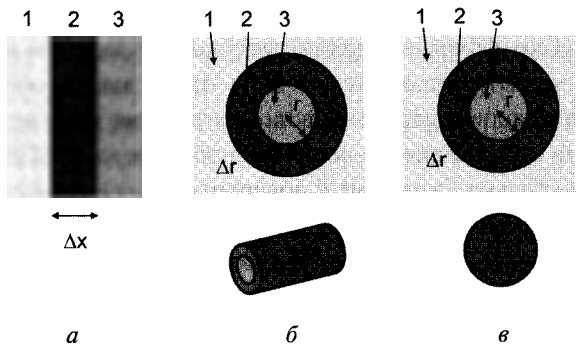


Рис. 6.15. Тепловой поток между средами 1 и 3 через среду 2 при различных «геометриях» областей: прямоугольная пластина (*а*); цилиндрическая оболочка (*б*); сферическая оболочка (*в*). В общем случае считаем, что Δr много меньше r

В этом распределении для нас играют важную роль два обстоятельства. Во-первых, интенсивность излучения максимальна при длине волны λ, определяемой законом Вина

$$\lambda_{макс}(\text{в мкм}) = 2{,}898/T\,(\text{в К}). \qquad (6.38)$$

Это означает, что тепловое излучение с поверхности тела человека или с поверхности ограждений (температура которых порядка 300 К) имеет максимальное значение при длине волны порядка 10 мкм (диапазон среднего инфракрасного излучения), тогда как максимальное излучение с поверхности Солнца достигает максимума на длине волны порядка 0,6 мкм (600 нм, диапазон видимого света), поскольку температура поверхности Солнца составляет примерно 5000 К. Во-вторых, полный поток энергии через единичную поверхность за единицу времени можно определить, проинтегрировав уравнение (6.37) по всем длинам волн. В результате получим поток излучения R (измеряемый в единицах энергии,

деленной на произведение площадь·время или, чаще говорят, в виде мощности, деленной на площадь поверхности)

$$R = \varepsilon \sigma T^4, \tag{6.39}$$

где $\sigma = 5{,}67 \times 10^{-8}$ Вт/м$^2 \cdot K^4$ — постоянная Стефана-Больцмана. Это соотношение называется законом Стефана-Больцмана для излучения абсолютно черного тела. Если учесть, что температура поверхности кожи порядка 34 °С и принять, что $\varepsilon = 1$, получим, что поток излучения составляет 505 Вт/м^2.

Излучение, падающее на объект, может им поглощаться, отражаться или пропускаться сквозь объект. Коэффициент черноты ε представляет собой отношение поглощенной объектом энергии к энергии, падающей на объект. Для абсолютно черного тела этот коэффициент (ε), естественно, равен 1. Для большинства объектов коэффициент чернотынесколько меньше единицы, так как часть падающей энергии отражается, а часть пропускается объектом. Отметим, что коэффициент ε зависит от длины волны и, иногда, от температуры. Нас интересуют значения коэффициента черноты в области инфракрасного излучения (таблица 6.38), поскольку излучение с поверхности тела человека и с поверхности ограждений имеет максимум при длине волны порядка 10 мкм. Важно знать и величины ε в области видимого света, для того чтобы понять, как влияет на людей и другие предметы солнечное излучение. При вычислениях коэффициент черноты для поверхности тела человека и его одежды в области инфракрасного излучения обычно принимают равным 0,95.

Таблица 6.38. Коэффициент черноты ε в диапазоне инфракрасного излучения. (Использованы данные из [298. 326. 327] и других источников).

Свежевыпавший снег	0,89
Лед	0,96
Сухой и влажный песок	0,89
Цемент	0,95
Сырая почва	0,97
Поверхность травы	0,96
Красный кирпич	0,92
Дерево	0,90
Белая краска	0,93
Алюминизированная краска	0,55
Алюминиевая фольга	0,08
Кожа человека	0,95–0,99

Потеря энергии в единицу времени, происходящая с поверхности человеческого тела вследствие теплового излучения, может быть оценена с помощью соотношения

$$-(dQ/dt)_{\text{потеря}} = RA = \varepsilon_{\text{кожи}}\,\sigma T^4_{\text{кожи}} A_{\text{кожи}}, \qquad (6.40)$$

где $\varepsilon_{\text{кожи}}$ — коэффициент черноты кожи или одежды, $T_{\text{кожи}}$ — температуры поверхности кожи, $A_{\text{кожи}}$ — площадь поверхности кожи. (Напомним, что $dQ/dt < 0$ означает, что тело теряет энергию и становится холоднее. При этом левая часть уравнения типа (6.40) положительна.) Температура кожи (примерно 34 °C = 307 K) несколько ниже внутренней температуры тела (37 °C = 310 K). Площадь поверхности кожи «среднего» человека составляет примерно 1,85 м^2. Подставляя эти значения в формулу (6.40) и предположив, что $\varepsilon_{\text{кожи}} = 1$, получим скорость теплоотдачи излучением с поверхности тела человека:

$$-\left(\frac{dQ}{dt}\right)_{\text{потеря}} = (1)\left(5.67\times10^{-8}\text{Вт}/\text{м}^2 - K^4\right)(307\text{K})^4\,(1.85\ \text{м}^2) = 932\ \text{Вт}. \qquad (6.41)$$

Если игнорировать все источники тепла, нагревающие тело, и исключить из рассмотрения другие пути тепловых потерь организма, то получится, что теплопотери, обусловленные излучением, приведут к снижению температуры тела со скоростью примерно 14°C/час. (Это легко получить из формул (6.35) и (6.36)). К счастью, эти потери тепла компенсируются нагревом тела.

Тело человека также получает тепловое излучение от предметов, его окружающих (ограждений). Анализ этого процесса несколько различен для человека, находящегося в замкнутом пространстве (в комнате) и для человека, находящегося вне помещения, где поверхность тела может нагреваться непосредственно за счет солнечного излучения.

Воздействие теплового излучения на тело человека, находящегося в замкнутом пространстве.

Во-первых, давайте предположим, что излучение, направленное на поверхность тела человека, исходит от источника, находящегося при комнатной температуре (24°C = 297 K) и имеющего такую же площадь, как и площадь поверхности тела человека ($A_{\text{комн}} = A_{\text{кожи}}$). Тогда скорость прироста количества тепла будет даваться соотношением

$$\left(\frac{dQ}{dt}\right)_{\text{прирост}} = \varepsilon_{\text{комн}}\,\sigma T^4_{\text{комн}} A_{\text{комн}} \qquad (6.42)$$

$$= (1)\left(5.67\times10^{-8}\text{Вт}/\text{м}^2 - K^4\right)(297\text{K})^4 = 816\ \text{Вт}. \qquad (6.43)$$

При этом мы предположили, что коэффициент черноты ε равен 1. (Температуру окружающей среды будем обозначать, как комнатную температуру $T_{\text{комн}}$, неза-

висимо от того, находится человек в помещении или вне его.) Результирующие потери тепла, обусловленные излучением, будут при этом равны

$$-(dQ/dt)_{\text{результ}} = -(dQ/dt)_{\text{потеря}} - (dQ/dt)_{\text{прирост}} = 932\ \text{Вт} - 816\ \text{Вт} = 116\ \text{Вт}. \quad (6.44)$$

Обозначим эти результирующие потери тепла как $-(dQ/dt)_r$. Они зависят от температуры окружающей среды. Полученная величина несколько завышена, поскольку реальный коэффициент черноты поверхности тела несколько меньше 1. Тем не менее, полученный результат находится в хорошем соответствии с нормальным метаболическим уровнем человека.

Однако, этот обычно проводимый анализ несколько некорректен, что связано с тем, что поверхность стен комнаты $A_{\text{комн}}$ значительно превосходит поверхность тела человека. Такое различие должно приводить к тому, что энергия, поступающая в виде излучения к поверхности тела человека, должна быть больше сделанной нами оценки. Правда, лишь часть энергии, излучаемой ограждениями попадает на тело человека; большая часть этой энергии попадает на другие ограждения (на другие предметы, находящиеся в этой комнате), что уменьшает тепловой эффект излучения. В этом анализе мы также игнорировали вероятность того, что коэффициент черноты стен комнаты и находящихся в ней предметов, а также тела человека несколько различны. Чтобы учесть эти эффекты, нужно в уравнении (6.42) заменить $\varepsilon_{\text{комн}}A_{\text{комн}}$ выражением $(\varepsilon_{\text{комн}}A_{\text{комн}})_{\text{эффективное}}$, для чего следует воспользоваться уравнением Кристиансена (которое мы здесь используем без вывода):

$$(\varepsilon_{\text{комн}}A_{\text{комн}})_{\text{эффективное}} = (\varepsilon_{\text{кожи}}A_{\text{кожи}})/(1 + (A_{\text{кожи}}/A_{\text{комн}})(\varepsilon_{\text{кожи}}/\varepsilon_{\text{комн}} - 1). \quad (6.45)$$

Очевидно, что если площадь поверхности комнаты многократно превышает поверхность тела человека, то $(\varepsilon_{\text{комн}}A_{\text{комн}})_{\text{эффективное}}$ оказывается практически равным выражению $\varepsilon_{\text{кожи}}A_{\text{кожи}}$. Это значит, что только небольшая часть излучения от стен комнаты попадает на тело человека. В этом случае, результат (6.44) представляется вполне разумным. (Хотя, конечно, проводя такой анализ нужно учесть, что не все «стены» комнаты имеют одну и ту же температуру; особенно важно учесть существование в стенах больших окон.) В плохо изолированных помещениях человеку часто бывает холодно, даже, несмотря на отсутствие сквозняков, позволяющих холодному воздуху извне поступать внутрь комнаты. Воздух, окружающий человека, может быть достаточно теплым, но если стены и окна комнаты холодные, тепловое излучение от них относительно небольшое и теплоотдача с поверхности тела оказывается значительной (см. Задачу 6.84).

В общем случае, результирующие теплопотери, обусловленные излучением, даются выражением

$$-(dQ/dt)_r = \varepsilon_{\text{кожи}}\sigma T^4_{\text{кожи}}A_{\text{кожи}} - \varepsilon_{\text{комн}}\sigma T^4_{\text{комн}}A_{\text{комн}}. \quad (6.46)$$

а в предельном случае, когда комната очень большая, нужно воспользоваться выражением $(\varepsilon_{комн} A_{комн})_{эффективное}$. Тогда,

$$-(dQ/dt)_r = \varepsilon_{кожи}\sigma(T^4_{кожи} - T^4_{комн})A_{кожи}. \tag{6.47}$$

Можно непосредственно пользоваться этой точной формулой, или можно получить её приближенный вид после линеаризации. Тогда нам будет удобнее сравнивать теплопотери, связанные с излучением, с теплоотдачей, обусловленной другими механизмами. Для линеаризации введем переменную $\delta = T_{кожи} - T_{комн}$; тогда $T_{комн} = T_{кожи} - \delta$. Далее,

$$-(dQ/dt = \varepsilon_{кожи}\sigma(T^4_{кожи} - T^4_{комн})A_{кожи}$$

$$= \varepsilon_{кожи}\sigma(T^4_{кожи} - T_{кожи} - \delta)^4)A_{кожи} \tag{6.48}$$

$$= \varepsilon_{кожи}\sigma(4\delta T^3_{кожи} - 6\delta^2 T^2_{кожи} + 4\delta^3 T_{кожи} - \delta^4)A_{кожи} \tag{6.49}$$

$$= \varepsilon_{кожи}\sigma(4\delta T^3_{кожи})A_{кожи} = \varepsilon_{кожи}\sigma(T_{кожи} - T_{комн})(4T^3_{кожи})A_{кожи}. \tag{6.50}$$

Последнее приближение сделано на том основании, что $\delta \ll T_{кожи}$. Таким образом, мы получаем

$$-(dQ/dt)_r \simeq (4\sigma T^3_{кожи})\varepsilon_{кожи}A_{кожи}(T_{кожи} - T_{комн}) \tag{6.51}$$

$$= (4 \times 5{,}67 \times 10^{-8}\ \text{Вт/м}^2 \cdot K^4$$

$$\times (307\text{K})^3)\ \varepsilon_{кожи}A_{кожи}(T_{кожи} - T_{комн}). \tag{6.52}$$

Мы также можем найти

$$-(dQ/dt)_r = h'_r\varepsilon_{кожи}A_{кожи}(T_{кожи} - T_{комн}) = h_r A_{кожи}(T_{кожи} - T_{комн}), \tag{6.53}$$

где h'_r представляет собой *коэффициент радиационного теплообмена первой степени*

$$h'_r = 4\sigma T^3_{кожи} = 5{,}6\ \text{ккал/м}^2 \cdot \text{час} \cdot {}^\circ\text{C}, \tag{6.54}$$

посчитанный для температуры кожи равной 34°C. В формуле (6.53) мы также вели вместо величины $h'_r\varepsilon_{кожи}$ величину $h_r = 4\sigma\varepsilon_{кожи}T^3_{кожи}$, что позволяет привести формулу для потерь энергии излучением к виду, в котором будут записаны формулы для теплоотдачи путем конвекции, кондукции и испарения.

Проведенная выше линеаризация является стандартным методом и применима в данном случае благодаря тому, что $|T_{кожи} - T_{комн}| \ll T_{кожи}$. Если, однако, воспользоваться разложением на множители

$$(T^4_{кожи} - T^4_{комн}) = (T_{кожи} - T_{комн})(T^3_{кожи} + T^2_{кожи}T_{комн} + T_{кожи}T^2_{комн} + T^3_{комн}), \tag{6.55}$$

и в (6.53) заменить $4T^3_{\text{кожи}}$ на $(T^3_{\text{кожи}} + T^2_{\text{кожи}}T_{\text{комн}} + T_{\text{кожи}}T^2_{\text{комн}} + T^3_{\text{комн}})$, получим

$$h_r = \sigma\varepsilon_{\text{кожи}}(T^3_{\text{кожи}} + T^2_{\text{кожи}}T_{\text{комн}} + T_{\text{кожи}}T^2_{\text{комн}} + T^3_{\text{комн}}) \approx 4\sigma\varepsilon_{\text{кожи}}T^3_{\text{кожи}}. \quad (6.56)$$

Получение тепловой энергии излучением в случае, когда человек находится вне помещения

Естественно, на человека, находящегося на открытом пространстве, не падает излучение со стороны стен и подобных ограждений. Однако он получает тепловое (инфракрасное) излучение со стороны земли (асфальта, травы, снежного покрова и т.п.), домов, деревьев и других подобных объектов. Нагрев тела также происходит благодаря солнечной энергии, попадающей на тело человека в виде рассеянного солнечного света. Интенсивность этого излучения зависит от географической широты местности, времени года, облачности и т.п. Количество энергии, падающей в единицу времени в виде излучения на единицу поверхности тела человека, находящегося вне помещения, дается соотношением

$$1/A\,(dQ/dt) = (1 - \rho)\,(R_{S,\,D} + R_{S,\,I} + R_{S,\,R}) + \alpha(R_{IR,\,U} + R_{IR,\,D}), \quad (6.57)$$

где первое слагаемое описывает нагрев солнечным излучением, преимущественно, в видимой части спектра, а второе слагаемое описывает более длинноволновое инфракрасное излучение. Солнечный свет может, во-первых, падать на поверхность тела непосредственно ($R_{S,\,D}$), во-вторых, в виде рассеянного излучения от неба ($R_{S,\,I}$) и, наконец, в виде излучения, отраженного от элементов рельефа местности ($R_{S,\,R}$). Величина ρ показывает, какая часть падающей световой энергии отражается поверхностью тела (см. таблицу 6.39). Представление о роли каждого из элементов солнечного излучения (вкладе каждого из слагаемых в формуле (6.57)) можно получить из таблицы 6.40.

Таблица 6.39. Коэффициент отражения в области видимого света (Использованы данные из [298]).

Отражение от	Коэффициент отражения
Подстриженная трава	0,24
Сухой песок	0,40
Сухой цемент	0,24
Свежевыпавший снег	0,85
Темная кожа человека	0,18 (0,10[a])
Светлая кожа человека	0,35 (0,42[a])

[a] Данные из [297] для очень темной (черной) и очень светлой (белой) кожи.

Таблица 6.40. Солнечное излучение (в Вт/м^2), падающее под прямым углом в безоблачный день на поверхность тела стриженой овцы. (Данные из [298] и [303]).

Угол подъема Солнца над горизонтом (град)	$R_{S,D}$	$R_{S,I}$	$R_{S,R}$	R_S	$(1-\rho)\,R_S$
5	14	29	5	48	36
10	79	34	12	125	94
15	150	43	19	212	159
20	208	48	27	283	212
25	252	51	35	338	254
30	285	52	44	381	286
45	331	55	67	453	340
60	344	53	86	483	362
75	348	52	97	497	373
90	352	52	101	505	379

Таблица 6.41. Падающее на поверхность тела со стороны безоблачного неба длинноволновое излучение и эквивалентная температура излучения (Использованы данные из [298] и вычисления, сделанные в [339]).

Температура воздуха (°C)	Падающее излучение (Вт/м^2)	Температура излучения (°C)
–30	67	–88
–20	108	–65
–10	155	–45
0	208	–28
10	266	–12
20	331	3
30	404	17

В таблице приведены компоненты излучения, характеризующие прямой солнечный свет $R_{S,D}$, отраженный от разных источников свет $R_{S,I}$, $R_{S,R}$, R_S и общий световой поток $(1-\rho)\,R_S$. Коэффициент пропускания солнечного излучения атмосферой принят равным 0,7.

Инфракрасное тепловое излучение может попадать на тело, отражаясь от элементов рельефа ($R_{IR,U}$) и непосредственно с неба ($R_{IR,D}$). Это излучение аналогично тому, которое падает на поверхность тела со стороны стен, как это

рассматривалось в предыдущем разделе. Компоненты длинноволнового инфракрасного излучения, исходящего с неба, отражены в таблице 6.41. Коэффициент α во втором слагаемом уравнения (6.57) показывает, какая часть этого излучения «захватывается» поверхностью тела; обычно эта величина равна примерно 0,5. В течение светового дня эта лучистая энергия, в основном, поглощается поверхностью тела; обратная картина наблюдается ночью.

Потери тепла, обусловленные конвекцией и кондукцией

Конвекция представляет собой транспорт тепла, обусловленный потоком среды, окружающей человека (например, унос тепла движущимся воздухом). Кондукция же представляет собой транспорт тепла в неподвижную среду, с которой контактирует тело человека. При контакте тела с газом или жидкостью теплопотерю могут обеспечивать оба эти механизма. Конвекция представляет собой более мощный из этих двух механизмов теплоотдачи, хотя это не всегда является простой задачей, установить, какой из этих механизмов обусловливает отдачу тепла в данном случае. Если поверхность тела контактирует только с твердыми предметами, естественно, что наибольший вклад в теплоотдачу вносит кондукция.

Конвекция

Конвективный теплопоток может быть представлен в одной из двух форм: форсированная конвекция, обусловленная существованием потока воздуха (например, сквозняка, ветра), и естественная или свободная конвекция, когда воздух движется вблизи тела, расширяясь, вследствие существования температурных градиентов. В наиболее общей форме коэффициент, характеризующий конвективный поток тепла с единицы поверхности (в Вт/м^2·^{0}С), дается формулой

$$h_{\text{с, форсированной конвекции}} = akw^n/(\nu^n L^{1-n}), \qquad (6.58)$$

где w — скорость движения воздуха (скорость ветра), измеряемая в м/с; L — характерный размер объекта (в метрах), то есть диаметр цилиндра, которым моделируется тело человека; ν — кинематическая вязкость воздуха (в м^2/с); a, k и n — параметры. Этот коэффициент используется в формуле для форсированной конвекции:

$$-(1/A) \cdot (dQ/dt)_c = h_{c,\ \text{форсированной конвекции}} (T_{\text{кожи}} - T_{\text{воздуха}}), \qquad (6.59)$$

при выводе которой [298] в качестве масштабирующего фактора используется число Рейнольдса — параметр, который будет подробно рассмотрен в главе 7. При естественной конвекции тепловые потери с единицы поверхности тела мужчины, рост которого L (в метрах), будут определяться соотношением

$$-(1/A) \cdot (dQ/dt)_{\text{с, естественной конвекции}} = (1{,}69/\text{L}^{0{,}25})(T_{\text{кожи}} - T_{\text{воздуха}})^{1{,}25}. \qquad (6.60)$$

Таблица 6.42. Коэффициент конвективной теплопередачи h_c и воздушная изоляция $[1/(h_c + h_r)]$ между кожей и воздухом для раздетого человека (Использованы данные из [298]).

Скорость ветра (м/с)	Коэффициент конвективной теплопередачи (Вт/м^2 · °С)	Воздушная изоляция (м^2 · °С/Вт)
0,1	2,6	0,123
0,2	3,7	0,109
0,4	5,2	0,093
0,6	6,4	0,084
0,8	7,4	0,077
1,0	8,3	0,072
2,0	11,7	0,058
3,0	14,4	0,50
4,0	16,6	0,045
5,0	18,6	0,041

Коэффициент h_r принят равным 5,5 Вт/ м^2 · °С

Видно, что зависимость от разности температур в формулах (6.59) и (6.60) для форсированной и естественной конвекции различна. Обычно при анализе используется только та разновидность конвекции, которая в данных условиях вносит больший вклад в теплоотдачу, а сам процесс конвекции, как правило, моделируют уравнением

$$-(1/A) \cdot (dQ/dt)_c = h_c(T_{\text{кожи}} - T_{\text{воздуха}}), \qquad (6.61)$$

где h_c — коэффициент конвективного транспорта тепла с единичной поверхности, а $T_{\text{воздуха}}$ — температура воздуха в непосредственной близости от поверхности тела, которую обычно считают равной величине $T_{\text{комн}}$. Если воздух в комнате практически неподвижен, а человек нормально одет, то h_c примерно равен 2,3 ккал/м^2 · час · °С, что меньше коэффициента радиационного теплообмена h_r. Чем плотнее одет человек, тем меньше коэффициент h_c. Напротив, если человек одет легко и/или на нем немного одежды, коэффициент h_c становится больше. Если вы раздеты, то вы довольно быстро замерзнете, что связано с ростом коэффициента h_c. Как видно из таблицы 6.42, коэффициент h_c возрастает с увеличением скорости движения воздуха. Это связано с *охлаждающим фактором ветра*. Для раздетого человека

$$h_c = 8{,}3w^{0{,}5}, \qquad (6.62)$$

где w — скорость движения воздуха (в м/с), а h_c измеряется в Вт/м$^2 \cdot$ °C. В другом источнике ([300]) приводится несколько иная формула

$$h_c = 10{,}45 - w + 10w^{0,5}, \tag{6.63}$$

(здесь h_c измеряется в ккал/час· м$^2 \cdot$ °C), которая считается справедливой в диапазоне скоростей w от 2 до 20 м/с. Естественно, нужно рассматривать по отдельности как прикрытые одеждой, так и обнаженные части тела.

Человек чувствует охлаждающую температуру ветра, которая задается соотношением

$$T_{\text{ветра}} = 13{,}12 + 0{,}6215\ T - 11{,}37\ w^{0.16} + 0.3965\ Tw^{0.16}, \tag{6.64}$$

где w — скорость ветра в км/час, а T — температура в градусах Цельсия (°C). (См. также таблицу 6.43). Обратите внимание на то, что при повышенной влажности человеку кажется теплее, чем можно было бы ожидать из реальной температуры окружающего воздуха. Этот вопрос будет обсуждаться ниже в этой главе.

При $T_{\text{воздуха}} = T_{\text{комн}}$ результирующий поток тепла, обусловленный совместным действием излучения и конвекции, получается при совместном применении формул (6.53) и (6.61):

$$-(1/A)\cdot(dQ/dt)_{\text{общее}} = -(1/A)\cdot(dQ/dt)_r - (1/A)\cdot(dQ/dt)_c = (h_c + h_r)(T_{\text{кожи}} - T_{\text{комн}}), \tag{6.65}$$

откуда следует

$$T_{\text{кожи}} - T_{\text{комн}} = -((1/A)\cdot(dQ/dt)_{\text{общее}})/(h_c + h_r). \tag{6.66}$$

Таблица 6.43. Температура (°C), определяемая фактором охлаждения ветром, как функция скорости ветра и температуры; температура дана в первой строке (при скорости ветра, равной 0 км/час). (Данные национальной службы погоды США, уточненные в 2001 году).

Скорость ветра (км/ч)	**Температура, с учетом фактора охлаждения ветром (°C)**					
0	10	0	-10	-20	-30	-40
20	7,4	-5,2	-17,9	-30,5	-43,1	-55,7
40	6,0	-7,4	-20,8	-34,1	-47,5	-60,9
60	5,1	-8,8	-22,6	-36,5	-50,3	-64,2
80	4,4	-9,8	-24,0	-38,2	-52,4	-66,6
100	3,9	-10,6	-25,1	-39,6	-54,1	-68,6

Конвекция внутри тела. Мы обсуждали конвективную передачу тепла от поверхности тела к окружающему воздуху. Однако существует также конвекция и внутри тела, обусловленная переносом тепла током крови. Этот перенос не меняет среднюю внутреннюю температуру тела, но обусловливает перераспределение тепла внутри тела. Как следует из уравнения (6.5) $Q = mc(\Delta T)$, количество тепла Q нужно подвести к телу массы m, обладающему удельной теплоемкостью c для того, чтобы увеличить его температуру на величину ΔT. Такое же количество тепла нужно отвести от тела, чтобы охладить его и поддержать температуру тела на неизменном уровне. Это значит, что если кровь, притекающая к какой-либо части тела (например, к ноге, как это рассматривается в задаче 6.95) с объемной скоростью кровотока F_m (масса крови в единицу времени), имеет температуру $T_{\text{крови}}$, то она должна покинуть эту часть тела (естественно, с той же объемной скоростью), имея температуру $T_{\text{крови}} + \Delta T_{\text{крови}}$. Так как тепло отводится от поверхности тела, то температура крови, оттекающей от этой части тела должна быть ниже температуры притекающей крови ($\Delta T_{\text{крови}} < 0$). Уравнение теплового баланса при этом будет выглядеть следующим образом:

$$-(dQ/dt) = F_m c(\Delta T_{\text{крови}}). \qquad (6.67)$$

Так как тепло передается от тела в окружающую среду, то $(dQ/dt) > 0$; передача тепла между кровью и тканью осуществляется за счет теплопроводности тканей.

Здесь в нашу задачу не входит выяснение того, чему равны сами по себе величины $(dQ/dt)_{\text{крови}}$ и $\Delta T_{\text{крови}}$; нас интересует лишь взаимосвязь между ними. Для того же, чтобы определить сами эти величины, нам необходимо было бы рассмотреть скорость теплопередачи между кровью в артериях, капиллярах и венах и окружающими их тканями, а также выяснить, чему равны величины кровотоков в этих сосудах. Если по этим сосудам протекает большой кровоток, то времени контакта крови с окружающими сосуды тканями может оказаться недостаточно для эффективного теплообмена.

Если артерии, приносящие кровь в руку или в ногу, и вены, уносящие кровь от этих частей тела, расположены достаточно далеко друг от друга, то теплообмен между этими сосудами минимален. Если же, напротив, артерии и вены близко прилегают друг к другу, то можно ожидать существенной передачи тепла от теплой крови, текущей по артериям, к более холодной крови, текущей по венам. (Венозная кровь холоднее артериальной, поскольку часть тепла теряется на нагрев окружающих тканей, температура которых может быть много ниже температуры внутренних органов.) Такая передача тепла от артерий к близко лежащим венам называется *противоточным теплообменом.* (Пример такого теплообмена показан на рисунке 6.16 [325].) Этот теплообмен уменьшает общую теплоотдачу особенно в конечностях и в областях, близких к поверхности тела,

и, таким образом, уменьшает потери тепла из крови. Происходит это благодаря тому, что часть тепла, приносимого артериальной кровью от внутренних органов, переходит не в ткани и, соответственно, в окружающую среду, а возвращается обратно во внутренние отделы тела по венам. Благодаря такой системе, организм может сам «решать», минимизировать ли ему потери тепла, используя противоточный теплообмен, или, напротив, увеличить теплоотдачу за счет роста кожного кровотока (см. главу 13). Противоточный теплообмен моделируется в задаче 6.102.

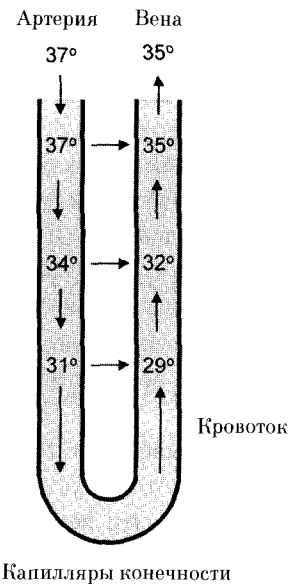


Рис. 6.16. Пример противоточной передачи тепла от артерии к близлежащей вене. В отсутствие такого потока тепла от артерии к вене, падение температуры вдоль артерии было бы больше, поскольку большее количество тепла уходило бы в окружающую среду. Все температуры выражены в градусах Цельсия. Смотрите также рисунок 6.17, *а*. (Основано на данных работы [325])

На рисунке 6.17 показано, как реализуется механизм противоточного теплообмена при использовании двух групп венозных сосудов. Если температура окружающего воздуха низкая и, соответственно, поверхность кожи холодная, кровь возвращается к сердцу по глубоким венам, которые расположены в непосредственной близости от артерий. В этом случае, теплоотдача минимизируется благодаря противоточному теплообмену. Поскольку нагрев конечности при так организованном кровотоке минимален, мы чувствуем, что наши руки становятся холодными. Если же температура окружающей среды достаточно высокая, кровь течет к сердцу по венам, расположенным вблизи поверхности тела. В этом случае,

теплоотдача и охлаждение поверхности тела максимальны. Путь, по которому кровь возвращается к сердцу — по глубоким или по поверхностным венам — определяется расслаблением или сокращением мышц, определяющих просвет соответствующих вен. Эта вазоконстрикция (сужение сосудов) или вазодилатация (расширение сосудов) управляется в соответствии с сигналами температурных датчиков системой регуляции температуры (глава 12).

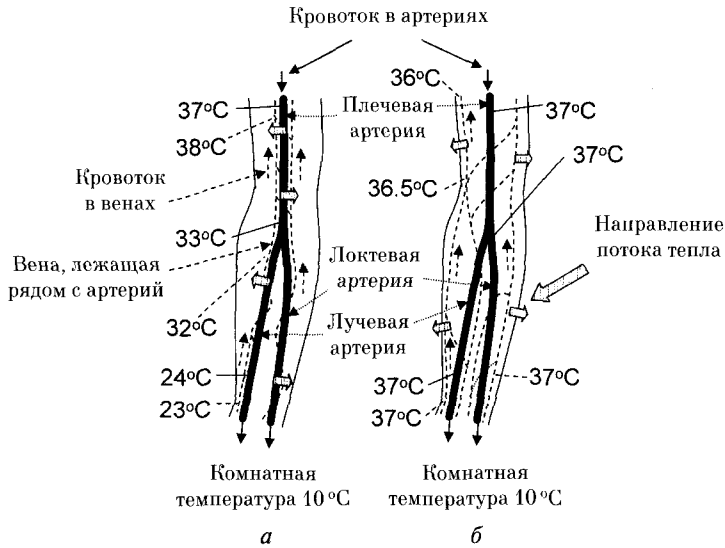


Рис. 6.17. Противоточный теплообмен в правой руке, снабжаемой кровью по плечевой артерии, в случаях низкой (*а*) и высокой (*б*) температуры окружающей среды. При высокой комнатной температуре (30 °С, *б*), а также во время физической работы кровь возвращается к сердцу по поверхностным венам, что позволяет эффективно отдавать тепло в окружающую среду. При низкой комнатной температуре (10 °С, *а*) возврат крови происходит по глубоким венам, что позволяет удерживать тепло двумя способами. Во-первых, реализуется противоточный теплообмен, благодаря которому тепло из артериальной крови, перед тем, как попасть в окружающую среду, попадает в близлежащие вены (рис. 6.16). Во-вторых, незначительное количество тепла поступает из вен в окружающую среду, поскольку эти вены глубоко расположены. Обратите внимание, что в предплечье температура в вене на 1 °С ниже температуры в соответствующей (рядом лежащей) артерии. На рисунке использованы различные типы стрелок: кровоток в артериях обозначен узкими сплошными линиями, кровоток в венах — узкими пунктирными линиями; потоки тепла — широкими серыми стрелками

Система противоточного теплообмена используется также для регуляции температуры в яичках (мужских половых органах). Нормальное функционирование яичек возможно только при температуре, которая на несколько градусов ниже

внутренней температуры тела; поэтому яички вынесены за пределы внутренней части тела. Кровь, поступающая к яичкам, охлаждается благодаря системе противоточного теплообмена, что обеспечивает относительно низкую температуру самих яичек и препятствует значительным потерям тепла в этой «вынесенной вовне» области тела.

Механизм противоточного умножения используется также в деятельности почек, что позволяет преодолеть возникающие там большие градиенты концентраций [325, 336].

Кондукция (проведение тепла)

Как следует из формулы (6.6), поток тепла при кондукции (теплопередаче) равен произведению теплопроводности K и градиента температуры

$$-(1/A)(dQ/dt) = K(dT/dx) = K(\Delta T/\Delta x). \qquad (6.68)$$

Предположим, что между двумя объектами, находящимися при различных, но постоянных температурах, расстояние равно $d = \Delta x$ (это может быть толщина одежды или толщина слоя воздуха). Определим коэффициент теплопередачи через поверхность единичной площади как $h_t = K/d$. Тогда

$$-(1/A)(dQ/dt) = h_t \Delta T, \qquad (6.69)$$

что соответствует соотношению (6.7). Такая запись также сходна с уравнение, описывающим отдачу тепла излучением (6.53) и форсированной конвекцией (6.59).

Давайте определим, какое количество тепла потеряет человек, погрузив кисть и предплечье в очень холодную (4 °C) воду на 2 минуты [293]. Представим кисть и предплечье в виде цилиндра длиной $L = 30$ см и средним радиусом 3 см. Предположим, что толщина подкожного жирового слоя, отделяющего внутреннюю область цилиндра от холодной воды равна $\Delta r = 3$ мм (тогда радиус внутренней области цилиндра, находящейся при температуре 37 °C равен $r = 2{,}7$ мм), а теплопроводность этого слоя $K = 0{,}2$ Вт/м · °C. Площадь поверхности, по которой осуществляется контакт между предплечьем и водой равна $A = 2\pi rL$. Используя уравнение (6.68), измененное для случая цилиндрической поверхности, то есть произведя замену Δx на $r\,ln(1 + \Delta r/r)$, получим, что скорость теплоотдачи с поверхности руки равна $(2\pi rL)(K\Delta T)/(r\,ln(1 + \Delta r/r)) \sim (2\pi rLK\Delta T)/(\Delta r)$. Расчет по точной формуле дает величину 118 Вт, а по приближенной — 112 Вт. Таким образом, за 2 минуты тело отдаст в окружающую среду 118 Вт · 120 с = 14200 Дж или 3,4 ккал.

Параметр I, характеризующий теплоизоляцию, может быть формально определен, как $I = 1/h_t = d/K$. Иногда для этого параметра используют специальную единицу измерения, характеризующую качество одежды, Clo. Величина, равная 1 Clo характеризует теплоизоляцию человека, одетого в обычный костюм, без перчаток (или в тонких перчатках) в кожаных туфлях и легких носках [297, 302]. Изоляция, равная 1Clo = 0,155 м^2 · °C/Вт. Теплоизоляция голого человека равна 0 Clo. Легкая рабочая одежда (трусы, шерстяные носки, хлопчатобумажная фут-

болка, оставляющая голой шею и верхнюю часть груди, и рабочие брюки) соответствует параметру теплоизоляции, примерно равному 0,6 Clo. Легкий костюм соответствует 0,7–1,0 Clo, тогда как теплоизоляция строгого делового костюма составляет примерно 1,2 Clo. Пуховый комбинезон, предназначенный для работы в полярных областях, имеет 3–4 Clo. Типичные значения теплоизоляции представлены в таблице 6.44. Изоляция, которую обеспечивает одежда, примерно равна 0,25 $м^2 \cdot °C/Вт$ на 1 сантиметр толщины одежды. Теплопроводность различных тканей человека представлена в таблице 6.36, а тот же коэффициент для широко используемых материалов приведен в таблице 6.37.

Потери тепла за счет испарения жидкости: потообразование и дыхание

Для того, чтобы превратить в пар 1 литр воды необходимо затратить 540 килокалорий; эта величина называется удельной теплотой парообразования. Когда мы потеем, мы теряем лишь жидкость; для того, чтобы потерять энергию нужно чтобы эта жидкость испарилась под действием тепла нашего тела. (Если дать выделившемуся поту стечь или вытереть его, то потери тепла не произойдет и нам не станет прохладнее). В нормальном состоянии мы теряем за счет испарения порядка 7 ккал в час.

Таблица 6.44. Теплоизоляция шкуры различных животных, разных типов материи, тканей человека и других материалов в $м^2 \cdot °C/Вт$ на 1 сантиметр толщины изолятора. (Использованы данные из [293, 298]).

Материал	Изоляция на 1 см
Шкура крупного рогатого скота	0,07–0,10
Шерсть овцы	0,13–0,24
Шерсть собаки хаски	0,24
Шкура свиньи	0,04
Изделия из шерсти	0,29
Гусиный пух	0,38
Одежда человека (среднее значение)	0,25
Воздух	0,36/0,39
Скелетная мышца, кость	0,01/0,024
Подкожный жир	0,01/0,05
Вода	0,01/0,017
Лед	0,01/0,004
Дерево	0,01/0,062

h_t равно 1/(изоляцию на 1 см × толщину изолятора в см). Коэффициент теплопроводности λ равен 1/(изоляцию на 1 см) или (если K измеряется в $Вт/м \cdot °C$) $K = 0,01 \times 1/$(изоляцию на 1 см).

Обычно мы вдыхаем воздух, температура которого ниже температуры тела. В легких он нагревается, после чего мы выдыхаем этот нагретый воздух. Это также способ отдавать тепло, образующееся в организме. Помимо этого, воздух, который мы вдыхаем — относительно сухой, а выдыхаем мы воздух, полностью насыщенный водяным паром. Поскольку этот водяной пар образуется за счет испарения жидкости в организме, дыхание тоже представляет собой способ отдачи тепла.

Потери тепла, обусловленные дыханием (теплоотдача через легкие), описываются уравнением

$$-(dQ/dt) = \rho_{\text{воздуха}} c_{p,\ \text{воздуха}} (T_{\text{выдох}} - T_{\text{вдох}})\ (dV_{\text{воздуха}}/dt) +$$

$$+ \Delta H_{\text{испар. воды}} (\rho_{\text{выдох, воды}} - \rho_{\text{вдох, воды}})(dV_{\text{воздуха}}/dt), \qquad (6.70)$$

где ρ — плотность (воздуха или вдыхаемого или выдыхаемого водяного пара), $c_{p,\ \text{воздуха}}$ — изобарическая теплоемкость воздуха (равная $2{,}4 \times 10^{-4}$ ккал/г · °С), T — температура вдыхаемого или выдыхаемого воздуха, dV/dt — объемная скорость вдыхаемого воздуха, $\Delta H_{\text{испар. воды}}$ — теплота парообразования (0,54 ккал/г). Первое слагаемое в этой формуле описывает охлаждение тела, происходящее за счет нагрева вдыхаемого воздуха, а второе слагаемое описывает потерю тепла, идущего на испарение воды в легких; образующийся при этом пар идет на насыщение вдыхаемого воздуха.

Почему при повышенной влажности воздуха нам кажется, что температура окружающей среды выше, чем на самом деле? Дело в том, что при повышенной влажности уменьшается скорость отдачи тепла организмом вследствие уменьшения испарения жидкости (чем больше насыщен воздух водяным паром, тем хуже условия для испарения жидкости как с поверхности кожи, так и в легких). Это видно из второго слагаемого формулы (6.70). Для того чтобы показать, насколько нам жарко при данной влажности и температуре, вводится такой показатель, как *тепловой индекс* [337, 338]. Например, при относительной влажности 50% температура окружающего воздуха, равная 32 °С, воспринимается, как 35°С. Та же температура при влажности 75% воспринимается, как 43 °С, а при влажности 100% — как 56 °С. (Относительная влажность показывает, во сколько раз фактическое давление паров воды в воздухе меньше давления насыщенного водяного пара при данной температуре. Обычно относительную влажность выражают в процентах). Вероятность таких связанных с недостаточной теплоотдачей неприятностей, как тепловой или солнечный удар характеризуется величиной теплового индекса. Если тепловой индекс указывает на температуру в диапазоне 27–32 °С — это «предостережение»; если температура от 32 до 41 °С — это «серьезное предупреждение»; при температуре от 41 до 54 °С говорят об

«опасности» и, наконец, при температуре выше 54 °С условия теплоотдачи позволяют говорить о «предельной опасности». Понятие теплового индекса будет активно использоваться в задачах 6.108-6.111.

6.6. ТЕМПЕРАТУРА ТЕЛА

Наш организм весьма эффективно контролирует внутреннюю температуру. Из рис. 6.18 видно, что голый человек может поддерживать внутреннюю температуру на практически постоянном уровне (в диапазоне от 36 до 38 °С), находясь в течение нескольких часов в сухом воздухе, температура которого может меняться от 21 до 54 °С. Однако у этой терморегуляции, естественно, есть пределы. Так, рисунок 6.19 показывает, что находиться в очень жаркой атмосфере мы можем лишь в течение ограниченного периода времени, а рис. 6.20 показывает, что выжить, находясь в холодной воде, мы можем только в том случае, если пребываем в этой воде в течение относительно непродолжительного времени. В обоих случаях видно, что чем в большей мере температура окружающей среды отклоняется от нормальной температуры тела, тем короче максимально допустимое время пребывания в таких условиях. Рис. 6.21 позволяет проследить за тем, как уменьшается внутренняя температура и температура кожи при пребывании в холодной воде, и как эти температуры восстанавливаются к нормальным величинам после помещения тела в теплую воду.

Как изменяется энергетика нашего тела для того, чтобы поддержать нормальную внутреннюю температуру и противостоять изменениям, которые могут быть вызваны экстремальными температурами окружающей среды или физическими упражнениями?

Каждый из описанных выше способов теплоотдачи играет важную роль в регуляции температуры тела. Мы можем управлять величиной конвективных потерь тепла, меняя одежду. Температура тела также непроизвольно управляется посредством испарения как с поверхности кожи, так и через легкие. *Что происходит, когда температура в комнате выше внутренней температуры тела и температуры кожи?* В этом случае тело нагревается за счет излучения от окружающих предметов. Также нужно по-новому оценить эффект конвективного теплообмена. Важно отметить, что в такой ситуации выдыхаемый воздух уже не нагревается в легких. *Что происходит во время работы или физических упражнений, когда уровень метаболизма повышается?* Организм должен ответить на такие условия увеличением уровня теплоотдачи. При этом существенное значение имеют все пути, обеспечивающие потерю телом тепла. Количественная модель терморегуляции представлена в главе 13 в рамках обсуждения механизма обратной связи и управления параметрами тела.

Теплопродукция организма изменяется при изменениях окружающей температуры, которую мы выше обозначили, как $T_{комн}$. При низких значениях температуры окружающей среды теплопродукция высокая, с ростом этой температуры теплопро-

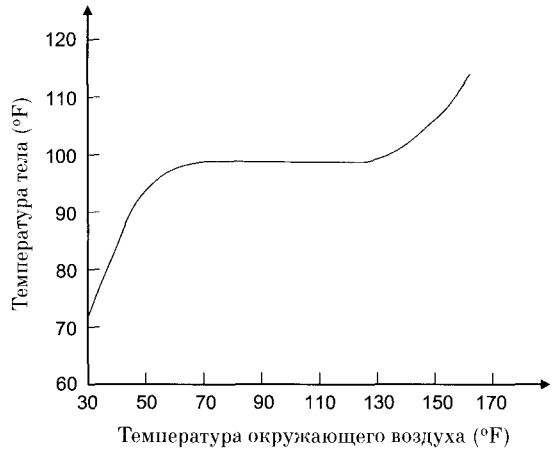


Рис. 6.18. Регуляция внутренней температуры тела человека в течение нескольких часов пребывания в атмосфере сухого воздуха, температура которого меняется в широких пределах. Нормальная температура тела 98,6°F (37°C) поддерживается при изменении температуры окружающей среды от примерно 21°C до 54°C. Точная форма этой кривой зависит, естественно, от температуры ограждений, влажности, движения воздуха, теплового излучения с поверхности тела и других факторов (По результатам работы [314]). Температура в градусах Фаренгейта ((°F)) связана с температурой в градусах Цельсия (°C) соотношением $T(°C) = (T(°F) - 32) \times 5/9$

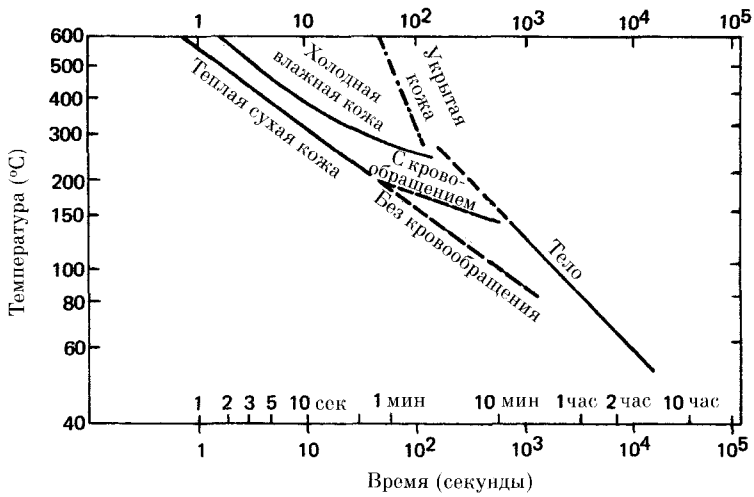


Рис. 6.19. Максимально переносимое повышение температуры окружающего воздуха как функция времени, в течение которого эта температура воздействует на человека при различных условиях. Область под каждой кривой — переносимая температура при данном состоянии кожи и организма; область над каждой кривой — температура, которую при данных условиях невозможно выдержать. (Из [297])

дукция уменьшается. При достижении температурой окружающей среды значения T_c теплопродукция достигает постоянного значения, а после того, как температура становится выше, чем T_h, теплопродукция вновь начинает увеличиваться, как это показано на рис. 6.22. Здесь введены два новых понятия: *критическая температура* T_c (или *нижняя критическая температура*) — это температура окружающей среды, начиная с которой уменьшение $T_{комн}$ сопровождается ростом теплопродукции, и *верхняя критическая температура* T_h, при превышении которой теплопродукция начинает расти вместе с температурой окружающей среды. Для полностью раздетого взрослого мужчины температура T_c равна 26°C, а для голого ребенка — 35°C (при этом предполагается, что воздух в комнате неподвижен). Диапазон температур между T_c и T_h называется *зоной минимального метаболизма* или *термонейтральной зоной.*

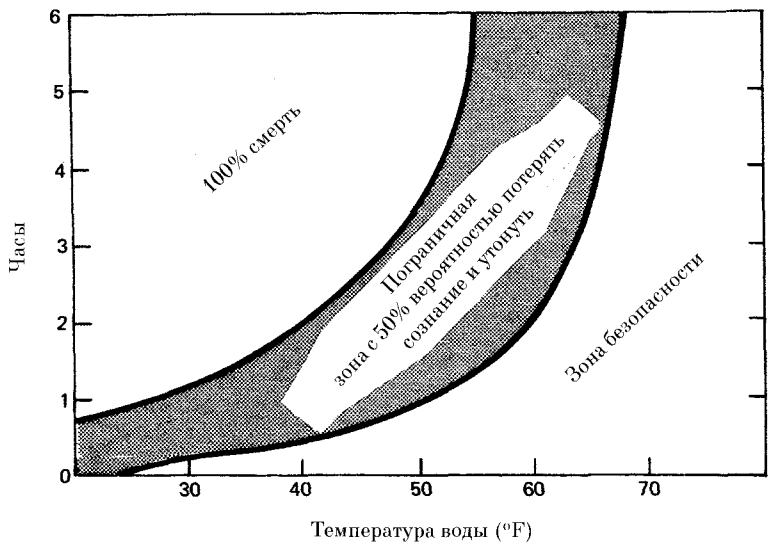


Рис. 6.20. Среднее время выживания человека, находящегося в холодной воде без защитного костюма. (Из [297])

При температуре ниже T_c увеличиваются потери тепла, не связанные с испарением, а обусловленные излучением и конвекцией. При этом увеличивается уровень метаболизма за счет увеличения напряжения скелетных мышц и появления дрожи — частых видимых сокращений подкожных мышц. Чем больше разница между нижней критической температурой и реальной температурой окружающей среды, тем в большей мере увеличивается метаболизм до тех пор, пока (при определенной температуре окружающей среды) уровень метаболизма не достигнет *пикового значения.* Пиковый метаболизм, измеряемый в ваттах, примерно равен $21m^{0,75}$, где m — масса тела в килограммах. Эта формула верна для людей; для большинства млекопитающих пиковый метаболизм определяется

по формуле $25m^{0,75}$. Величина пикового метаболизма примерно в 7 раз больше уровня метаболизма человека, держащего пост, и в 2–3 раза больше стандартного уровня энерготрат. (Тем не менее, такой пиковый метаболизм многократно меньше максимального уровня метаболизма, достигаемого при спортивных упражнениях, типа езды на велосипеде, бега и т.п.) При снижении температуры окружающей среды ниже уровня, при котором достигается пиковый метаболизм, поддержания постоянства внутренней температуры уже невозможно и возникает состояние гипотермии. При увеличении температуры окружающей среды выше уровня T_h, теплоотдача, в основном, обеспечивается благодаря испарению.

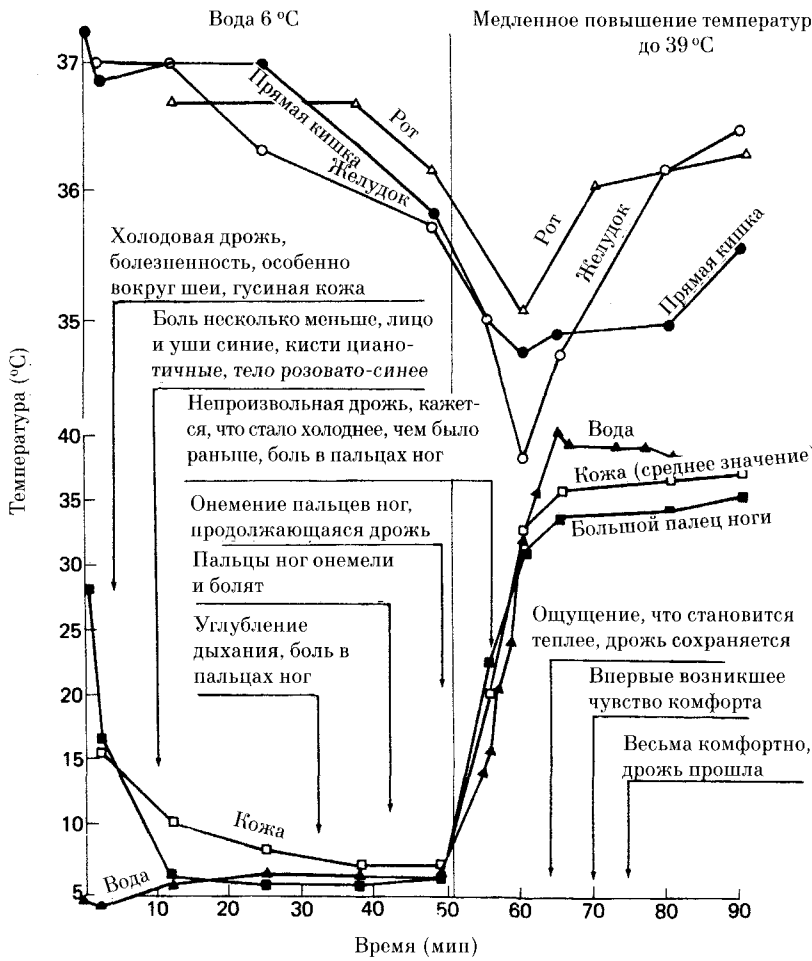


Рис. 6.21. Изменение температуры кожи и внутренней температуры в ситуации, когда человек помещен на 52 минуты в холодную (6 °С) воду, после чего вода медленно нагревается до 39 °С. (Из [297])

Величину критической температуры можно примерно определить, оценивая соотношение потерь тепла и теплопродукции, обусловленной метаболизмом. Если организм производит какую-либо работу, то следует учитывать и величину этой работы, и запасенное в тканях и высвобождаемое из них тепло. Внутреннюю температуру тела можно соотнести с максимальной аэробной емкостью по формуле

$$T_{\text{внутр}}(^{\circ}\text{C}) = 36{,}5 + 3{,}0 \times \frac{\text{потребление кислорода}}{\text{максимально возможное потребление кислорода}}, \quad (6.71)$$

Такая оценка возможна потому, что скорость потребления кислорода пропорциональна уровню метаболизма. (Пользуясь этой формулой, нужно принимать во внимание, что движения тела, осуществляемые во время упражнений, увеличивают конвективные теплопотери.) повышение температуры тела на 1 °С увеличивает теплопродукцию примерно на 13%. Усиленную теплопродукцию вызывают также инъекции пирогенов, травмы, переломы костей, ожоги и т.д.

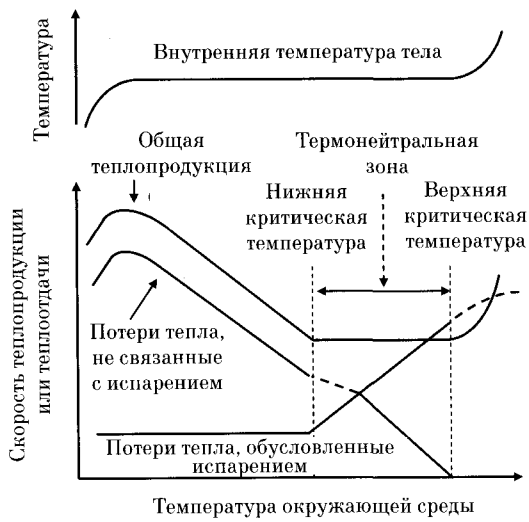


Рис. 6.22. Критические температуры и взаимосвязь между температурой окружающей среды и теплопродукцией у гомойотермных животных (то есть у животных, имеющих постоянную и довольно высокую температуру тела, таких, например, как птицы и млекопитающие). (Основано на данных [298, 328])

Входящая в формулу (6.35) температура T представляет собой среднюю температуру тела. Температура кожи (обычно равная 34 °С = 307 К), как правило, ниже внутренней температуры (37 °С = 310 К). (Под внутренней температурой

чаще всего имеют в виду ректальную температуру, то есть температуру, измеряемую термометром в прямой кишке.) Таблица 6.45 дает представление о величинах нормальной температуры в различных органах и в кровеносных сосудах. При обычных условиях, температура различных внутренних органов может различаться на 0,2–1,2°С, а температура одного и того же органа может изменяться примерно на 0,9 °С [308]. Сильно различается температура в разных частях головного мозга: температура коры мозга может быть на 1,4 °С ниже температуры базальных отделов. Среднюю температуру тела можно получить как средневзвешенную величину двух температур, температуры внутренних органов и кожи: $T_{\text{сред}} = (80 \pm 5\%)\, T_{\text{внутр}} + (20 \pm 5\%)\, T_{\text{кожн}}$. Температура разных отделов тела меняется при изменениях температуры окружающей среды. Как видно из рис. 6.23, в холодной комнате эти изменения могут быть весьма значительными. Это изменение температуры можно моделировать, используя температурные (тепловые) характеристики разных отделов тела (см. таблицу 6.36) и модели транспорта тепла, представленные ниже.

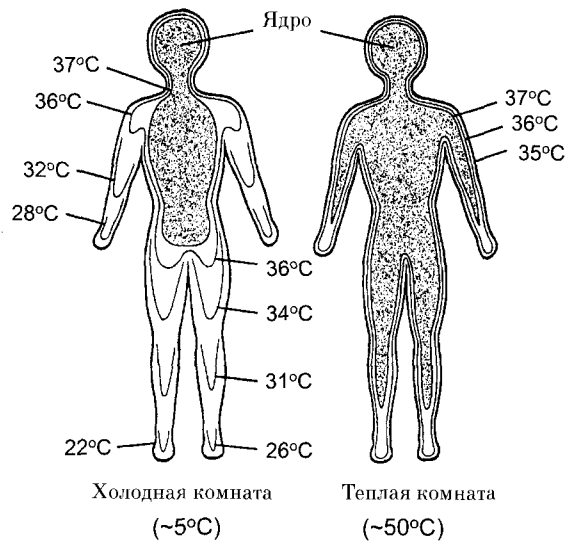


Рис. 6.23. Температура тела в холодной и хорошо нагретой комнатах. (Из [308])

Попробуем установить соответствие между внутренней температурой тела ($T_{\text{внутр}}$), температурой кожи $T_{\text{кожн}}$, температурой, измеряемой на внешней стороне одежды $T_{\text{одежды}}$ и температурой воздуха в комнате $T_{\text{комн.}}$ Для этого воспользуемся моделью, изображенной на рис. 6.24, где каждая их этих областей представлена прямоугольной пластиной. (В усовершенствованной модели тело нужно было бы представить в виде цилиндра, как это сделано на рис. 6.15, *б*)

Таблица 6.45. Внутренняя температура в разных отделах тела человека. (Использованы данные из [308]).

Область тела	Нормальная температура (°С)
Кожа	32–35
Мошонка	34,0
Печень	36,4–36,8
Ротовая полость	36,5–36,6
Верхняя полая вена	36,65
Пищевод, легкие	36,75
Сердце (правый желудочек)	36,75
Аорта, нижняя полая вена	36,75
Легочные артерия и вена	36,75
Почки	36,85
Спинной мозг	36,95
Желудок, прямая кишка (среднее значение)	37,0
Прямая кишка (диапазон)	36,2–37,8
Головной мозг, матка	37,3

Согласно уравнению (6.66) поток тепла между двумя соседними областями можно моделировать, используя уравнение

$$(T_1 - T_2) = - I_{12}(1/A)(dQ/dt), \qquad (6.72)$$

где тепловой поток (dQ/dt) между областями 1 и 2, площадь соприкосновения между которыми равна A, определяется коэффициентом теплоизоляции I_{12} между этими областями

$$I_{12} = 1/\Sigma h_{x,\,12}, \qquad (6.73)$$

где $h_{x,\,12}$ подходящие коэффициенты теплопередачи между этими областями, определяющие излучение, конвекцию, кондукцию и испарение.

Разница температур между ядром тела (внутренней температурой) и кожей определяется потоком тепла от внутренних отделов к коже и коэффициентом теплоизоляции тканей $I_{тк}$

$$T_{внутр} - T_{кожн} = - (I_{тк}/A)\,[(dQ/dt)_{изл} + (dQ/dt)_{к} + (dQ/dt)_{исп}], \qquad (6.74)$$

где $(dQ/dt)_{изл}$, $(dQ/dt)_{к}$, $(dQ/dt)_{исп}$ — потоки тепла, обусловленные, соответственно, излучением, конвекцией и кондукцией и испарением жидкости на поверх-

ности кожи. (Мы здесь не рассматриваем потери тепла, происходящие в процессе дыхания в легких.) Поскольку при работе всех этих механизмов теплопередачи потоки тепла направлены от внутренних отделов тела (ядра) к поверхности (к коже), каждое из слагаемых, стоящих в квадратных скобках, отрицательно. Значит, кожа, как и следовало ожидать, всегда холоднее, чем ядро. Максимальное значение теплоизоляции, обеспечиваемой тканями взрослого человека, при низкой температуре (ниже критической температуры) равно примерно 0,10 °С · м^2/Вт, а минимальное значение (регистрируемое при высокой температуре) составляет примерно 0,03°С· м^2/Вт. Для ребенка эти максимальное и минимальное значения равны, соответственно, 0,05 °С · м^2/Вт и 0,015 °С · м^2/Вт.

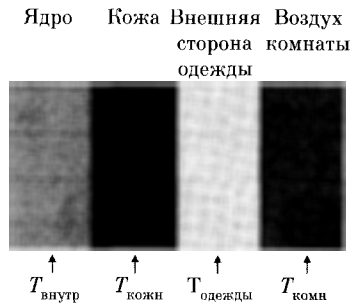


Рис.6.24. Модель теплового потока от тела к воздуху

Разность температур между кожей и наружной поверхностью одежды равна

$$T_{кожн} - T_{одежды} = -(I_{одежды}/A)[(dQ/dt)_{изл} + (dQ/dt)_к], \qquad (6.75)$$

где $I_{одежды}$ характеризует теплоизоляцию одежды (или шерсти животных). Теплоизоляция, которую обеспечивает стандартная одежда человека, примерно равна 0,25 °С· м^2/Вт на 1 см толщины одежды (таблица 6.44).

Разность температур между наружной поверхностью одежды и воздухом в комнате дается соотношением

$$T_{одежды} - T_{комн} = -(I_{возд}/A)[(dQ/dt)_{изл} + (dQ/dt)_к], \qquad (6.76)$$

где $I_{возд}$ теплоизоляция воздуха (см. таблицу 6.42).

6.7. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Энергия, используемая нашим организмом для жизнедеятельности, и температура тела определяются метаболизмом. Метаболизм включает в себя получение энергии, заключенной в пищевых продуктах, и использование этой энергии для функционирования органов и тканей, производства тепла и

осуществления работы. Энергетическую ценность пищи можно сопоставить с энергией, запасаемой в молекуле АТФ, которая используется организмом при различных видах активности. Метаболический уровень организма состоит из многих компонентов, каждый из которых может быть смоделирован. Это моделирование включает в себя анализ того, какое количество энергии необходимо для поддержания минимальной активности организма (основной обмен) и для осуществления различной физической работы. Анализ количества и энергетической ценности потребляемой пищи и уровня метаболизма позволяют понять, за счет чего происходит изменение массы тела человека. Тело человека способно отдавать тепло путем излучения, конвекции, кондукции и испарения жидкости. Каждый из этих путей теплоотдачи может быть смоделирован, и эти модели позволяют понять, каким образом поддерживается температура тела.

ЗАДАЧИ

Теплоемкость

6.1. Человек, весящий 60 кг, выпивает 600 мл (0,6 кг) воды. Предположим, что температура этой воды на 25 °С либо выше, либо ниже температуры тела. Как при этом изменится температура тела? (Используйте тот факт, что удельная теплоемкость воды равна 1 ккал/кг °С, и следовательно, горячая вода передаст телу дополнительную энергию, равную 1ккал/кг °С × 0,6 кг × 25 °С. Вспомните, что удельная теплоемкость тела человека равна 0,83 ккал/кг °С.) Может ли эта горячая вода (+25 °С) помочь при гипотермии? Сможет ли холодная вода (–25 °С) оказаться полезной при повышенной температуре тела?

6.2. Какова теплоемкость типичной клетки тела человека, имеющей диаметр 20 мкм? Предположите, что клетка имеет сферическую форму и что её удельная теплоемкость равна средней удельной теплоемкости тела.

6.3. Типичная клетка человека диаметром 20 мкм содержит энергию 5×10^{-6} Дж, обусловленную углеводами, 2×10^{-5} Дж, обусловленную белками и 2×10^{-5} Дж, обусловленную жирами. Насколько повысится температура клетки, если вся эта энергия превратится в тепло? Используйте результаты задачи 6.2. (Тепловыми потерями пренебречь.)

6.4. Британская тепловая единица (BTU) представляет собой количество тепла, необходимое для того, чтобы нагреть 1 фунт (0,456 кг) воды на 1 °F. (Таким образом, эта единица аналогична удельной теплоемкости воды, которая равна 1,0 кал/г °С.) Количество тепла, необходимое для того, чтобы заморозить воду или расплавить лед равно 80 кал/г = 335 Дж/г, а для того, чтобы испарить воду — 543 кал/г = 2272 Дж/г.

(а) Покажите, что 1 BTU = 1055 Дж
(б) Выясните, сколько нужно BTU для того, чтобы расплавить 1 фунт льда.
(в) Найдите, сколько BTU потребуется для того, чтобы испарить 1 фунт воды.

Энергетическая ценность

6.5. Рассмотрите окисление жира трибутирина:

$$C_3H_5O_3(OC_4H_7)_3 + 18{,}5\ O_2 \rightarrow 15\ CO_2 + 13\ H_2O + 1941\ \text{ккал}.$$

(а) Найдите количество выделяющейся энергии на 1 грамм, тепловой эквивалент и дыхательный коэффициент.
(б) Являются ли полученные величины представительными для жиров? Почему?

6.6. Рассмотрим окисление этилового спирта:

$$C_2H_5OH + 3O_2 \rightarrow 2CO_2 + 3H_2O + 327\ \text{ккал}.$$

(а) Найдите количество выделяющейся энергии на 1 грамм, тепловой эквивалент и дыхательный коэффициент.
(б) Сравните полученные величины с соответствующими величинами для углеводов, белков и жиров.

6.7. Определите энергетическое содержание 100 мл ликера крепостью 43%.

6.8. Покажите, что содержание спирта в одной унции ликера, в стакане вина и в бутылке пива примерно одинаково и, следовательно, в них примерно одно и то же энергетическое содержание (используйте таблицу 6.5).

6.9. Выясните, соответствуют ли плотности энергии (на единицу массы) для углеводов, белков и жиров, приведенные в таблице 6.3, величинам, приведенным в таблице 6.2.

6.10. (а) Выведите общую формулу для количества энергии (в процентах), поступающей в результате окисления углеводов и жиров, и для количества энергии, образующейся при потреблении 1 литра кислорода, для произвольного значения дыхательного коэффициента в диапазоне от 0,71 до 1,00.
(б) Определите количество энергии (в процентах), поступающей в результате окисления углеводов и жиров, и количество энергии, образующейся при потреблении 1 литра кислорода, для следующих значений дыхательного коэффициента: 0,71; 0,75; 0,80; 0,85; 0,90; 0,95; 1,00.

6.11. Покажите, как влияет округление массы белков, жиров и углеводов в стандартном пончике до ближайшего целого значения (в граммах) на разницу

в вычисленном и приведенном на упаковке калорическом содержании (энергетической ценности) этого продукта. (Покажите, что приведенное на упаковке значение 280 ккал есть средняя величина между получаемыми при вычислении 275,1 ккал и 284,9 ккал.) При расчете примите калорическое содержание белков и углеводов равным 4,0 ккал/г, а жиров — 9,0 ккал/г.

6.12. Повторите задачу 6.11, полагая, что на этот раз массы составных частей указаны на упаковке точно. Оцените ошибки в величине энергетической ценности содержащихся в пончике белков, жиров и углеводов.

6.13. Глазированный пончик (Rich Frosted Donut), который мы в тексте главы назвали «стандартным пончиком» продается как отдельный продукт в течение многих лет, хотя и в различных упаковках. В 2006 году на упаковке такого пончика было написано: жиры 26 г, углеводы 29 г, белки 2 г, общая масса 64 г. Сравните энергетическую ценность этого пончика и нашего «стандартного пончика».

6.14. Другой пончик (Glazed Donut) той же фирмы содержит 13 г жиров, 34 г углеводов и 2 г белка при общей массе 60 г.
(а) Сравните указанную на упаковке энергетическую ценность этого пончика (260 ккал) с энергетической ценностью «стандартного пончика».
(б) Определите, какой процент калорий определяется жирами.
(в) Определите, какой процент массы пончика не связан ни с жирами, ни с белками, ни с углеводами.

6.15. Определите, энергетическая ценность какого из продуктов питания, среди приведенных в таблице 6.5, не может быть объяснена содержанием белков, жиров и углеводов? Почему?

6.16. Мы знаем, что энергетическая ценность жиров составляет примерно 9 ккал г, а белков и углеводов – примерно 4 ккал/г. Объясните, почему энергия на единицу массы продуктов, приведенных в таблицах 6.5 и 6.6, отлична от приведенных выше значений. В частности, что можно сказать о молоке и моркови или о масле и орехах?

6.17. Содержание энергии в некотором фрукте составляет 0,4 ккал/г, а в том же фрукте, но после его высушивания, энергетическое содержание составляет 2,4 ккал/г. Предположим, что этот фрукт состоит только из воды, сахара и неметаболизирующих веществ (клетчатки). Найдите, какую часть составляет каждая из этих составляющих в нормальном и в высушенном фрукте.

6.18. Определите энергетическую ценность на единицу массы (ккал/г) для каждого из неалкогольных продуктов, приведенных в таблице 6.5. Объясните наблю-

даемые изменения в терминах относительного содержания углеводов, белков, жиров, воды и клетчатки.

6.19. Определите процент калорий, обусловленных жирами, для всех неалкогольных продуктов, перечисленных в таблице 6.5.

6.20. Обезжиренное молоко представляет собой цельное молоко, из которого удален жир. Определите калорическое содержание и массу белков, жиров и углеводов, а также процент воды в одной чашке (245 г) обезжиренного молока.

6.21. Сколь много растительного масла содержит жареная картошка? Конкретно, какова в жареной картошке доля (по массе и по энергетическому содержанию) масла и, собственно, картофеля. Используйте данные таблицы 6.5. Пренебрегите массой картофельной кожуры и считайте, что вода полностью испаряется из картофеля в процессе жарки. Масло считайте чистым (стопроцентным) жиром. Сколько воды теряется в процессе жарки картофеля?

6.22. Желток крупного сырого яйца имеет массу 17 г, 3 грамма из которых составляет белок и 5 граммов — жир (в яичном желтке наблюдаются лишь следы углеводов). Желток содержит 49% воды, а его энергетическое содержание составляет 59 ккал. Используя таблицу 6.5, определите соответствующие величины для яичного белка.

6.23. Для вина и пива, данные о которых приведены в таблице 6.5, вычислите количество килокалорий и массу (в граммах) этилового спирта. Подсчитайте, какую часть объема каждого из этих напитков составляет спирт, если его плотность равна 0,79 г/см^3.

6.24. Вы съедаете один фунт (456 г) некоего продукта. Вам известно, что 10% веса этого продукта составляет вода, 5% веса — неперевариваемые элементы и что 30% калорий содержатся в виде жира. Сколько калорий вы потребите, съев этот продукт?

6.25. Состав одной из предлагаемых диет таков, что 40 $\pm$ 5% калорий входят в состав углеводов и по 30 $\pm$ 5% калорий входят в состав белков и жиров. Используя таблицу 6.5, составьте две различные диеты с таким распределением калорий и общей калорийностью 2000 ккал в сутки.

6.26. Вы находитесь в баре и хотите съесть салата на 600 ккал. Если предположить, что ваша еда содержит 20% (по массе) воды и 5% клетчатки, а оставшаяся часть содержит 50% углеводов, 20% белков и 30% жира, то какое количество еды (в граммах) вы должны съесть?

6.27. Энергия, высвобождаемая при взрыве одной тонны тринитротолуола, составляет $4{,}18\times10^9$ Дж. Сколько тонн *наших* «стандартных пончиков» нужно съесть, чтобы получить такое же количество энергии?

6.28. Организм человека потребляет примерно 0,3 литра кислорода в минуту.
(а) Определите скорость теплопродукции, полагая, что окисляются только углеводы.
(б) Определите скорость теплопродукции, полагая, что окисляются только жиры.

6.29. Из обсуждения, следующего за формулой (6.18), определите артерио-венозную разность кислорода ($p_a - p_v$) (в мл кислорода в 1 литре крови).

Уровни метаболизма

6.30. В химических реакциях свободная энергия Гиббса ΔG представляет собой энергию, выделяющуюся в том случае, когда процесс протекает при постоянной температуре T и постоянном давлении, равном 1 атмосфере. При стандартных условиях (T = 298K; p = 1 атм.; pH = 7,0, концентрация 1 М) свободная энергия гидролиза АТФ (6.16) равна $\Delta G^0 = -7{,}3$ ккал/моль. При других условиях свободная энергия определяется формулой $\Delta G = \Delta G^0 + RTln(K/K^0)$, где R — универсальная газовая постоянная (1,987 кал/моль · К), T — температура при данных условиях, K — константа равновесия при данных условиях, K^0 — константа равновесия при стандартных условиях [329]. Константа K^0 равна отношению (частному от деления) произведения концентраций продуктов реакции (в данном случае, АДФ и фосфата) и исходного реагента (в данном случае АТФ). (Концентрация других продуктов и реагентов, входящих в (6.16), таких, например, как вода, одинакова при различных условиях, и поэтому её учитывать нет необходимости. Почему?)
(а) Вычислите свободную энергию в типичном человеческом эритроците при температуре T = 310 K, концентрации АТФ, равной 2,25 мМ, концентрации АДФ — 0,25 мМ и концентрации фосфатных групп — 1,65 мМ.
(б) Считается, что в покоящейся скелетной мышце концентрация АДФ находится в диапазоне от 1 до 37 мкМ. Вычислите свободную энергию при температуре 310K и концентрации АДФ, равной 25 мкМ, полагая все остальные концентрации такими же, как в (а).

6.31. Найдите, какой должна была бы быть эффективность использования организмом глюкозы, если бы в ходе аэробного метаболизма 1 моля глюкозы образовывалось 36-38 молей АТФ (как считали несколько лет назад), вместо принятых сегодня 30-32 молей АТФ. Примите энергию, высвобождаемую при гликолизе 1 моля АТФ, равной 14,0 ккал.

6.32. Предположим, что при окислении глюкозы используется вся доступная свободная энергия. Найдите максимальное количество молекул АТФ, которые могли бы образоваться в ходе гидролиза АТФ, если бы он был эффективен на 100%. Примите энергию, высвобождаемую при гликолизе 1 моля АТФ, равной 14,0 ккал.

6.33. Положим, что при аэробном метаболизме 1 моля глюкозы образуется 32 моля АТФ, тогда как, при аналогичных условиях, 1 моль углеводов, образовавшихся из гликогена, позволяет «зарядить» 33 моля АТФ. Поскольку гликоген образуется в организме из глюкозы, возникает вопрос: образуется ли 1 моль АТФ при преобразовании глюкозы в гликоген (с дальнейшим использованием этого моля АТФ) или происходит что-то иное? Объясните.

6.34. Значение свободной энергии (при стандартных условиях) для гидролиза АДФ до АМФ (аденозин монофосфата) примерно равно –7,8 ккал/моль. Что происходит при условиях, характерных для клетки? Примите концентрацию АМФ равной 0,2 мМ, а все остальные концентрации возьмите из задачи 6.30 (а).

6.35. Решите задачу 6.30 для пальмитиновой кислоты.

6.36. Молекулярная масса АТФ равна 507 г. Если человек весом 60 кг имеет уровень метаболизма, равный 2000 ккал в сутки, а при гидролизе 1 моля АТФ выделяется 14 ккал, то (а) какая масса АТФ потребуется для того, чтобы обеспечить суточные энергетические потребности этого человека. (Считать, что АДФ, образовавшийся в ходе гидролиза АТФ не «заряжается» вновь до молекулы АТФ.)
(б) Как результат этого расчета зависит от массы тела человека?
(в) Сколько циклов гидролиза и восстановления («перезарядки») АТФ должно происходить с одной молекулой АТФ в течение суток и в течение 1 минуты, если считать, что общее количество АТФ в организме равно 0,2 моля?
(г) повторите решение всех частей этой задачи, считая, что при гидролизе одного моля АТФ выделяется 7,3 ккал.

6.37. (а) Молекулярная масса АТФ равна 507 г. Сколько килокалорий энергии будет доступно для использования организмом, если вся масса покоя одной молекулы АТФ трансформируется в полезную энергию? Используйте формулу $E = mc^2$.

(б) Какая масса АТФ должна полностью трансформироваться в энергию для того, чтобы удовлетворить потребности человека, метаболический уровень которого равен 2000 ккал/сутки?

(в) Если бы ядерная электростанция мощностью 1 ГВт работала, преобразуя в электричество энергию, запасенную в АТФ, с коэффициентом полезного действия 20%, сколько потребовалось бы АТФ (в граммах) в секунду и в год?

6.38. Изобразите в одних и тех же координатных осях зависимости используемого АТФ (взятого, как часть от максимально возможного для использования АТФ) от времени, в течение которого человек совершает физические упражнения умеренной мощности (начиная с момента времени $t = 0$) для следующих случаев:
(а) когда работает только фосфагенная система;
(б) при недостаточном количестве доступного кислорода, когда работает фосфогенная система и система анаэробного гликолиза;
(в) при достаточном количестве кислорода, когда работает фосфагенная система и система аэробного метаболизма.

6.39. Максимальная мощность, обеспечиваемая анаэробной системой человека, равна 2,1 лс, а максимальный уровень метаболизма при анаэробном гликолизе составляет 1,6 моля АТФ в минуту. Совпадают ли эти уровни? Почему? (Примите, что моль АТФ содержит 10 ккал энергии.)

6.40. В таблице 6.3 показано, что в виде АТФ запасается значительно меньше энергии на единицу объема и массы, чем в других видах топлива. Почему этот факт важен?

6.41. Стеариновая кислота представляет собой содержащую 18 атомов углерода цепочку жирной кислоты, которая подвергается в ходе аэробного метаболизма 8 полным трансформациям. Сколько молей АТФ образуется из одного моля стеариновой кислоты?

6.42. Используя данные, содержащиеся в таблице 6.22, найдите максимальную выходную мощность (в ваттах) человека, в предположении, что он целиком состоит из типичных тканевых клеток, работающих при максимальной выходной мощности. Превышает ли эта величина максимальную выходную мощность тела человека, указанную в таблице? Разумно ли это? Почему?

6.43. (а) Если предположить, что весь объем, занимаемый телом человека, заполнен плотно упакованными миозиновыми поперечными мостиками, то какова мощность (в ваттах), потребляемая таким «человеком» и как она соотносится с основным обменом и уровнем максимального метаболизма?
(б) Какова была бы скорость повышения температуры такого тела в предположении, что теплоемкость у него такая же, как у нормального человека, а потери тепла отсутствуют?

6.44. Сколько потребуется поперечных миозиновых мостиков для того, чтобы развить мощность, равную 200 лс. (Данные для молекул миозина возьмите из таблицы 6.22). Сравните получившееся количество миозиновых мостиков с количеством мостиков, существующем в нормальном теле человека.

Уровни основного обмена

6.45. Используя закон Клейбера, сравните основной обмен на единицу массы (в ккал на кг в сутки) мыши (30 г), человека (70 кг) и синего кита (10^5 кг).

6.46. Сравните метаболические уровни «стандартного» человека, описанного в главе 1, используя закон Клейбера и уравнения Харриса-Бенедикта. Почему получающиеся величины различны?

6.47. Сколько «стандартных» пончиков должен съедать ежедневно человек весом 60 кг, чтобы удовлетворить свой основной обмен? Используйте закон Клейбера.

6.48. Сколько пищи (в граммах) должен был бы съедать ежедневно человек, чтобы компенсировать свои энергетические потери, равные основному обмену в 1700 ккал/сутки, потребляя (а) одну только глюкозу или (б) только жиры.

6.49. Округляя коэффициенты, входящие в уравнения Харриса-Бенедикта (6.28) и (6.29), их можно записать в следующем виде:

$$\text{Для мужчин: ОО} = 66 + 13{,}7m + 5H - 6{,}9Y, \qquad (6.77)$$

$$\text{Для женщин: ОО} = 665 + 9{,}6\,m + 1{,}7H - 4{,}7Y, \qquad (6.78)$$

где ОО — основной обмен (в ккал в сутки), m — масса тела (в кг), H — рост (в см) и Y — возраст (в годах). Насколько различны значения основного обмена, даваемые этими формулами, для 25-летнего мужчины, ростом 6 футов и массой 200 фунтов и для 50-летней женщины, ростом 5 футов и массой 125 фунтов? Значима ли получаемая разница?

6.50. Насколько значительно возрастает основной обмен у беременной женщины? Произведите оценку, считая, что увеличение основного обмена определяется двумя факторами. Во-первых, женщина должна потреблять пищу, необходимую для построения тканей плода и для поддержания структуры матки и, во-вторых, должна снабжать плод энергией, обеспечивая его основной обмен. (Буквально, беременная женщина должна есть за двоих.) Считайте, что женщина находится на поздних сроках беременности и что ее масса увеличивается на 4 фунта в месяц за счет увеличения нормальной ткани, а не за счет задержки воды. Также считайте, что основной обмен плода равен основному обмену ребенка, имеющего массу 7 фунтов, при рождении. (Используйте цифры ОО для трехлетнего ребенка.)

6.51. Вы можете сказать спокойно сидящему мужчине, весящему 80 кг, что он по мощности не отличается от 80-ваттной лампочки. Насколько справедливо это утверждение в терминах:

(а) общей рассеиваемой мощности;
(б) мощности, рассеиваемой единицей объема;
(в) примерной цены рассеиваемой энергии (в рублях за киловатт-час);
(г) типов рассеиваемой энергии;
(д) типов потребляемой энергии;
(е) спектров излучаемого света (электромагнитного излучения)
(ж) потока газов по направлению к объекту и от него.

6.52. Воспользуйтесь рис. 6.12 для того, чтобы найти метаболическую мощность (в ккал в сутки) голодающего человека (использующего для жизнедеятельности запасы энергии, имеющиеся в организме) на четвертой неделе голодания. Сравните найденный уровень обмена со стандартным основным обменом.

6.53. Имеет ли количественный смысл величина основного обмена, отнесенная к единице объема человеческого тела? Можно ли таким образом оценить основной обмен различных клеток и частей тела, содержащих клетки (таблица 6.22)?

Уровни метаболизма при обычных видах деятельности

6.54. При высоком прыжке человека массой 70 кг высота его центра масс увеличивается на 51 см (при этом прыгун «зависает» в воздухе на время, равное 0,25 с).
(а) Какова кинетическая энергия прыгуна в момент отрыва от Земли?
(б) Сколько химической энергии тратится на один прыжок, если считать, что эффективность мышечного сокращения (кпд) составляет 20%? (Ответ дайте в джоулях и в килокалориях.)
(в) Какова средняя мощность (в ваттах и лошадиных силах), развиваемая во время прыжка? (1 лс = 746 Вт.)
(г) С какой частотой должен человек выполнять такие прыжки в течение 12 часов, чтобы увеличить свой метаболический уровень вдвое по сравнению с основным обменом (основной обмен принять равным 1500 ккал/сутки)?

6.55. Используя рис. 3.25, найдите метаболические уровни (в ккал/час) для людей массой 50 и 90 кг, бегущих со скоростью 2 и 4 м/с. (Включите ли вы в полученные величины уровень основного обмена?)

6.56. Переведите приведенные в тексте главы данные аэробной емкости из мл/кг-мин в ккал/час для мужчины массой 70 кг и женщины массой 50 кг.

6.57. Уровень метаболизма (в кал/мин) при ходьбе был определен посредством измерения скорости потребления кислорода. Этот уровень метаболизма, выраженный как функция скорости v (в м/мин) дается формулой

$$\text{УМ} = 0{,}267v^2 + 2160. \tag{6.79}$$

(а) Определите скорость движения (в м/мин, м/с и км/час), при которой расход энергии на преодоление единицы дистанции минимален. Как сравнить это значение с минимумом, показанном на рис. 3.25?
(б) При этой оптимальной скорости определите скорость расходования энергии в ккал/час.

6.58. (а) Покажите, что скорость изменения потенциальной энергии при ходьбе или беге со скоростью v в гору или под гору с углом наклона к горизонтали θ дается формулой $mgv\sin\theta$.
(б) Рассмотрим метаболические потребности медленно (со скоростью 1,2 м/с) гуляющей женщины массой 50 кг. Предположим, что при этой скорости она тратит дополнительно (по сравнению с положением стоя) 2,13 Дж/кг-м. Пусть работа и мощность, необходимые для движения в гору, равны 2,7 × увеличение потенциальной энергии, а при движении под гору требуется меньше энергии (чем при движении по горизонтали) на величину, равную 50% уменьшения потенциальной энергии. Найдите средние (общие) метаболические расходы (в ккал/мин) этой дамы, гуляющей с постоянной скоростью (1) по горизонтальной поверхности (2) при подъеме в гору с уклоном 10°; (3) при движении под гору с уклоном 10°; (4) когда половина пути идет в гору, а вторая половина — под гору с уклоном 10°, так что результирующее изменение высоты равно 0. (5) Сравните ответ, полученный в (4) с ответом, полученным в (1).
(в) Если вы хотите поддержать уровень метаболизма на одном и том же уровне, независимо от того, идете вы по горизонтальной поверхности, в гору или под гору (как описано в части (б)), оцените, насколько быстро вы должны идти в гору и под гору, если по горизонтальной поверхности вы идете со скоростью v.

6.59. Рассмотрим ускоряющегося спринтера, описанного в главе 3. Каков уровень метаболизма этого спринтера (в ккал/мин), если принять эффективность преобразования метаболической энергии в механическую равной 20%? Какое количество метаболической энергии потребит этот спринтер, пробежав стометровку?

6.60. (а) Определите уровни метаболизма и потребления кислорода мужчиной массой 75 кг на каждой ступени протокола Брюса.
(б) Сколько килокалорий будет сожжено на каждой ступени и за время выполнения всего протокола?

6.61. (а) Определите уровни метаболизма и потребления кислорода мужчиной массой 75 кг на каждой ступени протокола Нотона.

(б) Сколько килокалорий будет сожжено на каждой ступени и за время выполнения всего протокола?

6.62. Сравните уровни метаболизма, достигаемые на высших ступенях протоколов Брюса и Нотона.

6.63. (а) Предположим, что энергию, необходимую для обеспечения уровня основного обмена мужчины массой 70 кг в течение суток, использовали для того, чтобы увеличить его потенциальную энергию (энергию в поле силы тяжести) со 100% эффективностью. На какую высоту этот человек будет поднят?
(б) Насколько высоко (на сколько ступенек) поднимется человек из задачи (а) по лестнице, если он затратит энергию, равную его суточному основному обмену, при условии, что эффективность трансформации метаболической энергии в механическую равна 20%.

6.64. Два футболиста, массой 135 кг каждый, стоят друг против друга на расстоянии 2 метров. По команде, они начинают бежать по направлению друг к другу с ускорением $g/2$, сталкиваются и в течение следующих 5–10 секунд толкают друг друга, не сдвигаясь с места. Рассмотрим одного из этих игроков.
(а) Какую кинетическую энергию (в Дж) он приобрел до момента столкновения?
(б) Сколько метаболической энергии он затратил за всю игру, если эффективность преобразования метаболической энергии в кинетическую равна 10%, и в течение игры этот футболист имел 50 таких столкновений?
(в) Считается, что за одну игру футболист затрачивает 10000 ккал. Соответствует ли ответ, полученный вами в части (б) этому утверждению? И если нет, то почему?

6.65. В главе 7 описывается ситуация, когда человек пытается летать, делая махи руками (как крыльями). Предположим, что в начале каждого взмаха кинетическая энергия рук равна нулю, а в конце взмаха каждая ладонь движется со средней скоростью 20 м/с.
(а) Сколько килокалорий в минуту расходует человек массой 70 кг на такую попытку летать, если предположить, что человек делает три взмаха руками в секунду, а эффективность преобразования метаболической энергии в механическую равна 10%? (Для определения массы рук используйте антропометрические данные, приведенные в главе 1.)
(б) Трудно ли человеку продолжать такие бесполезные и глупые попытки взлететь в течение длительного времени? Почему?

6.66. Человек поднимает 15-килограммовую гирю с пола на высоту вытянутой руки (общая высота подъема 2 м). Сколько раз он должен выполнить такое уп-

ражнение, чтобы потерять 0,5 кг жира. Считайте, что эффективность преобразования метаболической энергии в механическую равна 25%.

6.67. Женщина массой 50 кг делает 10 подтягиваний на перекладине в минуту. При каждом подтягивании её центр масс поднимается на 0,5 м. Какую работу (в джоулях) она произведет в течение 5 минут и каковы за это время будут затраты метаболической энергии? (Предположите, что эффективность преобразования метаболической энергии в механическую равна 25%.)

6.68. Какую энергию нужно затратить, чтобы поднять человека массой 70 кг на высоту 1 м? Если предположить, что эффективность преобразования метаболической энергии в механическую равна 25%, сколько раз нужно осуществить такой подъем, чтобы сжечь калории, полученные при съедании одного «стандартного пончика» (280 ккал)?

6.69. После длительного бега вы идете неспешным шагом в течение 10 минут. Будет ли ваш уровень метаболизма таким же, как приведенный для ходьбы в таблице 6.21? Почему?

6.70. Во время получасовой пробежки вы тратили на 300 ккал/час больше энергии, чем уровень основного обмена. После пробежки вы отдыхивались в течение 5 минут. Оцените количество калорий, которые вы потратили в течение этого времени сверх уровня основного обмена. Существенна ли эта величина?

6.71. Кратковременные пиковые уровни метаболизма могут быть значительно больше, чем средние уровни, которые мы в состоянии поддерживать в течение длительных периодов времени. Давайте оценим пиковый метаболический уровень, который возникает, когда человек бросает мяч массой 1 кг на расстояние 60 м. Мяч бросают под углом 45° к горизонту, его скорость в момент отрыва от руки равна v (сопротивлением воздуха пренебречь).
(а) Покажите, что пиковая механическая мощность равна $P_{\text{мех}} = mv^2/t + mgv/(2^{1/2})$, где t — время, потребное для того, чтобы рука придала мячу необходимую начальную скорость. Ладонь при этом проходит расстояние s; примем $s = 1$ м.
(б) Используя данные величины, покажите, что пиковый уровень метаболизма равен примерно 14000 Вт и, таким образом, в 200 раз превосходит уровень основного обмена.

Факторы активности

6.72. Оцените средний суточный уровень метаболизма и фактор активности для домохозяйки, масса которой 50 кг. (Примите, что f = MET).

6.73. Вычислите ваш фактор активности f для типичного (обычного) дня. (Примите, что f = MET).

6.74. Студентка спит 6 часов в сутки; 11 часов она сидит (слушает лекции (при этом бодрствует!), ест, играет в компьютерные игры и т.д.), 0,5 часа умывается и одевается, 4,75 часа гуляет, 1 час стоит, 0,25 часа играет в баскетбол и 0,5 часа катается на велосипеде. Каков уровень метаболизма этой студентки и её уровень активности. (Предположим, что речь идет о 20-летней студентке массой 55 кг и что f = MET).

Прибавка и потеря веса

6.75. Определите, сколько стандартных пончиков должен съесть человек массой 70 кг после двух часов игры в баскетбол для того, чтобы запасенная в его организме метаболическая энергия была
(а) такой же, как и до игры в баскетбол;
(б) такой, какую он имел бы, если бы вместо игры в баскетбол 2 часа просидел.

6.76. Человек массой 68 кг ежедневно потребляет 2500 ккал, что позволяет ему поддерживать стабильный вес. Допустим, что этот человек решил съедать ежедневно 1 лишний кусок хлеба (100 ккал), и через некоторое время достиг нового стабильного веса.
(а) Каков новый стабильный вес этого человека, если считать, что уровень метаболизма пропорционален (1) $m^{3/4}$ или (2) m (m — масса тела).
(б) Для обеих зависимостей, приведенных в (а), оцените новый стабильный вес данного человека, если он будет ежедневно съедать на один кусок хлеба меньше, чем в исходном состоянии.
(в) Если этот человек хочет ежедневно съедать по одному лишнему куску хлеба, но чтобы его вес при этом не менялся, сколько времени ежедневно он должен бегать, чтобы компенсировать лишние калории?

6.77. Как люди набирают вес с возрастом? Возьмем для примера 30-летнего мужчину, рост которого 6 футов (1,83 м), масса 68 кг, а фактор активности $f = 1{,}5$? И предположим, что его основной обмен меняется по закону (6.30), то есть строго зависит от массы в степени 3/4. Предположим также, что общий уровень метаболизма этого мужчины равен основному обмену, умноженному на фактор активности. Найдите, как будет меняться вес этого человека в следующих случаях:
(а) Когда он достигнет 50-летнего возраста (при прежнем потреблении пищи, уровне активности и т.д.).

(б) Если в 30-летнем возрасте его уровень активности снизится с 1,5 до 1,4 (при прежнем потреблении пищи и т.д.).

(в) Если в возрасте 30 лет (f = 1,5) он увеличит потребление пищи на 1 кусок хлеба в день (100 ккал).
(г) Если будут иметь место все ситуации, описанные в (а) – (в) (то есть он станет 50-летним, снизит уровень активности до 1,4 и будет ежедневно съедать лишний кусок хлеба).
(д) Выясните, равна ли сумма отдельных изменений, полученных в пунктах (а)-(в) результату, полученному в (г).
(е) Если человек, описанный в вопросе (в), захочет ежедневно съедать лишний кусок хлеба, но не допустить при этом увеличения своего веса, то сколько времени ежедневно он должен бегать, чтобы компенсировать лишние калории? Во всех случаях считайте, что конституция этого человека остается неизменной.

6.78. Предположим, что в течение недели вы ежедневно расходуете на 1000 ккал больше энергии, чем потребляете её с пищей. На сколько килограммов (или граммов) уменьшится ваша масса за эту неделю? Считайте, что недостаточное поступление калорий вы компенсируете за счет запасенного жира, в каждом грамме которого содержится 9 ккал энергии. (Будете ли вы помимо жира терять еще какие-нибудь вещества, например, воду? К какой потере веса могут привести эти сопутствующие потери?)

6.79. Предположим, что 5 фунтов (2,3 кг) жира заместили 5 фунтами мышечной массы. К каким дальнейшим потерям жира, происходящим за счет увеличения уровня метаболизма, приведет такая замена?

6.80. Чему равна масса (в кг) и вес (в ньютонах) полусферы человеческой ткани, (средняя плотность которой 0,9 г/см^3) диаметром 0,4 м. (Это одна из моделей прибавки веса беременной женщиной (за исключением той прибавки, которая связана с задержкой воды) или модель прибавки веса, связанной с относительно небольшим «пивным животом».)

6.81. Изменение массы тела на 1 кг связано с изменением количества запасенной в организме метаболической энергии на 3500 ккал. Это значит, что при окислении одного килограмма «комплексного» энергетического топлива (включающего и жиры, и углеводы) высвобождается примерно 3500 ккал химической энергии. Согласно частной теории относительности, энергия связана с массой соотношением $E = mc^2$. Сколько энергии (в килокалориях) содержит один килограмм вещества? Во сколько раз эта энергия больше соответствующей химической энергии?

6.82. Концентрация ионов натрия в организме зависит от потребления поваренной соли и от эффективности работы системы регуляции. В норме организм

поддерживает концентрацию ионов натрия во внутриклеточной жидкости (примерно 5 литров) на уровне 10 мМ, а во внеклеточной жидкости (в частности, в плазме крови, объем которой 2,5 л) — на уровне 145 мМ. Предположим, что вы съели пакетик картофельных чипсов, в которых содержится 2 г натрия (в виде ионов натрия), и давайте допустим, что в течение некоторого времени вся эта соль останется в организме, конкретно, в этих двух жидкостях. Далее, для того, чтобы поддержать неизменной исходную концентрацию натрия, вы выпиваете (и удерживаете в организме) некоторое количество воды, которая позволяет вам поддержать концентрацию ионов натрия на исходном уровне. Какова будет ваша прибавка в весе, если предположить, что все «съеденные с чипсами» ионы натрия и вся выпитая потом вода (а) локализуются во внутриклеточной жидкости; (б) сосредоточатся во внеклеточной жидкости и (в) распределятся между внутриклеточной и внеклеточной жидкостью так, чтобы отношение их объемов не изменилось. (Рекомендуемое ежедневное потребление натрия составляет порядка 2,5 г.)

6.83. Решите задачу 6.82 в предположении, что вы съели большой пакет претцельсов (сухих кренделькoв, посыпанных солью), в котором содержится 8 г поваренной соли.

Потери тепла организмом

6.84. В формуле (6.44) при температуре стен и воздуха в комнате, равной 24 °С, наблюдается дефицит излучения в 116 Вт. Каким будет дефицит при температуре стен, равной 0°С?

6.85. Представим себе человека, находящегося в космическом пространстве. Он излучает тепловую энергию, количество которой зависит от температуры поверхности тела, и получат тепловое излучение от окружающих его черных тел, имеющих температуру 3 К. Сколько времени пройдет до тех пор, когда температура человека уменьшится до 5 К? (Всеми остальными источниками генерации и потери тепла пренебречь и, естественно, не обращайте внимания на тот факт, что человек в таких условиях выжить не может. Считайте, что перенос тепла внутри тела происходит очень быстро.)

6.86. Представим себе голого человека, сидящего в жаркий день на пляже во Флориде [300]. Поток солнечной энергии в видимой части спектра поглощается этим человеком со скоростью 30 ккал/час или 34,9 Вт. Температура воздуха равна 30 °С, а температура кожи — 32 °С. Площадь поверхности тела, подвергающаяся действию солнечных лучей, равна 0,9 м^2. (Считайте, что эта же площадь поглощает солнечное излучение и обеспечивает конвективные потери тепла. Разумно ли такое предположение?)

(а) Найдите результирующий приток или потерю теплового излучения за один час. (Воспользуйтесь формулой (6.51) и считайте, что коэффициент излучения равен 1.)
(б) Вычислите, чему равны конвективные потери энергии за один час, если на пляже дует ветер со скоростью 4 м/с. (Воспользуйтесь формулами (6.61) и (6.63).)
(в) Пусть индивидуальный уровень метаболизма данного человека равен 80 ккал/час (93 Вт), а потери тепла с дыханием составляют 10 ккал/час (11,6 Вт). Вычислите, какое количество тепла этот человек должен отдавать путем испарения для того, чтобы поддержать внутреннюю температуру тела неизменной.

6.87. Как различаются результаты, полученные по формулам (6.62) и (6.63), в диапазоне скоростей, в котором последняя формула верна?

6.88. Участвующая в гонке велосипедистка производит каждый час дополнительные (сверх нормального уровня) 1300 ккал тепла. Если считать, что все это дополнительное тепло отдается путем потоотделения с последующим испарением, оцените, сколько литров воды спортсменка должна выпивать каждый час, чтобы поддержать неизменным водный баланс.

6.89. Что происходит, когда температура воздуха в комнате превосходит температуру тела?

6.90. При непрямой калориметрии измеряют скорость потребления кислорода и скорость образования углекислого газа в организме во время его физической активности.
(а) Опишите, как, зная объем вдыхаемого воздуха в единицу времени и фракции кислорода и углекислого газа во вдыхаемом и выдыхаемом воздухе, определить уровень метаболизма.
(б) Пусть минутный объем дыхания субъекта равен 100 л/мин, содержание кислорода во вдыхаемом воздухе 21%, а в выдыхаемом — 16%. Покажите, что скорость потребления кислорода равна 5 л/мин.
(в) Чему равен уровень метаболизма этого испытуемого?

6.91. Сравните теплопроводность материалов, приведенных в таблице 6.37 с теплопроводностью различных частей тела.

6.92. Используя таблицу 6.37, объясните, почему при холодной погоде плохо использовать одежду, сделанную из алюминиевой фольги, очень хорошо использовать одежду из хлопчатобумажной ткани и просто отлично надевать на себя несколько слоев одежды, разделенных воздухом.

6.93. Насколько толстой должна быть одежда, которую вы одеваете в холодный день? В качестве модели человека возьмите цилиндр высотой 1,65 м и диаметром 0,234 м. Предположите, что потеря тепла равна 1500 ккал/сутки и вся теплоотдача идет с боковой поверхности цилиндра (не с его оснований). Температура кожи 34 °С, а температура окружающего воздуха — 0 °С. Данные по теплоизоляции возьмите из таблицы 6.44 и считайте, что это единственная имеющая значение форма изоляции. Используйте уравнение для потока тепла между плоскими поверхностями (6.72).

6.94. Радиальный поток тепла в цилиндре радиуса r может быть оценен, если в модели, состоящей из последовательности плоских объектов, заменить Δx на $r\ln(1 + \Delta r/r)$. Как такая замена скажется на результате задачи 6.93?

6.95. (а) Вы стоите босиком на льду. Температура поверхности льда 0°С, а температура, а температура кожи ваших стоп (на глубине 5 мм вглубь тела) равна 34 °С. Площадь контакта каждой стопы со льдом равна 0,02 м^2, а коэффициент теплопроводности равен 0,3 Вт/м-°С. Сколько энергии (в килокалориях) вы теряете за один час такого стояния?
(б) Для того, чтобы поддержать неизменной внутреннюю температуру тела, вы должны компенсировать эти потери энергии. Сколько граммов запасенного в организме жира вы должны сжигать каждый час, чтобы поддерживать внутреннюю температуру постоянной (считайте эффективность использования метаболической энергии равной 100%).
(в) Сколько стандартных пончиков вы должны съедать каждый час, чтобы компенсировать потери тепловой энергии, отдаваемой через ваши стопы льду? (Вновь считайте, что эффективность преобразования метаболической энергии в тепло равна 100%.)
(г) Одна спичка, сгорая полностью, выделяет 1 кДж энергии. В предположении, что тепловая энергия сгоревшей спички полностью переходит вашему организму, оцените, сколько спичек нужно сжечь за 1 час, чтобы скомпенсировать потери энергии, определяемые «стоянием босиком на льду»?

6.96. Предположим, что вы стоите босиком на льду. Может ли кровь, притекающая к вашим ступням, обеспечить достаточное поступление тепла, чтобы компенсировать кондуктивную теплопотерю, равную 20 Вт. Считайте, что притекающая кровь имеет температуру 36 °С, а оттекающая — 32 °С (так, что температура стоп равна 34 °С), а удельная теплоемкость крови равна 1 кал/г · °С. Количество крови, притекающей к ступням, оценивается по формуле $A = \rho Au$, где $\rho = 1{,}06$ г/см^3 — плотность крови, A — площадь поперечного сечения приносящей артерии, которую мы моделируем цилиндрической трубкой радиусом 2 мм, а u — средняя линейная скорость течения крови, которую можно считать равной 35 см/с.

6.97. Предположим, что внутренняя температура вашего тела линейно уменьшается от 38 °С в голове до 31 °С в ступнях (dT/dx — постоянная величина). Ваш рост 1,8 м, масса 80 кг, площадь поперечного сечения тела может быть оценена из данных, приведенных в главе 1, а средний коэффициент теплопроводности в вашем теле равен 0,3 Вт/м-°С. Оцените тепловой поток внутри вашего тела.

6.98. В качестве модели человека возьмем прямой круговой цилиндр. В каком случае человек будет быстрее отдавать тепло: (1) если вся боковая поверхность цилиндра имеет температуру 34^0С или (2) если половина боковой поверхности нагрета до 36^0С, а другая половина — до 32^0С. Предположите, что потери энергии обусловлены:
(а) только излучением;
(б) только кондукцией.

6.99. Используйте формулу (6.64) для того, чтобы выразить охлаждающий фактор ветра в метрических единицах, то есть используя температуру в °С, а скорость в м/с.

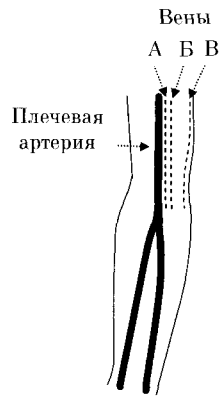


Рис. 6.25. Возврат крови в правой руке по трем гипотетическим венам, обозначенным А, Б и В

6.100. Используйте формулу (6.64) для того, чтобы выразить охлаждающий фактор ветра в английских единицах, то есть используя температуру в °F, а скорость в милях в час.

6.101. Какая из трех вен, изображенных на рис. 6.25 обеспечивает:
(а) относительно низкие потери тепла во внешнюю среду, обусловленные тепловым проведением (кондукцией);
(б) обусловленную кондукцией высокую теплоотдачу во внешнюю среду;
(в) низкую теплоотдачу, обусловленную противотоком.

6.102. (задача повышенной сложности) В артерии и вене, расположенных достаточно близко для того, чтобы создать противоточный теплообмен (как на рис. 6.16 и 6.17), определим профиль температуры: $T_a(x)$ в артерии и $T_v(x)$ в вене. Для этого используем модель, приведенную на рис. 6.26. Артерия и вена расположены настолько близко друг к другу, что между ними может происходить быстрая теплопередача. Для простоты будем считать, что оба сосуда одинаковы и имеют равные площади поперечного сечения A. Кровь в них течет с одинаковой скоростью v в направлениях x в артерии и $-x$ в вене. Удельная теплоемкость крови c и плотность ρ.

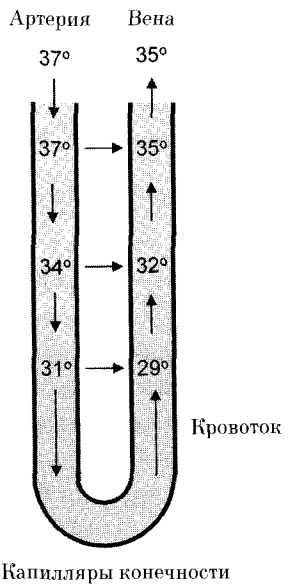


Рис. 6.26. Модель противоточного теплообмена между артерией и веной. Тепло в артерии переходит либо из области I в область II благодаря конвективному переносу, либо из артерии переходит в область III благодаря кондукции. (Основано на [325])

(а) Объясните, почему из соображений сохранения энергии следует, что передача тепла от более нагретой артерии к более холодной вене (из области I в область III на рис. 6.26) равна потере тепловой энергии, обусловленной конвективным переносом в артерии (из области I в область II) и также равна увеличению тепловой энергии, связанной с конвективным переносом из области IY в область III. (Ясно, что при движении в направлении $+x$ кровь становится холоднее, а при движении в направлении $-x$ — теплее.)

(б) Пусть расстояние между сосудами равно d, площадь контакта между сосудами wdx, где w — ширина площади контакта на длине dx, а коэффициент тепло-

проводности равен K. Покажите, что скорость кондуктивной теплопередачи от артерии к вене дается формулой

$$R_{conduction} = \frac{Ka}{d}\left(T_a(x) - T_v(x)\right). \tag{6.80}$$

(в) Покажите, что потери тепловой энергии, связанные с конвективным переносом крови по артерии определяются формулой

$$R_{\text{convection}} = -c\rho Av\frac{dT_a(x)}{dx}. \tag{6.81}$$

(г) Приравнивая правые части (6.80) и (6.81), получим

$$\frac{dT_a(x)}{dx} = \frac{Kw}{c\rho Avd}\left(T_a(x) - T_v(x)\right). \tag{6.82}$$

и аналогичное соотношение справедливо для вены

$$\frac{dT_v(x)}{dx} = \frac{Kw}{c\rho Avd}\left(T_a(x) - T_v(x)\right). \tag{6.83}$$

(е) Решите два последних уравнения для того, чтобы показать, что разница температур между артериальной и венозной кровью одна и та же при любом значении x и что температура и в артерии и в вене линейно связана с координатой x:

$$T_a(x) = T_a(0) - \frac{Kw}{c\rho Avd}\Delta Tx \tag{6.84}$$

и

$$T_v(x) = T_v(0) - \frac{Kw}{c\rho Avd}\Delta Tx. \tag{6.85}$$

где $\Delta T = T_a(0) - T_v(0)$.

6.103. Пусть уровень метаболизма некоего субъекта равен 2200 ккал, и вся эта энергия переходит в тепло. Предположив, что 21% потерь тепла происходит благодаря испарению (с поверхности тела и через легкие), оцените, сколько воды (в литрах) теряет этот человек ежедневно в процессе испарения.

6.104. Выведите формулу (6.70).

6.105. При выводе уравнения (6.70) пренебрегают каким-либо нагреванием или охлаждением водяного пара. Является ли такое приближение разумным? Почему?

ГЛАВА 7

ДАВЛЕНИЕ И ПОТОК ЖИДКОСТИ В ОРГАНИЗМЕ; ТЕЧЕНИЕ ЖИДКОСТЕЙ И ГАЗОВ

В двух следующих главах мы рассмотрим течение в организме двух текучих сред: течение крови в сердце и в сосудах кровеносной системы и течение воздуха в дыхательной системе. (Естественно, воздух это не жидкость, а газ, но законы его движения в трахеобронхиальном дереве сходны с законами, описывающими движение крови в сосудах. Поэтому газ вполне можно считать текучей средой.) Конечно, течение жидкости в других системах организма также имеет большое значение (например, течение мочи в системе выделения). Направленный поток вещества в организме, в основном, осуществляется благодаря специальным системам сосудов. Однако направленный транспорт наблюдается и в микротубулах, благодаря таким белкам как кинезин и динеин (см. главу 5). Ненаправленное движение осуществляется за счет диффузии. Диффузия, однако, также обеспечивает эффективный транспорт веществ, но лишь на относительно короткие расстояния (порядка 100 мкм), и транспорт этот довольно медленный. Быстрый транспорт на «дальние расстояния» обеспечивается лишь специальными транспортными системами трубок.

В этой главе мы обсудим понятие давления, создаваемого жидкостями в различных частях тела. Например, можно говорить о давлении стекловидного тела в глазном яблоке. Функции этой жидкости различны, но давление стекловидного тела позволяет поддерживать форму глазного яблока. Поскольку давление представляет собой силу, действующую на поверхность единичной площади, оно в чем-то аналогично напряжению, которое мы рассматривали в главе 4, например, напряжению в длинных костях ног, развиваемому при ходьбе. Различие состоит в том, что давление в жидкости является гидростатическим, и сила, действующая на единицу поверхности, одинакова по всем направлениям. Напряжение же, возникающее в твердом теле, напротив, анизотропно. В этой главе мы рассмотрим физические основы связи давления и потока жидкости, а также поток частиц, обусловленный диффузией. Мы также исследуем, как происходит движение человека в жидкости (например, во время плавания) и обсудим вопрос, почему люди не могут летать.

7.1. ХАРАКТЕРИСТИКИ ДАВЛЕНИЯ В ОРГАНИЗМЕ

7.1.1. Определения и единицы измерения

Давление столба жидкости определяется формулой (2.48) $P = \rho gh$, где ρ — плотность жидкости, g — ускорение свободного падения и h — высота столба жидкости. Плотность ρ ртути равна 13,6 г/см^3, а плотность воды при температуре 4 °С равна 1,00 г/см^3. Плотность цельной крови несколько выше плотности воды и при температуре 37 °С составляет 1,06 г/см^3. Единицы, в которых измеряется давление, даны в таблице 2.6.

До настоящего времени мы говорили только об *абсолютном давлении*, $P_{абс}$, которое представляет собой полную силу, действующую на поверхность единичной площади. При изучении организма человека чаще пользуются *относительным давлением*, $P_{отн}$, которое представляет собой давление, измеренное относительно некоторого стандарта, в качестве которого обычно используют атмосферное давление. Таким образом, $P_{отн} = P_{абс} - 1$ атм. Этот подход весьма удобен, поскольку именно разность давлений, действующих на некоторую площадку, отражает истинную силу, действующую на эту площадку. Когда мы говорим о давлении крови в сосудах или о давлении воздуха в легких, мы фактически используем понятие относительного давления, так как указываем эти величины относительно местного атмосферного давления. Например, в процессе дыхания давление в легких во время вдоха ниже атмосферного (то есть давления воздуха вне тела) и, следовательно, относительное давление (или, говорят, просто давление в легких) отрицательно. Типичные значения давления в разных отделах тела даны в таблице 7.1.

7.1.2. Измерение давления

Один из способов непосредственного измерения давления состоит в использовании манометра (рис. 7.1). Измеряемое давление P равно сумме давления, создаваемого столбом жидкости, и давления над столбом (референтного давления $P_{реф}$):

$$P = P_{реф} + \rho gh. \qquad (7.1)$$

Наиболее распространенный способ измерения артериального давления у человека состоит в использовании *сфигмоманометра*. Сфигмоманометр — это прибор, состоящий из раздуваемой манжеты, груши, предназначенной для нагнетания воздуха в манжету, и измерителя давления в манжете (рис. 7.2). Растяжимая манжета надевается на руку несколько выше локтя, там, где проходит плечевая артерия. Чувствительная мембрана фонендоскопа помещается над артерией в локтевом сгибе, что позволяет выслушивать звуки, возникающие при течении крови. Если в манжету воздух не закачан (относительное давление в манжете равно нулю), в артерии течет нормальный кровоток, а звуки в локтевом сгибе не

выслушиваются. Далее, в манжету накачивают воздух, повышая в ней давление так, чтобы пережать плечевую артерию и, таким образом, добиться прекращения в ней кровотока. После этого, давление в манжете начинают медленно уменьшать, стравливая из нее воздух через регулируемый клапан, расположенный на груше. В какой-то момент в локтевом сгибе начинают выслушиваться отчетливые звуки (пульсовые удары), которые при дальнейшем уменьшении давления в манжете становятся глуше и, наконец, исчезают.

Таблица 7.1. Типичные значения (относительного) давления в организме. (Давления даны в мм рт. ст. Использованы данные из работы [345]).

Артериальное давление	
Максимальное (систолическое)	100–140
Минимальное (диастолическое)	60–90
Давление крови в капиллярах	
На артериальном конце	30
На венозном конце	10
Венозное давление	
В среднем	3–7
В крупных венах	<1
Давление в среднем ухе	
Нормальное	< 1
Вызывающее разрыв барабанной перепонки	120
Давление в глазу	
Нормальное давление в жидкости	20 (13–23)
Порог развития глаукомы	21–30
Давление спинномозговой жидкости	
В мозге, в положении лежа	5–12
Давление в желудочно-кишечном тракте	10–12
Скелет	
Длинные кости ноги в положении стоя	7600 (10 атм)
Давление в мочевом пузыре	
В опорожненном состоянии	15–30 (20–40 см H_2O)
Кратковременное повышение до	120 (150 см H_2O)
Внутрилегочное давление	
Между легкими и грудной клеткой	–10

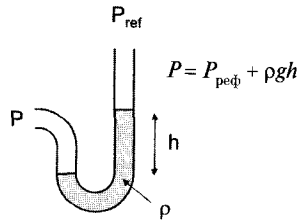


Рис. 7.1. Манометр

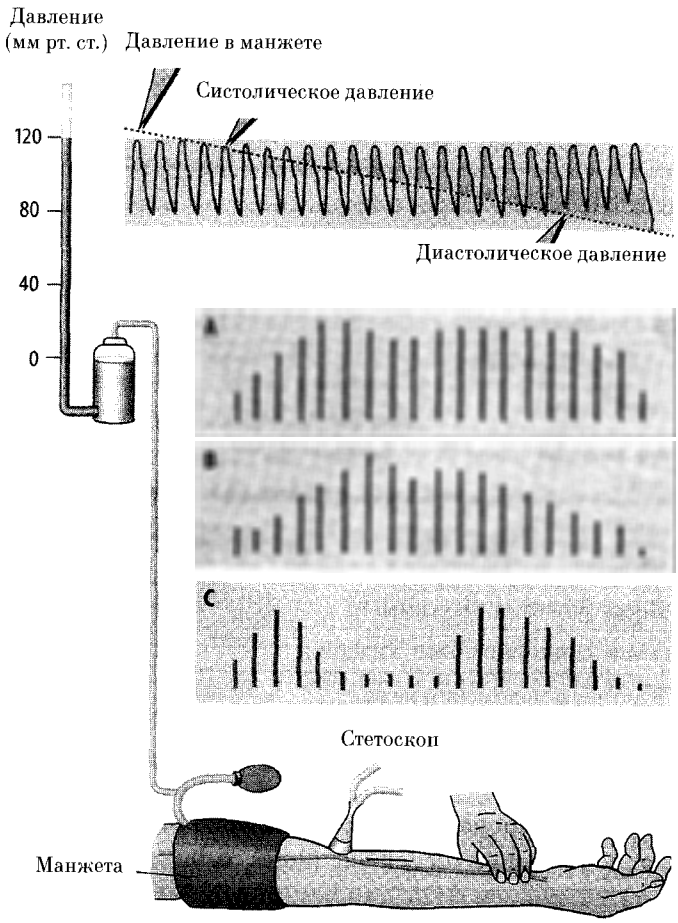


Рис. 7.2. Измерение артериального давления с помощью сфигмоманометра. Выслушивание (*аускультация*) в локтевом сгибе тонов Короткова, обусловленных турбулентностью тока крови (A–C). (Из [364])

Чтобы понять, когда возникают эти звуки, каковы их происхождение и значение, мы должны разобраться в том, как меняется во времени давление в крупных артериях. (Подробно этот вопрос будет рассмотрен в главе 8.) В течение каждого сердечного цикла (длительность которого равна примерно 1 секунде) давление крови в основных артериях, к которым относится и плечевая артерия, изменяется от уровня систолического давления (примерно 120 мм рт. ст.) до уровня диастолического давления (примерно 80 мм рт. ст.), как это показано на рисунке 7.3.

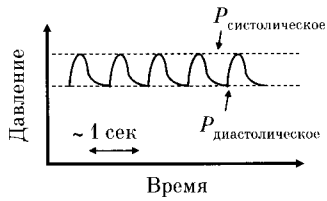


Рис. 7.3. Изменение во времени давления крови, изгоняемой из левого желудочка в артерии большого круга кровообращения. Горизонтальные штриховые линии показывают уровни систолического и диастолического давления

Если давление в манжете превышает величину систолического давления, то кровоток в сосудах, расположенных ниже манжеты, отсутствует (плечевая артерия полностью пережата), и в локтевом сгибе не выслушиваются никакие звуки. Когда давление в манжете снижается ниже систолического давления, в нижележащих сосудах появляется прерывистый ток крови: в течение той части сердечного цикла, когда давление в манжете выше артериального давления, кровотока в нижележащих сосудах нет, а в течение той части цикла, когда артериальное давление превышает давление в манжете, в нижележащих сосудах появляется кровоток. Этот кровоток турбулентный, а турбулентное течение крови сопровождается появлением звуков в сосудах, проходящих локтевом сгибе. Эти звуки называются *тонами Короткова* или К-звуками и могут быть услышаны с помощью стетоскопа. По мере уменьшения давления в манжете, тоны Короткова становятся сначала громче, а затем глуше. Когда давление в манжете становится ниже диастолического давления и само наличие манжеты более не мешает течению крови, турбулентность течения пропадает, и тоны Короткова более не выслушиваются. Таким образом, появление тонов Короткова соответствует систолическому давлению, а их исчезновение — диастолическому давлению. (Этот *аускультативный* метод определения артериального давления был введен русским военным врачом Николаем Сергеевичем Коротковым [362], который более столетия назад осознал, что дистально от частично пережатой артерии должны возникать звуки, позволяющие определить систолическое и диастолическое давление [349].)

7.2. ФИЗИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ДАВЛЕНИЯ И ТЕЧЕНИЯ ЖИДКОСТЕЙ

В этом разделе мы дадим обзор основ механики жидкостей. Некоторые из вопросов будут разобраны подробно, а наиболее сложные результаты будут выведены, в то время как другие положения будут только сформулированы. Представленные в этой главе результаты будут использованы в последующих главах.

Течение как газа, так и жидкости, имеет важное значение для функционирования организма. Мы будем считать все газы идеальными, подчиняющимися закону

$$P = nRT, \tag{7.2}$$

где P — давление газа, n — его плотность (число частиц в единице объема), R — универсальная газовая постоянная (= 8.31 Дж/моль-К), а T — абсолютная температура (в К). Плотность газа $n = N/V$, где N — общее число молекул, содержащихся в объеме V. Универсальная газовая постоянная $R = N_A k_B$, где N_A — число Авогадро, равное $6{,}02 \times 10^{23}$, а k_B — постоянная Больцмана, равная $1{,}381 \times 10^{-23}$ Дж/К.

Одним из основополагающих принципов является *закон Паскаля,* согласно которому, давление, приложенное к газу или жидкости, передается по всем направлениям без изменений. Помимо этого, весьма важным является *закон Архимеда,* в соответствии с которым на тело, погруженное в жидкость или в газ, действует выталкивающая сила, направленная вертикально вверх и равная весу вытесненной этим телом жидкости (или газа). Еще одно важное соотношение — *закон Лапласа,* — устанавливающий связь между разностью давлений, действующих на стенку тонкостенной цилиндрической трубки или сферы, и натяжением этой стенки. Наконец, для анализа физики сосудистой системы, нам также необходимо будет уяснить свойства текущей жидкости.

7.2.1. Закон Лапласа

Пусть на стенку кровеносного сосуда изнутри действует давление P, а извне — давление $P_{внеш}$, причем внешнее давление меньше давления, действующего изнутри на величину $\Delta P = P - P_{внеш}$. *Каким должно быть натяжение стенки сосуда для того, чтобы при такой разности давлений, действующих изнутри и извне, сосуд находился в состоянии равновесия?* Ответ на этот вопрос дает *закон Лапласа* для полого цилиндра. Мы сейчас выведем этот закон, а использовать его будем в главе 8.

Рассмотрим трубку радиуса R и длины L. На рисунке 7.4, а показана часть этой трубки (поперечное сечение с вырезанным в нем сектором) с углом $\theta \ll 1$.

Действующая изнутри наружу растягивающая сила (на рисунке она направлена вверх) равна произведению избыточного давления ΔP на площадь, равную $(R\theta)L$. Окружное натяжение T равно силе, приходящейся на единицу длины окружности. (Обратите внимание на то, что здесь термин «натяжение» имеет другое значение, чем в предыдущих главах, где натяжение обозначало силу, прикладываемую к объекту для того, чтобы передвинуть его.) Это натяжение стенки измеряется, как сила, деленная на длину, или как энергия, деленная на площадь поперечного сечения стенки. Мы также можем ввести понятие *напряжения* в стенке (окружное напряжение) $\sigma = T/w$, где T — натяжение, а w — толщина стенки цилиндра (считаем, что $w \ll R$). Горизонтальные (направленные влево и вправо) составляющие натяжения T взаимно уничтожаются, а вертикальная (радиальная) составляющая натяжения равна $T\sin(\theta/2) \approx T(\theta/2)$ (при условии, что угол θ мал). При статическом равновесии стенки, сумма этих двух радиальных составляющих натяжения T, умноженная на L, должна быть равна силе, растягивающей стенку изнутри:

$$\Delta P(R\theta)\,L = 2\,T(\theta/2)\,L. \tag{7.3}$$

Таким образом,

$$\Delta P = T/R \quad \text{или} \quad T = R(\Delta P). \tag{7.4}$$

Здесь нами был использован дифференциальный метод. Мы можем воспользоваться и другим методом, основанном на уравнивании сил, действующих на половинку цилиндра, как это показано на рисунке 7.4, *г*. Суммарная сила, действующая вниз, равна площади стенки этой половинки цилиндра $2wL$, умноженной на напряжение в стенке σ, то есть $2wL\sigma$. Суммарная сила, действующая вверх, равна площади поперечного сечения $2RL$, умноженной на разность давлений ΔP или $2RL\Delta P$. В равновесии эти силы должны быть равны:

$$2RL\ \Delta P = 2\mathrm{w}L\sigma, \tag{7.5}$$

$$\Delta P = \mathrm{w}\sigma/R = T/R, \tag{7.6}$$

что совпадает с формулой (7.4). (Из рис. 7.4, *г* видно, что суммарная сила, направленная вверх, представляет собой интеграл от направленных вверх составляющих силы $\Delta P\cos\theta$, умноженных на элемент площади $RLd\theta$ в пределах интегрирования от -90° до 90°, или

$$(\Delta P)\,RL\int_{-90^\circ}^{90^\circ}\cos\theta d\theta = (\Delta P)\,RL\left(\sin\left(90^\circ\right) - \sin\left(-90^\circ\right)\right) = 2(\Delta P)\,RL\,, \tag{7.7}$$

что дает тот же результат $2RL\Delta P$.)

Закон Лапласа также важен для сферических конструкций, таких как мыльные пузыри или легочные альвеолы. Для сферы радиуса R и толщиной стенки w мы можем уравновесить силы, действующие на полусферу. Суммарная сила,

направленная вниз, равна площади стенки $2\pi Rw$, умноженной на напряжение σ, или $2\pi Rw\sigma$. Суммарная сила, направленная вверх, равна произведению площади поперечного сечения πR^2 на разность давлений ΔP, или $\pi R^2 \Delta P$. Уравнивая эти две силы, получим

$$\pi R^2 (\Delta P) = 2\pi Rw\sigma\,, \tag{7.8}$$

$$\Delta P = 2w\sigma / R = 2T/R. \tag{7.9}$$

Это закон Лапласа для сферы; мы используем его в главе 9. (Более обстоятельно эта формула выведена в задаче 7.12).

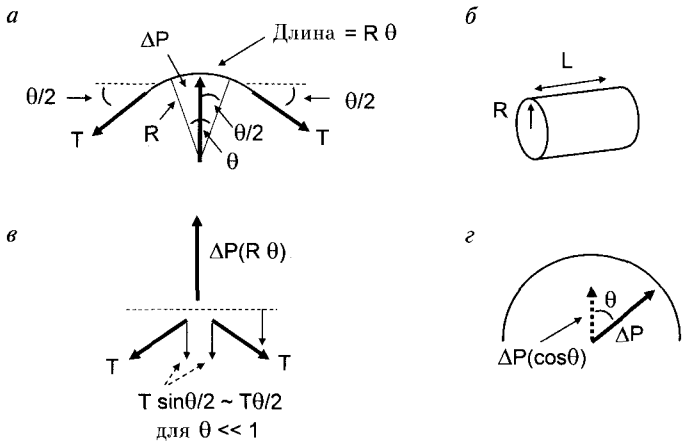


Рис. 7.4. Вывод закона Лапласа (*а*) для цилиндра (*б*) радиуса R и длины L. Диаграмма сил (*в*) и иллюстрация к выводу закона Лапласа, основанному на анализе давлений, действующих на половинку цилиндра (*г*)

Для любого сфероида, имеющего два различных радиуса кривизны, R_1 и R_2, формулы (7.4) и (7.9) могут быть записаны в общем виде, как

$$\Delta P = T/R_1 + T/R_2, \tag{7.10}$$

Для цилиндра, у которого $R_1 = R$, а $R_2 = \infty$, формула (7.10) сведется к формуле (7.4), а для сферы, у которой $R_1 = R$ и $R_2 = R$, эта формула даст формулу (7.9).

Примененный нами метод уравнивания сил позволяет установить прямую связь между величиной поверхностного натяжения и единицами, в которых оно измеряется: сила, деленная на длину, или энергия, деленная на площадь. Это весьма разумно, поскольку поверхностное натяжение есть энергетическая «цена» создания поверхности единичной площади. Характерные значения поверхностного натяжения для различных жидкостей даны в таблице 7.2.

Таблица 7.2. Поверхностное натяжение (γ) для некоторых жидкостей. (Использованы данные из [351, 358, 363]).

Жидкость	T (°C)	γ (10^{-4} Н/м)
Вода	0	7,56
	20	7,28
	60	6,62
	100	5,89
Цельная кровь	20	5,5–6,1
Плазма крови	20	5,0–5,6
Легочный сурфактант	20	0,1
Спинномозговая жидкость	20	6,0–6,3
Слюна	20	1,5–2,1
Бензол	20	2,89
Ртуть	20	46,4

7.2.2. Движение жидкости

Движение жидкости можно характеризовать пятью характеристиками:

1. Течение жидкости может быть *ламинарным* (*стационарным* или *нестационарным*) или *турбулентным*. При ламинарном течении частицы жидкости движутся по плавным траекториям (линиям тока), тогда как при турбулентном течении, напротив, движение жидкости характеризуется локальными возмущениями. Разделить ламинарное и турбулентное течения можно, воспользовавшись таким оценочным параметром, как число Рейнольдса *Re*. Число Рейнольдса это безразмерная величина, представляющая собой отношение силы инерции ($\rho u^2/2$; мы здесь будем использовать величину ρu^2) к силе вязкого трения ($\rho\eta u/d$), где ρ — плотность жидкости, u — средняя линейная скорость течения, d — диаметр трубки и η — *динамическая вязкость* жидкости, понятие о которой будет дано несколько позже. Таким образом, число Рейнольдса

$$Re = (\rho u^2)/(\rho\eta u/d) = \rho ud/\eta = ud/\nu, \qquad (7.11)$$

где $\nu = \eta/\rho$ — *кинематическая вязкость*.

Хотя это разделение довольно условно, но обычно считают, что течение жидкости в жесткой трубке с числом Рейнольдса $Re < 2000$ является ламинарным, а $Re > 2000$ характерно для турбулентного течения. Диапазон чисел Рейнольдса от 1200 до 2500 иногда называют переходной областью; характеристики течения в этом диапазоне зависят от свойств трубки. На рисунке 7.5 показаны

примеры ламинарного и турбулентного течений, а также течение в переходной области от ламинарного к турбулентному.

2. Текущая среда может быть *сжимаемой* или *несжимаемой*. Газы, например воздух, обладают высокой сжимаемостью. Жидкости очень мало сжимаемы и часто их приближенно считают совершенно несжимаемыми.
3. Течение может быть *вязким* или *невязким*. Жидкости всегда обладают вязкостью (за исключением состояния сверхтекучести), однако, в некоторых задачах вязкостью жидкости можно в первом приближении пренебрегать, считая жидкость невязкой.
4. Течение может быть *вихревым* или *безвихревым*. Мы в дальнейшем будем иметь дело только с безвихревым течением.
5. Течение может быть *стационарным* (не изменяющимся во времени) или *пульсирующим* (с пульсовыми изменениями скорости). Так, кровоток в сосудистом русле пульсирующий, однако в простых моделях его часто рассматривают, как стационарный. В моделях, используемых в главе 8, мы рассматривать как стационарный, так и пульсирующий нестационарный потоки.

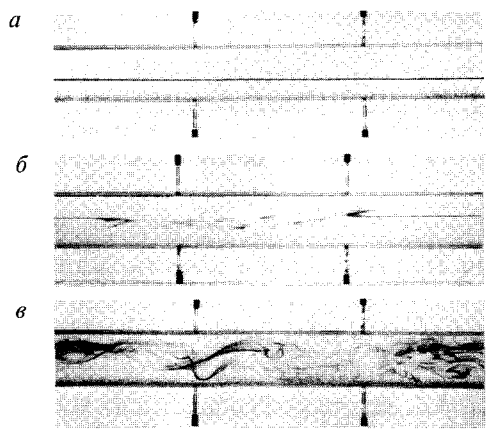


Рис. 7.5. Движение полоски красителя в прямой трубке, характерное для (*а*) ламинарного стационарного течения при низких значениях *Re*, (*б*) — появление очагов турбулентности при значениях Re, несколько превосходящих критический уровень (переходная зона) и (*в*) — полностью развившееся турбулентное течение с хаотичным движением красителя в потоке, наблюдающееся при высоких числах Рейнольдса. (Из работы [346]. Используется с разрешения Oxford University Press)

7.2.3. Уравнение неразрывности

Уравнение неразрывности является отражением закона сохранения массы при течении жидкости. Рассмотрим рисунок 7.6, на котором изображено течение жидкости, имеющей плотность ρ, со скоростью u по трубе, пло-

щадь поперечного сечения которой A. Очевидно, что величина ρAu не меняется при изменениях площади поперечного сечения. Действительно, скорость u есть расстояние, на которое переместится некий объем жидкости за единицу времени. Тогда Au есть объем жидкости, который протечет через сечение A за единицу времени, а ρAu — масса протекшей через это сечение жидкости. Если учесть, что в стационарном состоянии за единицу времени через сечения 1 и 2 протечет одно и то же количество (масса) жидкости, можно записать

$$\rho_1 A_1 u_1 = \rho_2 A_2 u_2. \tag{7.12}$$

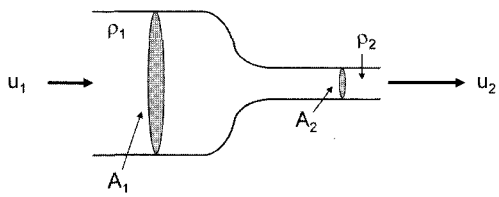


Рис.7.6. Непрерывность потока при изменениях площади поперечного сечения трубки

Если жидкость несжимаема, то есть ее плотность не меняется при изменениях давления (ρ = const по всей длине трубки), то из (7.12) следует, что объемный расход жидкости Q (равный произведению площади поперечного сечения трубки на среднюю скорость жидкости в данном сечении) неизменен. $Q_1 = A_1 u_1$, $Q_2 = A_2 u_2$. Таким образом, уравнение неразрывности можно выразить следующим образом: $Q = Q_1 = Q_2$ или

$$Q = A_1 u_1 = A_2 u_2. \tag{7.13}$$

7.2.4. Уравнение Бернулли

Принцип (или уравнение) Бернулли связывает среднюю скорость течения u, давление P и высоту подъема несжимаемой невязкой жидкости при ламинарном течении (рис. 7.7). Для любых двух точек 1 и 2 можно записать

$$P_1 + \rho u_1^2/2 + \rho g y_1 = P_2 + \rho u_2^2/2 + \rho g y_2. \tag{7.14}$$

(Поскольку жидкость несжимаема $\rho_1 = \rho_2 = \rho$.)

У уравнения Бернулли есть три частных случая.

(1) В случае, если течение жидкости отсутствует ($u = 0$), уравнение Бернулли сводится к уравнению $P_1 + \rho g y_1 = P_2 + \rho g y_2$.

(2) Если $P_1 = P_2$, то уравнение Бернулли сводится к теореме Торричелли $\rho u_1^2/2 + \rho g y_1 = \rho u_2^2/2 + \rho g y_2$.

(3) Если трубка расположена горизонтально, то есть $y_1 = y_2$, то уравнение Бернулли описывает течение в трубке Вентури (рис. 7.8):

$$P_1 + \rho u_1^2/2 = P_2 + \rho u_2^2/2. \tag{7.15}$$

Поскольку, естественно, что при течении в трубке Вентури выполняется уравнение неразрывности $A_1 u_1 = A_2 u_2$, то есть

$$u_2 = u_1(A_1/A_2), \tag{7.16}$$

то можно записать

$$P_1 + \frac{1}{2}\rho u_1^2 = P_2 + \frac{1}{2}\rho\left(\frac{A_1}{A_2}u_1\right)^2 \tag{7.17}$$

и

$$P_2 - P_1 = \frac{1}{2}\rho u_1^2\left(1 - \left(\frac{A_1}{A_2}\right)^2\right). \tag{7.18}$$

Таким образом, если $A_2 < A_1$, то очевидно, что $u_2 > u_1$ и $P_2 < P_1$. Из этого следует, что в суженой части сосуда поток становится быстрее, а давление снижается.

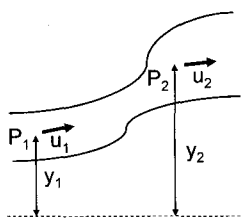


Рис.7.7. Для безвихревого течения невязкой жидкости величины давления, скорости течения и высоты подъема трубки связаны уравнением Бернулли

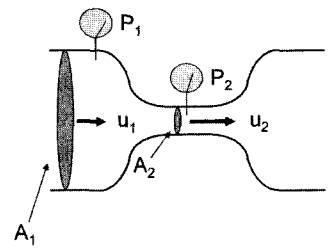


Рис. 7.8. Течение жидкости в трубке переменного сечения (трубке Вентури). Давление и скорость течения в такой трубке связаны частным случаем уравнения Бернулли (когда трубка расположена горизонтально и, следовательно, высота y постоянна)

7.2.5. Взаимосвязь параметров, описывающих поток

Параметры, описывающие течение крови в кровеносных сосудах или газа в трахеобронхиальном дереве — давление P, объем V и объемная скорость потока Q — связаны между собой одинаковым образом. *Сопротивление* течению R_{flow} равно разности давлений, которую нужно создать на концах трубки, для того чтобы через нее протекал поток Q

$$R_{\text{flow}} = \Delta P/Q. \tag{7.19}$$

Емкость (податливость, растяжимость) трубки C_{flow} равна отношению изменения объема трубки к вызывающему это изменение изменению давления в ней

$$C_{\text{flow}} = \Delta V/\Delta P. \tag{7.20}$$

Инерционные свойства крови характеризует *индуктивность* L_{flow} трубки, равная отношению изменению давления в трубке к изменению расхода протекающей в ней жидкости

$$L_{\text{flow}} = \Delta P/\Delta Q. \tag{7.21}$$

Эти параметры аналогичны соответствующим электрическим величинам (электрическим сопротивлению, емкости и индуктивности). Электро-гидравлические аналогии подробно рассмотрены в приложении D.

7.2.6. Течение вязкой жидкости и закон Пуазейля

Обратим внимание на то, что, согласно уравнению Бернулли, если трубка расположена горизонтально и площадь ее поперечного сечения не меняется, давление в трубке также остается постоянным. Однако такое утверждение справедливо только для идеальной жидкости, не обладающей вязкостью. Всякая же реальная жидкость обладает вязкостью, которая отражает наличие

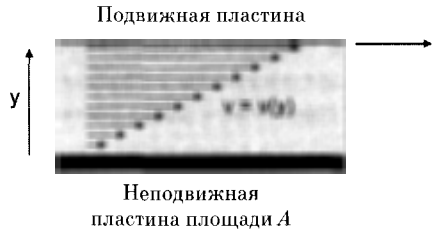


Рис. 7.9. Течение вязкой жидкости с линейным градиентом скорости между подвижной и неподвижной пластинами. Приведенная картинка соответствует ньютоновской жидкости

неизбежного трения между слоями жидкости, движущимися с различной скоростью. Вязкость вызывает снижение давления при течении жидкости в горизонтально расположенной трубке.

Рисунок 7.9 и формула (7.22) позволяют понять, как вводится величина η, характеризующая вязкость жидкости. Для того, чтобы обеспечить движение жидкости в направлении x, так, чтобы слой, отстоящий от неподвижной пластины площади A на расстояние y, двигался со скоростью v, к верхней пластине нужно приложить тангенциальную силу F (эту силу называют силой сдвига) [350, 354].

$$F = \eta v(A/y). \tag{7.22}$$

Это уравнение можно также записать в виде

$$\tau = \eta(dv/dy), \tag{7.23}$$

где $\tau = F/A$ называется напряжением сдвига, как в формуле (4.5) и на рисунках 4.10 и 4.11, а величина dv/dy называется *скоростью сдвига*. (Убедитесь в том, что скорость сдвига измеряется в обратных секундах.) Жидкость, подчиняющаяся уравнениям (7.22) и (7.23) называется *ньютоновской* жидкостью.

В системе СИ вязкость η измеряется в $(Н/м^2)с$, что равно кг/м · с и Па · с. Эта величина называется Пуазейль, но нужно заметить, что ею практически не пользуются. Значительно чаще вязкость измеряют в пуазах (Пз), который в 10 раз меньше Пуазейля. Эта величина пришла из системы СГС, поскольку 1 Пз = 1 г/см · с (= 0,1 $(Н/м^2)с$ = 0,1 кг/м· с = 0,1 Па · с). Но, все-таки, чаще всего вязкость измеряют в сантипуазах (сПз). Это связано с тем, что вязкость воды при 20 °С примерно равна 1 сПз (точное значение 1,002 сПз). Мы в дальнейшем будем пользоваться величиной Па · с.

Сделаем еще одно замечание. Физики обычно обозначают вязкость греческой буквой η (эта). Мы тоже будем пользоваться этим обозначением, но отметим, что инженеры, занимающиеся биомедицинскими исследованиями, чаще используют для обозначения вязкости греческую букву μ (мю). Такое обозначение определяется некоторым сходством между вязкостью жидкости и константой вязкого затухания в уравнении (4.48).

Вернемся к утверждению о том, что вследствие существования вязкости, для того, чтобы обеспечить течение жидкости в трубке, на её концах должна существовать разность (градиент) давлений. Связь между падением давления на трубке и объемным расходом жидкости в ней определяется законом Пуазейля (или законом Хагена-Пуазейля), который выглядит следующим образом:

$$Q = \frac{\pi R^4}{8\eta L}(P_1 - P_2), \tag{7.24}$$

где R — радиус трубки, а L — её длина (рис. 7.10). Это соотношение показывает, как зависит объемный расход жидкости в трубке от падения давления на ней. Это же соотношение можно записать в виде, показывающем, чему равен перепад давлений на концах трубки при протекании по ней жидкости с объемным расходом Q

$$P_1 - P_2 = \Delta P = \frac{8\eta L}{\pi R^4} Q\,. \tag{7.25}$$

Эти формулы будут выведены позднее в этой главе (для читателей, готовых к углубленному изучению предмета), а в главе 8 мы используем формулу (7.25) для определения величины падения давления в кровеносных сосудах.

Уравнение (7.25) формально аналогично закону Ома для электрических сопротивлений: $V = IR_{elect}$ (или, чтобы это было более похоже на формулу (7.25): $V = R_{elect} I$),

где V — напряжение или разность потенциалов на электрическом сопротивлении (аналогичная разности давлений ΔP), I — электрический ток, текущий в данном проводнике (аналогичен потоку Q) и R_{elect} — электрическое сопротивление, которое аналогично сопротивлению току жидкости, равному $8\eta L/\pi R^4$.

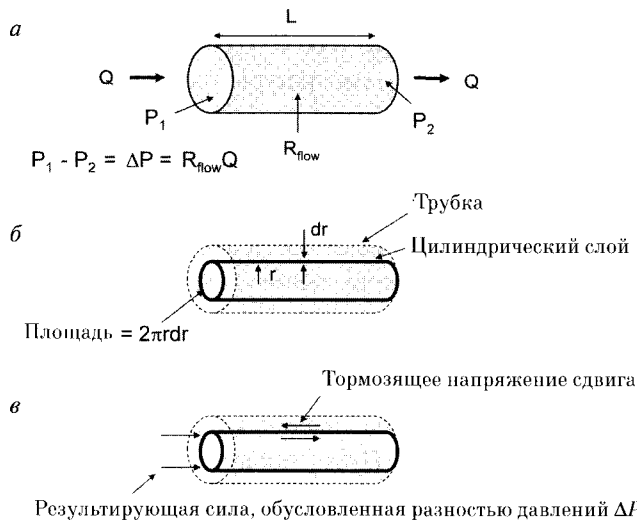


Рис. 7.10. Вывод закона Пуазейля для цилиндрической трубки (*а*). Выделяется цилиндрический слой жидкости толщины dr, ось которого совпадает с осью трубки (*б*), и уравниваются сила, обусловленная разностью давлений ΔP, и сила вязкого трения, тормозящая движение жидкости (сила сдвига) (*в*)

Рассмотрим трубку, площадь поперечного сечения которой равна A. Результирующая сила, действующая на жидкость в этой трубке равна $(\Delta P)\,A$. Если эта сила приводит к перемещению жидкости на расстояние L, то работа, совершенная силой, равна $FL = (\Delta P)AL$. Если объем жидкости AL протечет через некоторое сечение за определенное время t, то работа, деленная на это время, будет равна мощности, рассеиваемой при протекании этой жидкости по трубке

$$P_{\text{power, flow}} = (\Delta P)\,Q. \tag{7.26}$$

Используя закон Ома, можно записать $P_{\text{power, flow}} = Q^2 R_{\text{flow}} = (\Delta P)^2/R_{\text{flow}}$. Очевидно, что все эти выражения аналогичны формулам для мощности, рассеиваемой на электрическом сопротивлении (закону Джоуля-Ленца): $P_{\text{power, elect}} = VI = I^2 R_{\text{elect}} = V^2/R_{\text{elect}}$.

Вязкость воды при температуре 0 °С равна $1{,}78 \times 10^{-3}$ Па · с и уменьшается с ростом температуры, достигая $1{,}00 \times 10^{-3}$ Па · с при 20 °С и $0{,}65 \times 10^{-3}$ Па · с при 40 °С. При температуре 37 °С вязкость плазмы крови равна $1{,}5 \times 10^{-3}$ Па · с, а вязкость цельной крови примерно равна $4{,}0 \times 10^{-3}$ Па · с. Видно, что и плазма и кровь — жидкости более вязкие, чем вода. Вязкость основных жидкостей,

содержащихся в теле человека, а также некоторых других жидкостей представлена в таблице 7.3. Из данных, приведенных в этой таблице, ясно, что вязкость жидкостей уменьшается с повышением температуры T. Это естественно, так как с ростом температуры увеличивается кинетическая энергия молекул, что позволяет преодолевать силы межмолекулярного взаимодействия, тормозящие относительное движение соседних слоев жидкости. В газах, напротив, вязкость увеличивается с ростом температуры как $T^{1/2}$ (температура в Кельвинах). Это связано с тем, что при повышении температуры увеличивается диффузия между соседними слоями.

Вывод закона Пуазейля (тема для углубленного изучения)

Рассмотрим течение жидкости в цилиндрической трубке радиуса R (рис. 7.10). Пусть расстояние от оси трубки до некоторого слоя жидкости равно r. Согласно формулам (7.22) и (7.23), сила и напряжение сдвига равны, соответственно,

$$F = \eta A(dv/dr), \tag{7.27}$$

$$\tau = \eta(dv/dr). \tag{7.28}$$

Представим жидкость в трубке в виде набора концентрических цилиндров, ось которых совпадает с осью трубки. Пусть толщина каждого цилиндра равна dr, длина — L, а перепад давлений на длине L равен ΔP (рис.7.10, б). Сила, движущая жидкость вперед в каждом таком цилиндрическом слое равна произведению перепада давлений ΔP на площадь поперечного сечения $2\pi r(dr)$, то есть $(\Delta P)2\pi r dr$. Сила вязкого трения, действующая на выбранный цилиндрический слой со стороны соседних слоев и тормозящая его движение, равна разности напряжений сдвига, действующих на внешнюю и внутреннюю поверхности данного слоя, умноженной на площадь поверхности их соприкосновения $2\pi rL$. Используя соотношение (7.28) и предположив, что вязкость не зависит от радиуса r, запишем эту разность в виде

$$\frac{d(2\pi rL\tau)}{dr}dr = \frac{d\left(2\pi rL\eta\dfrac{dv}{dr}\right)}{dr}dr = 2\pi L\eta\frac{d\left(r\dfrac{dv}{dr}\right)}{dr}dr. \tag{7.29}$$

При стационарном течении сумма сил, действующих на выделенный цилиндр должна равняться нулю, то есть

$$(\Delta P)2\pi dr + 2\pi L\eta\frac{d\left(r\dfrac{dv}{dr}\right)}{dr}dr = 0 \tag{7.30}$$

или

$$\frac{d\left(r\dfrac{dv}{dr}\right)}{dr} = -\frac{\Delta P}{\eta L}r. \tag{7.31}$$

Таблица 7.3. Вязкость широко используемых материалов в Па-с (1 Пз = 0,1 Па-с). (Использованы данные из [351, 358, 363]).

Материал	T (°C)	η
Вода	0	$1{,}78 \times 10^{-3}$
	20	$1{,}00 \times 10^{-3}$
	37	$0{,}69 \times 10^{-3}$
	50	$0{,}55 \times 10^{-3}$
	100	$0{,}28 \times 10^{-3}$
Плазма крови	37	$1{,}5 \times 10^{-3}$
Цельная кровь[а)]	37	$4{,}0 \times 10^{-3}$
Низкая скорость сдвига, Hct = 45%		100×10^{-3}
Низкая скорость сдвига, Hct = 90%		1000×10^{-3}
Высокая скорость сдвига, Hct = 45%		10×10^{-3}
Высокая скорость сдвига, Hct = 90%		100×10^{-3}
Спинномозговая жидкость	20	$1{,}02 \times 10^{-3}$
Межклеточная жидкость	37	$1{,}0\text{-}1{,}1 \times 10^{-3}$
Слеза человека	37	$0{,}73\text{-}0{,}97 \times 10^{-3}$
Синовиальная жидкость[б)]	20	>0.3
Касторовое масло	20	1
Моторное масло SAE-10	20	0,065
Моторное масло SAE-50	20	0,54
Машинное масло, тяжелое	37	0,13
Машинное масло, легкое	37	0,035
Этиленгликоль	37	0,011
Ртуть (жидкая)	37	$1{,}435 \times 10^{-3}$
Метанол	37	$0{,}47 \times 10^{-3}$
Кетчуп	20	50
Ореховое масло	20	250
Стекло	720–920 K	$2{,}5 \times 10^{12}$
Воздух	20	$1{,}8 \times 10^{-5}$
	100	$2{,}1 \times 10^{-5}$

Hct — показатель гематокрита, который равен отношению объема эритроцитов к объему цельной крови

[а)] см. рис. 8.10 и 8.11

[б)] см. рис. 7.14

Интегрируя последнее уравнение, получим

$$r\frac{dv}{dr} = -\frac{\Delta P}{2\eta L}r^2 + C, \tag{7.32}$$

$$\frac{dv}{dr} = -\frac{\Delta P}{2\eta L}r + \frac{C}{r}. \tag{7.33}$$

Постоянная интегрирования C должна быть равна нулю, так как в противном случае второе слагаемое на оси цилиндра (при $r = 0$) становится бесконечно большим.

Интегрируя (7.33) при условии $C = 0$, получим

$$v(r) = -\frac{\Delta P}{4\eta L}r^2 + D, \tag{7.34}$$

(см. приложение C). Определим постоянную D, используя то соображение, что скорость жидкости на стенке цилиндра должна равняться нулю ($v(R) = 0$). Тогда

$$v(r) = -\frac{\Delta P}{4\eta L}r^2 + \frac{\Delta P}{4\eta L}R^2. \tag{7.35}$$

Таким образом,

$$v(r) = \frac{\Delta P}{4\eta L}\left(R^2 - r^2\right) - \frac{R^2\Delta P}{4\eta L}\left(1 - \frac{r^2}{R^2}\right). \tag{7.36}$$

Из этой формулы видно, что скорость жидкости максимальна на оси цилиндра (при $r = 0$) и уменьшается до нуля на стенке цилиндра ($r = R$). Также ясно, что профиль скорости при пуазейлевском течении является параболическим.

При плоском профиле скоростей, объемный расход Q жидкости, протекающей по трубке, равен произведению скорости u на площадь поперечного сечения A. Если же профиль скоростей не плоский, как в рассматриваемом нами случае, объемный расход Q получается интегрированием функции $v(r)$ по поперечному сечению трубки. При этом интегрировании производится умножение $v(r)$ на элемент площади поперечного сечения $2\pi r(dr)$, и это произведение интегрируется по r в пределах от 0 до R. В результате получаем

$$Q = \int_0^R \frac{\Delta P}{4\eta L}\left(R^2 - r^2\right)2\pi r dr, \tag{7.37}$$

$$Q = \int_0^R \frac{\pi\Delta P}{2\eta L}\left(rR^2 - r^3\right)dr = \frac{\pi\Delta P}{2\eta L}\left(\frac{R^4}{2} - \frac{R^4}{4}\right) = \frac{\pi R^4\Delta P}{8\eta L}. \tag{7.38}$$

Это и есть закон Пуазейля, выраженный формулами (7.24) и (7.25). Поскольку объемный расход Q равен произведению площади поперечного сечения трубки

на среднюю скорость течения, можно получить выражение для средней скорости u:

$$u = \frac{\pi R^4 \Delta P / 8\eta L}{\pi R^2} = \frac{P^2 \Delta P}{8\eta L}, \tag{7.39}$$

и формулу для параболического профиля скоростей

$$v(r) = 2u\left(1 - \frac{r^2}{R^2}\right). \tag{7.40}$$

Такой профиль скоростей изображен на самой правой диаграмме на рисунке 7.11.

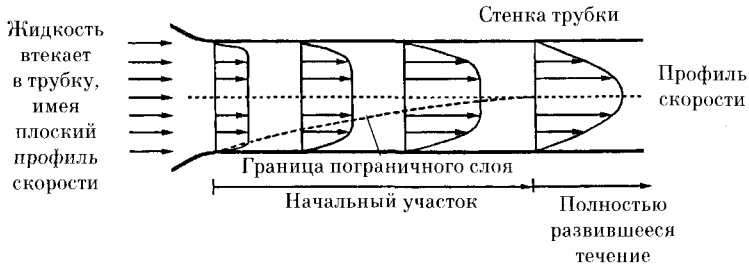


Рис. 7.11. Изменение профиля скоростей при стационарном течении ньютоновской жидкости. Первоначально плоский профиль скорости постепенно изменяется, становясь параболическим. (Из [351], основано на [355])

Многие жидкости являются неньютоновскими (рис. 7.12). Это значит, что для них напряжение сдвига не связано прямо пропорционально со скоростью сдвига (соотношения (7.22) и (7.23) не выполняются), и эта взаимосвязь описывается другими соотношениями. Мы допускали ранее, что при некоторых скоростях сдвига жидкость может течь, не создавая напряжения сдвига. Такое состояние отсутствия вязкости (внутреннего трения) в реальности может быть присуще только жидкости в состоянии свехтекучести. В некоторых реально существующих неньютоновских жидкостях соотношение между напряжением и скоростью сдвига имеет вид $F/A = \eta(dv/dy)^n$, где n может быть и больше, и меньше 1, как это показано на рисунке 7.12. Иногда такую зависимость записывают другим образом: $F/A = \eta'(dv/dy)$, где η' — эффективная вязкость, $\eta' = \eta(dv/dy)^{n-1}$, которая зависит от скорости сдвига. Таким образом, ньютоновская жидкость обладает эффективной вязкостью, которая не зависит от скорости сдвига, тогда как эффективная вязкость неньютоновских жидкостей зависит от скорости сдвига. У одних неньютоновских жидкостей (дилатантных) эффективная вязкость увеличивается с увеличением напряжения сдвига, а у других (пластических), напротив, при увеличении напряжения сдвига эффективная вязкость уменьшается. У бингамовской пластической жидкости, такой, например, как зубная паста суще-

ствует предельное напряжение сдвига. Это значит, что такая жидкость начинает течь только тогда, когда напряжение сдвига становится выше некоторой критической величины; при меньших напряжениях сдвига такая жидкость ведет себя как упругое тело. Такие жидкости описываются зависимостью $F/A = \alpha + \eta(dv/dy)$: при напряжении сдвига ниже предельного скорость сдвига равна нулю, а при напряжении сдвига выше предельного существует линейная связь между напряжением и скоростью сдвига (рис. 7.12).

Жидкость	Напряжение сдвига	Физическое поведение
Идеальная	$\tau = 0$	Напряжение сдвига / Скорость сдвига
Ньютоновская	$\tau = \eta \frac{dv}{dy}$	Напряжение сдвига / Скорость сдвига
Неньютоновская	$\tau = \eta \left(\frac{dv}{dy}\right)^n$	Напряжение сдвига / n<1.0 / n>1.0 / Скорость сдвига
Идеальная пластичная	$\tau = \tau_y + \eta \left(\frac{dv}{dy}\right)$	Напряжение сдвига / Yield stress / Скорость сдвига
Вязкоупругая	$\tau + \left(\frac{\mu}{\lambda}\right)\dot{\tau} = \eta \left(\frac{dv}{dy}\right)$	Напряжение сдвига / Скорость сдвига
τ_y = Предельное напряжение η = Вязкость		λ = Модуль жесткости **n** = Константа

Рис. 7.12. Характеристики ньютоновской и неньютоновских жидкостей. (Из [357])

Кровь в крупных сосудах можно с хорошей степенью приближения рассматривать как ньютоновкую жидкость. Однако в мелких сосудах, радиус которых сравним с размерами эритроцита, проявляются свойства крови, как неньютоновской жидкости. Таким образом, в силу того, что кровь представляет собой

суспензию частиц, она, в общем случае, является неньютоновской жидкостью. Следовательно, профиль скорости при течении крови в относительно мелких сосудах существенно отличается от параболического (рис. 7.13). Вопрос о неньютоновских свойствах крови подробно обсуждается в главе 8.

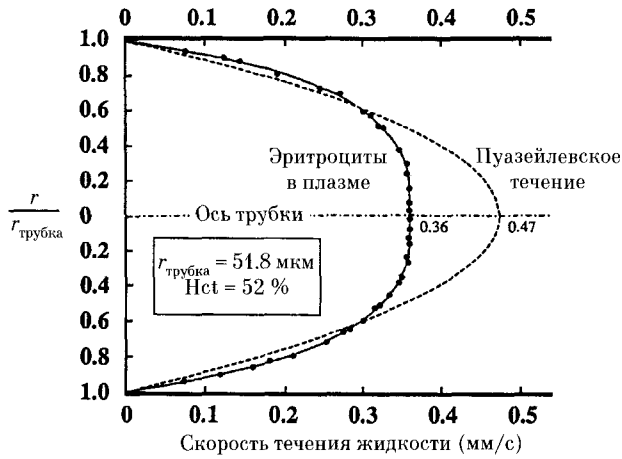


Рис. 7.13. Профиль скорости при течении цельной крови отличается от идеального параболического профиля, наблюдающегося при течении ньютоновской жидкости. (Из [351], основано на [355])

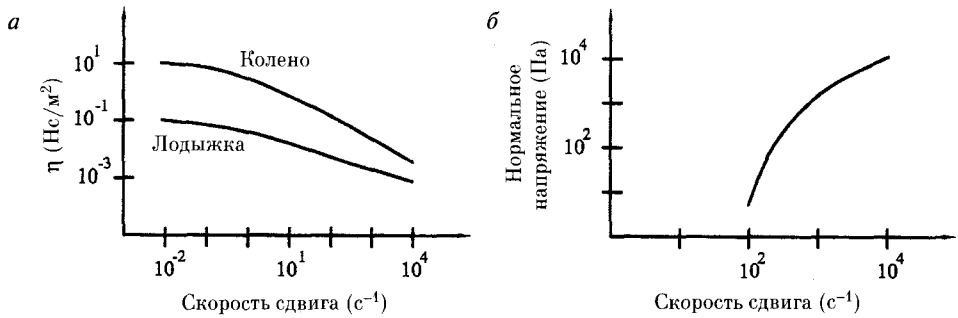


Рис. 7.14. Синовиальная жидкость является неньютоновской жидкостью: её коэффициент трения уменьшается с ростом скорости сдвига (*а*). Другое свойство такой неньютоновской жидкости состоит в том, что она может создавать нормальное напряжение, зависящее от скорости сдвига (*б*). (Из [361])

Синовиальная жидкость также является примером неньютоновской жидкости. На рисунке 7.14 показано, что при низких скоростях сдвига трение в синовиальной жидкости высокое (вязкость значительна), но с ростом скорости сдвига

оно становится существенно меньше (вязкость уменьшается). Такой же вывод можно сделать из рисунка 8.11 для цельной крови.

Зависимость скорости течения от перепада давлений для ламинарного, переходного и турбулентного режимов течения жидкости представлена на рисунке 7.15.

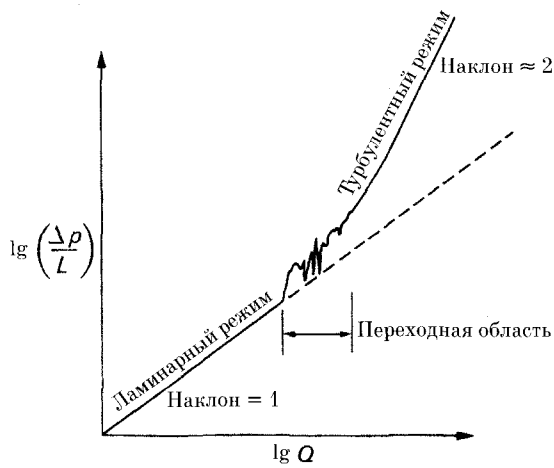


Рис. 7.15. Построенная в двойном логарифмическом масштабе зависимость градиента давления ($\Delta P/L$) от объемной скорости потока (Q) в длинной трубке показывает существование переходной области между ламинарным и турбулентным режимами течения. (Из [346]. Печатается с разрешения Oxford University Press)

Установление стационарного течения

Результаты, полученные в разделе 7.2.6, применимы только к случаю стационарного ламинарного потока. Если трубка имеет ветвления — так, как, например, ветвятся артерии или ветви трахеобронхиального дерева — то сразу за местом ветвления поток не является полностью развившимся. На начальном участке, который начинается сразу за бифуркацией (ветвлением), полученные выше зависимости не применимы; они справедливы только для полностью развившегося ламинарного течения. Экспериментально показано, что длина начального участка X для прямой трубки может быть оценена по формуле

$$X = 0{,}03d(Re), \tag{7.41}$$

где d — диаметр трубки ($d = 2R$). Для ламинарного режима течения, когда $Re < 10$, эта оценка не верна: в этом случае реальная длина начального участка меньше той, которая дается формулой (7.41). При $Re \ll 1$ действием сил инерции можно пренебречь и считать, что

$$X \approx d. \tag{7.42}$$

При $Re>2500$ течение, скорее всего, является турбулентным. Длина начального участка для стационарного турбулентного течения меньше, чем для быстрого ламинарного потока, и задается формулой

$$X = 0.693d(Re)^{1/4}. \qquad (7.43)$$

Развитие параболического профиля скорости для ламинарного потока ньютоновской жидкости показано на рисунке 7.11.

Течение в изгибающихся трубках, таких, как артерии

Представьте, что вы держите в руках шланг с текущей по нему водой и пытаетесь изменить его направление. Вы ощутите некоторое сопротивление: шланг как бы будет пытаться сохранить прежнее направление. Это сопротивление представляет собой силу, которую вы вынуждены приложить для того, чтобы изменить направление вектора импульса текущей по шлангу воды. Эта центростремительная сила тем больше, чем больше объемный расход жидкости, протекающей по шлангу (то есть чем выше скорость течения жидкости и чем больше поперечное сечение шланга). Такая зависимость хорошо известна из повседневного опыта всем пожарным. Возникновение этой центростремительной силы вполне естественно, так как при течении по изогнутой трубке каждый элемент жидкости имеет составляющую ускорения, перпендикулярную направлению движения самого этого элемента. Чтобы обеспечить это центростремительное ускорение, на каждый элемент текущей жидкости должна действовать сила, направленная от внешней стенки изгиба к внутренней.

Рассмотрим трубку или артерию с внутренним радиусом r, которая изгибается, имея радиус кривизны R (примером такого участка артерии является дуга аорты). На рисунке 7.16 показан «поворот» (изменение направления) такой трубки (или артерии) на угол θ, который (в радианах) много меньше 1. Пусть средняя скорость течения жидкости равна u, а её плотность — ρ. Абсолютное значение импульса единичного объема жидкости, текущей по сосуду, равно $\rho u(AL)$, где $A = \pi r^2$ — площадь поперечного сечения трубки, а L — длина столба жидкости, обеспечивающая единичный объем. При повороте на малый угол θ импульс изменяется на величину $\rho u(AL)\theta$. Это изменение импульса происходит за время, в течение которого кровь проходит расстояние $R\theta$. Поскольку жидкость движется со средней скоростью u, то время, в течение которого происходит это изменение импульса, равно $R\theta/u$. По второму закону Ньютона, сила, необходимая для обеспечения такого «поворота», равна скорости изменения импульса. Следовательно, $F = \rho u(AL)\theta/(R\theta/u) = \rho u^2(AL)/R$. Поскольку масса единичного объема жидкости равна $m = \rho AL$, получаем хорошо известное выражение для центростремительной силы $F = mu^2/R$. Эта сила действует со стороны движущейся жидкости на наружную стенку изгиба, и потому давление вблизи наружной стенки больше, чем вблизи внутренней. Появляется

так называемый «боковой» градиент давлений, и профиль скорости деформируется таким образом, что скорость течения оказывается максимальной не на оси сосуда, а ближе к наружной стенке. Возникающая при изгибе трубки сила действует на площадку, имеющую площадь πrL. (Более точное значение давления получается, если использовать меньшую площадь, на которую действует эта сила, например, $\pi rL/2$.) Следовательно, давление, оказываемое этой силой на стенку изгибающегося сосуда, равно

$$P = (\rho u^2(\pi r^2))\, L/R))/\pi rL/2 = 2\rho u^2(r/R). \qquad (7.44)$$

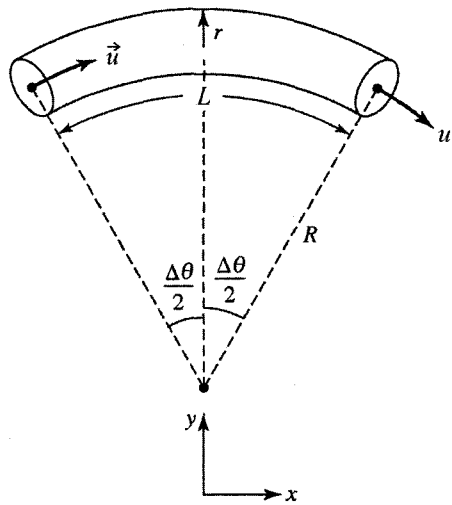


Рис. 7.16. Течение в изогнутой трубке. (Из [344])

Движение предметов в жидкости: сопротивление и подъем

На всякий объект, движущийся в жидкости, действует тормозящая сила, обязанная своим происхождением вязкости жидкости [343]. Причина такого торможения очевидна из формулы (7.22) и из рисунка 7.9. Вязкость приводит к тому, что на поверхности движущегося в жидкости объекта (шарика или пластины, как на рис. 7.9) образуется пограничный слой, движущийся вместе с объектом; скорость движения каждого слоя жидкости тем меньше, чем дальше этот слой отстоит от движущегося тела. Таким образом и возникает вязкое трение между слоями жидкости, представляющее собой сопротивление движению тела. Если объект движется в жидкости со скоростью u, то силу сопротивления можно вычислить, воспользовавшись формулой Стокса:

$$F_{\text{сопротивления}} = 6\pi R\eta u, \qquad (7.45)$$

где R — гидродинамический радиус объекта, который примерно равен половине поперечного размера объекта D. (Для движущегося в жидкости предмета сферической формы R — радиус сферы.)

Однако формула Стокса справедлива только в том случае, когда движение тела в жидкости достаточно медленное, чтобы тело обтекал ламинарный поток. Это значит, что число Рейнольдса $Re = \rho u D/\eta = 2\rho u R/\eta$ должно быть не больше 100. При числах Рейнольдса больших 100 вязкое трение уже не является абсолютно доминирующей тормозящей силой; основная тормозящая сила в этом случае определяется образованием вихрей в жидкости за обтекаемым телом, то есть здесь основную роль играет сила торможения, связанная с турбулентностью. Эта *гидродинамическая сила торможения* может быть оценена по формуле

$$F_{\text{гидродинамич}} = (1/2)\, C_D A \rho u^2. \tag{7.46}$$

где A — площадь поперечного сечения тела, C_D — коэффициент сопротивления. При $100 < Re < 2 \times 10^5$ C_D для цилиндра примерно равно 1,0. Для тел сферической формы C_D уменьшается от 1 до 0,5 при увеличении числа Рейнольдса от 100 до 1000; при дальнейшем увеличении числа Рейнольдса (от 1000 до 2×10^5) коэффициент сопротивления остается неизменным, примерно равным 0,5. Тормозящие движение вихри возникают в жидкости или газе с частотой, называемой *частотой Струхаля*

$$f_{St} = (St)\, u/D. \tag{7.47}$$

где St — число Струхаля, которое зависит от C_D и Re и, как правило, заключено в диапазоне от 0,12 до 0,23.

В задаче 7.39 выясняется, какой режим торможения — стоксово трение или гидродинамическое сопротивление — доминирует при движении человека в жидкости или в газе (при ходьбе, беге или при плавании).

Другой источник сопротивления, который возникает при всех скоростях движения тела в жидкости или в газе — это так называемое поверхностное (или *кожное*) трение. Это сопротивление связано с тем, что первоначально покоящаяся жидкость приобретает ускорение, достигая в пограничном слое скорости движения тела u. Ускорение возникает из-за того, что жидкость вдали от тела покоится, а на поверхности тела имеет такую же скорость, как и само тело (так называемое условие «залипания» жидкости). Эта сила сопротивления отлична от стоксовой силы, которая возникает вследствие вязкого трения между слоями жидкости. Величина кожного трения дается формулой

$$F = (1/2)\, C S \rho u^2. \tag{7.48}$$

где C — коэффициент кожного трения, который зависит от особенностей течения жидкости, а S — площадь поверхности, смоченной жидкостью.

Если вы плывете в полупогруженном состоянии (когда часть тела находится под водой, а другая часть — над водой), вы как бы толкаете воду перед собой, и её уровень перед вашей головой несколько повышается, а сразу за головой — несколько понижается по отношению к среднему уровню воды. Возникающая при этом сила сопротивления (*вентиляционное трение)* пропорциональна u^4.

Мощность P, развиваемая любой из сил сопротивления, равна

$$P = F_{\text{сопротив}} u. \tag{7.49}$$

Если кусочек фольги опустить в жидкость под углом β к поверхности жидкости и начать его двигать, то на этот кусочек фольги будет действовать направленная вверх *подъемная* сила, равная

$$F_{\text{подъемн}} = (1/2)\, C_{\text{подъемн}} S \rho u^2. \tag{7.50}$$

Коэффициент $C_{\text{подъемн}}$ линейно изменяется при изменении угла атаки (угла β). При малых углах атаки (когда β изменяется от –4° до 12° при числе Рейнольдса $Re = 1{,}7 \times 10^6$) коэффициент подъемной силы увеличивается от -0,4 до 1,2. (Само собой разумеется, что при $\beta = 0$ $C_{\text{подъемн}} = 0$.) При углах β, превосходящих 12°, происходит отрыв потока на верхней кромке (плоскости) крыла, и подъемная сила резко уменьшается. Подъемная сила, действующая на вращающийся в жидкости объект (шар или цилиндр) — эффект Магнуса — обсуждается в главе 3.

7.3. ДИФФУЗИЯ (ТЕМА ДЛЯ УГЛУБЛЕННОГО ИЗУЧЕНИЯ)

Если в некотором объеме концентрация частиц (или молекул) неоднородна, то благодаря тепловому движению этих частиц происходит их перемещение (диффузия) из области с более высокой концентрацией в область с менее высокой концентрацией. В результате диффузии концентрация частиц в объеме выравнивается (становится более однородной). Пример диффузии частиц приведен на рисунке 7.17. Диффузионный поток, приводящий к выравниванию концентраций, тем более выражен, чем больше исходная неоднородность (или градиент) концентраций. Этот факт отражается в *первом законе диффузии Фика*

$$J = -D_{\text{diff}}(\partial n/\partial x). \tag{7.51}$$

Здесь J — одномерный поток частиц (поток частиц, прошедших через площадку единичного сечения в единицу времени), D_{diff} — коэффициент диффузии, $n(x, t)$ — концентрация частиц. (Обратите внимание на то, что в правой части этой формулы стоит частная производная концентрации n по координате x.) Коэффициент диффузии зависит от свойств среды, в которой она происходит. Для газов коэффициент диффузии примерно равен 10^{-1} см^2/с, для жидкостей — 10^{-5} см^2/с и для твердых тел — 10^{-9} см^2/с.

Рассмотрим цилиндрический объем (рис. 7.18), площадь поперечного сечения которого равна A, а длина — dx (цилиндр ориентирован так, что его ось совпадает с осью x). Количество частиц, попадающих в цилиндр за время dt слева, равно $J(x)A\,dt$, а количество частиц, покидающих цилиндр через правое сечение за тот же промежуток времени, равно $J(x+dx)A\,dt = (J(x) + (\partial J/\partial x)\,dx)A\,dt$. Так как общее количество частиц при диффузионном потоке остается неизменным, то разность этих двух выражений $(-(\partial J/\partial x)\,dx)A\,dt)$ должна равняться изменению количества частиц в выделенном объеме: $[(\partial n/\partial t)\,dt][A\,dx]$. Сравнивая эти два выражения, получим

$$\partial n/\partial t = -\partial J/\partial x. \tag{7.52}$$

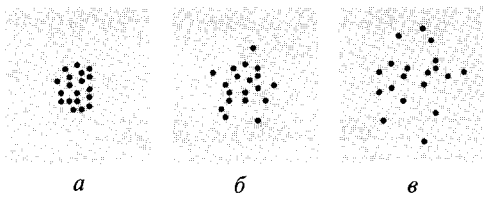


Рис. 7.17. Схематическое изображение того, как благодаря диффузии, частицы, первоначально сконцентрированные в центре объема, «расползаются», занимая весь объем

Дифференцируя формулу (7.51) по x и комбинируя получившееся выражение с формулой (7.52), мы выведем *уравнение диффузии* (или *второй закон диффузии Фика*)

$$D_{\text{diff}}\,(\partial^2 n/\partial x^2) = \partial n/\partial t. \tag{7.53}$$

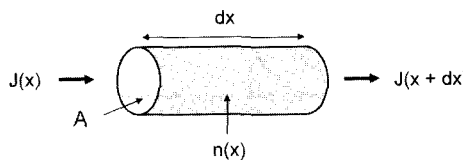


Рис. 7.18. Схема, поясняющая вывод второго закона диффузии: изменение количества частиц внутри цилиндра зависит от разности входящего и выходящего потоков частиц

Такая диффузия ведет к медленному распространению молекул по гауссиане, так что в одномерном случае молекулы (или частицы) «расплываются» за время t на расстояние $x \approx (2D_{\text{diff}}t)^{1/2}$. (Гауссово распределение имеет профиль, описываемый экспонентой $\exp(-x^2/a^2)$.) Если в начальный момент времени ($t = 0$) N ча-

стиц сосредоточено в точке с координатой x=0, то через некоторый промежуток времени, благодаря диффузии, зависимость концентрации частиц от координаты (и, естественно, времени) будет представляться соотношением

$$n(x,t) = \frac{N}{\sqrt{2\pi D_{\text{diff}} t}} exp\left(-x^2/2D_{\text{diff}}t\right). \tag{7.54}$$

Заметим, что точное решение уравнения диффузии дается в курсе математической физики, а решение (7.54) справедливо лишь для достаточно больших промежутков времени. Однако, в любом случае, общий характер решения такой же, как в последней формуле (см. рис. 7.19 и приложение С). Если начальное распределение частиц было гауссовым, то решение уравнения диффузии принимает вид

$$n(x,t) = \frac{N}{\sqrt{2\pi\sigma^2(t)}} exp\left(-x^2/2\sigma^2(t)\right), \tag{7.55}$$

где

$$\sigma^2(t) = \sigma^2(0) + 2D_{\text{diff}}t. \tag{7.56}$$

а $\sigma(0)$ — исходное распределение.

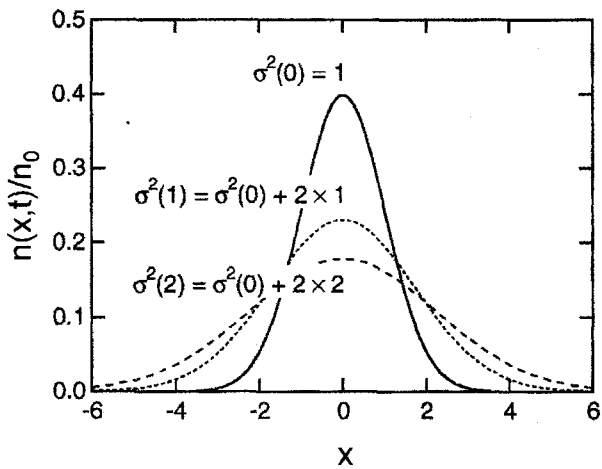


Рис. 7.19. Одномерная диффузия с начальным распределением вещества $\sigma(0)$. Приведены гауссовы кривые для начального распределения и для моментов времени t (когда σ^2 утраивается) и $2t(\sigma(2t))$

В трехмерном случае распределение частиц, обусловленное диффузией, дается формулой

$$n(x,t) = \frac{N}{\left(2\pi\sigma^2(t)\right)^{3/2}} exp\left(-r^2/2\sigma^2(t)\right), \tag{7.57}$$

где

$$\sigma^2(t) = \sigma^2(0) + 6D_{\text{diff}}t, \tag{7.58}$$

а $r^2 = x^2 + y^2 + z^2$.

Диффузия играет весьма существенную роль в функционировании организма, обеспечивая перенос веществ на малые расстояния (в пределах примерно 100 мкм). Однако она совершенно непригодна для переноса веществ на большие расстояния; для этого существуют специальные транспортные системы (задача 7.26). Количество вещества, которое может быть перенесено из одного места в другое определяется свойствами ткани и её анизотропией (разными коэффициентами диффузии при транспорте по разным направлениям). Отметим, что диффузия может также играть важную роль при функционировании транспортных систем. Примером может служить размывание индикатора при течении крови в артерии (рис. 7.20).

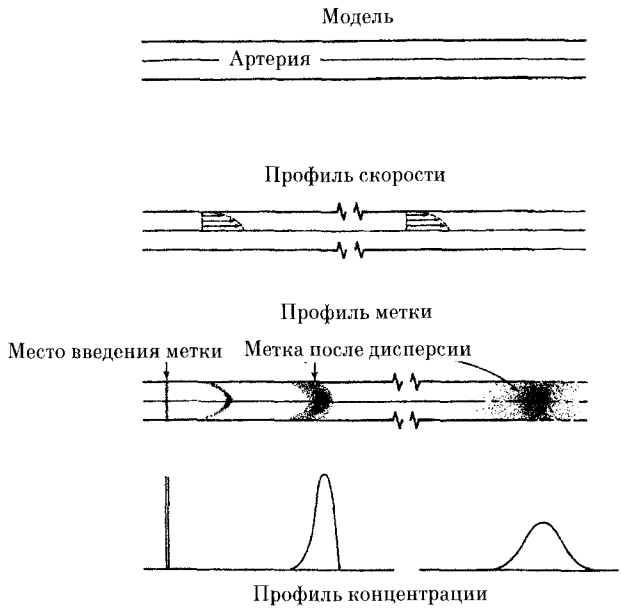


Рис. 7.20. Диффузия быстро введенного в артерию болюса красителя (метки). Внизу показано распределение концентрации красителя, которое определяется как неплоским профилем скорости течения, так и диффузией. (Из [353])

7.4. ДАВЛЕНИЕ И ПОТОК В РАЗНЫХ СИСТЕМАХ ОРГАНИЗМА

В таблице 7.1 показаны характерные (типичные) для различных систем организма величины давления. Так, давление крови меняется в диапазоне от 1 мм рт. ст. (в крупных венах) до 140 мм рт. ст. (в крупных артериях и левом желудочке). Скорость кровотока в разных сосудах варьирует от 0,05 до

50 см/с. Минутный объем кровообращения в состоянии покоя равен примерно 5 л/мин. Связь между давлением и кровотоком в сосудистой системе подробно рассматривается в главе 8.

Характерная разность давлений между легкими и окружающей средой (атмосферой) составляет несколько миллиметров ртутного столба. Минутный объем дыхания в покое примерно равен 6 л/мин. Эти вопросы подробно рассматриваются в главе 9.

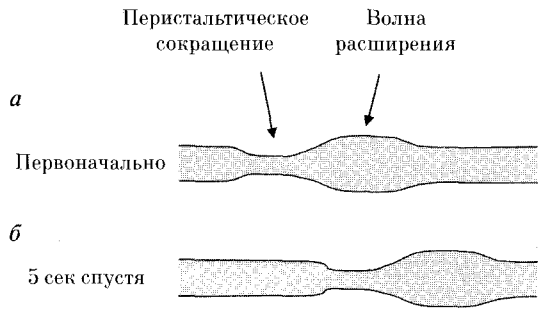


Рис. 7.21. Перистальтическая волна в кишке. (См. рис. 8.14, на котором показано, как сокращения скелетных мышц создает перистальтическую волну, облегчающую венозный возврат крови к сердцу.) (Основано на [356])

Перемещение содержимого в системе пищеварения (в желудочно-кишечном тракте) происходит довольно медленно (таблица 7.4). Проталкивающие (пропульсивные) движения в пищеварительной системе обязаны своим происхождением перистальтике, то есть круговым сокращениям мышц кишечной трубки, которые приводят к перемещению содержимого трубки в орально-анальном направлении (от ротовой полости к заднепроходному отверстию). Пример перистальтики приведен на рисунке 7.21. Когда в некотором участке кишки скапливается достаточно большое количество содержимого (химуса), которое растягивает кишку, рефлекторные механизмы обусловливают сокращение мышц, которое начинается двумя-тремя сантиметрами выше этого места и распространяется вниз, проталкивая дальше содержимое кишки. Такие перистальтические движения обеспечивают как перемешивание химуса, так и его однонаправленное движение по направлению к заднепроходному отверстию. Длительность одной перистальтической волны составляет несколько секунд, и за это время содержимое кишечника перемещается на несколько сантиметров.

Связь между давлением и объемом играет важную роль в желудочно-кишечном тракте. Давление на стенки желудка возрастает в процессе еды. Представим себе желудок в виде сферы радиуса R, тогда его объем будет равен $(4/3)\pi R^3$ (в такой

модели желудка мы игнорируем тот факт, что пустой желудок имеет конечный (ненулевой) объем). Из формулы (7.9) следует: $\sigma = R(\Delta P)/2w = ((\Delta P)/2w)(3V/4\pi)^{1/3}$. Таким образом, натяжение стенки желудка возрастает так же медленно, как радиус. Давление в желудке возрастает также и потому, что во время еды мы заглатываем воздух, и это может вызвать отрыжку. Аналогично, живущие в кишечнике бактерии выделяют газ, что может вызвать повышение давления в кишечнике и метеоризм.

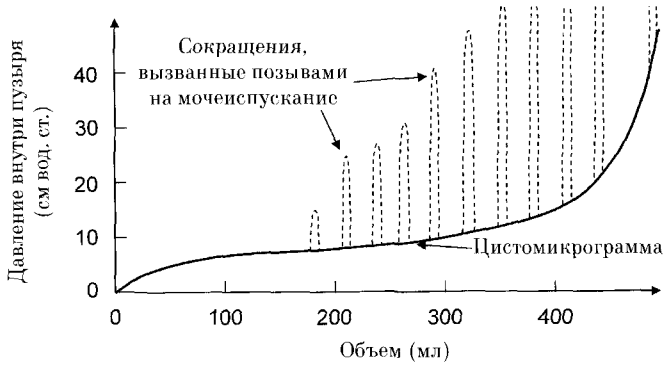


Рис. 7.22. *Нормальное соотношение давление–объем в мочевом пузыре* человека (цистометрограмма). Также показаны волны давления (пунктирные линии), вызванные рефлекторным позывом на мочеиспускание. (Основано на [356])

Таблица 7.4. *Примерные значения скорости* перемещения содержимого и другие характеристики пищеварительной системы человека, масса которого 70 кг. (Использованы данные [351]).

Элемент желудочно-кишечного тракта	Длина (см)	Наружный размер или ширина (см)	Объем ($см^3$)	Площадь сечения ($см^2$)	Время прохождения	Скорость (см/с)
Ротовая полость и глотка	8	2–5	~50	~80	1–10 с	1–8
Пищевод	25	1.3–2.5	~100	~200	5–20 с	3–5
Желудок	12	8	230–1000	~600	2–6 час	~0.001
Тонкий кишечник	400	3–6	1100	~3500	3–5 час	0.03
Толстый кишечник	~150	5.0–7.5	300	~2000	10–20 час	0.004–0.008
Прямая кишка	16–20	2.5–3.8	40	~100	1 час	0.006
Общее, среднее или диапазон	~600	~3.5	1800–2600	~6500	16–32 час	~0.01

Как и в желудке, давление в мочевом пузыре нарастает медленнее, чем его объем, что видно из рисунка 7.22. Когда пузырь заполняется мочой на 30–50 мл, давление в нем увеличивается на 5–10 см вод. ст. (В этом разделе физиологии давление обычно измеряют в сантиметрах водяного столба. 1 см вод. ст. = 0,738 мм рт. ст.) Увеличение количества мочи в пузыре до 200–300 мл вызывает лишь незначительное повышение давления в нем. Но когда объем мочи превосходит 300–400 мл, начинается резкий рост внутрипузырного давления. При давлении порядка 30 см вод. ст. возникает императивный позыв на мочеиспускание. Сокращение мышц мочевого пузыря (мочеиспускательный рефлекс) приводит к быстрому росту давления в пузыре до уровня 150 см вод. ст., при том, что нормальное давление опорожнения мочевого пузыря составляет примерно 20–40 см вод. ст. Таким образом, поскольку давление в мочевом пузыре остается практически неизменным в широком диапазоне изменений его объема, можно прийти к выводу, что сигнал на мочеиспускание поступает от рецепторов, расположенных в стенке пузыря и способных воспринимать её напряжение.

7.5. ДВИЖЕНИЕ ЧЕЛОВЕКА В ЖИДКОСТИ ИЛИ В АТМОСФЕРЕ

Мы уже несколько раз сталкивались с ситуацией, когда человек находится в жидкости. Однако человек почти все время находится в атмосфере (в окружающем воздухе). Множество таких примеров можно найти в главе 6, в разделах, где речь идет о кондуктивной и конвективной потерях тепла. Сила сопротивления воздуха также оказывает существенное влияние на человека в процессе ходьбы, бега или езды на велосипеде. Это влияние особенно выражено при ветре, который заметно увеличивает метаболические затраты идущего или бегущего человека (таблица 6.25). Ниже мы рассмотрим два вопроса. Во-первых, выясним влияние воды на плывущего человека и, во-вторых, обсудим вопрос о том, может ли человек летать.

7.5.1. Плавание

Мы очень плавучи, но далеко не все из нас могут спокойно, без движений лежать на поверхности воды. Для того чтобы держаться на поверхности воды, наша средняя плотность должна быть ниже плотности воды (1,0 г/см^3). Те из нас, у кого относительно велик процент жира, легко могут лежать на воде так, что их лицо, грудная клетка и пальцы ног находятся над поверхностью воды. Это происходит потому, что плотность жира (0,8 г/см^3) ниже плотности воды и средняя плотность тела таких субъектов (с эндоморфной конституцией) заметно ниже плотности воды. Напротив, те из нас, у кого мощная мышечная масса и «широкая» кость (мезоморфы) не могут спокойно лежать на поверхнос-

ти воды, поскольку плотность мышц (примерно 1,0 г/см^3) и кости (примерно 1,5–2,0 г/см^3) таковы, что средняя плотность таких субъектов либо равна плотности воды, либо несколько превышает её.

Однако даже если плотность человека несколько выше плотности воды, он все равно может держаться на её поверхности, но только в том случае, если сделает глубокий вдох. Это связано с тем, что плотность воздуха очень низкая (0,0012 г/см^3) и при глубоком вдохе плотность тела человека заметно уменьшается, становясь меньше плотности воды. Так что большинство мужчин и женщин могут держаться на поверхности воды после глубокого вдоха. Однако после глубокого выдоха, когда в легких остается только остаточный объем воздуха (см. главу 9), большинство мужчин начнут тонуть. Правда, весьма вероятно, что очень молодые и очень пожилые люди будут держаться на воде в любом случае, поскольку их тело содержит больше жира, меньше мышечной массы, а у пожилых людей ещё и уменьшается плотность костей. (Измерение плотности тела и процентного содержания жира рассматривается в задаче 1.40.)

Если человек не просто лежит на поверхности воды, а перемещается в жидкости, то есть плывет, то его руки и ноги должны производить периодические движения, обеспечивая продвижение тела в водной среде. При этом перемещение пловца в воде будет определяться уравнением

$$m(du/dt) = F - F_{\text{сопротивл}}, \tag{7.59}$$

где m — масса пловца, u — скорость, с которой он плывет, F — сила, обеспечивающая его движение вперед и $F_{\text{сопротивл}}$ — сила сопротивления движению со стороны жидкости. Как будет показано в задаче 7.39, основной силой, обусловливающей сопротивление движению в жидкости, является не стоксова сила вязкого трения (которая пропорциональна скорости u), а гидродинамическая сила, пропорциональная квадрату скорости u^2: $F_{\text{сопротивл}} = (1/2)\, C_D A \rho_{\text{воды}} u^2$ (7.46). (Вообще говоря, существуют три силы сопротивления, пропорциональные квадрату скорости: сила, обусловленная фронтальным сопротивлением, сила, связанная с вихревым течением в спутной струе, и поверхностная сила. Первые две из этих трех сил называют гидродинамическим сопротивлением.) Если предположить, что сила, толкающая тело вперед, действует непрерывно (а не с каждым гребком), и тело пловца движется с постоянной скоростью (то есть $du/dt = 0$), то из уравнения (7.59) легко получить

$$u^2 = 2F/C_D A \rho_{\text{воды}}. \tag{7.60}$$

Рассмотрим человека, плывущего вольным стилем (иногда этот стиль плавания называют «кроль»). Очевидно, что сила F, обеспечивающая движение пловца вперед, определяется скоростью изменения импульса воды P, которое происходит при каждом гребке: $F = dP/dt$. Пусть длительность гребка равна T, импульс,

уносимый водой, равен $P = Mv$, где M — масса перемещаемой воды, а v — её конечная скорость (относительно пловца); $M = \rho_{\text{воды}} V_{\text{воды}}$. Тогда

$$F = (\rho_{\text{воды}} V_{\text{воды}} v)/T. \tag{7.61}$$

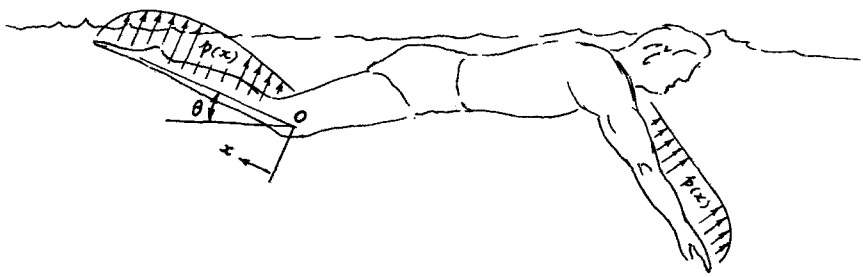


Рис. 7.23. Движение рук и ног при плавании вольным стилем (кролем). См. также задачу 7.36. (Из [353])

Предположим, что движение пловца вперед обеспечивается только движениями рук (пренебрежем эффектами, которые возникают при движении ног). Для простоты примем, что руки пловца в течение всего времени гребка остаются вытянутыми и вращаются вокруг плеча. Если расстояние от кончиков пальцев до плечевого сустава равно L, а ширина ладони — w, и если принять, что ширина руки от ладони до плеча равна ширине ладони, то количество воды, перемещаемое рукой за один такой «упрощенный» гребок можно грубо оценить как $V = \pi L^2 w/2$. Скорость ладони во время гребка можно оценить как L/T (при этом нужно иметь в виду, что скорость руки вблизи плеча практически равна нулю). Так как вода, которую «загребает» рука, перемещается со скоростью руки, то среднюю скорость воды можно оценить, как $L/2T$. Вообще говоря, нужно принять во внимание и то обстоятельство, что часть воды (например, в начальной стадии гребка) будет отбрасываться не назад, а вниз, и в силу этого, не будет вносить вклад в продвижение тела вперед. Мы, однако, пренебрежем этим и получим приближенную оценку для величины силы F

$$F = (\rho_{\text{воды}} \pi L^3 w)/4T^2. \tag{7.62}$$

Данные, необходимые для того, чтобы оценить среднюю скорость пловца, можно почерпнуть в таблице 1.6. Если H — рост пловца, то $L = 0{,}386H$, $w = 0{,}07H$. Хорошие пловцы делают порядка 60 гребков одной рукой в минуту; следовательно, $T = 1$ с. Для пловца ростом 1,8 м получим, что сила, развиваемая при гребке, примерно равна $27H$. Развития такой силы можно было бы ожидать от мышцы, имеющей поперечное сечение 1,3 см^2, что представляется слишком маленькой

величиной. Однако это неудивительно, поскольку, выводя формулу (7.62), мы сделали несколько весьма грубых допущений.

Зададимся значением $C_D = 1.0$, а площадь поперечного сечения оценим как произведение расстояния между плечами ($0{,}259H$) на глубину погружения грудной клетки, которая примерно равна $0{,}09H$; тогда для пловца, имеющего рост 1,8 м, $A = 0{,}076$ м^2. Зная все эти величины, можно оценить среднюю скорость движения такого пловца во время одного гребка, как $u = 0{,}8$ м/с. Если считать, что следующий гребок (другой рукой) начинается в момент окончания предыдущего, то полученную нами оценку скорости движения пловца в течение одного гребка можно считать его средней скоростью. Эта величина хорошо соответствует скорости плавания вольным стилем пловца «среднего уровня». Чемпионы мира плывут значительно быстрее: скорость их движения в воде при плавании кролем на короткие дистанции может достигать 2 м/с. Это расхождение может быть связано с тем, что, делая нашу оценку, мы взяли очень большие величины C_D и A, тем самым, заметно увеличив силу сопротивления и, кроме того, не учли «ускоряющего» эффекта движения ног. Наконец, мы воспользовались очень примитивной моделью гребка. При реальном гребке, рука несколько сгибается в локте и действует как пропеллер, обеспечивая некоторый подъем тела над водой и, соответственно, уменьшение силы сопротивления.

Для водоплавающих животных, аллометрическое соотношение, позволяющее оценить скорость u движения в воде, выглядит следующим образом:

$$u = 0{,}5m^{0{,}19}, \tag{7.63}$$

где u измеряется в м/с, а масса m в кг. Из этого соотношения следует, что скорость 70-килограммового дельфина-белобочки составляет примерно 1 м/с, что незначительно отличается от скорости плавания человека. (Другой тип дельфинов — афалина, — имеющая такую же массу, плывет со скоростью в несколько раз большей.)

Что произойдет, если пловец перестанет грести и начнет просто скользить по воде? Понятно, что при этом движущая сила F станет равной нулю, и комбинация уравнений (7.46) и (7.59) даст следующее выражение

$$m(du/dt) = -(1/2)C_D A\rho_{\text{воды}}u^2. \tag{7.64}$$

Разделяя переменные, придем к следующему уравнению

$$du/u^2 = -(1/2m)\,C_D A\rho_{\text{воды}}\,dt. \tag{7.65}$$

интегрируя которое при начальной скорости (при $t = 0$) равной u_i, получим

$$-1/u(t) + 1/u_i = -(1/2m)C_D A\rho_{\text{воды}}t. \tag{7.66}$$

Таким образом, скорость пловца будет уменьшаться, приближаясь к нулю, по закону

$$u(t) = \frac{u_i}{1 + \frac{C_D A_p \quad u_i}{2m} t}. \tag{7.67}$$

Принимая во внимание, что $u = dx/dt$, получим

$$dx = \frac{u_i}{1 + \frac{C_D A_p \quad u_i}{2m} t} dt. \tag{7.68}$$

Интегрирование от координаты $x = 0$ (при $t = 0$) даст выражение

$$x(t) = \frac{2m}{C_D A_p} ln\left(1 + \frac{C_D A_p \quad u_i}{2m} t\right). \tag{7.69}$$

7.5.2. Почему люди не летают

Почему мы не можем летать? (Имеется в виду, почему люди не могут летать без помощи самолета, вертолета или каких-нибудь разгоняющих устройств, помещенных на спине?) Ответ на этот вопрос очевиден: мы не в состоянии развить такую вертикальную (направленную вверх) силу, которая способна преодолеть земное притяжение. Вообще говоря, можно было бы попробовать оторваться от земли, делая вертикальные взмахи руками («опираясь на воздух») или разбежавшись с такой скоростью, чтобы добиться возникновения достаточно большой подъемной аэродинамической силы. Рассмотрим эти возможности.

Что произойдет, если мы попытаемся взлететь, делая в вертикальной плоскости взмахи руками верх и вниз? Объем воздуха, который мы способны переместить вниз во время одного взмаха одной руки, примерно равен площади руки, умноженной на расстояние, которое пройдет рука при своем движении сверху вниз и которое примерно равно длине руки. Если грубо оценить эту величину, мы получим 0,7 м × 0,1 м × 0,7 м, то есть для двух рук эта величина примерно равна 0,1 м^3. Поскольку плотность воздуха равна 10^{-3} г/см^3 = 1 кг/м^3, то масса перемещенного при этом взмахе рук воздуха будет примерно равна 0,1 кг. Если при этих движениях наши ладони будут иметь скорость 40 м/с (а это много больше того, чего мы можем достичь в реальности), то средняя скорость опускания рук будет равна 20 м/с. Предположив, что мы можем сделать три таких взмаха в секунду (что опять-таки больше реально достижимых значений), легко посчитать импульс, передаваемый нами воздуху в одну секунду: (0,1 кг)(20 м/с)(3/с) = 6 Н (при этом мы не учитываем импульс, который приобретает воздух при движении

рук снизу вверх). Таким образом, 6 Н — это верхний предел нашей подъемной силы. Если учесть, что человек массой 70 кг имеет вес 700 Н, становится ясно, что наша попытка взлететь обречена на провал. Более того, даже если мы наденем на руки невесомые крылья, каждое из которых будет иметь площадь в 1 м^2, то и в этом случае максимальная подъемная сила будет составлять всего 120 Н, что, разумеется, не позволит нам оторваться от земли, так как 120 Н — это очень далеко от необходимых 700 Н. (Обратите внимание на то, что, поскольку вода имеет плотность в 1000 раз большую, чем плотность воздуха, мы легко можем всплыть, оттолкнувшись руками от воды, то есть, взмахнув в воде руками. Это, естественно, повышает нашу «плавучесть».) Таким образом, реактивная сила, возникающая при взмахах в воздухе руками, даже при наличии крыльев, не позволит нам ни взлететь, ни летать. Однако, возможно, нам удастся взлететь другим способом?

Можем ли мы, по крайней мере, оторваться от земли, быстро разбежавшись и имея на руках искусственные крылья? Предположим, что человек разбегается до скорости мирового рекорда — порядка 10 м/с — и в этот момент вскидывает в стороны руки, на которых прикреплены крылья общей площадью 2 м^2. Для того чтобы рассчитать возникающую при этом подъемную силу, используем формулу (7.50) $F_{\text{подъемн}} = (1/2)CS\rho u^2 = (0.5)(1.2)(2\ \text{м}^2)(1\ \text{кг/м}^3)(100\ \text{м}^2/\text{с}^2) = 120$ Н. Таким образом, подъемная сила в этом случае будет равна 120 Н, что опять-таки недостаточно для того, чтобы оторваться от земли. Как видно, выражение «Если бы человек мог летать, он должен был бы иметь крылья» не верно. Даже если бы человек имел крылья, он все равно не мог бы летать!

7.6. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для описания движения крови в сосудистой системе (глава 8) и воздуха в системе дыхания (глава 9) мы можем использовать закон Лапласа, уравнение неразрывности и уравнение Бернулли для невязкой жидкости или газа и закон Пуазейля для вязкой жидкости. Эти же законы могут быть использованы для описания движения объектов в жидкости и газе (например, для описания плавания и полета в воздухе). Для описания этих процессов также приходится использовать физические законы, объясняющие возникновение давления, и законы диффузии.

ЗАДАЧИ

Давление и основы течения жидкости и газа

7.1. Вам измеряют артериальное давление с помощью сфигмоманометра, однако в ситуации, когда рука, на которой производят измерение, не опущена вниз, а, напротив, поднята вверх. Если ваше истинное давление в этот момент равно

120/80 мм рт. ст., то какое давление будет измерено при так организованной процедуре?

7.2. В бассейн шириной 4 м и длиной 20 м вошел человек и плавает в нем. Известно, что при этом уровень воды в бассейне поднялся на 0,75 мм. Чему равна масса пловца?

7.3. Вы хотите измерить объем руки женщины, масса которой 50 кг. Для этого вы опускаете её руку в вертикально расположенный цилиндр диаметром 15 см, который частично заполнен водой. Уровень воды при этом поднимается на 12,7 см. Каковы масса, вес и объем руки этой женщины (см. главу 1)?

7.4. Кто обладает большей плавучестью, человек с широкой костью, развитой мускулатурой и тонкой жировой прослойкой или человек с тонкими костями, слабо развитыми мышцами и большим содержанием жира?

7.5. Влияет ли удерживаемая в организме вода (жидкость) на способность человека плавать?

7.6. После нормального выдоха женщина массой 50 кг имеет плотность тела 1,01 г/см^3. Может ли она держаться на воде? Сможет ли она держаться на воде, вдохнув 2 литра воздуха?

7.7. Мужчина массой 70 кг имел среднюю плотность тела 1,03 г/см^3. С возрастом он набрал 5 кг жира. Сможет ли он теперь держаться на воде?

7.8. Может ли человек с эктоморфной конституцией держаться на воде?

7.9. Почему все люди могут легко держаться на поверхности Мертвого моря, плотность воды в котором 1,2–1,3 г/см^3? (Кстати, мы рассматривали процесс плавания в пресной воде. Обратите внимание на то, что плотность морской воды составляет 1,027 г/см^3.)

7.10. Три женщины, массой 50 кг каждая, летят на воздушном шаре, заполненном гелием. Каким должен быть минимальный диаметр этого шара? (Какие предположения следует сделать о связи между массой гондолы (корзины, в которой находятся пассажиры) и радиусом шара?)

7.11. Относительное давление внутри цилиндрической трубки равно 100 мм рт. ст.; радиус трубки равен 1 мм. Чему равно натяжение стенки трубки в состоянии равновесия (в единицах системы СИ)?

7.12. (задача повышенной сложности) Выведите закон Лапласа для сферы (7.9) путем интегрирования нормальной силы, действующей на полусферу. Сделайте это таким же образом, как это было сделано для цилиндра (7.7).

7.13. Давление в мочевом пузыре в широком диапазоне объемов практически постоянно и примерно равно 8 мм рт. ст. Если считать, что толщина пузыря равна 5 мм, покажите, что напряжение в его стенке равно 600 (Па/см) · $V^{1/3}$, если объем пузыря V выражен в см^3.

7.14. Внутреннее давление в сосуде с упругими стенками, таком как артерия, вена, глазное яблоко, аневризма или воздушный шар, может быть оценено путем надавливания на него пальцем. Этот метод называется пальпацией (рис. 7.24):

(а) Покажите, что давление, которое ощущает при этом ваш палец, зависит от натяжения стенки сосуда.

(б) Покажите, что давление, которое вы при этом ощущаете, равно внутреннему давлению в сосуде в том случае, когда вы надавливаете так, что участок сосудистой стенки становится плоским.

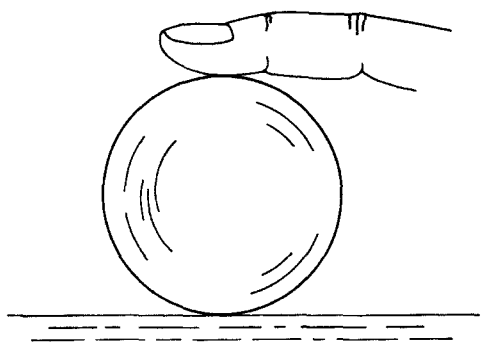


Рис. 7.24. К задаче 7.14. Пальпация кровеносного сосуда. (Из [352])

7.15. В предположении, что жидкость невязкая и высота сосуда не меняется, определите, как изменится скорость течения жидкости в сосуде, если его диаметр уменьшить в 4 раза.

Вязкое течение

7.16. Сравните в единицах СИ динамическую вязкость жидкости η, входящую в формулу (7.23), и константу вязкого затухания (демпфирования) «c», входящую в формулу (4.48).

7.17. Вязкость моторного масла, которое выбирают для заливки в двигатель автомобиля, зависит от температуры окружающей среды. Характеристики масла имеют особенно важное значение при пуске холодного двигателя. Обычно при очень жаркой погоде заливают масло с высокой вязкостью (SAE 50), а при очень холодной погоде, напротив, заливают масло с низкой вязкостью (SAE 10). Используя таблицу 7.3, оцените вязкость масла, которое нужно использовать при умеренной температуре окружающей среды. Посмотрите, как вязкость моторного масла зависит от температуры. (В наше время предпочтение отдается моторным маслам, которые пригодны в широком диапазоне температур, например, SAE 10W/40).

7.18. Вязкая жидкость течет с объемным расходом Q по широкой трубе диаметром D и длины L. Эту трубу заменяют на N одинаковых узких трубок, каждая из которых имеет длину L.
(а) Чему равен расход жидкости в каждой из узких трубок?
(б) Вам известно, что падение давления на широкой трубе и на системе узких трубок одно и то же. Найдите диаметр узкой трубки и определите, возможна ли вообще такая ситуация.
(в) Если известно, что диаметр узкой трубки равен αD, а длина ее равна βL, определите сопротивление каждой узкой трубки и всей системы узких трубок, выразив их через сопротивление широкой трубы.

7.19. Наш организм очень чувствителен даже к малым изменениям внутренней температуры. Посмотрим, что произойдет, если вязкость крови изменится вследствие изменения температуры тела. Известно, что при увеличении температуры с 25 °C до 37 °C динамическая вязкость цельной крови уменьшается на 30%. На сколько (при прочих равных условиях) должно увеличиться систолическое давление (в норме равное 120 мм рт. ст.) чтобы поддержать прежний (нормальный) минутный объем кровообращения при уменьшении температуры тела до 25 °C? (Конечно, такое уменьшение температуры приведет к многочисленным и очень значительным изменениям в состоянии организма; см. главу 13).

7.20. (а) Какую силу F (в ньютонах) нужно приложить к поршню шприца для того, чтобы в течение 3 секунд через иглу для подкожных инъекций ввести в вену объем раствора, равный $1{,}0 \times 10^{-6}$ м^3 (рис. 7.25)? Считая внутренний радиус иглы равным 4×10^{-4} м, а её длину — 0,025 м, воспользуйтесь законом Пуазейля для того, чтобы оценить падение давления на игле. Также считайте, что игла введена в вену, давление в которой 14 мм рт. ст, площадь сечения поршня шприца равна $8{,}0 \times 10^{-5}$ м^2, а вязкость вводимого раствора — $1{,}5 \times 10^{-3}$ Па · с.
(б) Почему такого рода инъекции делают внутривенно, а не внутриартериально?

7.21. Вычислите число Рейнольдса для каждого из участков желудочно-кишечного тракта. Примите вязкость содержимого до желудка равной 1 Н-м/с, а вязкость химуса (содержимого) после желудка равной 10 Н-м/с. Является ли движение химуса ламинарным или турбулентным?

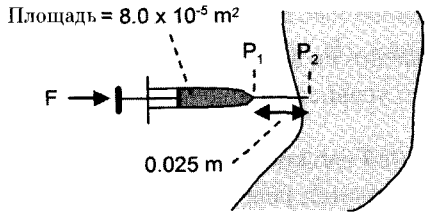


Рис. 7.25. К задаче 7.20. Внутривенная инъекция с помощью шприца для подкожных инъекций. (Основано на [348])

7.22. (а) Вычислите напряжение сдвига на стенке трубки радиуса R, по которой течет ньютоновская жидкость вязкости η со средней скоростью u.
(б) Оцените напряжение сдвига (в единицах СИ) на стенке типичной артерии человека.

7.23. (задача повышенной сложности) Покажите, что скорость сдвига в потоке dv/dy связана со скоростью деформации $d\varepsilon/dt$.

Диффузия

7.24. Биологически важные молекулы образуются в центре клетки, диаметр которой 2 мкм. Оцените время, за которое эти молекулы покинут клетку, благодаря процессу диффузии. (Предположите, что содержимое клетки представляет собой жидкость, коэффициент диффузии в которой равен $D = 10^{-5}$ см^2/с.)

7.25. Для одномерного случая оцените характерное расстояние, на которое продиффундируют молекулы в течение 1 секунды в газе, жидкости и твердом теле.

7.26. Биологический материал, занимающий объем 1 мм^3, нужно переместить на расстояние 2 см в такой же объем 1 мм^3:
(а) Как быстро произойдет этот процесс, если материал перемещать по некоему сосуду со скоростью 10 см/с? Какая часть исходного материала будет таким образом доставлена в новое место?
(б) Если этот материал перемещается за счет диффузии в жидкости с коэффициентом диффузии $D = 10^{-5}$ см^2/с, когда примерно максимальное количество

материала переместится в новое место и какая часть исходного материала достигнет нового местоположения?
(в) Какой из этих двух способов транспорта предпочтительнее и почему?

7.27. Обратитесь к рисунку 7.19. Если σ и абсцисса выражены в сантиметрах, а время t — в секундах, то что представляет собой коэффициент диффузии?

7.28. Подстановкой убедитесь в том, что выражения (7.55) и (7.56) являются решениями одномерного уравнения диффузии (7.53).

7.29. (задача повышенной сложности) Подстановкой убедитесь в том, что выражения (7.57) и (7.58) являются решениями трехмерного уравнения диффузии

$$D\frac{1}{r^2}\frac{\partial}{\partial r}\left(r^2\frac{\partial n}{\partial r}\right)=\frac{\partial n}{\partial t}. \qquad (7.70)$$

7.30. (а) Вы можете определить наличие в 1 $см^3$ воздуха 4×10^8 молекул этилмеркаптана, который создает запах гнилой рыбы. Такая концентрация соответствует соотношению: одна молекула этилмеркаптана на 10^{11} молекул воздуха (поскольку плотность молекул воздуха равна $5\times10^{19}/см^3$). Предположим, что в 10 метрах от вас поместили 1 $мм^3$ этого сильно пахучего вещества. Через какое время вы почувствуете это? (Этилмеркаптан, C_2H_5SH, имеет молекулярную массу 62,1 г/моль и представляет собой жидкость, плотностью 1,01 $г/см^3$. Он имеет запах, похожий на запах тухлых яиц, и его добавляют к природному газу или к пропану, для того чтобы можно было легко определить утечку этих газов, которые собственного запаха не имеют.)
(б) Если нос вашей собаки в 1000 раз чувствительнее вашего, то через сколько времени она учует этот неприятный запах?

Плавание, полеты и силы сопротивления

7.31. Повторите анализ, который позволяет оценить скорость пловца, но, предположив, что мышца имеет вдвое больший диаметр и может развивать постоянную силу, равную 405 Н. (Почему такое значение силы представляется разумным?) Получите ли вы при этом осмысленный результат? Почему?

7.32. Повторите анализ, который позволяет оценить скорость пловца, но теперь предположите, что основное сопротивление движению оказывает стоксова сила вязкого трения. Получите ли вы при этом осмысленный результат? Почему?

7.33. Из формул (7.68) и (7.69) определите все этапы, которые проходит пловец, прекративший грести и скользящий по поверхности воды.

7.34. Используя данные, приведенные в тексте, оцените характерное время скольжения по воде пловца мирового класса, который, плывя вольным стилем, вдруг прекратил грести и начал скользить. Также оцените расстояние, на которое он продвинется за это время.

7.35. Проведите анализ скольжения пловца по поверхности воды (как это сделано при получении формул (7.64)–(7.69)), считая, что сопротивление движению оказывает только стоксова сила трения.

7.36. На рис. 7.23 нога пловца согнута в колене (при $x = 0$) и при разгибании развивает силу, перпендикулярную оси голени. Пусть длина голени L, а сила, развиваемая единицей длины голени при её разгибании, распределена по закону $p(x)$. Покажите, что работа, которую производит эта нога при повороте голени в коленном суставе на угол $d\theta$, равна

$$dW = \int_0^L \big(p(x)\,x dx\big)\,d\theta\,. \tag{7.71}$$

7.37. Подумайте, могли ли бы люди летать с помощью искусственных крыльев на другой планете? Какими для этого должны быть ускорение свободного падения g и плотность атмосферы ρ? Следует ли предполагать, что изменение величины g должно сопровождаться таким же или, напротив, противоположным по знаку изменением величины ρ? (Весом скафандра, разницей температур, изменениями метаболизма и т.п. можно пренебречь.)

7.38. Чему равно число Рейнольдса частицы материи диаметром 1 мкм (например, клетки в воде или частицы в крови)? Считайте, что плотность жидкости равна 1 г/см^3, скорость движения частицы 4 мм/с; вязкость жидкости считайте равной вязкости цельной крови. Какой тип сил сопротивления будет превалировать при таком движении?

7.39. (а) Какой тип сил сопротивления — стоксово вязкое трение или гидродинамическое сопротивление — превалирует при ходьбе или беге человека?
(б) Какой тип сопротивления превалирует при плавании в воде?
(Не забудьте в каждом случае вычислить число Рейнольдса.)

7.40. (а) Оцените силу гидродинамического сопротивления для очень быстро бегущего человека.
(б) Какая мощность расходуется на преодоление сопротивления?
(в) Сравните мощность, расходуемую на преодоление сопротивления с метаболической мощностью, необходимой для бега.

7.41. Конькобежцы часто принимают такую позу, при которой их туловище практически горизонтально. Зачем?

7.42. Человек без парашюта выпал из самолета на высоте 1000 м. Определите скорость его равномерного движения при падении, приравняв для этого силу тяжести и силу сопротивления. Какую силу сопротивления вы будете при этом считать основной? Достаточно ли длительным будет падение, для того чтобы успела установиться постоянная скорость падения?

7.43. (а) Парашютист прыгает с самолета, летящего на высоте 1000 м. Считая массу парашютиста равной 70 кг (массой самого парашюта пренебречь), а диаметр парашюта равен 7 м, определите скорость равномерного снижения парашютиста, приравняв для этого силу тяжести и силу сопротивления. Какую силу сопротивления вы будете считать основной? Достаточно ли длительным будет снижение, для того чтобы успела установиться постоянная скорость?
(б) На какой минимальной высоте над землей нужно открыть парашют для того, чтобы скорость приземления парашютиста была не больше 1,5 м/с. Считайте, что для полного раскрытия парашюта требуется время, равное 2,5 секундам.

ГЛАВА 8 СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТАЯ СИСТЕМА

Сердечно-сосудистая система состоит из трех основных элементов. Во-первых, это **кровь**, в которой содержатся переносимые по сосудистой системе вещества. Кровь транспортирует питательные вещества от желудочно-кишечного тракта ко всем клеткам организма. Она же переносит к тканям кислород, получаемый в легких. Таким образом, кровью доставляются к тканям все субстраты жизнедеятельности. С кровью же удаляются от клеток двуокись углерода и другие продукты жизнедеятельности. Вторым основным элементом сердечно-сосудистой системы является, собственно, **сосудистая система**, которая представляет собой сеть ветвящихся кровеносных сосудов. И, наконец, третьим основным элементом этой системы является **сердце**, представляющее собой четырехкамерный насос, состоящий, главным образом, из кардиомиоцитов (мышечных клеток сердца), нагнетающий кровь в сосудистую систему и делающий работоспособной всю систему кровообращения. Подробное описание сердечно-сосудистой системы можно найти в работах [368, 369, 372, 373, 376, 378, 384, 386, 388, 390, 395, 396, 402, 410, 417].

8.1. ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ О СОСУДИСТОЙ СИСТЕМЕ И СЕРДЕЧНОМ ЦИКЛЕ

8.1.1. Кровообращение

Кровь от сердца направляется в две раздельные системы сосудов (рис. 8.1). Правое сердце нагнетает обедненную кислородом («синюю») кровь в *малый* или *легочный* круг кровообращения. В легких кровь оксигенируется и обогащенная кислородом («красная») кровь возвращается в левое сердце. Далее, левое сердце направляет эту обогащенную кислородом кровь в сосуды *большого* круга кровообращения (в *системное* кровообращение), по которым она разносится ко всем органам и тканям организма. Система кровообращения состоит

из системы артериальных сосудов, по которым кровь от сердца доставляется к легким и всем остальным органам, и системы венозных сосудов, по которым кровь возвращается к сердцу.

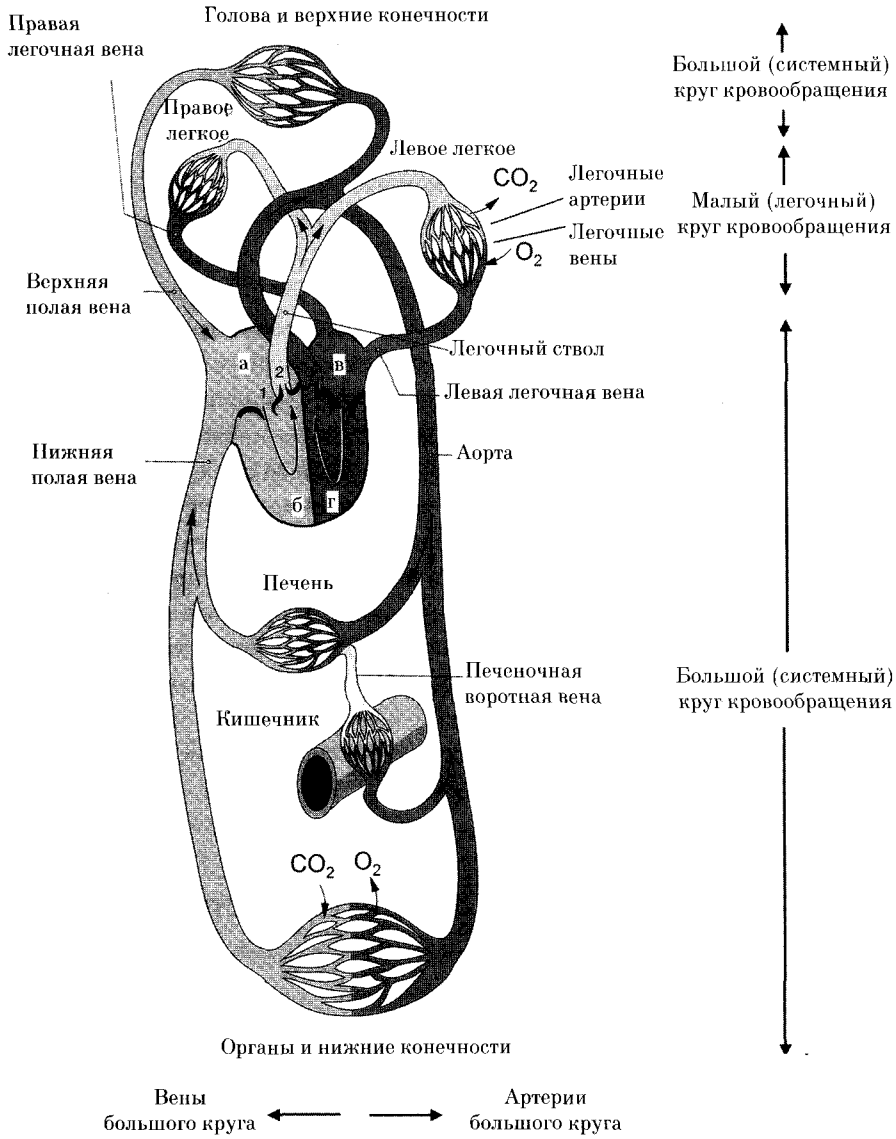


Рис. 8.1. Схематическое изображение сердечно-сосудистой системы: правое предсердие (*а*); правый желудочек (*б*); левое предсердие (*в*); левый желудочек (*г*); (1) правый атриовентрикулярный (трехстворчатый) клапан; (2) легочный полулунный клапан; (3) аортальный полулунный клапан; (4) левый атриовентрикулярный (двухстворчатый, митральный) клапан. (Из [416])

Из верхней и нижней полых вен кровь поступает в *правое предсердие* (рис. 8.2). Далее кровь проходит через *трехстворчатый клапан* и попадает в *правый желудочек*. Этот желудочек нагнетает кровь через *легочный полулунный клапан* в легочную артерию, которая ветвится, образуя все более мелкие артерии, затем артериолы и, наконец, легочные капилляры. Легочные капилляры, сливаясь, образуют венулы, которые при дальнейшем слиянии образуют все более и более крупные вены и, наконец, легочную вену, по которой кровь поступает в *левое предсердие*. Такова анатомия малого круга кровообращения.

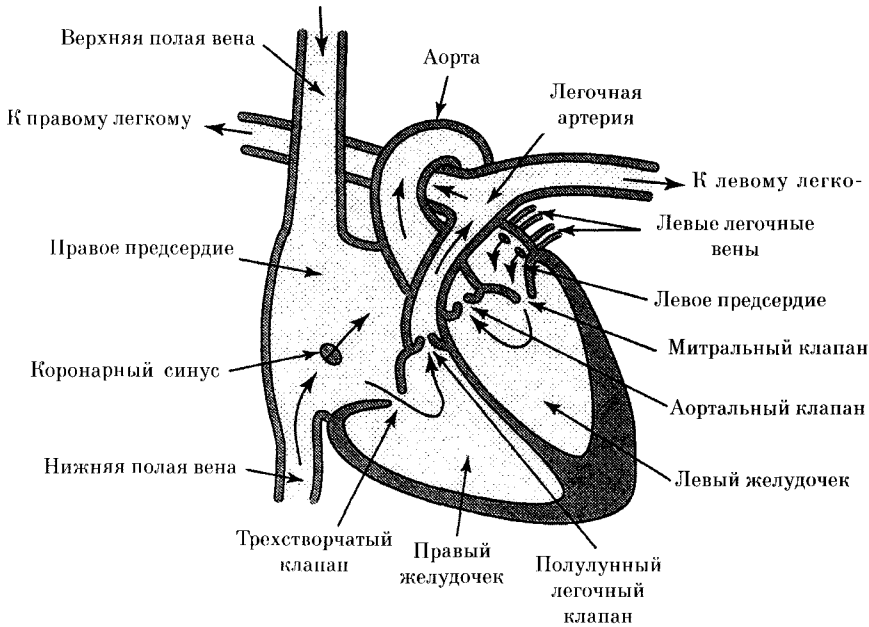


Рис. 8.2. Схематическое изображение сердца, его камер, клапанов и сосудов. (Из [367])

В большом круге кровообращения кровь из *левого предсердия*, проходя через *двустворчатый или митральный* клапан, попадает в *левый желудочек*. Из левого желудочка кровь через *аортальный полулунный клапан* попадает в аорту, от которой отходят крупные артерии ко всем органам и тканям тела. Эти артерии ветвятся на более мелкие артерии, которые, в свою очередь, ветвясь далее, образуют артериолы и, наконец, системные капилляры, в которых за счет диффузии происходит газообмен: кислород поступает из крови в ткань, а углекислый газ уходит из тканей в кровь. Системные капилляры сливаются в мелкие венулы, которые, сливаясь далее, образуют крупные венулы, вены и, наконец, вся кровь от верхней части туловища поступает в верхнюю полую вену, а от нижней части туловища — в нижнюю полую вену.

Таблица 8.1. Нормальные значения давления и объемов в состоянии покоя.

	P (мм рт. ст.)	V (л)
Артерии большого круга	100	1,0
Вены большого круга	2	3,5
Легочные артерии	15	0,1
Легочные вены	5	0,4

У большого и малого кругов кровообращения есть сходство и различия. По обоим кругам течет один и тот же кровоток Q. (Если бы это было не так, то кровь должна была бы где-то накапливаться.) В большом круге кровообращения кровь отдает кислород и забирает из тканей углекислый газ, тогда как в малом круге, напротив, кровь отдает углекислый газ и насыщается кислородом. Из таблицы 8.1 видно, что в артериях большого круга кровообращения давление выше, а объем больше, чем в артериях малого круга (несмотря на то, что по артериям обоих кругов течет один и тот же кровоток Q). Различие в артериальном давлении естественно, так как артерии большого круга должны доставить кровь к удаленным от сердца органам и тканям, и потому сосуды большого круга длиннее. Однако не это самое важное; главное различие между сосудами большого и малого кругов состоит в том, что системные артериальные сосуды значительно уже, чем артериальные сосуды легочного круга. Если вспомнить, что, согласно закону Пуазейля, сопротивление трубок обратно пропорционально четвертой степени диаметра, становится понятно, поче-му сопротивление системы сосудов большого круга в несколько раз больше общего со-противления сосудов малого круга.

Левое сердце (левый желудочек + левое предсердие) больше по размерам, чем правое сердце (правый желудочек + правое предсердие), поскольку левое сердце должно создать большее давление в сосудах большого круга, чем давление, создаваемое правым сердцем в сосудах малого круга. Стенки сердца состоят, главным образом, из толстого мышечного слоя, называемого *миокардом*. Ближе к полостям сердца находится более тонкий слой ткани, называемый *эндокардом*, а снаружи миокард покрывает мембрана, называемая *эпикардом*. Две части сердца — левое и правое — разделены перегородкой. Данные, приведенные в таблице 8.1, показывают, что давление в артериях выше, чем давление в венах, в то время как объем крови в венах значительно больше объема крови в артериях. Общий объем циркулирующей в организме человека крови равен примерно 5 литрам.

У человека, находящегося в состоянии покоя, примерно 12% крови находится в камерах сердца, 2% в аорте, 8% в артериях, 1% в артериолах, 5% в капиллярах, 50% в венах большого круга и 18% в венах малого круга.

Основные артерии и вены показаны на рисунках 8.3 и 8.4. В таблицах 8.2 и 8.3 даны приблизительные размеры (длина, диаметр, толщина стенки) сосудов разного уровня, а также их количество, площадь поверхности и объем содержащейся в них крови.

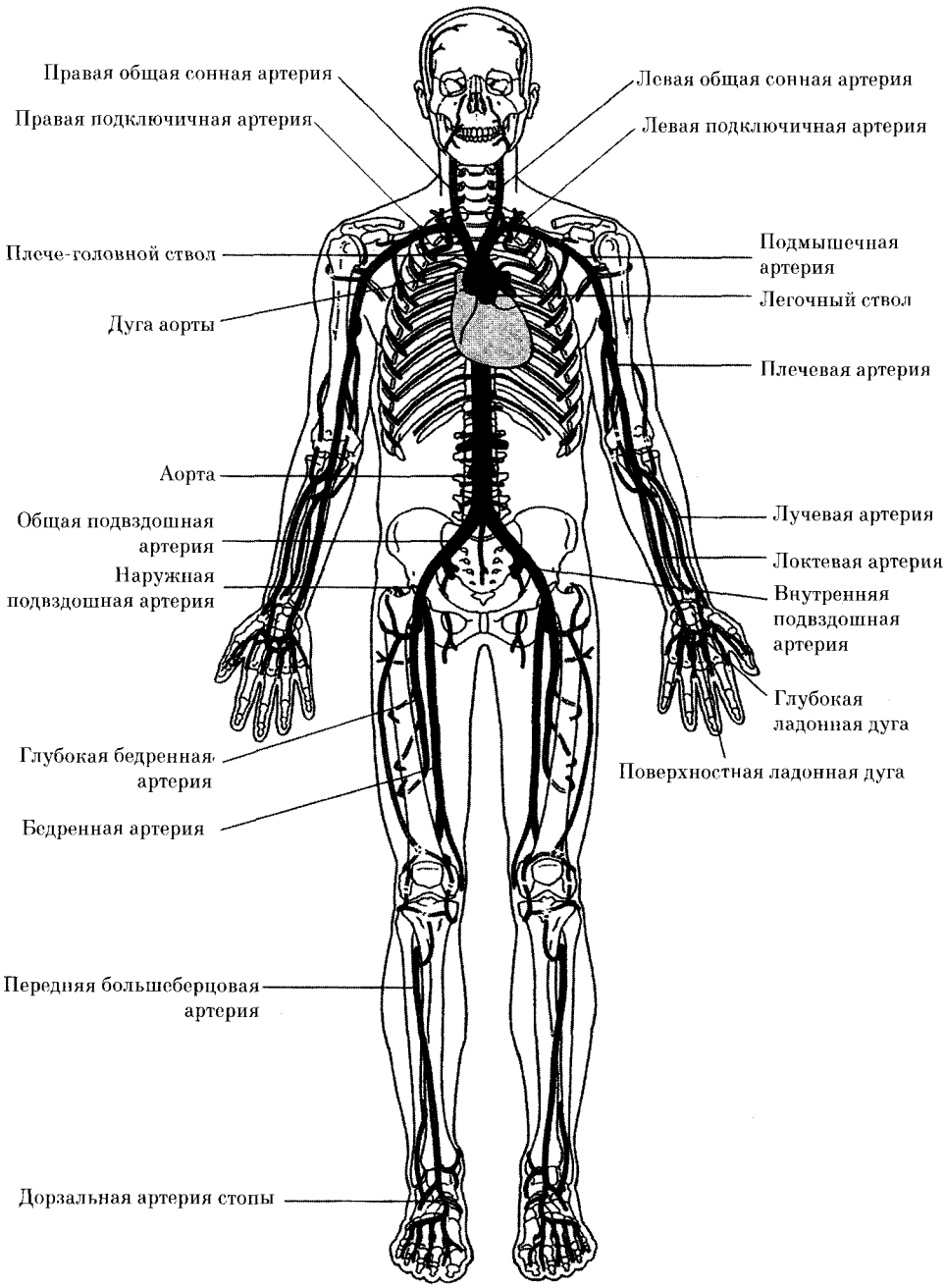


Рис. 8.3. Крупные артерии тела человека. В большом круге кровообращения кровь по артериям уносится от сердца к органам и тканям. Многие артерии парные, например, левая и правая лучевая артерии. (Из [408]. Печатается с разрешения)

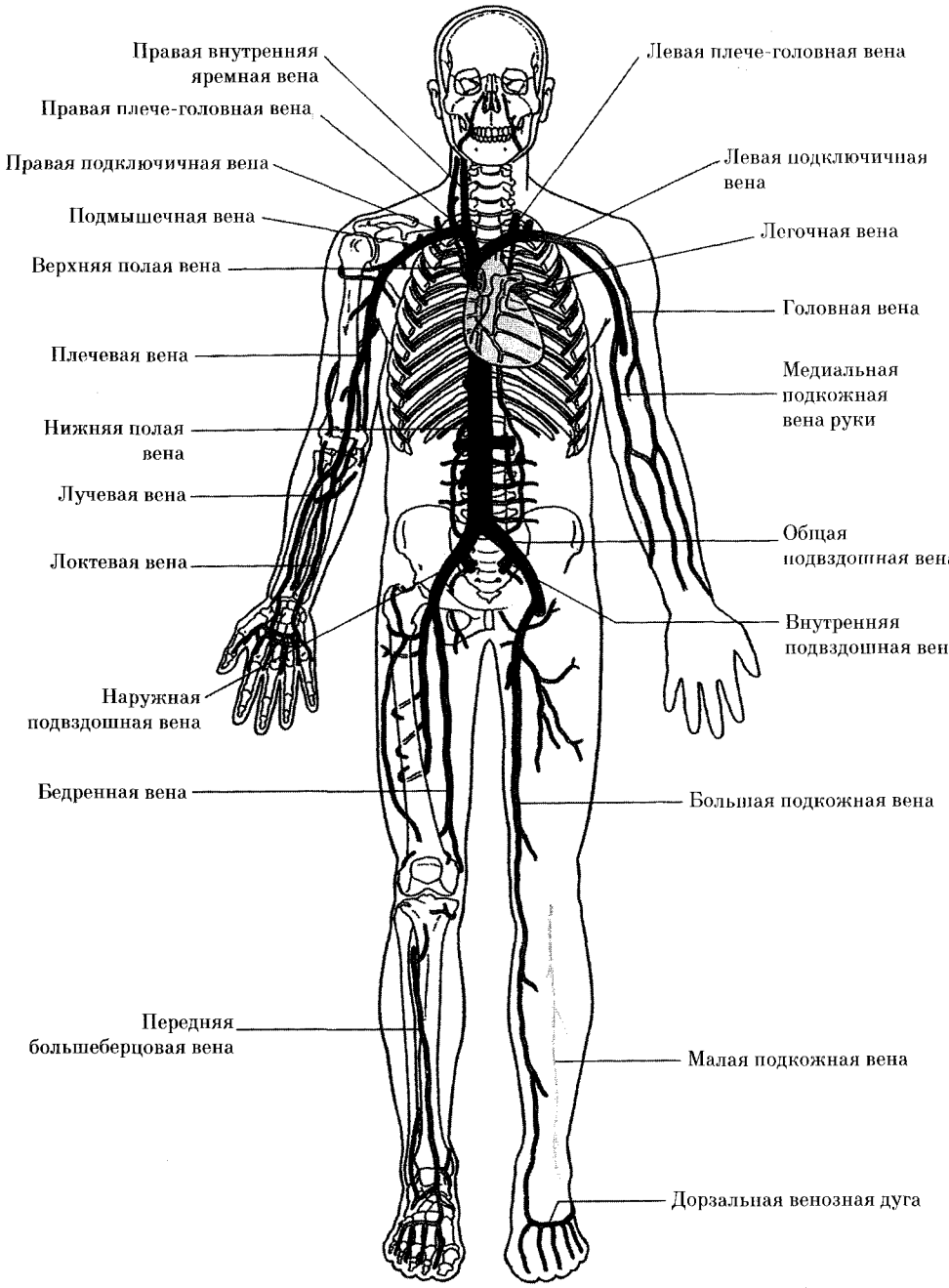


Рис. 8.4. Крупные вены тела человека. На левых конечностях показаны только поверхностные вены, а на правых конечностях — только глубокие вены. Кровь по венам возвращается от органов и тканей к сердцу. Многие вены парные, например, левая и правая лучевая вены. (Из [408]. Печатается с разрешения)

Таблица 8.2. Примерные количественные характеристики отдельных сосудов в системе кровообращения человека. (Использованы данные из [382]).

Сосуд	Диаметр (мм)	Длина (мм)	Толщина стенки (мкм)	Давление (мм рт. ст.)
Аорта	25	400	1500	100
Крупные артерии	6,5	200	1000	100
Главные артериальные ветви	2,4	100	800	95
Терминальные артериальные ветви	1,2	10	125	90
Артериолы	0,1	2	20	60
Капилляры	0,008	1	1	30
Венулы	0,15	2	2	20
Терминальные венулы	1,5	10	40	15
Главные венозные ветви	5	100	500	15
Крупные вены	14	200	800	10
Полая вена[a)]	30	400	1200	5
Камеры сердца				120

Приведены данные для 30-летнего мужчины массой 70 кг с объемом циркулирующей крови 5,4 литра.

[a)] Реально существуют две полые вены.

8.1.2. Сердечный цикл

В нормально работающем сердце можно легко выделить точно определенный во времени цикл сокращения — расслабления мышц сердца, общая длительность которого τ (рис. 8.5). Первая стадия цикла — *диастола* — характеризуется тем, что венозный приток крови приводит к заполнению обоих предсердий; во время этой стадии цикла оба желудочка расслаблены. В течение второй стадии цикла мышцы (миокард) левого и правого предсердий сокращаются, нагнетая кровь через атриовентрикулярные клапаны соответственно в левый и правый желудочки. (Это утверждение, вообще говоря, представляет собой значительное упрощение, поскольку примерно 75% крови поступает из предсердий в желудочки до начала сокращения предсердий.) Далее начинается *систола* желудочков. В течение первой стадии систолы миокард желудочков сокращается изоволемически (при постоянном объеме желудочков), поскольку в этот период времени как атриовентрикулярные, так и полулунные клапаны закрыты. Длительность этой стадии Δ одинакова для обоих желудочков. В течение второй стадии систолы происходит изгнание крови из обоих желудочков, соответственно, в легочную артерию (из правого желудочка) и в аорту (из левого желудочка). Систолическое давление крови развивается в течение второй стадии систолы, а диастолическое давление достигается в конце диастолы.

Таблица 8.3. Примерные количественные характеристики сосудов в системе кровообращения человека. (Использованы данные из [382]).

Сосуд	Количество	Общая длина (мм)	Общая площадь поверхности ($мм^2$)	Общий объем крови ($мм^3$)
Аорта	1	400	31400	200000
Крупные артерии	40	8000	163000	260000
Главные артериальные ветви	500	50000	377000	220000
Терминальные артериальные ветви	11000	110000	415000	120000
Артериолы	1500000	9000000	2800000	70000
Капилляры	19000000000	19000000000	298000000	375000
Венулы	10000000	20000000	9400000	355000
Терминальные венулы	11000	110000	518000	190000
Главные венозные ветви	500	50000	785000	1590000
Крупные вены	40	8000	352000	1290000
Полая вена[a)]	1	400	37700	280000
Камеры сердца				450000
Общая		~19000 км	312900000	5400000

Приведены данные для 30-летнего мужчины массой 70 кг с объемом циркулирующей крови 5,4 литра

[a)] Реально существуют две полые вены.

Одним из способов измерения объемной скорости кровотока при изгнании крови из левого желудочка является *баллистокардиография* — метод, описанный в задаче 8.47. Другой способ измерения состоит в использовании доплеровской ультразвуковой эхокардиографии, которая является широко распространенным клиническим методом и описана в задаче 10.23.

Правое и левое сердце должны работать абсолютно синхронно, обеспечивая одинаковый кровоток Q в обоих кругах кровообращения. В сердце существует механизм, обеспечивающий строго периодическое повторение сердечного цикла и синхронность сокращения обоих предсердий и обоих желудочков. Для этого на границе коронарного синуса и правого предсердия существует водитель ритма — синоатриальный (или синусный) узел (см. проводящую систему сердца на рис. 8.6), который посылает импульсы к мышцам обоих предсердий, обеспечивая их синхронное сокращение. Эти электрические импульсы распространяются

по миокарду предсердий и поступают в расположенный между предсердиями и желудочками атриовентрикулярный узел, в котором они на некоторое время задерживаются, после чего из атриовентрикулярного узла посылается сигнал на миокард желудочков, обеспечивающий их синхронное сокращение.

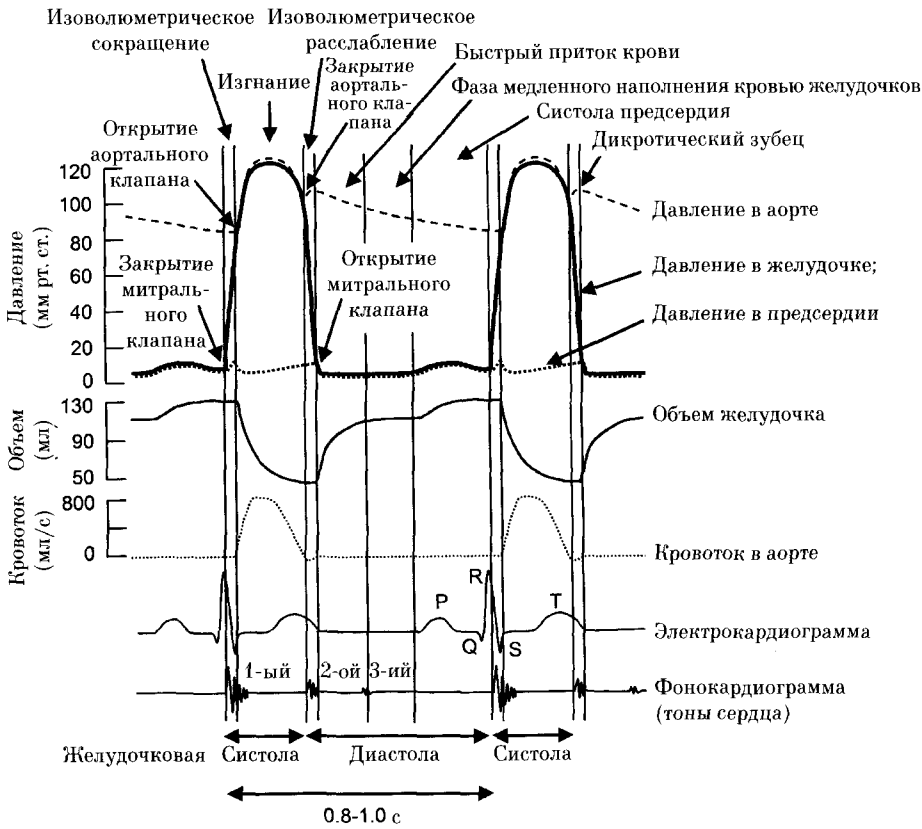


Рис. 8.5. Изображенные в зависимости от времени давление в левом желудочке и в левом предсердии, объем левого желудочка, давление и кровоток в аорте, электрокардиограмма и фонокардиограмма (запись звуковых сигналов, называемых тонами сердца). (Диаграмма Уиггерса.) На диаграмме также отмечены моменты открывания и закрывания аортального полулунного и митрального клапанов. (Основано на [390], [414] и [417])

Электрические сигналы, распространяющиеся в сердце, можно зарегистрировать на поверхности тела человека с помощью электрокардиограммы (ЭКГ) [379, 386, 401]. На рисунке 8.6 приведена кардиограмма, зарегистрированная в течение одного сердечного цикла (см. также рис. 12.28). Волна P отражает деполяризацию предсердий, происходящую во время их сокращения. Комплекс

QRS отражает деполяризацию (и, следовательно, сокращение) желудочков. Волна T обусловлена процессом реполяризации (и, соответственно, расслабления) желудочков. Сигнал, который отражает реполяризацию предсердий, не виден, так как он маскируется высокоамплитудным QRS комплексом. Деполяризация, реполяризация, электрические свойства сердца и использование ЭКГ подробно обсуждаются в главе 12.

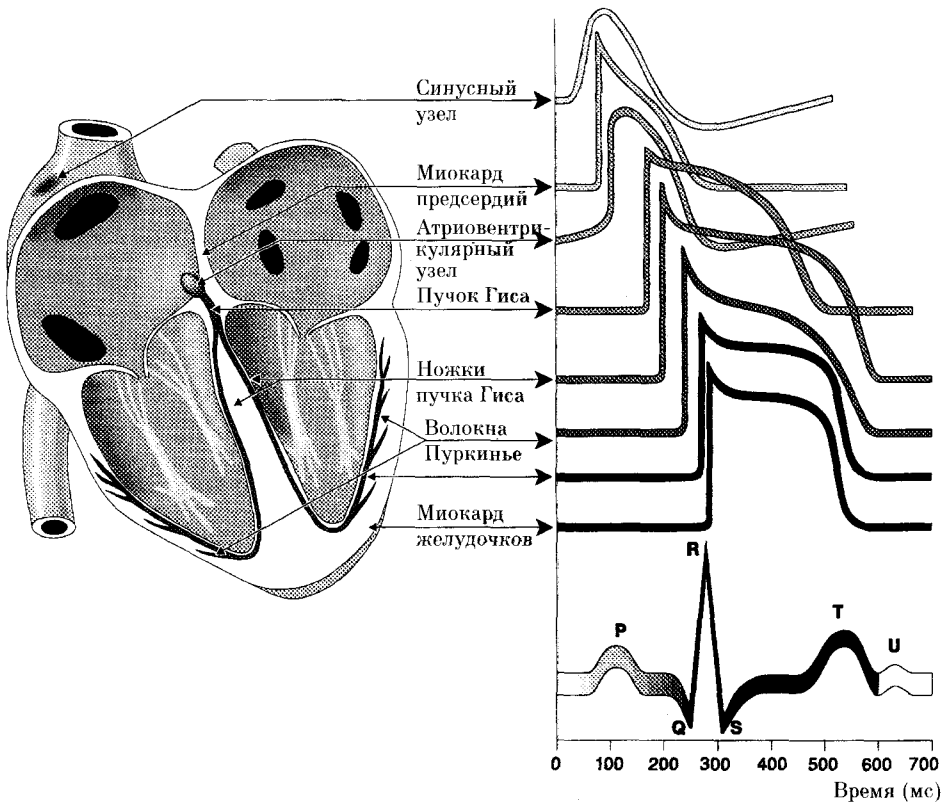


Рис. 8.6. Проводящая система сердца с синоатриальным (синусным) и атриовентрикулярным узлами, изображенная вместе электрическими потенциалами в разных частях проводящей системы. Внизу — кривая электрокардиограммы. См. также рис. 12.28. (Из [404])

Итак, в здоровом сердце существует четкий ритм, и сокращения разных отделов сердца четко скоординированы во времени. Однако при отклонениях в работе проводящей системы возникают различные аритмии (нарушения правильного ритма сокращений), которые могут иметь весьма существенное значение для нормальной работы сердца. При *атриовентрикулярной (AV) блокаде*

происходит повреждение атриовентрикулярного узла (рис. 8.6.). При частичной атриовентрикулярной блокаде время проведения в AV узле увеличивается с нормальных 0,16 с до 0,25-0,50 с. При этом происходит выраженное уменьшение частоты сокращения желудочков сердца, так что частоты сокращений предсердий и желудочков начинают относиться не как 1:1 а как 2:1, 3:2 или 3:1. При полной AV блокаде ритмы сокращения предсердий и желудочков вообще не координированы: при частоте сокращений предсердий равной 100 в минуту, частота сокращений желудочков может быть 40 в минуту. При столь редких сокращениях желудочков (брадикардии), человек может испытывать чувство слабости. Частым нарушением ритма является *экстрасистолия*, при которой происходит внеочередное по отношению к нормальному ритму сердца сокращение сердечной мышцы. При *пароксизмальной тахикардии* происходит резкое увеличение частоты сердечных сокращений, которая может возрасти до 150 ударов в минуту и выше. Такое учащение сердечных сокращений может вызвать как нарушение насосной функции сердца, так и другие весьма серьезные нарушения функционирования сердечно-сосудистой системы. Наиболее серьезным нарушением ритма является *фибрилляция желудочков*, то есть возникновение состояния, при котором мышцы желудочков сокращаются «вразнобой» (когда одни мышечные волокна сокращаются, другие остаются в расслабленном состоянии). При этом, несмотря на то, что кардиомиоциты сокращаются, желудочек не изгоняет кровь в аорту или в легочную артерию (насосная функция сердца фактически отсутствует). Если немедленно не осуществить дефибрилляцию (которая производится электрическим разрядом высокого напряжения), то такое нарушение ритма в течение нескольких минут приводит к смерти. Значительно менее серьезным нарушением ритма является *фибрилляция предсердий*. Хотя и в этом случае кардиомиоциты предсердий сокращаются некоординировано, и фактически нет активного нагнетания крови из предсердий в желудочки, кровоток уменьшается всего на 20-30%, поскольку большая часть крови перетекает из предсердий в желудочки пассивно (независимо от систолы предсердий). К аритмиям можно, вообще говоря, отнести и *остановку сердца*, которая требует (как и фибрилляция желудочков) немедленной реанимации.

Сердечная мышца имеет очевидное сходство со скелетной мышцей, структура которой рассмотрена в главе 5 (рис. 5.1, *б*). В частности, нужно отметить, что основным «блоком», из которых построены эти мышцы, является саркомер, со скользящими друг относительно друга актиновыми и миозиновыми нитями (филаментами). Однако между этими двумя типами мышц (сердечной и скелетной) существуют и существенные различия. Так, при длине мышцы, характерной для состояния покоя, максимальная сила (натяжение), которую может развить скелетная мышца, может превысить 20 Н/см^2, в то время как сила, развиваемая в этом состоянии сердечной мышцей, не превышает 7 Н/см^2. Это различие мо-

жет быть отчасти объяснено, во-первых, тем, что в сердечной мышце больше процентное содержание ткани, которая не способна сокращаться (коллаген и фиброзная ткань), и, во-вторых, тем, что волокна в сердечной мышце непараллельны. Другое различие между скелетной и сердечной мышцами состоит в том, что сердечную мышцу нельзя привести в состояние тетануса. Это связано с наличием у сердечной мышцы фаз абсолютной и относительной невосприимчивости к внешним стимулам (абсолютной и относительной рефрактерности).

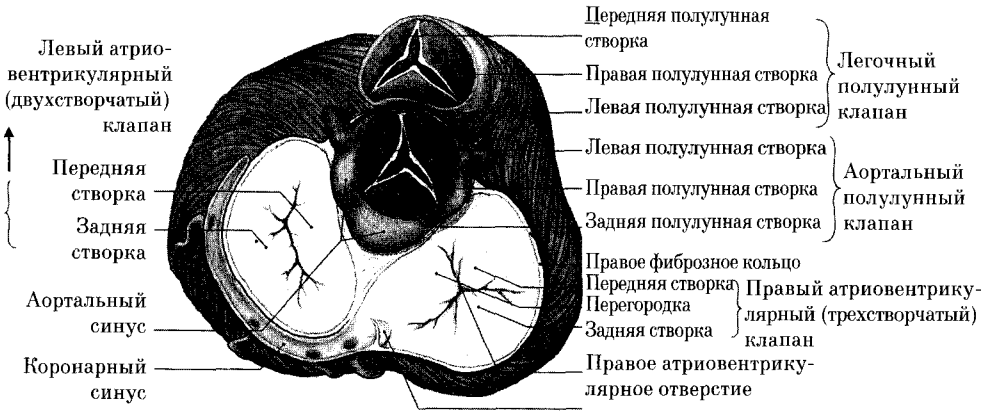


Рис. 8.7. Четыре главных клапана сердца (на рисунке также показаны створки клапанов). (Из [418])

Для диагностики сердечных расстройств используют метод эхокардиографии, то есть визуализации элементов сокращающегося сердца с помощью ультразвука. Этот и другие методы исследования состояния сердца кратко описаны в главе 10 (и в задачах 10.22 и 10.23).

8.1.3. Клапаны сердца

В сердце имеется четыре основных клапана (рис. 8.7). Правый атриовентрикулярный клапан определяет поток крови между правым предсердием (атриум) и правым желудочком (вентрикулум). Этот клапан имеет три створки, и потому часто его называют трехстворчатым (или трикуспидальным). Легочный полулунный клапан управляет кровотоком между правым желудочком и легочным стволом. (Через этот клапан проходит весь поток крови, направляющийся в малый круг кровообращения.) Левый атриовентрикулярный клапан расположен между левым предсердием и левым желудочком. У этого клапана две створки, и поэтому его иногда называют двухстворчатым или бикуспидальным. Однако

чаще всего этот клапан называют митральным, поскольку он похож на митру (головной убор высшего духовенства). Аортальный полулунный клапан расположен на выходе из левого желудочка и регулирует кровоток, направляемый из этого желудочка в аорту.

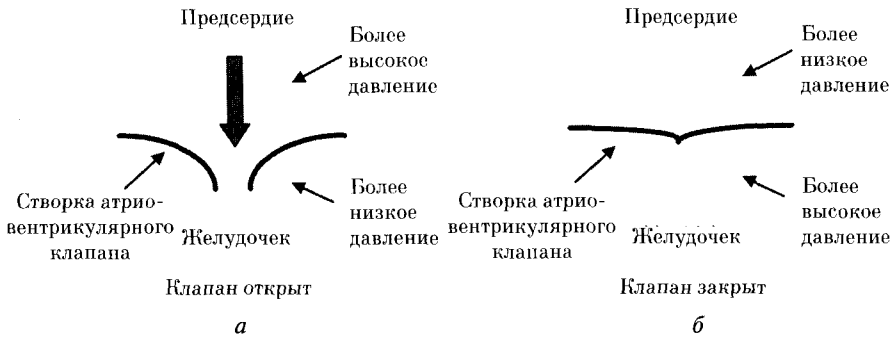


Рис. 8.8. Схематическое изображение однонаправленного тока крови в атриовентрикулярном клапане сердца. Давление в предсердии выше давления в желудочке; клапан открыт, и струя крови течет из предсердия в желудочек (*а*). Давление в желудочке выше давления в предсердии; створки клапана схлопываются и препятствуют обратному току крови (клапан закрыт) (*б*). (Основано на [417])

Эти четыре клапана имеют некоторые общие черты. Главное, что их объединяет, это то обстоятельство, что все они пропускают кровь только в одном направлении (рис. 8.8). Если клапан не дефектен, то он не допускает тока крови из желудочка в предсердие и из аорты (или легочной артерии) в желудочек. Рисунок 8.8 позволяет на упрощенной (одномерной) модели понять принцип работы клапанов. Так, когда давление в предсердии выше давления в желудочке (во время систолы предсердий) створки клапанов отгибаются в полость желудочка, клапан открывается, и кровь течет по градиенту давлений (из предсердия в желудочек; рис. 8.8, *а*). Однако, как только давление в желудочке становится выше давления в предсердии, и градиент давления на клапане меняет знак, створки клапана смыкаются (рис. 8.8, *б*), препятствуя обратному току крови из желудочка в предсердие.

Правда, нужно отметить, что такая простая конструкция недостаточна для того, чтобы клапан мог противостоять высокому давлению в желудочке. Чтобы не допустить обратного тока крови (при «продавливании» створок в полость предсердия) створки клапана присоединены через сухожильные струны к папиллярным мышцам, которые расположены со стороны желудочка и сокращаются в момент закрывания клапана (рис. 8.9). Такая конструкция не позволяет створкам клапана прогибаться и препятствует возникновению обратного тока.

Полулунные клапаны работают аналогично. Рассмотрим кратко, как функционирует аортальный полулунный клапан. Во время расслабления левого желудочка, давление в нем близко к нулю, в то время, как давление в аорте меняется от 120 мм рт. ст. (в момент окончания систолы) до 80 мм рт. ст. (в конце диастолы). В это время клапан закрыт, и обратный ток крови в желудочек из аорты невозможен. При сокращении миокарда левого желудочка, когда давление в этой камере сердца становится выше диастолического давления в аорте, клапан открывается, и кровь начинает поступать в аорту. Так продолжается до тех пор, пока давление в желудочке выше давления в аорте. Как только давление в аорте становится выше давления в желудочке, полулунный аортальный клапан вновь закрывается.

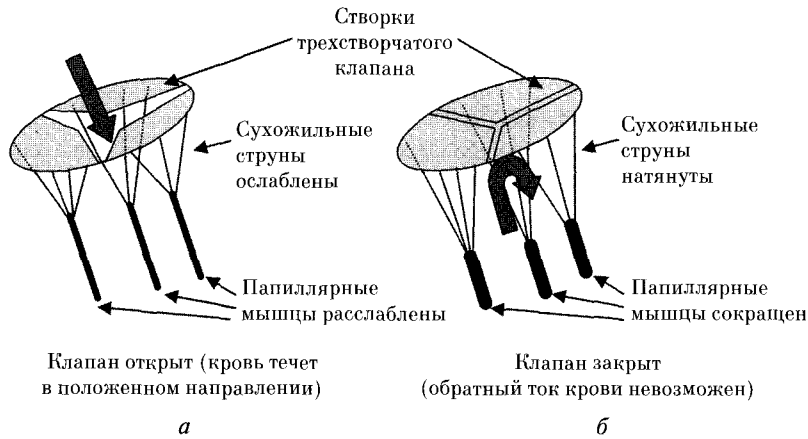


Рис. 8.9. Расположенные со стороны желудочков папиллярные мышцы атриовентрикулярных клапанов сокращаются в момент закрывания клапанов, натягивая сухожильные струны (*б*). При открывании клапанов папиллярные мышцы расслабляются, и натяжение сухожильных струн ослабевает (*а*). (Основано на [417])

Мы уже говорили в главе 7, что основным методом измерения артериального давления у человека является метод, основанный на выслушивании тонов Короткова. (Это наиболее распространенный метод, хотя известно, что получаемые с его помощью значения систолического давления оказываются несколько заниженными, а значения диастолического давления, напротив, несколько завышены.) Открывание и закрывание сердечных клапанов, равно как и течение крови в полостях сердца, также создают звуки, которые могут быть выслушаны с помощью стетоскопа. Этот вопрос рассмотрен в главе 10 (см. также рис. 8.5.).

8.2. ФИЗИКА СОСУДИСТОЙ СИСТЕМЫ

Перейдем к углубленному изучению сосудистой системы. Сначала мы выясним, как меняется давление в артериях (по мере удаления от сердца) и венах (по мере приближения к сердцу), включая в это рассмотрение такие мельчайшие сосуды, как капилляры. Затем выясним, к каким последствиям приводят такие неоднородности в артериях, как тромбы и аневризмы, и как они влияют на состояние сосудистой стенки. Далее, мы рассчитаем работу, которую совершает сердце, и сопоставим её с общим уровнем метаболизма. Наконец, в последнем разделе этой главы мы построим модель кровеносной системы, включая сердце.

8.2.1. Свойства крови

Кровь является неньютоновской жидкостью, главным образом потому, что она представляет собой не раствор, а суспензию форменных элементов в плазме. К форменным элементам относятся эритроциты (их примерно 5 миллионов в кубическом миллиметре и они занимают 40–45% общего объема крови), лейкоциты (занимающие примерно 0,3% объема цельной крови) и тромбоциты (0,15%). Выраженное в процентах отношение объема эритроцитов к объему цельной крови называется показателем гематокрита (Hct). Эритроциты представляют собой двояковогнутые диски, с характерным диаметром 7,5 мкм и максимальной толщиной 2 мкм. Видно, что диаметр эритроцита несколько больше внутреннего диаметра капилляра (примерно равного 5–6 мкм). Однако эритроциты обладают поразительной деформируемостью, благодаря чему они могут течь в трубках, диаметр которых меньше их диаметра. Плазма крови на 90% состоит из воды (оставшиеся 10% приходятся на электролиты и белки) и является ньютоновской жидкостью, имеющей при температуре 37 °C вязкость, равную 0,0012 Па · с. Реологические свойства крови в большой степени зависят от свойств эритроцитов, поскольку они составляют большую часть объема цельной крови, и практически не зависят от механических характеристик лейкоцитов и тромбоцитов, в силу того, что эти клетки занимают очень небольшую часть объема крови. (Реологические характеристики материала отражают присущую ему связь между напряжением и деформацией.) Вязкость крови увеличивается с увеличением показателя гематокрита, как это показано на рисунке 8.10.

Эффективная вязкость крови уменьшается с увеличением скорости сдвига (рис. 8.11). При очень низких скоростях сдвига, вязкость крови более, чем в 100 раз, превышает вязкость воды, в то время как при достаточно высокой скорости сдвига, характерной для течения крови в крупных артериях, вязкость крови лишь в 4 раза превосходит вязкость воды и равна примерно 0,004–0,005 Па · с. Поскольку мы будем рассматривать течение крови только при высоких скоростях

сдвига (которые наблюдаются в кровеносном русле), мы вполне можем считать кровь ньютоновской жидкостью, несмотря на то, что профиль скоростей при течении крови в цилиндрической трубке не является идеально параболическим (рис. 7.13).



Рис. 8.10. Зависимость вязкости крови от показателя гематокрита. (Основано на [390])

8.2.2. Давление и кровоток в кровеносных сосудах

Строение кровеносных сосудов

Стенка сосудов состоит из трех слоев (или оболочек). Самый внутренний слой артериальной стенки — интима — состоит из одного слоя эндотелиальных клеток и упругой соединительной ткани (эластина и коллагена). Этот самый внутренний слой сосудистой стенки контактирует с кровью, текущей в просвете сосуда. От следующего, среднего слоя стенки, внутренний слой отделен внутренней эластической (базальной) мембраной. Средний слой — медия — состоит из гладкомышечных клеток и соединительной ткани. Наконец, наружный слой стенки – адвентиция – состоит из соединительной ткани (преимущественно из коллагена). Медия и адвентиция отделены друг от друга наружной эластической мембраной. Стенка вен имеет такое же строение, как и стенка артерий, но венозная стенка тоньше соответствующей артериальной. Если толщина венозной стенки w обычно составляет 1/10 диаметра просвета вены ($w \approx d/10$), то стенка артерии такого же диаметра составляет примерно 1/5 диаметра просвета артерии ($w \approx d/5$). Стенка аорты и крупных артерий содержит большое количество эластической ткани, благодаря чему эти сосуды сильно растягиваются во время систолы и пассивно спадаются во время диастолы. В стенке мелких артерий и артериол содержится значительно меньший процент эластических волокон, но

в них много циркулярно навитых гладких мышц. В силу такого строения, эти сосуды растягиваются в значительно меньшей степени, чем крупные артерии, но их гладкие мышцы, сокращаясь и расслабляясь, обеспечивают значительные изменения диаметра сосудов и, следовательно, их сопротивления току крови. Стенка капилляров состоит из монослоя эндотелиальных клеток, а диаметр капилляров столь мал (примерно 5 мкм), что эритроциты должны сильно деформироваться, для того чтобы «протиснуться» через эти сосуды.

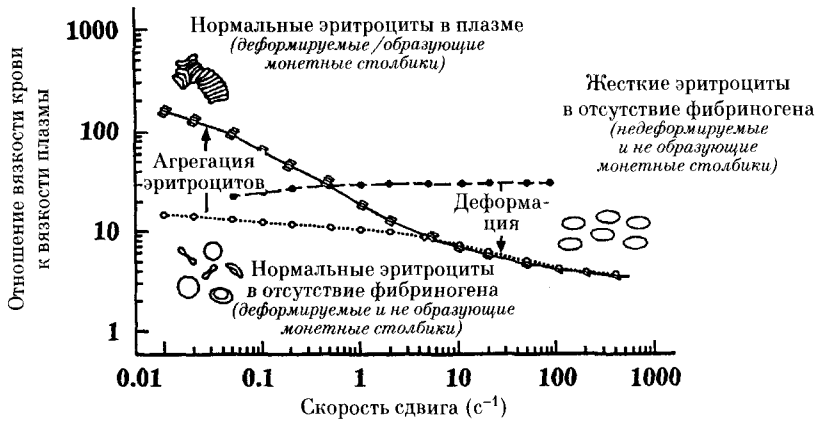


Рис. 8.11. Зависимость вязкости крови с показателем гематокрита 45% при температуре 310K от скорости сдвига. (Из [382])

Стенка артерий и вен примерно на 70% состоит из воды, среды, которая не является упругой, но является практически несжимаемой. Оставшиеся 30% — это сухое вещество, содержащее эластин, коллаген и гладкомышечные волокна. Каждая из этих составляющих имеет свои механические свойства. Как уже обсуждалось в главе 4, эластин представляет собой резиноподобный материал с модулем Юнга примерно равным 3×10^5 Па. Эластин хорошо растяжим, длина его волокна при растяжении может быть практически удвоена. Коллаген значительно жестче эластина, его модуль Юнга примерно равен 1×10^8 Па. Предел прочности при растяжении эластина составляет менее 5% этой величины для коллагена. (Предел прочности при растяжении характеризует напряжение, при котором наступает разрыв материала.) Модуль Юнга гладких мышц примерно такой же, как у эластина: он меняется от величины $Y \approx 1 \times 10^5$, характерной для полностью расслабленных мышц, до величины 2×10^6 Па у активированных мышц. Эластин и коллаген составляют порядка 50% сухого вещества стенки сосудов. При этом в аорте эластина заметно (примерно в 1,5 раза) больше, чем коллагена, а в других артериях, напротив, коллагена примерно вдвое больше,

чем эластина. Еще больше относительное содержание коллагена в венах, где его примерно втрое больше, чем эластина. Отметим также, что в венах содержится меньше эластина, чем в артериях.

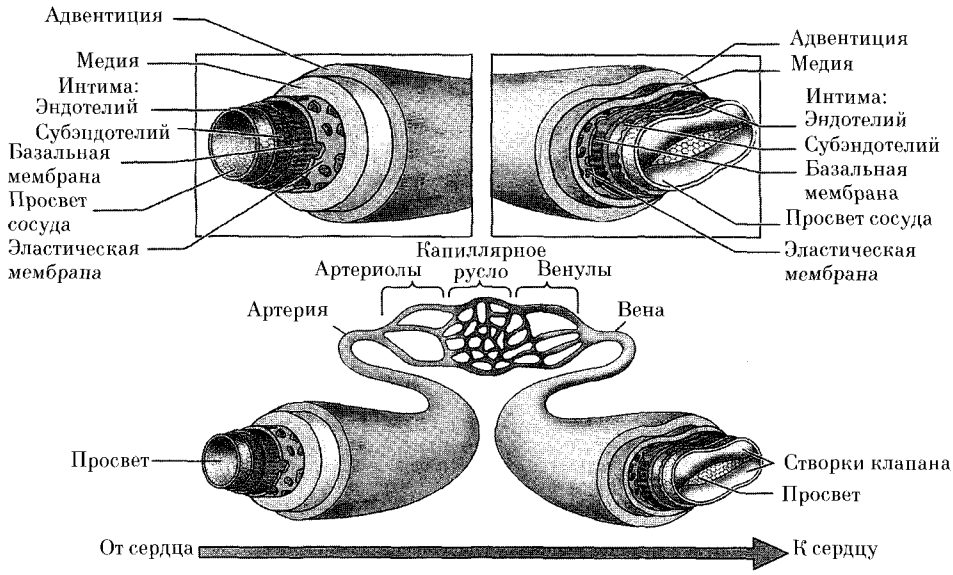


Рис. 8.12. Схематическое изображение стенки артерий и вен. (Из [408]. Печатается с разрешения)

Содержание гладкомышечных волокон в сухом веществе стенки в среднем составляет 50%. При этом в аорте доля гладких мышц составляет примерно 25%, а в мелких артериях и артериолах она возрастает до 60%. Механические свойства этих сосудов (глава 4) также зависят от свойств ткани, к которой они прикреплены. Это особенно важно для капилляров, поскольку их стенка представляет собой всего лишь монослой эндотелиальных клеток.

Кровяное давление

Давление необходимо для того, чтобы «проталкивать» кровь по сосудистому руслу. На рисунке 8.13 дано схематическое представление о величинах среднего артериального и венозного давления в различных отделах кровеносной системы у лежащего горизонтально человека. Колебания кровяного давления в крупных артериях большого круга кровообращения обусловлено колебаниями давления в аорте, где оно изменяется в ходе сердечного цикла от 80 мм рт. ст. (в конце диастолы) до 120 мм рт. ст. (во время систолы) (рис. 8.13). Поскольку длительность систолы составляет примерно 1/3 длительности сердечного цикла, а диа-

стола занимает примерно 2/3 сердечного цикла, *среднее артериальное давление* определяется по формуле

$$P_{\text{среднее}} = (1/3)\,(P_{\text{систол}} + 2P_{\text{диастол}}), \qquad (8.1)$$

то есть для указанных выше значений систолического и диастолического давлений $P_{\text{среднее}} = (1/3) \cdot 120$ мм рт. ст. $+ (2/3) \cdot 80$ мм рт. ст. ≈ 94 мм рт. ст. Разница между систолическим и диастолическим давлением называется артериальным *пульсовым давлением* $P_{\text{пульс}}$. Наибольшее падение давления в артериальной системе наблюдается в мельчайших артериях, артериолах (так называемых прекапиллярных сосудах сопротивления или резистивных сосудах), а также в капиллярах. В дальнейшем мы увидим, что это значительное падение давления связано с большими вязкими потерями при течении крови по этим сосудам.

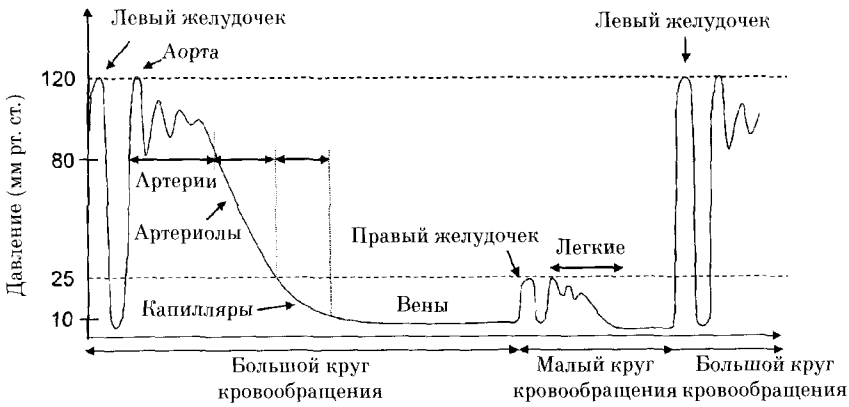


Рис. 8.13. Кровяное давление в различных отделах сосудистой системы лежащего горизонтально человека. (Основано на [371])

Давление в венах очень низкое. Оно настолько низкое, что его не должно хватать для обеспечения возврата крови к сердцу, невзирая на то, что вены имеют большой диаметр, и значит, оказывают незначительное сопротивление току крови (7.24). Существует, однако, ряд механизмов, облегчающих венозный приток крови к сердцу. Одним из таких механизмов является периодическое сокращение мышц, окружающих крупные вены, которые обеспечивают перистальтическое перемещение крови по направлению к сердцу. Обратному току крови при расслаблении этих мышц препятствуют венозные клапаны, обеспечивающие однонаправленность потока (рис. 8.14). Кровоток в капиллярах также не является непрерывным, что связано с работой прекапиллярных сфинктеров. Эти гладкомышечные сфинктеры периодически пережимают терминальные артериолы, тем самым, препятствуя кровотоку в капиллярах, берущих начало от этих артериол.

(Этот процесс называется *вазомоцией*.) Таким образом, сфинктер то «разрешает» кровоток в данном капилляре (гладкие мышцы расслаблены), то «запрещает» его (мышцы сокращены). Такие изменения кровотока в капиллярах происходят каждые несколько секунд или минут. Распределение давления между сосудами разных уровней в малом круге кровообращения сходно с таковым в большом круге. Основное отличие здесь состоит в том, что давление в малом круге значительно ниже давления в большом круге кровообращения. На рисунках 8.13, 8.15 и 8.16 показано кровяное давление и скорость течения крови в различных участках сосудистого русла.

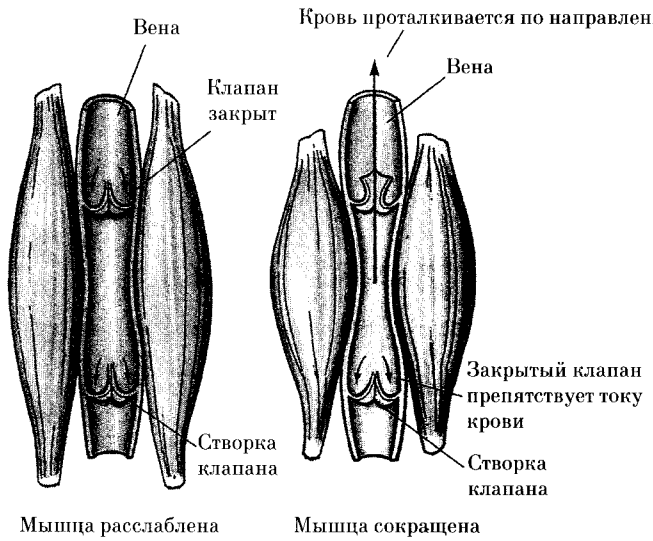


Рис. 8.14. Мышечный насос, способствующий венозному возврату крови к сердцу. При сокращении мышц кровь движется по направлению к сердцу (указано стрелкой), а при расслаблении мышц вена заполняется кровью, а обратный ток крови блокируется закрытым дистальным венозным клапаном

Изменения давления в сосудах определяются не только изменениями гидростатического давления (определяющегося положением тела относительно вертикали), но и тем обстоятельством, что сердце нагнетает кровь в сосудистое русло периодически (систола сменяется диастолой). Это создает пульсовое давление, и по сосудам распространяется пульсовая волна. Скорость распространения этой волны значительно превосходит скорость течения крови. Так, у взрослого молодого человека скорость пульсовой волны в аорте составляет примерно 4 м/с, в крупных артериях — 8 м/с, а в мелких артериях она примерно равна 16 м/с.

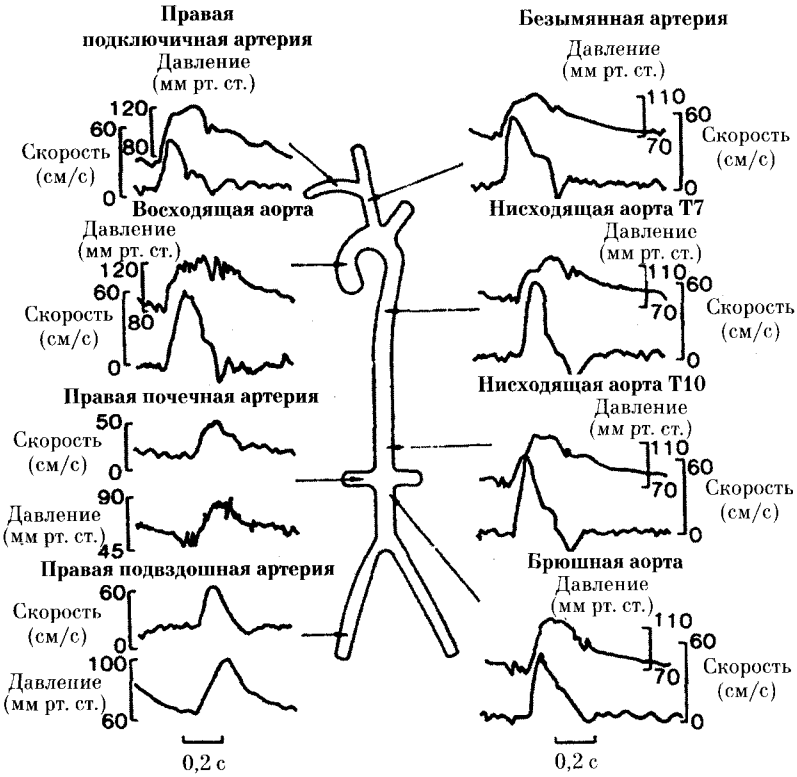


Рис. 8.15. Зарегистрированные одновременно давление и скорость кровотока в различных участках артерий большого круга у горизонтально лежащего человека. Все данные получены на одном испытуемом за исключением кривых в правой почечной и подвздошной артериях. (Из [391]. Адаптировано из [407])

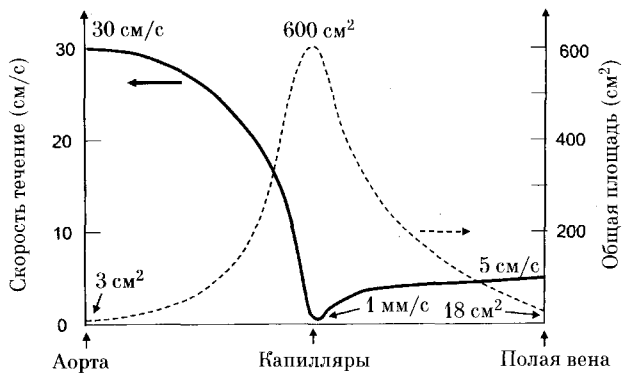


Рис. 8.16. Скорость течение крови (сплошная линия) и общая площадь поперечного сечения (пунктирная линия) в сосудистом русле большого круга кровообращения. (Основано на [371])

У вертикально стоящего человека (рис. 8.17), нужно учитывать ещё одно давление — давление столба крови, равное ρgh, где h — высота относительно уровня сердца. Учитывая, что $\rho = 1{,}06$ г/см^3 = 1060 кг/м^3, $g = 9{,}8$ м/с^2, а расстояние от сердца до стоп примерно равна $h = 1$ м, можно оценить гидростатическое давление этого столба; оно примерно равно 10400 Н/м^2 = 10400 Па = 79 мм рт. ст. (1 МПа = 7600 мм рт. ст.). Вообще говоря, это давление не должно влиять на течение крови в сосудах, поскольку на каждом уровне (при каждой величине h) оно одинаковым образом влияет на величины и артериального, и венозного давлений. Следовательно, разность между артериальным и венозным давлением, которая, собственно, и обусловливает течение крови, не зависит от гидростатического давления столба жидкости.

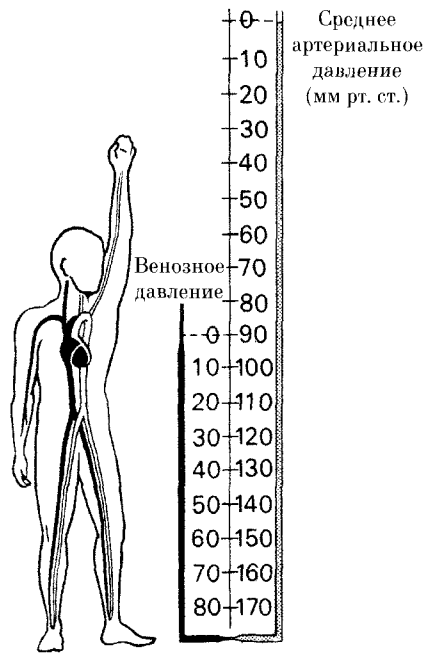


Рис. 8.17. Среднее артериальное и венозное давление (относительно атмосферного) при вертикальном положении человека. (Из [372], цит. по [412]. Используется с разрешения Oxford University Press.)

Однако, на самом деле, существуют ситуации, когда это давление, обусловленное действием силы тяжести, существенно. Действительно, понятно, что давление в аорте должно быть достаточно высоким, для того чтобы обеспечить кровоснабжение головного мозга. Расстояние от сердца до верхних отделов головного мозга составляет примерно 40 см; гидростатический столб такой высоты

создает давление, примерно равное 30 мм рт. ст. Значит, если диастолическое давление упадет ниже этого уровня, мозг окажется в состоянии ишемии (недостаточного кровоснабжения). В задачах 8.1 и 8.2 рассматривается вопрос о том, что произойдет с мозговым кровообращением человека, который быстро, с ускорением взлетает на реактивном самолете или находится на планете, на которой величина g больше, чем на Земле. В этих же задачах рассматривается вопрос о кровоснабжении мозга жирафа.

Основным проявлением действия силы тяжести на сердечно-сосудистую систему человека является головокружение, слабость или даже обморок, возникающие когда человек переходит из горизонтального положения (или из положения сидя) в вертикальное. Дело в том, что когда человек встает, объем крови в венах его ног значительно и быстро возрастает. Соответственно, падает венозный возврат крови к сердцу. Это приводит к уменьшению ударного объема (объема крови, выбрасываемого сердцем за одно сокращение) и, следовательно, к уменьшению кровоснабжения головного мозга. В реальной жизни такое случается довольно редко, поскольку, благодаря рефлекторным влияниям, при увеличении давления в венах нижних конечностей, эти сосуды суживаются, их жесткость значительно увеличивается, что препятствует накоплению в них крови. Помимо этого, при вставании происходит констрикция (сужение) артериол, что увеличивает сопротивление току крови и также препятствует значительному снижению артериального давления.

Иная ситуация возникает, когда человек, привыкший стоять вертикально вверх головой, пытается в течение длительного времени стоять на голове (вверх ногами). (Этот вопрос рассматривается в задаче 8.3.) Ведь вены головы, в отличие от вен нижних конечностей, не приспособлены к тому, чтобы суживаться при повышении растягивающего давления и обеспечивать возврат крови к сердцу. Кроме того, в такой позе может значительно ухудшаться кровоснабжение оказавшихся вверху ног.

Вопросы, связанные с регуляцией кровяного давления, также кратко рассматриваются в главе 13.

Измерение свойств кровеносных сосудов

Механические характеристики кровеносных сосудов можно измерять при одном из двух режимов. (1) Длина сосуда поддерживается постоянной, и регистрируется зависимость между диаметром сосуда и *растягивающим давлением*. (Под растягивающим давлением обычно понимают разность давлений, действующих на стенку сосуда изнутри и извне, то есть разность давлений, действующих по обе стороны стенки. Это давление часто называют *трансмуральным*, что в дословном переводе означает «через стенку».) Такое приложение давления приводит к возникновению растягивающего напряжения в сосудистой стенке, которое называют окружным напряжением. (2) Диаметр сосуда поддерживают

постоянным, и регистрируют изменение его длины в ответ на увеличение растягивающей (удлиняющей сосуд) силы. Схематическое изображение обоих этих методов измерения механических свойств сосудов представлено на рисунке 8.18.

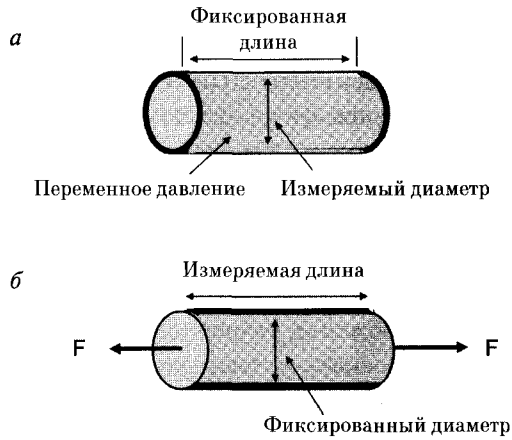


Рис. 8.18. Измерение механических свойств кровеносных сосудов при фиксации длины сосуда (метод раздувания или инфляции, *а*) и диаметра сосуда (метод растяжения, *б*). Некоторые исследователи комбинируют эти два метода, одновременно растягивая и удлиняя сосуд

Кровоток в артериях зависит от изменений частоты сердечных сокращений и ударного объема, а также от геометрических размеров самих кровеносных сосудов, диаметр которых изменяется под действием нервных, химических и механических стимулов.

Моделирование потока в кровеносных сосудах

На рисунке 8.19 схематически изображен сосуд длины L, в который слева втекает кровоток Q_1 и из которого справа вытекает кровоток Q_2. Очевидно, что в стационарном состоянии $Q_1 = Q_2 = Q$. Давление на входе в сосуд равно P_1, а на выходе из сосуда — P_2. Давление, действующее на стенку сосуда извне, $P_{внеш}$, мы примем равным нулю, поскольку для нас будет иметь значение только разность давлений, действующих на стенку изнутри и извне (трансмуральное давление). Объем сосуда обозначим буквой V. Взаимосвязь между введенными параметрами (P, Q, V) зависит от свойств (механических характеристик) сосуда.

Выделим два важнейших свойства сосуда. (а) *Сопротивление.* Сосуд оказывает обусловленное вязкостью текущей по нему жидкости сопротивление току крови. Именно поэтому, для того, чтобы по сосуду текла кровь, должна существовать разность давлений на его концах. (б) *Емкость.* Сосуд растяжим: он увеличивает

свой диаметр в ответ на действие растягивающего давления. В некотором смысле, сосуд похож на воздушный шар, объем которого увеличивается, когда давление внутри шара значительно превосходит внешнее давление.

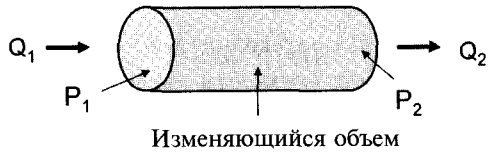


Рис. 8.19. Кровоток в нормальном сосуде

В качестве примера *резистивного* сосуда (или сосуда сопротивления) рассмотрим идеализированный сосуд (рис. 8.20), не обладающий растяжимостью и имеющий постоянный объем V. Согласно уравнению 7.25, запишем

$$P_1 - P_2 = RQ \tag{8.2}$$

или

$$Q = (1/R)\ (P_1 - P_2), \tag{8.3}$$

где R — сопротивление трубки кругового сечения, радиуса r, определяемое по закону Пуазейля, $R = 8\eta L/\pi r^4$. Очевидно, что эти уравнения аналогичны закону Ома для электрического резистора $V_1 - V_2 = RI$, где слева стоит разность потенциалов (электрическое напряжение) на резисторе, а справа — произведение электрического сопротивления на текущий в резисторе ток.

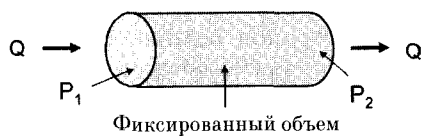


Рис. 8.20. Кровоток в идеальном резистивном сосуде

В качестве примера *емкостного* сосуда рассмотрим растяжимый сосуд с упругими стенками, сопротивление которого пренебрежимо мало. Поскольку сопротивлением можно пренебречь, то можно считать, что $P_1 = P_2 = P$ (рис. 8.21). Соотношение между объемом и растягивающим давлением для такого сосуда имеет вид

$$V(P) = C(P - P_{внеш}) = CP, \tag{8.4}$$

где C — емкость (растяжимость, податливость) этого сосуда, а $P_{внеш} = 0$. Поскольку даже при отсутствии растягивающего давления сосуд полностью не спадается (то

есть при нулевом трансмуральном давлении сосуд имеет ненулевой объем V_d, который иногда называют «мертвым объемом»), соотношение (8.4) правильнее было бы записать в виде

$$V(P) = V_d + CP. \tag{8.5}$$

Заметим, что расход жидкости, протекающей по резистивному сосуду, зависит от перепада давлений на сосуде (разности давлений между входом в сосуд и выходом из него), в то время как объем емкостного сосуда зависит от разности давлений, действующих на стенку изнутри и снаружи. Емкость сосуда можно также выразить через зависимость его радиуса от растягивающего давления по формуле

$$r(P) = r_d + (1/2)\ C'P, \tag{8.6}$$

где r_d – радиус сосуда при нулевом растягивающем давлении. Дифференцируя это уравнение по P, получим

$$dr/dP = (1/2)\ C'. \tag{8.7}.$$

Реальные кровеносные сосуды обладают как резистивными, так и емкостными свойствами. Однако в разных сосудах эти свойства выражены в разной мере. Так, например, аорту, крупные артерии и крупные вены можно отнести к емкостным сосудам, поскольку они обладают высокой растяжимостью и, как будет показано ниже, падение давления на них незначительное (то есть резистивные свойства выражены слабо). Напротив, артериолы, капилляры и венулы следует отнести к резистивным сосудам, поскольку на них, в особенности, на артериолах, происходит основное падение давления. Именно потому, что сопротивление артериол велико, сердцу приходится создавать высокое артериальное давление, для того чтобы обеспечить адекватное кровоснабжение органов.

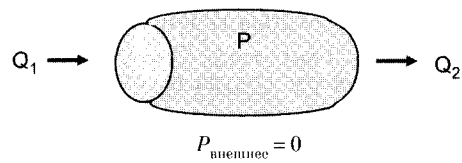


Рис. 8.21. Кровоток в идеальном растяжимом (емкостном) сосуде

Падение давления в артериях и в резистивных сосудах

Используем закон Пуазейля $\Delta P = (8\eta L/\pi r^4)Q$ (7.25) для того, чтобы оценить падение давления $\Delta P = P_1 - P_2$ на аорте, крупных артериях, артериолах и капиллярах, и сравним получившиеся результаты с кривой, изображенной на рисун-

ке 8.13. Для начала, вычислим сопротивление R_0 некоего сосуда, имеющего радиус r_0 = 1 см и длину L_0 = 1 см, считая, что вязкость жидкости, текущей по этому сосуду, равна вязкости цельной крови при температуре 37 °С, то есть примерно 4 сПз = 4 × 10^{-3} Па · с. Именно через величину этого сопротивления мы будем, в дальнейшем, выражать сопротивление всех сосудов.

$$R_0 = \frac{8 \times (4.0 \times 10^{-3}\ \text{Н-с/м}^2)(1\ \text{см})}{\pi (1\text{см})^4} = \frac{1.02 \times 10^{-2}\ \text{Н/м}^2}{\text{см}^3/\text{с}} \qquad (8.8)$$

$$= \frac{1.02 \times 10^{-8}\text{Н/мм}^2}{\text{см}^3/\text{с}} = \frac{7.7 \times 10^{-5}\ \text{мм рт. ст.}}{\text{см}^3/\text{с}}. \qquad (8.9)$$

Здесь мы воспользовались соотношением 0,1 Н/мм^2 = 1 атм. = 760 мм рт. ст. Величина, полученная в формуле (8.9) — 7.7 × 10^{-5} мм рт. ст./(см^3/с), — представляет собой сопротивление сосуда, по которому при перепаде давлений 1 мм рт. ст. течет кровоток 1 мл/мин. Эта величина, довольно часто используемая в физиологии, называется единицей периферического сопротивления, PRU (peripheral resistance unit).

Сопротивление сосуда, имеющего длину L и радиус r, выражается формулой

$$R = R_0\ (L/L_0)/(r/r_0)^4 = R_0\ L\ (\text{в см})/r^4(\text{в см}) \qquad (8.10)$$

и следовательно,

$$\Delta P = R_0 Q = 7.7 \times 10^{-5}\ \text{мм рт. ст.} \cdot (L\ (\text{в см})/r^4(\text{в см})) \cdot Q\ (\text{в см}^3/\text{с}). \qquad (8.11)$$

Рассмотрим простейшую и очень грубую модель сосудистого русла (рис. 8.22), в которой аорта ветвится на n_1 одинаковых крупных артерий, каждая из которых, в свою очередь, ветвится на n_2 одинаковых мелких артерий. Каждая мелкая артерия ветвится на одно и то же число одинаковых артериол, которые, далее, ветвясь, образуют капилляры. Это очень примитивная модель, мало соответствующая реальному сосудистому руслу. Однако даже с помощью такой модели можно примерно оценить падение давления на сосудах разных уровней.

Примем кровоток в аорте равным 80 мл/с, что соответствует минутному объему кровообращения, равному 80 мл/с × 60 с = 4,8 л/мин. Тогда кровоток в любом из сосудов будет равен Q/n, где n — число сосудов данного уровня. Поскольку в модели сосуды каждого уровня ветвления соединены параллельно, то падение давления на одном сосуде данного уровня ветвления будет равно падению давления на всём этом уровне ветвления. Пусть некоторый уровень ветвления содержит n сосудов, тогда падение давления на этом уровне ветвления равно

$$\Delta P = 7.7 \times 10^{-5}\ \text{мм рт. ст.}\ (L\,(\text{в см})/r^4(\text{в см})) \cdot (80/n) = \qquad (8.12)$$

$$= (0{,}0062\ \text{мм рт. ст.}/n) L\,(\text{в см})/r^4(\text{в см}). \qquad (8.13)$$

Пользуясь этой формулой, определим величину падения давления на сосудах разных уровней ветвления.

Аорта. Поскольку аорта одна ($n = 1$) и имеет средний радиус $r \sim 1{,}25$ см, а длину порядка 40–50 см, то падение давления на ней ΔP составит примерно 0,075–0,1 мм рт. ст., что пренебрежимо мало по сравнению со средним артериальным давлением.

Крупные артерии. Можно насчитать примерно 100 крупных артерий, радиус каждой из которых в среднем 0,1-0,2 см, а длина каждой из них примерно равна 10–30 см. Падение давления на этих артериях будет порядка 1–5 мм рт. ст., что также пренебрежимо мало.

Мельчайшие артерии и артериолы. В организме человека примерно 5×10^5 артериол с радиусом ~ 30 мкм и длиной $L \sim 0{,}6$ см = 6 мм. Падение давления ΔP на этих сосудах составляет порядка 90 мм рт. ст., что представляет собой весьма большую величину, почти равную системному артериальному давлению.

Капилляры. Число капилляров примерно равно 10^{10}, радиус одного капилляра порядка 3 мкм, а его длина $L \sim 0{,}1$–$0{,}2$ см = 1–2 мм. Падение давления ΔP на капиллярах составляет примерно 8-10 мм рт. ст., что представляет собой существенную величину.

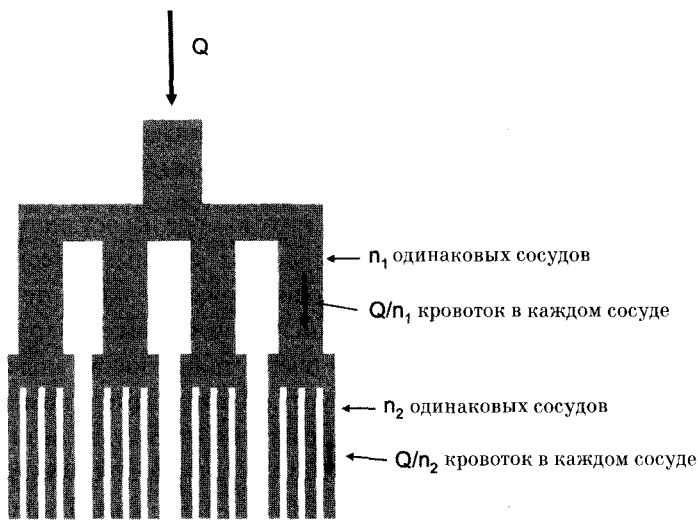


Рис. 8.22. Идеализированная модель ветвящегося сосудистого русла

Конечно, все эти величины можно было бы получить, не пользуясь понятием единицы периферического сопротивления R_0, а непосредственно подставляя геометрические размеры сосудов в формулу Пуазейля (7.25). Однако иногда использование величины R_0 дает дополнительные удобства при оценке величин сопротивления разных отделов сосудистого русла.

Полученные нами оценки находятся в хорошем соответствии с зависимостью, изображенной на рисунке 8.13. И из кривой, приведенной на этом рисунке, и из результатов наших оценочных расчетов можно заключить, что мельчайшие артерии, артериолы и капилляры относятся к резистивным сосудам: их сопротивление столь велико, что на них падает значительное давление. Аорта и крупные артерии, напротив, имеют незначительное сопротивление и, скорее, относятся к емкостным сосудам. Вены имеют больший диаметр, чем соответствующие артерии, и поэтому их сопротивление и падение давления на них существенно меньше, чем у сосудов артериальной части русла.

Заметим, что все сделанные выше оценки относятся, так сказать, к «чистым» сосудам, просвет которых не перекрыт частично пристеночным тромбом или атероматозной бляшкой. Сопротивление сосуда с частично перекрытым просветом, разумеется, больше, чем сопротивление «чистого» сосуда, поскольку, согласно закону Пуазейля, оно обратно пропорционально четвертой степени диаметра. Следовательно, при одном и том же перепаде давлений на сосуде, кровоток Q в «забитом» сосуде будет меньше (и, может быть, значительно), чем в «чистом» сосуде. Это ситуация, которая часто встречается при поражении коронарных артерий. Течение крови в сосудах, просвет которых частично перекрыт, мы рассмотрим позже в этой главе.

Как следует из закона Пуазейля, давление в каждом сосуде линейно уменьшается с увеличением расстояния x от начала сосуда. Из формулы (7.25) легко получить, что $\Delta P/L = (8\eta/\pi r^4)Q$. Учитывая, что давление уменьшается с увеличением x, можно записать следующее соотношение

$$dP/dx = -(8\eta/\pi r^4)Q. \qquad (8.14)$$

Эта формула позволяет рассматривать каждый сосуд как передающую (или трансмиссионную) линию и строить модели сосудистого русла с «распределенными» параметрами, тогда как формулы (8.2) и (8.11) позволяют рассматривать каждый сосуд (и моделировать сосудистое русло в целом) как систему с «сосредоточенными» параметрами (см. Приложение D).

Характеристики емкостных сосудов

Покажем теперь, что формулы (8.4) и (8.5) разумно описывают поведение емкостных сосудов с упругими стенками и определим величину C' емкости тонкостенной цилиндрической трубки, имеющей внутренний радиус r, толщину стенки w и длину L (рис. 8.23, *а*). Пусть трансмуральное давление (разность давлений, действующих на стенку изнутри и снаружи) равно P. Тогда, согласно закону Лапласа, в состоянии равновесия натяжение стенки T равно rP. Мы можем мысленно разрезать этот сосуд по длине, развернуть его и получить параллелепипед, имеющий размеры L, $2\pi r$ и w (рис. 8.23, *б*). Напряжение в стенке этого параллелепипеда будет равно $\sigma = T/w$. Предположим, что соотношение напря-

жение–деформация подчиняется закону Гука для упругого материала: $\sigma = Y\varepsilon$, где Y — модуль Юнга материала стенки. Оценим деформацию (растяжение) этого параллелепипеда ε: $\varepsilon = d(2\pi r)/2\pi r = dr/r$ или dr/r_0, где r_0 — радиус сосуда при нулевом растягивающем давлении. Теперь соотношение напряжение-деформация можно переписать в виде

$$\frac{T}{w} = Y\frac{dr}{r_0} \tag{8.15}$$

или, учитывая, что по закону Лапласа $T = rP$, имеем

$$\frac{dr}{r_0} = \frac{T}{wY} = \frac{rP}{wY} = \frac{r_0}{w}\frac{P}{Y}. \tag{8.16}$$

Объем сосуда V равен $V = \pi r^2 L$. Отсюда ясно, что $dV = 2\pi r(dr)L$ и $dV/V = 2dr/r = 2(r_0/w)(P/Y)$. Для малых изменений объема получим следующие соотношения:

$$V(P) = V_d\left(1 + \frac{dV}{V_d}\right) = V_d\left(1 + 2\frac{r_0}{w}\frac{P}{Y}\right) \tag{8.17}$$

$$= V_d + 2V_d\frac{r_0}{w}\frac{P}{Y} = V_d + 2\left(\pi r_0^2 L\right)\frac{r_0}{wY}P, \tag{8.18}$$

где $V_d = \pi r_0^2 L$ (мертвый объем). Используя формулу (8.5), получим выражение для емкости сосуда

$$C = \frac{2\pi r_0^3 L}{wY}. \tag{8.19}$$

Сколь значительным может быть увеличение объема артерии? Давление в аорте и крупных артериях во время систолы примерно равно 120 мм рт. ст. = 0,0158 МПа. Величина Y для этих сосудов составляет порядка 1 МПа (таблица 4.2). Следовательно, $P/Y = 0.0158 \sim 1{,}6\%$. Отношение толщины стенки крупных артериальных сосудов к их радиусу примерно равно 1/5, то есть $r_0/w = 5$. Из формулы (8.15) легко получить, что увеличение радиуса таких сосудов, обусловленное повышением растягивающего давления до 120 мм рт. ст., составляет примерно 8%. Значит, объем, поскольку он пропорционален квадрату радиуса, увеличивается на 16%. Принимая во внимание, что давление в аорте и магистральных артериях меняется от диастолического (80 мм рт. ст.) до систолического (120 мм рт. ст.), получим, что изменение радиуса этих сосудов в течение каждого сердечного цикла составляет ~ 3%.

Растяжимость сосудов

Ёмкость (податливость) сосудов может быть описана в терминах растяжимости трубки D. Пусть исходная площадь поперечного сечения трубки A увеличивается под действием возросшего на величину ΔP растягивающего давления на величину ΔA. Растяжимость сосуда определяется как отношение относительного увеличения площади $\Delta A/A$ к величине растягивающего давления ΔP:

$$D_{\text{flow}} = (\Delta A/A)/\Delta P. \tag{8.20}$$

Поскольку $A = \pi r^2$ и $\Delta A = 2\pi r \Delta r$, относительное изменение площади сечения $\Delta A/A = 2\Delta r/r$. Используя формулу (8.16), получим выражение для растяжимости:

$$D_{\text{flow}} = \frac{2\Delta r/r}{\Delta P} = \frac{2(r/w)(\Delta P/Y)}{\Delta P} = \frac{2r}{wY} = \frac{1}{Y(w/d)}, \tag{8.21}$$

где $d = 2r$ — диаметр сосуда, а w — толщина его стенки; (формула выведена в предположении, что $w/d \ll 1$).

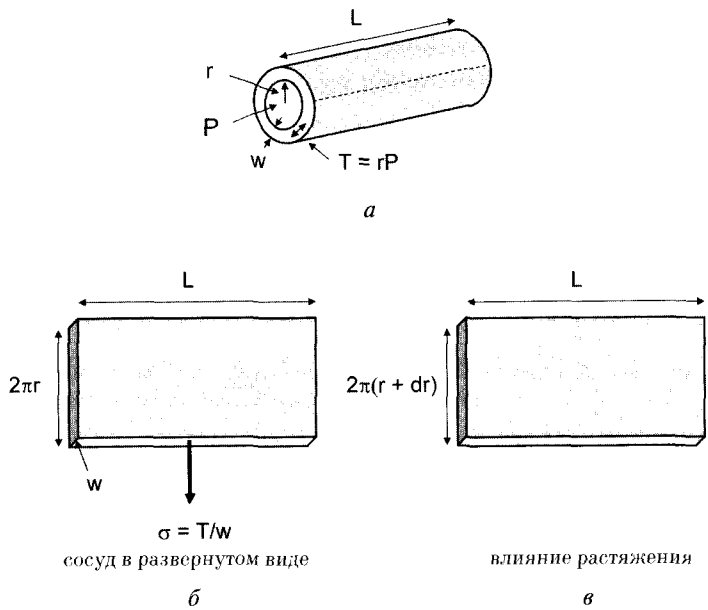


Рис. 8.22. «Развертка» тонкостенного растяжимого сосуда

Можно получить более точную формулу для растяжимости сосуда, используя для этого модуль Юнга для окружного растяжения (мы будем по-прежнему обозначать его буквой Y), который равен

$$Y = \frac{\Delta P}{\Delta d_e} \frac{2d_e d_i^2}{d_e^2 - d_i^2}\left(1 - \nu^2\right). \tag{8.22}$$

В этой формуле d_e — наружный, а d_i — внутренний диаметр сосуда, Δd_e — изменение наружного диаметра, ν — коэффициент Пуассона (который для несжимаемого материала равен 0,5). Если сосуд представляет собой тонкостенную трубку, то есть толщина стенки $w = (d_e - d_i)/2 \ll d_i$, тогда $d_e \sim d$, а $d_i \sim d - 2w$. При этом формула (8.22) приобретет следующий вид

$$Y = \frac{\Delta P}{\Delta d}\frac{d^2}{2w}\left(1-\nu^2\right). \tag{8.23}$$

Учитывая, что $\Delta A/A = 2\Delta d/d$, получим

$$D_{\text{flow}} = \frac{\Delta A}{A}\frac{1}{\Delta P} = \frac{2\Delta d}{d}\frac{1}{\Delta P} = \frac{\left(1-\nu^2\right)}{Y\left(w/d\right)}. \tag{8.24}$$

Легко видеть, что в случае материала, для которого коэффициент Пуассона ν много меньше единицы, формула (8.24) переходит в формулу (8.21).

Течение в сосуде, обладающем резистивными и емкостными свойствами

Если сосуд обладает и резистивными, и емкостными свойствами, то изменение давления в сосуде при изменении расстояния от начала сосуда будет определяться формулой

$$\frac{dP}{dx} = \frac{dP}{dr}\frac{dr}{dx} = \frac{2}{C'_{\text{flow}}}\frac{dr}{dx}. \tag{8.25}$$

Выводя эту формулу, мы воспользовались соотношением (8.7) $dP/dr = 2/C'_{\text{flow}}$. Сопоставив выражение для dP/dx с выражением для этой же величины из формулы (8.14), и разделив переменные r и x, получим следующее уравнение:

$$r^4 dr = -\frac{4C'_{\text{flow}}\eta}{\pi}Q dx. \tag{8.26}$$

Проинтегрировав это уравнение по длине сосуда (от $x = 0$ до $x = L$), получим

$$\left(r\left(x=10\right)\right)^5 - \left(r\left(x=L\right)\right)^5 = \frac{20C'_{\text{flow}}\eta}{\pi}QL \tag{8.27}$$

и, использовав для радиуса выражением (8.6), будем иметь

$$\left(r_d + \frac{C'_{\text{flow}}}{2}P\left(x=1\right)\right)^5 - \left(r_d + \frac{C'_{\text{flow}}}{2}P\left(x=L\right)\right)^5 = \frac{20C'_{\text{flow}}\eta}{\pi}QL \tag{8.28}$$

(см. Приложение С).

Считая величину $C'_{\text{flow}}P/2r_d$ малой ($\ll 1$), разложим левую часть уравнения (8.28), ограничившись тремя первыми членами разложения, и получим соотношение

$$Q = \frac{\pi r_d^4}{8\eta L}\left(P(0)-P(L)\right)\left(1+\frac{C'_{\text{flow}}}{r_d}\left(P(0)-P(L)\right)\right). \tag{8.29}$$

Мы получили закон Пуазейля (7.24), в который введены коррективы, обусловленные наличием у сосуда емкости. Таким образом, если в жестком сосуде ($C'_{\text{flow}} = 0$) расход жидкости Q линейно связан с перепадом давлений ΔP, то в сосуде, обладающем емкостными свойствами, зависимость расхода от перепада давлений более сложная: она круче линейной, но менее крутая, чем квадра-

тичная. Таким образом, формула (8.29) показывает, что в растяжимом сосуде при заданном перепаде давлений ΔP расход жидкости больше, чем в сосуде с жесткими стенками.

Электрический аналог сосуда, обладающего емкостными свойствами, описан в Приложении D.

Прочность стенок кровеносных сосудов

Давление P, действующее на стенку сосуда изнутри, превосходит давление $P_{внеш}$, действующее на стенку извне на величину $\Delta P = P - P_{внеш}$. *Каким должно быть натяжение стенки сосуда, чтобы противостоять этой разности давлений?* Ответ на этот вопрос был получен в главе 7 в виде закона Лапласа для полого цилиндра (7.4). В цилиндре радиуса R натяжение стенки и трансмуральное (растягивающее) давление связаны соотношением

$$\Delta P = T/R. \tag{8.30}$$

Из таблицы 8.4 видно, что наименьшее натяжение, необходимое для того, чтобы противостоять растягивающему давлению, возникает в стенке капилляров, что связано с их очень маленьким радиусом. Из этой же таблицы видно, что окружное напряжение, которое равно натяжению, деленному на толщину стенки, практически одинаково для очень разных сосудов.

Таблица 8.4. Вычисленные значения натяжения стенки кровеносных сосудов. (Использованы данные из [382] и [391]).

Сосуд	Диаметр (мм)	Толщина стенки w (мм)	Растягивающее давление ΔP (мм рт. ст.)	Натяжение стенки T (дин/см)	T/w (кПа)
Аорта	24,0	3,0	100	160000	53
Крупная артерия	8,0	1,0	97	52000	52
Средняя артерия	4,0	0,8	90	24000	30
Мелкая артерия	2,0	0,5	75	10000	20
Артериола	0,3	0,02	60	1200	60
Капилляр	0,008	0,001	30	16	16
Венула	0,02	0,002	20	27	13
Мелкая вена	3,0	0,2	18	3600	18
Средняя вена	5,0	0,5	15	5000	10
Крупная вена	15,0	0,8	10	10000	12
Полая вена	30,0	1,5	10	20000	13

Толщина стенки равна R/5 для артерий, $R/10$ для вен (где R — радиус сосуда) и 1 мкм для капилляров. Смотрите также таблицу 8.2.

Течение в изгибающихся артериях

В главе 7 мы показали, что стенка сосудов воспринимает разность гидростатических давлений, действующих на нее изнутри и с внешней стороны сосуда. В прямолинейном сосуде любой сегмент стенки воспринимает именно это трансмуральное давление. Однако, если сосуд изгибается (как, например, дуга аорты) то силы, действующие изнутри на наружную и внутреннюю стенку сосуда различны. Это различие связано с тем, что при течении крови в изогнутом сосуде, постоянно происходит изменение направления (но не абсолютной величины!) импульса и на каждый элемент крови должна действовать центростремительная сила, обеспечивающая направленное к центру ускорение. *Насколько велика эта сила? Сравнима ли она с гидростатическим давлением? Сколь существенна при таком течении дополнительная нагрузка, действующая на внешнюю стенку артерии?* Ответ на все эти вопросы можно получить из раздела главы 7, в котором рассмотрено течение жидкости в изогнутой трубке. Напомним, что если внутренний радиус артерии равен r, а радиус кривизны изогнутой трубки R (рис. 7.16), плотность жидкости ρ, а скорость её течения u, то согласно формуле (7.44) дополнительное давление, действующее на наружную стенку изгиба, равно

$$P = 2\rho u^2 r/R. \qquad (8.31)$$

Эта величина будет принимать наибольшее значение в аорте, поскольку в этом сосуде самая высокая скорость течения крови. Принимая $\rho = 1$ г/см^3, $r = 1{,}25$ см, $R = 2$ см и $u = 100$ см/с, получим $P = 4{,}7$ мм рт. ст. Таким образом, дополнительное давление, действующее на наружную стенку дуги аорты, примерно рано 5 мм рт. ст. Это давление мало по сравнению со средним давлением в аорте (порядка 100 мм рт. ст.) и поэтому вряд ли способно вызвать какие-либо патологические изменения (например, аневризму) в стенке сосуда.

8.2.3. Капилляры и осмотическое давление

Основной задачей большого круга кровообращения является доставка ко всем органам и тканям крови в количестве, адекватном их уровню метаболизма. Обмен газами между кровью и тканями и транспорт питательных веществ из крови в ткань происходит на уровне капилляров. Именно на уровне капилляров происходит диффузионный обмен газов между кровью и межклеточной (интерстициальной) жидкостью, транспорт в ткани субстратов жизнедеятельности и удаление из тканей в кровь продуктов метаболизма. В капиллярах большого круга кровообращения кислород отсоединяется от транспортирующей его молекулы гемоглобина и диффундирует через стенку этих сосудов в ткани, а образовавшийся в тканях углекислый газ диффундирует из тканей в кровь и далее транспортируется по сосудистой системе в растворенном в плазме виде. В легочных капиллярах происходит обратный процесс: кислород диффундирует

из альвеол в кровь, а углекислый газ выходит из крови и диффундирует в альвеолы.

Однако, помимо диффузионного обмена газов между системными капиллярами и межклеточной жидкостью, на этом же уровне происходит обмен жидкостью. Этот обмен жидкостью между кровью и тканями определяется действием двух сил: *гидростатического давления* Р и *осмотического давления* П. Осмотическое давление обеспечивает поток жидкости через полупроницаемую мембрану, когда по разные стороны мембраны налит раствор, с различной концентрацией растворенного вещества. Чем больше разность концентраций растворов, находящихся по обе стороны мембраны, которая проницаема только для растворителя, тем больше осмотическое давление и тем интенсивнее поток растворителя из области с низкой концентрацией растворенного вещества в область с его высокой концентрацией. Величина осмотического давления определяется согласно уравнению Вант Гоффа

$$\Pi = [C]RT, \tag{8.32}$$

где $[C]$ — концентрация растворенного вещества (в молях), R — универсальная газовая постоянная, T — абсолютная температура. (Нетрудно заметить, что эта формула выглядит так же, как формула для давления идеального газа (7.2).)

Транспорт жидкости через стенку капилляра определяется величиной $P + \Pi$, то есть суммой гидростатического и осмотического давления. Стенка капилляра проницаема как для воды и газов, так и для мелких ионов, растворенных в плазме. Однако она не проницаема для таких крупных молекул, как содержащиеся в плазме крови белки. Осмотическое давление, создаваемое белками называется *коллоидно-осмотическим* или *онкотическим*. Поскольку в межклеточной жидкости свободных белков практически нет, то онкотическое давление плазмы должно обеспечивать поток жидкости из межклеточного пространства внутрь капилляра (рис. 8.24, *б*). Онкотическое давление, создаваемое белками плазмы, примерно равно 20 мм рт. ст.

В то же время гидростатическое давление внутри капилляра всегда выше гидростатического давления в тканевой жидкости, которое можно считать пренебрежимо малым. На входе в капилляр (на артериальном конце капилляра) гидростатическое давление примерно равно 25 мм рт. ст. (см. рис. 8.13), а на выходе из капилляра (на венозном его конце) гидростатическое давление составляет порядка 15 мм рт. ст.; 10 мм рт. ст — падение давления на самом капилляре, обусловленное действием вязких сил трения (рис. 8.24, *а*). Таким образом, на артериальном конце капилляра гидростатическое давление больше онкотического (25 мм рт. ст. > 20 мм рт. ст.), и жидкость выходит из просвета капилляра в межклеточное пространство. На венозном конце капилляра ситуация обратная: коллоидно-осмотическое давление (20 мм рт. ст.) больше гидростатического дав-

ления (15 мм рт. ст), и жидкость перемещается из межклеточного пространства в просвет капилляра (рис. 8.24, *в*). Говорят, что на артериальном конце капилляра преобладает фильтрация жидкости из кровеносного русла в ткань, а на венозном конце — её реабсорбция из ткани в кровеносное русло.

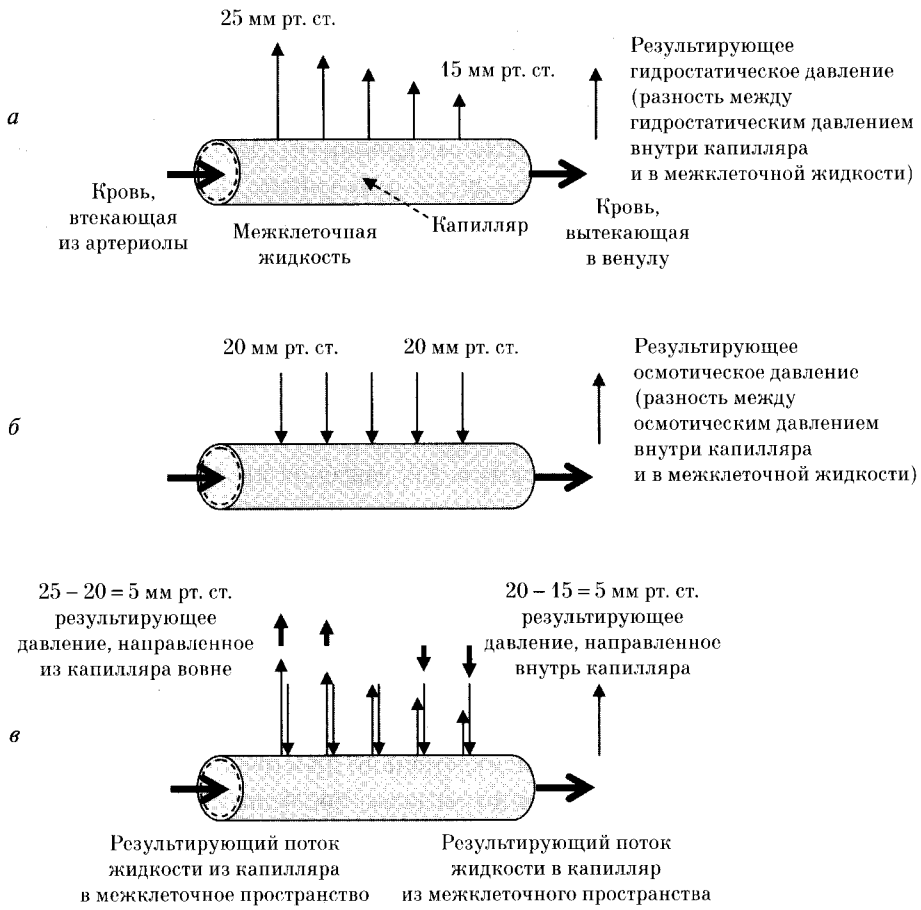


Рис. 8.24. Механизм транспорта жидкости через стенку капилляра

Мы считали, что кровоток во всех сосудах, включая капилляры, является ламинарным. Это утверждение, однако, не может быть справедливым для капилляров, поскольку их диаметр составляет 5–6 мкм, а диаметр эритроцита примерно равен 7–7,5 мкм. Таким образом, эритроцит должен деформироваться для того, чтобы «протиснуться» через узкий капилляр; между деформированными эритроцитами по капиллярам течет плазма. Такое течение крови в капиллярах называется *болюсным*, так как кровь продвигается по капилляру как бы порциями (болюсами).

Кровь, текущая по капиллярам, отдает тканям часть содержащегося в ней кислорода, забирает из окружающих капилляр клеток углекислый газ, после чего обедненная кислородом и обогащенная углекислым газом кровь оттекает от органа по венозным сосудам, направляясь в правое сердце и, далее, в легочный круг кровообращения. В легочных капиллярах вновь происходит газообмен: кровь насыщается кислородом и отдает углекислый газ, после чего направляется в большой круг кровообращения. Как следует из формулы (6.18), скорость потребления организмом кислорода, dV_{O2}/dt, равна произведению минутного объема кровообращения Q (объяснение этого термина смотрите ниже) и разницы парциальных давлений кислорода в артериях и венах, $p_a - p_v$

$$dV_{O2}/dt = Q\,(p_a - p_v). \qquad (8.33)$$

Если разность $p_a - p_v$ постоянна (то есть содержание кислорода в артериальной и венозной крови не меняется), то при аэробной работе минутный объем кровообращения линейно возрастает с увеличением скорости потребления кислорода dV_{O_2}/dt. Для средне тренированного человека максимальное значение Q примерно равно 15–19 л/мин, у хорошо тренированного спортсмена минутный объем кровообращения Q может увеличиваться до 25 л/мин.

Заметим, что кислород в легких (где его парциальное давление порядка 100 мм рт. ст.) связывается с содержащимся в эритроцитах гемоглобином (Hb) и далее транспортируется по артериальной части русла в химически связанном виде (в виде оксигемоглобина — HbO_2). В тканях, где парциальное давление кислорода низкое, оксигемоглобин распадается (диссоциирует) на гемоглобин и кислород, и кислород используется клетками тканей. На рисеунке 8.25, *а* изображена кривая диссоциации оксигемоглобина. Эта кривая имеет характерную S-образную форму, которая благоприятствует как связыванию кислорода с гемоглобином в легких (при высоком p_{O_2}), так и высвобождению кислорода в тканях (при низком p_{O_2}). Замечательные свойства кривой диссоциации оксигемоглобина изображены на рис. 8.25, *б*. Видно, что при повышении температуры, увеличении парциального давления углекислого газа и снижении pH кривая смещается вправо. Это явление (*эффект Кристиана Бора*) облегчает связывание гемоглобина и кислорода в легких (где pH несколько увеличивается, а p_{CO_2} уменьшается) и диссоциацию оксигемоглобина в тканях (где pH несколько уменьшается, а p_{CO_2}, напротив, увеличивается). Эффект Бора также облегчает потребление кислорода работающими мышцами, поскольку при работе происходит как уменьшение pH, так и увеличение содержания в тканях углекислого газа. Если покоящиеся мышцы извлекают из 1 литра крови примерно 50–70 мл кислорода, то интенсивно работающие мышцы могут извлекать из 1 литра протекающей по ним крови до 150–170 мл кислорода.

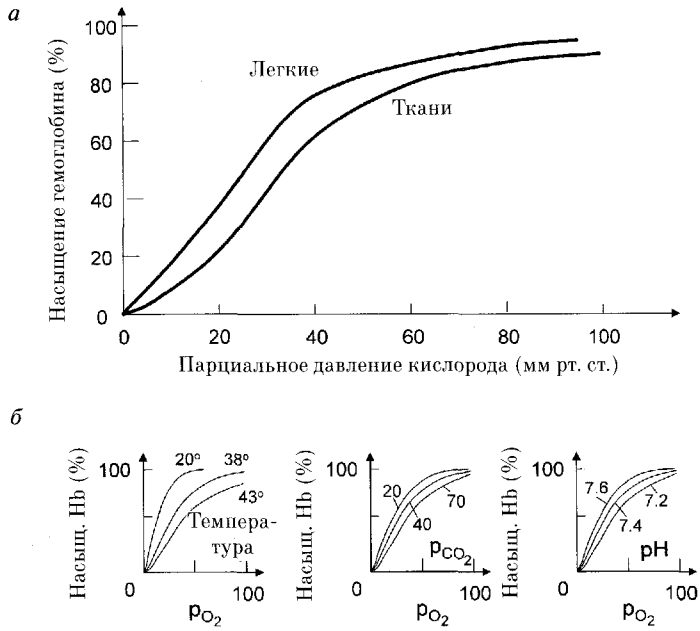


Рис. 8.25. Кривые диссоциации оксигемоглобина в легких и в тканях (*а*). При работе потребление кислорода облегчается, поскольку кривая диссоциации для легких несколько смещается влево, а кривая для тканей (в частности, для работающих мышц) смещается вправо. Это смещение вправо обусловливается повышением температуры, парциального давления углекислого газа и концентрации 2,3-дифосфоглицерата (конечного продукта метаболизма эритроцитов) и уменьшением pH. Сдвиг кривых диссоциации оксигемоглобина вправо (*б*), вызванный повышением температуры, увеличением парциального давления CO_2 и уменьшением pH. (Основано на [411] и [419])

8.2.4. Объемная скорость кровотока и скорость течения крови

Когда организм находится в состоянии покоя, сердце при каждом сокращении выбрасывает примерно 80 мл крови. (Когда говорят «Сердце выбрасывает...» имеется в виду и левый, и правый желудочки.) Эта величина называется *ударным объемом* (объем, выбрасываемый в аорту и легочную артерию, за один удар). *Частота сердечных сокращений* (ЧСС), часто обозначаемая буквой F, равна примерно 60 ударам в минуту или 1 сокращению в секунду, то есть $F = 1$ Гц. *Минутный объем кровообращения* (МОК), обозначаемый иногда буквой Q, представляет собой количество крови, выбрасываемое желудочком в аорту (или в легочную артерию) в течение 1 минуты. МОК (часто его также на-

зывают *сердечный выброс*) равен произведению частоты сердечных сокращений на ударный объем $V_{уд}$

$$Q = FV_{уд}. \tag{8.34}$$

В состоянии покоя эта величина примерно равна 80 мл/удар × 60 ударов/минуту = = 4,8 л/мин. Объем циркулирующей в организме крови составляет примерно 4,5-5 литров. Следовательно, в течение одной минуты по сосудам проходит вся имеющаяся в организме кровь. В силу условия неразрывности потока (закона сохранения массы) суммарный кровоток в сосудах разного уровня ветвления (в артериях, артериолах, капиллярах, венулах и венах) один и тот же и равен минутному объему кровообращения. Таким образом, для сосудов каждого уровня ветвления мы можем записать соотношение $Q = Au$, где A — суммарная площадь поперечного сечения сосудов данного уровня, а u — скорость кровотока в каждом из сосудов данного уровня.

Величины A и u изображены на графике, приведенном на рис. 8.16, из которого видно, что эти две величины взаимно обратны. Оценим линейные скорости кровотока в сосудах разного уровня, приняв, что объемный кровоток в восходящей аорте равен 90 мл/с. Поскольку площадь поперечного сечения аорты примерно равна 3 см^2, то линейная скорость в этом сосуде будет равна u = (90 см^3/с)/3см^2 = 30 см/с. Линейная скорость кровотока в капиллярах значительно меньше, чем скорость течения крови в аорте, поскольку общая площадь поперечного сечения капилляров многократно превосходит площадь поперечного сечения аорты. Хотя каждый капилляр является очень узким сосудом (его радиус меньше 3 мкм), но число их огромно (~ 10^{10}). Поэтому суммарная площадь капилляров в организме составляет примерно 4000 см^2, и значит скорость течения крови в капилляре будет равна (90 см^3/с)/4000 см^2 = 0,02 см/с = 0,2 мм/с. Скорость течения крови в полой вене довольно велика (90 см^3/с)/18 см^2 = 5 см/с, хотя и заметно меньше, чем в аорте, поскольку поперечное сечение полой вены значительно больше, чем поперечное сечение аорты. Можно сформулировать общее утверждение: и в артериальной и венозной части сосудистой системы, чем меньше диаметр отдельного сосуда, тем больше общая площадь поперечного сечения всех таких сосудов и, следовательно, тем медленнее в них течет кровь.

Максимальное значение числа Рейнольдса (7.11) регистрируется во время пикового кровотока в восходящей аорте. Число Рейнольдса в этот момент может достигать значения ~6000, тогда как в капиллярах число Рейнольдса меньше 10^{-3}. Поскольку в качестве границы между ламинарным и турбулентным течениями обычно принимают значение числа Рейнольдса, равное ~2000, можно заключить, что кровоток в восходящей аорте является турбулентным.

Сердечный выброс Q связан с величиной артериального давления (с давлением в восходящей аорте) $P_{арт}$ соотношением

$$P_{арт} = ОПС \times Q, \tag{8.35}$$

где ОПС — общее периферическое сопротивление сосудистого русла большого круга кровообращения. Нетрудно увидеть аналогию между этой формулой и формулой (8.2), описывающей соотношение кровотока и падения давления в одном отдельно взятом сосуде. Однако очевидно и различие между этими формулами: в левой части формулы (8.2) стоит разность давлений на входе в сосуд и на выходе из него, а в формуле (8.35) мы в левой части записали только артериальное давление, хотя должны были бы записать разность между артериальным и венозным давлением. Но поскольку центральное венозное давление (давление в полых венах) очень мало по сравнению с артериальным давлением, мы позволили себе им пренебречь. (Вопрос о том, правомерно ли такое пренебрежение венозным давлением при рассмотрении кровотока в легочном круге кровообращения, обсуждается в задаче 8.20.) Общее периферическое сопротивление сосудов большого круга меняется в диапазоне от 700 до 1600 дин · с/см^5, а аналогичная величина для малого круга кровообращения имеет диапазон изменений от 20 до 130 дин · с/см^5.

Существующие в организме механизмы регуляции обеспечивают поддержание артериального давления на более или менее постоянном уровне. Принцип действия этой регуляции осуществляется в полном соответствии с формулой (8.35): при повышении артериального давления общее периферическое сопротивление сосудов уменьшается, а при понижении давления ОПС, напротив, увеличивается. Рассмотрим два примера. (1) Когда человек лежит горизонтально, большой объем крови депонируется в венах его нижних конечностей и брюшной полости. Если человек резко переходит из горизонтального положения в вертикальное, происходит уменьшение венозного притока крови к сердцу, и, следовательно, должны снизиться как сердечный выброс, так и артериальное давление. (Такое иногда случается, и человек, быстро принявший вертикальное положение, может испытывать головокружение и чувство слабости.) Однако у здорового человека снижение артериального давления при таком воздействии оказывается незначительным и весьма кратковременным. Это объясняется тем обстоятельством, что увеличение растягивающего давления в сосудах нижней части тела вызывает быстрое рефлекторное сужение (констрикцию) резистивных сосудов, а, значит, и увеличение общего периферического сопротивления, что препятствует значительному снижению артериального давления. (2) Если артериальное давление по какой-то причине внезапно возрастает, то подавляется активность симпатической нервной системы, что ведет к расширению (дилатации) прекапиллярных резистивных сосудов и, естественно, к снижению ОПС. В результате давление снижается к исходному уровню. Это примеры функционирования механизма отрицательной обратной связи, который будет подробно рассмотрен в главе 13.

Мы можем также оценить общую емкость сосудистого русла большого круга кровообращения, причем по отдельности его артериальной и венозной частей.

Обратимся для этого к рисунку 8.26, на котором приведены зависимости давление-объем для артериальной и венозной систем большого круга кровообращения при разной степени активации симпатической нервной системы. Емкость представляет собой величину, обратную углу наклона кривой давление-объем. При симпатической стимуляции, гладкие мышцы сосудов сокращаются, что вызывает возоконстрикцию и, естественно, уменьшение объема. Напротив, при подавлении активности симпатической нервной системы происходит расслабление сосудистых гладких мышц, что ведет к увеличению объема сосудистого ложа.

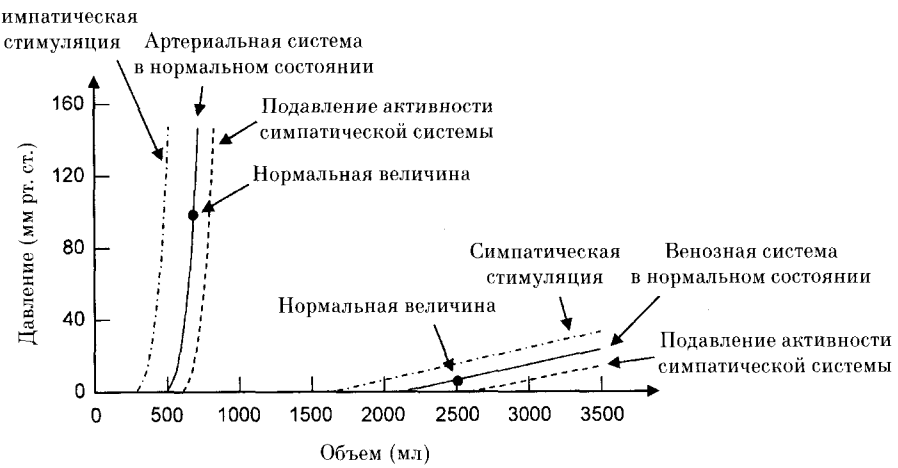


Рис. 8.26. Кривые давление-объем для артериальной и венозной систем большого круга кровообращения для нормального состояния и для случаев симпатической стимуляции и подавления активности симпатической нервной системы. (Основано на [390])

Как видно из рисунка 8.27, если организм выполняет даже весьма умеренную физическую работу, минутный объем кровообращения (сердечный выброс) значительно возрастает. При этом также происходит перераспределение кровотока между различными органами по принципу: «Больше получает тот, кто работает». Это видно из рисунка 8.28, на котором показано перераспределение кровотока между различными органами при работе, сопровождающейся увеличением минутного объема кровообращения с 5 до 12,5 л/мин. На этом рисунке легко увидеть чрезвычайно большое (на 1066%) увеличение кровоснабжения работающей скелетной мускулатуры, что необходимо для обеспечения аэробного метаболизма, значительное (на 367%) увеличение кровоснабжения сердца, которое должно сокращаться чаще и нагнетать в сосудистую систему больше крови, и столь же существенное (на 370%) увеличение кожного кровотока, что увеличивает температуру кожи и помогает отдавать избыточное тепло путем излучения и конвекции. Мозговой кровоток остается

при этом неизменным (мозг должен получать достаточно большое и относительно постоянное количество крови независимо от того, работают скелетные мышцы или отдыхают). В то же время, кровоснабжение желудочно-кишечного тракта, печени и почек уменьшилось практически вдвое. Такие же изменения кровоснабжения разных органов можно увидеть в таблицах 8.5 и 8.6. На рисунке 8.29 показано, что кровоток в ритмически сокращающихся мышцах голени многократно превышает кровоток покоя, и что основное кровоснабжение мышц происходит в течение пауз между сокращениями.

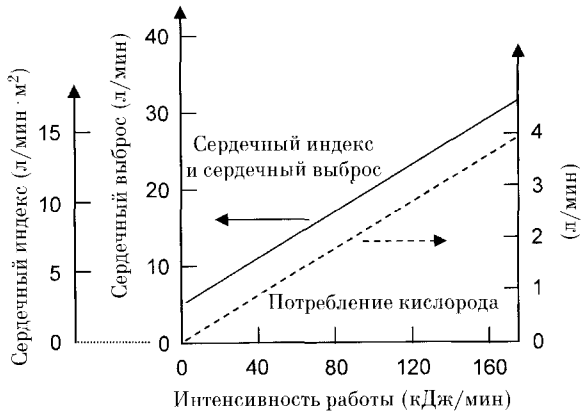


Рис. 8.27. Изменения сердечного выброса и сердечного индекса (отношения сердечного выброса к площади поверхности тела), а также потребления кислорода при работе разной мощности. (Основано на [389] и [390])

Таблица 8.5. Кровоток (в мл/мин) в различных органах в состоянии покоя и при работе различной мощности. В скобках указан процент от минутного объема кровообращения. (Использованы данные из [381]).

Орган	Покой	Легкая работа	Тяжелая работа	Максимально тяжелая работа
Мозг	750 (13%)	750 (8%)	750 (4%)	750 (3%)
Сердце	250 (4%)	350 (3,5%)	750 (4%)	1000 (4%)
Мышцы	1200 (21%)	4500 (47%)	12500 (72%)	22000 (88%)
Кожа	500 (8,5%)	1500 (16%)	1900 (11%)	600 (2,5%)
Почки	1100 (19%)	900 (9,5%)	600 (3,5%)	250 (1%)
Пищеварительная система	1400 (24%)	1100 (11,5%)	600 (3,5%)	300 (1,2%)
Другие органы	600 (10,5%)	400 (4%)	400 (2%)	100 (0,4%)
Сердечный выброс	5800 (100%)	9500 (100%)	17500 (100%)	25000 (100%)

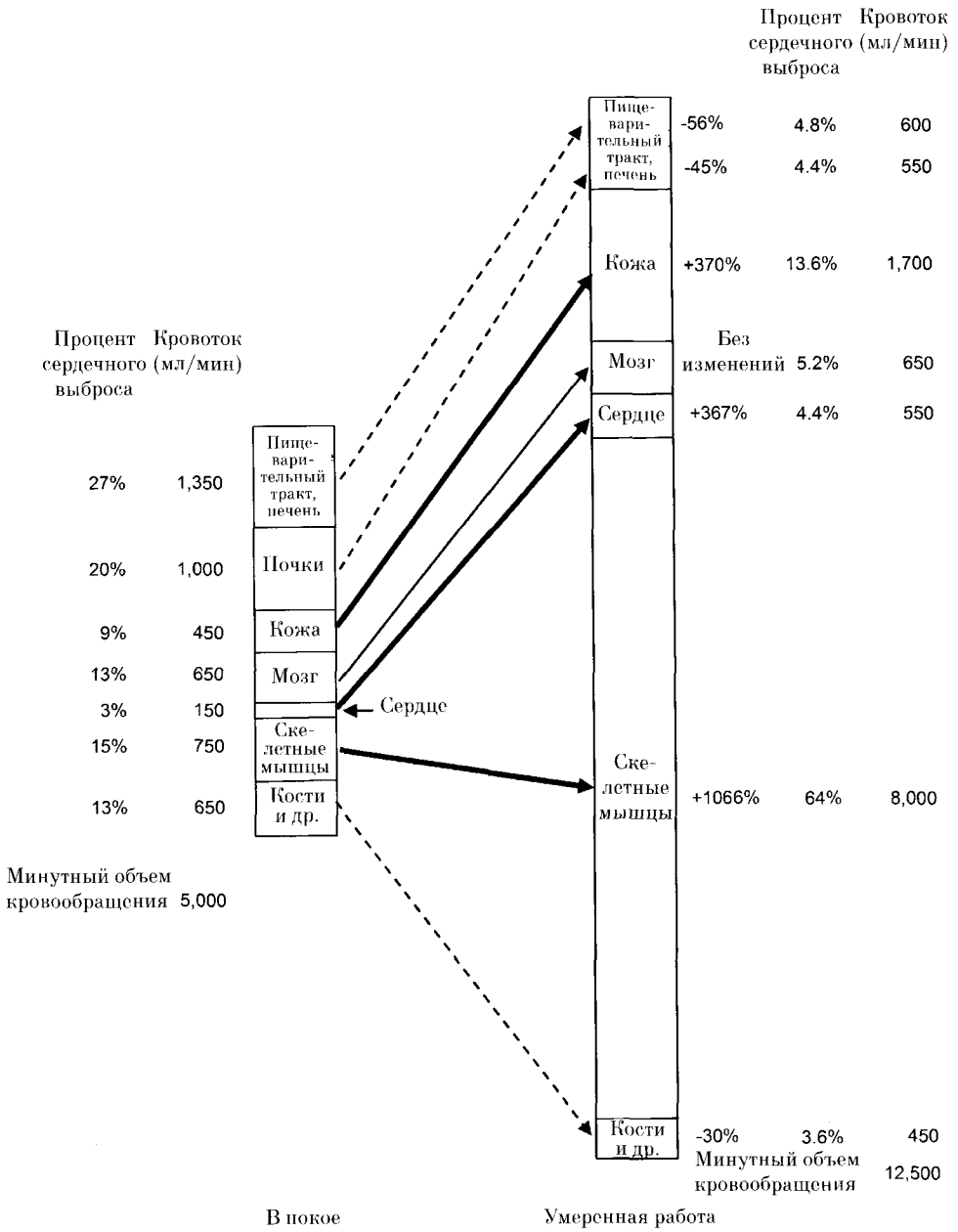


Рис. 8.28. Кровоснабжение различных органов в состоянии покоя организма и при работе умеренной мощности. Видно отсутствие изменений мозгового кровотока, увеличение кровоснабжения кожи, сердца и скелетных мышц (жирные линии) и уменьшение кровоснабжения всех остальных органов (пунктирные линии). (Основано на [417])

Таблица 8.6. Приблизительные значения кровотока (перфузия) в тканях и органах, пересчитанные на грамм ткани. (Использованы данные [382]).

Тип ткани	Орган	Кровоток на грамм массы (мл/с·г)
Жировая ткань	Живот ~20 мм толщины	0,51
	Живот > 40 мм толщины	0,31
	Бедро ~20 мм толщины	0,33
Кость	Плечевая кость (поток только в костном мозге)	0,055
Соединительная ткань	Обычный (максимальный)	0,50 (2,5)
Мышцы	В покое (максимальный)	0,50 (10)
Орган	Мозг, обычный (максимальный)	9,1 (18,3)
	Желудочно-кишечный тракт, обычный (максимальный)	6,7 (26,7)
	Сердце, обычный (максимальный)	13,7 (64,0)
	Почки, обычный (максимальный)	68 (100)
	Печень, обычный (максимальный)	12 (54)
	Легкие, обычный (максимальный)	90 (490)
Кожа	Кровоток покоя (максимальный)	1,7 (25,0)

(В скобках указаны максимальные значения)

Рост сердечного выброса может происходить благодаря увеличению как частоты сердечных сокращений, так и ударного объема. Увеличение частоты сердечных сокращений, естественно, сопровождается уменьшением длительности сердечного цикла, что, в основном, реализуется за счет укорочения диастолы; длительность систолы остается практически неизменной. При кратковременной (длительностью 5–10 минут) субмаксимальной работе, сердечный выброс возрастает с 5 л/мин до нового стационарного значения, скажем, равного 18 л/мин в течение примерно 2 мин. Это увеличение сердечного выброса обеспечивается увеличением ударного объема с 70 до 120 мл за одно сокращение и повышением частоты сердечных сокращений F с 70 до 150 ударов в минуту. После окончания работы сердечный выброс возвращается к исходному значению в течение примерно 5–10 минут.

При длительной (30–60 минут) субмаксимальной работе сердечный выброс, достигнув нового стационарного значения, поддерживается на этом уровне в течение всего времени, пока осуществляется работа. Однако при этом ударный объем постепенно уменьшается, а частота сердечных сокращений со временем

увеличивается. Такое медленное изменение параметров сердечного сокращения обусловлено постепенным уменьшением венозного возврата крови к сердцу, которое, естественно, приводит к уменьшению ударного объема, а уж частота сердечных сокращений вынуждена увеличиваться, чтобы поддержать неизменным сердечный выброс. Уменьшение венозного возврата крови к сердцу определяется двумя факторами. Во-первых, при длительной и достаточно тяжелой работе значительно возрастает кожный кровоток, что необходимо для того, чтобы, повысив температуру кожи, обеспечить эффективную теплоотдачу и воспрепятствовать, таким образом, повышению внутренней температуры тела (см. главу 6). При этом возрастает количество испаряемой жидкости и, соответственно, уменьшается объем циркулирующей крови, что должно вызывать некоторое уменьшение венозного возврата крови. Во-вторых, при такой работе, вследствие повышения артериального давления и некоторого сжатия венул сокращающимися скелетными мышцами, повышается давление в капиллярах. Повышение гидростатического давления в капиллярах приводит к нарушению равновесия между процессами фильтрации и реабсорбции в этих сосудах, и избыточное количество жидкости уходит из кровеносного русла в ткани (ткани отекают). Этот процесс также ведет к уменьшению объема циркулирующей крови, и, следовательно, к уменьшению венозного возврата крови к сердцу и снижению ударного объема.

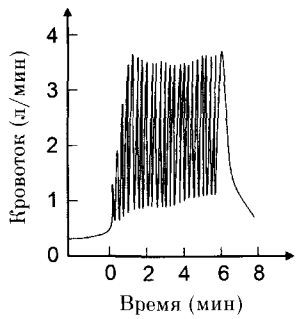


Рис. 8.29. Кровоток в мышцах голени во время их ритмических сокращений. Видно, что кровоток во время сокращений значительно меньше, чем в перерывах между сокращениями. (Основано на [366] и [390])

Ударный объем определяется, главным образом, сократимостью миокарда. Однако сама по себе сила, которую способна развить сердечная мышца в процессе сокращения, зависит от преднагрузки и постнагрузки (эти понятия определены чуть ниже по тексту). Сердечный выброс, помимо этих факторов, определяется еще и частотой сердечных сокращений. Заметим, что сердечный выброс сам

по себе не является объектом регулирования. Однако существуют регуляторные механизмы, определяющие частоту сердечных сокращений и сократимость миокарда и, таким образом, опосредованно регулирующие сердечный выброс.

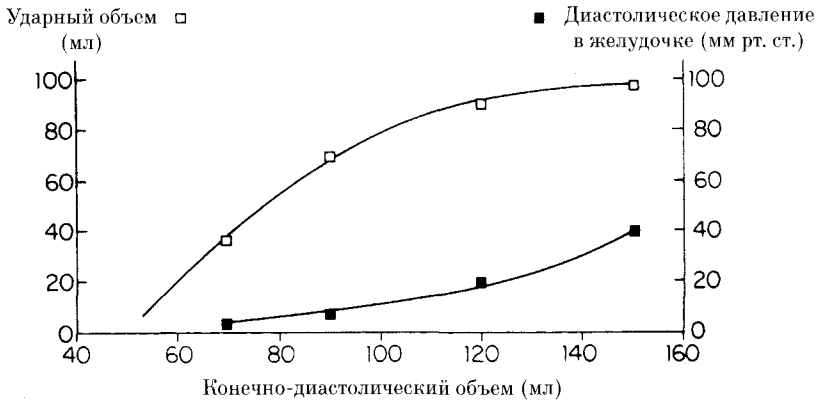


Рис. 8.30. Увеличение ударного объема по мере роста конечно-диастолического объема (приведены данные для четырех сокращений сердца). Такая зависимость, собственно, и представляет собой механизм Франка–Старлинга. (Перепечатано из [415]. Используется с разрешения издательства Elsevier)

Одним из важнейших механизмов, регулирующих силу сокращения миокарда, является механизм Франка-Старлинга. Этот механизм иногда называют «законом сердца» или просто законом Старлинга. Согласно этому закону, чем больше конечно-диастолический объем желудочка (*преднагрузка*), тем больше величина ударного объема (рис. 8.30). Иногда этот закон формулируют несколько иначе: «Чем больше мышца сердца растянута поступающей кровью в конце диастолы, тем больше сила сокращения желудочка во время следующей систолы». Помимо преднагрузки сократимость миокарда регулирует и величина давления в аорте (*постнагрузка*). Повышение постнагрузки вначале снижает ударный объем (рис. 8.31), так как желудочку приходится «выталкивать» кровь в сосуд с более высоким давлением. Естественно, что к окончанию систолы в желудочке при этом остается больше крови, и если венозный приток крови к сердцу постоянный, то происходит увеличение конечно-диастолического объема. Миокард растягивается и, согласно закону Старлинга, происходит увеличение ударного объема. Естественно, увеличение ударного объема приводит к увеличению сердечного выброса (минутного объема кровообращения). Увеличение частоты сердечных сокращений также увеличивает сердечный выброс. Однако сердечный выброс не связан линейно с частотой сердечных сокращений, так как при повышении ЧСС происходит уменьшение ударного объема (рис. 8.32), обусловленное укорочением диастолы и, следовательно, некоторым уменьшением преднагрузки.

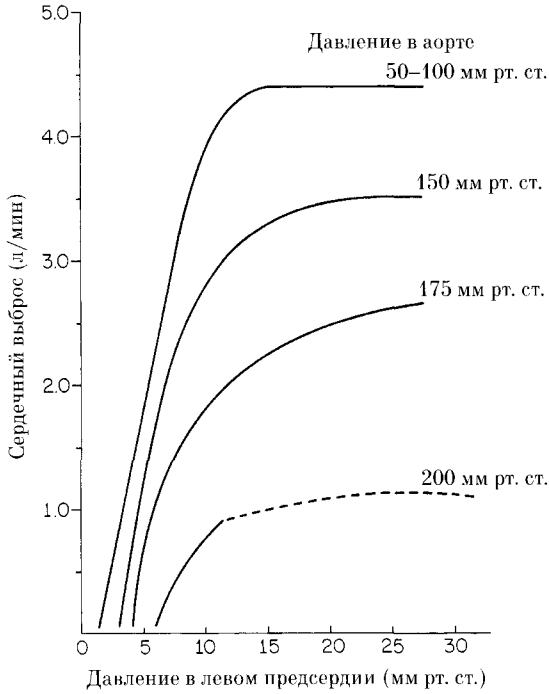


Рис. 8.31. Зависимость сердечного выброса от давления в левом предсердии при различных значениях давления в аорте. Сердечный выброс сначала увеличивается с ростом давления в предсердии, а затем стабилизируется на некотором уровне. Увеличение давления в аорте приводит к уменьшению сердечного выброса. (Перепечатано из [415]. Используется с разрешения издательства Elsevier)

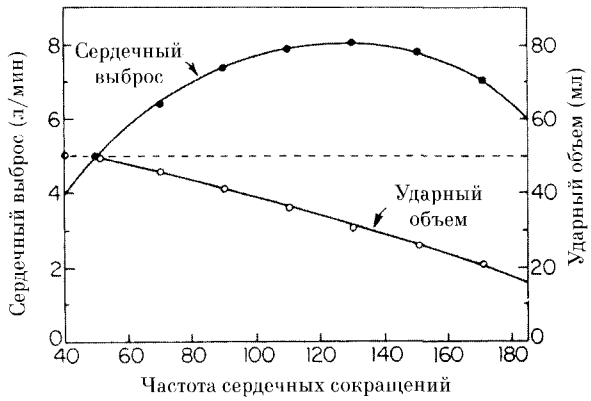


Рис. 8.32. Типичная зависимость сердечного выброса и ударного объема об частоты сердечных сокращений. (Перепечатано из [415]. Используется с разрешения издательства Elsevier)

Все, что мы до сих пор говорили о сердечном выбросе и ударном объеме, относилось к левому сердцу и к системному кровообращению. Совершенно аналогичные изменения сердечного выброса происходят и в легочном круге кровообращения. (Почему?) Увеличение сердечного выброса в малом круге кровообращения происходит, во-первых, благодаря тому, что в легких примерно втрое увеличивается число открытых капилляров, и, во-вторых, вследствие растяжения всех легочных капилляров, которое обеспечивает примерно двукратное увеличение кровотока в каждом капилляре. В результате, сопротивление сосудистого русла малого круга снижается столь сильно, что значительное увеличение сердечного выброса происходит при весьма незначительном росте давления в легочной артерии (рис. 8.33).

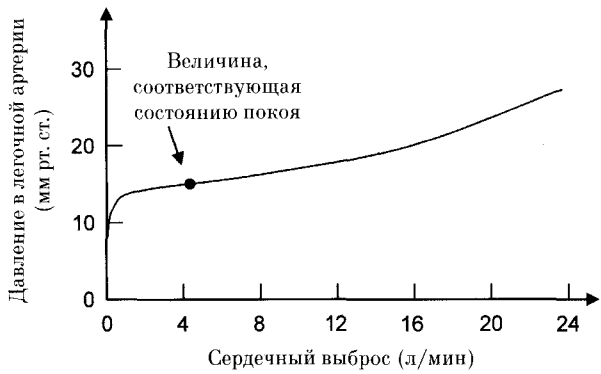


Рис. 8.33. Зависимость давления в легочной артерии от сердечного выброса. Видно, что при работе давление в легочной артерии меняется незначительно. (Основано на [390])

Зависимость максимальной частоты сердечных сокращений $F_{макс}$ (в ударах в минуту) от возраста человека (в годах), Y, определяется соотношением

$$F_{макс} = 220 - Y. \tag{8.36}$$

Отсюда ясно, что чем старше человек, тем меньшей частоты сердечных сокращений он может достичь при интенсивной работе. Поскольку F практически не зависит от степени тренированности человека, увеличение сердечного выброса у хорошо тренированных атлетов определяется большим увеличением ударного объема. Так, если у нетренированного человека ударный объем в покое составляет 50–70 мл и достигает 80-110 мл при тяжелой работе, то у тренированного спортсмена в покое ударный объем примерно равен 70–90 мл и при тяжелой работе он возрастает до 110–150 мл. Если же говорить об очень хорошо тренированных атлетах, показывающих высшие достижения в спорте, то у них ударный объем возрастает от 90–110 мл в состоянии покоя до 150–220 мл при максимальной физической активности.

В стационарном состоянии, минутный объем кровообращения (сердечный выброс) Q должен быть равен не только произведению $FV_{уд}$ (8.34), но и частному от деления давления в аорте на общее периферическое сопротивление сосудистого русла $P_{арт}$/ОПС (8.35). Это значит, что при мышечной работе должны увеличиваться не только частота F и ударный объем $V_{уд}$, но и отношение $P_{арт}$/ОПС. При тяжелой мышечной работе диастолическое давление повышается незначительно, не более чем на 10–20 мм рт. ст. по сравнению с величиной, характерной для состояния покоя. Что касается систолического давления, то оно возрастает примерно до 200 мм рт. ст. у мужчин и до 180 мм рт. ст. у женщин. Согласно формуле (8.1), среднее артериальное давление увеличивается до 140–150 мм рт. ст. Разумеется, такое повышение давления не может объяснить увеличения кровотока с 5 до, скажем, 20 л/мин. Следовательно, что при мышечной работе должно происходить уменьшение общего периферического сопротивления сосудистого русла. Известно, что при тяжелой работе ОПС составляет не более 40% этой величины, характерной для состояния покоя. Такое уменьшение ОПС обусловлено расширением сосудов работающих скелетных мышц, которые в состоянии покоя (при низком уровне активности мышц) находятся в суженном состоянии.

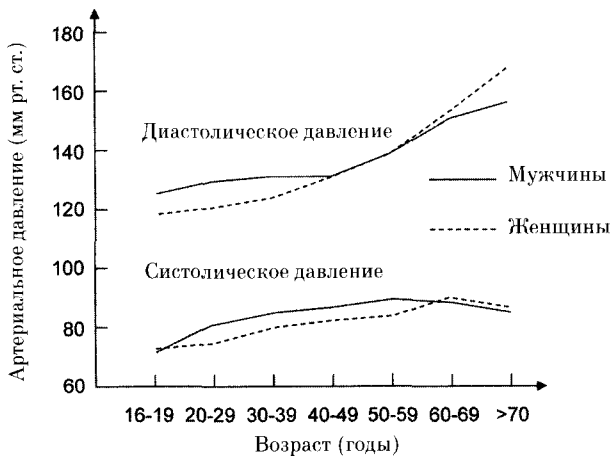


Рис. 8.34. Зависимость систолического и диастолического артериального давления у мужчин и женщин от возраста. Видно, что артериальное давление с возрастом увеличивается. (Основано на [400] и [403])

Кривые, приведенные на рисунке 8.34, показывают, что артериальное давление постепенно увеличивается по мере старения человека. С возрастом весьма распространенным заболеванием становится артериальная гипертензия (гипертоническая болезнь). Считается, что человек страдает гипертонической болезнью, если его систолическое давление в покое превышает 140 мм рт. ст., а диастоли-

ческое давление становится больше 90 мм рт. ст. Наиболее распространенным видом гипертонической болезни является, так называемая, эссенциальная гипертония, когда у повышения артериального давления нет ясных причин. Обратимся вновь к формуле (8.35) $P_{арт} = ОПС \times Q$. У людей в возрасте до 40 лет повышение артериального давление обычно связано с увеличением минутного объема кровообращения; ОПС при этом остается нормальным. У людей старшего возраста, напротив, минутный объем кровообращения либо нормальный, либо даже несколько снижен по сравнению с нормой, а повышение давления определяется ростом общего периферического сопротивления сосудистого русла.

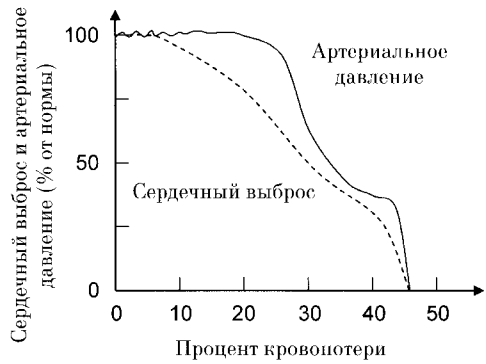


Рис. 8.35. Изменение сердечного выброса и артериального давления при уменьшении объема циркулирующей крови, вызванном кровопотерей. (Основано на [390])

Циркуляторный шок наблюдается в тех случаях, когда значительно уменьшается системный кровоток (минутный объем кровообращения). Это, естественно, приводит к нарушению функционирования органов и тканей (и к их повреждению), поскольку к клеткам этих тканей доставляется недостаточное количество кислорода и субстратов жизнедеятельности, а от клеток не отводятся должным образом продукты метаболизма. Шок может возникнуть при значительном ослаблении насосной функции сердца, при уменьшении венозного возврата крови к сердцу, а также при уменьшении объема циркулирующей крови (при *гиповолемии*). Частой причиной циркуляторного шока является *кровопотеря*, приводящая к значительному уменьшению объема циркулирующей крови. Из рисунка 8.35 видно, что ни сердечный выброс, ни артериальное давление практически не реагируют на потерю ~10% объема циркулирующей крови. (Если это не так, то человек не может быть донором крови.) Однако потеря большего количества крови уже приводит к заметному уменьшению сердечного выброса, который приближается к нулю при потере 40–45% нормального объема крови, содержащейся в организме. Недостаточное кровоснабжение головного мозга приводит к *инсульту*,

который обсуждается ниже в этой главе. Инсульт может возникать как вследствие закупорки мозговых артерий (ишемический инсульт), так и в результате разрыва артериальной стенки и кровоизлияния в мозг (геморрагический инсульт). Недостаточное кровоснабжение сердца приводит к инфаркту миокарда.

8.2.5. Последствия частичного перекрытия просвета артерий

Атеросклероз представляет собой заболевание, при котором во внутренней оболочке стенки сосуда откладываются вещества (в основном, липиды), циркулирующие в крови. В результате, постепенно в артериальной стенке формируется атероматозная бляшка (или просто бляшка), которая выпячивается в просвет сосуда, частично перекрывая его и вызывая, таким образом, сужение просвета (рис. 8.36). Чем в большей степени бляшка перекрывает просвет сосуда (то есть чем меньше отношение A_2/A_1), тем больше линейная скорость кровотока в области, где находится бляшка. Вспомнив уравнение (7.16), запишем:

$$u_2 = u_1(A_1/A_2). \tag{8.37}$$

Так, например, при $A_2/A_1 = 1/3$, имеем $u_2 = 3u_1$, а из уравнения Бернулли (7.18) следует, что

$$P_2 - P_1 = \frac{1}{2}\rho u_1^2\left(1 - \left(\frac{A_1}{A_2}\right)^2\right). \tag{8.38}$$

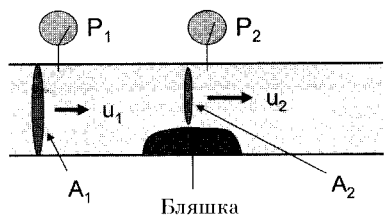


Рис. 8.36. Течение крови в артерии, просвет которой частично перекрыт бляшкой

Отсюда ясно, что давление в области, где расположена бляшка, меньше давления в непораженном участке сосуда $P_2 < P_1$; для случая $A_2/A_1 = 1/3$ разность давлений $P_2 - P_1 = -4\rho u_1^2$. Видно, что это падение давления увеличивается с ростом скорости кровотока, и поэтому естественно ожидать, что оно будет увеличиваться с увеличением физической активности органа. Кроме того, заметим, что в области, где артерия сужена бляшкой, кровоток не обязательно ламинарный: как видно из рисунка 8.37, за бляшкой могут образовываться области отрыва потока, содержащие вихри.

В 1954 году Артуро Тосканини дирижировал симфоническим оркестром Нью-Йоркского радио (NBC). (В свое время это был очень известный оркестр. Он считался одним из лучших в мире, его концерты регулярно записывали на радио и показывали на молодом тогда телевидении.) Тосканини энергично махал руками, как это и положено дирижеру, и неожиданно почувствовал слабость и потерял сознание. В чем дело? Ответ на этот вопрос можно получить из рисунка 8.38, используя формулу (8.38). У Тосканини произошел *преходящий приступ ишемии* (transient ischemic attack) [387, 399]. *Ишемия* — это состояние, при котором происходит локальное уменьшение кровотока. Преходящий приступ ишемии означает временный недостаток кровоснабжения головного мозга. В данном случае ишемия возникла вследствие феномена обкрадывания, когда кровь оттекает в бассейн закупоренного мозгового сосуда из бассейнов соседних сосудов, что ведет к недостаточности кровоснабжения в зоне последних. При таком состоянии человек чувствует головокружение, двоение в глазах, головную боль и слабость в конечностях. Это обычно преходящее, временное явление, но оно свидетельствует о существовании серьезных проблем.

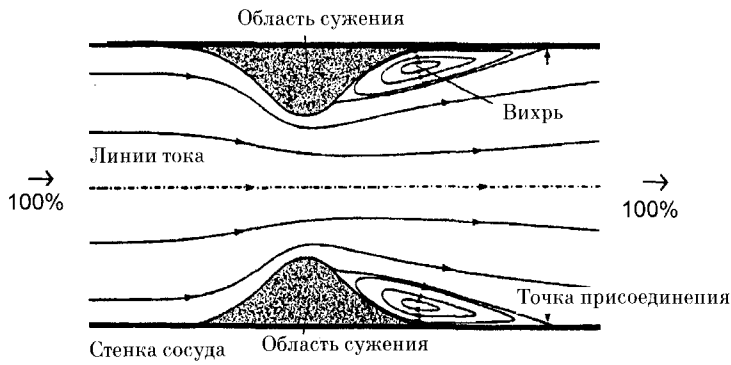


Рис. 8.37. Возникновение турбулентности в области за атеросклеротической бляшкой. (Из [382]. Адаптировано из [398])

Перед тем, как анализировать, что произошло с Тосканини, дадим некоторую информацию о кровоснабжении головного мозга. Основными артериями, снабжающими кровью передний мозг, являются левая и правая сонные артерии. Задний мозг снабжается, в основном, левой и правой позвоночными артериями, которые, объединяясь, образуют основную артерию головного мозга. Эти артерии являются ветвями подключичных артерий, по которым также происходит кровоснабжение верхних конечностей. Позвоночные и внутренние сонные артерии объединены в общую систему с помощью сосудов-перемычек (анастомозов), лежащих на основании мозга и образующих так называемый виллизиев круг (рис. 8.39 и 8.43).

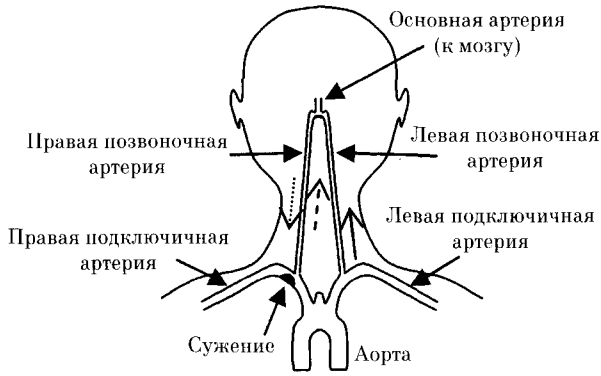


Рис. 8.38. Объяснение подключичного феномена обкрадывания, приводящего к преходящей ишемии головного мозга. Кровоток в левой позвоночной артерии показан *непрерывной линией со стрелкой*. В отсутствие сужения кровоток в правой позвоночной артерии течет в направлении, показанном *пунктирной линией* со стрелкой; при этом обеспечивается нормальное кровоснабжение мозга. При наличии сужения в подключичной артерии, кровь будет перетекать из левой позвоночной артерии в правую позвоночную артерию (показано линией, *нарисованной точками*). Кровоток в основной артерии при этом существенно снижен по сравнению с нормой. (Основано на [387])

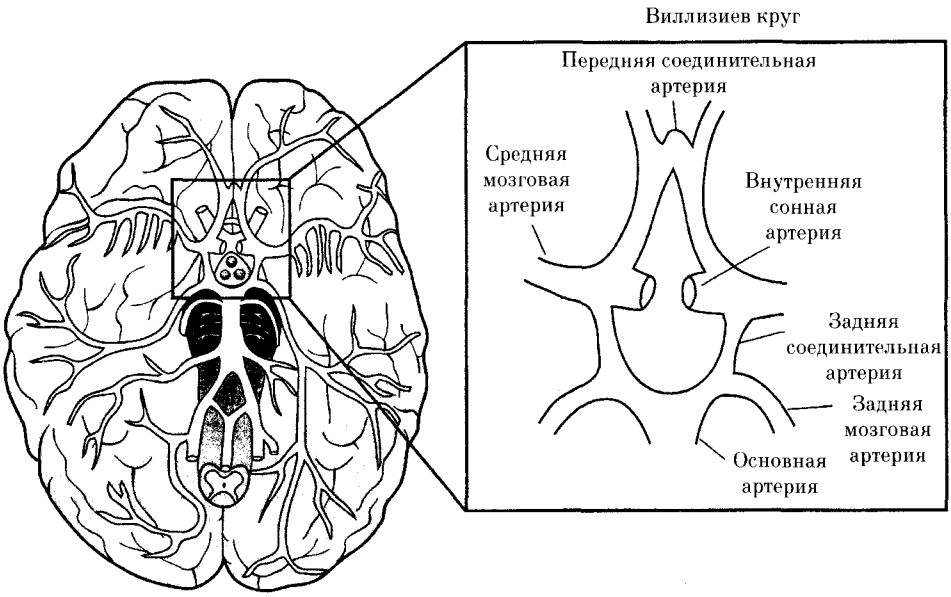


Рис. 8.39. Виллизиев круг на основании головного мозга

Вернемся теперь к случаю с Артуро Тосканини. Рассмотрим рисунок 8.38. На нем обозначено сужение правой подключичной артерии вблизи того места, где от нее отходит правая позвоночная артерия. Очевидно, давление P_1 до места сужения артерии нормальное, но за местом сужения давление P_2 снижено ($P_2 < P_1$, как это следует из формулы (8.38)). Это снижение давления тем больше, чем выше кровоток в подключичной артерии. При энергичных движениях руками кровоток в подключичной артерии значительно увеличивается. Это естественно, поскольку именно по подключичной артерии кровь поступает в скелетные мышцы плеча и руки. Когда линейная скорость кровотока u_1 в подключичной артерии становится достаточно большой, давление P_2 за местом сужения артерии снижается настолько, что кровоток в правой позвоночной артерии меняет направление: кровь начинает течь не в основную артерию, снабжающую головной мозг, а в подключичную артерию. (В этом и состоит феномен обкрадывания.) Когда такое произошло с Тосканини, он потерял сознание из-за недостаточного кровоснабжения головного мозга. Естественно, при этом он перестал махать руками. Потребность мышц руки в кислороде снизилась, кровоток в подключичной артерии уменьшился, а давление P_2 возросло. Разность давлений $P_1 - P_2$ вернулась к своему нормальному значению, которое невелико, несмотря на наличие сужения. В результате кровь из обеих позвоночных артерий потекла туда, куда ей положено, в основную артерию. Кровоснабжение головного мозга было восстановлено, и дирижер пришел в себя. Все нормализовалось, но больше Тосканини никогда не дирижировал. Дело в том, что в 1954 году механизм преходящего приступа ишемии еще не был известен; это явление было объяснено только в 1961 году. Тогда стало понятно, что для того, чтобы такие приступы не повторялись, место сужения должно быть расширено хирургически.

Другие примеры эффектов обструкции артерии будут рассмотрены дальше в этой главе.

8.2.6. Работа, производимая сердцем, и метаболические потребности сердца

Сколь велика механическая работа, которую производит сердце? Представим себе левый желудочек в виде поршневого насоса, как это изображено на рисунке 8.40.

Работа, совершенная таким насосом при перемещении поршня из начального положения L_1 (соответствующего концу диастолы) в конечное положение L_2 (соответствующего концу систолы), представляет собой интеграл

$$W = \int_{L_i}^{L_f} F dL = \int_{L_i}^{L_f} (F/A)(A dL) = \int_{V_i}^{V_f} P dV. \qquad (8.39)$$

В преобразованиях подынтегрального выражения мы воспользовались тем, что сила F, деленная на площадь A, представляет собой давление P, а расстояние, пройденное поршнем, умноженное на площадь A, равно объему желудочка V.

Во время систолы давление в левом желудочке сначала увеличивается от очень низкого уровня (примерно равного давлению в левом предсердии) до $P_{диаст} = 80$ мм рт. ст. Это происходит в фазу изоволемического сокращения, когда аортальный клапан закрыт, и объем желудочка не меняется. Затем аортальный клапан открывается и начинается изгнание крови из желудочка. За время, пока длится фаза изгнания, давление в желудочке увеличивается до $P_{систол} = 120$ мм рт. ст. В течение этой фазы из желудочка в аорту выбрасывается количество крови, равное ударному объему $V_{уд}$. По окончании систолы давление в желудочке быстро снижается практически до нуля. Согласно формуле (8.39), механическая работа, произведенная сердечной мышцей в течение одной систолы, равна площади заштрихованной области на рисунке 8.40. Поскольку для простоты выбрана линейная связь между давлением и изгоняемым из желудочка объемом крови, нетрудно заметить, что заштрихованная на рисунке 8.40, *б* область представляет собой трапецию, площадь которой равна произведению полусуммы систолического и диастолического давлений $(P_{систол} + P_{диаст})/2$ на величину ударного объема $V_{уд}$: $W = (P_{систол} + P_{диаст})/2 \times V_{уд}$. Предположим, что ударный объем равен 80 мл $= 8 \times 10^{-5}$ м^3. Поскольку $(P_{систол} + P_{диаст})/2 = (120 + 80)/2 = 100$ мм рт ст. $= = 1{,}3 \times 10^4$ Н/м^2, получим $W = (1{,}3 \times 10^4$ Н/м$^2)(8 \times 10^{-5}$ м$^3) = 1{,}04$ Дж. При частоте сокращений сердца равной 60 ударам в минуту = 1 сокращение в секунду, мощность левого желудочка будет равна (1,04 Дж/сокращение)(1 сокращение/с) = 1,04 Вт.

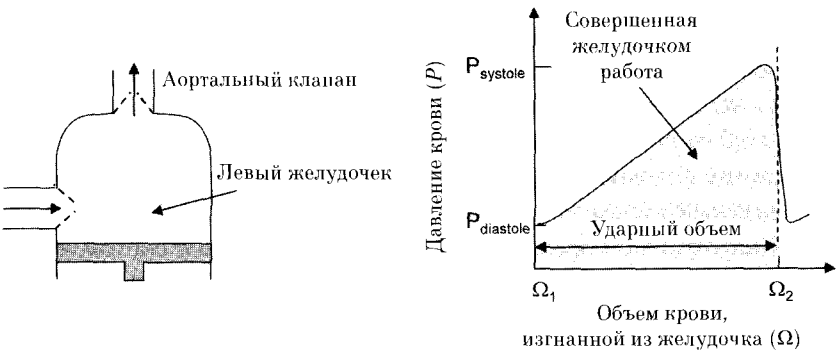


Рис. 8.40. Схематическое изображение левого желудочка в виде поршневого насоса (*а*). Линеаризованная зависимость давления в левом желудочке от объема изгнанной из него крови в течение систолы (*б*). Площадь заштрихованной области равна работе, совершенной сердцем. (Основано на [367])

Приняв коэффициент полезного действия (эффективность трансформации метаболической энергии в механическую работу) равным 20%, получим, что метаболическая мощность, необходимая для сокращений левого желудочка при

выбранных нами параметрах, равна примерно 5 Вт. Само собой разумеется, что левый желудочек производит механическую работу только в течение систолы; во время диастолы мышцы желудочка расслаблены, и производимая в этот период работа равна нулю.

Оценим метаболическую энергию, затрачиваемую левым желудочком в сутки, предположив, что в течение всех 24 часов частота сердечных сокращений равна 60 ударам в минуту, а ударный объем — 80 мл. Тогда энергия, потребляемая левым желудочком равна (86400 с/сутки) × (5 Вт) = $4{,}32 \times 10^5$ Дж/сутки = 104 ккал/сутки. Для того чтобы оценить энергозатраты всего сердца, естественно, необходимо учесть и энергию, потребляемую правым желудочком. Ударный объем правого желудочка, разумеется, равен ударному объему левого желудочка. А вот давление, развиваемое правым желудочком (как систолическое, так и диастолическое), примерно в пять раз меньше давления, развиваемого левым желудочком. Поэтому и работа, производимая правым желудочком, и потребляемая им метаболическая энергия составляют порядка 20% от соответствующих величин для левого желудочка. Работа, производимая обоими предсердиями, пренебрежимо мала, так как они нагнетают кровь в желудочки при очень низком давлении. Итак, при КПД равном 20% энергия, потребляемая сердцем в течение суток (если организм находится в состоянии покоя), составляет примерно 125 ккал.

Обратимся теперь к таблице 6.17, в которой приведены метаболические расходы различных органов в процентах от уровня основного обмена. Согласно данным этой таблицы, сердце потребляет 7% основного обмена, то есть примерно 117 ккал/сутки. Как видно, наша оценка (125 ккал) с высокой точностью соответствует экспериментально измеренной величине.

Что происходит при интенсивной мышечной работе? При интенсивной работе среднее давление в левом желудочке примерно на 50% выше, чем в состоянии покоя, а минутный объем кровообращения (произведение частоты сердечных сокращений на ударный объем) возрастает, по сравнению с состоянием покоя, примерно в 5 раз. Это значит, что механическая мощность сердца и, соответственно, метаболические потребности сердца увеличиваются в 7,5 раз.

8.3. ИНСУЛЬТЫ И АНЕВРИЗМЫ

Как мы уже говорили, головной мозг снабжается кровью по четырем магистральным артериям — двум позвоночным и двум внутренним сонным. Эти артерии соединены между собой перемычками (анастомозами), лежащими на основании мозга и образующими виллизиев круг (рис. 8.39). Как и должно быть в системе кровообращения, эти артерии ветвятся на все более мелкие артериальные сосуды, образуя, в конечном счете, капилляры, в которых и происходят процессы обмена газами и иными веществами.

Любое существенное ограничение кровотока, поступающего в мозг, называется *инсультом* [391, 393]. Под *ишемией* понимают недостаточность кровоснабжения той или иной области. Естественно, при недостаточном кровоснабжении ткань мозга испытывает дефицит кислорода и питательных веществ, а в клетках накапливается избыточное количество продуктов метаболизма. (В этой главе мы уже сталкивались с примером ишемии, когда рассматривали случай, происшедший с А. Тосканини. Правда, это преходящая (временная) ишемия, при которой пациент восстанавливается с минимальными повреждениями мозга или вообще без повреждений.) *Гипоксия* означает недостаток кислорода. Она может возникнуть в результате ишемии или вследствие других причин, например, при недостаточном содержании кислорода во вдыхаемом воздухе (см. главу 9) или при отравлении угарным газом (CO). *Инфаркт мозга* означает ситуацию, при которой инсульт привел к необратимому повреждению участка головного мозга. (Термины ишемия и инфаркт используются широко и отнюдь не только для описания процессов в головном мозге. В качестве примера вспомним об инфаркте миокарда.) Переход от обратимого повреждения мозга при преходящем нарушении мозгового кровообращения к необратимому инфаркту мозга определяется образованием некротической ткани. Это происходит тогда, когда либо нарушение мозгового кровообращения продолжается в течение длительного времени, либо оно сопровождается тяжелой и глубокой ишемией клеток мозга. (Некротическая ткань — это погибшая, мертвая ткань. При этом смерть клеток определяется недостатком или полным отсутствием кислорода, а не процессами апоптоза, посредством которого организм запрограммировано «убивает» отжившие клетки.) Частое возникновение преходящих приступов ишемии (или микроинсультов) иногда свидетельствуют о неизбежности возникновения более тяжелых нарушений мозгового кровообращения.

Геморрагический инсульт (кровоизлияние в мозг) обычно происходит в результате разрыва в мозге кровеносного сосуда, что чаще всего бывает связано с наличием аневризмы или с истончением и ослаблением сосудистой стенки. Примеры аневризм изображены на рисунке 8.41. При кровоизлиянии в мозг, связанном с разрывом сосуда, во-первых, кровь перестает доставляться в область, снабжаемую этой артерией. Во-вторых, излившаяся из сосуда кровь сдавливает окружающие клетки, не позволяя им нормально функционировать. Помимо этого, происходит сдавление других кровеносных сосудов, что препятствует нормальному кровоснабжению тех отделов мозга, которые снабжаются этими сосудами. Наконец, при геморрагическом инсульте происходит повышение внутричерепного давления, что также вызывает неврологические осложнения. Геморрагические инсульты составляют примерно 20% всех нарушений мозгового кровообращения. Они, в основном, происходят у людей молодого и среднего возраста и, как правило, являются следствием *повреждений* сосудов, таких, например, как аневризмы. У людей старшего возраста сосуды, вследствие далеко зашедшего

атеросклеротического процесса, более хрупкие и менее растяжимые. Это может привести к спонтанному разрушению сосудистой стенки и, соответственно, к геморрагическому инсульту.

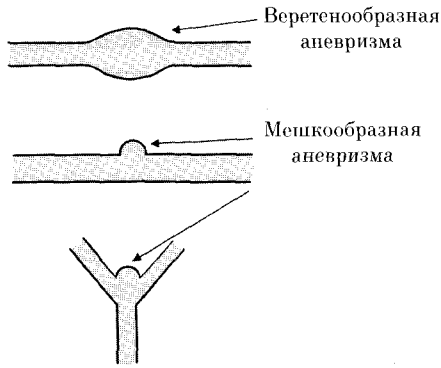


Рис. 8.41. Веретенообразная и мешкообразная аневризмы. Мешкообразная аневризма показана как в самом сосуде, так и в области ветвления (бифуркации)

При *ишемическом инсульте* происходит прекращение кровоснабжения некоторой области мозга. Это связано с тем, что кровоток в артерии, питающей эту область, становится невозможным вследствие пережатия или закупорки просвета. Примерно 80% всех нарушений мозгового кровообращения приходится на долю ишемических инсультов. Ишемический инсульт обусловлен полной или частичной закупоркой артерии, что обычно связано с *эмболией* сосуда. Эмболы могут быть разными. Это могут быть пузырьки газа (воздушные эмболы) или сгустки крови, которые переносятся током крови и способны полностью или частично перекрывать просвет сосудов. Например, при атеросклеротическом поражении сосудов (в мозге или в других частях тела) образуются неровности на внутренней поверхности сосуда, вследствие чего появляются области отрыва, течение крови в которых турбулентно (рис. 8.37). Эта турбулентность может приводить к повреждению эндотелия, которое обусловливает агрегацию тромбоцитов, что является первой стадией формирования внутрисосудистого тромба. Первоначально образуется тромбоцитарный тромб, который может перекрывать просвет артерии в месте своего образования, вызывая ишемию. Однако этот же тромб может, оторвавшись от стенки, превращаться в эмбол. Такие эмболы, перемещаясь с током крови, достигают сосуда, диаметр которого столь мал, что эмбол «закупоривает» его как пробка. Естественно, дальнейший кровоток по такому закупоренному сосуду невозможен, и область, которая снабжалась этим сосудом, оказывается в состоянии ишемии. Помимо этого, тромбоцитарный тромб может вызвать высаживание на нем фибрина, то есть запустить процесс внутрисосудистого свертывания крови, что приводит к образованию кровяного сгустка

(тромба). Само собой разумеется, что тромбы также могут перекрывать просвет сосуда в месте их образования или превращаться в эмболы, которые, в конечном счете, закупорят какой-то другой сосуд, расположенный далеко от места образования тромба. Если перекрывается артерия, снабжающая кровью сердечную мышцу, то происходит инфаркт миокарда, а закупорка мозгового сосуда ведет к возникновению ишемического инсульта.

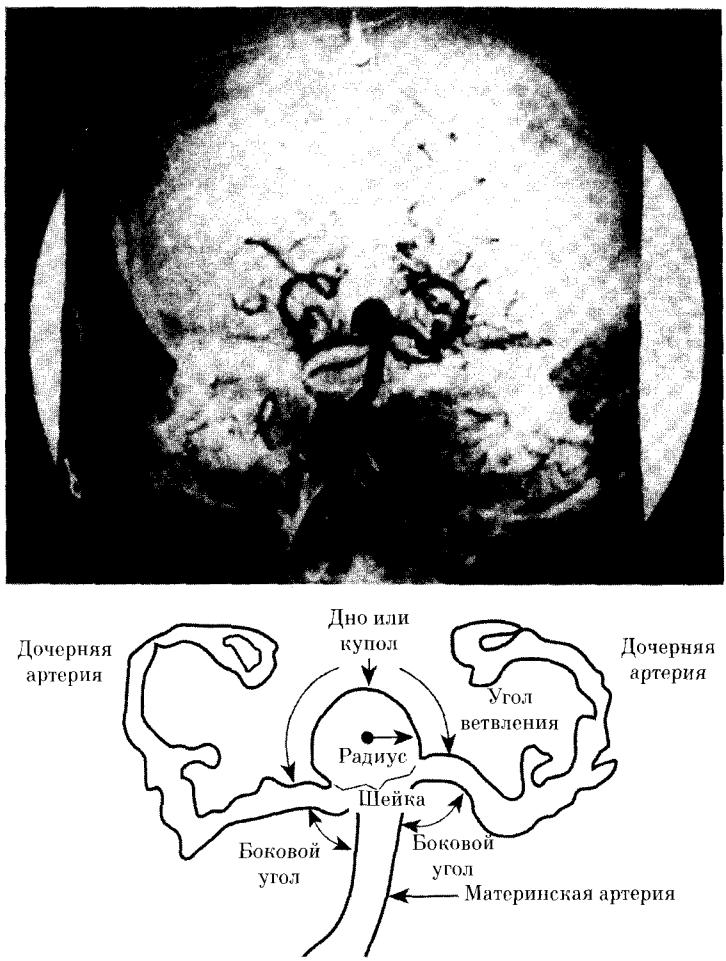


Рис. 8.42. Мешкообразная аневризма на делителе потока в ветвящейся артерии. Вверху показана ангиограмма, а внизу — схема ветвления. (Из [391])

Большинство аневризм сосудов мозга представляют собой *мешкообразные аневризмы*; чаще всего такие аневризмы образуются в местах ветвлений крупных мозговых артерий (рис. 8.42 и 8.43). Мешкообразная аневризма представляет со-

бой «выпирание» вовне фрагмента сосудистой стенки (образуется как бы торчащий из сосуда шарик), а *веретенообразная аневризма* выглядит как однородное раздувание (увеличение диаметра) сегмента артерии (рис. 8.41). При веретенообразной аневризме (в отличие от мешкообразной) сохраняется осевая симметрия сосуда; аневризма представляет собой практически одинаковое и равномерное расширение нормального сосуда с обеих сторон. Эта аневризма внешне похожа на веретенообразные мышцы, описанные в главе 5. (Эти мышцы тоже характеризуются осевой симметрией и одинаково суживаются с обеих сторон, прикрепляясь к сухожилиям.) Веретенообразные аневризмы встречаются в сосудах мозга значительно реже, чем мешкообразные, но они очень часто встречаются в сосудах, расположенных в других частях тела. Веретенообразной является наиболее часто встречающаяся аневризма – аневризма брюшной аорты (рис. 8.44).

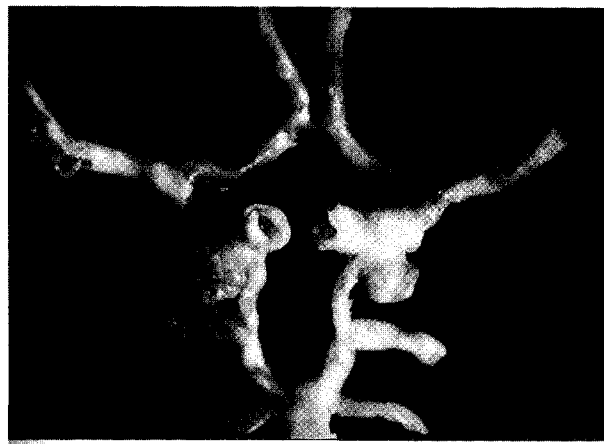


Рис. 8.43. Фотография выделенного из организма виллизиева круга. Видна мешкообразная двусторонняя аневризма в месте присоединения к кругу внутренней сонной артерии. Слева на фотографии видно крупное повреждение аневризмы, представляющее собой разрыв стенки. (Из [395])

Стенка здоровых артерий содержит два основных структурных белка — эластин и коллаген. Модуль Юнга коллагена значительно больше, чем у эластина (таблица 4.2.) и поэтому можно было бы ожидать, что именно он должен оказывать преобладающее влияние на эластические свойства артерий. Однако на самом деле растяжимость артерий в большой мере определяется свойствами эластина. Это связано с тем, что при низких значениях трансмурального давления сопротивление растяжению, в основном, оказывают эластиновые волокна. В диапазоне нормальных физиологических давлений эту функцию совместно выполняют волокна эластина и коллагена, и лишь при высоких давлениях сопротивление растяжению оказывает практически исключительно

коллаген. При формировании аневризм, когда артерия либо раздувается равномерно (веретенообразная аневризма), либо начинает выбухать вовне фрагмент её стенки (мешкообразная аневризма), эффективность эластина в поддержании структурной целостности артерии уменьшается, и основную нагрузку принимают на себя волокна коллагена. (Естественно, артерии при этом становятся менее растяжимыми, и прежнее растяжение приводит к возникновению большего напряжения в стенке.) Этот процесс ведет к увеличению нагрузки на артериальную стенку, что приводит к её разрушению (разрыву). Возможные сценарии, ведущие к возникновению разрывов мешкообразной аневризмы, представлены на рисунке 8.45. На рисунке 8.46 показано, как зависит от радиуса окружное натяжение сосуда, подчиняющегося закону Лапласа, нормальной артерии (с неповрежденной стенкой) и аневризмы. Видно, что в области аневризмы окружное натяжение очень быстро нарастает с ростом радиуса, что объясняет склонность стенки аневризмы к разрывам.

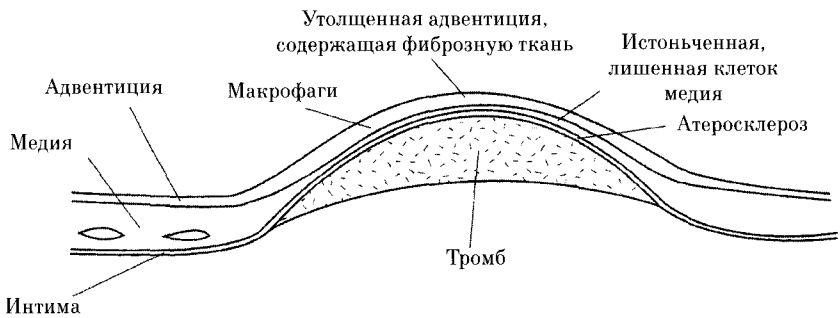


Рис. 8.44. Схематическое изображение аневризмы брюшной аорты. Видно истоньчение медии и внутрисосудистый тромб. (Из [395])

Можно выделить, по крайней мере, четыре причины, объясняющие, почему увеличение радиуса в области веретенообразной аневризмы способствует к разрушению (разрыву) сосудистой стенки. Все они связаны с соотношением $T/w = r(\Delta P)/w$, где w — толщина стенки, а r — её радиус в данном месте. Во-первых, чем больше радиус, тем большее натяжение стенки необходимо для того, чтобы противостоять даже неизменному (прежнему) трансмуральному давлению (поскольку $T = r(\Delta P)$). Во-вторых, увеличение радиуса сосуда часто сопровождается уменьшением толщины его стенки (если считать, что в области аневризмы объем стенки остается неизменным). Поэтому напряжение, развиваемое стенкой, T/w, возрастает даже в большей степени, чем величина натяжения. В-третьих, при уменьшении толщины стенки уменьшается предел прочности при растяжении (UTS, ultimate tensile strength), что способствует возникновению разрывов. И, наконец, в-четвертых, как следует из уравнения неразрывности (7.16), увеличение радиуса, а, значит, и увеличение в области аневризмы площади попереч-

ного сечения сосуда приводит к уменьшению в этом сечении линейной скорости кровотока u. Это, в свою очередь, обусловливает, согласно уравнению Бернулли (7.18), повышение давления P, что, опять-таки, вызывает увеличение натяжения стенки. Величины некоторых из этих эффектов оцениваются в задаче 8.32.

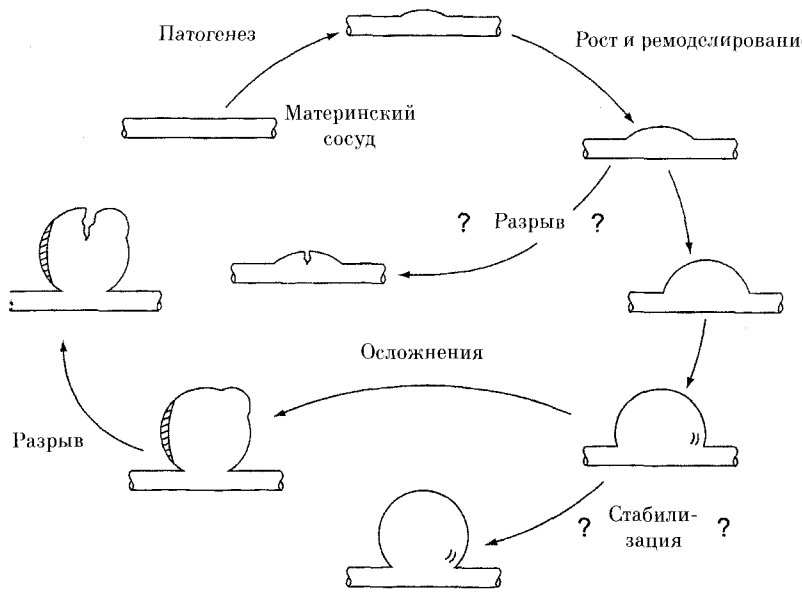


Рис. 8.45. Возможный путь естественной эволюции мешкообразной аневризмы. Локальное ослабление сосудистой стенки, ведущее к умеренному расширению сосуда, может быть вызвано первоначальным повреждением, имеющим разные причины. (Из [395])

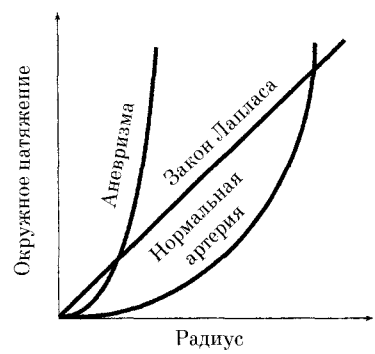


Рис. 8.46. Зависимость равновесного окружного натяжения сосудистой стенки от радиуса сосуда для сосуда, подчиняющегося закону Лапласа, для нормальной артерии и для артерии с аневризмой. (Из [391, 392])

8.3.1. Ветвление артерий и мешкообразные аневризмы

Двумя причинами, вызывающими образование мешкообразных аневризм, являются, во-первых, силы, действующие на сосудистую стенку и обусловленные изменением импульса крови (как мы это видели в «эффекте пожарного шланга» в искривленных артериях), и, во-вторых, напряжение сдвига. На рисунке 8.47 изображена материнская артерия, имеющая площадь поперечного сечения A_1, по которой течет кровь со средней скоростью u_1. Эта артерия делится на две дочерних ветви, каждая из которых отходит от материнской артерии под углом θ (соответственно, угол между дочерними ветвями составляет 2θ). (На рисунке половина этого угла обозначена как θ_2.) Каждая из дочерних ветвей имеет площадь поперечного сечения A_2, и скорость течения в них крови равна u_2. Угол 2θ обычно заключен в диапазоне от 30 до 120° (смотрите также задачи 8.28–8.31). Делитель потока (или вершина бифуркации, рис. 8.47) испытывает действие максимального напряжения, которое обусловлено тем, что здесь поток отклоняется от первоначального направления и делится на два потока. При таком течении возможно возникновение турбулентности с образованием вихрей (рис. 8.48). Запишем уравнение неразрывности (сохранения потока Q)

$$Q = u_1 A_1 = 2u_2 A_2. \tag{8.40}$$

Поскольку при ветвлении суммарная площадь поперечного сечения дочерних ветвей больше площади материнской ветви ($2A_2 > A_1$), имеем $u_2 < u_1$.

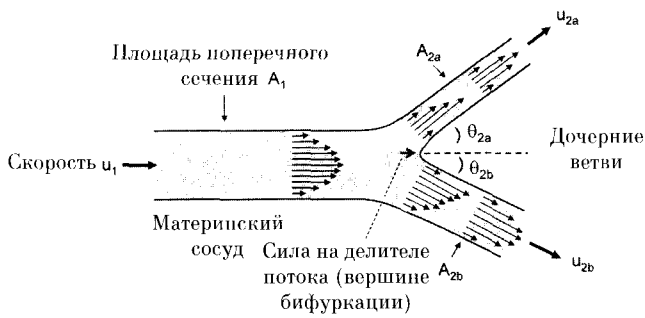


Рис. 8.47. Схема асимметричного ветвления сосуда с углами отхождения дочерних ветвей θ_{2a} и θ_{2b}. Для симметричной бифуркации, описанной в тексте, индексы «a» и «b» можно опустить и считать, что угол отхождения дочерней ветви равен половине угла между дочерними ветвями θ. (См. задачи 8.28–8.31)

Насколько велика сила, действующая на артериальную стенку в вершине бифуркации? Импульс (количество движения), который имеет единица объема крови, текущей в материнской ветви (ось которой мы выберем за направление x), равен ρu_1, где ρ — плотность крови. Импульс единицы объема крови в каждой

из дочерних ветвей равен ρu_2, и его проекция на ось x равна $\rho u_2 \cos\theta$. Изменение импульса определяет силу, действующую на стенку артерии. Эта сила действует на воображаемый экран, установленный поперек материнской артерии. Поскольку сила равна скорости изменения количества движения (импульса), то нетрудно посчитать, что в материнской артерии она будет задаваться выражением

$$F_{\text{матер}} = \rho u_1 Q. \tag{8.41}$$

Так как в каждой из дочерних ветвей расход крови равен $Q/2$, то сила, обусловленная течением жидкости в обеих дочерних ветвях, равна

$$F_{\text{дочерн}} = 2(\rho u_2 \cos\theta Q)/2 = \rho u_2 \cos\theta Q. \tag{8.42}$$

Разность этих сил, действующих на верхушку бифуркации со стороны материнской и дочерних ветвей, равна

$$F = F_{\text{дочерн}} - F_{\text{матер}} = \rho u_2 \cos\theta Q - \rho u_1 Q = \rho Q(u_2 \cos\theta - u_1). \tag{8.43}$$

Учитывая соотношение (8.40), формулу (8.43) можно переписать в виде

$$F = \rho Q u_1 \left(\frac{A_1}{2A_2}\cos\theta - 1\right) = \rho A_1 u_1^2 \left(\frac{A_1}{2A_2}\cos\theta - 1\right). \tag{8.44}$$

Эта сила достигает максимального (по абсолютной величине) отрицательного значения, равного $-\rho u_1 Q = -\rho A_1 u_2^2$ при угле $\theta = 90^\circ$, то есть когда дочерние ветви отходят от материнской артерии под прямым углом. (Такая ситуация встречается крайне редко; обычно угол θ значительно меньше 90°.) Поскольку давление равно силе, деленной на площадь, на которую эта сила действует, то считая, что сила F действует на стенку, площадь поперечного сечения которой A_1 (как это показано на рисунке 8.42) найдем действующее на стенку давление

$$P = \frac{\rho Q u_1}{A_1} = \frac{\rho A_1 u_1^2}{A_1} = \rho u_1^2. \tag{8.45}$$

Это давление может приводить к образованию аневризмы на делителе потока (на вершине бифуркации). Рассмотренный механизм, когда изменение импульса обусловливает возникновение дополнительного давления, действующего на стенку сосуда, сходен с тем, который мы рассматривали, обсуждая кровоток в изгибающейся артерии. Возникающая под действием такого давления мешкообразная аневризма прогрессивно увеличивается в размере до тех пор, пока стенка не разорвется.

Другим фактором, способствующим формированию мешкообразной аневризмы, является напряжение сдвига, действующее на делитель потока. Из рисунка 8.47 видно, что скорость течения крови на делителе потока очень быстро нарастает по мере удаления от стенки. Это значит, что вблизи делителя потока велика скорость сдвига, а, следовательно, и напряжение сдвига, которое здесь

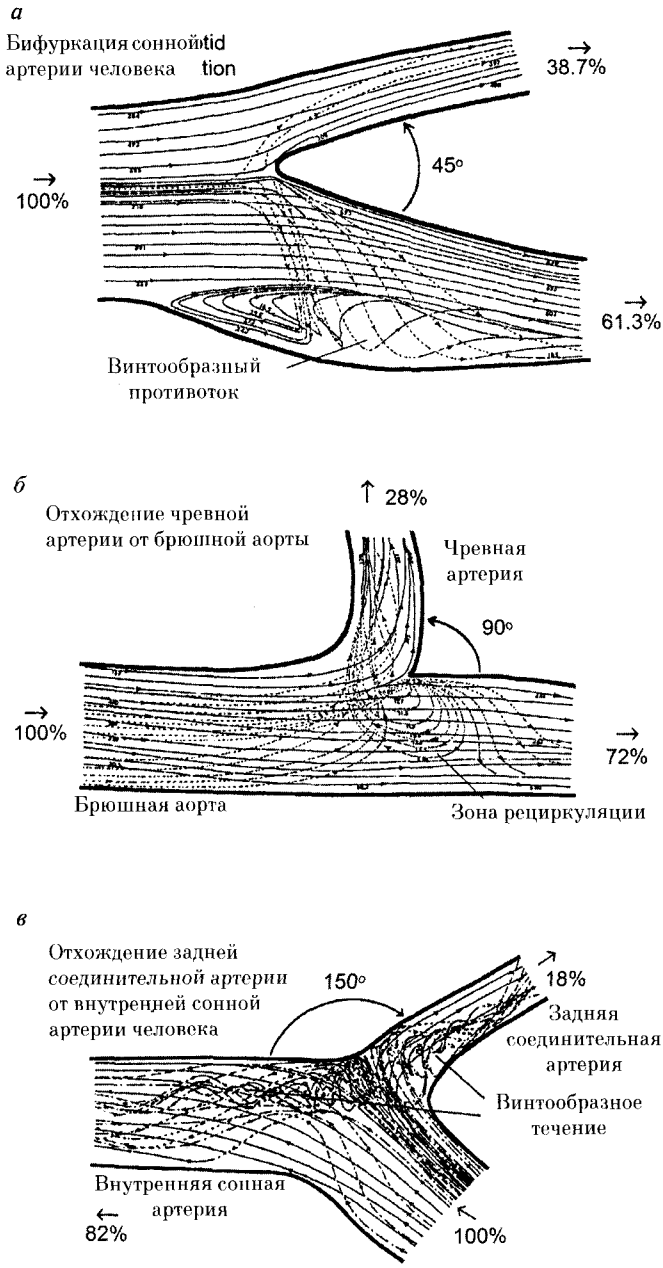


Рис. 8.48. Нарушения плавности линий тока в областях ветвлений с увеличивающимися углами бифуркации (от 45 до 150°) и формирование стационарного ламинарного потока по мере удаления от области ветвления. (Из [382], основано на (*а*) [409], (*б*) [397], (*в*) [398])

значительно выше, чем на внешней стенке бифуркации. (По мере удаления от вершины бифуркации напряжение сдвига на внутренней стенке уменьшается вследствие изменения профиля скорости, как это показано на рис. 7.11.) Это же видно и на рисунке 8.48, на котором показаны бифуркации с увеличивающимися углами между дочерними ветвями. Повышенное напряжение сдвига на делителе потока способствует возникновению здесь аневризмы. Заметим, что для описания процесса увеличения мешкообразной аневризмы может быть использован закон Лапласа для сферы.

8.3.2. Стенозы и ишемические инсульты

Инсульты могут также являться следствием появления *стенозов* (областей, где просвет сосуда сужен) или *окклюзий* (областей, где просвет сосуда полностью перекрыт) (рис. 8.49). Стенозы и окклюзии обычно являются следствиями далеко зашедшего атеросклеротического процесса. Они проявляются в виде нерегулярно расположенных кальцифицированных жировых отложений во внутренней оболочке стенки сосуда, которые суживают или полностью перекрывают его просвет. Степень стеноза определяют по величине процента перекрытия просвета. Так, если нормальный сосуд имеет диаметр d, а минимальный диаметр суженного сосуда в области стеноза равен d_c, то процент перекрытия определяется как $((d - d_c)/d)x\ 100\%$. Сужение от 1 до 39% определяют как незначимый стеноз, от 40 до 59% — как умеренный стеноз, от 60 до 79% — как выраженный (значительный) стеноз, от 80 до 99% — как критический стеноз и, наконец, 100% перекрытие просвета сосуда называют окклюзией. Из закона Пуазейля (7.24) очевидно, что чем в большей степени перекрыт просвет сосуда, тем больше на этом участке падение давления (при неизменном кровотоке) или тем сильнее уменьшен кровоток (при неизменном падении давления). Когда формируется критический стеноз, кровоток в сосуде уменьшается чрезвычайно сильно, и если организм пытается поддержать в таком сосуде нормальный кровоток, то приходится поднимать давление на входе в сосуд (как это, например, происходит при стенозе почечной артерии).

Поскольку стенозы обычно кальцифицированы, то стенка в области стеноза становится жесткой. Это обусловливает резкие изменения характера потока при переходе крови из эластичного, растяжимого участка артерии (до стеноза) в узкий канал с жесткими стенками (собственно, стеноз) и при последующем возвращении в растяжимый сосуд за стенозом. Как мы уже говорили, значимый стеноз приводит к уменьшению кровотока в артерии, что может способствовать образованию сгустков крови. Эти сгустки не очень прочно прикреплены к сосудистой стенке в месте их образования и потому могут отрываться, превращаясь в эмболы, которые, перемещаясь с током крови, могут закупорить сосуд, например, в мозге, что приведет к инсульту. Течение крови в самой области стеноза может

также привести к негативным последствиям. Из принципа Бернулли ясно, что линейная скорость кровотока в области стеноза больше, чем до участка сужения и после него. Течение крови за стенозом не является ламинарным: в этой области возникают вторичные течения и вихри, что сопровождается локальным увеличением напряжения сдвига, которое может приводить к постстенотической дилатации (расширению сосуда) и, следовательно, к развитию веретенообразной аневризмы. При турбулизации потока возможен также отрыв фрагментов атероматозной бляшки, создающей сужение сосуда. Эти фрагменты также превращаются в эмболы, могущие закупоривать сосуды в других частях организма, в том числе и в головном мозге.

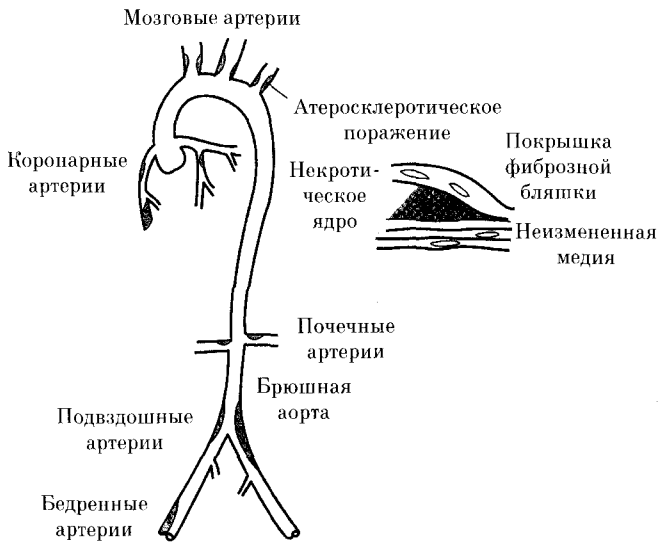


Рис. 8.49. Закупорка (частичная или полная) артерий атероматозными бляшками. Показано схематическое изображение атероматозной бляшки и места в сосудистой системе, для которых в наибольшей степени характерны атеросклеротические поражения сосудов с образованием стенозов. (Из [395])

8.3.3. Уравнение движения артерий и аневризм при пульсирующем потоке (тема для углубленного изучения)

Как следует из закона Лапласа, при стационарном потоке натяжение стенки уравновешивает разность давлений, действующих на стенку изнутри и извне (трансмуральное давление). Поскольку давление внутри артерии пульсирующее, это равновесие необходимо оценивать, учитывая постоянно происходящие изменения трансмурального давления. Попробуем, с учетом этого обстоятельства, построить модель мешкообразной аневризмы, представ-

ляющей собой сферу радиуса R и имеющую толщину стенки w. (Аналогичную модель можно построить и для веретенообразной аневризмы, рассматривая её как цилиндр радиуса R.)

Если изменения радиуса аневризмы, обусловленные изменениями давления внутри сосуда, равны r, то длина окружности аневризмы меняется от $2\pi R$ до $2\pi(R+r)$. Окружная деформация ε при этом равна $(2\pi(R+r) - 2\pi R)/2\pi R = r/R$, а окружное напряжение σ связано с окружной деформацией соотношением

$$\sigma = Y\varepsilon = Y(r(t)/R). \tag{8.46}$$

В реакции стенки артерии на величину внутрисосудистого давления содержатся две составляющие. Первая уравновешивает среднее давление P_{av}, которое является усредненным по времени давлением в сосуде, а вторая, меняющаяся во времени составляющая, уравновешивает пульсовое давление $P_{\text{pulse}}(t) = P_p \cos\omega_p t$, где P_p — средневзвешенная по времени разность систолического и диастолического давлений и ω_p — круговая частота изменений давления в артерии. Таким образом, $P(t) = P_{av} + P_p \cos\omega_p t$.

Реакция стенки аневризмы (представляющей собой, как мы договорились, сферу радиуса R) на действующее на неё давление есть сила ma, развиваемая единицей поверхности сферы, где m — масса этой единичной поверхности. Эта масса равна ρw (ρ — плотность материала стенки, w — толщина стенки), а ускорение a есть радиальное ускорение d^2r/dt^2. Следовательно, $ma = \rho w d^2r/dt^2$. Гидростатическое давление пытается увеличить радиус аневризмы (или артерии), в то время как напряжение, развиваемое стенкой, противостоит изменению радиуса. Эти соображения позволяют записать уравнение

$$\rho w \frac{d^2 r_p(t)}{dt^2} = P_{av} = P_p \cos\omega_p t - Y\frac{r(t)}{R}. \tag{8.47}$$

В левой части этой формулы мы записали d^2r_p/dt^2, поскольку $d^2r_{av}/dt^2 = 0$.

Величина $r(t)$ также содержит две составляющие, одна их которых является реакцией на среднее давление P_{av}, а другая — на меняющееся во времени давление $P_p \cos\omega_p t$. Таким образом, подставив в уравнение (8.47) выражение $r(t) = r_{av} + r_p(t)$, получим

$$\rho w \frac{d^2 r_p(t)}{dt^2} = P_{av} = P_p \cos\omega_p t - Y\frac{r_{av} + r_p(t)}{R}. \tag{8.48}$$

Это уравнение можно разделить на два, одно из которых содержит только зависящие от времени члены, а второе — только усредненные по времени (стационарные) члены:

$$\rho w \frac{d^2 r_p(t)}{dt^2} = P_{av} = P_p \cos\omega_p t - Y\frac{r_p(t)}{R} \tag{8.49}$$

и

$$0 = P_{av} - Y\frac{r_{av}}{R}. \tag{8.50}$$

Уравнение (8.50) аналогично закону Лапласа для сферических конструкций ($P = 2T/R$), а уравнение (8.49) можно переписать в виде

$$\frac{d^2 r_p(t)}{dt^2} + w_0^2 r_p(t) = \frac{P_p}{\rho w} cos\,\omega_p t, \tag{8.51}$$

где $\omega_0^2 = Y/R\rho w$. Это уравнение выглядит так же, как уравнение движения простого гармонического осциллятора, где в правой части стоит вынуждающая сила, обусловленная колебаниями давления с частотой ω_p. Стационарное решение этого уравнения имеет вид

$$r_p(t)\frac{P_p/\rho w}{w_0^2 - w_p^2} cos\left(\omega_p t\right), \tag{8.52}$$

в чем можно убедиться непосредственной подстановкой (см. приложение С). При достаточно большом значении r_p может происходить разрыв аневризмы. Вообще говоря, величина r_p может увеличиваться за счет изменения величин Y, R, ρ или w (все величины, входящие в формулу $\omega_0^2 = Y/R\rho w$). Если вынуждающая сила равна нулю ($P_p = 0$), то решением уравнения (8.51) будет обычное гармоническое колебание $r_p(t) = A cos(\omega_0 t + \phi)$.

Если величина ω_0 окажется близкой к ω_p, то, как следует из (8.52), изменение радиуса станет очень большим вследствие явления резонанса. Такое явление встречается в колебательных системах, но, заметим, что подобная ситуация не характерна для аневризм. Этому отчасти препятствуют вязкие свойства сосудистой стенки, которые приводят к затуханию колебаний и которые мы до настоящего времени не учитывали. Для того чтобы учесть демпфирующие свойства стенки, в уравнение (8.51) нужно добавить член $-\gamma dr_p/dt$, что приведет к новому уравнению движения

$$\frac{d^2 r_p(t)}{dt^2} + \gamma\frac{dr_p(t)}{dt} + w_0^2 r_p(t) = \frac{P_p}{\rho w} cos\,\omega_p t \tag{8.53}$$

стационарное решение которого имеет вид

$$r_p(t) = \frac{\left(w_0^2 - w_p^2\right)P_p/\rho w}{\left(w_0^2 - w_p^2\right)^2 + \left(\gamma w_p\right)^2} cos\,\omega_p t \tag{8.54}$$

(смотрите Приложение С). Как видно из этого решения, изменения радиуса всегда ограничены, и они тем меньше, чем более выражены вязкие свойства сосудистой стенки.

Вдали от резонанса, при условии $\omega_0 \gg \omega_p$ приближенное решение уравнений (8.52) и (8.54) имеет вид

$$r_p(t) \approx \frac{P_p}{\rho w w_0^2} cos(\omega_p t). \tag{8.55}$$

В отсутствие вынуждающей силы ($P_p = 0$) решение уравнения будет таким же, как для гармонического осциллятора с затуханием $r_p(t) = A exp(-\gamma t/2) cos((\omega_0 t + \phi)$ (при $\omega_0 \gg \gamma$). Постоянная времени затухания такого осциллятора $\sim 1/\gamma$, что соответствует $\omega_0/2\pi\gamma$ циклов. Эту величину часто называют добротностью контура Q. Подробно это обсуждается в главе 10, в разделе, в котором речь идет об акустическом резонансе, и в Приложениях C и D.

8.4. МОДЕЛИРОВАНИЕ СОСУДИСТОЙ СИСТЕМЫ И СЕРДЦА

Кровеносная система представляет собой весьма сложную ветвящуюся сеть сосудов. Она обеспечивает транспорт крови из крупных артерий во все более мелкие артериальные сосуды, далее, в капилляры, и затем из мелких венозных сосудов в вены. Моделируя сосудистую систему, сосуды, имеющие сходные геометрические характеристики (длины и диаметры), объединяют в группы (порядки или поколения ветвления), что позволяет создать более или менее простые модели. Мы уже видели, что крупные сосуды можно с хорошей точностью представить в виде идеальных емкостных сосудов, а мелкие сосуды разумно представлять в моделях в виде чисто резистивных сосудов. Используя такие соображения, мы попробуем создать разумную модель системы кровообращения, позволяющую работать как с постоянным кровотоком, так и с кровотоком, меняющимся во времени (пульсирующим кровотоком). Эта модель может быть использована для того, чтобы лучше понять принципы регуляции кровообращения. Однако, для того, чтобы построить полную модель сердечно-сосудистой системы, необходимо создать не только модель кровеносной системы, но и модель сердца. Мы начнем наше моделирование с того, что создадим статическую и динамическую модели левого и правого сердца.

8.4.1. Модель сердца

Рассмотрим левый желудочек, который представляет собой самый мощный из «сердечных насосов»; моделирование правого желудочка можно осуществить, используя аналогичные процедуры. Во время систолы, когда митральный клапан закрыт, а аортальный клапан открыт, давление, развиваемое левым желудочком практически равно давлению в крупных артериях большого круга P_{sa} (sa, systemic arteries), поскольку падение давления на клапане пренебрежимо мало. Во время диастолы, напротив, закрыт аор-

тальный клапан, но открыт митральный. Кровь притекает в левый желудочек из левого предсердия под очень низким давлением, практически равном давлению в легочных венах (pv, pulmonary veins) P_{pv} = 5 мм рт. ст., по которым кровь поступает в левое предсердие.

Статическая модель желудочков

Будем моделировать левый (или правый, что не меняет сути дела) желудочек в виде толстостенной полусферы, внутренний радиус которой r_i, наружный радиус r_o, и толщина стенки, естественно, $r_o - r_i$. Предположим, что отверстие этой полусферы открыто вверх, так, как это изображено на рисунке 8.50. Давление внутри желудочка (относительно атмосферного) P_i толкает желудочек вниз и достигает в ходе систолы своего максимального значения = 120 мм рт. ст. Давление, действующее на желудочек извне (на нижнюю поверхность) со стороны перикарда P_o толкает желудочек вверх. Это давление примерно равно плевральному давлению, которое может быть отрицательным, то есть ниже атмосферного. Окружное напряжение в стенке желудочка σ действует вдоль вертикальной оси и направлено вверх. Все эти рассуждения очень похожи на те, которые мы делали, выводя закон Лапласа для сферы (7.9), с тем лишь отличием, что здесь мы не можем считать сферу тонкостенной.

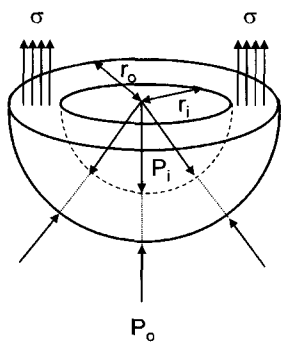


Рис. 8.50. Модель левого желудочка (Основано на [405])

Условие равенства нулю результирующей силы, действующей в вертикальном направлении, приводит нас к соотношению

$$\left(\pi r_i^2\right) P_i = \left(\pi r_o^2\right) P_o + \left(\pi\left(r_o^2 - r_i^2\right)\right)\sigma, \tag{8.56}$$

откуда модно получить выражение для окружного напряжения в стенке

$$\sigma = \frac{P_i r_i^2 - P_o r_o^2}{r_o^2 - r_i^2}. \tag{8.57}$$

Обратите внимание на то, что сомножители в первых двух членах в формуле (8.56) представляют собой не площадь поверхности полусферы $2\pi r^2$, а лишь половину этой площади πr^2. Это связано с тем, что лишь часть силы, обязанной своим происхождением давлению, действует в вертикальном направлении. (Мы уже сталкивались с такой ситуацией, выводя закон Лапласа для сферы, и в задаче 7.12.) Принимая во внимание, что $P_i \gg P_o$, получим приближенное выражение для окружного напряжения в стенке

$$\sigma \simeq \frac{P_i}{(r_o/r_i)^2 - 1}. \tag{8.58}$$

Поскольку материал стенки желудочка является несжимаемым, ясно, что объем стенки $V_{\text{стенки}}$ не меняется при изменении давления. Найдем объем стенки (wall), как разность объемов, заключенных во внешней и внутренней оболочках полусферы: $V_{\text{wall}} = (2\pi/3)\ (r_o^3 - r_i^3)$. Из этого соотношения легко получить $(r_o/r_i)^2 = (1 + V_{\text{wall}}/\ V_i)^{2/3}$, где V_i — внутренний объем левого желудочка, равный $V_i = (2\pi/3)r_i^3$. Подставляя найденное отношение наружного и внутреннего радиусов полусферы в формулу (8.58), получим

$$\sigma \simeq \frac{P_i}{(1 + V_{\text{wall}}/V_i)^{2/3} - 1}. \tag{8.59}$$

Принимая во внимание тот факт, что внутренний объем желудочка значительно больше объема его стенки, и используя разложение $(1 + x)^n = 1 + nx$ для малых значений x ($|x| \ll 1$), получим окончательное выражение для окружного напряжения

$$\sigma \simeq \frac{3V_i}{2V_{\text{wall}}} P_i. \tag{8.60}$$

Эта формула показывает, что увеличение внутрижелудочкового давления, равно как и увеличение объема желудочка, приводит к увеличению напряжения, развиваемому стенкой этой камеры сердца.

Динамическая модель желудочка

Теперь построим модель желудочка как растяжимого сосуда, емкость которого меняется по закону (8.5)

$$V(t) = V_d + C(t)P(t). \tag{8.61}$$

На рисунке 8.51 показано, как меняется емкость желудочка в ходе сердечного цикла. Во время систолы емкость становится очень маленькой, что позволяет развить высокое внутрижелудочковое давление, поскольку при сокращении мышц объем камеры остается практически неизменным. Во время диастолы мышцы желудочка расслабляются, что обусловливает значительное увеличение его емкости.

Модель изменений объема и давления в желудочке в ходе сердечного цикла приведена на рисунке 8.52. В состоянии A атриовентрикулярный клапан (митральный клапан левого желудочка) закрывается. Это состояние соответствует концу диастолы (ED, end of diastole) и началу систолы. В этот момент объем желудочка максимален и равен

$$V_{\mathrm{ED}} = V_d + C_{\mathrm{diastola}} P_{dv}. \tag{8.62}$$

Во время систолы сначала происходит изоволемическое сокращение (при постоянном объеме). При этом давление в желудочке увеличивается, а его емкость уменьшается. В состоянии B открывается аортальный клапан и при постоянном давлении начинается изгнание крови из желудочка; объем желудочка при этом, естественно, уменьшается. В состоянии C закрывается аортальный клапан, что обозначает конец систолы (ES, end of systole), и начинается диастола. В этом состоянии объем желудочка минимален

$$V_{\mathrm{ES}} = V_d + C_{\mathrm{systola}} P_{sa}. \tag{8.63}$$

В ходе диастолы емкость увеличивается, так что при постоянном объеме давление уменьшается. В состоянии D открывается атриовентрикулярный клапан, начинается приток крови в желудочек из предсердия. При этом объем камеры увеличивается, но давление остается низким до конца диастолы (состояние A). И так далее.

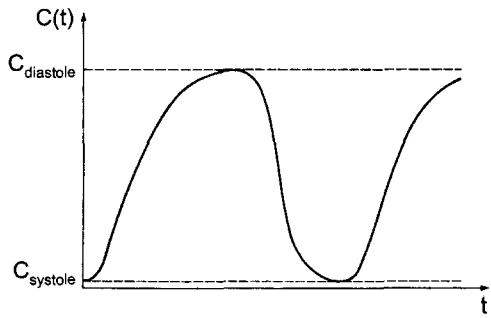


Рис. 8.51. Изменение емкости желудочка в ходе сердечного цикла. Емкость меняется от очень маленькой величины, когда мышцы напряжены во время систолы (C_{systole}), до большой величины, когда мышцы во время диастолы расслабляются (C_{diastole}). (Из [394])

Ударный объем равен разности между конечно-диастолическим и конечно-систолическим объемами

$$V_{\mathrm{stroke}} = V_{\mathrm{ED}} - V_{\mathrm{ES}} = C_{\mathrm{diastole}} P_{pv} - C_{\mathrm{systole}} P_{sa}. \tag{8.64}$$

Поскольку во время систолы емкость очень мала ($C_{systole} \sim 0$), можно записать

$$V_{уд} = C_{diastole} P_{pv}. \quad (8.65)$$

Обозначая частоту сердечных сокращений буквой F, запишем выражение для сердечного выброса (минутного объема кровообращения) Q

$$Q = FV_{уд} = FC_{diastole} P_{pv}. \quad (8.66).$$

Введем такое понятие, как насосный коэффициент $K = FC_{diastole}$. Тогда для левого желудочка (L) можно будет записать

$$Q_L = K_L P_{PL}. \quad (8.67)$$

Аналогично для правого (R) желудочка, кровь в который поступает из системных вен (sv), запишем

$$Q_R = K_R P_{SV}. \quad (8.68)$$

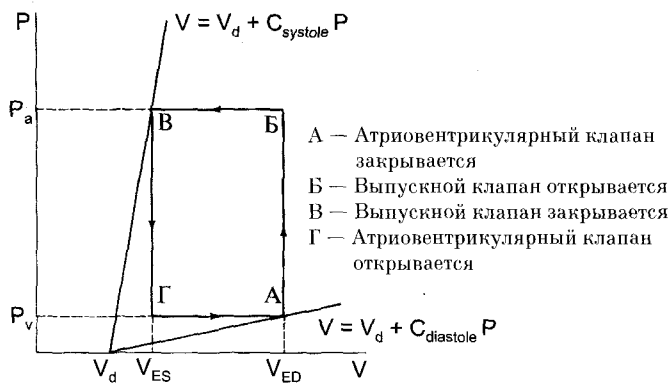


Рис. 8.52. Упрощенная модель цикла изменения давления и объема в каждом из желудочков. Цикл представлен прямоугольником ABCD. Наклонные линии, выходящие из точки, соответствующей мертвому объему (V_d), отображают соотношения между давлением в желудочке и его объемом в конце систолы и в конце диастолы. (Из [394])

8.4.2. Моделирование кровотока в сосудистой системе

Рассмотрим модель системы кровообращения, состоящую из восьми подсистем, изображенных на рисунке 8.53. Модель состоит из двух сердец — правого (R) и левого (L), крупных артерий большого (sa) и легочного (pa) кругов кровообращения, крупных вен большого (sv) и легочного (pv) кругов кровообращения, а также мелких сосудов (артериол, капилляров и венул) большого и малого кругов кровообращения. Кровь из левого желудочка течет по крупным

артериям, мелким сосудам и крупным венам большого круга кровообращения и попадает в правое сердце. Из правого желудочка кровь течет по крупным артериям, мелким сосудам и крупным венам малого круга кровообращения и вновь попадает в левый желудочек.

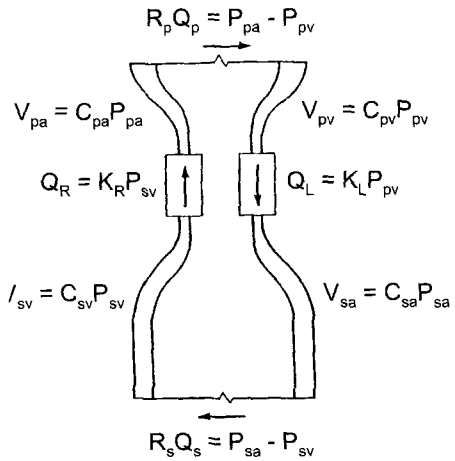


Рис. 8.53. Восьмиэлементная модель кровотока в большом и малом кругах кровообращения вместе с уравнениями, описывающими течение крови в элементах модели. (Из [394])

Кровоток, протекающий через желудочки, определяется насосным коэффициентом и давлением в венах, которые заполняют соответствующие предсердия

$$Q_L = K_L P_{pv} \text{ и } Q_R = K_R P_{sv}. \tag{8.69}$$

Объем крупных артерий определяется их емкостями и давлениями в них

$$V_{sa} = C_{sa} P_{sa} \text{ и } V_{pa} = C_{pa} P_{pa}. \tag{8.70}$$

Аналогично определяются объемы крупных вен

$$V_{sv} = C_{sv} P_{sv} \text{ и } V_{pv} = C_{pv} P_{pv}. \tag{8.71}$$

(В более подробных моделях при оценке объемов крупных сосудов учитывается также и их мертвый объем V_d.) Падение давления на мелких сосудах представляет собой разность давлений между крупными артериями и крупными венами. Естественно, что это падение давления равно произведению сопротивления мелких сосудов (R_s для большого и R_p для легочного кругов) и объемной скорости кровотока (Q_s и Q_p):

$$P_{sa} - P_{sv} = R_s Q_s \quad \text{и} \quad P_{pa} - P_{pv} = R_p Q_p. \tag{8.72}$$

Здесь просматривается некоторая симметрия. Легко видеть, что мы имеем три типа переменных: кровоток Q, объем V и давление P. Характеристики течения крови в каждой из подсистем модели зависят от двух из этих трех переменных: Q и P определяют течение в желудочках, V и P — в крупных сосудах и P и Q — в мелких сосудах.

Выше мы записали 8 уравнений (формулы (8.69)-(8.72)) для 12 неизвестных. Неизвестными величинами в нашей модели являются: четыре кровотока (Q_R, Q_L, Q_s, Q_p), четыре давления (P_{sa}, P_{sv}, P_{pa}, P_{pv}) и четыре объема (V_{sa}, V_{sv}, V_{pa}, V_{pv}). Ясно, что восьми уравнений для определения 12 неизвестных недостаточно; необходимо иметь еще четыре уравнения. Однако, если поток стационарный, то кровоток в каждом сегменте нашей модели один и тот же, то есть $Q_R = Q_L = Q_s = Q_p$. Это условие дает нам еще три независимых уравнения

$$Q_R = Q_L, \quad Q_R = Q_S \quad \text{и} \quad Q_R = Q_P, \tag{8.73}$$

где каждый из этих кровотоков равен Q. Четвертое уравнение определяется постоянством общего объема системы:

$$V_0 = V_{sa} + V_{sv} + V_{pa} + V_{pv}. \tag{8.74}$$

Теперь мы можем решить получившуюся систему уравнений. Из уравнений, описывающих насосную функцию желудочков (8.67) и (8.68), мы можем определить венозные давления

$$P_{sv} = \frac{Q}{K_R} \quad \text{и} \quad P_{pv} = \frac{Q}{K_L}. \tag{8.75}$$

Подставляя эти венозные давления в уравнения для сопротивлений (8.72), получим

$$P_{sa} = \frac{Q}{K_R} + R_s Q \quad \text{и} \quad P_{pa} = \frac{Q}{K_L} + R_p Q. \tag{8.76}$$

Подстановка этих венозных и артериальных давлений в уравнения для емкостей (8.70) и (8.71) даст нам следующие выражения:

$$V_{sa} = QC_{sa}\left(\frac{1}{K_R} + R_s\right) \quad \text{и} \quad V_{va} = QC_{pa}\left(\frac{1}{K_L} + R_p\right), \tag{8.77}$$

$$V_{sv} = QC_{sa}\left(\frac{1}{K_R}\right) \quad \text{и} \quad V_{pv} = QC_{pv}\left(\frac{1}{K_L}\right). \tag{8.78}$$

Эти уравнения могут быть записаны в виде

$$V_i = T_i Q, \text{ где } i \text{ может принимать значения } i = \text{sv, pv, sa, pa}, \tag{8.79}$$

при этом

$$T_{sa} = C_{sa}\left(\frac{1}{K_R} + R_s\right) \quad \text{и} \quad T_{pa} = C_{pa}\left(\frac{1}{K_L} + R_p\right), \tag{8.80}$$

$$T_{sv} = C_{sv}\left(\frac{1}{K_R}\right) \quad \text{и} \quad T_{pv} = C_{pv}\left(\frac{1}{K_L}\right). \tag{8.81}$$

Подставляя эти выражения в формулу (8.74) для общего объема крови, получим

$$V_0 = V_{sa} + V_{sv} + V_{pa} + V_{pv} \tag{8.82}$$

$$= Q\left(T_{sa} + T_{sv} + T_{pa} + T_{pv}\right) \tag{8.83}$$

или

$$Q = \frac{V_0}{T_{sa} + T_{sv} + T_{pa} + T_{pv}}. \tag{8.84}$$

Все значения объемов можно получить из формулы (8.79) с учетом выражения для кровотока Q, полученного в формуле (8.84)

$$V_i = \frac{T_i V_0}{T_{sa} + T_{sv} + T_{pa} + T_{pv}}, \tag{8.85}$$

а все значения давлений получаются из соотношения $P_i = V_i / C_i$

$$P_i = \frac{1}{C_i}\frac{T_i V_o}{T_{sa} + T_{sv} + T_{pa} + T_{pv}}. \tag{8.86}$$

Зная значения кровотока и общего объема, мы можем определить все значения параметров модели — см. таблицу 8.7.

Таблица 8.7. Параметры модели сосудистой системы, характерные для состояния покоя (Использованы данные из [394]).

	Системное кровообращение (большой круг)	**Легочное кровообращение (малый круг)**
Сопротивление, мм рт. ст./(л/мин)	$R_s = 17.5$	$R_p = 1.79$
Емкость, л/мм рт. ст.		
Артериальная	$C_{sa} = 0.01$	$C_{pa} = 0.00667$
Венозная	$C_{sv} = 1.75$	$C_{pv} = 0.08$
Сердца	$K_L = 1.12$	$K_R = 2.8$
Общий объем $V_o = 5{,}0$ л		

8.4.3. Артериальный пульс

Эта простая модель позволяет не только определять средний кровоток, но и анализировать значительно более сложные явления, имеющие место в сосудистой системе. Мы можем использовать её для описания артериального пульса, то есть периодического повышения системного артериального давления, обусловленного систолическим выбросом крови из сердца (рис. 8.54). Пульсовое давление (P_{pulse}) равно разности между систолическим (P_{systole}) и диастолическим (P_{diastole}) давлением

$$P_{\text{pulse}} = P_{\text{sysyole}} - P_{\text{dyastole}}. \tag{8.87}$$

В норме пульсовое давление составляет примерно 40 мм рт. ст. (= 120 мм рт. ст. – – 80 мм рт. ст.).

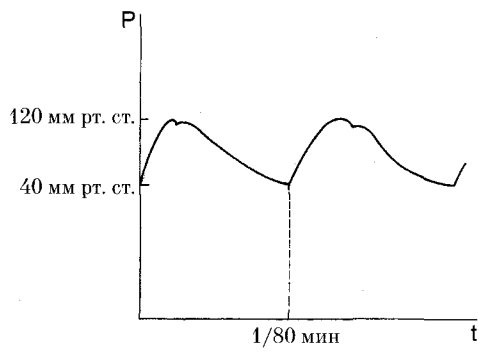


Рис. 8.54. Пульсовые изменения артериального давления в большом круге кровообращения. Смотрите также кривую давления в аорте, приведенную на рисунке 8.5. (Из [394])

Попробуем описать пульсовые явления в сосудистой системе. Для этого рассмотрим артериальную систему большого круга кровообращения, объем которой равен V_{sa}, а давление в крупных артериальных сосудах P_{sa}. Поскольку крупные артериальные сосуды можно рассматривать как чисто емкостные, нетрудно понять, что изменение их объема равно разности притекающего в них и оттекающего из них кровотока (рис. 8.55). Притекающий в крупные артерии кровоток равен кровотоку, нагнетаемому левым сердцем Q_{L}, а оттекающий кровоток равен кровотоку в мелких сосудах Q_{S}. Соответственно, можно записать уравнение для изменения объема крупных артерий

$$\frac{dV_{\text{sa}}(t)}{dt} = Q_{\text{L}}(t) - Q_{\text{S}}(t). \tag{8.88}$$

Мы знаем, что объем растяжимых сосудов описывается соотношением

$$V_{sa}(t) = V_{sa,\,d} + C_{sa}P_{sa}(t), \tag{8.89}$$

в которое мы добавили «мертвый» объем (то есть объем при нулевом давлении) $V_{sa,\,d}$. Дифференцируя это уравнение по времени и используя также уравнение (8.88), получим

$$\frac{dV_{sa}(t)}{dt} = C_{sa}\frac{dP_{sa}(t)}{dt} = Q_L(t) - Q_S(t). \tag{8.90}$$

Воспользуемся также уравнением (8.72), и, учитывая, что давление в венозных сосудах много меньше давления в артериальных сосудах ($P_{sv} << P_{sa}$), получим

$$R_S Q_S = P_{sa} - P_{sv} \sim P_{sa}. \tag{8.91}$$

В результате мы придем к уравнению

$$C_{sa}\frac{dP_{sa}(t)}{dt} = Q_L(t) - \frac{P_{sa}}{R_s}, \tag{8.92}$$

которое определяет зависимость системного артериального давления от времени, то есть, собственно, артериальный пульс. (Естественно, решить это уравнение можно, только зная величину притока крови от сердца Q_L).

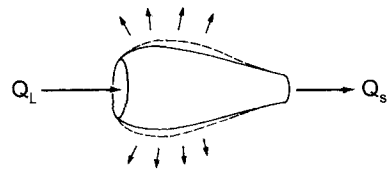


Рис.8.55. При пульсирующем кровотоке, изменение объема артерий равно разности притекающего в артерии и вытекающего из них объемного кровотока. Это утверждение является следствием закона сохранения массы. (Из [394])

Введем ещё одно упрощение. Предположим, что систола очень короткая и занимает пренебрежимо малую часть сердечного цикла, длительность которого $T = 1/F$. В течение этого короткого промежутка времени (при $t \sim 0$) из левого желудочка выбрасывается очень большой кровоток Q_L, а в течение всего остального времени сердечного цикла $Q_L = 0$. Такую упрощенную модель довольно легко проанализировать, и хотя точность самой модели не очень высока, с её помощью можно получить значимые выводы.

Рассмотрим тот период сердечного цикла, когда $Q_L = 0$. При этом уравнение (8.92) приобретает вид

$$C_{sa}\frac{dP_{sa}(t)}{dt} = -\frac{P_{sa}}{R_s} \tag{8.93}$$

или

$$\frac{dP_{sa}(t)}{dt} = -\frac{P_{sa}}{R_s C_{sa}} = -\frac{P_{sa}}{\tau}, \tag{8.94}$$

где $\tau = R_s C_{sa}$ — постоянная времени. Интегрируя уравнение (8.94), мы придем к формуле, описывающей зависимость артериального давления от времени

$$P_{sa}(t) = P_{sa}(0)\,exp(-t/\tau). \tag{8.95}$$

Это решение отображено на рисунке 8.56 (см. также приложение С). Итак, в этой модели в начальный момент сердечного цикла артериальное давление равно систолическому $P_{sa}(0) = P_{systole}$, а в конце цикла — диастолическому $P_{sa}(T) = P_{diastole} = P_{systole}\,exp(-T/\tau)$. Пульсовое давление, естественно, равно разности ($P_{systole} - P_{diastole}$).

Оба эти давления могут быть выражены через ударный объем, для чего нужно использовать формулы (8.62) – (8.64) и (8.70):

$$V_{sa}(0) = V_{sa,\,d} + C_{sa}P_{sa}(0), \tag{8.96}$$

$$V_{sa}(T) = V_{sa,\,d} + C_{sa}P_{sa}(T). \tag{8.97}$$

Разность левых частей этих двух уравнений равна ударному объему $V_{уд}$

$$V_{уд} = V_{sa}(0) - V_{sa}(T) = C_{sa}\left(P_{sa}(0) - P_{sa}(T)\right) = C_{sa}P_{sa}(0)\left[1 - exp(-T/\tau)\right]. \tag{8.98}$$

Таким образом, систолическое и диастолическое давления равны:

$$P_{systole} = P_{sa}(0) = \frac{V_{уд}}{C_{sa}\left[1 - exp(-T/\tau)\right]}, \tag{8.99}$$

$$P_{diastole} = P_{sa}(T) = \frac{V_{уд}\,exp(-T/\tau)}{C_{sa}\left[1 - exp(-T/\tau)\right]}. \tag{8.100}$$

Воспользовавшись формулой (8.87), найдем пульсовое давление

$$P_{pulse} = P_{systole} - P_{diastole} = \frac{V_{уд}}{C_{sa}}. \tag{8.101}$$

Полученные в конце этого раздела формулы (8.98)–(8.101) показывают, что величины систолического и диастолического давлений, ударного объема, частоты сердечных сокращений ($1/T$), емкости артерий и сопротивления метких сосудов взаимосвязаны.

Рассмотрим численный пример. Пусть ударный объем равен 70 мл, а пульсовое давление — 40 мм рт. ст. Согласно формуле (8.98) $C_{sa} = V_{уд}/P_{pulse} = 0{,}00175$ л/мм рт. ст. Возьмем величину $R_s = 17{,}5$ мм рт. ст./(л/мин) из таблицы 8.7. Тогда мы получим,

что постоянная времени $R_s C_{sa}$ = 0,0306 мин. При частоте сердечных сокращений F = 80 уд/мин, T = 1/80 мин = 0,0125 мин. Из формул (8.99) и (8.100) можно определить последний, оставшийся неопределенным, параметр — либо систолическое, либо диастолическое давление (эти два давления жестко связаны между собой через величину пульсового давления, которой мы задались ранее). Расчет показывает, что $P_{systole}$ = 120 мм рт. ст. $P_{diastole} = P_{systole} exp(-T/\tau)$ = 80 мм рт. ст. Мы получили разумный, непротиворечивый результат.

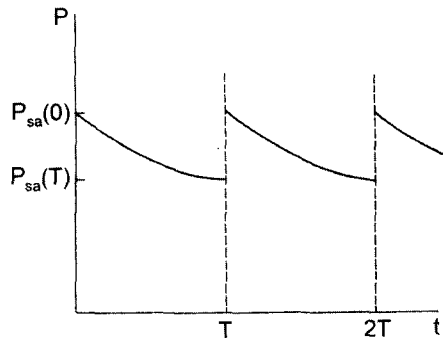


Рис. 8.56. Полученная с помощью упрощенной модели кривая пульсового изменения артериального давления. (Из [394])

Более «полноценная» модель артериального пульса описана в задаче 8.49. В этой модели, в отличие от модели, рассмотренной нами выше, предполагается, что кровоток из левого желудочка поступает в системные артерии в течение некоторого отличного от нуля периода времени. Предсказания, которые можно сделать, основываясь на этой модели, согласуются с рисунком 8.54 лучше, чем то, что мы получили на рис. 8.56. Однако даже эта улучшенная модель не позволяет объяснить происхождение инцизуры или дикротического зубца — небольшого увеличения давления, возникающего сразу после окончания систолы и отображенного на рисунках 8.5 и 8.54. Появление дикротического зубца связано с закрытием аортального клапана и возникновением короткого обратного тока крови в аорте. Для объяснения этого явления нужно использовать модели, позволяющие анализировать волновые процессы в сосудистой системе.

8.4.4. Модель упругого резервуара

Первой упрощенной моделью сосудистой системы, позволяющей исследовать пульсовые явления в артериях, была модель упругого резервуара (или модель компрессионной камеры, Windkessel Model), разработанная немецким физиологом Отто Франком. В этой модели кровь притекает от левого желудоч-

ка с объемной скоростью $Q_{in}(t)$ в упругий резервуар, обладающий емкостью C (характеризующей емкость крупных артерий) и имеющий объем $V(t)$, и вытекает из этого резервуара с объемной скоростью $Q_{out}(t)$. Вытекающая из резервуара кровь попадает в мелкие резистивные сосуды, обладающие сопротивлением R_p (сопротивление артериол и капилляров). В модели предполагается, что все изменения давления в артериях происходят одновременно. В силу закона сохранения объема несжимаемой жидкости, можно записать очевидное уравнение

$$Q_{in}(t) = \frac{dv(t)}{dt} + Q_{out}(t). \tag{8.102}$$

Воспользовавшись тем, что

$$C = dV/dP(t) \text{ (8.61) и } Q_{out}(t) = P(t)/R_p, \tag{8.72}$$

мы можем переписать формулу (8.102) в виде

$$Q_{in}(t) = C\frac{dP(t)}{dt} + \frac{P(t)}{R_p}. \tag{8.103}$$

Формальное решение этого уравнения имеет вид:

$$P(t)exp\left(-(t/\tau)\right)\left(P(0) + \frac{1}{C}\int_0^t exp(t'/\tau)Q_{in}(t')dt'\right), \tag{8.104}$$

где $\tau = R_pC$. В том, что записанное выражение является решением уравнения (8.103) можно убедиться либо непосредственной подстановкой, либо с помощью метода, описанного в Приложении С. Далее, полезно выяснить, как меняется во времени артериальное давление после прекращения выброса крови из желудочка. Пусть в момент времени $t = 0$ поступление крови в камеру прекращается ($Q_{in} = 0$, $P = P(0)$) и кровь не поступает в камеру до начала следующего сердечного цикла, которое происходит при $t = T$. В этот промежуток времени

$$\frac{dP(t)}{dt} + \frac{P(t)}{R_pC} = 0 \text{ при } 0 < t < T. \tag{8.105}$$

Решение этого уравнения имеет вид

$$P(t) = P(0)exp\left(-(t/\tau)\right) \text{ при } 0 < t < T. \tag{8.106}$$

Легко видеть, что это решение аналогично формуле (8.95) (см. Приложение С).

Двухэлементная модель упругого резервуара (состоящая из растяжимой камеры и сопротивления резистивных сосудов на выходе из нее) формально эквивалентна электрической цепи, в которой параллельно соединены конденсатор емкости C и резистор, имеющий сопротивление R. (Этот электрический аналог модели упругого резервуара изображен на рисунке 8.57, *а*. Смотрите также таблицу D.1 Приложения D.) Напряжение V на входе в эту электрическую цепочку

соответствует давлению P, а электрический ток I соответствует объемному расходу жидкости Q. Согласно закону Ома, напряжение на резисторе и ток, текущий в нем, связаны соотношением $V = IR$. Напряжение V на конденсаторе связано с накопленным на конденсаторе зарядом q соотношением $V = q/C$. Согласно второму закону Кирхгофа, сумма напряжений на конденсаторе и на резисторе должна равняться нулю, то есть $IR + q/C = 0$. Поскольку $I = dq/dt$, мы имеем уравнение $R(dq/dt) + q/C = 0$, или, учитывая, что $V = q/C$, можем записать эквивалентное уравнение

$$dV/dt + V/RC = 0. \tag{8.107}$$

Нетрудно убедиться, что последнее уравнение аналогично уравнению (8.105). То, что мы сейчас сделали, называется создание электрического аналога механического устройства (электромеханическая аналогия).

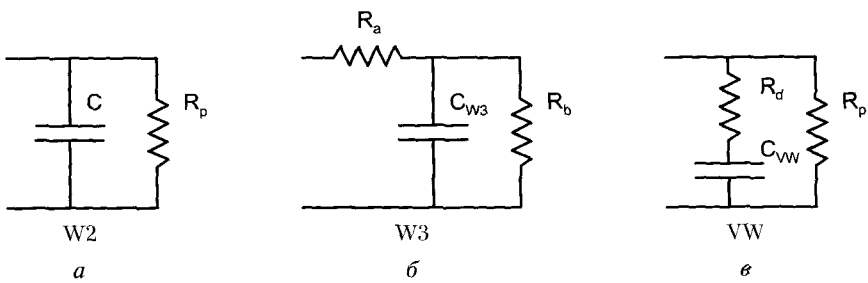


Рис. 8.57. Электрический аналог классической модели упругого резервуара (*а*), трехэлементная (*или улучшенная*) модель упругого резервуара W3 (*б*) и вязко-упругая модель упругого резервуара VW (*в*). Электрическое сопротивление моделирует сопротивление, оказываемое сосудами току крови, а электрическая емкость моделирует емкость растяжимых кровеносных сосудов. (см. Приложение D)

Двухэлементная модель упругого резервуара может быть уточнена посредством добавления элементов в электрический аналог. Трехэлементная модель упругого резервуара, аналог которой изображен на рисунке 8.57, *б*, дает более реалистичные предсказания артериального пульса. В этой схеме резистор R_a моделирует сопротивление аорты; этот резистор включен последовательно с резистором R_b, моделирующим сопротивление остальных периферических сосудов ($R_b = R_p - R_a$). В вязко-упругой модели (рис. 8.57, *в*) произведено другое изменение двухэлементной модели упругого резервуара. Здесь последовательно с конденсатором включен резистор R_d, который позволяет моделировать движение стенки, что дает возможность более подробно представить вязко-упругие свойства аорты.

8.4.5. Моделирование нарушений работы сердца

Существует множество ситуаций, когда сердце работает ненормально [402]. Условия, при которых происходят нарушения в работе сердца, могут быть охарактеризованы количественно и, вообще говоря, включены в построенные нами ранее модели сердца и сосудистой системы. Естественно, что при патологии сердца должны изменяться такие важнейшие параметры, характеризующие сердечную деятельность, как ударный объем и сердечный выброс (минутный объем кровообращения). В качестве примера рассмотрим рисунок 8.58, на котором приведены «старлинговские» зависимости ударного объема от конечно-диастолического давления (или объема) для трех случаев. Средняя кривая типична для работы нормального, здорового сердца, и точка *a* на ней соответствует величине ударного объема, когда человек находится в состоянии покоя. При сердечной недостаточности, возникшей, например, вследствие инфаркта миокарда, эта кривая смещается вниз, что свидетельствует об ухудшении сократимости миокарда. Точка *a* на средней кривой трансформируется в точку *b* на нижней кривой. В этой точке при большем, чем в точке *a*, конечно-диастолическом давлении, ударный объем оказывается значительно ниже, чем в точке *a*. Даже увеличение конечно-диастолического давления при сердечной недостаточности (точка *c*) не позволяет достигнуть нормальной величины ударного объема. Увеличение сократимости миокарда, которое можно вызвать, например, инъекцией норадреналина, смещает среднюю кривую (характерную для здорового человека) вверх. Таким образом, из кривых, приведенных на этом рисунке, ясно, что ударный объем в большой мере зависит от сократимости миокарда.

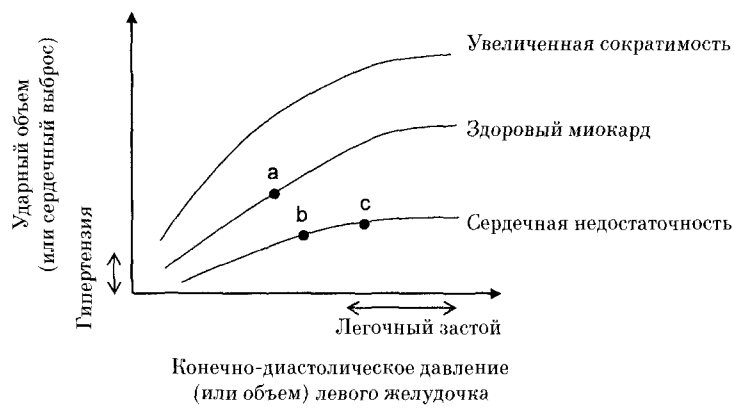


Рис. 8.58. Зависимость ударного объема левого желудочка от конечно-диастолического давления для здорового миокарда, в случаях сердечной недостаточности и увеличенной сократимости миокарда. (Основано на [380])

На рисунке 8.59 представлена зависимость давление-объем для нормального миокарда и для миокарда с систолической и диастолической дисфункцией. (Приведенные здесь петли (замкнутые кривые), характеризующие взаимосвязь давления в левом желудочке и его объема, являются значительно более точным приближением, чем прямоугольник, который мы видели на рисунке 8.52) Видно, что при систолической дисфункции (рис. 8.59, *а*) прямая 1, характерная для нормального миокарда, смещается вниз, превращаясь в прямую 2, что отражает снижение сократимости сердечной мышцы. При этом зависимость давление-объем трансформируется в петлю, изображенную пунктирной линией, На этой петле видно не только уменьшение систолического давления, но и увеличение систолического объема. При диастолической дисфункции (рис. 8.59, *б*) диастолическая кривая смещается из положения 1 в положение 2, что обусловлено увеличением жесткости (уменьшением емкости) желудочка. При этом, как видно их сравнения сплошной и пунктирной петель, давление в желудочке в течение всей диастолы выше, чем в норме

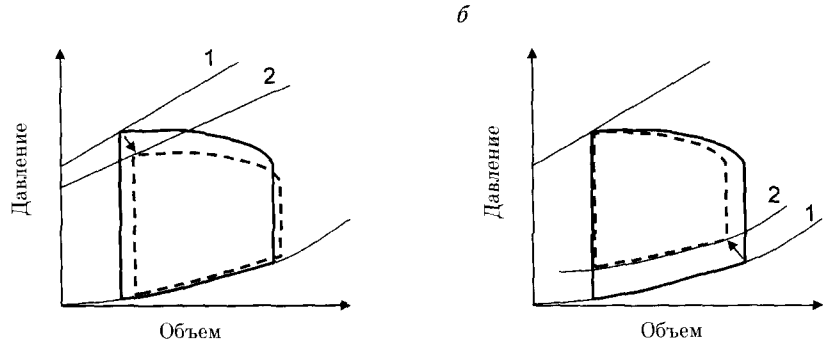


Рис. 8.59. Кривые давление–объем для левого желудочка в случаях нормально работающего сердца (сплошная линия), систолической дисфункции (пунктирная линия на *а*) и диастолической дисфункции (пунктирная линия на *б*). (Основано на [380])

Ряд проблем в работе сердца возникает в тех случаях, когда происходит ненормальный переток крови из одной камеры в другую. Например, в случае клапанной *регургитации* возникает обратный ток крови: клапаны пропускают кровь в том направлении, в котором нормально работающие клапаны кровь не пропускают. Так, при поражении митрального клапана, часть крови, находящейся в левом желудочке, нагнетается во время систолы не в аорту, а в левое предсердие. Ненормальный переток крови между камерами возможен также при наличии отверстий в перегородке между предсердиями или между желудочками. К примеру, при врожденном дефекте межжелудочковой перегородки, кровь во время систолы перетекает из левого желудочка в правый, давление в котором значительно ниже, чем в левом (рис. 8.60). В результате правые камеры сердца значительно увеличиваются в объеме (проис-

ходит дилатация правых камер сердца), а фракция выброса левого желудочка (то есть отношение ударного объема к конечно-диастолическому объему) оказывается значительно ниже нормальной величины, равной 55–75%.

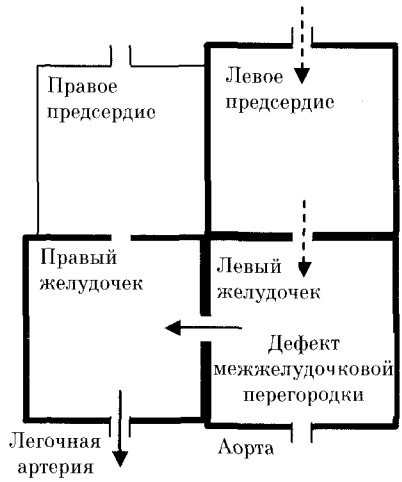


Рис. 8.60. Дефект межжелудочковой перегородки, позволяющий крови перетекать из левого желудочка в правый. (Основано на [374])

8.5. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Кровоток в системе кровообращения можно моделировать, используя резистивные и емкостные свойства сосудов. Модель сосудистой системы следует дополнить моделью сердца, что позволяет понять принципы функционирования сердечно-сосудистой системы в целом и оценить величину работы, производимой сердцем. Эти модели также позволяют понять физические следствия нарушений в работе сердца и рассмотреть такие проблемы, часто встречающиеся в системе кровообращения, как недостаточная пропускная способность сосудов и недостаточная прочность сосудистой стенки. Это очень важно, поскольку такие нарушения ведут к столь грозным осложнениям, как инсульт и аневризма.

ЗАДАЧИ

Давление крови

8.1. (а) Головной мозг человека расположен на 55 см выше сердца. Считая среднее давление в восходящей аорте равным 100 мм рт. ст., оцените величину давления крови (в мм рт. ст. и в см вод. ст.) в крупных артериях мозга в случаях когда человек лежит или стоит.

(б) Определите те же величины, что и в задаче (а) для человека, стоящего на Луне ($g = g_{Земли}/6$) и на Юпитере ($g = 2{,}34\ g_{Земли}$).

(в) На летчика, выводящего самолет из пике, действует направленное вверх центростремительное ускорение $a = v^2/r$, где v — скорость самолета, а r — радиус кривизны его траектории (рис. 8.61). Таким образом, летчик испытывает перегрузку (вместо ускорения g он имеет ускорение $g + a$). Чему равно давление крови в сосудах головного мозга летчика, если $v = 200$ м/с, $r = 2$ км? Можно ли ожидать, что у летчика начнется головокружение, вследствие недостаточного кровоснабжения мозга?

(г) Каким должно быть давление крови в аорте жирафа, чтобы его мозг полноценно снабжался кровью?

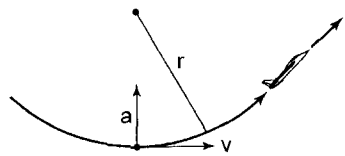


Рис. 8.61. Траектория самолета, выходящего из пике. На рисунке указаны векторы скорости и ускорения в нижней точке траектории. (К задаче 8.1.)

8.2. В задаче 8.1, г мы видели, что у жирафа из-за того, что он имеет очень длинную шею, давление, под которым кровь поступает в системные артерии, должно быть много больше, чем у человека.

(а) Достаточно ли давления 280/180 мм рт. ст. для того, чтобы обеспечить нормальное кровоснабжение головного мозга жирафа?

(б) Относительно высокое артериальное давление у жирафа определяется тем, что у него очень длинная шея, которая обычно расположена вертикально. Однако, если жираф захочет напиться, он будет вынужден опустить свою голову примерно на 7 метров. При этом можно ожидать, что в мозг устремится огромный поток крови. Что произойдет с давлением в сосудах мозга и может ли такая ситуация привести к разрыву мозговых артерий? Почему?

8.3. Почему, когда человек стоит на голове, его лицо становится красным, а ноги, наоборот, бледнеют?

8.4. Почему артериальное давление измеряют на крупных артериях верхней трети руки, а не на сосудах предплечья или ноги?

8.5. Вам говорят, что ваше артериальное давление равно 880/840 мм рт. ст. Вы, естественно, весьма обеспокоены таким сообщением, потому что это огромное

давление. Тем не менее, вам говорят, что беспокоиться не надо, поскольку давление совершенно нормальное. Так нужно ли вам беспокоиться?

8.6. (а) Когда больному ставят капельницу, жидкость поступает в вену под действием силы тяжести. На какой высоте нужно установить флакон с инфузируемой жидкостью, для того чтобы эта жидкость просто попала в вену. Считайте, что плотность вводимой жидкости равна 1 г/см^3, а давление в вене составляет 18 мм рт. ст. Считайте также, что игла, которую используют для внутривенного введения жидкости, имеет очень большой внутренний диаметр. (Рис. 8.62.)
(б) Если игла, введенная в вену, имеет очень маленький диаметр, то как нужно расположить флакон с вводимым лекарством: поднять его выше, или, напротив, опустить ниже, или оставить на том же уровне, что и в задаче (а)? Почему?
(в) Почему такое введение препаратов производят внутривенно, а не внутриартериально?

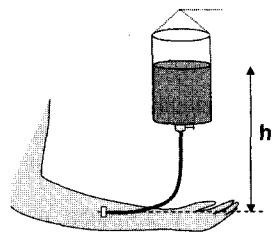


Рис. 8.62. Внутривенное введение жидкости под действием силы тяжести. (К задаче 8.6)

8.7. Вы лежите горизонтально и одна из ваших магистральных (крупных) артерий повреждена настолько, что из неё вертикально вверх бьет струя крови. На какую высоту поднимется эта струя?

8.8. Делайте круговые движения рукой с максимально возможной скоростью так долго, пока вы не заметите, что кончики пальцев на этой руке покраснели. (Делайте эти круговые движения рукой долго, даже если вы увидите, что кончики пальцев не краснеют.)

(а) Оцените величину центробежного ускорения на кончиках пальцев руки по формуле
$a = v^2/r = v^2/l_{\text{руки}}$, где $l_{\text{руки}}$ — расстояние от плечевого сустава до кончиков пальцев, а скорость движения пальцев v равна $2\pi l_{\text{руки}}/T$, (T — период одного оборота).

(б) Выразите это ускорение в единицах g (ускорения свободного падения).

(в) Оцените эффективное давление, толкающее при таком движении руки кровь в кончики пальцев. Это давление должно равняться отношению действующей на

кровь силы к площади поперечного сечения пальцев, то есть $(m_{\text{пальцев}}v^2/l_{\text{руки}})/A_{\text{пальцев}}$. Поскольку $m_{\text{пальцев}} = \rho_{\text{пальцев}} l_{\text{пальцев}} A_{\text{пальцев}}$, это давление равно $\rho_{\text{пальцев}} v^2 (l_{\text{пальцев}}/l_{\text{руки}})$.
(г) Сравните получившуюся величину с систолическим давлением и объясните, почему кончики пальцев должны были порозоветь.

Падение давления при течении крови

8.9. Используя закон Пуазейля и считая вязкость крови равной 4 мПа · с, а кровоток равным 80 мл/с, вычислите падение давления на следующих порядках ветвления артериальных сосудов:
(а) аорте (внутренний радиус $r = 1{,}25$ см, длина $L = 40$ см).
(б) крупных артериях ($n = 100$, $r = 0{,}2$ см, $L = 20$ см.)
(с) артериолах ($n = 5 \times 10^5$, $r = 30$ мкм, $L = 0{,}6$ см).
(г) капиллярах ($n = 10^{10}$, $r = 3{,}5$ мкм, $L = 2$ мм).

8.10. Оценивая величину падения давления на сосудах того или иного порядка ветвления (генерации), мы обычно полагаем, что данная генерация состоит из определенного числа сосудов, имеющих одинаковые длины и диаметры. На самом же деле, в каждой генерации наблюдается разброс длин и диаметров сосудов в довольно широком диапазоне. *Как это обстоятельство влияет на величину* падения давления в артериальной системе большого круга кровообращения?

8.11. Оценивая падение давления на артериолах, мы полагаем, что все артериолы имеют одинаковые длины и диаметры и число артериол строго определено.
(а) Предположим, что все артериолы имеют одинаковые радиусы, но длины их не одинаковы (и равны L), а с равной вероятностью принимают значения от $0{,}8\,L$ до $1{,}2L$. К каким изменениям общего сопротивления артериол приведет такое допущение?
(б) Предположим, что все артериолы имеют одинаковые длины, но их радиусы не одинаковы (и равны r), а с равной вероятностью принимают значения от $0{,}8\,r$ до $1{,}2\,r$. К каким изменениям общего сопротивления артериол приведет такое допущение?

8.12. Найдите падение давления на артериолах, воспользовавшись условиями задачи 8.9с, если при прочих равных условиях
(а) все артериолы окажутся несколько сужены, и их радиус уменьшится до 28 мкм;
(б) число артериол уменьшится до 4×10^5.

8.13. Рассмотрим гипотетическую ситуацию, при которой у некоего человека диаметр всех сосудов стал вдвое больше, а минутный объем кровообращения не изменился.

(а) Чему при этом будет равен объем циркулирующей крови?
(б) Чему будет равно время полного оборота крови (равное отношению объема циркулирующей крови к минутному объему кровообращения)?
(в) Как изменится сопротивление артериол и капилляров?
(г) Как изменится падение давления на артериолах и капиллярах?
(е) Как изменится величина механической работы, производимой сердцем?

8.14. Повторите задачу 8.13, считая, что вдвое увеличились не диаметры сосудов, а их длины.

8.15. Предположим, что длина и диаметр одного кровеносного сосуда стали вдвое больше.
(а) Как изменится сопротивление этого сосуда?
(б) Как изменится падение давления на этом сосуде, если кровоток в нем останется неизменным?
(в) Как изменится кровоток в этом сосуде, если неизменным останется падение давления на нем?

8.16. Предположим, что внутренняя температура вашего тела увеличилась с 37 до 40 °С. Считая, что при этом изменится единственный параметр — вязкость крови — оцените изменение артериального давления, если минутный объем кровообращения останется неизменным.

8.17. Используйте формулу (8.29) для того, чтобы найти отношение $P(L)$ к $P(0)$.

8.18. (а) Используя формулу (8.29), оцените, насколько значительно изменится кровоток в мелких артериях при учете их емкости. При этом считайте, что падение давления на этих артериях не изменилось.
(б) Проделайте аналогичную оценку падения давления, считая, что кровоток в мелких артериях не изменяется.

8.19. Найдите соотношение между следующими единицами измерения сопротивления: (а) Н · с/м^5; (б) (Н/м^2)(см^3/с); (в) дин · с/см^5; (г) PRU (1 PRU = = 1 мм рт. ст./(мл/с)).

8.20. (а) Вычислите общее периферическое сопротивление большого и малого кругов кровообращения для человека, у которого в состоянии покоя минутный объем кровообращения равен 5 л/мин, системное артериальное давление равно 120/80 мм рт. ст., а давление в легочном круге кровообращения равно 25/8 мм рт. ст. Выразите ответ в единицах системы СГС (дин · с/см^5), которую часто используют кардиологи.

(б) В формуле, приведенной в тексте главы для расчета общего сопротивления сосудистого русла, фигурирует только среднее артериальное давление, тогда как нужно использовать разность между средним артериальным и центральным венозным давлениями (падение давление на сосудистой системе). В большом круге это центральное венозное давление равно примерно 2 мм рт. ст. (давление в правом предсердии), а в легочном круге оно равно давлению в левом предсердии (примерно 5 мм рт. ст.). Как учет этого центрального венозного давления изменит результаты вычислений, проделанных в пункте (а)?

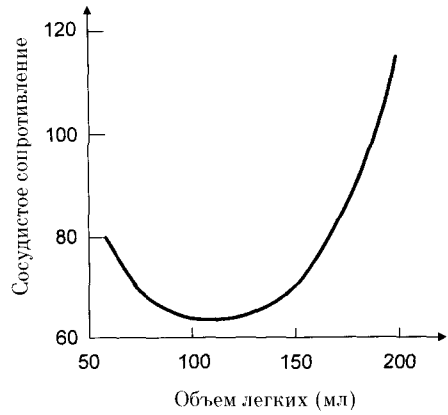


Рис. 8.63. К задаче 8.12. Влияние объема легких на сопротивление сосудов малого круга. (Данные работы [419])

8.21. (а) Сосудистое сопротивление малого круга кровообращения изменяется при изменении объема легких. Из графика, приведенного рис. 8.63, видно, что это сопротивление значительно возрастает при увеличении объема легких. Такое изменение связывают, в частности, с тем, что при увеличении диаметра альвеол оплетающие их легочные капилляры растягиваются и несколько суживаются. Сосудистое сопротивление увеличивается и при уменьшении объема легких, что опять-таки связано с уменьшением диаметра капилляров, происходящем при уменьшении диаметра альвеол. Оцените диапазон изменений минутного объема кровообращения в легких (в л/мин), используя данные, приведенные на рисунке, и полагая, что артериальное давление в сосудах малого круга такое, как указано в задаче 8.20.

(б) Давление в сосудах легких также меняется при изменениях легочного объема. Определите, как должны меняться артериальное и центральное венозное давление в сосудах малого круга, чтобы кровоток в легочном круге оставался при изменениях объема легких таким же, как и при объеме равном 110 мл. (Счи-

тайте, что отношение систолического и диастолического давлений не меняется и давление в левом предсердии также остается неизменным.)

8.22. Анализируя кривые, приведенные на рис. 8.26, оцените общую емкость (растяжимость) артерий большого круга и емкость венозной системы большого круга.

8.23. По кривым, представленным на рис 8.26, определите, что именно меняется при усилении и подавлении симпатической стимуляции: емкость сосудов, их мертвый объем или и то и другое?

Кровоток и давление

8.24. Чему равно среднее время, в течение которого порция крови находится в капилляре?

8.25. *Сердечный индекс* представляет собой отношение сердечного выброса к площади поверхности тела человека. В норме сердечный индекс находится в диапазоне от 2,6 до 4,2 (л/мин)/м^2. Используйте эти величины для того, чтобы определить сердечный выброс среднего человека. Сравните полученные вами значения с величиной сердечного выброса, приведенной в тексте главы.

8.26. Артерия радиуса r_1, линейная скорость кровотока в которой равна u_1, ветвится на n артерий одинакового радиуса. Найдите радиус r_2 этих дочерних артерий и линейную скорость течения крови u_2 в них, предположив, что падение давления на единицу длины dP/dx одинаково в материнской артерии и во всех дочерних ветвях.

8.27. Четыре вены, радиус каждой из которых r_1, а линейная скорость кровотока u_1, сливаясь, образуют одну большую вену с радиусом $r_2 = 4r_1$. Найдите скорость кровотока в большой вене.

8.28. Оптимальную структуру сосудистого русла пытаются получить, минимизируя так называемую «функцию цены», F, которая представляет собой сумму затрат энергии на поддержание кровотока в сосудистой системе и на поддержание нормального состояния крови в сосудах [335]. Первый член равен произведению кровотока Q на величину падения давления ΔP, Q (ΔP), а второй член пропорционален объему сосуда, имеющего радиус r и длину L, $K\pi r^2 L$, где коэффициент K — постоянная величина. Таким образом, функция цены может быть записана следующим образом:

$$A = Q(\Delta P) + K\pi r2L. \qquad (8.108)$$

(а) Покажите, что для резистивных сосудов функция цены имеет вид

$$F = \frac{8\eta L}{\pi r^4} Q^2 + K\pi r^2 L. \tag{8.109}$$

(б) Покажите, что при заданной длине сосуда и постоянном объемном кровотоке Q в нем, оптимальный радиус r_{opt} дается выражением

$$r_{opt} = \frac{16\eta}{\pi^2 K} 1/6\, Q\, 1/3, \tag{8.110}$$

а минимальное значение функции цены равно

$$F_{min} = \frac{3\pi}{2} K L r_{opt}^2. \tag{8.111}$$

8.29. (задача повышенной сложности) Воспользуемся определенной в задаче 8.28 функцией цены для того, чтобы найти оптимальные параметры ветвления сосуда, имеющего радиус r_0, длину L_0, кровоток в котором равен Q_0. Этот сосуд делится на две ветви (рис. 8.64, *а*, [385]), одна из которых отходит от материнского сосуда под углом θ, имеет радиус r_1, длину L_1 и текущий в ней кровоток равен Q_1, а вторая отходит от материнского сосуда под углом ϕ, имеет радиус r_2, длину L_2 и кровоток в ней равен Q_2.

(а) Покажите, что общая функция цены F_{min} равна

$$F_{min} = \frac{3\pi}{2} K L r_{opt}^2. \tag{8.112}$$

(б) Можно оптимизировать длины сосудов и углы, под которыми они отходят от материнской ветви, выясняя, к каким изменениям функции цены приведут смещения точки B, показанные на рисунках 8.64 *б–г*. покажите, что любое такое смещение точки B вызовет изменение длин δL_0, δL_1 и δL_2, которые приведут к изменению функции цены δF_{min}, определяемому выражением

$$\delta F_{min} = \frac{3\pi K}{2}\left(r_0^2\left(\delta L_0\right)\right) + r_1^2\left(\delta L_1\right) + r_2^2\left(\delta L_2\right). \tag{8.113}$$

При этом оптимум будет достигаться, когда $\delta F_{min,\,opt} = 0$.

(в) Покажите, что смещение точки B в положение B' вдоль оси AB на расстояние δ, как показано на рис. 8.64, *б*, даст изменения $\delta L_0 = \delta$, $\delta L_1 = \delta cos\theta$, $\delta L_2 = -\delta cos\,\phi$ и $\delta F_{min,\,opt} = (3\pi K\delta/2)(r_0^2 - r_1^2 cos\theta - r_2^2 cos\phi) = 0$. Докажите, что оптимальное ветвление достигается при выполнении соотношения

$$r_0^2 = r_1^2\, cos\,\theta + r_2^2\, cos\,\phi. \tag{8.114}$$

(г) Покажите, что смещение точки B в положение B' вдоль оси BC на расстояние δ, как показано на рис. 8.64, *в*, даст изменения $\delta L_0 = -\delta cos\theta$, $\delta L_1 = \delta$, $\delta L_2 = \delta cos(\theta + \phi)$ и $\delta F_{min,\ opt} = (3\pi K\delta/2)(-r_0^2\, cos\theta + r_1^2 + r_2^2 cos(\theta + \phi) = 0$, а оптимальность достигается при выполнении соотношения

$$-r_0^2\, cos\,\theta + r_1^2 + r_2^2\, cos\,(\theta + \phi)\,. \tag{8.115}$$

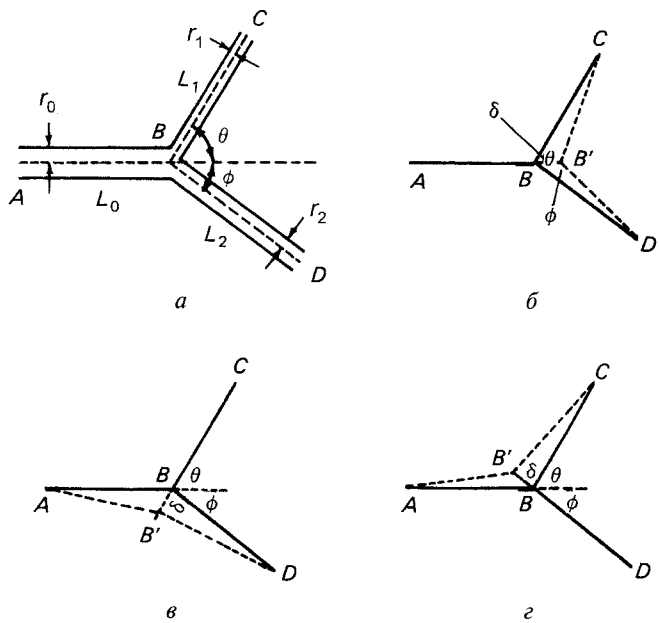


Рис. 8.64. К задаче 8.29. *а* — плоский ветвящийся сосуд. Определение изменений длины всех ветвей при смещении точки B в положение B в направлении AB (*б*), BC (*в*) и BD (*г*). Основано на данных работы [385]

(д) Покажите, что смещение точки B в положение B' вдоль оси DB на расстояние δ, как показано на рис. 8.64, *г*, даст оптимальное ветвление при

$$r_0^2\, cos\,\phi + r_1^2\, cos\,(\theta + \phi) + r_2^2 = 0\,. \tag{8.116}$$

(е) Покажите, что соотношение (8.114)–(8.116) можно разрешить относительно углов. При этом получится

$$cos\,\theta = \frac{r_0^4 + r_1^4 - r_2^4}{2r_0^2 r_1^2}\,, \tag{8.117}$$

$$cos\,\phi = \frac{r_0^4 - r_1^4 + r_2^4}{2r_0^2 r_2^2} \tag{8.118}$$

и

$$\cos(\theta + \phi) = \frac{r_0^4 - r_1^4 + r_2^4}{2r_1^2 r_2^2}. \qquad (8.119).$$

(ж) Используя условие неразрывности потока и соотношение (8.110), покажите, что

$$r_0^3 = r_1^3 + r_2^3. \qquad (8.120)$$

(з) Покажите, что при выполнении условия (8.120), соотношение (8.117) примет вид

$$\cos\theta = \frac{r_0^4 + r_1^4 - \left(r_0^3 - r_1^3\right)^{4/3}}{2r_0^2 r_1^2}, \qquad (8.121)$$

и найдите аналогичные выражения для соотношений (8.118) и (8.119).

8.30. Используя результаты задачи 8.29, покажите, что при оптимальной бифуркации сосуда должны выполняться соотношения
(а) если $r_1 = r_2$, то $\theta = \phi$.
(б) если $r_2 > r_1$, то $\theta > \phi$
(в) если $r_2 \gg r_1$, то сосуд r_2 является практически продолжением сосуда r_0, а угол ϕ стремится к $\pi/2$
(г) если $r_1 = r_2$, то $r_1/r_0 = 2^{-1/3} = 0{,}794 = \cos\theta$, то есть угол $\theta = 37{,}5^\circ$.
Эти результаты, в общем, хорошо согласуются с данными непосредственных измерений.

8.31. Используя результаты задачи 8.30 (д), докажите, что для того, чтобы посредством симметричных бифуркаций дойти от сосуда, имеющего радиус аорты (1,5 см) до сосудов, имеющих радиус капилляров (3×10^{-4} см), нужно иметь более 30 порядков (поколений) ветвления. (Однако, держите, пожалуйста, в памяти, что реальные ветвления сосудов в артериальной системе, как правило, не являются симметричными бифуркациями.)

8.32. Аорта поражена веретенообразной аневризмой. На участке аневризмы внутренний радиус сосуда возрастает от нормального значения $r_1 = 1{,}25$ см до величины $r_2 = 1{,}3r_1$. Скорость кровотока в непораженном участке аорты равна $v_1 = 0{,}4$ м/с, а трансмуральное давление $P_1 = 100$ мм рт. ст. Плотность крови 1060 кг/м^3. Считайте также, что аорта расположена горизонтально.
(а) Найдите скорость кровотока v_2 на участке аневризмы.
(б) Найдите давление P_2 в области аневризмы.
(в) Используя закон Лапласа, найдите натяжение стенки аорты на нормальном участке и на участке, пораженном аневризмой. Сравните эти значения.

(г) Опишите, почему увеличение натяжения стенки в области аневризмы и снижение на этом участке прочности сосудистой стенки (вследствие того, что она становится тоньше) может привести к возникновению нестабильной ситуации.

8.33. Нормальный внутренний радиус крупной артерии равен 2 мм. Предположим, что её длина равна 75 см, а кровоток в ней составляет 1/200 минутного объема кровообращения. Как изменится падение давления на этой артерии (при неизменном кровотоке), если в этом сосуде обнаружится выраженный стеноз
(а) по всей длине артерии или
(б) на участке длиной 5 см?

8.34. Атеросклеротическая бляшка привела к такому сужению участка артерии, что площадь поперечного сечения сосуда на участке сужения составляет всего 20% от нормальной площади поперечного сечения. Чему равно давление на участке стеноза, если непосредственно перед бляшкой давление равно 100 мм рт. ст., а скорость кровотока = 0,12 м/с?

8.35. Осмотическое давление крови на 20 мм рт. ст. превышает осмотическое давление тканевой жидкости, что обусловлено высоким содержанием в крови белков. Оцените, чему равна разность концентраций белка в крови и межклеточной жидкости, обусловливающая такое осмотическое давление?

8.36. (задача повышенной сложности) Показатель гематокрита в текущей по сосуду крови обычно выше в центре сосуда, чем вблизи стенок. Это связано с тем, что эритроциты концентрируются вблизи оси потока. По мере удаления от оси концентрация эритроцитов в потоке уменьшается, а в пристенном слое течет практически свободная от эритроцитов плазма. Причина такого явления, называемого эффектом Фареуса–Линдквиста, до сих пор не ясна. Предположим, что имеет место параболическая зависимость показателя гематокрита $h(r)$ от расстояния от оси сосуда: $h(r) = H[1 - (r/R)^2]$ при r, изменяющемся от 0 до R.
(а) Объемный поток в цилиндрическом слое, отстоящем от оси сосуда на расстояние r, равен $2\pi r v(r)\,dr$, где $v(r) = 2u(1 - r^2/R^2)$ (см. формулу (7.40)). Показатель гематокрита в этом слое равен $2\pi r h(r) v(r)\,dr$. Средний показатель гематокрита h_{av} в текущей по сосуду крови можно определить, как отношение двух интегралов $h_{av} = \int_0^R 2\pi r h(r) v(r)\,dr \Big/ \int_0^R 2\pi r v(r)\,dr$. Покажите, что $P = 3h_{av}/2$.
(б) Найдите теперь среднее значение показателя гематокрита, воспользовавшись отношением $\int_0^R 2\pi r h(r)\,dr \Big/ \int_0^R 2\pi r\,dr$. Покажите, что для параболического распределения показателя гематокрита, средний по объему показатель гематокрита будет равен $3h_{av}/4$.

8.37. (задача повышенной сложности) Повторите решение частей (а) и (б) задачи 8.36 в предположении, что показатель гематокрита зависит от удаления от оси сосуда не параболически, а экспоненциально: $h(r) = Hexp(-r/R)$. Покажите, что в этом случае средний по объему показатель гематокрита равен $0{,}88h_{av}$ [406].

8.38. (задача повышенной сложности) Решая задачи 8.36 и 8.37, мы предполагали, что профиль скоростей в сосуде $v(r)$ параболический. Однако такой профиль был получен для ситуации, когда вязкость жидкости, текущей по трубке, одинакова при любом удалении от оси. Мы же рассматривали ситуацию, когда показатель гематокрита, а следовательно, и вязкость крови уменьшаются по мере удаления от оси сосуда. Значит, профиль скоростей не может быть параболическим. Оцените качественно, как зависимость показателя гематокрита (и, следовательно, вязкости крови) от радиуса влияет на профиль скоростей в сосуде.

Сердце и кровеносная система

8.39. Как вы считаете, на какую из групп скелетных мышц — I, IIA или IIB — похожа сердечная мышца? Почему?

8.40. Сравните общую механическую работу и затраты метаболической энергии на нагнетание крови в сосудистое русло для левого и правого сердца.

8.41. Определите все величины давлений, объемов и кровотоков в различных отделах сосудистой системы человека, используя данные, приведенные в таблице 8.7. Соответствуют ли полученные вами оценки тому, что вы ожидали, основываясь, например, на данных таблицы 8.1?

8.42. Объемный кровоток, обеспечиваемый насосной функцией сердца, описывается в терминах частоты сердечных сокращений F и ударного объема $V_{уд}$: $Q = FV_{уд}$. В то же время, кровоток в артериях описывается в терминах площади поперечного сечения A и линейной скорости кровотока u: $Q = Au$. Как вы полагаете, согласуются ли эти два подхода?

8.43. Определите максимальный объем левого желудочка, если известно, что минутный объем кровообращения равен 5 л/мин, частота сердечных сокращений 1 Гц, а фракция выброса равна 65%.

8.44. В перегородке между левым и правым желудочками оказалось отверстие (рис. 8.60).
(а) Объясните, почему в такой ситуации давление в левом желудочке уменьшится, а давление в правом желудочке возрастет.

(б) Объясните, почему в такой ситуации следует ожидать уменьшения ударного объема левого желудочка.
(в) Объясните, почему оксигенация крови в правом желудочке возрастет.

8.45. (а) Найдите внутренний радиус, наружный радиус и толщину стенки статической модели левого желудочка (в виде полусферы), если его внутренний объем равен 100 $см^3$, а объем стенки — 30 $см^3$.
(б) Найдите напряжение в стенке во время систолы.

8.46. При изменении возраста женщины от 25 до 65 лет у нее сохранялся один и тот же сердечный выброс, равный 5 л/мин, а артериальное давление равномерно увеличивалось.
(а) Как изменялось её общее сосудистое сопротивление?
(б) Какому изменению радиуса сосудов соответствует это изменение сопротивления (воспользуйтесь данными для артериол)?

8.47. *Когда кровь изгоняется из левого желудочка, она сначала движется* «вверх» (по направлению к голове), проходя по восходящей аорте в течение ~0,2 секунд расстояние порядка 10 см и растягивая при этом стенки этого весьма растяжимого сосуда. Если в течение этого времени никакие внешние силы не действуют на тело, его центр масс должен остаться неподвижным. Таким образом, если ударный объем (масса изгоняемой из желудочка крови) равен $m_{крови}$ = 70 г изгоняется из сердца вверх, то остальная часть тела ($m_{тела}$ = 70 кг) должна сдвигаться «вниз». На этом принципе основан диагностический метод, называемый *баллистокардиографией.* В научных исследованиях, посвященных развитию методов оценки функции сердца, этот метод реализуется следующим образом. Человека укладывают горизонтально на легкую горизонтальную платформу, способную перемещаться почти без трения [367]. Предположим, что ось x расположена вдоль тела испытуемого и ее положительное направление идет от ног к голове. Пусть центр масс изгоняемой из желудочка крови имеет координату $x_{крови}$, центр масс всего остального тела имеет координату $x_{тела}$, а центр масс тела вместе с кровью имеет координату x_0.
(а) Покажите, что всегда выполняется соотношение

$$x_{тела} = (x_{крови}\, m_{крови} + x_{тела}\, m_{тела})/(m_{крови} + m_{тела}).$$

(б) Считая, что кровь движется в восходящей аорте равномерно, покажите, что скорость движения тела во время систолы равна –0,5 мм/с (знак минус указывает направление движения вдоль оси x).
(в) Чему равно смещение $x_{тела}$ за время полного сердечного цикла? Почему?

8.48. Некий человек хочет сдать две пинты крови вместо забираемой обычно (и считающейся максимально разрешенной) одной пинты. К каким последствиям может привести забор двух максимально разрешенных доз крови?

8.49. (задача повышенной сложности)
(а) Решите уравнение (8.92) в предположении, что в промежутке времени от $t = 0$ до $t = \alpha T$ кровоток $Q_L(t)$ равен постоянной величине a, а при t меняющемся от $t = \alpha T$ до $t = T$, $Q_L(t)$ равно 0 ($0 \leq \alpha \leq 1$). (Эта последовательность повторяется при каждом сокращении сердца.) Обратите внимание на то, что в начале и в конце каждого сердечного цикла давление равно диастолическому (P_{diastole}), а при $t = \alpha T$ давление равно систолическому (P_{systole}). (Подсказка: Анализ сходен с тем, который описывается для скелетной мышцы в главе 5 (формулы (5.11)–(5.13)) и для температурной регуляции в главе 13 (формула (13.18)); смотрите также приложение С.)
(б) Покажите, что $a = V_{\text{уд}}/\alpha TC_{\text{sa}}$.
(в) Покажите, что решения, полученные в разделе (а) приводят к соотношениям

$$P_{\text{diastole}} = P_{\text{systole}} exp\ (-\ (1 - \alpha T/\tau) \tag{8.122}$$

и

$$P_{\text{systole}} = V_{\text{уд}}\tau/\alpha TC_{\text{sa}} + (P_{\text{diastole}} - V_{\text{уд}}\tau/\alpha TC_{\text{sa}}) exp(-\alpha T/\tau). \tag{8.123}$$

(г) Схематически начертите зависимость $P_{\text{sa}}(t)$ для нескольких сердечных циклов, приняв $\alpha = 1/3$. Сравните получившийся график с тем, который был получен для простейшей модели (рис 8.56), и с реальным изменением артериального давления в ходе сердечного цикла (рис. 8.54). Является ли построенная сейчас модель лучше той, которая была построена в тексте главы? Почему?
(д) Покажите, что при $\alpha = 0$, решения, полученные в (а) и (в), сводятся к решениям, полученным в тексте главы для простейшей модели.

8.50. Если в классической модели упругого резервуара резко отключить (сделать равным нулю) постоянный поток на входе в растяжимую камеру, то поток на выходе их камеры будет экспоненциально уменьшаться. В электрическом аналоге этой модели (рис. 8.57) такое воздействие эквивалентно тому, что постоянное напряжение, приложенное первоначально к электрической схеме, резко отключают. Проанализируйте, как будет меняться ток в электрическом аналоге модели упругого резервуара, и покажите, что решения для механической и электрической моделей одинаковы.

8.51. (задача повышенной сложности) Запишите и решите уравнения для трехэлементной модели упругого резервуара.

8.52. (задача повышенной сложности) Запишите и решите уравнения для вязкоупругой модели упругого резервуара.

8.53. Вычислите массу сердца и частоту сердечных сокращений (в ударах в минуту) для мужчины массой 70 кг, женщины массой 50 кг и ребенка массой 5 кг, используя для этого аллометрические соотношения параметров, приведенные в таблице 1.13.

ГЛАВА 9 ЛЕГКИЕ И ВНЕШНЕЕ ДЫХАНИЕ

Легкие выполняют в организме несколько важных функций. Во-первых, в легких происходит газообмен: атмосферный кислород поступает в кровь, а углекислый газ, напротив, покидает кровь и выдыхается в атмосферу (глава 8). Удаление из крови излишков углекислого газа является одним из механизмов, позволяющих поддерживать на постоянном уровне pH крови. Легкие также участвуют в процессе теплообмена и поддержания баланса жидкости в организме, поскольку вдыхаем мы ненасыщенный парами воды воздух, имеющий температуру, которая обычно ниже температуры тела, а выдыхаем воздух полностью насыщенный парами воды при температуре, равной температуре тела (глава 6). Кроме того, легкие являются важным элементом, позволяющим нам издавать звуки, то есть они важны для формирования голоса (глава 10). В этой главе мы рассмотрим основы механики дыхания [423, 424, 428, 429, 430, 432, 434, 435, 439, 443, 444].

В состоянии покоя через легкие обычно проходит примерно 6 литров воздуха в минуту (дыхательный объем). (Эту цифру естественно сравнить с 5–6 литрами крови, протекающей ежеминутно по сосудам малого круга кровообращения.) Поскольку во вдыхаемом воздухе содержится примерно 20% кислорода, это значит, что за одну минуту через легкие «прокачивается» примерно 1,2 литра кислорода. Частота дыхательных движений у мужчин составляет примерно 12 дыханий в минуту, у женщин — 20 в минуту, а у маленьких детей она может доходить до 60 в минуту. Вдыхаемый воздух на 80% состоит из инертного газа азота (N_2) и на 20% из кислорода (O_2) (более точно состав атмосферного воздуха выглядит так: 78,084% №$_2$, 20,947% O_2, 0,934% Ar и 0,035% CO_2), а выдыхаемый воздух содержит 80% азота, 16% кислорода и 4% углекислого газа. (Если бы выдыхаемый воздух не содержал кислорода или содержал бы его в очень малом количестве, мы не могли бы использовать его для искусственного дыхания рот в рот или рот в нос.) Из приведенных выше цифр следует, что через нашу систему дыхания в сутки проходит примерно 10 кг воздуха, содержащего 2 кг кислорода.

В легких поглощается примерно 0,5 кг (400 литров) кислорода в сутки. За счет насыщения выдыхаемого воздуха водяным паром, мы ежесуточно теряем через легкие примерно 0,5 кг воды.

Поскольку мы вдыхаем и выдыхаем одинаковое количество воздуха (если бы это было не так, то куда бы девалась разница?), легко оценить, что в состоянии покоя человек потребляет примерно 300 мл кислорода в минуту, который распределяется в 5–6 литрах крови, протекающей каждую минуту через легкие. Эту величину (300 мл кислорода в минуту) мы называли в главах 6 и 8 скоростью потребления кислорода dV_{O_2}/dt. При аэробной работе эта величина (dV_{O_2}/dt) линейно увеличивается с ростом минутного объема кровообращения Q_t (см. рис. 8.27 и формулы (6.18) и (8.33)). Для средне тренированного человека максимальная скорость потребления кислорода составляет примерно 2,8 л/мин, а для хорошо тренированного спортсмена она может достигать 4л/мин. Эта линейная связь показывает, что воздух поступает в легкие в таком количестве, которого достаточно для полной оксигенации крови, протекающей по сосудам малого круга.

Говоря о функционировании системы дыхания, обычно используют величины давления относительно атмосферного. Как правило, величину давления выражают в одной их двух единиц измерения: в миллиметрах ртутного столба или сантиметрах водяного столба. 1 мм рт. ст. = 1,36 см вод. ст. (1,36 см H_2O).

9.1. СТРОЕНИЕ ЛЕГКИХ

Воздух, вдыхаемый через нос или рот, проходит через глотку, гортань и поступает в легкие по трахее (рис. 9.1). Трахея (воздуховодная трубка, состоящая из незамкнутых колец) делится на два главных бронха — левый и правый (рис. 9.2), каждый их которых, делится на долевые бронхи и далее происходит деление на все более и более мелкие бронхи и бронхиолы. Трахеобронхиальное дерево взрослого человека насчитывает 23 поколения ветвления ($2^{24} = 1{,}6 \times 10^8$) (таблица 9.1, рис. 9.2 и 9.3). На концах бронхиол последнего поколения ветвления «сидят» альвеолы, которые представляют собой «рабочий элемент» легких. Средний диаметр воздухоносных путей уменьшается с увеличением номера поколения ветвления по закону $d(z) = 2^{-z/3}d(0)$; такая зависимость характерна для первых 16 поколений. Эта зависимость оптимальна для ветвящейся системы трубок, образующей транспортную систему. В легких содержится примерно 3×10^8 альвеол, диаметр каждой из которых равен 0,2–0,3 мм, а толщина стенки — 0,4 мкм. Альвеолы находятся в тесном контакте с кровью, содержащейся в легочных капиллярах (рис. 9.4), которые представляют собой семнадцатое поколение ветвления сосудистой сети малого круга кровообращения (таблица 9.2, рис. 9.2 и 9.5). Кислород диффундирует из альвеол в содержащиеся в крови эритроциты, в то время как углекислый газ диффундирует из крови

в альвеолярный воздух. Общая поверхность альвеол составляет примерно 80 м^2 (характерный диапазон от 50 до 100 м^2), при том, что общая поверхность легких составляет всего 0,1 м^2. Таким образом, ветвящееся трахеобронхиальное дерево примерно тысячекратно увеличивает поверхность обмена газами между воздухом и кровью. Если бы такой системы не существовало, мы бы даже отдаленно не смогли обеспечить кислородом метаболический запрос нашего организма. Грудная клетка расширяется (ее объем увеличивается) в процессе вдоха, поскольку входящий воздух, заполняя альвеолы, делает их больше, как это происходит с обычными воздушными шариками.

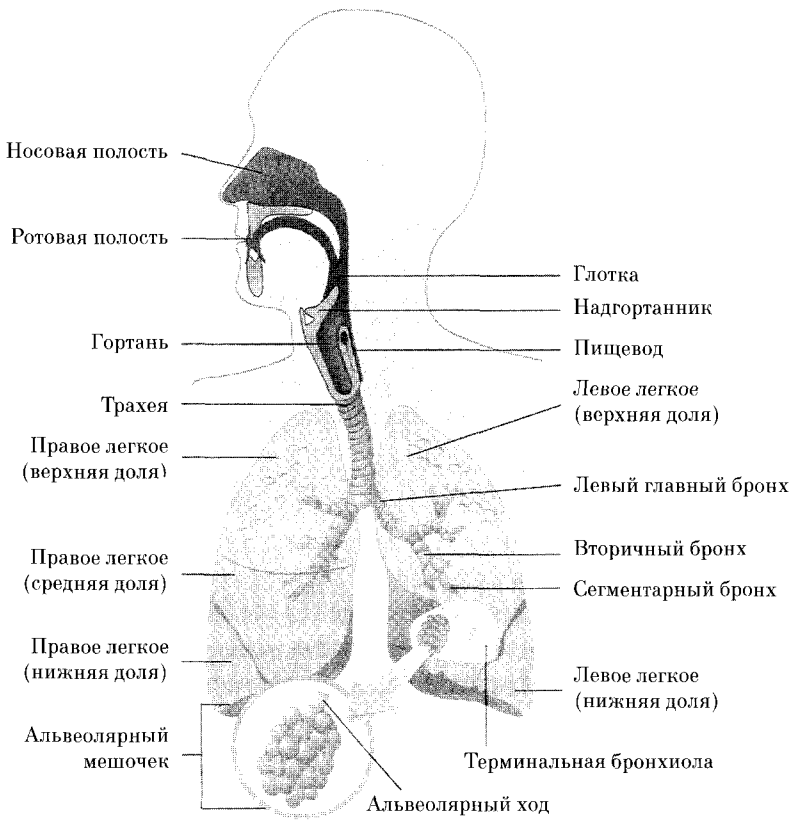


Рис. 9.1. Схематическое изображение частей дыхательной системы. (Эти же элементы играют важную роль в процессе формирования голоса (глава 10). Голосовые связки находятся в гортани.) (Из [425]. Печатается с разрешения)

Сосудистая система представляет собой «трубопровод», обеспечивающий транспорт кислорода и углекислого газа между альвеолами и тканями. Проследим, как меняется парциальное давление каждого из этих газов в разных отделах сосудистой

и дыхательной систем. Парциальное давление кислорода в альвеолах составляет примерно 105 мм рт. ст., что меньше парциального давления кислорода в атмосфере, равного 159 мм рт. ст. (21% от 760 мм рт. ст.). В крови легочных капилляров парциальное давление кислорода возрастает в результате газообмена от величины, примерно равной 40 мм рт. ст., до ≈ 100 мм рт. ст. Именно таким (≈ 100 мм рт. ст.) является парциальное давление кислорода в легочных венах и системных артериях. Парциальное давление кислорода в тканях составляет примерно 40 мм рт. ст., поэтому после диффузии кислорода из крови в ткань в капиллярах большого круга, парциальное давление кислорода в крови снижается до той же величины (≈ 40 мм рт. ст.). Оно остается таковым в системных венах и легочных артериях, и лишь после прохождения этих сосудов, попадая в легочные капилляры, парциальное давление кислорода в крови вновь возрастает до 100 мм рт. ст.

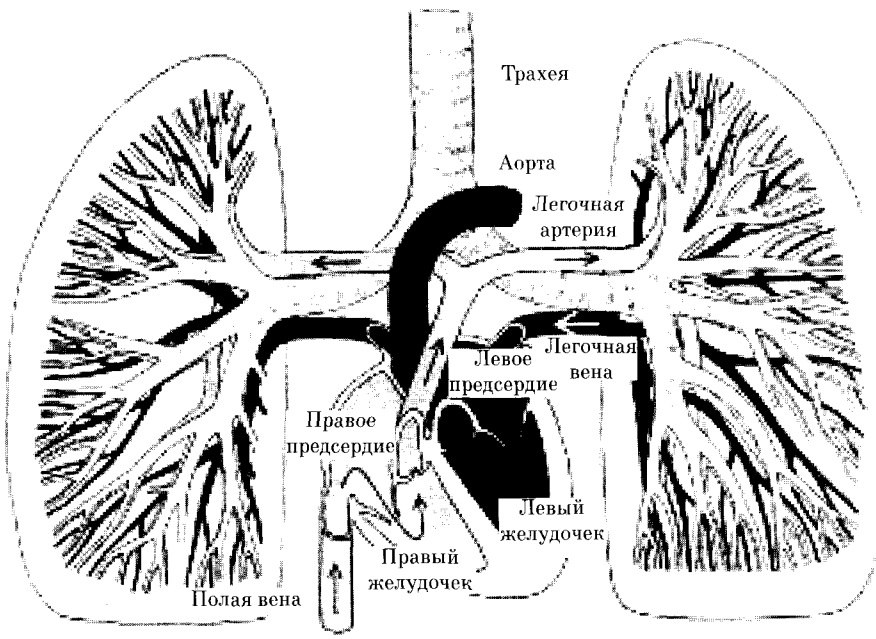


Рис. 9.2. Взаимосвязь между легкими и сердцем. Показаны первые несколько поколений ветвления воздухоносных путей, легочные артерии и легочные вены. Эти три системы можно назвать тремя «деревьями» легких. Обратите внимание на то, что легочные артерии расположены близко к бронхам, в то время как легочные вены находятся на некотором отдалении. (Из [427])

Аналогично, парциальное давление углекислого газа в альвеолах ≈ 40 мм рт. ст., что много больше парциального давления CO_2 в атмосферном воздухе (≈ 0,25 мм рт. ст.). Эта разница связана с наличием анатомиче-

ского мертвого пространства, то есть той части трахеобронхиального дерева, в которой не происходит газообмен. Парциальное давление CO_2 в легочных капиллярах уменьшается от 46 до примерно 40 мм рт. ст. (за счет диффузии углекислого газа из крови в альвеолярный воздух) и остается таковым в легочных венах и системных артериях. В тканях парциальное давление CO_2 составляет в среднем 46 мм рт. ст., и после газообмена в системных капиллярах парциальное давление углекислого газа в крови, текущей в системных венах и легочных артериях, также составляет примерно 46 мм рт. ст. После газообмена в легочных капиллярах, парциальное давление CO_2 в крови вновь снижается до 40 мм рт. ст.

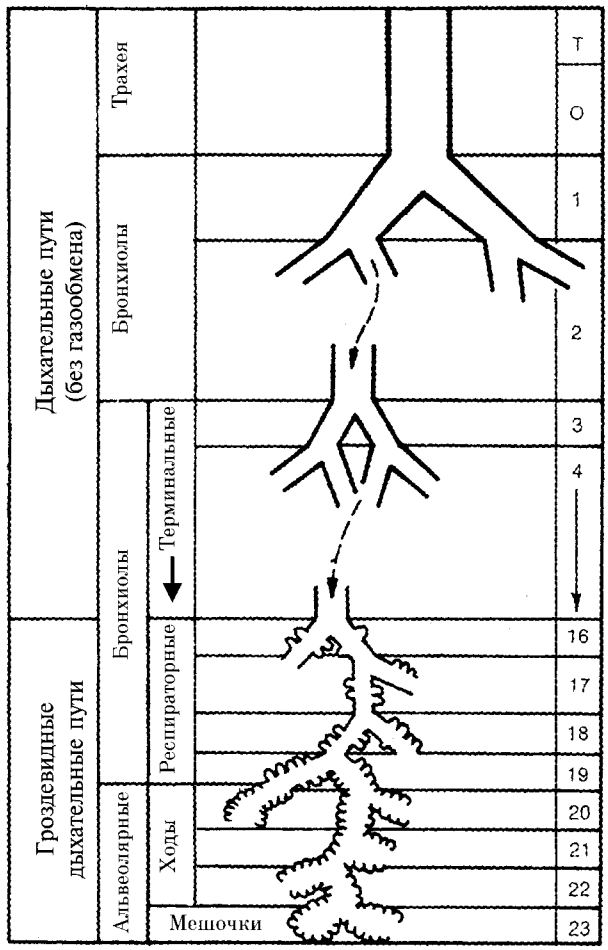


Рис. 9.3. Ветвления легочных воздухоносных путей; указаны номера поколений ветвления (генераций) *z*. (Из [436])

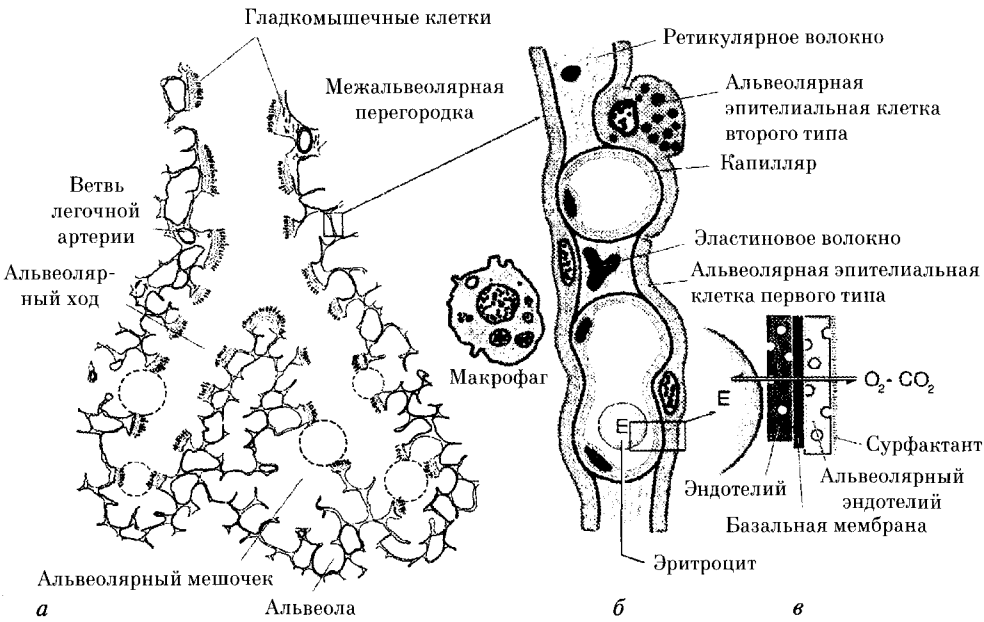


Рис. 9.4. Подробное изображение альвеолярной бифуркации (ветвления). Альвеолы образуют мешочки, которые включаются в капиллярное русло (*а*). Взаимное расположение альвеол и капилляров (в деталях) изображено на рисунках (*б*) и (*в*). (Из [436])

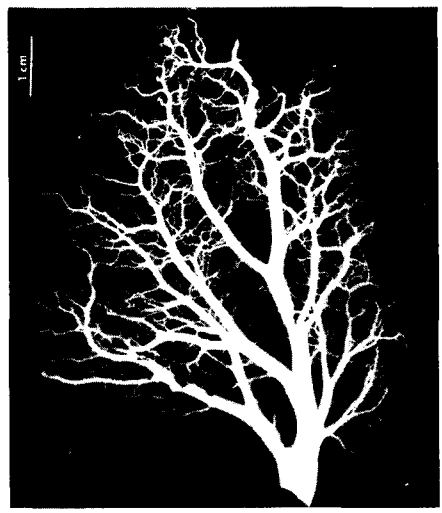


Рис. 9.5. Сделанный из силиконового эластомера слепок легочного венозного дерева кошки. Венозное давление ≈ −7 см вод. ст. (= −5 мм рт. ст.), давление в воздухоносных путях = 10 см вод. ст. (= 7 мм рт. ст.), плевральное давление равно 0 см вод. ст. (Из [427])

Таблица 9.1. Примерные количественные данные о трахеобронхиальной системе. (Использованы данные из [426, 440]. См. также [441, 442]).

Легочные ветви	Покоение ветвления z	Диаетр ветви (мм)	Длин ветви (мм)	Общя площадь поперечного сечения ($см^2$)	Объм ($см^3$)	Скрость воздуха (см/с)
Тахея	0	18,0	120,0	2,5	31	393
Гавный бронх	1	12,2	47,6	2,3	11	427
Длевой бронх	2	8,3	19,0	2,1	4,0	462
	3	5,6	7,6	2,0	1,5	507
Сгментарный бронх	4	4,5	12,7	2,5	3,5	392
	5	3,5	10,7	3,1	3,3	325
Бонхи	6	2,8	9,0	4,0	3,5	254
Схрящом в стенке	7	2,3	7,6	5,1	3,8	188
	8	1,86	6,4	7,0	4,4	144
	9	1,54	5,4	9,6	5,2	105
	10	1,30	4,6	13	6,2	73,6
Трминальный бронх	1	1,09	3,9	20	7,6	52,3
	12	0,95	3,3	29	9,8	34,4
Бонхиолы	13	0,82	2,7	44	12	23,1
С мышцей в стенке	4	0,74	2,3	69	16	14,1
	15	0,66	2,0	113	22	8,92
Трминальная бронхиола	6	0,60	1,65	180	30	5,40
Рспираторная бронхиола	7	0,54	1,41	300	42	3,33
Рспираторная бронхиола	8	0,50	1,17	534	61	1,94
Рспираторная бронхиола	9	0,47	0,99	944	93	1,10
Аьвеолярный ход	20	0,45	0,83	1600	139	0,60
Аьвеолярный ход	21	0,43	0,70	3200	224	0,32
Аьвеолярный ход	22	0,41	0,59	5900	350	0,18
Аьвеолярный мешочек	3	0,41	0,50	12000	591	0,09
Аьвеолы, 21 на альвеолярный ход		0,28	0,23		3200	

Объемная скорость воздуха принята равной 1 л/с. Данные приведены для обоих легких. Число ветвей в каждом поколении ветвления равно 2^z (для поколений от 0 до 23) и 300 x 10^6 для альвеол.

Таблица 9.2. Ветвящаяся структура легочного артериального дерева. (Использованы данные из [426, 438]).

Поколение ветвления	Число ветвей в каждом поколении (генерации)	Длина сосуда (мм)	Диаметр сосуда (мм)
1	1	90,5	30,0
2	3	32,0	14,83
3	8	10,9	8,06
4	20	20,7	5,82
5	66	17,9	3,65
6	203	10,5	2,09
7	675	6,6	1,33
8	2290	4,69	0,85
9	5861	3,16	0,525
10	17560	2,10	0,351
11	52550	1,38	0,224
12	157400	0,91	0,138
13	471300	0,65	0,086
14	1411000	0,44	0,054
15	4226000	0,29	0,034
16	12660000	0,20	0,021
17	300000000	0,13	0,013

9.2. ФИЗИКА АЛЬВЕОЛ

Альвеолы имеют очевидное сходство с соединенными между собой воздушными пузырями или шариками. Внутри каждой альвеолы давление равно $P_{in,}$ а с внешней стороны — $P_{out.}$ Таким образом, при радиусе альвеолы R, разность давлений равна $\Delta P = P_{in} - P_{out}$. Согласно закону Лапласа для сферических оболочек (7.9)

$$\Delta P = 2T/R, \tag{9.1}$$

где T — натяжение стенки альвеол. Однако основной источник этого натяжения находится не внутри стенки, а на её поверхностях. Это поверхностное натяжение, которое измеряется в тех же единицах, что и T, то есть как сила, деленная на длину, или как энергия, деленная на площадь. В классической модели шарика, каковой является мыльный пузырь, поверхностное натяжение возникает на

обеих поверхностях — внутренней и внешней — так как обе эти поверхности представляют собой границу раздела жидкости и газа (воды и воздуха). Поэтому в мыльном пузыре

$$\Delta P = P_{in} - P_{out} = 4\gamma/R. \quad (9.2)$$

Для границы раздела воды и воздуха коэффициент поверхностного натяжения $\gamma \approx 7{,}2 \times 10^{-4}$ Н/м (таблица 7.2). В альвеолах, однако, только внутренняя поверхность представляет собой границу раздела жидкости и воздуха, и поэтому только одна она вносит вклад в создание поверхностного натяжения. Таким образом, в альвеолах

$$\Delta P = P_{in} - P_{out} = 2\gamma/R. \quad (9.3)$$

Поскольку альвеолы представляют собой соединенные между собой заполненные воздухом шарики, то легко показать, что такая конструкция должна быть неустойчивой, и эта неустойчивость должна приводить к совершенно бессмысленному результату. Рассмотрим сначала два шарика, которые не соединены между собой, так как соединяющий их канал перекрыт (рис. 9.6, *а*). Внутреннее давление в шарике №1 равно P_1 и радиус этого шарика равен R_1, а внутреннее давление в шарике №2, имеющем радиус R_2, равно P_2. (Внешнее давление для обоих шариков примем равным нулю.) В состоянии равновесия внутреннее давление в каждом из шариков подчиняется соотношению $P = 4\gamma/R$. (Какой сомножитель, 4 или 2, стоит в этой формуле в данном случае несущественно.) Поскольку $R_2 < R_1$, то в состоянии равновесия $P_2 > P_1$, то есть, чем меньше шарик, тем больше в нем внутреннее давление. Если теперь открыть перемычку, соединяющую оба шарика (рис. 9.6, *б*), то воздух начнет перетекать из шарика с большим давлением в шарик с меньшим давлением, то есть из маленького шарика в большой. Этот процесс приведет к тому, что маленький шарик (№2) будет уменьшаться в размерах, и давление в нем будет расти. И наоборот, радиус большого шарика (№1) будет увеличиваться, а давление в нем будет уменьшаться. Следовательно, под действием разности давлений процесс перетока воздуха из меньшего шарика в больший будет продолжаться до тех пор, пока меньший шарик не схлопнется.

Из этого рассуждения следует, что наибольшая (имеющая самый большой радиус) из сотен миллионов соединенных между собой альвеол будет увеличиваться в размерах за счет более мелких альвеол. Очевидно, что описанная нами выше система альвеол неустойчива и функционировать не может. Что же неверно в этом рассуждении? Ведь система соединенных между собой альвеол реально существует и вполне устойчива. Дело в том, что мы сделали одно предположение, которое несправедливо для альвеол: мы сочли само собой разумеющимся, что коэффициент поверхностного натяжения не зависит от радиуса альвеолы R. Между тем, поверхность всех альвеол здорового человека покрыта сурфактантом, поверхностно активным веществом, содержащим ненасыщенный фосфолипид

дипальмитоилфосфатидилхолин, который снижает коэффициент поверхностного натяжения $\gamma(R)$ по мере уменьшения радиуса R. Тогда разность давлений на стенке альвеолы будет даваться соотношением $\Delta P = 2\gamma(R)/R$, и по мере уменьшения радиуса R величина $\gamma(R)$ будет уменьшаться быстрее, чем сам по себе радиус R (рис. 9.7). Таким образом, давление в альвеоле при уменьшении её радиуса будет уменьшаться, а при увеличении радиуса — увеличиваться. Разумеется, такая система соединенных альвеол является устойчивой.

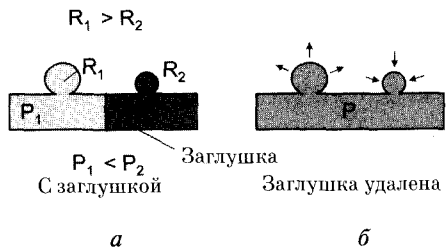


Рис. 9.6. Неустойчивость системы из двух шариков. Здесь предполагается, что коэффициент поверхностного натяжения не меняется при изменении радиуса шарика (или альвеолы). *Внешнее давление принято равным нулю*

Оценить вид зависимости $\gamma(R)$ можно с помощью следующей упрощенной модели. Предположим, что поверхность альвеолы может быть покрыта либо липопротеином (сурфактантом), либо водой, и обратим внимание на то, что коэффициент поверхностного натяжения липопротеина ($\gamma_л = 1 \times 10^{-3}$ Н/м) много меньше коэффициента поверхностного натяжения воды ($\gamma_в = 7{,}2 \times 10^{-2}$ Н/м = 72 дин/см). Представим альвеолу в виде сферы, такой, что при некотором радиусе R_0 вся её поверхность ($4\pi R_0^2$) покрыта монослоем липопротеина. Если альвеола станет меньше (то есть $R < R_0$), то поверхность альвеолы будет покрыта несколькими слоями липопротеина, а поверхностное натяжение останется прежним

$$\gamma(R) = \gamma_л \text{ при } R \le R_0. \tag{9.4}$$

Если же, напротив, эта альвеола станет больше (то есть $R > R_0$), то имеющегося количества липопротеина хватит лишь на то, чтобы покрыть монослоем только часть поверхности сферы увеличившегося радиуса, равную $4\pi R_0^2$, а остальная часть поверхности — $(4\pi R^2 - 4\pi R_0^2)$ — будет покрыта водой. Средняя величина коэффициента поверхностного натяжения при этом может быть рассчитана по формуле

$$\gamma(R) = [4\pi R_0^2 \gamma_л + (4\pi R^2 - 4\pi R_0^2)\gamma_в]/4\pi R^2 \quad \text{для} \quad R > R_0 \tag{9.5}$$

или

$$\gamma(R) = \gamma_в - (R_0/R)^2(\gamma_в - \gamma_л) \quad \text{при} \quad R > R_0. \tag{9.6}$$

Из этой формулы видно, что при увеличении R коэффициент поверхностного натяжения возрастает быстрее, чем R. Следовательно, давление внутри альвеолы с увеличением радиуса возрастает, что делает такую конструкцию устойчивой.

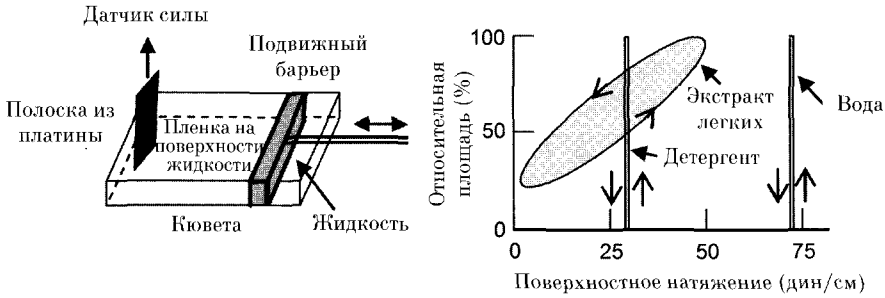


Рис. 9.7. Поверхностное натяжение альвеолярной стенки (выделенной из легких) (*б*), измеренное с помощью специального приспособления (весов) (*а*), позволяющего оценить зависимость поверхностного натяжения от площади. На графике приведены также результаты аналогичных измерений для детергента и воды. (основано на [430, 443])

Поскольку липопротеин покрывает только одну поверхность альвеолы, условие стабильности при $R > R_0$ (при учете того, что $\Delta P = 2\gamma/R$) выглядит следующим образом: $d(\Delta P)/dR = d[2\gamma_в/R - 2(R_0^2/R^3)(\gamma_в - \gamma_л)]/dR = 0$ или

$$d(\Delta P)/dR = -2\gamma_в/R^2 + 6(R_0^2/R^4)(\gamma_в - \gamma_л) = 0 \qquad (9.7)$$

или

$$R_{равн} = R_0(3(\gamma_в - \gamma_л)/\gamma_в)^{1/2}. \qquad (9.8)$$

Поскольку $\gamma_в \gg \gamma_л$, равновесное значение радиуса $R_{равн} \approx R_0\sqrt{3}$.

Как видно из рисунка 9.7, при уменьшении площади поверхности пленки, поверхностное натяжение легочного сурфактанта уменьшается от 5×10^{-2} Н/м (50 дин/см) практически до нуля. Альвеолы обычно находятся в устойчивом состоянии, когда их радиус примерно равен 1/4 максимального радиуса.

Итак, одна функция сурфактанта состоит в том, чтобы обеспечить устойчивость альвеол. Другая его функция состоит в том, чтобы обеспечить уменьшение силы, которую должна развивать диафрагма для того, чтобы обеспечить заполнение альвеол воздухом. Если учесть, что поверхностное натяжение альвеолы, стенка которой покрыта водой, примерно равно $7{,}2 \times 10^{-2}$ Н/м, а радиус спавшейся альвеолы (перед тем, как её раздует поток воздуха) составляет примерно 0,05 мм, то, согласно формуле (9.3), $\Delta P = 2{,}9 \times 10^3$ Н/м^2 = 22 мм рт. ст. Площадь диафрагмы взрослого человека составляет примерно 500 см^2, а значит

сила, которую должна развить диафрагма, чтобы обеспечить заполнение альвеол воздухом в процессе дыхания, примерно равна 150 Н, что соответствует весу в 15 кг. Понижая силу поверхностного натяжения, сурфактант уменьшает величину силы, которую должна развить диафрагма, более чем на порядок, облегчая, тем самым, дыхание (особенно у детей). Это объясняет тот факт, что люди с недостаточностью сурфактанта (болезнью гиалиновых мембран) имеют проблемы с дыханием.

9.3. ФИЗИКА ДЫХАНИЯ

В грудной полости каждое легкое окружено мембраной, имеющей вид сумки (мешка). Это плевральная сумка. На рисунке 9.8 мы изобразили плевральную сумку в виде шара, заполненного плевральной (внутриплевральной) жидкостью. Внутренняя стенка этой плевральной сумки, висцеральная плевра, прикреплена к наружной поверхности легких. Наружная стенка плевральной сумки, париетальная плевра, прикреплена к стенке грудной клетки. Благодаря эластичности легких, эти плевральные мембраны оттягиваются друг от друга, создавая внутри плевральной полости отрицательное (субатмосферное) давление в диапазоне от 4 до 6 мм рт. ст. Благодаря этому отрицательному давлению легкие не спадаются, а всегда остаются расправленными. *Транспульмональное давление*, представляющее собой разность между давлением в альвеолах и давлением вокруг легких в плевральной полости *(внутриплевральное* или просто *плевральное* давление), является механической «движущей силой», которая определяет объем легких. (И альвеолярное и плевральное давление являются относительными величинами, поскольку измеряются относительно атмосферного давления.)

Легкие расправляются и спадаются благодаря движению окружающих их структур, которые, в свою очередь, движутся вследствие сокращения и расслабления дыхательных мышц (мышц вдоха или инспираторных и мышц выдоха или экспираторных). Существуют два способа (рис. 9.9), обеспечивающих расправление легких (и, естественно, акт вдоха), из которых при спокойном дыхании используется, практически, только первый. (1) Диафрагма (мышца, отделяющая грудную полость от брюшной), сокращаясь, смещается вниз, подтягивая за собой нижнюю границу легких, увеличивая объем грудной клетки и обеспечивая, таким образом, вдох. После того, как диафрагма расслабляется, она возвращается в исходное состояние благодаря эластическим свойствам легочной ткани. При спокойном дыхании, легкие таким пассивным образом восстанавливают свой первоначальный объем, что обеспечивает пассивный выдох. Это возвращение диафрагмы в исходное состояние может быть ускорено сокращением брюшных мышц, которые толкают диафрагму вверх, уменьшая, таким образом, объем грудной клетки. (2) При сокращении грудных (межреберных) мышц, ребра приподнимаются в направлении вперед и вбок, грудная клетка расширяется в передне-заднем направлении. При этом увеличива-

ется диаметр, а, следовательно, и объем грудной полости, что также обеспечивает вдох. По окончании сокращения межреберных мышц легкие, за счет эластической тяги, возвращаются в первоначальное состояние, что обеспечивает пассивный выдох. Поскольку ребра во время вдоха перемещаются вперед и вверх, наибольшее увеличение площади поперечного сечения грудной клетки (примерно на 20%) происходит в нижних отделах легких.

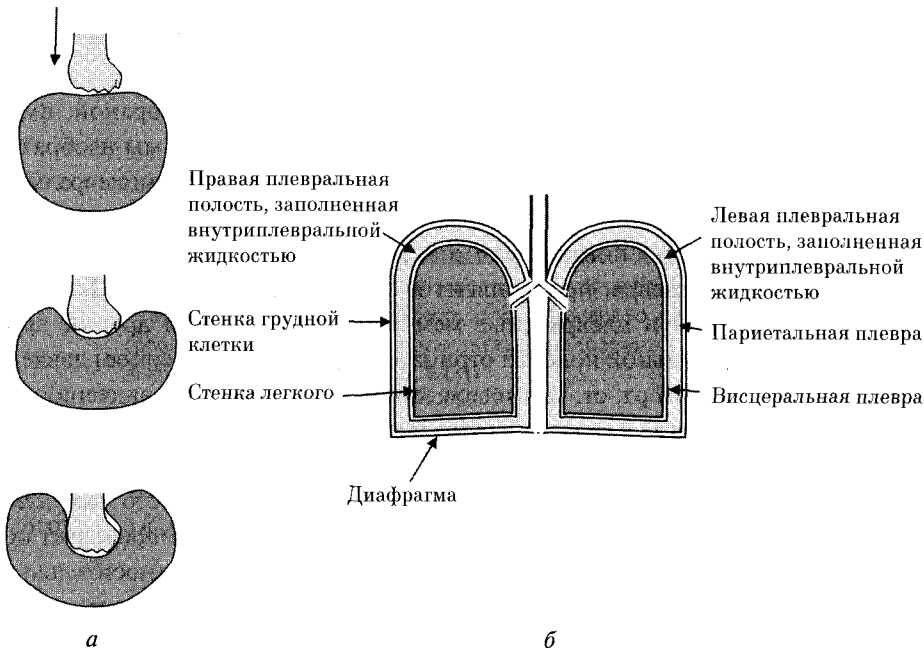


Рис. 9.8. Помещение (проталкивание) кулака в шар аналогично тому, как легкие помещаются в плевральной полости (*а*). Схематическое изображение легких в плевральных полостях (*б*) . (Основано на [439])

Как это помогает направлять воздух в легкие? Перед вдохом давление в легких равно атмосферному давлению. Сила, с которой взаимодействуют висцеральная и париетальная плевра, и сила, обусловленная разностью давлений между легкими и плевральной полостью (примерно –4 мм рт. ст.), пытаются расправить легкие. Однако эти силы уравновешиваются пассивной эластической тягой легочной ткани. Такое равенство сил перед вдохом изображено на рисунке 9.10. В этот момент, непосредственно перед вдохом, силы, направленные внутрь и наружу, уравновешивают друг друга, но с началом вдоха равновесие сил нарушается.

Разные стадии вдоха отражены на рисунке 9.11. Дыхательные мышцы (диафрагма и наружные межреберные мышцы), сокращаясь, увеличивают объем грудной по-

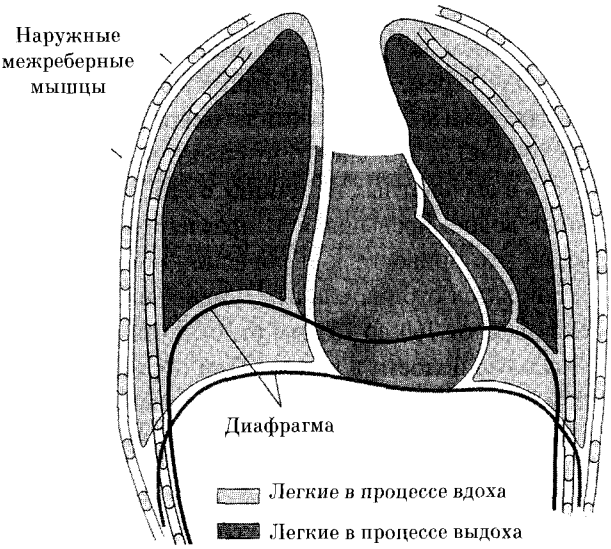


Рис. 9.9. Увеличение и уменьшение размеров грудной клетки в процессе дыхания. Показаны ребра, легкие и сердце, наружные межреберные мышцы, которые, сокращаясь во время вдоха, приподнимают ребра, смещая их латерально так, чтобы увеличить грудную клетку во всех трех измерениях. Показана диафрагма, которая сокращается в процессе вдоха, увеличивая вертикальный размер грудной клетки

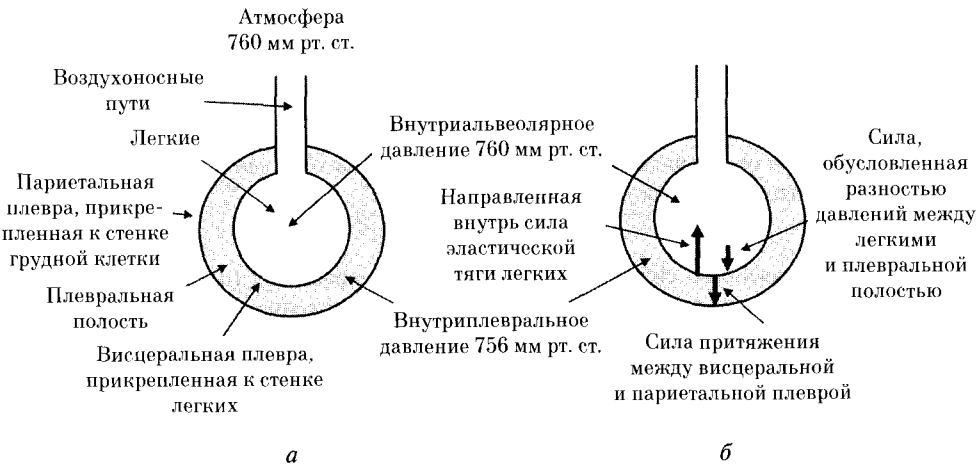


Рис. 9.10. Равновесие сил между висцеральной плеврой и наружной стенкой легких перед вдохом. Обратите внимание на то, что векторы силы везде направлены перпендикулярно к стенке, а не только в нижней части, там, где они изображены. (Основано на [439])

лости. Это приводит к тому, что висцеральная и париетальная плевра отдаляются друг от друга. Далее, происходит увеличение объема легких. Это происходит потому, что висцеральная плевра перемещается за париетальной и это смещение приводит к тому, что разность давлений между легкими и плевральной полостью увеличивается (по абсолютной величине), а это значит, что фактически она уменьшается с –4 до –6 мм рт. ст. (то есть в абсолютных величинах с 756 до 754 мм рт. ст.). Теперь уже силы, направленные вовне, превышают направленную внутрь силу эластической тяги легочной ткани, что приводит к увеличению объема легких. Давление в легких и альвеолах становится отрицательным, уменьшаясь от 0 до –1 мм рт. ст. (или в абсолютных величинах от 760 до 759 мм рт. ст.), что обеспечивает поток воздуха через ротовую и носовую полости в легкие. При нормальном дыхании выдох происходит автоматически и не требует сокращения каких-либо мышц. Сокращение мышц требуется при интенсивном дыхании, когда нужно обеспечить быстрый и глубокий вдох и форсированный выдох.

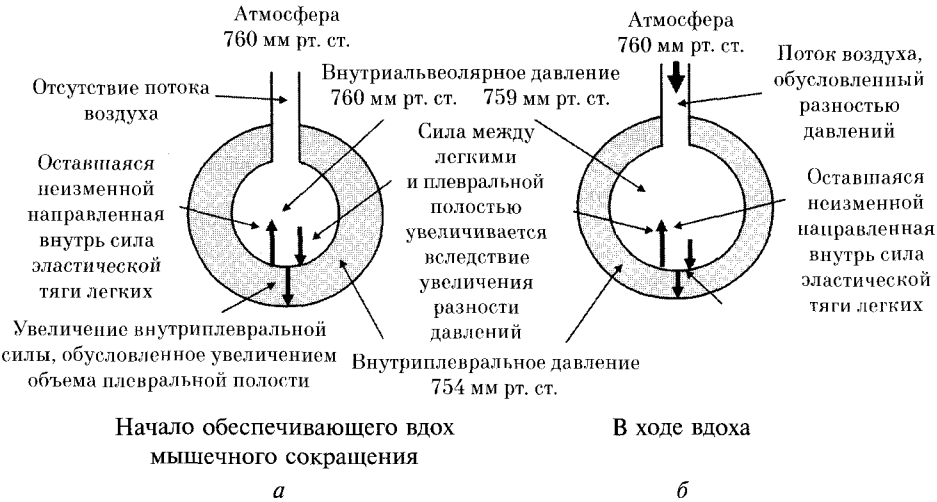


Рис. 9.11. Неравенство сил в начале мышечного сокращения (*а*), обеспечивающего вдох, и расширение плевральной полости ведут к возникновению субатмосферного давления в легких (*б*) и возникновению потока воздуха, направленного в легкие. (Сравните с равновесием сил, изображенном на рис. 9.10.). (Основано на [439])

9.4. ЛЕГОЧНЫЕ ОБЪЕМЫ И ЕМКОСТИ

Как видно из рисунка 9.12, объем легких зависит от разности давлений внутри и вне легких (транспульмонального давления). Из этого же рисунка видно, что кривые накачивания и спадения легких (инфляции и дефляции) не совпадают; как и в главе 4 это явление называется гистерезисом.

Объем легких на разных стадиях нормального и глубокого дыхания является хорошим диагностическим показателем функционального состояния легких. Легочные объемы можно легко измерить с помощью прибора, называемого *спирометр* (рис. 9.13). На рисунке 9.13 приведен результат измерения, осуществленного с помощью спирометра, при различных типах дыхания. В приведенном примере при нормальном (спокойном) дыхании объем легких меняется от 3,2 л на высоте вдоха до 2,2 л в конце выдоха. Разность между этими величинами (в данном случае 1 л) называется *дыхательный объем* (ДО). Таким образом, дыхательный объем — это объем воздуха поступающий в легкие за один вдох при спокойном дыхании. (ДО «среднего» человека составляет 0,5-0,6 л.) Объем воздуха, остающийся в легких после нормального спокойного выдоха называется *функциональной остаточной емкостью* (ФОЁ). Показания спирометра после максимально глубокого вдоха показывают *общую емкость легких* (ОЁЛ); в данном примере она примерно равна 6 л. Разница в объемах между максимально глубоким вдохом и нормальным вдохом называется *резервным объемом вдоха* ($РО_{вдох}$), а разница между нормальным выдохом и максимально глубоким выдохом называется *резервным объемом выдоха* ($РО_{выдох}$). Даже после максимально глубокого выдоха в легких остается воздух, количество которого называют *остаточным объемом* (ОО). Разница в объеме легких между максимально глубоким вдохом и максимально глубоким выдохом называется *жизненной емкостью легких* (ЖЁЛ), которая в данном примере равна примерно 5 л. Жизненная емкость легких равна общему объему легких (ООЛ) минус остаточный объем (ОО).

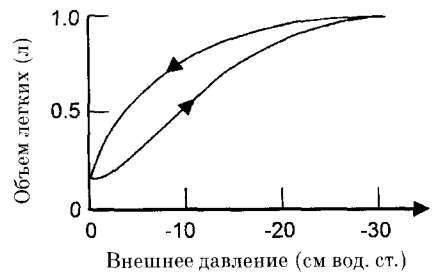


Рис. 9.12. Кривые зависимости давление-объем, полученные на выделенном из организма легком. При раздувании и спадении легких ясно виден гистерезис. (Основано на [443])

Жизненная емкость легких является важным показателем того, насколько хорошо функционируют легкие. Величина ЖЁЛ зависит от степени тренированности индивидуума. Для средне тренированного здорового мужчины этот параметр равен примерно 4,5–5 л, а для женщины — 4–4,5 л. Функциональная остаточная емкость представляет собой объем воздуха, «застрявшего» в легких

после спокойного выдоха, который смешивается с поступающим при следующем вдохе свежем воздухом (дыхательным объемом). В легких существуют также мертвые пространства. Анатомическое мертвое пространство — это трахея и бронхи в которых не происходит газообмен. Физиологическим мертвым пространством называют альвеолы, контактирующие с легочными капиллярами, в которых нет кровотока. (Говорят, что такие альвеолы вентилируются, но не перфузируются.)

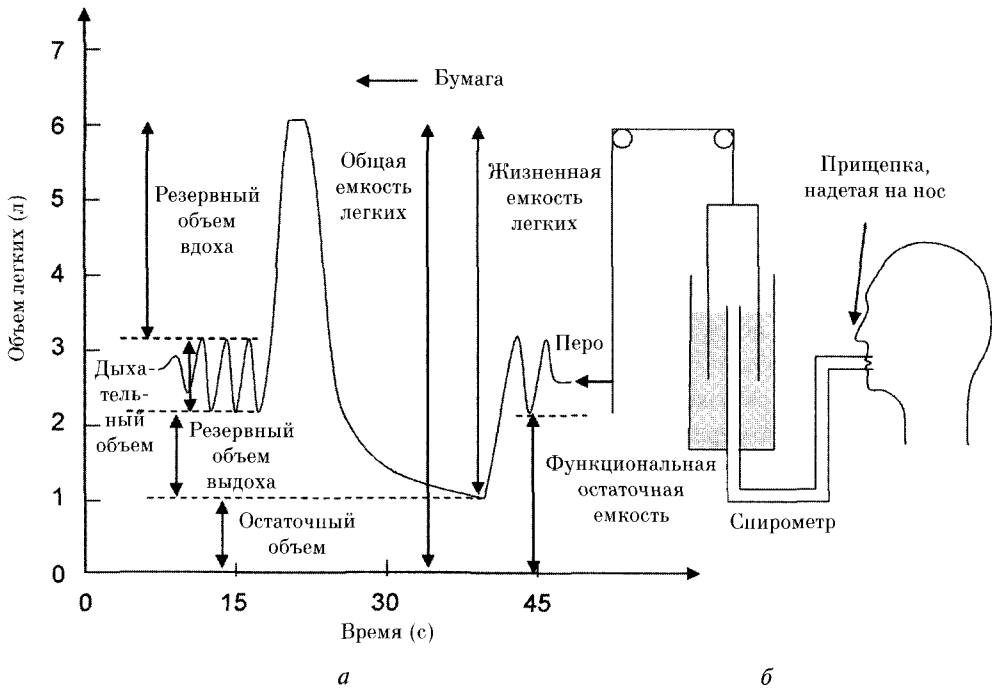


Рис. 9.13. Дыхательные объемы, зарегистрированные в процессе дыхания (*а*); схематическое изображение спирометра (*б*). (Основано на [442, 443])

Определим объем анатомического мертвого пространства (МП). Мы знаем, что вдыхаемый (атмосферный) воздух состоит на 80% из азота ($№_2$), на 20% из кислорода (O_2) и практически не содержит углекислого газа (0% CO_2). При вдохе атмосферный воздух смешивается с воздухом, оставшимся в легких, диффундирует через стенку альвеол, после чего мы выдыхаем воздух, содержащий 80% $№_2$, 16% O_2 и 4% CO_2. Однако — это средние значения концентраций газов в выдыхаемом воздухе. Если проследить за выдыхаемым CO_2 в динамике, то мы увидим, что первые порции выдыхаемого воздуха имеют точно такой же состав, как и вдыхаемый атмосферный воздух. Это естественно, так как сначала выды-

хается воздух из трахеи, бронхов и крупных бронхиол, то есть из тех воздуховодов, в которых не происходит газообмен (это, собственно, и есть анатомическое мертвое пространство). Однако затем концентрация CO_2 в выдыхаемом воздухе начинает возрастать, и в последних порциях выдыхаемого воздуха концентрация CO_2 составляет уже 6%. Это значит, что в какой-то момент мы начинаем выдыхать воздух, отдавший часть кислорода и «набравший» углекислый газ в бронхиолах последних генераций (где уже происходит газообмен) и в альвеолах. Этих данных достаточно для того, чтобы оценить объем анатомического мертвого пространства. Запишем очевидное уравнение:

$$ДО \times 4\% = (ДО - МП) \times 6\%. \quad (9.9)$$

Откуда следует

$$МП = 1/3 \times ДО. \quad (9.10)$$

Таким образом, объем анатомического мертвого пространства составляет примерно треть нормального дыхательного объема, то есть МП ≈ 180–200 мл.

9.5. ДЫХАНИЕ ПРИ НОРМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ И ПРИ ПАТОЛОГИЧЕСКИХ СОСТОЯНИЯХ

9.5.1. Поток воздуха в процессе дыхания

Во время вдоха воздух поступает из атмосферы в легкие, поскольку давление в альвеолах ниже атмосферного давления. Этот перепад давлений ΔP определяет направление потока воздуха, а объемная скорость потока воздуха определяется как величиной этого перепада, так и сопротивлением и емкостью дыхательной системы.

Емкость (растяжимость) легких составляет примерно 0,2 л/см вод. ст. При увеличении растягивающего давления этот параметр уменьшается, что видно из уменьшения наклона кривой на рисунке 9.12. Более значимым для оценки функции легких является такой параметр, как *удельная емкость*; это емкость легких, нормированная на какой-либо характерный легочный объем данного индивидуума (в качестве такого объема можно использовать жизненную емкость легких, функциональную остаточную емкость, дыхательный объем и т.д.). Для нормирования можно также использовать вес легких и вес данного человека. Растяжимость легких зависит не только от объема и свойств легочной ткани, но и от растяжимости грудной клетки.

Наибольшее сопротивление, оказываемое воздухоносными путями течению воздуха, локализовано в области бронхов промежуточного размера, что видно из рисунка 9.14, *а* и из задачи 9.21. Для того чтобы вычислить сопротивление воздухоносных путей легких (задачи 9.21–9.23) и отдельных ветвей трахеобронхиального дерева (задачи 9.16 и 9.18) можно воспользоваться законом Пуазей-

ля (7.24). При нормальном дыхании «среднего» человека общее сопротивление трахеобронхиального дерева примерно равно 2 см вод. ст./(л/с). Величина этого сопротивления уменьшается с увеличением объем легких (рис. 9.14, *б*).

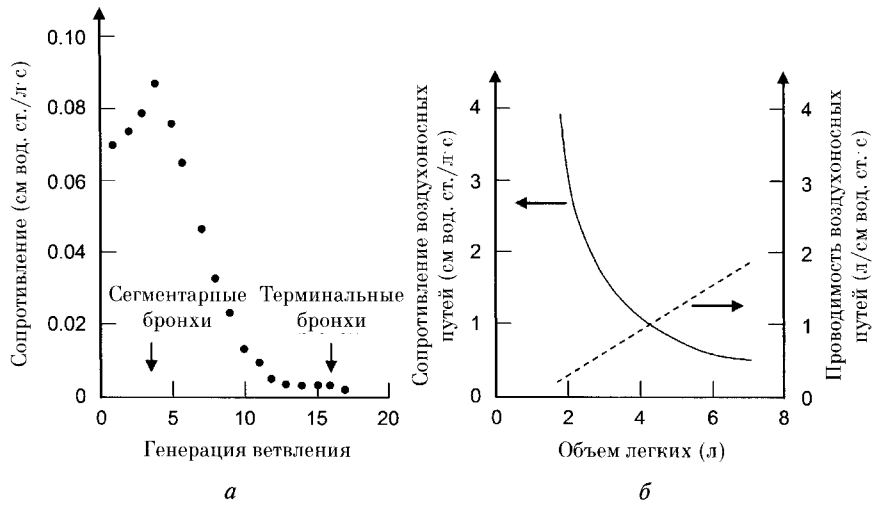


Рис. 9.14. Сопротивление, оказываемое потоку воздуха бронхами разных генераций (*а*); зависимость общего сопротивления и проводимости воздухоносных путей от объема легких (*б*). (Основано на [443], [433] и [421])

Сопротивление воздухоносных путей на 80% определяется собственно *легочным* (аэродинамическим) *сопротивлением*; остальные 20% обязаны своим происхождением вязким силам, возникающим при движении легочной ткани и грудной клетки, и называются *тканевым сопротивлением.*

Важную роль в процессе дыхания играют упругие свойства собственно легких и грудной клетки. На рисунке 9.15 показаны кривые растяжимости (зависимости объема от давления в воздухоносных путях) для легких, грудной клетки и всего дыхательного аппарата.

Достаточно ли велика разность давлений между альвеолами и атмосферой для того, чтобы обеспечить «прокачивание» через легкие должного количества воздуха в каждом цикле дыхания?

В начале каждого дыхательного цикла (во время дыхательной паузы) разность давлений между альвеолами и атмосферой равна нулю. Затем она начинает увеличиваться, достигая максимального значения ΔP_{max}, после чего начинает уменьшаться, вновь достигая нулевого уровня в конце дыхательного цикла. Определим среднюю по времени разность давлений. Представим себе, что процесс вдоха равен половине длительности синусоидальной волны, и перепад давлений в течение этого периода меняется по закону $\Delta P(t) = \Delta P_{max} sin(2\pi ft) =$

$= \Delta P_{max} sin(\pi t / T_{half\ period})$, и такое изменение происходит в течение полупериода (half period), то есть $T_{half\ period} = 1/(2f)$. (Параметр f равен частоте дыхания, а последнее выражение справедливо в том случае, когда длительности вдоха и выдоха равны.) Для $f = 0.25$ Гц, $T_{half\ period} = 2$ с. Средний перепад давлений ΔP_{av} за время вдоха дается формулами

$$\Delta P_{av} = \frac{1}{T_{half\ period}} \int_0^{T_{half\ period}} \Delta P_{max}\, sin\left(\pi t / T_{half\ period}\right) dt\,. \qquad (9.11)$$

$$\Delta P_{av} = \frac{\Delta P_{max}}{T_{half\ period}} \frac{T_{half\ period}}{\pi} \left(cos\left(\pi T_{half\ period} / T_{half\ period}\right)\right) - cos\,(0) = \frac{2}{\pi} \Delta P_{max}. \qquad (9.12)$$

Таким образом, при ΔP_{max} = 1,1 мм рт. ст., среднее давление на вдохе ΔP_{av} = 0,7 мм рт. ст.

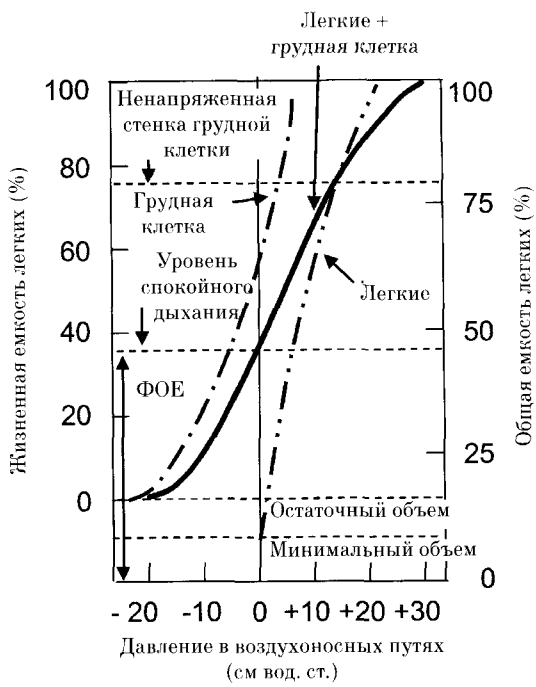


Рис. 9.15. Кривые зависимости объем-давление для легких, стенки грудной клетки (без легких) и стенки грудной клетки вместе с легкими при расслабленных дыхательных мышцах. Кривая для легких аналогична таковой, изображенной на рис. 9.12, с тем лишь отличием, что здесь не показана петля гистерезиса и давление в воздухоносных путях имеет противоположный знак по сравнению с ранее приводившимся давлением вне легких. ФОЕ — функциональная остаточная емкость. Измерения проведены с помощью прибора, аналогичного спирометру, изображенному на рис. 9.13, *б*. (Основано на [443])

Пусть объем воздуха, вдыхаемого за один акт вдоха, равен V_{in}. Тогда средний объемный расход (средняя объемная скорость) протекающего по воздухоносным путям воздуха равен $Q_{av} = V_{in}/T_{half\ period}$. При дыхательном объеме ($= V_{in}$) = 0,5 л, Q_{av} = 0,25 л/с. Поскольку объемный расход пропорционален вызвавшему его перепаду давлений, то, во-первых, объемный расход, также, как и перепад давлений, меняется по гармоническому (синусоидальному) закону, и, во-вторых, $Q_{max} = (\pi/2)\,Q_{av}$. Таким образом, при спокойном дыхании $Q_{max} = (\pi/2)\,0{,}25$л/с = 0,4 л/с. Сопротивление R, оказываемое всем воздуховодным трактом движению воздуха, можно оценить, пользуясь формулой $Q = \Delta P/R$ (или $R = \Delta P/Q$). Для случая спокойного дыхания получим R = 0,7 мм рт. ст./0,25(л/с) = $= 3{,}7 \times 10^5$ Па· с/м^3.

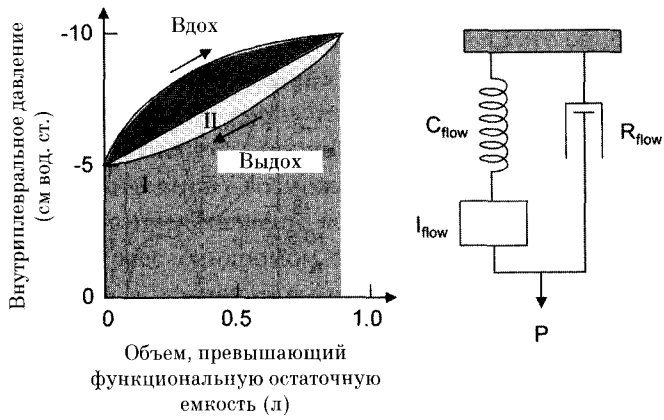
Является поток воздуха ламинарным или турбулентным? Если принять радиус трахеи равным 9 мм, то максимальная линейная скорость потока воздуха в ней будет равна $u_{max} = Q_{max}/A = (400\ \text{см}^3/\text{с})/(\pi\,(0{,}9\ \text{см})^2) = 160$ см/с. Зная плотность воздуха ρ и его вязкость η при температуре тела ($\rho = 1{,}16 \times 10^{-3}$ г/см^3; $\eta = 2 \times 10^{-5}$ Па-с), получим, что число Рейнольдса (7.11) равно $Re = \rho ud/\eta$ = 1600. Таким образом, поток воздуха в трахее, скорее, ламинарный. В более мелких ветвях трахеобронхиального дерева поток воздуха несомненно ламинарный, так как с увеличением номера генерации суммарная площадь сечения возрастает и, значит, линейная скорость течения воздуха уменьшается. Следовательно, уменьшается и число Рейнольдса. Однако в глотке и гортани можно ожидать проявлений турбулентности потока, поскольку стенки этих воздухоносных путей не гладкие.

9.5.2 Механическая модель процесса дыхания и параметры модели

Выше мы рассмотрели аэродинамическое сопротивление, оказываемое потоку воздуха в трахеобронхиальном дереве. На рисунке 9.16, *б* показана более сложная модель легких, учитывающая их эластические свойства. В этой модели параллельно резистивному элементу, описывающему аэродинамическое сопротивление (которое мы только оценили в предыдущем разделе), включены элементы, учитывающие упругие и инерционные свойства легких. Упругие свойства (растяжимость) легочных путей в данной модели описывается соотношением $V(t) = V_d + C_{flow}P(t)$. Инерционными свойствами (индуктивностью) в большинстве случаев, можно пренебречь, в виду их малого вклада в механику легких. Элементы этой модели управляются давлением, которое развивают дыхательные мышцы.

9.5.3. Цикл вдоха-выдоха

На рисунке 9.17 показаны зависимость от времени давления в легких, объемного расхода воздуха и изменения легочного объема в процессе цикла вдоха-выдоха. Если считать влияние аэродинамического сопротивления на течение воздуха пренебрежимо малым, то альвеолярное давление всегда будет равно нулю, а внутриплевральное давление будет изменяться так, как показано пунктирной кривой, которая определяется эластической отдачей легочной ткани.



а *б*

Рис. 9.16. Работа, производимая легкими в процессе вдоха (области I + II + III) и выдоха (область I) (*а*). При отсутствии вязкости (и, следовательно, аэродинамического сопротивления) работа по раздуванию легких определяется областями I + II. Эта работа связана с растяжимостью легких. Дополнительная работа (область III) связана с преодолением в процессе вдоха аэродинамического сопротивления. Механическая модель легких с сосредоточенными емкостью (растяжимостью) C_{flow}, аэродинамическим сопротивлением R_{flow} и индуктивностью (отражающую силы инерции) I_{flow} (*б*). *P* представляет собой силу, развиваемую дыхательными мышцами. Инерционными свойствами можно пренебречь во всех ситуациях, кроме случаев больших потоков воздуха. (Основано на [430, 444])

Также полезно построить график, на котором эти переменные представлены в виде зависимости друг от друга. На рисунке 9.18 представлены зависимости легочного объема от давления в легких, наблюдающиеся в ходе дыхательного цикла. Эти зависимости представляют собой замкнутые траектории, нанесенные пунктирными линиями. (При таком представлении время является параметром,

отражающим положение точки на траектории.) Польза таких графиков определяется тем, что в легких есть растяжимые трубки, объем и давление в которых взаимосвязаны. Кроме того, такие графики позволяют оценить особенности, отличающие одну модель дыхания от другой.

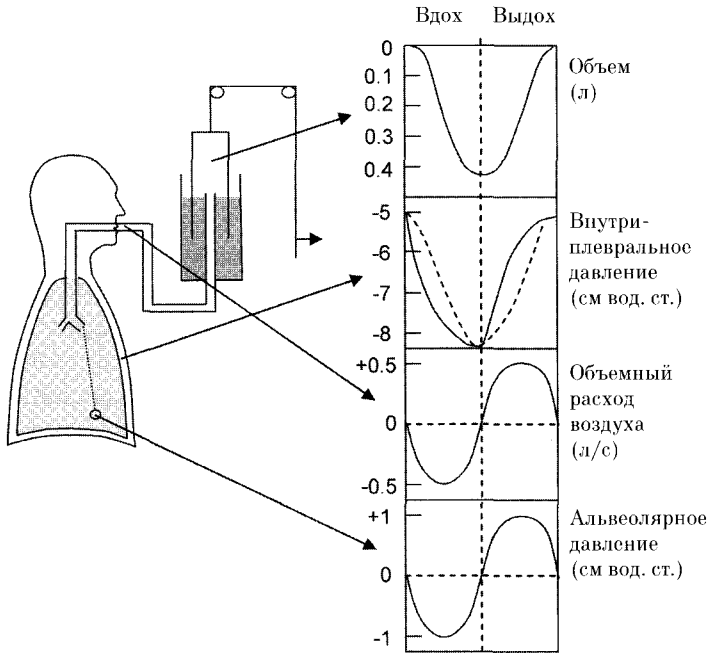


Рис. 9.17. Зависимость от времени объема легких, внутриплеврального давления, объемного расхода воздуха и альвеолярного давления в ходе дыхательного цикла. Если пренебречь влиянием аэродинамического сопротивления на течение воздуха, то альвеолярное давление в течение всего цикла будет равно нулю, а внутриплевральное давление будет изменяться так, как показано пунктирной кривой. (Основано на данных [443])

9.5.4. Дыхание при заболеваниях легких

Приведенные на рисунке 9.18 статические и динамические зависимости объема от давления позволяют понять, как различные заболевания легких влияют на их растяжимость, объем и аэродинамическое сопротивление. *Обструктивные* нарушения связаны с обструкцией (нарушением проходимости) воздухоносных путей. К ним относятся хронический бронхит (избыточное производство слизи в бронхиальном дереве), эмфизема легких (расширение воздушных пространств дистально от терминальных бронхиол с поражением стенки респираторной системы и альвеол) и бронхиальная астма (сужение воздухонос-

ных путей на большом их протяжении, часто возникающее спонтанно). Такие обструкции дыхательных путей (рис. 9.19) могут быть обусловлены, во-первых, избыточной секрецией, связанной с хроническим бронхитом, во-вторых, утолщением стенки дыхательной трубки, связанным с отеком или гипертрофией мышц, и, в-третьих, внешними нарушениями, такими как отек, увеличении лимфатических узлов или деструкция легочной альвеолярной ткани, что наблюдается при эмфиземе. (Отек представляет собой накопление избыточной жидкости в тканях или в полостях тела.) Все эти обструктивные нарушения, а также недостаточное количество мелких бронхиол, связанное с разрушением легочной ткани, ведут к увеличению аэродинамического сопротивления. Разрушение эластической стенки альвеол уменьшает упругость легочной ткани и, таким образом, приводит к уменьшению растяжимости легких. К *рестриктивным* нарушениям относятся такие поражения, при которых оказывается уменьшенной (ограниченной) возможность раздувания легких. На рисунке 9.18 такие нарушения представлены легочным фиброзом и идиопатическим респираторным дистресс синдромом. (В обоих случаях видно уменьшение угла наклона кривой, а, следовательно, растяжимости легких.) Для этих нарушений характерно уменьшение жизненной емкости легких, притом, что аэродинамическое сопротивление не увеличено. Встречаются также *сосудистые расстройства,* например, отек легких, при котором в легких происходит накопление избыточной жидкости.

Возникающая при различных видах легочной патологии дыхательная недостаточность проявляет себя различным образом. Как видно из рисунка 9.20, объем вдоха оказывается значительно меньше нормального в случаях, когда снижена растяжимость легких и/или увеличено аэродинамическое сопротивление потоку воздуха. Обнаружить дыхательную недостаточность можно с помощью спирометра, обладающего низким сопротивлением. Делается это несколько иначе, чем показано на рисунке 9.13. После очень глубокого вдоха человека просят выдохнуть с максимально возможной силой и скоростью. Объем выдохнутого при этом воздуха называется *форсированной жизненной емкостью* легких (ФЖЁЛ). (Эта величина несколько меньше, чем жизненная емкость легких измеренная «нормальным» способом, то есть при медленном выдохе). Также регистрируют объем воздуха, который человек выдыхает за первую секунду форсированного выдоха (эта величина называется *объем форсированного выдоха за 1 секунду,* $ОВФ_1$). Как видно из рис. 9.21, ФЖЁЛ для нормальных легких равна 5 л и отношение $ОВФ_1$/ФЖЁЛ = 80%. В случае обструктивного поражения легких ФЖЁЛ значительно меньше — 3,1 л — и отношение $ОВФ_1$/ФЖЁЛ = 42%. Если же речь идет о рестриктивном поражении легких, то, как и при обструктивном поражении, величина ФЖЁЛ значительно ниже чем в норме (3,1 л), но отношение $ОВФ_1$/ФЖЁЛ выше нормального (90%).

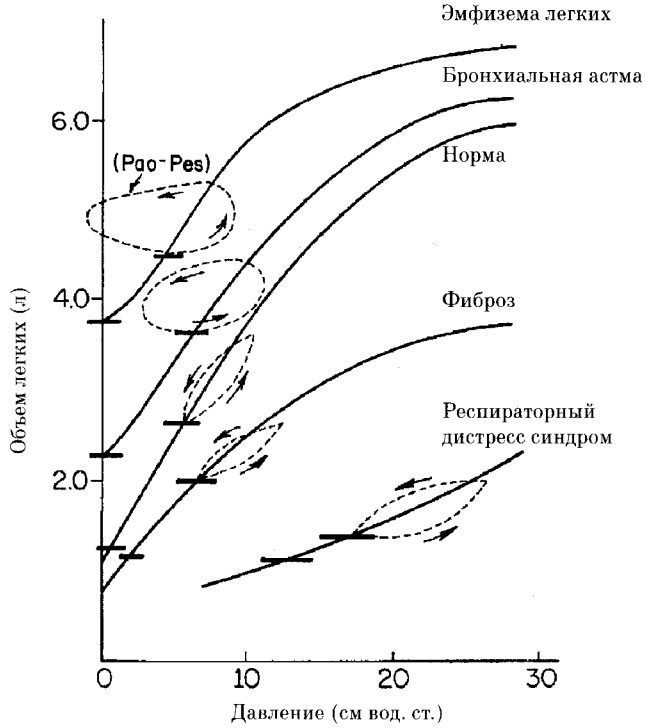


Рис. 9.18. Типичные зависимости объема легких от давления в норме и для пациентов с различными респираторными заболеваниями. Зависимости, снятые в статических условиях, представляют собой монотонно возрастающие кривые. На каждой кривой нижняя горизонтальная черта соответствует остаточному объему, а верхняя горизонтальная черта обозначает функциональную остаточную емкость. Для каждого случая приведены динамические дыхательные кривые (пунктирные линии), соответствующие дыханию с нормальным дыхательным объемом. (Перепечатано из [430] с разрешения издательства Elsevier)

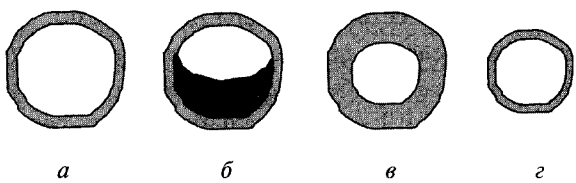


Рис. 9.19. Нормальная воздуховодная трубка (*а*) и суженные воздуховоды, в которых обструкция обусловлена частичной забитостью просвета (*б*), утолщением стенки трубки (*в*) и внешними нарушениями (*г*). См. также рис. 9.22. (Основано на [444])

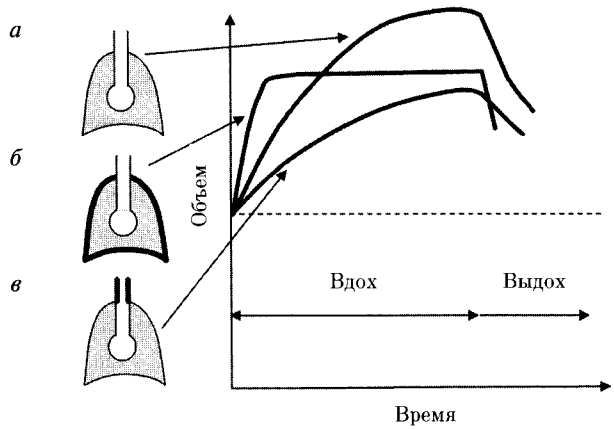


Рис. 9.20. Объем легких в процессе вдоха для нормальных условий (*а*), случая уменьшенной растяжимости (*б*) и случая увеличенного аэродинамического сопротивления (*в*). (Основано на [443])

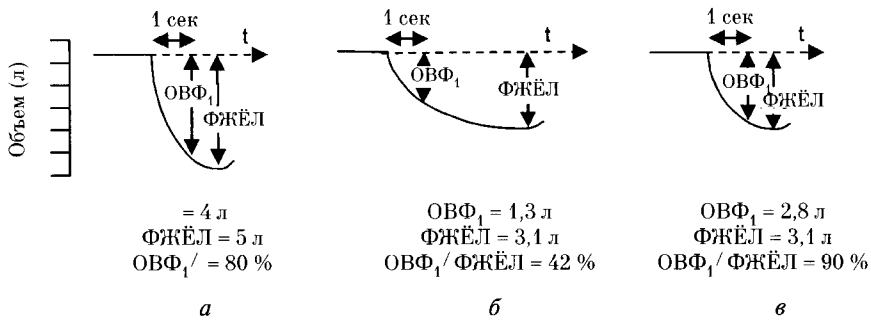


Рис. 9.21. Форсированный выдох в случаях нормальных легких (*а*), обструктивного поражения (*б*) и рестриктивного поражения (*в*). (Основано на [444])

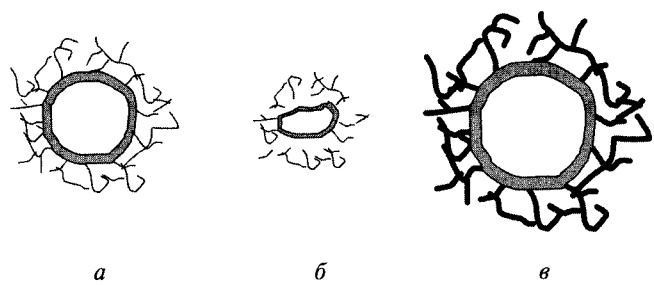


Рис. 9.22. Размеры воздухоносных путей у пациентов с различными заболеваниями: норма (*а*), эмфизема (*б*), фиброз (*в*). (Основано на [444])

На рисунке 9.22 показано, что при эмфиземе воздухоносные пути имеют тенденцию к спадению (коллапсу), что обусловлено уменьшением радиальной тяги со стороны окружающих структур. При интерстициальном фиброзе, напротив, воздуховодные пути становятся шире, их диаметр увеличивается, что связано с увеличением радиальной тяги. Это приводит к тому, что воздуховодные пути при фиброзе занимают большую, чем в норме, часть легких.

9.5.5. Дыхание на высоте

На уровне моря при нормальной температуре (300K) парциальное давление кислорода равно 161 мм рт. ст. (21,2 кПа). При подъеме на высоту процентное содержание кислорода в воздухе не меняется, но уменьшается барометрическое давление и, следовательно, снижается парциальное давление кислорода. Это является предпосылкой возникновения гипоксии тканей, то есть недостаточного снабжения тканей кислородом. Снижение парциального давления кислорода может стать при увеличении высоты подъема над уровнем моря столь значительным, что нормальное функционирование тканей будет уже невозможно. Критическое парциальное давление кислорода равно 57 мм рт. ст. (7,5 кПа). Выясним, *при подъеме на какую высоту над уровнем моря достигается критическое давление.*

Давление столба жидкости, имеющей постоянную плотность ρ, равно, согласно формуле (2.48) $P = \rho g h$, где g — ускорение свободного падение, h — высота столба. В главе 8 мы рассматривали столб крови. Здесь мы выясним, чему равно давление, оказываемое столбом воздуха на некоторую площадку, расположенную на высоте z, если считать, что уровень моря соответствует $z = 0$. Изменение давления P с изменением высоты подъема z дается формулой

$$dP = -\rho g dz. \tag{9.13}$$

Поскольку рассматриваемая нами высота подъема над уровнем моря много меньше радиуса Земли, мы пренебрежем зависимостью величины ускорения свободного падения g от z. (Этот вопрос рассматривается в задаче 9.35).

Запишем закон (7.2) для идеального газа $P = nRT$, где n — концентрация молекул газа, R — универсальная газовая постоянная и T — абсолютная температура. Этот же закон удобнее записать в виде

$$P = RT\rho/\mu, \tag{9.14}$$

где ρ — плотность газа, а μ — его молекулярная масса ($\rho = \mu n$). Допустим, что температура (300K) также не меняется с изменением высоты (см. задачу 9.40). Разделив (9.13) на (9.14), получим уравнение с разделяющимися переменными

$$dP/P = -(\mu g/RT)\, dz. \tag{9.15}$$

Интегрируя это уравнение в пределах от уровня моря ($z = 0$) до высоты h, получим

$$P(h) = P_{z=0}\, exp((-\mu g/RT)\, h). \qquad (9.16)$$

Учитывая, что молекулярная масса кислорода $\mu = 32$ г/моль, найдем, что высота, на которой достигается критическое парциальное давление кислорода, равна 8,25 км. (Получив такой результат, не грех вспомнить о том, что, выводя формулу (9.16), мы полагали температуру воздуха не зависящей от высоты, что, конечно, является очень грубым допущением. Если принять во внимание, что температура воздуха уменьшается с высотой, то нетрудно понять, что в действительности критическое парциальное давление кислорода достигается на значительно меньшей высоте над уровнем моря.)

9.6. РАБОТА, НЕОБХОДИМАЯ ДЛЯ ОСУЩЕСТВЛЕНИЯ ДЫХАНИЯ

Во время вдоха мышцы грудной клетки и диафрагма совершают положительную работу, результатом которой является расправление легких [420, 430, 431, 443]. Спокойный нормальный выдох осуществляется без совершения работы, однако при форсированном выдохе мышцы совершают работу, обеспечивающую быстрое уменьшение объема легких. В процессе дыхания объем легких меняется по закону $V = V_d + C_{\text{flow}}P$ (V_d — объем анатомического мертвого пространства); изменения объема происходят от величины функциональной остаточной емкости $V_{\text{ФОЕ}}$ до величины, равной сумме функциональной остаточной емкости и дыхательного объема $V_{\text{ФОЕ}}$ + ДО. В этом диапазоне $V(t) = V_{\text{ФОЕ}} + C_{\text{flow}}P(t)$. Таким образом, изменение объема $\Delta V(t) = V(t) - V_{\text{ФОЕ}} = C_{\text{flow}}P(t)$, и, следовательно, $P(t) = \Delta V(t)/C_{\text{flow}}$. Работа мышц, обеспечивающих вдыхание дыхательного объема, дается интегралом

$$W = \int_0^{V_t} Pd(\Delta V) = \int_0^{V_t} \frac{\Delta V}{C_{\text{flow}}} d(\Delta V) = \frac{V_t^2}{2C_{\text{flow}}}. \qquad (9.17)$$

Полученная величина равна работе по растягиванию (раздуванию) легких. Она соответствует сумме областей I + II на рис. 9.16, *а*. Реальная работа по осуществлению дыхания несколько больше (области I + II + III), так как должна быть учтена также работа по преодолению вязких сил (аэродинамическое сопротивление).

Если частота дыханий равна f, то мощность, развиваемая дыхательными мышцами на вдохе, определяется формулой

$$\frac{dW}{dt} = f\frac{V_t^2}{2C_{\text{flow}}}. \qquad (9.18)$$

При частоте дыханий, равной 20 в 1 минуту, дыхательном объеме 500 см^3 и растяжимости (емкости) легких, равной 0,1 л/см вод. ст. = 0,1 см^3/(дин/см^2) энергозатраты равны

$$dW/dt = ((20/\text{мин})(500\ \text{см}^3)^2)/(2 \times 0{,}1\ \text{см}^3/(\text{дин}/\text{см}^2)) =$$
$$= 3{,}6 \times 10^3\ \text{Дж/сутки} = 0{,}86\ \text{ккал/сутки}. \quad (9.19)$$

Эффективность (коэффициент полезного действия), с которой работают дыхательные мышцы составляет $\varepsilon = 5$–10%, поэтому метаболические затраты на дыхание можно оценить (приняв $\varepsilon = 5\%$) как

$$dE/dt = (1/\varepsilon)\ (dW/dt) = 17\ \text{ккал/сутки}. \quad (9.20)$$

Эта оценка очень чувствительна к выбору величин ε и C_{flow}. Полученный в формуле (9.20) результат составляет примерно 1% основного обмена, хотя точные измерения показывают, что «цена дыхания» (расход энергии на функционирование дыхательных мышц) составляет порядка 2% основного обмена. Возможно, мы взяли слишком высокий коэффициент полезного действия, и реально ε равно не 5%, а 3%. Кроме того, мы не учли затраты энергии, обусловленные необходимостью преодолеть аэродинамическое сопротивление и вязкоупругое сопротивление со стороны грудной клетки. Наконец, нужно заметить, что диссипация энергии, обусловленная аэродинамическим сопротивлением носовой полости, составляет примерно половину всех расходов энергии, связанных с процессом дыхания.

При спокойном дыхании выдох пассивный и не требует затрат энергии. Однако при тяжелой физической работе или при интенсивных физических упражнениях метаболические затраты увеличиваются в связи с тем, что, во-первых, активный форсированный выдох требует расходования энергии на работу дыхательных мышц, во-вторых, частота дыханий увеличивается и, в-третьих, значительно возрастает дыхательный объем. В результате энергия, расходуемая на обеспечение дыхания («цена дыхания»), может достигать 25% от общих метаболических затрат организма. Отметим, что частое поверхностное дыхание требует больших затрат энергии, чем нормальное спокойное дыхание. Это связано с тем, что при быстром поверхностном дыхании увеличиваются затраты энергии, необходимой для прохождения вязкого воздуха по воздухоносным путям. Аналогично, медленное глубокое дыхание также связано с большими, чем в норме, затратами энергии, что связано с необходимостью преодолевать эластическое сопротивление легких и грудной клетки. В задаче 9.12 мы сравним другие относительные преимущества и недостатки этих двух режимов дыхания.

9.7. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Макроскопические основы функции легких и процесса дыхания могут быть поняты благодаря анализу взаимоотношений дыхательных объемов, давления в разных участках легких и на разных стадиях дыхательного цикла,

а также потока воздуха в трахеобронхиальном дереве. Эти же взаимоотношения позволяют понять физическую природу принципов функционирования отдельных элементов легких. Модели функционирования легких позволяют понять не только то, как работают легкие в норме, но и то к каким изменениям в их работе приводят легочные заболевания.

ЗАДАЧИ

Легкие

9.1. Вычислите легочные объемы для мужчины массой 70 кг, женщины массой 50 кг и ребенка массой 5 кг, используя для этого аллометрические соотношения, приведенные в таблице 1.13.

9.2. Приняв количество альвеол в легких равным 3×10^8, а функциональную остаточную емкость равной 2,5 литрам, вычислите средний объем и радиус одной альвеолы.

9.3. Используя данные, приведенные в таблице 9.1, покажите, что расстояние, которое проходит воздух от трахеи до альвеол равно 273 мм.

9.4. Чему равен общий объем легких (по данным таблицы 9.1)? В каких ветвях трахеобронхиального дерева объем максимален?

9.5. Удовлетворяют ли данные, приведенные в таблице 9.1 уравнению неразрывности потока? Проверьте это, используя данные для бронхиальных ветвей следующих генераций: 0, 1, 2, 3, 4, 5, 10, 16, 20 и 23.

9.6. Вычислите числа Рейнольдса для бронхиальных ветвей тех поколений, которые перечислены в задаче 9.5. Определите, является ли поток воздуха в трахеобронхиальном дереве ламинарным или турбулентным.

9.7. Приняв общий объем крови, протекающей по сосудам малого круга в одну минуту, равным 5 литрам, вычислите перепад давлений на легочных артериях 1, 4, 10, 13, 16 и 17 порядков ветвления.

9.8. В доиндустриальную эпоху содержание углекислого газа в воздухе составляло примерно 280 частей на миллион, а в наше время оно примерно равно 380 частей на миллион. Выразите в обоих случаях парциальное давление CO_2 в мм рт. ст. Можно ли считать, что такие изменения существенно влияют на обмен углекислого газа в легких?

Альвеолы и поверхностное натяжение

9.9. Из формулы (9.7) выведите формулу (9.8).

9.10. Оцените силу, которую должна была бы развивать диафрагма взрослого человека в случае отсутствия в легких сурфактанта.

Дыхание

9.11. Используя рисунок 9.13, б, объясните, как работает спирометр. На сколько поднимается и опускается уровень воды в спирометре в ходе дыхательного цикла? (Задайтесь разумными размерами прибора.)

9.12. Минутный объем дыхания, МОД, то есть объем воздуха (в литрах), поступающий в течение 1 минуты в трахею, равен произведению частоты дыханий f на дыхательный объем (ДО) V_t (л). Однако, в силу существования анатомического мертвого пространства, V_d (МП), в альвеолы при каждом вдохе поступает (и используется в процессе газообмена) только объем воздуха, равный $V_t - V_d$. Из этих соображений, более разумным представляется оценивать не минутный объем дыхания, а минутную альвеолярную вентиляцию (МАВ) $V_a = f(V_t - V_d)$. Найдите МОД и МАВ для условий, приведенных в таблице 9.3, полагая, что объем анатомического мертвого пространства равен 0,15 л.

9.13. Каковы максимальная и средняя скорость потока воздуха для каждого из дыхательных режимов, использованных в задаче 9.12? (Считайте, что время вдоха равно времени выдоха.)

9.14. (а) На сколько увеличивается масса вашего тела и ваш вес после глубокого вдоха, объемом 1 литр?
(б) Увеличится, уменьшится или останется прежней плотность вашего тела после глубокого вдоха? Если вы полагаете, что плотность изменится, оцените, сколь значительно.

Таблица 9.3. Примеры режимов дыхания.

Уровень активности	f (мин$^{-1}$)	V_t (л)
1. Покой, спокойное дыхание	12	0,5
2. Покой, частое, поверхностное дыхание	24	0,25
3. Покой, очень частое, очень поверхностное дыхание	40	0,15
4. Покой, медленное, глубокое дыхание	6	1,0
5. Работа, частое, поверхностное дыхание	24	0,5
6. Работа, медленное, глубокое дыхание	12	1,0

9.15. Какой вывод можно сделать из рис. 8.27 относительно того, какое количество кислорода может быть потреблено единицей объема циркулирующей крови?

9.16. Используя закон Пуазейля, оцените сопротивление трахеи, считая, что её радиус равен 9 мм, а длина — 110 мм. Как эта величина соотносится с общим сопротивлением трахеобронхиального дерева.

9.17. Используя закон Пуазейля, оцените сопротивление голосового тракта, считая, что его можно моделировать тремя последовательно соединенными трубками, длины которых 6, 3 и 6 см, а площади поперечного сечения, соответственно, 5, 1 и 5 $см^2$. (Нарисуйте эту модель.)

9.18. Используя закон Пуазейля, оцените сопротивление носового хода, считая, что его радиус равен 4 мм, а длина — 3 см. Как эта величина соотносится с общим сопротивлением трахеобронхиального дерева. Является ли носовой тракт сопротивлением, ограничивающим величину объемного расхода воздуха?

9.19. Предположим, что вы моделируете дыхательный тракт в виде последовательности трубок, представляющих собой носовой или ротовой ходы, глотку, гортань и трахею. Каждая из этих трубок имеет свое сопротивление потоку воздуха. Чему будет равно общее сопротивление этой модели, и как оценить вклад в это сопротивление каждого из её элементов?

9.20. Как при вдохе, так и при выдохе разность давлений, равная 0,4 см вод. ст. вызывает поток воздуха через нос, равный 0,15 л/с. Определите сопротивление носового хода.

9.21. Рассмотрим приведенное в таблице 9.1 ветвление трахеобронхиального дерева в диапазоне поколений ветвления с 1 по 19.
(а) В каком поколении ветвления сопротивление потоку максимально? Чему оно равно?
(б) Соответствует ли полученный вами результат данным, представленным на рис. 9.14, *а*?

9.22. Общее сопротивление воздуховодных путей равно сумме сопротивлений всех поколений ветвления. Оцените сопротивление трахеобронхиального дерева, пользуясь данными, приведенными на рис. 9.14, *а* и сравните результат с рисунком 9.14, *б*.

9.23. Используя закон Пуазейля, оцените сопротивление четвертого порядка ветвления и сравните эту величину с данными, приведенными в тексте главы.

9.24. Используя рисунок 9.15, определите растяжимость легких и грудной клетки при 0, 20, 40, 60 и 80% жизненной емкости.

9.25. Используйте рис. 9.18 для того, чтобы определить растяжимость легких для каждого уровня растягивающего давления.

9.26. Сравните удельную растяжимость легких мужчины массой 65 кг, растяжимость легких которого 0,2 л/см вод. ст., и мыши массой 20 г, растяжимость легких которой 0,0001 л/см вод. ст.

9.27. Покажите, что поток воздуха при форсированном выдохе у нормального человека и у пациентов с обструктивным и рестриктивным поражением легких (рис.9.21) равен 3,5, 1,4 и 3,7 л/с, соответственно. Для этого определите угол наклона трех кривых, приведенных на графике, соединив прямой линией точки, соответствующие уменьшению объема на 25% и 75% от величины форсированной жизненной емкости.

9.28. Из данных, приведенных на рисунке 9.17, определите сопротивление потоку воздуха.

9.29. Рассмотрим только ту часть работы дыхательных мышц, которая обусловлена растяжимостью легких. Предположим, что растяжимость C_{flow} для нормальных легких равна 0,1 $см^5$/дин. В случае фиброза легких их растяжимость уменьшается. Как изменится работа дыхательных мышц, если при данном дыхательном объеме растяжимость легких уменьшится на x%?

9.30. (задача повышенной сложности) Напишите уравнение, описывающее движение в механической модели, изображенной на рисунке 9.16, *б* и решите это уравнение для случая вдоха.

9.31. (задача повышенной сложности) Покажите, что решение уравнения из задачи 9.30 качественно согласуется с трендами рисунка 9.20: при уменьшении растяжимости постоянная времени и изменение легочного объема уменьшаются, тогда как при увеличении аэродинамического сопротивления постоянная времени увеличивается, а изменение легочного объема уменьшается.

9.32. Оцените мощность (скорость потребления энергии) легочных мышц при работе, во время которой частота дыхания равна 40/мин, а дыхательный объем — 1000 $см^3$.

9.33. Пусть минутный объем кровообращения равен 5 л/мин. Воспользуйтесь известными данными о парциальном давлении кислорода и углекислого газа в

системных капиллярах для того, чтобы оценить количество литров кислорода, потребляемого человеком в течение суток, и количество литров CO_2, выдыхаемого в течение суток. Как изменятся полученные результаты, если вместо парциального давления O_2 и CO_2 в системных капиллярах, вы воспользуетесь данными для легочных капилляров? Почему?

9.34. Если проколоть стенку грудной клетки и париетальную плевру, то внутриплевральное давление увеличится до атмосферного, и легкое спадется (пневмоторакс). Объясните, почему. Нарисуйте график, объясняющий этот эффект.

Дыхание на высоте

9.35. (а) покажите, что ускорение свободного падения g изменяется с высотой z над уровнем моря по закону $g(z) = g(R_{\text{Земли}}/(R_{\text{Земли}} + z))^2$, где радиус Земли $R_{\text{Земли}} = 6378$ км.
(б) Покажите, что такое изменение не оказывает сколько-нибудь значимого влияния на результат, полученный в тексте.

9.36. Чему равно атмосферное давление в Денвере — городе, расположенном на высоте 1600 метров над уровнем моря? Каково там парциальное давление кислорода?

9.37. Современные самолеты обычно летают на высоте 10–11 тысяч метров. Каково на этой высоте общее барометрическое давление и парциальное давление кислорода? Почему самолеты приходится наддувать воздухом? Почему кислородные маски становятся доступными только в том случае, когда происходит разгерметизация?

9.38. Почему некоторые атлеты тренируются на высокогорье?

Таблица 9.4. Общее давление и парциальное давление кислорода на разных высотах. (Использованы данные из работы [445]).

Высота	Урвень моря	2500 м
Атмосферное давление (общее)	760	560
Атмосферное давление (O_2)	159	117
В альвеолах (O_2)	105	77
В артериальной крови (O_2)	100	72
В венозной крови (O_2)	40	40

9.39. Используя уравнение (9.16), оцените изменения с высотой парциального давления азота, приняв во внимание, что его молекулярная масса равна 28 г/моль. На уровне моря отношение концентраций кислорода и азота в воздухе равно 20,9%/78,1% = 0,268. Каково это отношение на высоте, на которой возникает критическая гипоксия?

9.40. В таблице 9.4 сравниваются парциальное давление кислорода (в мм рт. ст.) в воздухе и в различных частях дыхательной и сосудистой систем на уровне моря и на высоте 2500 м:

(а) Убедитесь в том, что в таблице приведены правильные величины общего давления и парциального давления кислорода на уровне 2500 м.

(б) Используя величину давления на уровне моря, убедитесь в том, что приведено правильное значение парциального давления в альвеолах на уровне 2500 м.

(в) На уровне моря минутный объем кровообращения равен 5 л/мин. На сколько должна увеличиться эта величина на высоте 2500 м, для того, чтобы обеспечить такой же поток кислорода в ткани? (Считайте, что изменений показателя гематокрита и содержания гемоглобина в крови не происходит, хотя в условиях высокогорья такие процессы являются нормальным адаптационным ответом организма.)

(г) Насколько должен возрасти минутный объем дыхания на высоте 2500 м для того, чтобы поддержать неизменным уровень доставки кислорода к тканям?

ГЛАВА 10 ЗВУК, РЕЧЬ И СЛУХ

В этой главе мы обсудим вопросы: *Как мы говорим? Как мы слышим?* Чтобы ответить на эти вопросы, мы должны исследовать физику звуковых волн, называемую акустикой, поскольку речь — это создание звука, а слух — его детектирование. В первую очередь рассмотрение коснется основ физики звуковых волн, а затем, более детально, физики человеческих речи и слуха.

Звук важен и для медицинской диагностики. Врачи используют фонендоскопы, чтобы выслушивать звуки в организме (*аускультация*; см. конец этой главы), и выстукивают части тела — будто на барабане играют — для перкуссионной диагностики. Еще одно важное применение звука в медицинской диагностике — это *ультразвуковое картирование* или *ультрасонография* (УЗИ, эхография). Это — неразрушающий метод визуализации, который использует звук с частотами 1–10 Мгц, находящийся за пределами диапазона слышимости для человека (20 Гц – 20 кГц). Получается изображение с очень хорошим пространственным разрешением порядка 1 мм [489, 506]. Волны направляются на объект и отражаются от него с некоторой временной задержкой между выходом из головки зонда и приходом отраженного акустического импульса к детектору, давая представление об относительном расположении объектов. Например, исследование сердца с помощью однолучевого зонда дает полезную, но ограниченную информацию, в частности, о толщине стенки и размерах камер сердца (эхокардиография в М-режиме), тогда как применение многолучевого зонда, излучающего по широкой дуге, дает двумерное изображение сердца (двумерная эхокардиография). Сдвиг частоты звуковой волны при отражении ультразвукового сигнала от движущегося объекта (*эффект Доплера*) является основным методом определения направления кровотока, наличия турбулентности, а также измерения скорости течения крови (доплеровская эхография). (См. задачи 10.22 и 10.23, а также рис. 10.56.)

10.1. ФИЗИКА ЗВУКОВЫХ ВОЛН

Звук представляет собой волну сжатия (упругую волну), распространяющуюся в газе, жидкости или твердом теле. Волна — это периодическое возмущение, которое перемещается в пространстве в некотором направлении z. Она периодична в пространстве, что означает, что в каждый данный момент времени t возмущение периодично по z, как это показано на рисунке 10.1. Она периодична и во времени. Это означает, что при каждом данном значении координаты z, возмущение периодично в зависимости от времени t. Возмущение перемещается со скоростью звука v. Таким образом, за период от момента времени t_1 до момента времени t_2 возмущение проходит расстояние $\delta z = z_2 - z_1 = v(t_2 - t_1)$. Величина $z - vt$ не меняется для возмущения при его «движении» с волной.

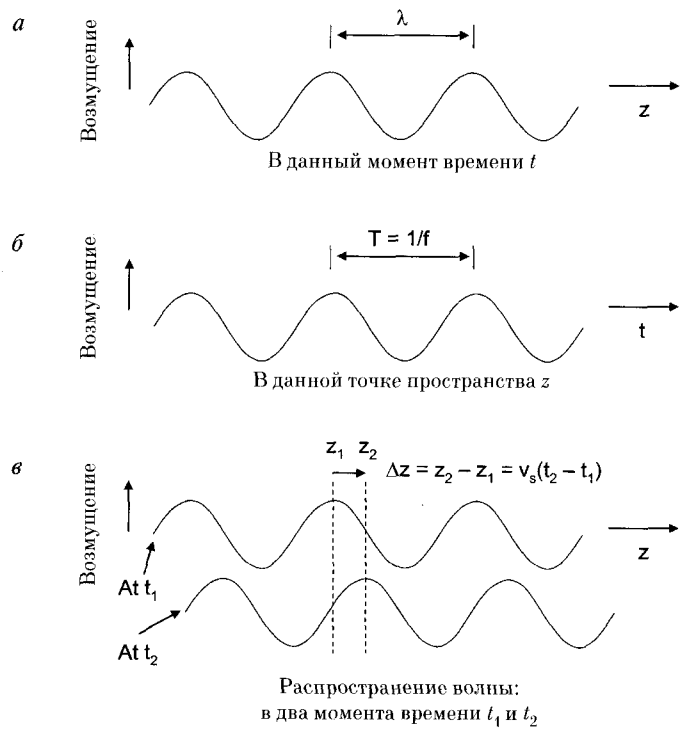


Рис. 10.1. Волны в данный момент времени (*а*), в данной точке (*б*) и в два данных момента времени (*в*), что отражает процесс распространения волны

До сих пор, говоря о волне, мы описывали распространение возмущения некоего общего типа, но не определили, что, собственно, возмущается. В случае звуковых волн эти возмущения представляют собой локальные изменения давления, $\delta P = P(z, t) - P_{\text{ambient}}$, массовой плотности, $\delta\rho$ (или молекулярной плотности,

δn) и смещения, δz, от значений, характерных для окружающей среды. Звуковые волны являются *продольными* волнами сжатия, поскольку эти изменения происходят в том же направлении, что и распространение волны, в данном случае в направлении z. Если дернуть за конец веревки, то вдоль нее будет распространяться волна, но при этом перемещение каждого элемента веревки будет перпендикулярно ей; так образуется *поперечная* волна. Рисунок 10.2 показывает продольное движение молекул при движении звуковой волны. Видно, что изменения давления и плотности совпадают между собой по фазе, что означает, что обе эти величины увеличиваются (компрессия, сжатие) или уменьшаются (разрежение) по сравнению с соответствующими характеристиками окружающей среды одновременно. (Уравнения состояния материала, такие как $P = nRT$ для идеальных газов, показывают, что при повышении плотности давление также возрастает.) Напротив, смещение молекул не совпадает по фазе с изменениями плотности и давления; если плотность и давление меняются по синусоидальному закону, то пространственное смещение меняется по закону косинуса. Там, где плотность и давление максимальны, смещение — нулевое, но чуть левее — оно положительно, а чуть правее — отрицательно, что, собственно, и доставляет максимальное значение величинам давления и плотности. Там, где плотность и давление минимальны, смещение также нулевое, но на этот раз смещение отрицательное чуть левее, а положительное — чуть правее. Все это показано на рисунке 10.2.

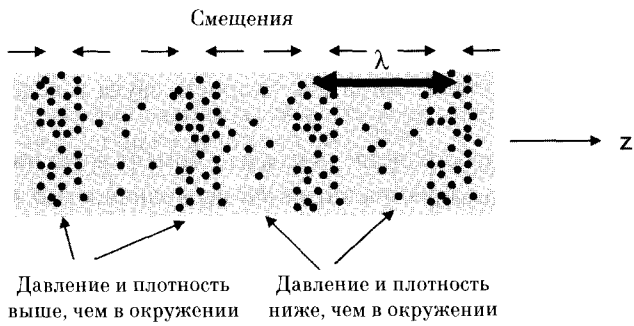


Рис. 10.2. Звуковые волны — это волны сжатия-разрежения

Мы выбрали для рассмотрения простейшую волну, в которой периодические возмущения меняются как синусоидальная функция (или, что то же самое, — косинусоидальная). Поскольку речевые звуковые волны являются сложной суммой таких волн с различными частотами, то с очень хорошим приближением можно исследовать физику волны на каждой из частот, а затем суммировать их эффекты (это называется линейной суперпозицией).

10.1.1. Скорость и свойства звуковых волн

Звуковые волны распространяются со скоростью v_s, которая определяется свойствами среды. В общем случае скорость звука равна

$$v_s = \sqrt{C/\rho}, \tag{10.1}$$

где C — это константа, характеризующая жесткость (или упругость) материала (в отсутствие теплового потока, т. е. в «адиабатических» условиях), а ρ — массовая плотность. В твердых веществах константа упругости может зависеть от направления распространения звуковой волны. Она равняется модулю Юнга Y для распространения компрессионных волн по стержню, длина которого намного больше ширины. Для стали v_s = 5960 м/с. В текучей среде (жидкости и газы), C — это объемный модуль упругости B (адиабатический), который описывает, какой величины давление требуется для достижения данного уменьшения объема. В газах $B = \gamma P$, где γ — это постоянная адиабаты, то есть отношение удельных теплоёмкостей при постоянном давлении (c_p) и постоянном объеме (c_v). (Отношение c_p/c_v находится в диапазоне от 1 — для очень больших молекул — до 5/3 для идеального одноатомного газа; для воздуха, который состоит из двухатомных газов, эта величина составляет 1,4.) Таким образом, скорость звука в газах дается соотношением

$$\sqrt{\frac{\gamma P}{\rho}} = \sqrt{\frac{\gamma RT}{m}}, \tag{10.2},$$

где R — универсальная газовая постоянная (R = 8,31 Дж/моль/К), а m — молекулярная масса. Скорость звука в воздухе составляет 343 м/с (при 20°C), что в 15 раз медленнее, чем в стали, тогда как скорость звука в воде равна 1482 м/с (см. задачи 10.4 и 10.5).

Волны периодичны в пространстве (в каждый момент времени t), это означает, что они распространяются с пространственной периодичностью, называемой длиной волны λ (рис. 10.1). Они периодичны также и во времени (в каждой точке z) с временной периодичностью, называемой периодом T, который зависит от частоты f по формуле $f = 1/T$ (рис. 10.1). Математически возмущение, двигающееся вправо (в сторону больших значений z) может быть выражено как $g(z - v_s t)$ — для любой волны, описываемой некой функцией g, поскольку величина $z - v_s t$ остается постоянной при движении волны вправо со скоростью v_s. Одним из примеров этого является зависимость $\cos(z - v_s t)$. Сходным образом возмущение, смещающееся влево (в сторону меньших значений z) может быть выражено как $g(z + v_s t)$, поскольку величина $z + v_s t$ остается постоянной при перемещении волны влево.

Частота имеет размерность, выраженную в циклах (колебаниях) в секунду, именуемую герц (Гц). (Иногда мы будем пользоваться круговой (радиальной) частотой ω, которая измеряется в радианах в секунду (рад/с) или просто 1/с

и которая связана с частотой, измеряемой в Гц, соотношением $\omega = 2\pi f$.) Длина волны, частота и скорость распространения волны связаны между собой соотношением

$$v_s = \lambda f. \tag{10.3}$$

Итак, низкочастотные волны имеют большие длины волн, тогда как высокочастотные — малую длину волны. Исходя из скорости звука в воздухе, звуковая волна с частотой $f = 1000$ Гц имеет длину волны, равную 0,34 м (т. е. прибл. 1 фут). Для некоторых типов волн v_s зависит от f, и тогда $v_s = v_s(f)$, однако к распространению звука в воздухе это не относится. Когда звуковые волны переходят из одной среды в другую, частота остается той же самой, но меняется длина волны в зависимости от скорости звука (10.3). Надо отметить, что звуковые волны — это распространяющееся возмущение, при котором реальные молекулы смещаются лишь на очень малые расстояния (и физически не перемещаются вместе с возмущением).

10.1.2. Интенсивность звуковых волн

Интенсивность звуковой волны I — это энергия, переносимая волной через единицу поверхности за единицу времени (с размерностью Дж/м^2/с или Вт/м^2). На расстоянии R от изотропного источника средней звуковой мощности P_{power}, интенсивность составляет

$$I = \frac{P_{power}}{4\pi R^2}. \tag{10.4}$$

Таблица 10.1. Массовая плотность, скорость звука и акустический импеданс. (С использованием данных из [467, 489]).

Материал	ρ (кг/м^3)	v_s (м/с)	Z (= ρv_s) (кг/м/с)
Воздух (20°C)	1,20	343	413
Вода	$1{,}00 \times 10^3$	1,480	$1{,}48 \times 10^6$
Жир	$0{,}92 \times 10^3$	1,450	$1{,}33 \times 10^6$
Мышцы	$1{,}04 \times 10^3$	1,580	$1{,}64 \times 10^6$
Кость	$2{,}23 \times 10^3$	3,500	$7{,}80 \times 10^6$
Кровь	$1{,}03 \times 10^3$	1,570	$1{,}61 \times 10^6$
Мягкие ткани среднее [a]	$1{,}06 \times 10^3$	1,540	$1{,}63 \times 10^6$
Легкие	286	630	$1{,}80 \times 10^5$

[a] Значение для мягких тканей репрезентативно для кожи, почек, печени и мозга.

Интенсивность звука также равна кинетической энергии волны на единицу объема, $\rho u^2_{max}/2$ умноженной на скорость звука v_s,

$$I = \frac{1}{2}\rho u^2_{max} v_s, \tag{10.5}$$

где $u_{max} = (\delta z_{max})\omega$ — максимальная скорость молекул при максимальном смещении δz_{max} в ходе возмущения. Следовательно, мы видим, что

$$I = \frac{1}{2}\rho v_s \left[(\delta z_{max})\omega\right]^2. \tag{10.6}$$

Акустический импеданс среды Z определяется как произведение массовой плотностью среды и скорости звука в ней,

$$Z = \rho v_s. \tag{10.7}$$

В таблице 10.1 приведены плотности вещества, скорость звука и акустический импеданс воздуха, воды, жира, мышц и некоторых других структур организма. Акустический импеданс воды, жира и мышц приблизительно в 3500 раз больше, чем у воздуха. Ниже мы увидим, что именно это расхождение обусловливает отражение звука на границе раздела воздуха и этих сред.

В дальнейшем изложении в данной главе мы для упрощения обозначим избыточное давление δP ($= P - P_{атмосферное}$) как P и будем именовать его звуковым давлением. Помимо того, P — это максимальное давление в цикле P_{max}. Величина максимального изменения давления в звуковой волне связана с максимальным смещением уравнением

$$|P| = (\rho v_s)\,\omega\,|\delta z_{max}| = Z\omega\,|\delta z_{max}|. \tag{10.8}$$

Это вытекает из того факта, что давление — это сила, приходящаяся на единицу поверхности, а сила — это изменение импульса в единицу времени, и, таким образом, давление — это изменение импульса на единицу поверхности за единицу времени. Используя (10.8), получаем выражение для интенсивности звука, которое будет иметь вид

$$I = \frac{1}{2} Z (\delta z_{max})^2 \omega^2 = \frac{P^2}{2Z}. \tag{10.9}$$

Интенсивность звука I измеряется в Вт/м^2 или каких-либо иных эквивалентных единицах. Очень распространено представление интенсивности звука и более физиологически обоснованным образом, когда I отнесена к $I_{ref} = 10^{-12}$ Вт/м^2; где I_{ref} — это интенсивность звука, который при частоте 3000 Гц едва различим. Поскольку интенсивности звука в нашей повседневной жизни обычно на много порядков превосходят эту базовую интенсивность, для характери-

стики I обычно используют логарифмическую шкалу с основанием 10 (десятичный логарифм). Таким образом, интенсивность звукового воздействия можно измерять в единицах белл, названных в честь Александра Грэхэма Белла, I (в беллах) = $lg(I/I_{ref})$. На самом деле, обычно используют более дробную шкалу из десятых долей белла, называемых децибелами или дБ,

$$I \text{ (в дБ)} = 10\, lg \frac{I}{I_{ref}}. \qquad (10.10)$$

Например, при $I = 10^{-8}$ Вт/м^2 = $10^4\, I_{ref}$ мы видим, что I (в дБ) = $10\, lg(10^4) = 10 \times 4 =$ = 40 или 40 дБ.

Шкала децибел также применяется для того, чтобы показать относительные величины интенсивности, например I_2 к I_1. При

$$I_1 \text{ (в дБ)} = 10\, lg \frac{I_1}{I_{ref}} \text{ и } I_2 \text{ (в дБ)} = 10\, lg \frac{I_2}{I_{ref}}, \qquad (10.11)$$

ясно, что

$$I_2 \text{ (в дБ)} - I_1 \text{ (в дБ)} = 10\ lg \frac{I_2}{I_{ref}} - 10\ lg \frac{I_1}{I_{ref}} = 10\ lg \frac{I_2}{I_1}. \qquad (10/12)$$

Итак, повышение интенсивности звука на 20 дБ соответствует множителю 10^2 или 100-кратному увеличению I. Поскольку шкала децибел также используется для определения относительных величин, эта абсолютная акустическая единица в (10.10) часто обозначается как дБ УЗД (уровня звукового давления). Таблица 10.2 показывает акустические интенсивности наиболее распространенных звуков. Обычный шумовой фон составляет 50–60 дБ УЗД. Звуковая интенсивность обычного разговора — 60–70 дБ УЗД. Речь на расстоянии 1 м дает около 70–80 дБ УЗД. Болевой порог составляет около 120 дБ УЗД. Оконные стекла вылетают при интенсивности около 163 дБ УЗД. Ударная волна взрыва и звуковой удар при прохождении самолетом звукового барьера на расстоянии 330 м вызывают звук с интенсивностью около 200 дБ УЗД.

Астронавты «Аполлона» подвергались во время старта корабля действию очень громкого звука — более 85 дБ УЗД в течение 80 с после старта с максимальным уровнем на частотах, ниже 100 Гц [468, 480]. Приблизительно через 60 с после старта интенсивность звука в кабине экипажа составляла около 123 дБ в широком диапазоне частот, однако астронавты слышали намного менее сильный звук, поскольку были в шлемах и скафандрах: от 119 дБ на частоте 63 Гц до 89 дБ на частоте 2000 Гц. На стартовом столе в 10 м ниже поверхности земли максимальный уровень составлял 158–168 дБ УЗД в диапазоне 2–2000 Гц, со снижением до 152 дБ на частоте 8000 Гц [480, 482]. В 400 м от стартового стола интенсивность была ниже на 12–31 дБ.

Таблица 10.2. Типичные интенсивности звука.

	Интенсивность (Вт/м^2)	Уровень интенсивности (дБ УЗД)
Чуть слышимый звук для человека с хорошим слухом	10^{-12}	0
Человеческое дыхание на расстоянии 3 м	10^{-11}	10
Шепот на расстоянии 1 м, шелест листьев, тиканье часов	10^{-10}	20
Спокойный жилой район ночью, гул холодильника	10^{-8}	40
Тихий ресторан, шум дождя	10^{-7}	50
Обычная беседа на расстоянии 1 м, звуки в офисе, ресторане	10^{-6}	60
«Рабочее» дорожное движение	10^{-5}	70
Громкая музыка, напряженное дорожное движение, работающий пылесос на расстоянии 1 м	10^{-4}	80
Шумный завод	10^{-3}	90
Скоростной трамвай, пневматический молот на расстоянии 2 м, диско-клуб, воздушная сушилка	10^{-2}	100
Разгоняющийся мотоцикл на расстоянии 5 м, цепная пила на расстоянии 1 м	10^{-1}	110
Рок-концерт, стартующий реактивный самолет на расстоянии 100 м	$1 = 10^{0}$	120
Отбойный молоток	10^{1}	130
Выстрел из огнестрельного оружия, петарда	10^{2}	140
Реактивный двигатель на расстоянии 30 м	10^{3}	150
Ракетный двигатель на расстоянии 30 м	10^{6}	180

Уравнение (10.9) связывает интенсивность звука и звуковое давление соотношением $I = P^2/2Z$. Относительная интенсивность $I_{\text{tef}} = P^2{}_{\text{ref}}/2Z$, и при $I_{\text{ref}} = 10^{-12}$ Вт/м^2 и $Z = 413$ кг/м^2·с в воздухе, относительное давление $P_{\text{ref}} = 2{,}9 \times 10^{-5}$ Н/м^2 (Па). Деление этих двух соотношений для интенсивности и давления дает

$$\frac{I}{I_{\text{ref}}} = \frac{P^2}{P_{\text{ref}}^2}, \tag{10.13}$$

а, используя (10.10), получаем

$$I\ (\text{в дБ УЗД}) = 20\ lg\ \frac{P}{P_{ref}}. \qquad (10.14)$$

Иногда проводят различие между выражением интенсивности (10.10), которое дает уровень интенсивности (УИ) в единицах дБ УИ, и выражением (10.14) для звукового давления, которое дает уровень звукового давления в дБ УЗД. Здесь, однако, такое различие делаться не будет, и будут использоваться единицы дБ УЗД. Обобщение (10.12) приводит к соотношению

$$I_2(\text{в дБ УЗД}) - I_1(\text{в дБ УЗД}) = 10\,lg\frac{I_2}{I_1} = 20lg\frac{P_2}{P_1}. \qquad (10.15)$$

Когда интенсивность звука увеличивается на 60 дБ, I возрастает в 10^6 раз, а P — в 10^3 раз.

В электронике существует аналог выражения (10.9), где мощность $P_{\text{электр.}} = V^2_{\text{электр}}/2R_{\text{электр}}$, в котором $V_{\text{электр}}$ — напряжение, а $R_{\text{электр}}$ — сопротивление (Множитель 2 в делителе относится к переменному току, а для постоянного тока — отсутствует). Как и в акустике, шкала децибел обычно используется в электронике аналогично (10.10), (10.12) и (10.15).

Поглощение звука

В каждой данной среде звуковая волна может ослабляться вследствие поглощения и рассеяния. При рассеянии часть распространяющегося излучения направляется во множество разных направлений, не будучи поглощенной. Амплитуда звуковой волны (A = величина давления $\delta P_{\max}$ или смещение $\delta z_{\max}$) с расстоянием z уменьшается экспоненциально. Это может быть выражено в форме

$$A(z) = A(z = 0)\ exp(-\gamma_{\text{звук}} Fz), \qquad (10.16)$$

где $\gamma_{\text{звук}}$ — это коэффициент поглощения, а F — зависимость от частоты. Для чистых жидкостей $F = f^2$ в Гц^2, а в мягких тканях $F \sim f$ в Гц. Типичные значения $\gamma_{\text{звук.}}$ для тканей организма даны в таблице 10.3, а в таблице 10.4 — для других материалов. Используя (10.13), можно получить, что мощность или интенсивность звука варьирует как

$$I(z) = I(z = 0)\ exp(-2\gamma_{\text{звук.}} Fz). \qquad (10.17)$$

Эта зависимость также применима к поглощению света в среде и именуется законом Бэра. В терминах закона Бэра коэффициент интенсивности поглощения $2\gamma_{\text{звук}}F$ в (10.17) именуется $\alpha_{\text{звук.}}$, и таким образом, для тканей $\alpha_{\text{звук}} = 2\gamma_{\text{звук}}f$. Закон Бэра для света обычно выражают в форме:

$$I(z) = I\ (z = 0)\ exp(-\alpha_{\text{свет}} z). \qquad (10.18)$$

Таблица 10.3. Величины коэффициентов поглощения $\gamma_{звук.}$ для тканей. (С использованием данных из [467]).

Ткань	$\gamma_{звук.}$ (с/м)
Внутриглазная жидкость	$1{,}1 \times 10^{-6}$
Стекловидное тело	$1{,}2 \times 10^{-6}$
Кровь	$2{,}1 \times 10^{-6}$
Мозг (младенца)	$3{,}4 \times 10^{-6}$
Живот	$5{,}9 \times 10^{-6}$
Жир	$7{,}0 \times 10^{-6}$
Мягкие ткани (в среднем)	$8{,}3 \times 10^{-6}$
Печень	$1{,}0 \times 10^{-5}$
Нервы	$1{,}0 \times 10^{-5}$
Мозг (взрослого)	$1{,}1 \times 10^{-5}$
Почки	$1{,}2 \times 10^{-5}$
Мышца	$2{,}3 \times 10^{-5}$
Хрусталик	$2{,}6 \times 10^{-5}$
Кость	$1{,}6 \times 10^{-4}$
Легкое	$4{,}7 \times 10^{-4}$

Умножение этой величины на частоту f (в Гц) дает величину коэффициента поглощения на единицу длины.

Таблица 10.4. Величина коэффициента поглощения $\gamma_{звук.}$ для жидкостей. (С использованием данных из [467]).

Жидкости	$\gamma_{звук.}$ ($с^2$/м)
Вода	$2{,}5 \times 10^{-14}$
Касторовое масло	$1{,}2 \times 10^{-11}$
Воздух (при нормальных условиях)	$1{,}4 \times 10^{-10}$

Умножение на f^2, где f частота (в Гц), дает величину коэффициента поглощения на единицу длины.

При анализе измеряемой фракции интенсивности звука или света, переносимой средой, должны учитываться все возможные механизмы, как то: отражение от границ раздела сред (см. ниже), поглощение и рассеяние. Поскольку длины звуковых волн соизмеримы с размерами окружающих объектов, таких как окна, трубы, головы и тому подобное, дифракция и интерференция звуковых волн является обычным явлением.

Компоненты импеданса (тема для углубленного изучения)

Концепция импеданса, как правило, используется для характеристики среды, которая «оказывает сопротивление» потоку энергии в системе. Она также применяется для характеристики электрических компонентов и контуров, в которых электрическое сопротивление образует как бы активную часть электрического импеданса, а емкость и индуктивность системы соответствуют реактивной части. Аналогичная концепция применяется в оптике для характеристики пропускания света средой. В акустике (как и в других областях) понятием, обратным *импедансу Z,* является *адмиттанс* (*проводимость*) $Y = 1/Z$, которая описывает «легкость» распространения потока энергии. *Иммитанс* означает либо импеданс, либо адмиттанс и используется как собирательный термин, описывающий характеристику распространения энергии в среде.

Импеданс – это обычно комплексная величина. Действительной частью Z является *сопротивление R. Индуктивное сопротивление* (X_m) имеет сдвиг по фазе к сопротивлению на 90° (или $\pi/2$ рад) и пропорционально частоте f, а *емкостное сопротивление* X_s, обратно пропорционально f; X_m и X_s имеют сдвиг по фазе 180° (или π rad) по отношению друг к другу. Суммарно $Z = R + i\,(X_m - X_s)$. Реактивное сопротивление само по себе $X_{\text{net}} = |X_m - X_s|$. Величина импеданса связана с этими компонентами соотношением

$$|Z| = \sqrt{R^2 + X_{\text{net}}^2}\,. \tag{10.19}$$

Сходным образом, адмиттанс $Y = G + i\,(B_m - B_s)$. Действительная составляющая $Y - G$ — это *активная проводимость,* а реактивные компоненты B_m и B_s представляют собой *индуктивную* и *емкостную проводимости,* соответственно. (Когда импеданс определяется исключительно значением сопротивления, проводимость $G = 1/R$.) Чистая реактивная проводимость $B_{\text{net}} = |B_m - B_s|$. Компоненты полной проводимости связаны с импедансом уравнением $G = R/(R^2 + X^2_{\text{net}})$, $B_m = -X_m/(R^2 + X^2_{\text{net}})$, and $B_s = -X_S/(R^2 + X^2_{\text{net}})$. Величина полного адмиттанса (проводимости) связана с ними уравнением

$$|Y| = \sqrt{G^2 + B_{net}^2}\,. \tag{10.20}$$

Задачи 10.26–10.29 относятся к этим и другим соотношениям, связанным с импедансом.

Введенные выше понятия относятся не только к импедансу в акустике, но и в электричестве, и механике течения жидкостей (Приложение D). Например, такая терминология может быть использована для описания движения тела массой m, присоединенного к пружине и скользящего по шероховатой поверхности. Трение скольжения по неровной поверхности представляет собой сопротивление. Инерция, свойственная массе, аналогична индуктивному сопротивлению, а сопротивление движению, оказываемое пружиной, аналогично емкостному сопротивлению. При

использовании в аудиологии и других разделах акустики, эти параметры дополняются словом «акустический», как, например акустический импеданс, акустическое пропускание, акустическое сопротивление, индуктивное акустическое сопротивление и так далее. Чтобы исключить недоразумения мы будем использовать индекс «звук», например $R_{звук}$ для акустического сопротивления и т.д.

Единицей измерения импеданса Z, как и в электричестве, являются омы (Ω). Единицей адмиттанса (проводимости) Y являются обратные омы сименсы: 1/ом = 1 сименс. R, X_m и X_s также измеряются в омах, а G, B_m и B_s — в сименсах. В аудиологии значения проводимости невелики, а потому более употребительны миллисименсы.

Импеданс системы, на которую воздействует сила, меняющаяся по гармоническому закону (тема для углубленного изучения)

Здесь мы обсудим понятие импеданса и получим соотношение (10.19), рассматривая движение тела с массой m, присоединенного к пружине с постоянной жесткостью k. Тело подвергается воздействию силы трения (вязкости), характеризующейся коэффициентом η, и меняющейся по гармоническому закону движущей силы, $F_A\,exp(i\omega t)$. Движение тела описывается уравнением

$$m\frac{d^2x}{dt^2} + \eta\frac{dx}{dt} + kx = F_A\,exp(i\omega t). \tag{10.21}$$

Активная (действительная) составляющая вынуждающей силы равна $F_A cos(\omega t)$, поскольку $exp(i\omega t) = cos(\omega t) + isin(\omega t)$. Эта модель сходна с моделью Фойгта, описанной в главе 4, где $F = \eta\,dx/dt + kx$ (из (4.57)). (Она может быть представлена моделью, показанной ниже на рисунке 10.13, где вынуждающая сила действует на массу сбоку.)

Подстановка в это уравнение $x = x_0 exp(i\omega t)$, дает частное или стационарное решение

$$x = \frac{F_A}{-m\omega^2 + i\eta\omega + k}\,exp(\omega t), \tag{10.22}$$

(см. Приложение С.) Дифференцируя это уравнение, получаем скорость тела, равную

$$\frac{dx}{dt} = \frac{i\omega F_A}{-m\omega^2 + i\eta\omega + k}\,exp(i\omega t) = \tag{10.23}$$

$$= \frac{F_A}{\eta + i\eta\omega + k/i\omega}\,exp(i\omega t). \tag{10.24}$$

Отношение движущей силы, $F_A exp(i\omega t)$, к скорости, dx/dt, и представляет собой механический импеданс Z

$$\frac{F_A \exp(i\omega t)}{dx/dt} = \eta + im\omega + k/i\omega = Z. \qquad (10.25)$$

Импеданс иногда выражают в форме

$$Z = R + i\omega M + S/i\omega = R + i(\omega M - S/\omega). \qquad (10.26)$$

Здесь $R = \eta$ дает сопротивление, $M = m$ — член, описывающий инерцию, а $S = k$ представляет жесткость. В терминах аналогов *индуктивного* (*положительного*) *реактивного сопротивления* (X_m), которое пропорционально частоте f, и *жесткости* (*или емкостного* (*отрицательного*) *реактивного сопротивления*) X_s, которое обратно пропорционально f, можно записать

$$Z = R + iX_m + X_S/i = R + i(X_m - X_S), \qquad (10.27)$$

где $X_m = \omega M = 2\pi f M$, а $X_s = S/\omega = S/2\pi f$. Формула (10.19) вытекает из определения модуля комплексного числа.

10.1.3. Что происходит, когда звук передается из одной среды в другую?

Переход звука из одной среды в другую очень важен для слуха, поскольку звук передается из воздуха в ушной раковине и канале наружного уха в среднее, а затем внутреннее ухо, где звук распространяется в жидкости. Как это происходит со звуковой волной можно понять, рассмотрев ее прохождение через плоскую границу раздела двух различных полубесконечных сред, таких как среды 1 и 2 на рисунке 10.3.

Звуковая волна, распространяющаяся в среде 1 и имеющая интенсивность I_i и давление P_i, сталкивается с границей раздела сред. Та ее часть, которая отражается обратно в ту же среду, имеет интенсивность I_r и давление P_r, а та часть, которая передается в среду 2, имеет интенсивность I_t и давление P_t. Эти давления связаны между собой в соответствии с граничными условиями на границе раздела сред. Как указывалось выше, частота в обеих средах одинакова, однако длина волны меняется с изменением скорости звука в соответствии с (10.3), так что $\lambda_1 = \upsilon_1/f$ и $\lambda_2 = \upsilon_2/f$. Эти частоты должны совпадать, поскольку обязательно должны совпадать синусоидальные колебания давления и движения материи по обе стороны границы раздела. Величины давлений также должны совпадать, и, таким образом, на границе раздела отсутствует сила в чистом виде. Это приводит к соотношению

$$P_i + P_r = P_t. \qquad (10.28)$$

Движение на границе раздела, вызванное всеми тремя волнами должно быть согласовано. Скорость поперечного смещения составляет $|\omega(\delta z)|$, и она положительна для волн, распространяющихся на рисунке 10.3 слева направо (как для падающей, так и для прошедшей в другую среду) и отрицательна — для отраженной

волны. Используя соотношение (10.8), $\delta z \sim P/(Z\ )$, мы получаем $|\omega(\delta z)| \sim P/Z$, и, таким образом, условие согласования смещения дает уравнение

$$\frac{P_i}{Z_1} - \frac{P_r}{Z_1} = \frac{P_t}{Z_2}. \tag{10.29}$$

Решение этих двух уравнений дает

$$\frac{P_r}{P_i} = \frac{Z_2 - Z_1}{Z_1 + Z_2}, \tag{10.30}$$

$$\frac{P_t}{P_i} = \frac{2Z_2}{Z_1 + Z_2}. \tag{10.31}$$

Используя (10.9) и (10.30), получим интенсивность отраженной волны

$$R_{\text{refl}} = \frac{I_r}{I_i} = \frac{P_r^2/2Z_1}{P_i^2/2Z_1} = \frac{P_r^2}{P_i^2} \tag{10.32}$$

$$= \left(\frac{Z_2 - Z_1}{Z_1 + Z_2}\right)^2 = \left(\frac{1 - Z_2/Z_1}{1 + Z_2/Z_1}\right)^2. \tag{10.33}$$

Используя (10.31), получаем долю интенсивности, переданную через границу раздела

$$T_{\text{trans}} = \frac{I_t}{I_i} = \frac{P_t^2/2Z_2}{P_i^2/2Z_1} = \frac{Z_1}{Z_2}\frac{P_t^2}{P_i^2} \tag{10.34}$$

$$= \frac{Z_1}{Z_2}\left(\frac{2Z_2}{Z_1 + Z_2}\right)^2 = \frac{4Z_2/Z_1}{(1 + Z_2/Z_1)^2}. \tag{10.35}$$

Видно, что $I_i = I_t + I_t$ и $R_{\text{refl}} + T_{\text{trans}} = 1$, что означает, что звуковая энергия (и интенсивность) сохраняется. Отраженная фракция велика (и приблизительно равна 1), когда Z_2/Z_1 либо существенно больше или существенно меньше 1, то есть при очень большом акустическом различии между средами. Далее мы увидим, что это означает большое различие в акустических импедансах между воздухом и жидкой или твердой средой (таблица 10.1), которое приводит к важным следствиям в устройстве уха. Понятие «согласованности импедансов» означает, что значение R_{refl} (то есть амплитуда отраженной волны) минимально. Согласование импедансов достигается при примерном равенстве величин Z_1 и Z_2 (10.33). Примеры несогласованности импедансов в организме человека приведены в таблице 10.5. Большая часть звуковой энергии, приходящей к организму, отражается. Небольшая доля звуковой энергии отражается при переходе между мягкими тканями (мозг, кожа, почки, печень и так далее) и между мягкими тканями и кровью. Значительное отражение наблюдается на границе раздела мягких тканей с легкими и с костями.

Таблица 10.5. Примеры распределения отраженной и переданной (прошедшей в другую среду) звуковой энергии на границах раздела тканей. (С использованием данных из [467, 489, 508]).

Граница раздела тканей (сред)	Отраженная фракция (в %)	Переданная фракция (в %)
Вода/мягкие ткани	0,23	99,77
Жир/мышца	1,08	98,92
Кость/мышца	41,23	58,77
Мягкие ткани/кость	43,50	56,50
Кость/жир	48,91	51,09
Мягкие ткани/легкое	63,64	36,36
Воздух/мышца	98,01	1,99
Воздух/вода	99,89	0,11
Воздух/мягкие ткани	99,90	0,10



Рис. 10.3. Схема передачи (прохождения) и отражения звуковой волны на границе раздела сред

10.1.4. Объемные резонаторы

Многие свойства звуковых волн зависят от среды, в которой волна распространяется, и от характеристик акустической системы. Это существенно сказывается при произведении звука, такого как человеческая речь, в отношении звуков, производимых в эхо-камерах, а также имеет существенное значение при изготовлении музыкальных инструментов и мегафонов. Это также важно и при восприятии звуковых волн в наружном ухе человека. Одним из способов проанализировать эти свойства является рассмотрение свойств звуковых волн в объемных резонаторах. В более общем виде такие свойства *объемных резонаторов*

могут быть использованы для анализа волновых процессов в любых резонаторных (резонансных) структурах.

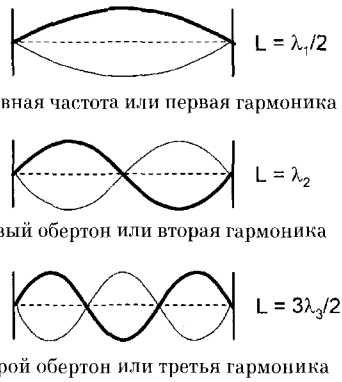


Рис. 10.4. Три моды низших порядков для струны с длиной L, каждая из которых показана в момент максимального и нулевого смещения. (На основе [471])

Что такое резонансная структура? Рассмотрим волну в струне длины L. Струну можно дернуть так, что по всей ее длине будет распространяться локальная (бегущая) волна. Можно сделать это и так, что струна будет периодически колебаться в любой точке. Если струна жестко закреплена на обоих концах, то периодическое движение низшего порядка (или мода, для которой поперечное смещение в любой точке струны меняется как $\cos \omega t$) представляет собой такое колебание, при котором между закрепленными концами струны укладывается ровно половина волны (рис. 10.4). Здесь $\lambda/2 = L$, и длина волны $\lambda = 2L$. Граничными условиями для такого движения являются нулевые смещения на каждом из концов; эти места с нулевым смещением именуются *узлами*. Возможны и моды более высоких порядков с более высоким общим числом полуволн. В общем случае, для n полуволн длина волны составляет $n \cdot (\lambda_n/2) = L$, и, таким образом, резонансными являются длины волн, удовлетворяющие условию

$$\lambda_n = \frac{2L}{n}, \tag{10.36}$$

где $n = 1, 2, 3, \ldots$.

Поскольку $\upsilon_s = \lambda f$, резонансными частотами (или частотами мод) являются

$$f_n = \frac{\upsilon_s}{\lambda_n} = n\frac{\upsilon_s}{2L}, \tag{10.37}$$

которые при $n = 1, 2, 3, \ldots$ составляют $\upsilon_s/2L$, $2(\upsilon_s/2L)$, $3(\upsilon_s/2L)$, ... Эти частоты также именуются *основной частотой, первой гармоникой, второй гармоникой* и т.д., соответственно. Частоты мод повторяются через промежуток $v_s/2L$.

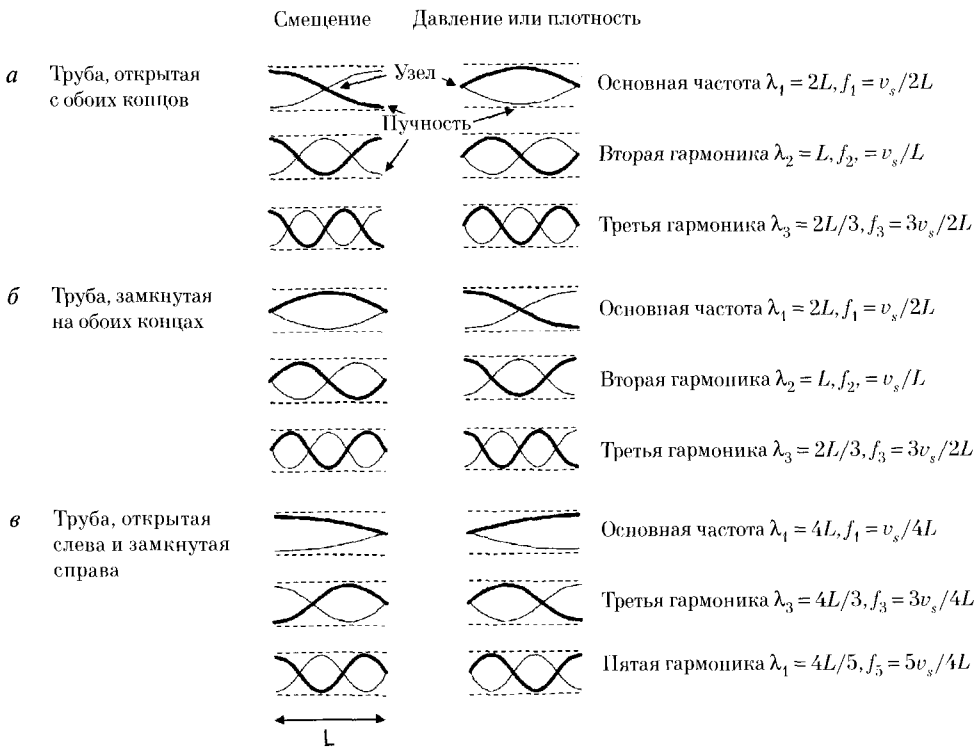


Рис. 10.5. Волновые моды в трубе: для трубы, открытой на обоих концах (*а*), замкнутой на обоих концах (*б*), и открытой слева и замкнутой справа (*в*). Слева показаны моды, отражающие смещение воздуха для первого обертона или основного тона и для двух следующих обертонов, а соответствующие изменения давления и плотности для этих тонов показаны справа. (На основе [471])

Если один из двух концов струны, не имеющей массы, не зафиксирован и способен перемещаться (только в поперечном к оси струны направлении), то эти новые граничные условия ведут к формированию иного набора резонансных длин волн и частот. На зафиксированном конце струны поперечное смещение по-прежнему отсутствует, т. е. эта точка является узлом. На свободном конце поперечное смещение имеет максимальную величину (и нулевую крутизну), и это именуется *антиузлом* или *пучностью* (см. рис. 10.5). Мода низшего порядка в данном случае имеет только четверть длины волны между двумя концами, разделенными длиной струны, и, таким образом, $\lambda/4 = L$, а длина волны составляет

$\lambda = 4L$. Следующая мода низкого порядка имеет дополнительно цикл в половину длины волны $3\lambda/4 = L$, и, таким образом, длина волны составляет $\lambda = 4L/3$, и т.д. Условие резонанса здесь — это $(m/2 + 1/4)\lambda_m = L$, и, таким образом, резонансная длина волны составляет

$$\lambda_m = \frac{2L}{m + 1/2} \quad \text{при } m = 0,\ 1,\ 2,\ 3,\ \ldots\ . \tag{10.38}$$

Частоты мод составляют

$$f_m = \frac{\upsilon_s}{\lambda_m} = \left(m + \frac{1}{2}\right)\frac{\upsilon_s}{2L}, \tag{10.39}$$

что составляет $\upsilon_s/4L$, $3\upsilon_s/4L$, $5\upsilon_s/4L$, ... для $m = 0, 1, 2, \ldots$. Хотя модальные частоты отличаются от таковых в предыдущем случае, они также равномерно повторяются с интервалом $\upsilon_s/2L$. Минимальная частота, таким образом, составляет $\upsilon_s/4L$, при этом представлены только нечетные гармоники. Рис. 10.6 показывает частоты мод для обоих вариантов граничных условий.

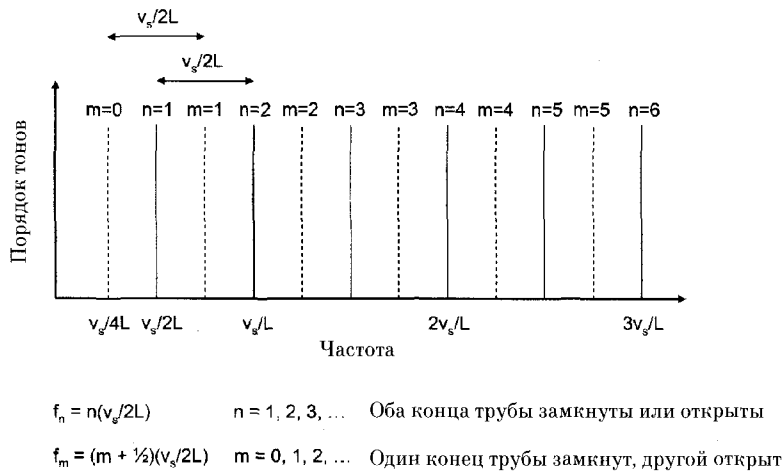


Рис. 10.6. Тональные частоты для трубы, замкнутой на обоих концах, открытой на обоих концах или замкнутой на одном конце и открытой — на другом

Полые трубы являются хорошими моделями первого порядка для трубчатых структур в организме, по которым распространяются продольные звуковые волны (подобно тому, как это происходит в состоящем из труб органе) (рис. 10.6). Если труба, имеющая длину L, открыта с обоих концов, то давление на них устанавливается на уровне давления окружающей среды, и на концах трубы $P = 0$. Эта ситуация формально эквивалентна струне, зафиксированной на обоих кон-

цах, так что резонансные длины волн и частоты совпадают с приведенными в (10.36) и (10.37). Колебания плотности на обоих концах также равны нулю (узлы), а смещение молекул там имеет максимальную величину (пучности). Если труба открыта на одном из концов и замкнута — на другом, P остается нулевым на открытом конце (узел). На замкнутом конце поперечное смещение зафиксировано на уровне нуля (узел), тогда как изменения давления и плотности имеют максимальную величину (пучность). Эта ситуация формально эквивалентна струне, зафиксированной на одном конце и свободной на другом, так что резонансные длины волн и частоты совпадают с приведенными в (10.38) и (10.39). (Резонансные длины волн и частоты для трубы, замкнутой на обоих концах, такие же, как у трубы, открытой на обоих концах, но места узлом и пучностей меняются между собой.) Именно поэтому длина трубы и граничные условия играют важную роль в определении резонансов, и условия этих резонансов могут быть изменены путем изменения характеристик трубы (ее длины, поперечного сечения и формы), то есть так, как это происходит в области между голосовыми связками и ротовым отверстием. Более подробно об акустических резонансах см. [491, 492].

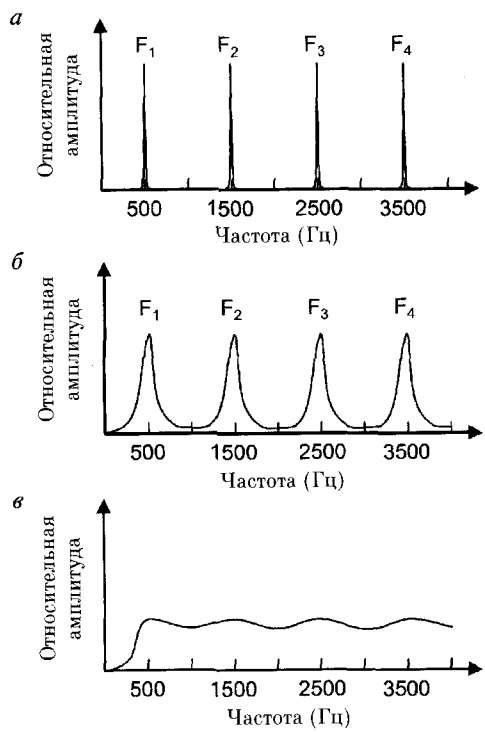


Рис. 10.7. Резонанс в трубе при отсутствии потерь (бесконечная добротность Q) (*а*)), при умеренном затухании (умеренная добротность Q) (*б*), и при очень сильном затухании (очень низкая Q) (*в*). (На основе [504])

Математическое описание резонансного возбуждения акустической среды такое же, как использованное в гл. 8 для анализа (8.52) и (8.54), и связанное с акустическими потерями. Обусловленное потерями энергии затухание ведет к появлению резонансной полосы, ширина которой на уровне половины максимальной амплитуды составляет $\sim\gamma/2\pi$ в Гц. На рисунке 10.7 приведено сравнение нереалистически узких резонансов с более реальными широкими, затухающими резонансами. Число циклов, в течение которых величина энергии колебаний уменьшается в e раз по сравнению с исходной, составляет $Q/2\pi$, где добротность колебательной системы $Q = \omega/\gamma = 2\pi f/\gamma$, причем ω и f — резонансные частоты. (Более подробно см. Приложение D.)

10.2. ФОРМИРОВАНИЕ ГОЛОСА

10.2.1. Типы звуков

Голос человека формируется при прохождении воздуха из легких через *трахею* (дыхательное горло), *гортань* (*larynx*) (в которой располагаются *голосовые складки* или *связки*) и глотку (*pharynx*), далее — через ротовую и носовую полости и, наконец, губы и нос (рис. 9.1). Основные литературные источники, посвященные голосу, см. [450, 451, 460, 461, 466, 472,474, 501, 504, 510].

Голосовые складки (или голосовые связки) – это складки соединительной ткани, выступающие по обе стороны гортани и образующие между собой пространство, именуемое *голосовой щелью*. Структура, расположенная выше гортани, называется *голосовым трактом*. У взрослых женщин средняя длина глотки составляет 6,3 см, а ротовой полости — 7,8 см, так что общая длина голосового тракта составляет 14,1 см. У взрослых мужчин средняя протяженность глотки — 8,9 см, а ротовой полости — 8,1 см, и, таким образом, общая протяженность голосового тракта — 16,9 см.

Форма голосового тракта может меняться за счет движений мягкого нёба, языка, губ и челюсти, являющихся *артикуляторами*. Изменения голосового тракта при формировании голоса именуются артикуляцией. Основные элементы речи классифицируются как (1) фонемы (основные звуки), (2) фонетические характеристики (то, как формируются звуки) и (3) акустический сигнал (акустическая природа звуков). В первую очередь будут рассмотрены фонемы и акустический сигнал, а затем то, как формируется звук.

Фонемы – это наименьшие (самые короткие) элементы речи. В общеупотребительном американском варианте английского языка 14 гласных звуков и 24 согласных. Каждая фонема формируется специфическими движениями голосового тракта, которые представляют собой *фонетические характеристики речи*. Гласные формируются относительно открытым голосовым трактом при различной форме его отверстия. Согласные формируются путем сокращения или закрытия

голосового тракта. Формирование фонем характеризуется тремя фонетическими характеристиками: (а) генерацией звука голосовыми связками, (б) местом артикуляции и (в) способом артикуляции.

Звуки, формирующиеся при прохождении воздуха через вибрирующие голосовые связки в гортани (рис. 9.1), называются *вокализованными звуками*. Все гласные являются вокализованными звуками. (Это можно ощутить, прикоснувшись к середине гортани при произнесении этих звуков.) Многие согласные также являются вокализованными — это такие звуки, как «d», «m», «w», и «v». (Здесь не будет использоваться формализованная нотация фонем [450, 461, 504].) Звуки, производимые без вибрации голосовых складок в результате только продвижения воздуха через сужения или и препятствия, образовываемые языком, зубами, губами и мягким нёбом, именуются *невокализованными звуками,* это – такие звуки, как «t» и «f».

Препятствия, необходимые для формирования согласных, образуются в различных местах артикуляции. Считая эти препятствия спереди назад в ротовой полости, можно выделить следующие типы согласных: *губные* (с участием обеих губ) в случае звуков «p», «b», «m» и «w», *губо-зубные* (нижняя губа и верхние передние зубы) — в случае звуков «f» и «v», *зубные* или *межзубные* (зубы) — в случае звука «th» (в словах «thin» и «them»), звуки альвеолярного гребня или *альвеолярные* (верхняя десна у зубов) — в случае звуков «d», «t», «s», «z», «n», «r» и «l», *нёбные или альвеолярно-нёбные* (твердое нёбо за верхней десной) — в случае звуков «sh», «zh» (как в слове «vision»), «ch», «j» и «y», *задне-нёбные* (мягкое нёбо, расположенное позади твердого) — в случаях звуков «k», «g», «ng» «w», а также *глоттальный* (*образованный в голосовой щели*) звук «h».

Механические средства, которыми формируются согласные звуки, включая путь, по которому воздух пропускается через отверстие, образуют *способ артикуляции. Взрывные согласные* звуки, такие как «d», «b», «p», «g», «t» и «k» имеют отрывистую природу, поскольку они образуются путем перекрывания потока воздуха, а затем открывания небольшого его потока. *Фрикативные* звуки, такие как глухие «f», «th» (как в слове «thin»), «s» и «sh» и звонких «v», «th» (как в слове «them»), «z» и «zh»« (оба набора — в порядке спереди назад ротовой полости) имеют шипящую природу, поскольку поток воздуха сужается в месте артикуляции, что делает его турбулентным. Звук «m» является *носовым*, поскольку мягкое нёбо опускается, соединяя носовые полости с глоткой, и выдыхаемый воздух проходит и через нос. Некоторые глухие согласные звуки являются комбинацией сначала взрывного, а затем фрикативного (и являются *аффрикатами*) — это звуки «ch» и «j» и другие задненебные звуки. *Апроксиманты* образуются сближением артикуляторов без образования замкнутой конструкции, как в случаях звуков «w», «y», «r» и «l». Звук «w» также образуется как *полугласный.*

Акустический сигнал — это набор акустических частот и интенсивностей, рассматриваемых как функции времени. Например, на рисунке 10.8, *а* показана звуковая спектрограмма — зависимость частотных компонентов звука от времени при произнесении фразы «She had her dark suit in...» Видны существенно отличающиеся сигналы, соответствующие различным гласным и согласным. Эта спектрограмма очевидным образом содержит более полезную информацию, чем временны́е интервалы колебательного сигнала той же фразы на рисунке 10.8, *б* (хотя у них и одно и то же содержание).

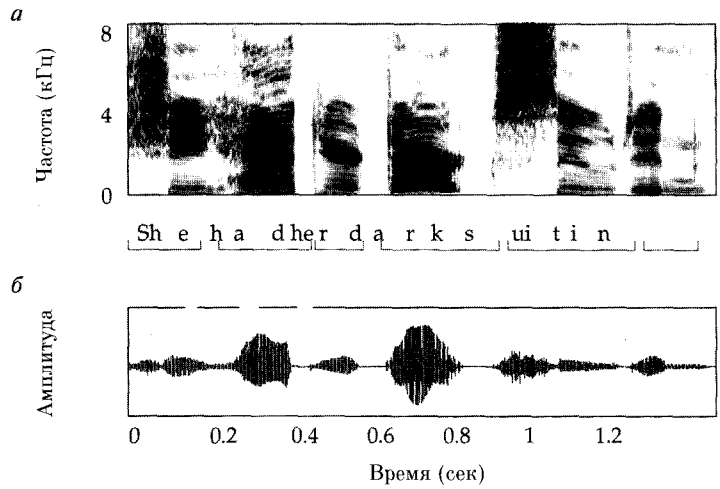


Рис. 10.8. Спектрограмма женского голоса произносящего фразу «She had her dark suit in...» (*а*), с соответствующими временными интервалами колебательного сигнала (*б*). (*Из* [449])

Различный вклад гласных и согласных более ясно виден на рисунке 10.9 [449]. На рисунке 10.9, а спектры согласных «sh» и «ch» различаются и имеют различную длительность; перед звуком «ch» здесь также имеется период молчания. Оба они очень отличаются от спектра звука «s». Каждый гласный имеет характеристические полосы частот, например, длинный гласный звук в слове «say» на рисунке 10.9, *а* имеет три полосы частот: около 500, 1700 и 2500 Гц, которые обозначены, соответственно, как F_1, F_2 и F_3. Такие множественные полосы характерны для гласных звуков и именуются *формантами:* первая форманта (F_1), вторая (F_2) и так далее. Формантные частоты разных гласных звуков отличаются, как это видно в отношении упомянутого выше длинного /a/, «ah» в слове «father» и «pot» в части (*а*) и /ba/ в части (*в*) рисунка 10.9, а также длинного /i/ в слове «mite» в части (*б*). Как будет показано ниже, эти форманты определяют гласные звуки и характерные черты их восприятия. Для всех трех слогов в части (*в*)

рисунка 10.9 самая низкая часть первого спектра, принадлежащая согласному звуку, повышается до F_1 гласного. Однако эти вариации различаются у второй и третьей формант, что и дает возможность различить эти звуки. Для /ba/, F_2 и F_3 повышаются в гласный звук; в случае /da/ F_2 и F_3 снижаются в гласный звук, а в случае /ga/ F_2 падает, тогда как F_3 повышается в гласный.

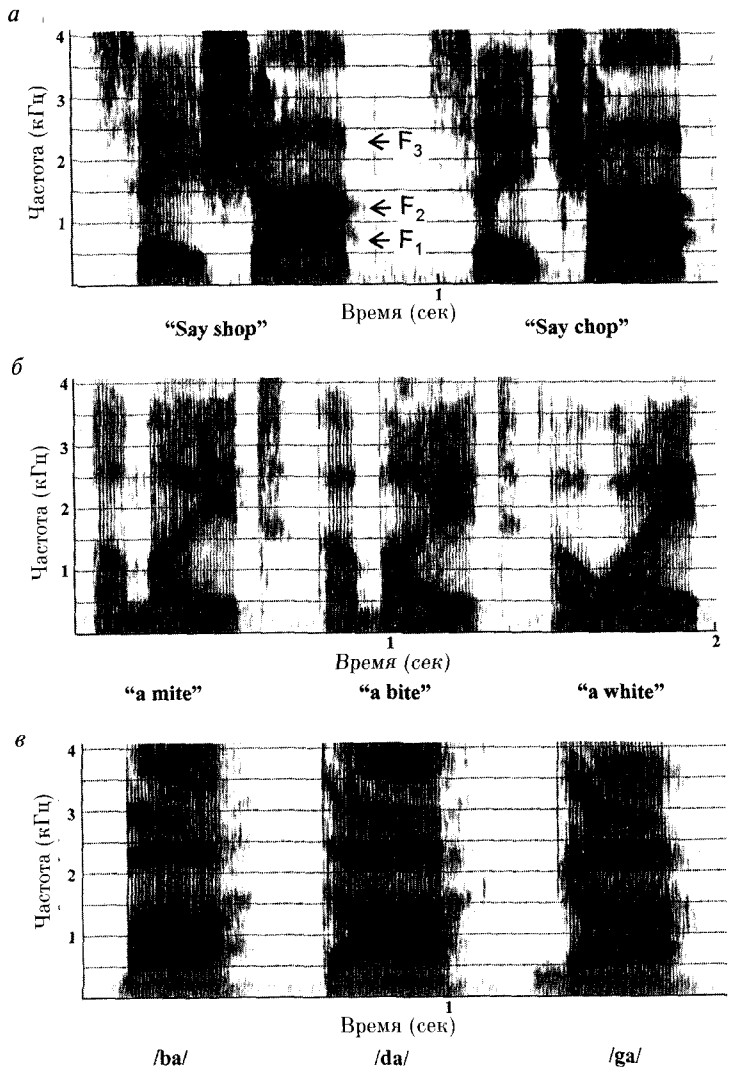


Рис. 10.9. Спектрограммы звуков «say shop»» и «say chop» (*а*); «a mite», «a bite» и «a white» (*б*) и /ba/, /da/, и /ga/ как в слове «father» и «pot» (*в*). Частоты F_1, F_2 и F_3 формант для гласного звука в слове «shop» обозначены в части (*а*). (Из [462])

10.2.2. Системы, участвующие в формировании речи

Существует три последовательные нервно-мышечные системы, участвующие в формировании речи (рис. 10.10). Это: (а) Легкие, создающие *механизм потока воздуха*, в которых мышечное усилие используется для создания потока сжатого воздуха. (б) Гортань, которая является *механизмом фонации*, в которую поступает сжатый воздух и превращается в акустический звонкий шум, шипение или взрывной звук. (в) *Механизм артикуляции*, получающий звук из гортани и преобразующий его в речь. Эти три системы, соответственно, работают как «источник энергии» сжатого воздуха, «генератор шума» и система резонансных фильтров. Свойства легких описаны в главе 9. Далее будут рассмотрены механизмы фонации и артикуляции.

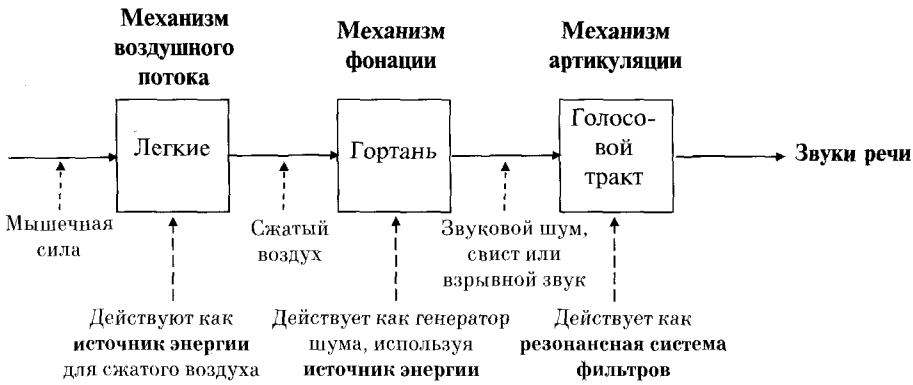


Рис. 10.10. Три нервномышечных системы в формировании голоса. (На основе [460])

Акустический «генератор шума»

Степень расхождения голосовых складок или связок (голосовая щель) при речи изменяется (рис. 10.11). Открытая голосовая щель имеет V-образную форму, поскольку голосовые складки спереди соединены и расходятся кзади. Когда мы *молчим*, голосовые складки полностью открыты для обеспечения нормального дыхания. При *шепоте* складки сближаются. Воздух движется через суженную голосовую щель (набирая скорость) и вращается в турбулентных завихрениях, что приводит к созданию характерного звука. Как будет более подробно описано далее, *голос* человека при нормальной речи формируется в результате периодического размыкания и смыкания голосовой щели, что образует периодические выбросы воздуха. Поток воздуха отсутствует при *гортанной смычке*.

При речи воздух, двигающийся из трахеи в горло, в гортани вызывает вибрацию голосовых складок, что, в свою очередь, приводит к модуляции потока воздуха в трахее (рис. 10.12). Исходно складки не сомкнуты, и давление в трахее и глотке одинаково и равно атмосферному. Вследствие того, что складки не сом-

кнуты, давление воздуха и до них, и после одинаково, даже при наличии потока воздуха из легких. Мышечное сокращение вызывает движение голосовых складок к центру просвета гортани. Вследствие этого возникает узкий поток воздуха, и это приводит к тому, что давление перед голосовой щелью (подгортанное давление) начинает превышать давление в ротовой полости. Эта разность давлений вызывает быстрое раскрытие голосовых складок, приводящее к быстрому же выбросу воздуха. В результате создается избыточное давление над голосовой щелью, и возникает акустическая ударная волна, распространяющаяся по голосовому тракту. Голосовые складки затем возвращаются в исходное положение вследствие своих эластических свойств и под действием градиента давления. Этот градиент давления можно получить из комбинации уравнения Бернулли для трубки Вентури и уравнения, описывающего непрерывность потока (7.18):

$$P_1 - P_2 = \frac{1}{2}\rho v_2^2 \left[1 - \left(\frac{A_2}{A_1}\right)^2\right] < 0, \qquad (10.40)$$

где индексы 1 относятся к голосовой щели, а индексы 2 — к области под ней.

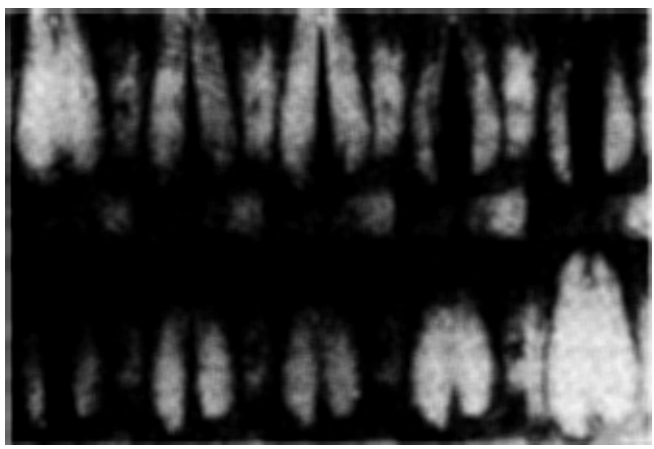
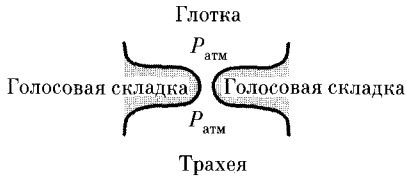
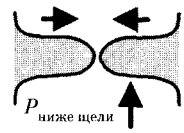


Рис. 10.11. Серия видеокадров движения голосовых складок при нормальном гортанном цикле. Отметьте, что раскрытие складок асимметрично; голосовая щель шире внизу, чем вверху. При шепоте голосовая щель раскрыта даже больше, чем при обычной речи (крайняя правая часть в верхнем ряду), и еще больше — при усиленном вдыхании. (Из [504], фото Debra K. Klein. The University of Iowa Hospitals and Clinics. Использовано с разрешения)

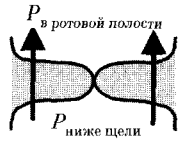
Поскольку отверстие для потока в голосовой щели (между складками) намного меньше, чем под ней, скорость потока воздуха при его выбросе выше, а давление в щели ниже, чем под ней. Складки возвращаются в исходное положение при



1. Складки в покое



2. Складки двигаются к середине под действием сокращения мышцы (приведение)

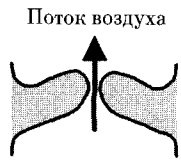


$P_{ниже\ щели} > P_{в\ ротовой\ полости}$

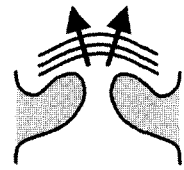
3. Давление ниже голосовой щели повышается по сравнению с давлением в ротовой полости



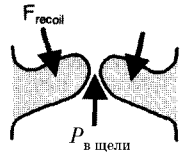
4. Разность давлений инициирует начало раскрытия голосовых складок



5. Складки быстро открываются, пропуская быстрый поток воздуха

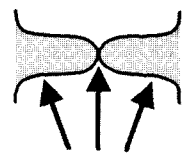


6. Быстрый поток воздуха создает избыточное давление, которое формирует звуковую волну, двигающуюся по голосовому тракту со скоростью звука



$P_{в\ щели} < P_{ниже\ щели}$

7. Складки начинают закрываться под действием мышц и эффекта Бернулли



Складки закрыты, и давление под ними начинает нарастать (как в пункте 3), складки опять открываются и цикл повторяется снова и снова

Рис. 10.12. Последовательные стадии вибрации в голосовой щели. (На основе [460])

продолжающемся потоке воздуха. Цикл повторяется, и модулированный поток воздуха вызывает шумовой звук. На рисунке 10.11 показаны фотографии голосовой щели на разных стадиях процесса такой вибрации. Изменения голосовой щели могут быть смоделированы струнами и другими механическими компонентами, как показано на рисунке 10.13.

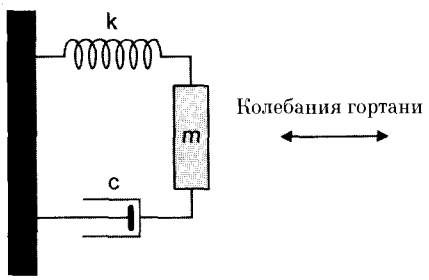


Рис. 10.13. Механическая модель одной массы для колебаний гортани, с давлением на стенки гортани. (На основе [504])

Частота этого шумового звука зависит от массы голосовых складок и их натяжения. Основная частота $f_{\text{осн}}$ (тон или высота звука) этого шума составляет обычно ~125 Гц у мужчин и ~250 Гц у женщин. Самая низкая основная частота (у певцов-басов) составляет ~64 Гц (что соответствует нижнему «до»), тогда как наиболее высокая (сопрано) — около 2048 Гц (на пять октав выше нижнего «до»). (Октава — это увеличение частоты в два раза от любой данной частоты.) Наряду с этими основными частотами акустический шум содержит множество гармоник (с целыми кратными частотами по отношению к основной).

Каждая голосовая складка может быть смоделирована как двумерный лентоподобный объект, вибрирующий по длине складки и в направлении, перпендикулярном высоте складки. В первом приближении каждая из этих вибраций может рассматриваться с помощью наших одномерных моделей вибрации.

Из соотношения (10.37) следует, что основная частота струны, жестко закрепленной на обоих концах, имеющей плотность ρ, длину L и радиус r под действием силы натяжения F, составляет $\upsilon_s/2L$, где υ_s — скорость распространения волны по струне. Известно, что для такой струны $\upsilon_s = \sqrt{F/\mu}$, где μ — это плотность на единицу длины. Подставляя $\mu = \pi r^2\rho$ и $\upsilon_s = \sqrt{F/\pi r^2\rho} = \sqrt{\left[F/\left(\pi r^2\right)\right]/\rho} = \sqrt{\sigma/\rho}$, где напряжение в струне $\sigma = F/(\pi r^2)$ — получаем основную частоту

$$f_{\text{основн.}} = \frac{1}{2L}\sqrt{\frac{\sigma}{\rho}}. \qquad (10.41)$$

Голосовые складки в большей части своей протяженности выглядят, как перепонка. Их длина составляет около 16 мм у взрослых мужчин и 10 мм у взрослых женщин. На рисунке 10.14 показано, что вариация основной частоты колебаний голосовой складки, в соответствии с (10.41), зависит от длины ее лентоподобной части приблизительно, как $1/L$. (См. также задачу 10.37.) Отметим, что длина складок у мужчин больше, чем у женщин, и увеличивается с возрастом. Таким образом, основная частота у мужчин ниже, чем у женщин, и снижается по мере взросления. Типичные кривые напряжений ткани голосовой складки человека, приведенные на рисунке 10.15, дают информацию о константе упругости для этой модели (задача 10.38). Мышечный контроль складок также должен учитываться в таких моделях, поскольку колебания не являются истинно свободными.

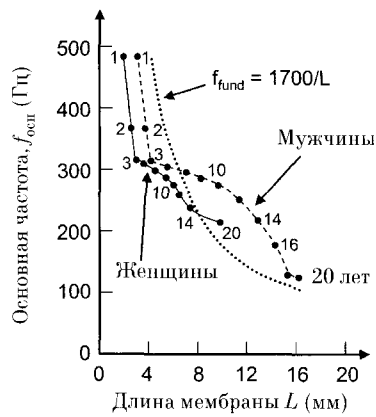


Рис. 10.14. Зависимость частоты колебаний голосовых складок от их длины (возраст — в качестве второй переменной). (На основе [504])

На что же похоже то, что происходит с воздушным потоком, покидающим голосовую щель? У мужчин скорость потока воздуха в легкие при вдохе составляет 100 см^3/с. Это соответствует средней скорости потока и при выдохе, когда воздух проходит через голосовую щель. Если голосовая щель вибрирует с частотой 125 Гц, в ходе каждого цикла через нее проходит объем, равный (100 см^3/с)/125 Гц = 0,8 см^3. Выброс этих объемов воздуха длится 3 миллисекунды (в ходе цикла, длящегося 8 мс при частоте 125 Гц), так что максимальная скорость потока воздуха составляет (0,8 см^3/3·10^{-3} с) = 270 см^3/с. Поскольку просвет в голосовой щели обычно составляет по ширине около 0,3 см и около 2 см в длину, его сечение составляет около 0,6 см^2. Используя (7.13), получаем, что максимальная скорость потока воздуха, проходящего через голосовую щель составляет (270 см^3/с)/(0,6 см^2) = 450 см/с = 4,5 м/с.

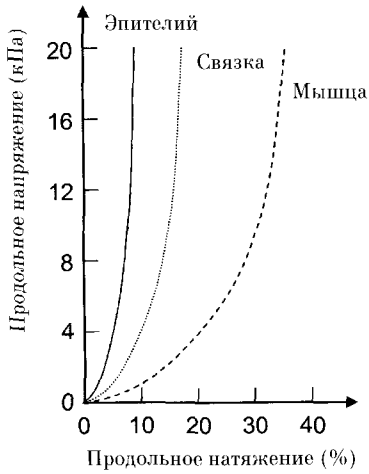


Рис. 10.15. Гипотетические кривые напряжения-деформации для тканей голосовых складок человека. (На основе [504])

Теория голосового фильтра (тема для углубленного изучения)

Развитие волны из голосовой щели во времени (т. е. последовательности колебаний голосовых складок) схематически показано на рисунке 10.16. Оно может представлять интенсивность звука или звуковое давление. Допустим, что это — интенсивность $I(t)$ в зависимости от времени. В то же время можно охарактеризовать ту же самую волну интенсивности, используя иной подход — по частоте, подбирая частоту синусоидальных колебаний, которые могут дать такую же структуру по времени. Частотные компоненты колебаний в голосовой щели могут быть получены с помощью метода, называемого анализом гармоник Фурье. Этот метод позволяет определить вклады основной частоты I_1 (при $f_{\text{осн.}}$) и каждой гармоники I_n (при $nf_{\text{осн.}}$, где n = 2, 3, 4, ...).

$$I(t) = \sum_{n=1 \text{ to } \infty} I_n \sin\left(2\pi n f_{\text{осн}} t\right) \tag{10.42}$$

$$= I_1 \sin(2\pi f_{\text{осн}} t) + I_2 \sin(4\pi r f_{\text{осн}} t) + I_3 \sin(6\pi r f_{\text{осн}} t) + \ldots \tag{10.43}$$

(Вообще говоря, все функции, зависящие от времени, могут быть подвергнуты анализу Фурье.) Частотный спектр волны, образованной в голосовой щели, показан на графике на рисунке 10.16 (компоненты интенсивности I_n выражены в дБ УЗД). (Различия в компонентах интенсивности более очевидны на линейном графике.) Для сравнения на рисунке 10.17 показано, что синусоидальная волна имеет единственный частотный компонент, который точно совпадает с частотой волны. Волна прямоугольной формы с тем же периодом, что синусоидальная,

образована компонентом с такой же частотой, но с добавлением нечетных гармоник, а апериодические волны случайной формы состоят из широкого набора частотных компонентов.

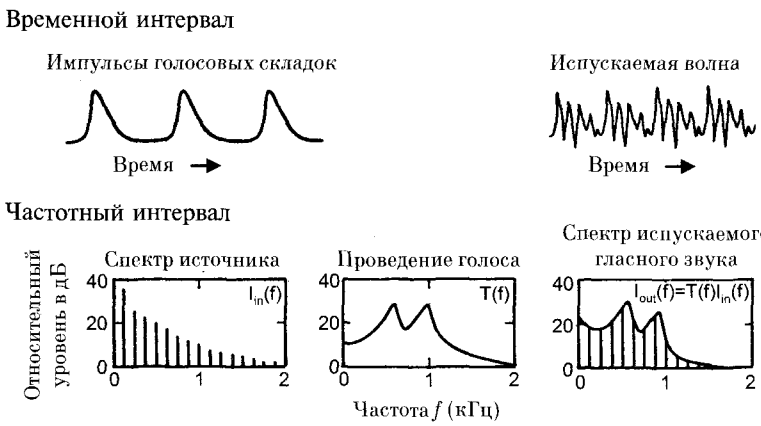


Рис. 10.16. Вызываемое голосовым трактом изменение волны в гортани, полученное согласно теории голосовых фильтров при речи. В верхнем ряду сигналы нанесены на график относительно времени (во временном интервале), а в нижнем ряду — относительно частоты (в частотном диапазоне). Спектр источника, находящегося в гортани, (показанный как импульсы голосовых складок во временном интервале) представляет собой $I_{in}(f)$, где f — частота. Образование двух первых формант видно по проведению голоса ($T(f)$) и испускаемому гласному звуку ($I_{out}(f)$). Испускаемый гласный звук показан как испускаемая волна во временном интервале. Именно наша неспособность вообразить себе аналог временного интервала частотному диапазону «голосовой коробки передач», делает этот тип частотного анализа таким важным. (С изменениями из [464]. Использовано с разрешения)

По теории голосового фильтра артикуляции, волна в голосовой щели (рис. 10.16) является входным сигналом в глотке, а глотка, ротовая и носовая полости действуют как резонаторные полости, которые передают некоторые частоты (которые, в конце концов, покидают ротовую полость и нос) лучше, чем другие. Мы исследуем частотные компоненты звуковой волны в голосовой щели, поскольку так легче понять, как эта звуковая волна модифицируется в голосовом тракте. Это делают, прослеживая каждый из частотных компонентов (с учетом коэффициента передачи, показанного на рис. 10.16), что значительно удобней, чем отслеживать реакцию как функцию времени. Причина этого должна быть ясна из рассмотрения простых резонансных полостей, образованных трубами с открытыми и замкнутыми концами.

В идеальной полости трубы, скажем, такой, которая открыта с обоих концов, часть звуковой энергии, входящей через один из концов, распространяется по трубе и покидает ее через другой конец. Только те частотные компоненты

вошедшей звуковой волны, которые совпадают с различными резонансными частотами трубы (основной и более высокими гармониками), распространяются по ней далее и покидают ее. Если выражаться более точно, они приводят к возникновению в трубе высоких давлений, которые затем передаются вдоль нее. Другие же частоты рассеиваются. Такая модификация частотных компонентов звуковой волны приводит к соответствующему ее изменению во времени. Частотные компоненты при каждой данной частоте f умножаются на коэффициент передачи на этой частоте, $T(f)$

$$I_{\text{out}}(f) = T(f)I_{\text{in}}(f). \tag{10.44}$$

В реальности происходит передача звука не только резонансных частот, но и целой группы частот с центрами вокруг резонансных. Ширина диапазона иногда выражается как частота (f), деленная на добротность Q полости. При высоких значениях Q полости ширина такого диапазона невелика. Схематически это показано на рисунке 10.7 для типичной трубы. Резонансы при умеренных значениях Q для нескольких типов труб с открытым концом показаны на рисунке 10.18.

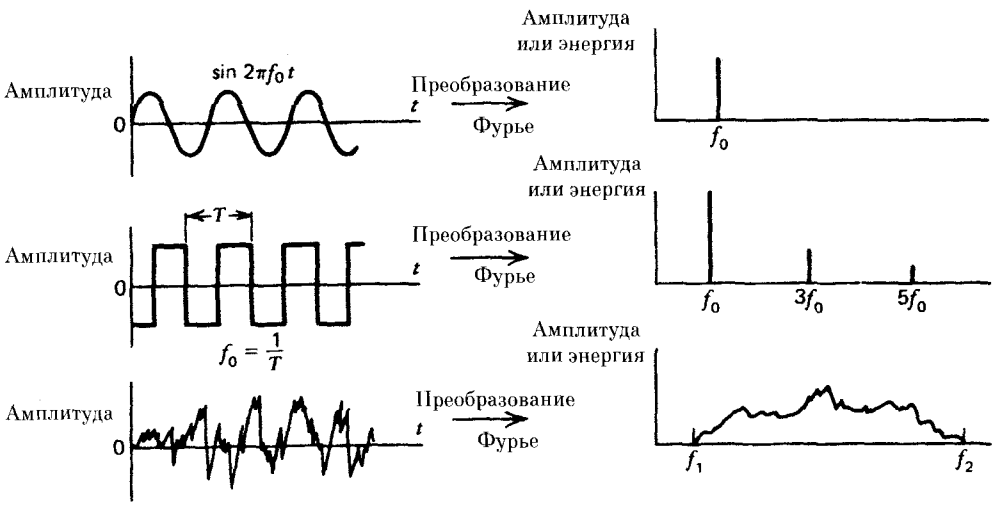


Рис. 10.17. Три формы волны (слева на графике) с их вариациями во времени (временной интервал), синусоидальная (или косинусоидальная) волна, прямоугольная волна и случайный тип волны, с соответствующими частотными компонентами, полученными методом анализа Фурье. (Из [507]. Перепечатано с разрешения Wiley)

Голосовой тракт, между тем, не является трубой с равномерно расположенными резонансами, а потому кривая передачи звука в нем отличается от таковой в трубе с постоянным диаметром (рис. 10.18, *ж*). Добротность Q голосового тракта невелика, и поэтому резонансные полосы довольно широки. Это связано

с тем, что: (1) полость голосового тракта имеет неправильную форму, (2) неправильной является и форма его мягких стенок и (3) имеют место звуковые потери вследствие (а) передачи звука через ротовое отверстие и обратно через голосовую щель — в легкие, (б) вязко-эластичной природы вибрирующих мягких тканей и (в) вязких свойств воздуха. Поскольку мы способны изменять форму своего голосового тракта, в процессе речи меняется и кривая передачи. Для данной кривой передачи $I_{\text{out},\,n} = T(nf_{\text{fund}})I_{\text{in},\,n}$

$$I_{\text{in}}(t) = \sum_{n=1 \text{ to } \infty} I_{\text{in},n} \sin(2\pi n f_{\text{fund}} t), \tag{10.45}$$

$$I_{\text{out}}(t) = \sum_{n=1 \text{ to } \infty} T(nf_{\text{fund}})\, I_{\text{in},\,n} \sin(2\pi n f_{\text{fund}} t). \tag{10.46}$$

На рисунке 10.16 схематически показаны временные и частотные характеристики звуков, а также умножение частотных компонентов и частотно-временные характеристики выходного сигнала.

На выходе звуковая волна имеет те же частотные компоненты, что и входящая волна, включая основную частоту, однако, относительный вклад каждого из частотных компонентов очень различается. Во входной волне $I_{\text{in},\,n}$ монотонно снижается в зависимости от n (чем выше частота, тем ниже интенсивность), однако, это не так в отношении выходной волны. Реально $I_{\text{out},\,n}$ имеет пики в нескольких гармониках, называемые формантами. Пик с наименьшей частотой — это первая форманта, затем — вторая форманта и так далее, как показано на рис. 10.16.

Что делает звук «э» в слове «say» отличным от «и» в слове «see»? Эти звуки имеют разные форманты, как это показано для нескольких гласных звуков на рисунке 10.9. Частоты этих формант зависят от типа звука, и в них очень сильно меняются временные вариации интенсивности звука.

На рисунке 10.19 нанесены частоты второй форманты F_2 против частот первой форманты F_1 для нескольких гласных звуков. Для каждого звука существует область, обозначенная овалом, охватывающая диапазон частот этих формант для различных людей. Например, для звука «ah» с слове «father» и «pot» диапазон F_1 составляет 600–1300 Гц, охватывая вариации от взрослых мужчин до детей, тогда как этот диапазон для F_2 составляет 800–1700 Гц. Даже с учетом этих вариаций величины частот для каждого из звуков очень сильно различаются (то есть не перекрываются), что делает возможным различать гласные, кем бы они ни были произнесены, даже при всех естественных вариациях голоса.

Рисунок 10.20 показывает звуковые спектры для человеческих голосов, соответствующих диапазонам сопрано, альта, тенора и баса, при произнесении гласного звука «ah» в словах «father» и «pot.» В каждом случае основанная частота и гармоники обладают различными интенсивностями, и ясно видна концентрация пиков в области формантных частот.

Важно различать роль частоты осцилляций голосовых складок и формантных резонансов в голосовом тракте. Рисунок 10.21 показывает звуковой сигнал во

времени и его частотный спектр при произнесении одного и того же гласного с двумя основными частотами колебаний голосовых связок. Внутри более узкого диапазона частотных компонентов временные характеристики имеют более гладкую огибающую, но, тем не менее, общая форма их схожа. Напротив, на рисунке 10.22 показаны характеристики двух различных гласных звуков с одинаковой основной частотой колебаний голосовых складок. Временные профили имеют те же характеристики, но различные огибающие. (Пики огибающих представляют собой формантные частоты.)

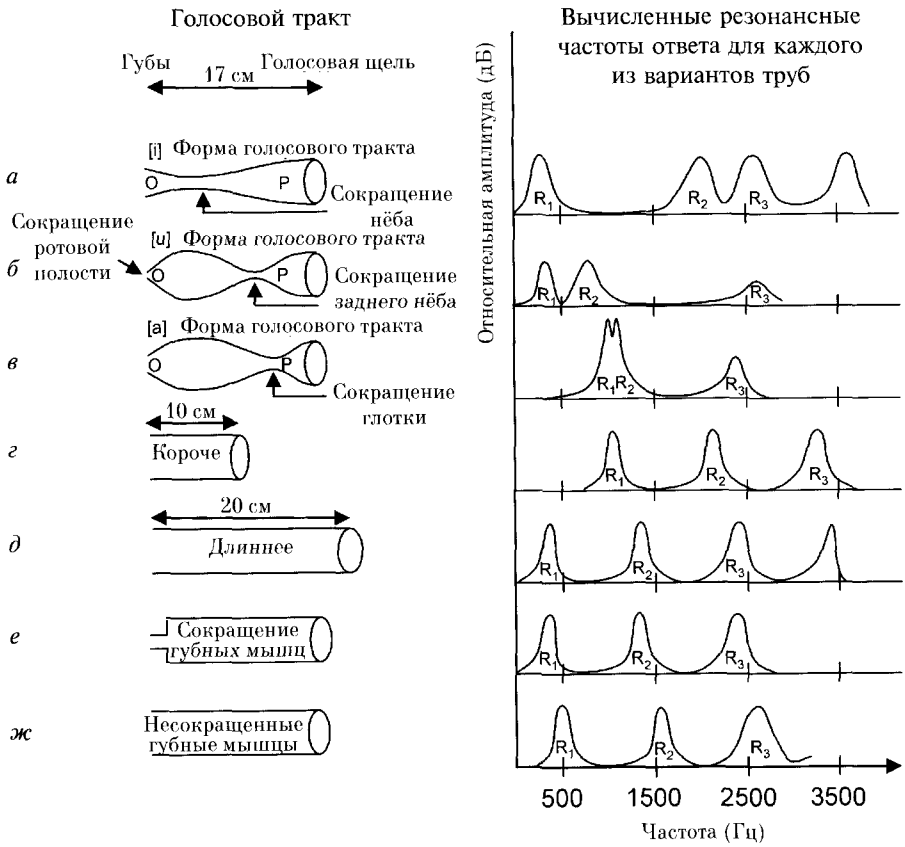


Рис. 10.18. Резонансные частоты голосового тракта различной длины и сужения относительно несуженного голосового тракта, изображенного на (*ж*). Гласные (*а*) [i] как в слове «sit,» (*б*) [u] как в слове «put,» и (*в*) [a] (или «ah») как в слове «father» и «pot». (На основе [460])

На рисунке 10.23 показаны типы звуковых спектров для мужчины и женщины, произносящих одну и ту же фразу. Тип колебаний у мужчин более быстрый, чем у женщин, поскольку он содержит гармоники основной часто-

ты шума, которая у мужчин выше, чем у женщин. Однако спектральная огибающая для тех и для других одинакова и несет более важную информацию для понимания речи.

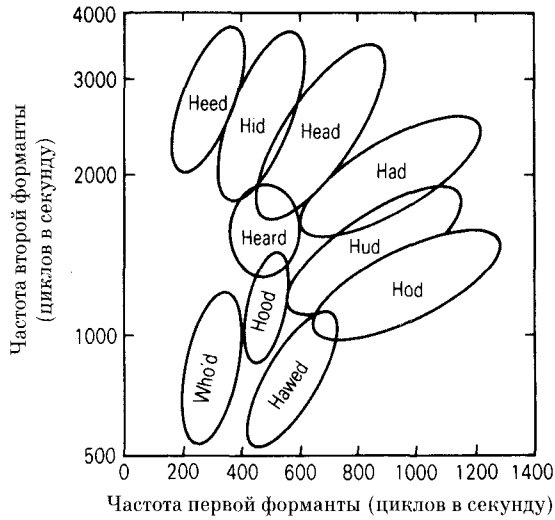


Рис. 10.19. Частоты вторых формант относительно частот первых формант 10 гласных американского варианта английского языка, произнесенных 76-ю различными людьми: мужчинами, женщинами и детьми. Зоны охватывают 90% произнесенных звуков. (Из [447], где были использовано с изменениями из [493]. Используется с разрешения)

Рассмотрим гласный звук, произнесенный кем-либо при основной частоте 128 Гц. Если первая форманта гласного имеет частоту 512 Гц, следовательно, это третья гармоника основной частоты 128 Гц. Во времени этот компонент с частотой 512 Гц виден как небольшая волна, которая приблизительно каждые 2,0 мсек (1/512 Гц) накладывается на более медленную волну, повторяющуюся через каждые 7,8 мсек (= 1/128 Гц).

В простейшей модели формирования гласного в голосовом тракте участок от голосовых связок до губ представляет собой цилиндр с постоянным диаметром и длиной L, который открыт с одного конца (губы) и замкнут с другого (голосовые складки). (Такая модель игнорирует изгиб голосового тракта на 90° между глоткой и ротовой полостью.) Используя (10.39), получаем, что резонансные частоты составляют: $f_m = (m + 1/2)(v_s/2L)$, которые составляют $v_s/4L$, $3v_s/4L$, $5v_s/4L$, ... для $m = 0, 1, 2, \ldots$. Частоты формант звука, передаваемого через эту полость, должны иметь соотношение 1:3:5 и так далее. Рисунок 10.24 показывает, что голосовой тракт имеет чрезвычайно разнообразную форму для трех показанных гласных

и, следовательно, эти гласные имеют очень различающиеся частоты формант. Видно, что такая модель «одной трубы» дает для этих гласных F_1 = 500 Гц и F_2 = 1500 Гц. С учетом того, что $f_г = v_s/4L$, это соответствует f_r и $3f_r$, однако реальные частоты формант отчетливо отличаются от этих значений.

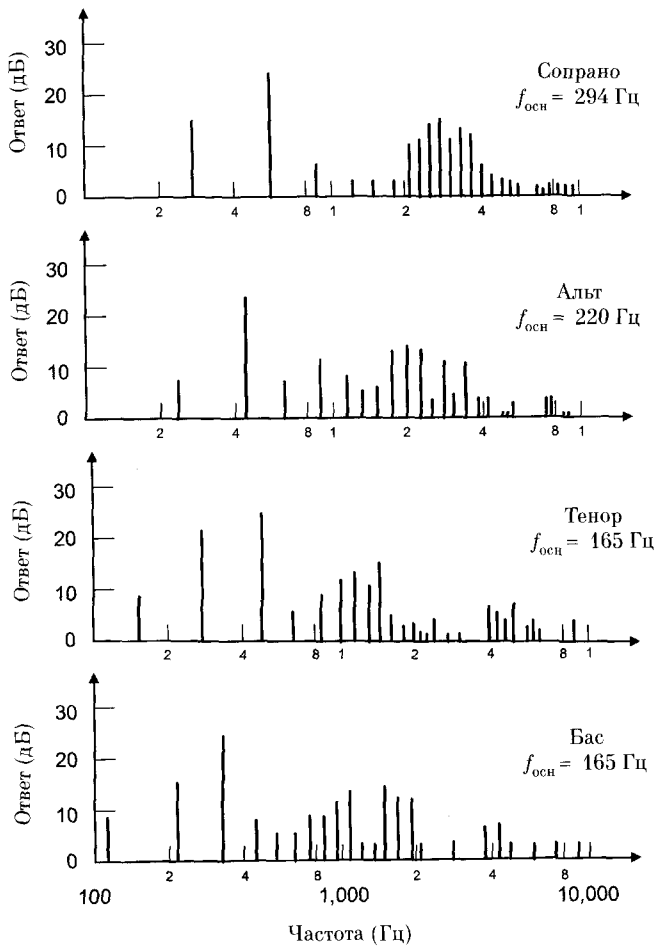


Рис. 10.20. Звуковой спектр четырех голосов, при данной основной частоте, формирующих гласный звук «ah» как в слове «father» и «pot.» (На основе [492])

Модель «двух труб» (тема для углубленного изучения)

Каким образом можно усовершенствовать модель «одной трубы»? Лучшую модель для звука «ah» в словах «father» и «pot,» представляет вариант двух труб, в котором голосовой тракт моделируется в виде гортанной трубы небольшого

диаметра, замкнутой на одном конце и соединенной с трубой такой же длины, но большего диаметра, обозначающей ротовую полость (рис. 10.25, *а*). Так это несколько больше похоже на реальный голосовой тракт (рис. 10.24, *в*).

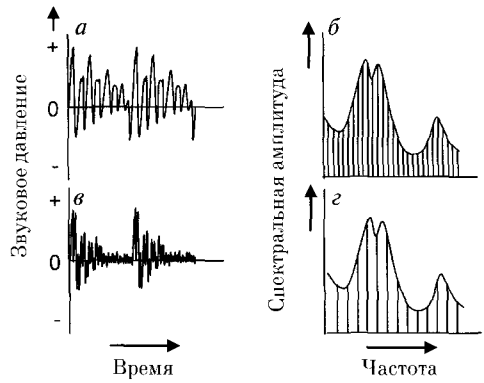


Рис. 10.21. Формы волн (*а*, *в*) и соответствующие спектры (*б*, *г*) для одного и того же гласного звука «aw» как в словах «bought» и «awe,» но с двумя разными частотами колебаний голосовых складок (*а*, *б*) 90 Гц и (*в*, *г*) 150 Гц. (На основе [461])

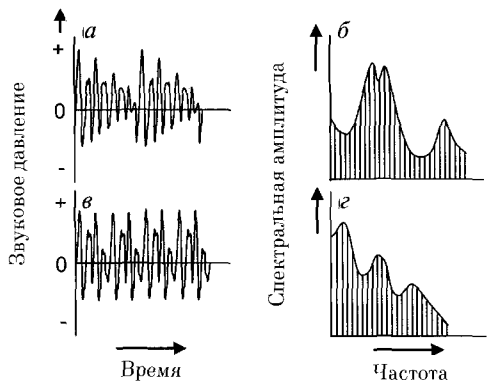


Рис. 10.22. Формы волны (*а*, *в*) и соответствующих спектров (*б*, *г*) для разных гласных (*а*, *б*) «aw» как в словах «bought» и «awe» и (*в*, *г*) «uh» как в словах «but» и «about,» при одной и той же основной частоте колебаний голосовых складок 90 Гц. (На основе [461])

Перед тем, как определить частоты мод для такой модели «двух труб», необходимо проанализировать, как изменяется давление, когда звуковая волна переходит из трубы одного диаметра с площадью сечения A_1 в другую — большего

диаметра с площадью сечения A_2, как это показано на рисунке 10.25, *а, б*. Это можно рассматривать как обобщение предшествующего анализа передачи и отражения акустических волн на границе раздела двух полупространств, обладающих различающимися акустическими импедансами. Непрерывность давления $P_i + P_r = P_t$, на границе раздела между двумя трубами, как в (10.28) по-прежнему необходима; однако соотношение (10.29) должно быть модифицировано. Движение среды как и прежде описывается величиной P/Z, но эту величину следует умножить на величину поверхности A. Поэтому условие непрерывности движения среды требует выполнения следующего соотношения

$$A_1 = \frac{P_i}{Z_1} - A_1 \frac{P_r}{Z_1} = A_2 \frac{P_t}{Z_2}. \tag{10.47}$$

Отсюда следует:

$$\frac{P_t}{P_1} = \frac{Z_2/A_2 - Z_1/A_1}{Z_1/A_1 + Z_2/A_2} \tag{10.48}$$

и

$$\frac{P_t}{P_1} = \frac{2Z_2/A_2}{Z_1/A_1 + Z_2/A_2}. \tag{10.49}$$

В этом случае импеданс одинаков в обеих трубах, тогда

$$\frac{P_t}{P_1} = \frac{A_1 - A_2}{A_1 + A_2} \tag{10.50}$$

и

$$\frac{P_t}{P_1} = \frac{2A_1}{A_1 + A_2}. \tag{10.51}$$

Это означает, что в том случае, когда вторая труба шире, чем первая ($A_2 > A_1$), давление в прошедшей волне меньше, чем в падающей волне (рис. 10.25, *а*), если вторая труба уже первой ($A_2 < A_1$), то давление в прошедшей волне больше, чем в падающей (рис. 10.25, б).

Сдвиг F_1 в сторону увеличения и сдвиг F_2 в сторону уменьшения для звука «ah», произносимого как в словах «father» и «pot», относительно цилиндра с постоянным диаметром и длиной L, может быть рассмотрен с двух точек зрения. (1) Два низших тона в цилиндре с длиной L меняются вследствие того, что давление в более широкой ротовой полости ниже, чем в более узкой гортани. Это нарушает структуру тона в однородном цилиндре. Для низшего тона давление в области рта относительно ниже номинального, и таким образом возникает раскрытие сначала в потоке воздуха, а затем в ротовой полости, делая L существенно короче, а F_1 выше, чем f_r. Для следующего низшего тона, узел (с нулевым давлением) в гортани смещается в сторону ротовой полости, поскольку давление

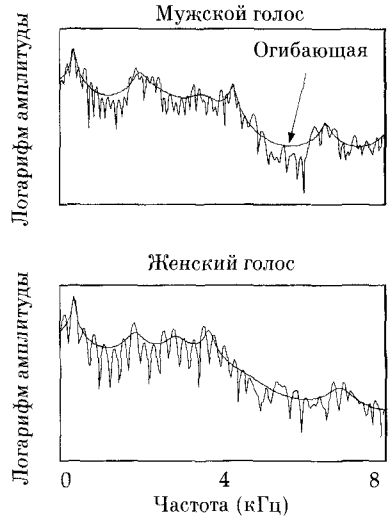


Рис. 10.23. Спектр одной и той же языковой конструкции, произнесенной мужчиной и женщиной (показана спектральная огибающая). (Из [449])

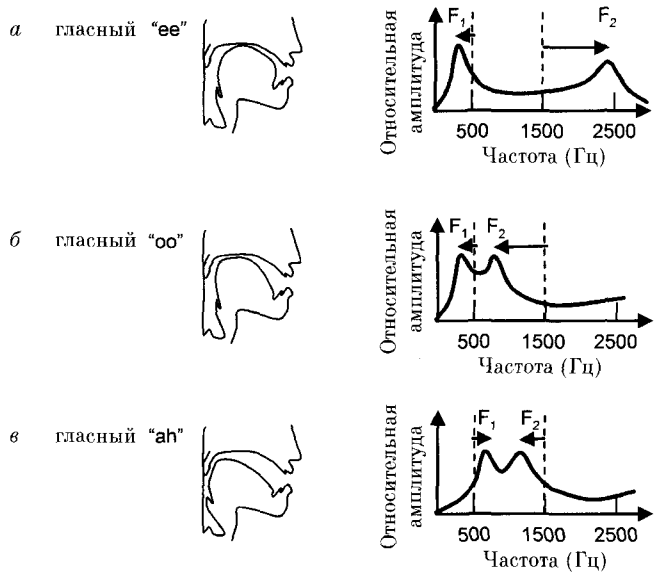


Рис. 10.24. Формы голосового тракта и спектры для трех гласных звуков: (*а*) «ее» как в слове «see,» (*б*) «оо» как в слове «too» и (*в*) «ah» как в словах «father» и «pot.» Различия первых двух формант показаны по отношению к таковым в трубе с постоянным сечением. Они сходны с приведенными на рис. 10.18 *а–в*, за исключением того, что здесь приведено более реалистическое изображение голосового тракта. (На данном рисунке — ротовое отверстие справа от гортани.) (На основе [504])

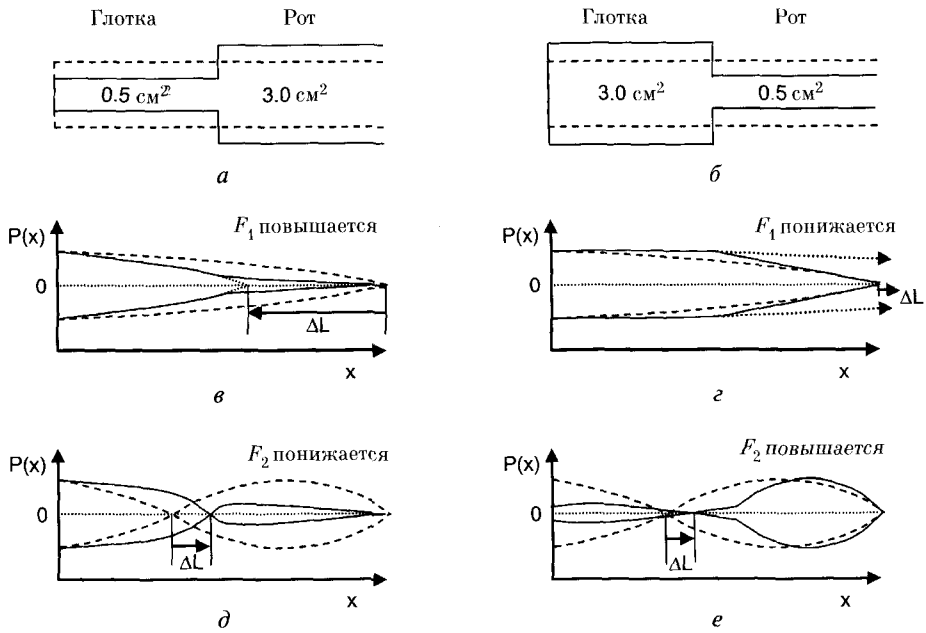


Рис. 10.25. Модели двух труб (слева; *а*, *в*, *д*) для звука «ah» как в словах «father» и «pot», и (справа; *б*, *г*, *е*) для звука «ee» как в слове «see», с обозначением поперечного сечения при равной длине труб (*а*, *б*), а также модификация тона для модели одной трубы (пунктирная линия) в тон для модели двух труб (сплошные линии, с изменениями эффективной длины, обозначенной линией из точек) для первой (*в*, *г*) и второй формант (*д*, *е*). (На основе [504])

в гортани выше. Длина полуволны увеличивается, что приводит к увеличению и L, а F_2 становится меньше, чем $3f_r$, что и представлено на рисунке 10.25 *в*, *д*. (2) В качестве альтернативы можно рассматривать гортань и ротовую полость как два отдельных цилиндра с длиной $L/2$, которые слабо связаны между собой и поэтому вызывают возмущение друг в друге. Гортань замыкается на уровне голосовых связок и приоткрыта со стороны ротовой полости. Если использовать (10.39), низший тон находится на уровне $v_s/(4(L/2)) = v_s/2L = 2f_r$, однако, поскольку на ротовой стороне отверстие открыто не полностью и здесь имеет место утечка давления в ротовую полость, эффективная длина становится несколько больше, и этот тон приобретает несколько меньшую частоту, чем $2f_r$, как в данном случае форманта F_1. Далее, ротовая полость открыта с лицевой (зубной) стороны и почти закрыта со стороны гортани (поскольку гортань уже ротовой полости). Опять-таки низший тон имеет частоту $2f_r$, если со стороны гортани ротовая полость полностью закрыта. Поскольку это не так, и давление со стороны гортани выше, узел, показанный на рисунке слева, сдвигается в сторону ротовой полости и, таким образом, L становится существенно короче,

а низший тон приобретает частоту, несколько более высокую, чем $2f_r$, как форманта F_2 рассматриваемого гласного звука. Другая «модель двух труб» выглядит пригодной для иных гласных (рис. 10.25, *б*, *г*, *е*, рис. 10.24, *а*, задача 10.45 для длинного звука «и», как в слове «see»). Более подробно о моделях голосовых фильтров см. в [460, 464, 504].

10.2.3. Параметры голоса человека

Каждая физиологическая характеристика, которая участвует в формировании голоса, влияет на конкретную черту звуковых волн, образующих голос, а каждая из этих акустических характеристик связана со специфическим типом восприятия. Натяжение голосовых складок влияет на их основную частоту и, соответственно, на ее гармоники, и эта частота ощущается как *тон* (высота) голоса. Медиальное напряжение голосовых складок и давление потока воздуха из легких влияют на интенсивность фонации, что воспринимается как *громкость* голоса. Приведение или отведение голосовых связок создает различия звукового спектра, что воспринимается как качество или *тембр* голоса.

Высота голоса. Чем сильнее натяжение голосовых складок, тем сильнее эластическая тяга и тоньше голосовые складки, что ведет к повышению частоты колебаний. Этот гортанный звонкий шум образует основную частоту голоса человека. *Модальные* (тоновые) частоты голосовых складок f — это частота гортанного звонкого шума, который для человека наиболее обычен и удобен при нормальном речевом общении. Они обычно могут варьировать в пределах $f_{\text{высшая}} = 2{,}5f_{\text{низшая}}$, путем изменения натяжения голосовых складок; Это означает, что люди, как правило, имеют тоновый диапазон в 2 с половиной октавы. (Шкала «до-ре-ми-фа-соль-ля-си-до» соответствует одной октаве.) Даже несмотря на то, что частота этого акустического звонкого шума может быть изменена (при сопутствующем изменении воспринимаемого тона), частоты формант не меняются. (То, что они не меняются в диапазоне 2,5 раз, ясно из рис. 10.19.) Модальная частота находится в нижней четверти или трети голосового диапазона говорящего, так что люди обычно фонируют вблизи нижнего предела возможных частот.

Средняя модальная частота для мужчины составляет 128 Гц, а для женщины — 260 Гц, при этом существует значительная вариация этих величин и у женщин, и у мужчин. Женские голоса выше по тону, чем мужские, поскольку у женщин, в среднем, гортань и уже, и короче, у них более тонкие и менее массивные голосовые складки. Средние модальные частоты для различных диапазонов голоса: для баса — 98 Гц, для баритона — 123 Гц, для тенора — 165 Гц, контральто — 175 Гц, меццо-сопрано — 196 Гц, сопрано – 247 Гц. На рисунке 10.20 нанесены акустические спектры голосов человека перечисленных выше диапазонов.

Интенсивность (*громкость*) *голоса.* Чем больше сжатие голосовых складок, тем большее подглоточное давление могут удержать замкнутые складки перед

тем, как разомкнуться, а, следовательно, тем выше и громкость звука. Всякое удвоение давления, создаваемого легкими, приводит к увеличению громкости голоса на 8–12 дБ, то есть интенсивность голоса I варьирует приблизительно как куб давления в легких $P_{легк.}$, $I \propto P^3_{легк.}$ Тихая речь соответствует давлению 2–3 см водяного столб, громкая — 15–20 см. вод. ст., а крик — 40–60 см вод. ст. На расстоянии 1 м обычная речь соответствует интенсивности звука около 60 дБ УЗД, а крик — 108 дБ УЗД. (См. также рис. 10.30 ниже.)

Тип фонации. Голосовые складки открыты полностью при форсированном вдохе, а при обычном дыхании — в значительной степени. При шепоте они сближаются, но остаются достаточно раскрытыми, а при нормальной речи сближаются еще больше и образуют препятствие для потока воздуха. Степень раскрытия (отведения) голосовых складок или их замыкания (приведения) влияет на спектральное распределение частот, образующих голос, и, таким образом на его тип, который, например, воспринимается как «хриплый» или «скрипучий».

10.2.4. Энергетика речи

Какая часть общей энергии потока воздуха, поступающего из легких в ходе речи, преобразуется в колебательные звуковые волны, которые передаются изо рта? Предположим, что весь жизненный объем легких (около 5 литров = 0,005 $м^3$) изгоняется за 1 секунду под давлением 2 кПа (около 20 см водяного столба). Такая «аэродинамическая» мощность составляет 0,005 $м^3 \times 2$ кПа = 10 Вт в течение 1 секунды. Этот объем воздуха может быть изгнан только при полностью раскрытой гортани. Поскольку гортань, в основном, замкнута в ходе речи, скорость потока оказывается значительно меньше, чем 0,005 $м^3/с$, скорее всего 0,0001–0,0005 $м^3/с$. При той же разнице давлений «аэродинамическая» мощность не превысит 1Вт. Таким образом, непрерывное говорение вносит только около 1% расходуемой мощности (если не принимать во внимание само образование потока воздуха). Разговорная интенсивность речи составляет около 60дБ УЗД на расстоянии 1 м, что соответствует 10^{-6} $Вт/м^2$, и с использованием (10.4) получаем, что мощность составляет около $\sim 10^{-5}$ Вт. Определяя эффективность голосовой щели как соотношение этой акустической мощности к аэродинамической, получаем, что она составляет около $\sim 10^{-5}$ = 0,001%, а во всем диапазоне речи эффективность составляет от 0,0001 до 1%.

10.3. СЛУХ

Ухо подразделяется на наружное, среднее и внутреннее (рис. 10.26 и 10.27). *Наружное ухо* — это раковина, которая «направляет» звук в *слуховой канал* (или *наружный слуховой проход* или *meatus*). *Среднее ухо,* которое также называют барабанной полостью, начинается с *барабанной перепонки* и продолжается тремя соединенными маленькими косточками: *молоточком* (*malleus*), *наковальней*

(*incus*), и *стремечком* (*stapes*). С одной стороны барабанная перепонка образует границу раздела с наружным слуховым проходом, а с другой — соединяется с молоточком. *Внутреннее ухо* сообразовано *улиткой* и *слуховым нервом*, который проходит от улитки к мозгу. Стремечко присоединено к овальному окну улитки. Улитка начинается с преддверия, продолжается характерным спиральным участком, а затем — тремя полукружными каналами. Звук доставляется в слуховой аппарат наружным ухом, а собственно его обработка начинается во внутреннем ухе. Наружное и среднее ухо вместе образуют *проводящую систему*, которая передает звук во внутреннее ухо. Далее мы увидим, что среднее ухо, при передаче звука из наружного уха во внутреннее, «усиливает» его. Улитка и VIII черепно-мозговой нерв, который включает в себя и слуховой и вестибулярный нервы, образуют *нейросенсорную систему,* которая детектирует звук и преобразует его в электрический сигнал, направляющийся в мозг. Общие литературные источники, касающиеся слуха см. в [456, 460, 463, 465, 466, 469, 470, 472, 473, 474, 478, 479, 496, 509, 510].

Процесс слухового восприятия в ухе состоит из четырех стадий. (1) Звуковая волна проникает в наружное ухо. (2) Движение барабанной перепонки передается через косточковый аппарат в овальное окно улитки. (3) Движение в овальном окне создает компрессионную (звуковую) волну в жидкости, заполняющей улитку. (4) Эта волна смещает базиллярную мембрану, на которой расположены первичные слуховые рецепторы, и электрические сигналы, генерируемые волосковыми клетками, передаются в мозг. Такое преобразование звука в электрические сигналы именуется механоэлектрической передачей. Аналоговая механическая модель уха представлена на рис. 10.28.

10.3.1. Слуховая чувствительность

Нормальная чувствительность слуховой системы человека охватывает диапазон от 20 Гц до 20 кГц с максимумом в широкой полосе около 3000 Гц, что видно из аудиограммы порогов чистых тонов на рисунке 10.29. В диапазоне между 100 и 10000 Гц нормальный порог чувствительности варьирует от 0 до 20 дБ УЗД. Порог неприемлемой громкости составляет около 100 дБ УЗД. В диапазоне 120–140 дБ УЗД достигается порог, когда кроме слуховых возникают и ощущения тактильного типа — покалывание, щекотка в ушах.

В связи с этим возникает вопрос, какой должна быть чувствительность слуха человека? Ухо должно быть достаточно эффективным, чтобы слышать голос человека, а голос человека, естественно, должен быть достаточно громок, чтобы его можно было расслышать. На рисунке 10.30 нанесены диапазоны слуховой чувствительности по отношению к частоте звука, с диапазонами интенсивности и частот речи и музыки, конкретно — оркестровой.

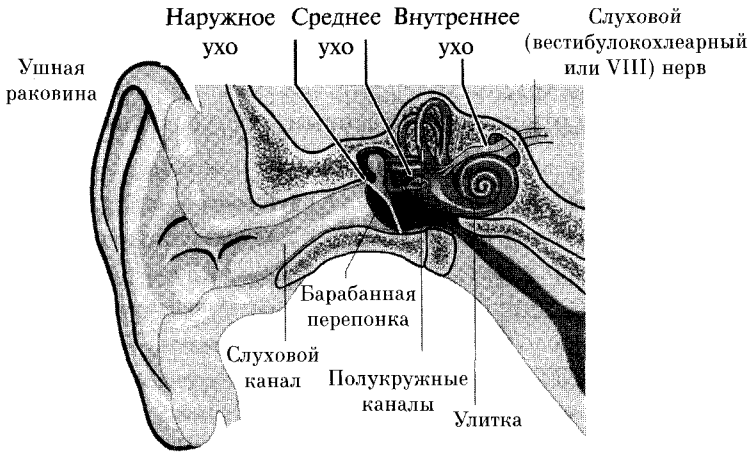


Рис. 10.26. Схема наружного, среднего и внутреннего уха (из [497])

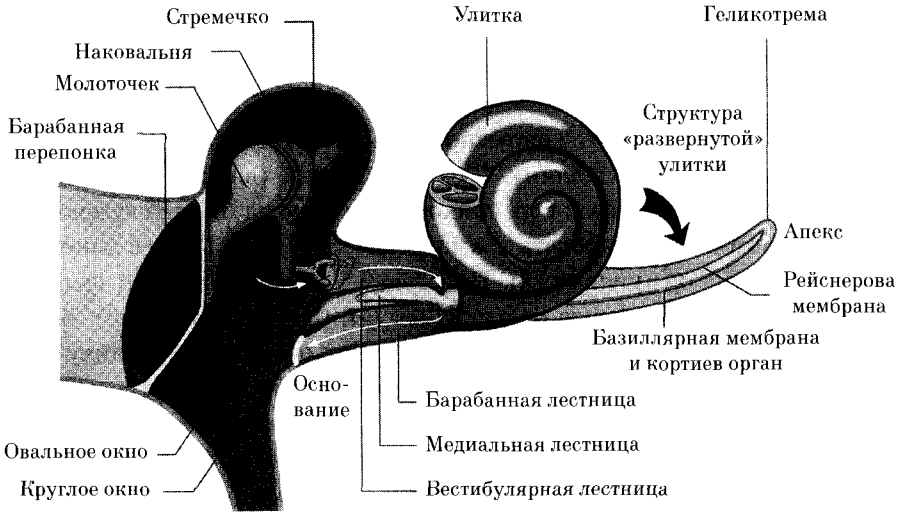


Рис. 10.27. Детальное изображение среднего уха и частично развернутое изображение улитки. Разрез на частично развернутой улитке показывает поперечное сечение лестниц, которые более подробно видны на рис. 10.32. (Из [497])

Наружное ухо

Несмотря на свою воронкообразную форму, ушная раковина обладает пренебрежимо малой способностью к концентрированию и усилению звука, однако она помогает локализовать источник звука. (Кошки способны еще и направлять свои ушные раковины на источник звука, что дополнительно помогает оп-

ределить направление на него.) Такая локализация зависит от асимметричной неправильной формы ушных раковин. Одной из важных особенностей ушной раковины является то, что она ослабляет высокочастотные компоненты звука, приходящие сзади, по отношению к таковым, поступающим спереди.

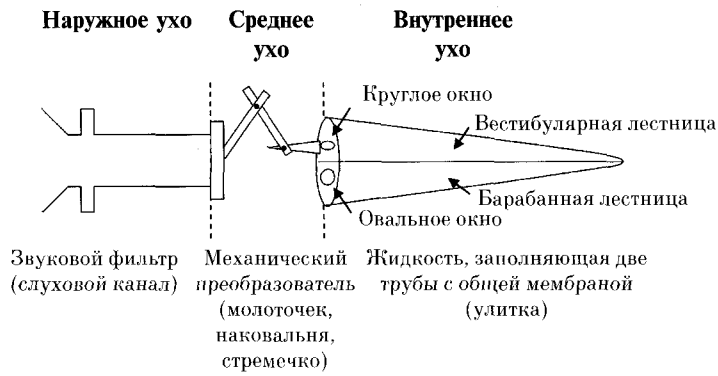


Рис. 10.28. Механические аналоги наружного, среднего и внутреннего уха. (На основе [473])

Наружный слуховой проход наружного уха имеет высоту около 9 мм, ширину 6,5 мм и около 2,5–3,5 см в длину. С одной стороны (внешней) он открыт, а с другой замыкается барабанной перепонкой. Несмотря на то, что слуховой проход изогнут, его можно моделировать как прямую трубу, открытую с одного конца и замкнутую с другой (рис. 10.28). При L = 2,5 см основной тон имеет длину волны = $4L$ = 10 см. Основная частота $f = v_s/4L$ ((10.39) при m = 0), и при v_s = 343 м/с в воздухе f = (330 м/с)/10 см = 3430 Гц. Это очень близко к пику слуховой чувствительности у человека, располагающемуся около 3000 Гц (рис. 10.29), что полезно, поскольку звук с частотой около 3400 Гц более эффективно передается из наружного уха во внутреннее. Канал имеет низкую добротность Q и достаточно широкий резонанс по нескольким причинам, включая то обстоятельство, что он не полностью закрыт.

Среднее ухо

Зачем нужно среднее ухо? Возможно, лучше задать другой вопрос, на который легче ответить: *Почему слух ухудшается, если среднее ухо повреждено?* В отсутствие барабанной перепонки и передачи через косточковый аппарат, звук через наружный слуховой проход проникал бы непосредственно к овальному окну улитки, а слуховая чувствительность оказалась бы снижена почти на 30 дБ, поскольку овальное окно имеет значительно меньшую поверхность, чем барабанная перепонка. Этого достаточно, чтобы голос средней громкости оказался едва слышимым.

Барабанная перепонка наклонена по отношению к слуховому каналу под углом около 55°; ее средняя толщина составляет около 0,074 мм, а ее высота (≈ 9–10 мм) немного больше, чем ширина (≈ 8–9 мм). Молоточек имеет длину ≈ 8–9 мм и массу 25 мг. Ручка (*manubrium*) молоточка погружена в фиброзный и слизистый слои барабанной перепонки в верхней ее части «на 1 часе» в правом ухе и «на 11 часах» — в левом (рис. 10.27). Наковальня имеет длину ≈ 7 мм и массу 30 мг и выглядит, скорее, как зуб с двумя корнями, чем как кузнечный инструмент. Головка молоточка соединена с телом наковальни жестким *сочленением* в виде двойного седловидного сустава. Длинный отросток наковальни имеет шаровидное окончание, соединяющее его с головкой стремечка, которое выглядит очень похожим на эту кавалерийскую принадлежность. Длина стремечка приблизительно — 3,5 мм, масса — 3–4 мг, а опорная поверхность ~ 3,2 мм^2, которая присоединена к овальному окну кольцевой связкой.

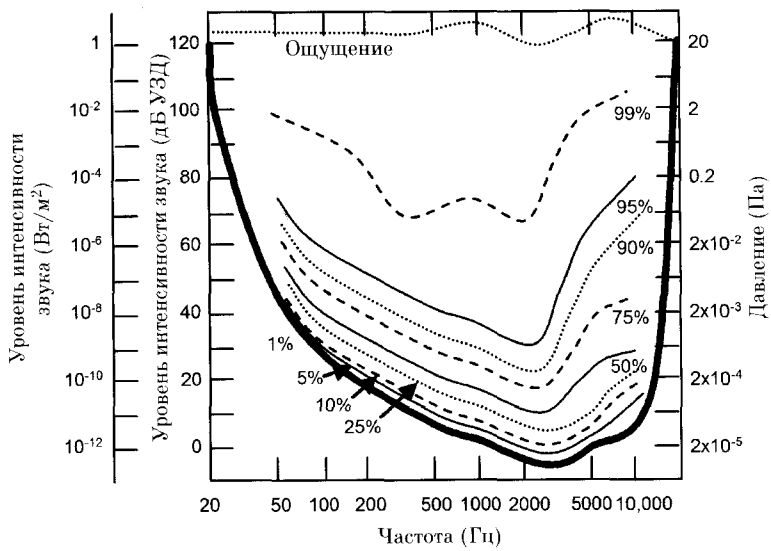


Рис. 10.29. Абсолютный слуховой порог для типичных жителей США. Кривые показывают процент людей, которые способны слышать звук ниже уровня кривой; верхняя кривая показывает порог чувствительности уха. (На основе [461])

При прямом проведении основная часть поступающей звуковой энергии была бы отражена, и лишь незначительная ее часть могла бы быть передана в улитку, где она подверглась бы анализу. С точки зрения акустики овальное окно и кохлеарная эндолимфа могут рассматриваться по своим свойствам как вода. (Конечно, это – сильно упрощенная модель, тем не менее, кохлеарная эндолимфа вносит основной вклад в импеданс улитки на частотах, превышающих 1 кГц

[486].) При $Z_1 = Z_{воздух} = 413$ кг/м^2 · с и $Z_2 = Z_{вода} = 1{,}48 \times 106$ кг/м^2 · с (Табл. 10.1), $Z_2/Z_1 = 3580$, и доля интенсивности звука, передаваемая в улитку, получаем по (10.34) и (10.35)

$$T = \frac{4Z_2/Z_1}{(1+Z_2/Z_1)^2} = \frac{4\times 3.580}{(1+3.580)^2} = 1.1\times 10^{-3} = 0.11\%. \qquad (10.52)$$

Это очень большие потери, в децибелах они оставляют $|10\,lg(I_{coupled}/I_{in})| = |10\,lg 0{,}012| =$ $= 10 \times 2{,}95 = 29{,}5$ дБ, или около 30 дБ, что, действительно, очень много.

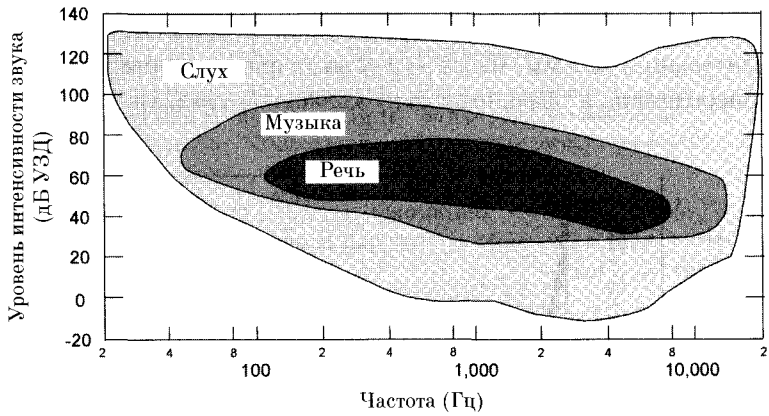


Рис. 10.30. Пределы нормального слуха в терминах пределов интенсивности звука и частоты, по сравнению с диапазонами частоты и громкости речи и оркестровой музыки. (На основе [454, 491])

Каким образом среднее ухо улучшает передачу звука? Если воспользоваться жаргоном электронщиков, среднее ухо уменьшает рассогласование импедансов, хотя это и не совсем так. Даже при наличии среднего уха большая часть звуковой энергии, поступающей через воздух к барабанной перепонке, косточкам, овальному окну улитки и кохлеарной эндолимфе, обладающим более высоким импедансом, теряется вследствие отражения. На самом деле, среднее ухо улучшает слух за счет того, что повышает давление, падающее на овальное окно улитки за счет «эффекта воронки», который передает звук от относительно большой барабанной перепонки к меньшему по размеру окну улитки. Для этого существует несколько физических причин, которые будут рассмотрены ниже.

Важность среднего уха видна из больших потерь слышимости (~ 30 дБ), когда молоточек, наковальня и стремечко не соединены между собой. *Акустический рефлекс* — это механизм, который целенаправленно (и временно) ослабляет передачу звука через косточковую систему, ограничивая давление на овальное окно и защищая, таким образом, улитку от слишком громких звуков. Стременная мышца и мышца,

напрягающая барабанную перепонку (mm. stapedius et tensor tympani), рефлекторно реагируют в ответ на громкие звуки за 40–80 мс. Стременная мышца оттягивает стремечко кнаружи, а мышца, напрягающая барабанную перепонку, отводит ручку молоточка вовнутрь [476]. Этот механизм также ослабляет низкочастотные звуки, которые часто образуют фон в сильно зашумленной обстановке, и, таким образом, информативные высокочастотные звуки становятся более различимыми. Важность среднего уха также ясна по постоянному снижению слышимости на ~ 30 дБ, когда косточки постоянно находятся вне контакта между собой.

Один из механизмов проведения в среднем ухе состоит в передаче силы на большую поверхность барабанной перепонки (общая площадь ~ 85 мм^2, из которой только 2/3 участвует в колебаниях, т. е. эффективная поверхность составляет A_e ~ 55 мм^2) и далее на стремечко, которое имеет меньшую площадь (A_s ~ 3,2 мм^2), находящееся в контакте с овальным окном. Сила, действующая на барабанную перепонку, составляет $F_e = P_e A_e$, где P_e — звуковое давление на нее (рис. 10.28). Если это усилие передается на стремечко непосредственно, то

$$F_e = P_e A_e = F_S = P_S A_S \tag{10.53}$$

или

$$P_s = \frac{A_e}{A_s} p_e = \frac{55 \text{ мм}^2}{3{,}2 \text{ мм}^2} P_e = 17 P_e . \tag{10.54}$$

При том, что поверхность стремечка у овального окна приблизительно равна площади последнего, ясно, что барабанная перепонка является значительно большим звукоулавливающим устройством, чем овальное окно.

Такой звукоулавливающий механизм возможен только в том случае, если косточковый аппарат соединен и с барабанной перепонкой, и с овальным окном. Второй механизм зависит от геометрии цепи косточек, состоящей из трех звеньев. Эта геометрия такова, что цепочка косточек действует как рычаг, в котором к овальному окну передается не усилие, а вращающий момент. При длине плеча первого рычага L_1, а второго — L_2, вращающий момент равен $F_e L_1 = F_s L_2$ и $P_e A_e L_1 = P_S A_S L_2$ или

$$P_s = \frac{A_e L_1}{A_s L_2} P_e = (17)(1,3) P_e = 22 P_e , \tag{10.55},$$

учитывая, что $L_1/L_2 = 1{,}3$. Улучшение слуха за счет такого рычажного механизма представляется вполне серьезным основанием для эволюции, для того чтобы развить такую цепочку косточек.

Эти два механизма в среднем ухе улучшают проведение звука на $20 lg(P_s/P_e) = 20 lg 22 = 27$ дБ. Это очень близко к снижению громкости вследствие потерь за счет отражения (30 дБ) при передаче звука из воздуха в улитку. Правда, такое совпадение может быть и случайным.

Среди других причин усиления слышимости в среднем ухе — кривизна барабанной перепонки, которая приводит к срабатыванию механизма прохлопывания искривленной мембраны (рис. 10.31). Рукоятка молоточка присоединена к центру искривленной барабанной перепонки, и в результате она смещается вперед и назад меньше (примерно наполовину), чем в среднем смещается вся барабанная перепонка. Таким образом, усилие на рукоятке вдвое больше, чем на перепонке, поскольку тот же вращающий момент передается от барабанной перепонки к молоточку, и его рукоятка смещается вдвое меньше, чем перепонка. Полагают, что эффект прохлопывания искривленной мембраны удваивает общий выигрыш в силе в среднем ухе, что приводит к общему повышению слышимости на 33 дБ.

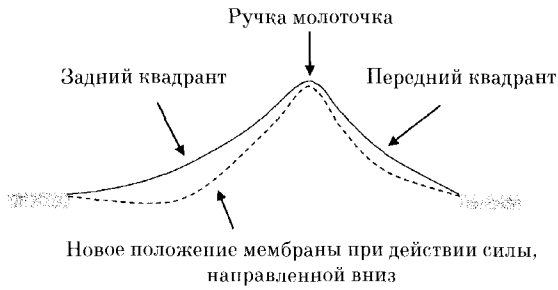


Рис. 10.31. Принцип искривленной мембраны для барабанной перепонки. Показано положение руки молоточка. Мембрана показана в отсутствие действия силы (сплошные линии) и при действии силы, направленной вниз (пунктир). (На основе [470, 505])

Теперь проанализируем колебания барабанной перепонки, находящейся в состоянии натяжения. Будем считать, что эти колебания (вибрации) нормальны к двумерной поверхности, а моделировать их станем как вибрации натянутой струны, которые нормальны к этому одномерному объекту. Используя (10.41), получим, что основная частота струны, жестко закрепленной на обоих концах и находящейся под действием натяжения σ, составляет $(1/2L)\sqrt{\sigma/\rho}$, при плотности ρ и длине L. Для круглой мембраны с радиусом a, подставляем $2a$ вместо L и получаем $(1/4a)\sqrt{\sigma/\rho}$. Основная частота поперечных колебаний круглой мембраны с радиусом a, толщиной d и плотностью ρ под действием натяжения T составляет

$$f_{\text{осн}} = \frac{2{,}405}{2\pi a}\sqrt{\frac{\sigma}{\rho}}, \tag{10.56}$$

где напряжение $\sigma = T/d$. (Процедура получения этого результата находится за пределами нашего рассмотрения.) Согласование с моделью одиночной струны

удивительно высокое. Для барабанной перепонки с диаметром 8 мм, толщиной 20 мкм и плотностью $\rho = 1000$ кг/м^3 основная резонансная частота составляет 1000 Гц, упругое напряжение $1{,}1 \times 10^5$ Н/м^2, а натяжение 2,2 Н/м. Можно полагать, что барабанная перепонка имеет резонансную частоту около 3000 Гц — пиковую для слуховой чувствительности и резонансную для слухового прохода.

Внутреннее ухо

Колебания, переданные стремечку через его контакт с овальным окном, далее проходят к жидкости в улитке. Колебания в кохлеарной эндолимфе вызывают движение ресничек волосковых клеток, что, в свою очередь, приводит к формированию электрического сигнала, вызывающего выделение химического медиатора (глава 12). Этот медиатор вызывает возбуждение нервных клеток, передающих информацию в мозг. Модели улитки описаны в [448, 456, 459, 499]. (Большинство пионерских работ по улитке выполнено Георгом фон Бекеши, который получил Нобелевскую премию по физиологии и медицине 1961 года за открытие физических механизмов стимуляции улитки.)

Колебания в канале улитки

Улитку можно рассматривать как трубу, свернутую в 2 3/4 витка. Если ее развернуть, как показано на рисунке 10.27, она будет представлять собой цилиндр диаметром около 2 мм и длиной 35 мм. Улитка состоит из «верхней половины», называемой вестибулярной лестницей (*scala vestibule*), и «нижней половины» — барабанной лестницы (*scala tympani*), которые содержат жидкость, называемую перилимфой, и разделены медиальной лестницей (*scala media*) и *кортиевым органом,* которые содержат *эндолимфу* (рис. 10.32). Вестибулярная и барабанная лестницы соединяются геликотремой. Кортиев орган содержит волосковые клетки и примыкает к барабанной лестнице. Звук передается стремечком в барабанную лестницу через овальное окно, а между барабанной и вестибулярной лестницами располагается *базиллярная мембрана* (между барабанной лестницей и волосковыми клетками). Эта мембрана подвижна в поперечном направлении, за счет чего и происходит возбуждение волосковых клеток (рис. 10.33).

Всего в улитке 3500 *внутренних волосковых клеток,* имеющих форму бутылки, и 12000 трубкообразных *наружных волосковых клеток,* которые физически различаются тем, как располагаются волоски этих волосковых клеток [465]. Внутренние волосковые клетки передают информацию о звуках, переданных в улитку, далее в мозг. Наружные волосковые клетки повышают амплитуду и частотную селективность колебаний базиллярной мембраны для тихих звуков. Около 95% нейронов слухового нерва получают информацию от сравнительно малочисленных внутренних волосковых клеток, поскольку каждая из них соединена с 8–30 волокнами слухового нерва, тогда как несколько наружных волосковых клеток конвергируют на одном и том же нервном волокне (рис. 10.34). Когда волосок волосковой клетки изгибается в одном направлении, клетки деполяризуются, а в

противоположном — гиперполяризуются, что и приводит к выделению волосковыми клетками нейромедиатора. (Описание поляризации см. в главе 12.) Сдвиг всего на 10^{-10} метра может генерировать ответ волосковой клетки.

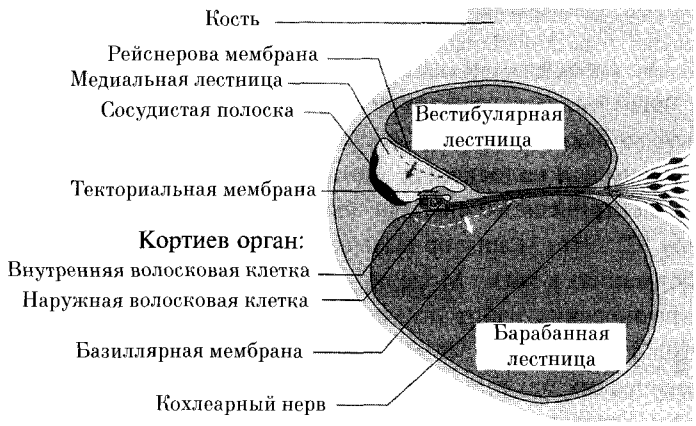


Рис. 10.32. Разрез улитки. (Кохлеарный нерв вместе с нервами из полукружных каналов образует слуховой нерв.) (Из [497])

Базиллярная мембрана становится в 3–4 раза шире и в сто раз менее жесткой по ходу улитки от стремечка (основание) к окончанию (апекс) (рис. 10.35). Обе эти характеристики способствуют различению частотных компонентов звуковой волны вследствие того, что более высокочастотные колебания имеют большую амплитуду вблизи стремечка и основания, тогда как низкочастотные компоненты более высокую амплитуду имеют вблизи апекса (рис. 10.36 и 10.37). Такое пространственное распределение частотных компонентов означает, что нейроны, возбуждающиеся волосковыми клетками, селективно возбуждаются по длине улитки от все меньших частот, и такой частотно-анализированный сигнал и передается в мозг. Этот частотный анализ дополнительно уточняется за счет переменных свойств волосковых клеток по ходу улитки, поскольку резонансные частоты волосковых клеток подстроены под изменения оптимизированной локальной частоты. Это явление называется *тонотопической организацией*. Наряду с этим существует прямая зависимость между частотой звука и частотой нервной импульсации в ответ на нее. (Поскольку максимально возможная частота импульсации этих нейронов, около 500 Гц, слишком мала для соответствия даже средним, а тем более высоким, звуковым частотам, наблюдается кооперативная импульсация нескольких нейронов. Так, для звука с частотой 3000 Гц этот *«залповый принцип»* реализуется таким образом, что, например, шесть нейронов дают последовательную импульсацию, так что нейрон #1 дает 1, 7, 13 и так далее импульсы, нейрон #2–2, 8, 14 и так далее.)

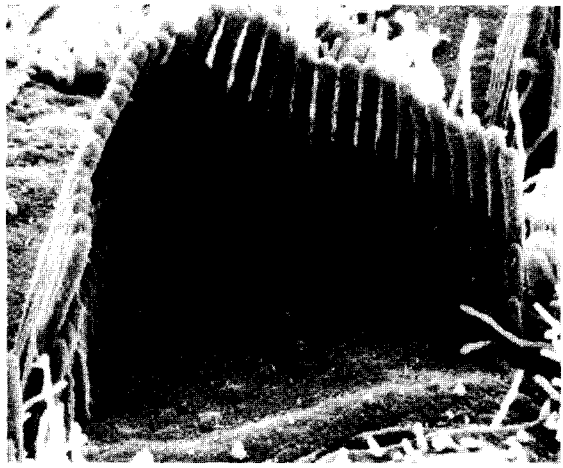


Рис. 10.33. Сканирующая электронномикроскопическая фотография пучка волосковых клеток улитки млекопитающего. (Из [477]. Используется с разрешения)

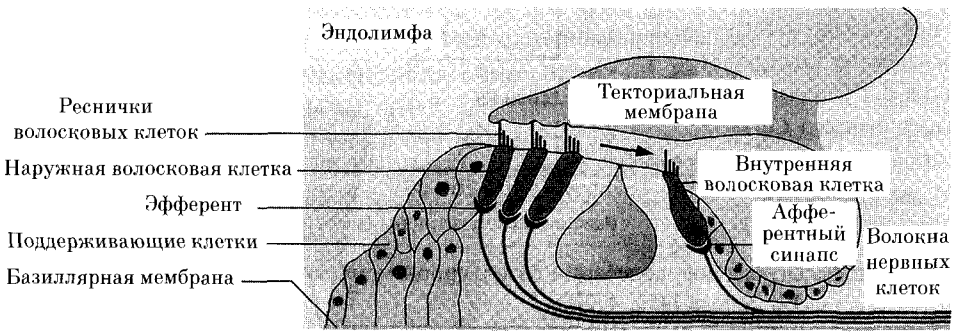


Рис. 10.34. Внутренние и наружные волосковые клетки кортиева органа. (Из [497])

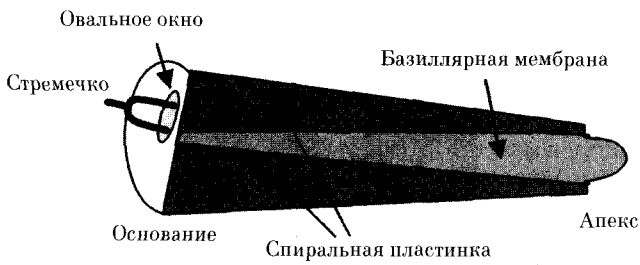


Рис. 10.35. «Развернутая» улитка становится уже от основания у стремечка к апексу, в то время как базиллярная мембрана становится шире. (На основе [472, 498])

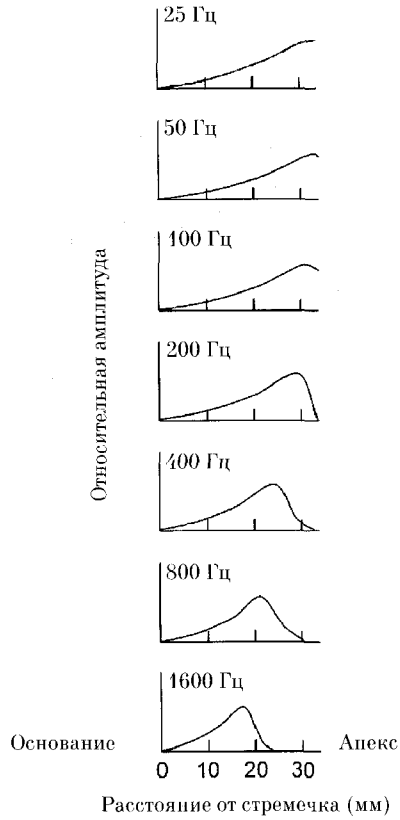


Рис. 10.36. Огибающие колебаний базиллярной мембраны в зависимости от частоты. (На основе [453, 472])

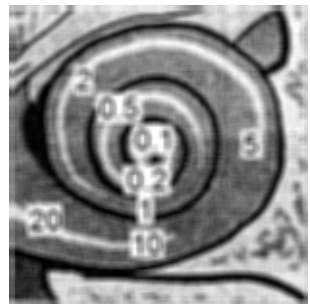


Рис. 10.37. Тонотопическая карта чувствительности улитки к слышимым частотам (в кГц). (Из [497], а также на основе [457, 465, 472])

Чем выше интенсивность звука, тем, в целом, выше частота импульсации в слуховых нейронах. Однако динамический диапазон ответа составляет лишь около 40 дБ. Большинство нервных волокон достигают предела при 40–50 дБ УЗД и при большей интенсивности уже не увеличивают частоту импульсации. Более высокая интенсивность распознается относительно высокопороговыми нейронами.

Можно попытаться рассчитать резонансные тоны базиллярной мембраны, анализируя звуковые волны в структуре, сходной с развернутой улиткой. Одной из упрощенных моделей является суживающаяся мембрана в форме сектора круга равной жесткости, как показано на рисунке 10.38. Получение аналитического решения для колебаний такой структуры выходит за пределы задач данной книги. (См. также [491, 492].) Волны в этой модели полуколичественно соответствуют данным, приведенным на рисунке 10.36: чем ниже частота волны, тем ближе ее максимум к апексу улитки. Включение в модель вариаций жесткости требует численного решения. Однако следует ожидать, что учет этого обстоятельства сделает пространственную изоляцию еще более выраженной.

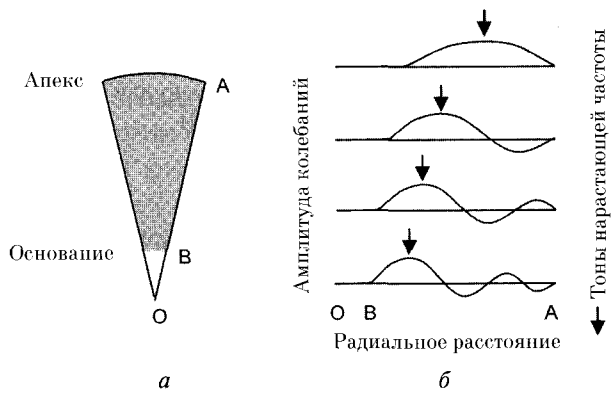


Рис. 10.38. Модель механических колебаний развернутой улитки на рис. 10.35, как клиновидной мембраны с равномерной жесткостью (*а*), и предсказание нескольких первых тонов (*б*). Главные максимумы тонов (помеченные стрелками) двигаются к основанию с возрастающей частотой, что согласуется с направлением на рис. 10.36. Для неклиновидной мембраны, тоны выглядели бы так же, за исключением того, что узлы и пучности (максимумы и минимумы) тона имели бы одинаковую величину. (На основе [466])

Наружные волосковые клетки реагируют на вибрацию более сильно, чем внутренние волосковые клетки, но вносят меньший вклад в сигнал, посылаемый в мозг. Эти клетки становятся короче, когда деполяризуются, а при гиперполяризации они удлиняются на 4% относительно изолированных клеток. Этот ме-

ханизм *улиткового усиления* может усиливать движение базиллярной мембраны и повышать частотную селективность процесса слухового детектирования, как показано на рисунке 10.39.

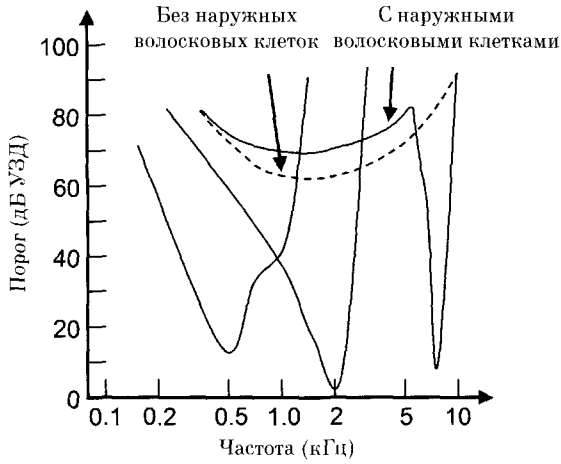


Рис. 10.39. Порог возбуждения волосковых клеток или волокон слухового нерва при трех разных резонансных или характеристических частотах. Без наружных волосковых клеток слуховой порог значительно выше, а частотная селективность значительно ниже, как показано для волокон с высшей из трех резонансной частотой. (На основе [465])

Колебания волосковых клеток

В первую очередь попробуем смоделировать поперечные колебания ресничек волосковых клеток с длиной L как продольные акустические колебания в трубе, замкнутой на одном конце (погруженном в тело клетки) и открытой на другом (воспринимающем колебания в жидкости). (Это также аналогично поперечным колебаниям струны, закрепленной на одном конце и свободной — на другом.) С использованием (10.38) и (10.39) получаем резонансные длины волн, составляющие $4L$, $4L/3$, $4L/5$ и так далее, и частоты, равные $v_s/4L$, $3v_s/4L$, $5v_s/4L$ и так далее. При $v_s = \sqrt{Y/\rho}$ низшая частота составляет $v_s/4L = \left(\sqrt{Y/\rho}\right)/4L$. Однако в действительности это резонансная частота для продольных колебаний широкого стержня (или балки) с длиной L, одна из поверхностей которого закреплена, а другая свободна.

Поперечные колебания стержня (балки) достаточно сильно различаются [491, 492]. Для цилиндра с длиной L и радиусом a, низшая из резонансных частот поперечных колебаний составляет

$$f_{\text{осн}} = \frac{\pi a \beta^2}{4L^2}\sqrt{\frac{Y}{\rho}}, \qquad (10.57)$$

где ($\beta = 0{,}597$. (Получение этих данных — за пределами данного рассмотрения.) Это предполагает, что балка присоединена к основанию без растяжения. По мере того, как основание становится более податливым, значение β снижается до ~ 0,35 для столь же податливого основания и рычага, и до ~ 0,2 для основания, которое в 10 раз более податливо, чем рычаг, и так далее. Исходя из того, что ресничка волосковой клетки состоит из кератина с $Y = 2 \times 10^9$ Па и плотностью $\rho = 1000$ кг/м^3, ее низшая резонансная частота при длине реснички 2 мм и диаметре 20 мкм в случае прикрепления к недеформируемому основанию составляет 1,0 кГц. (Так как клетка несколько деформируема, резонансная частота, вероятно, несколько ниже.)

Конечно, эта модель слишком упрощена. Для ее уточнения следует учитывать еще несколько характеристик, таких как вязкость кохлеарной эндолимфы и физическую связь волосковых клеток между собой. К тому же не ясно, существует ли у млекопитающих взаимосвязь между частотами колебаний волосковых клеток и слуховой частотной селективностью.

Импеданс уха человека (тема для углубленного изучения)

Мы проанализировали механическое поведение некоторых компонентов наружного, среднего и внутреннего уха. *Как нужно скомбинировать эти и другие компоненты для того, чтобы определить акустический импеданс Z или адмиттанс $Y = 1/Z$ уха*? Жесткость (реактивное сопротивление (отрицательное), X_s или, эквивалентно, реактивная проводимость (деформируемость), B_s) образуются воздухом в пространствах среднего и наружного уха, барабанной перепонкой, а также сухожилиями и связками косточковой цепочки. Инерционная масса аппарата (реактивное сопротивление (положительное) X_m, или массовая реактивная проводимость B_m) определяется косточками, частью барабанной перепонки *pars flaccida* и жидкостью в вестибулярной и барабанной лестницах улитки — перилимфой. Фрикционный компонент импеданса (сопротивления R или проводимости G) образуется перилимфой, слизистой выстилкой среднего уха, узкими проходами между средним ухом и воздушными полостями сосцевидного отростка височной кости, барабанной перепонкой и сухожилиями и связками в среднем ухе. Однако, главным образом, этот компонент обусловлен поглощением энергии бегущей волны в улитке.

В данном случае легче иметь дело с проводимостями, а не импедансами, поскольку они аддитивны. (Почему?) Проводимость измеряют с помощью датчика, который посылает сигнал интенсивностью 85 дБ УЗД, обычно с частотой 226 или 220 Гц, в наружное ухо. При этом отраженный сигнал контролируют микрофоном [470, 488]. Все это — функция давления воздуха в слуховом канале, притом, что это статическое давление (не звуковое) варьирует приблизительно от +200 дПа до — 300 дПа. (Единица «декапаскаль» (дПа) обычно применяется в аудиологии. 1 дПа = 10 Па = 0,075 мм ртутного столба = 1,02 мм

водяного столба.) С помощью тимпанограмм можно анализировать патологии среднего уха и сократимость мышцы этого отдела (слуховой рефлекс). Адмиттанс среднего уха $Y_{\text{средн. уха}}$ определяют, измеряя общую проводимость (адмиттанс) наружного и среднего уха при давлении окружающей среды (барабанная перепонка рассматривается как прозрачная для звука). При этом получают $Y_{\text{общ.}} = Y_{\text{наружн. ухо}} + Y_{\text{средн. ухо}}$, после чего из этой суммы вычитают проводимость наружного уха. $Y_{\text{наружн. ухо}}$ измеряют с помощью воздействия давлением на наружное ухо, поскольку барабанная перепонка под давлением является акустически прозрачной для среднего уха. Согласно рис. 10.40, $Y_{\text{наружн. ухо}} = 1{,}0$ миллисименс (при давлении 200 дПа) и $Y_{\text{общ.}} = 1{,}75$ миллисименс при 0 дПа, отсюда $Y_{\text{средн. ухо}} = 0{,}75$ миллисименс. (При –300 дПа проводимость действительно ниже, чем при 200 дПа, и это может обеспечить лучшее значение $Y_{\text{наружн. ухо}}$, чем при 200 дПа.)

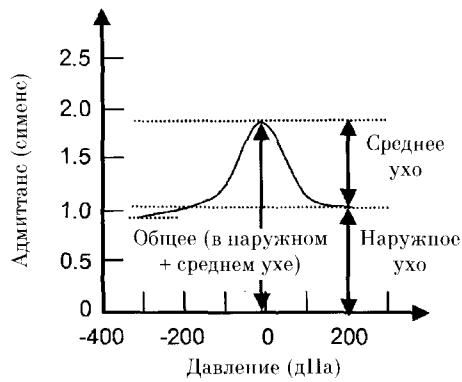


Рис. 10.40. Типичная тимпанограмма проводимости (адмиттанса) при 226 Гц, показывающая различный вклад в звуковое проведение. Отметьте, что адмиттанс в наружном ухе, определенный при –300 и –400 дПа, ниже, чем определенный при +200 дПа, так что адмиттанс в среднем ухе, определенный при –300 и –400 дПа будет больше, чем при +200 дПа. (На основе [470])

Объем ушного канала, выраженный в $см^3$, составляет то же число, что и проводимость наружного уха, выраженная в миллисименсах, при измерении на частоте 226 Гц. Это означает, что $Y_{\text{наружн. ухо}} = 1{,}0$ миллисименс, что показывает, что объем ушного канала составляет 1,0 $см^3$ (= 1,0 мл). Является ли это простым совпадением или отражает какие-то более глубокие взаимосвязи? Далее станет понятно, что это — частично, следствие совпадения естественных физических единиц, и частично связано с выбором частоты $f = 226$ Гц.

Модель колебаний воздуха в канале уха (тема для углубленного изучения)

Как можно определить адмиттанс (проводимость) наружного уха $Y_{\text{наружн. ухо}}$*?* Допустим, что моделью ушного канала является замкнутая труба с объемом

$V = AL$, где A — это площадь ее поперечного сечения (постоянная), а L — ее длина [475, 491, 492]. Исходно, внутреннее и внешнее давления равны между собой (P). Если трубу сдавить, давление внутри возрастет на величину ΔP, а это ведет к возникновению возвращающей силы (силы упругости) (ΔP) А, как и во всяком упругом материале.

Согласно закону состояния идеального газа (7.2) $P = nRT$, где P — давление, n — плотность (= N/V, где N — *общее число молекул в объеме* V), R — универсальная газовая постоянная, а T — температура. Если объем вследствие деформации изменяется до $V + \Delta V$ при постоянных количестве молекул и температуре (т. е. в *изотермических* условиях), то давление меняется до $P + \Delta P$, где PV и $(P + \Delta P)(V + \Delta V)$ равны NRT и друг другу. Таким образом,

$$PV = (P + \Delta P)(V + \Delta V) \approx PV + (\Delta P)\ V + P\ (\Delta V), \tag{10.58}$$

(мы здесь отбросили произведение $(\Delta P)(\Delta V)$, как пренебрежимо малую величину). В результате получаем

$$\Delta P = -\frac{P(\Delta V)}{V} = -\frac{P(\Delta L)}{L} = -\frac{nRT(\Delta L)}{L}, \tag{10.59}$$

где изменение объема $\Delta V = A(\Delta L)$, (в предположении, что A постоянно), а $P = nRT$.

Если разделить все члены уравнения на A^2, в том числе и внешнюю силу $(\Delta P)A$, то

$$\frac{(\Delta P)A}{A^2} = \frac{\Delta P}{A} = -\frac{nRT}{V}(\Delta L) = -\frac{nRT}{V}x = -\frac{P}{V}x, \tag{10.60}$$

где теперь ΔL обозначена как x. Коэффициент $nRT/V = P/V$ — это константа упругости k в (10.21), которая в предыдущем изложении также обозначалась как S.

Выше мы предполагали, что температура при деформации не изменяется. Если же, теперь, предположить более реальные условия, а именно, что тепловой поток через стенки при их деформации пренебрежимо мал (то есть процесс происходит при *адиабатических* условиях), то мы получим

$$k = \frac{\gamma nRT}{V} = \frac{\gamma P}{V}, \tag{10.61}$$

где γ — постоянная адиабаты (c_p/c_v), то есть параметр, веденный в (10.2). (Это показано при рассмотрении задачи 10.59.) При $k = S$ и $X_s = S/\omega = S/2\pi f$, имеем

$$\mathrm{X_s} = \frac{\gamma P}{\omega V} = \frac{\gamma P}{2\pi f V}. \tag{10.62}$$

Поскольку это – основной компонент, определяющий величину импеданса, можно записать, что $|Z| = X_s$, а величина адмиттанса (проводимости) $|Y| = B_s = 1/X_S$, что дает

$$|Y| = B_s = \frac{2\pi f}{\gamma P} V. \qquad (10.63)$$

Давление окружающей среды P равно 1 атм = 0,1 Н/мм^2 = 1 × 10^6 г/см^2. Постоянная адиабаты γ для воздуха равна γ = 1,4, и, таким образом, при частоте 226 Гц получаем $2\pi f/\gamma P = (2\pi)(226\text{ Гц})/(1{,}4)\cdot(1 \times 10^6\text{ г/см}^2)) = 1{,}0 \times 10^{-3}$ см· с/г. Поскольку 1 сименс = 1,0 см^4· с/г, а 1 миллисименс = 1,0 × 10^{-3} см^4· с/г, получаем, что объем V = 1,0 см^3 имеет проводимость 1,0 миллисименс. Используя аппарат, рассмотренный в главе 8, (8.11), получаем, что проведение в наружном ухе, выраженное в миллисименсах численно равно объему ушного канала, выраженному в кубических сантиметрах.



Рис. 10.41. Потенциальные источники потери слуха. (Конечно, читатель этой книги не разделяет недовольства, того персонажа, что справа. Однако хотелось бы рассмотреть его взаимодействия с мамашей с физической точки зрения. Мама хочет, чтобы он уменьшил энтропию (или беспорядок) в его комнате. У парня (предположительно) есть на этот счет сомнения, поскольку ему придется расходовать энергию для снижения энтропии в своей комнате и ему известно, что общая энтропия Вселенной только возрастет в результате каких-либо усилий с его стороны в попытке прибраться в комнате.) (Из Beattie; Daytona Beach News-Journal, Copley News Service, NJ-CENTER. com, ♥1999. Перепечатано с разрешения)

Поражения слуха

Звуки, имеющие интенсивность выше 85 дБ УЗД, считаются вредными, превышающие болевой порог равный 120 дБ УЗД ––опасными, а имеющие интенсивность свыше 150 дБ УЗД вызывают физические повреждения орга-

низма человека. Для предупреждения поражения слуха организации здравоохранения рекомендуют, чтобы воздействие звука интенсивностью 85–90 дБ УЗД длилось не более 8 часов в день, при интенсивности 100 дБ УЗД — 2 часа в день, а при интенсивности 110 дБ УЗД — не более 30 минут в день. Разрыв барабанной перепонки происходит при 190–198 дБ УЗД, а звук интенсивностью около 200 дБ УЗД может вызвать смерть человека. Такие уровни звуковой энергии наблюдаются в местах взрыва бомб — в 3 метрах от места детонации 23 кг тротила. Другие потенциальные причины утраты слуха приведены на рисунке 10.41.

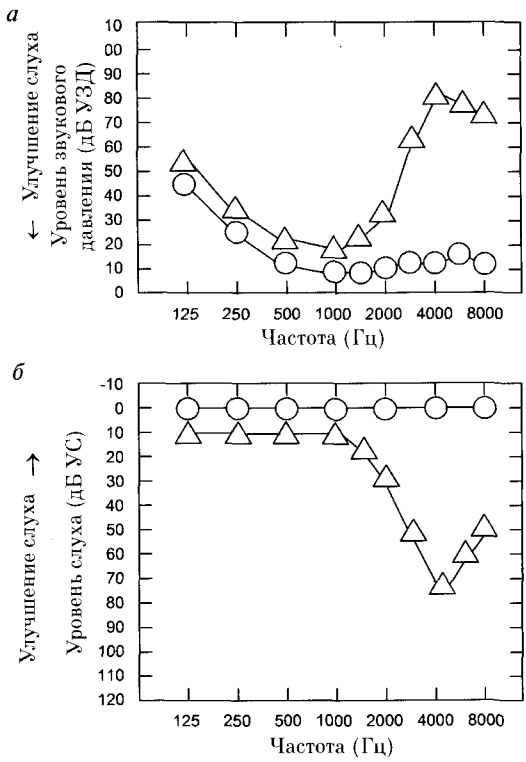


Рис. 10.42 Аудиограммы в единицах дБ УЗД (*а*) и дБ УС (*б*) для здорового человека (кружки) и при потере слуха в высокочастотной области (треугольники). (На основе [469, 470])

Основной метод определения уровня утраты слуха — это определение слухового порога для чистых тонов в диапазоне от 125 до 8000 Гц. Уровень слышимости обычно выражают как пороговое значение слышимости в дБ УС (уровня слышимости) в зависимости от частоты звука, который при патологии демонстрирует смещение пороговых интенсивностей к более низким значениям (рис. 10.42, *б*),

а не в сторону более высоких значений, как это показано на рисунках 10.29 или 10.42, *а*. При каждой данной частоте порог, выраженный в дБ УС, равен порогу в дБ УЗД минус базовая величина в дБ УЗД, вариации которой от частоты показаны на рисунках 10.29 и 10.42, *а*. Эти базовые значения составляют около 7,5 дБ УЗД в диапазоне от 750 до 1500 Гц. В области более низких частот они повышаются до приблизительно 13 дБ при 500 Гц, 26 дБ УЗД при 250 Гц и до 47 дБ УЗД при 125 Гц. В области более высоких частот они повышаются до приблизительно 10,5 дБ УЗД в диапазоне 2000–4000 Гц и до 13,5 дБ УЗД — в диапазоне 6000–8000 Гц.

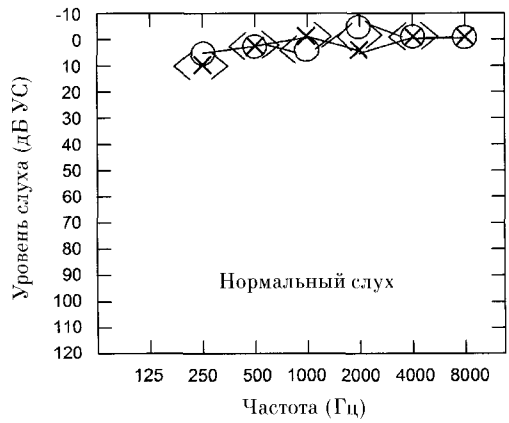


Рис. 10.43. Пример реальной аудиограммы для человека с нормальным слухом. На аудиограмме: воздушное проведение в правом ухе (*пустые кружки*), воздушное проведение в левом ухе (*крестики*), костная проводимость справа (*угловые скобки, направленные влево*) и костная проводимость слева (*угловые скобки, направленные вправо*). (На основе [470])

Нормальный слух, таким образом, определяется как 0 дБ УС при всех слышимых частотах (верхняя плоская кривая на рис. 10.42, *б*), однако люди со средним частотным ответом $\leq$ 15 дБ УС также считаются нормально слышащими. Утрата слуха определяется как легкая при среднем значении 16–25 дБ УС, средняя — при 26–40 дБ УС, умеренная — при 41–55 дБ УС, умеренно тяжелая — при 56–70 дБ УС, тяжелая — при 71–90 дБ УС и глубокая — при > 90 дБ УС. Пример реальной аудиограммы человека с нормальным слухом приведен на рисунке 10.43. Рисунок 10.44 показывает, как слуховая чувствительность снижается с возрастом, это явление именуется *старческой тугоухостью* или *пресбикусисом*. Пример такого нарушения слуха нанесен в единицах дБ УС на рисунке 10.45.

Различные варианты потери слуха могут быть вызваны нарушениями в среднем или внутреннем ухе. Обычный путь передачи звука из наружного

уха во внутреннее называется воздушным проведением. Звук во внутреннее ухо может также проникать благодаря костному проведению — вследствие передачи звука за счет колебаний костей черепа. Оба вида проведения вызывают одинаковую активность в улитке. В клинической аудиологии воздушное проведение тестируется с помощью наушников или громкоговорителей, тогда как костное проведение исследуют с помощью вибратора, помещенного на лобную кость черепа. Колебания костей черепа меняются в зависимости от частоты вибратора, как видно из рисунка 10.46. При частоте 200 Гц череп вибрирует в унисон с одной и той же фазой в обоих направлениях. Когда частота повышается до 800 Гц, передняя и задняя части черепа расходятся по фазе колебаний, а при 1600 Гц наблюдаются вибрации в передне-заднем направлении и слева направо. При частотах выше ~ 1000 Гц вибрации черепа приводят к существенной слуховой реакции вследствие возбуждения наружного, среднего и внутреннего уха; при более низких частотах наиболее важны механизмы наружного и среднего уха.

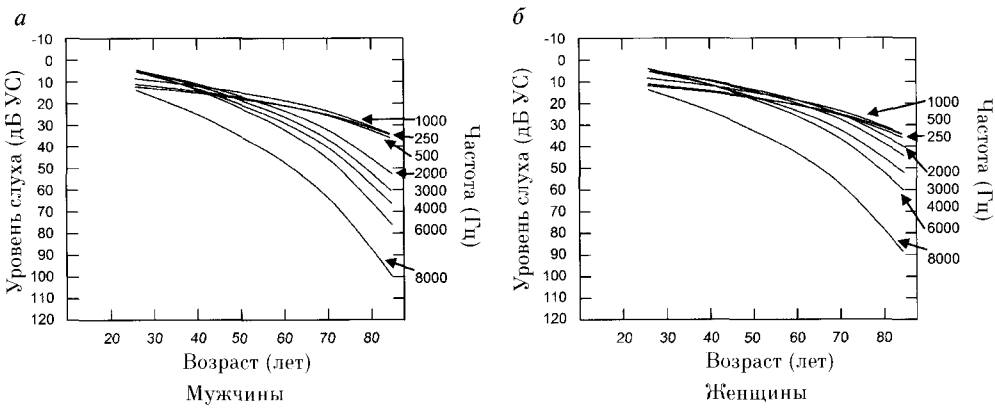


Рис. 10.44. Уровни слуха в зависимости от возраста для мужчин (*а*) и женщин (*б*). (На основе [470, 483, 500]. См. также [495] для больших подробностей)

При наличии проблем со слухом вследствие поражения среднего уха (или избыточных отложений ушной серы в слуховом канале), звук может все же достигать внутреннего уха по костям черепа. Изучение порогов воздушного и костного проведения может иметь диагностическое значение при дифференциации утраты слуха вследствие нарушений проведения и поражения нейросенсорной сферы. Если пороги воздушного и костного проведения одинаковы, то порог, превышающий 0 дБ УС можно отнести за счет нейросенсорной сферы. Если пороги различаются, это можно отнести за счет проблем с проведением (в среднем ухе), что, однако, не исключает нарушений в обеих системах. Рисунок 10.47, *а*

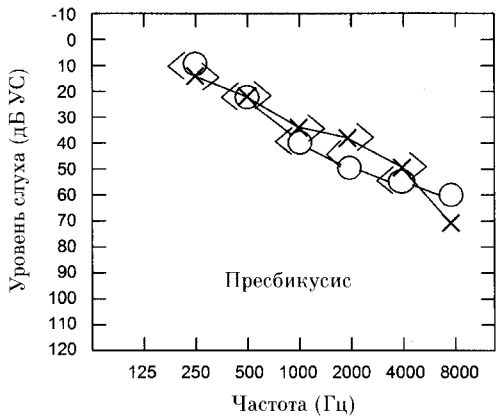


Рис. 10.45. Аудиограмма пациента с двухсторонней потерей слуха в результате поражения нейросенсорного аппарата (старческая тугоухость, пресбикусис). На диаграмме: воздушное проведение справа (*пустые кружки*), воздушное проведение слева (*крестики*), костная проводимость справа (*угловые скобки, направленные влево*) и костное проведение слева (*угловые скобки, направленные вправо*). (На основе [470])

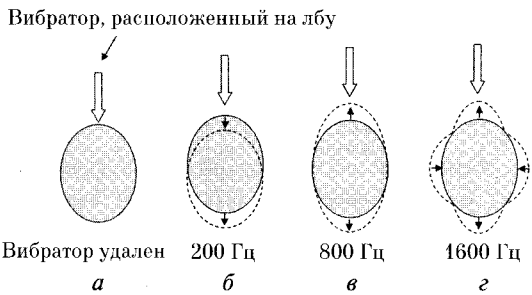


Рис. 10.46. Типы колебаний черепа, вызванные вибратором, расположенным на лобной кости (*а*) и колеблющимся при разных частотах: 200 Гц (*б*); 800 Гц (в); 1600 Гц (*г*). Колебания костей черепа (пунктирные линии) показаны относительно покоящегося черепа (сплошные линии) для фазы колебания (*б–г*). Маленькие стрелки показывают смещение, которое на рисунке сильно преувеличено в иллюстративных целях. В противоположной фазе колебания движение направлено в обратную сторону, соответственно, меняется и направление стрелок (точно так же, как для синусоидальной волны). (На основе [452, 470])

показывает слуховую реакцию человека с нормальным слухом в левом ухе и его утратой, возникшей вследствие нарушения прямого проведения, — в правом. При этом нейросенсорная система нормальны, что следует из результата исследования костной проводимости. На рис. 10.47, *б* представлена другая аудиограмма, которая показывает существенную утрату слуха в левом ухе, но на

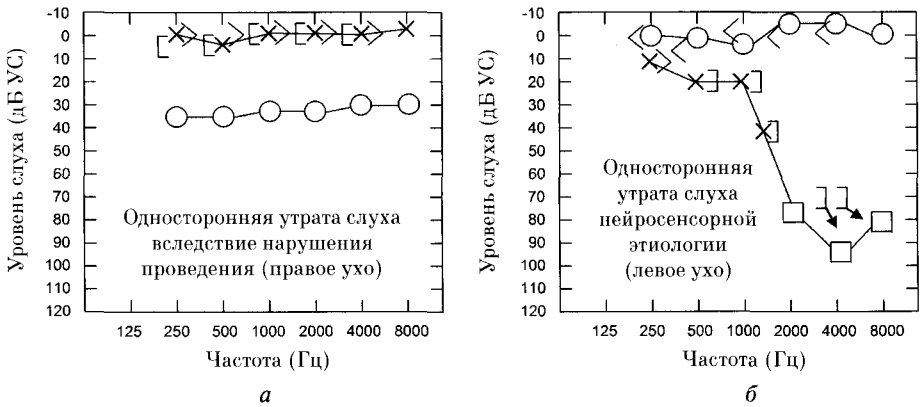


Рис. 10.47. Аудиограммы пациентов с односторонней утратой слуха вследствие нарушения проведения в правом ухе при нормальном слухе в левом ухе (*а*), и односторонней утратой слуха вследствие нейросенсорных нарушений в левом ухе при нормальном слухе в правом ухе (*б*). На аудиограмме: воздушное проведение справа (*пустые кружки*), воздушное проведение слева (*крестики*), костная проводимость справа (*угловые скобки влево*), и костная проводимость слева (*угловые скобки вправо*); все маскированы. (При маскировании в нетестируемое ухо подается постоянный шумовой сигнал, чтобы избежать слышимости сигнала из нетестируемого уха, и, таким образом, исследовать только ответ тестируемого уха.) (На основе [470])

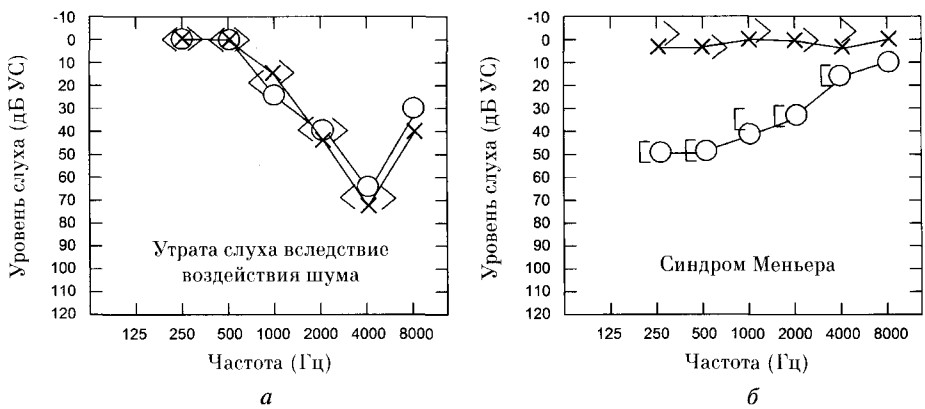


Рис. 10.48. Аудиограммы пациентов с двухсторонней нейросенсорной утратой слуха, связанной с воздействием шума (*а*) и с синдромом Меньера, при котором проявляется нейросенсорная утрата слуха в области низких частот в правом ухе (*б*). На аудиограмме: воздушное проведение справа (*пустые кружки*), воздушное проведение слева (*крестики*), костная проводимость справа (*угловые скобки влево*), и костная проводимость слева (*угловые скобки вправо*), во всех случаях — звук не маскирован; костная проводимость справа (*квадратные скобки влево*), при маскировании. (На основе [470])

этот раз — вследствие нарушений нейросенсорной системы. В данном случае утрата слуха наблюдается даже при костной проводимости. Следует отметить, что нейросенсорная утрата слуха более жестко зависит от частоты звука, чем глухота, связанная с нарушением проведения. Аудиограмма пациента с утратой слуха вследствие воздействия высокого уровня шума (как при воздействии громкого музыкального рока или классической музыки) показана на рисунке 10.48, *а*. Двухсторонняя утрата слуха здесь наступила вследствие нарушения нейросенсорной функции. В отличие от этих случаев у больных синдромом Меньера (болезнь внутреннего уха) проявляется нейросенсорная утрата слуха в области низких частот (рис. 10.48, *б*).

Также довольно часто встречается тиннит или «шум в ушах». В тяжелых случаях имеет место ощущение слышимого тона на уровне 90 дБ или громче, то есть более сильного звука, чем обычная речь (60–70 дБ).

10.3.2. Связь со слуховым восприятием

В *психофизике* (или *психоакустике*) существует четыре главных атрибута основных звуков: громкость, высота тона, тембр и локализация [472, 510]. Каждый из этих атрибутов связан с физическими характеристиками звука нелинейно, как, например, интенсивность звука, частота и распределение частот:

1. *Громкость* связана с интенсивностью звука нелинейно. Как показывает закон Стивенса ((1.6), таблица 1.15), восприятие громкости находится в нелинейной (степенной) связи с величиной стимула. Самая нижняя кривая на рисунке 10.29 характеризует порог слышимости — это «кривая равной громкости звука» при минимальной интенсивности. Эта и другие (с большей громкостью) кривые «равной слышимости» показывают уровни интенсивности звука в дБ УЗД при каждой данной частоте (для чистых тонов, т. е. звуков, имеющих единственную частоту), необходимые для достижения одинакового уровня восприятия громкости. Уровень громкости звука выражают в дБ УЗД звука, имеющего при частоте 1000 Гц громкость равную данному. Если интенсивность звука с равной громкостью при 1000 Гц обозначить как I, тогда громкость, выраженная в *фонах,* составляет

$$L_p(\text{в фонах}) = 10 \log \frac{I}{I_{\text{ref},p}}, \tag{10.64}$$

где $I_{\text{ref, p}} = 1 \times 10^{-12}$ Вт/м^2. (Это уравнение очень похоже на (10.10).) Как видно из рисунка 10.49, при уровне выше ~ 80 фонов требуется приблизительно одинаковая интенсивность звука на нижних, средних и высоких частотах для получения восприятия равной громкости. Ниже ~80 фонов, для достижения того же самого ощущения громкости на низких и высоких частотах требуется более высокая интенсивность, чем на средних частотах. Это объясняет, почему

требуется усиливать басовый и сопрановый регистры в бытовых стереосистемах при низких интенсивностях. Рисунки 10.44 и 10.45 показывают, что пожилые люди обычно менее чувствительны к высоким частотам (старческая тугоухость, пресбикусис). Некоторые заболевания, такие как синдром Меньера, также приводят к повреждению слуха (рис. 10.48, *б*).

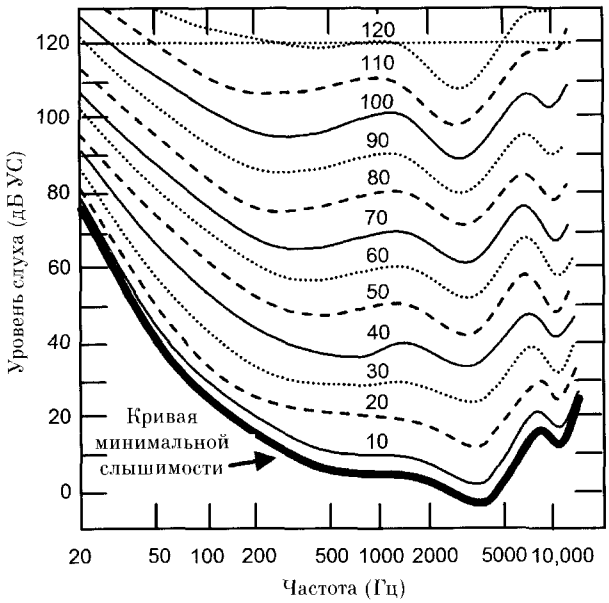


Рис. 10.49. Кривые громкости в зависимости от частоты (с обозначением громкости в фонах). (На основе [470, 481, 494])

Шкала фонов не дает информации об относительной громкости. Ее дает шкала в единицах, называемых *сонами,* связь которых с фонами показана на рис. 10.50. Ощущение громкости в 1 сон создается чистым тоном 1000 Гц интенсивностью 40 дБ. Звук громкостью 10 сон воспринимается как вдвое более громкий, чем звук интенсивностью в 5 сон. Громкость в сонах L_s равна

$$L_s \text{ (в сонах)} = \left(\frac{I}{I_{\text{ref},s}}\right)^{0,3}, \tag{10.65}$$

где $I_{\text{ref, s}} = 1 \times 10^{-8}$ Вт/м^2, а I — интенсивность звука на частоте 1000 Гц при той же громкости [478]. (Это несколько отличается от зависимости воспринимаемой громкости от интенсивности звука, пропорциональной корню квадратному и приведенной в таблице 1.15.) Еще одной мерой громкости является *дифференциальный порог слышимости* (ДПС) или *дифференциальный порог различения*

(ДПР), которая показывает, насколько большей должна быть интенсивность звука, чтобы он воспринимался как более громкий. Для звукового тона 1000 Гц ДПР для 5 дБ УЗД составлял 5 дБ УЗД, но для звука 100 дБ УЗД — значительно меньшая доля — 6 дБ УЗД.

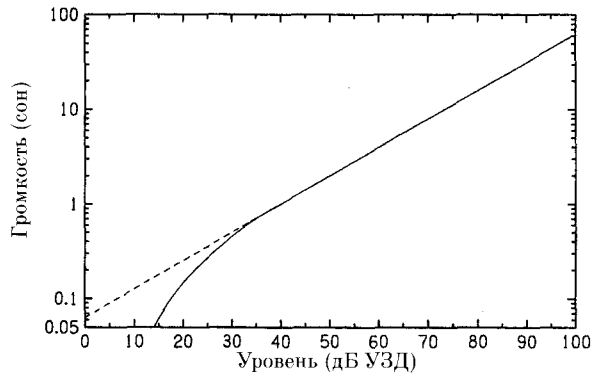


Рис. 10.50 Воспринимаемая громкость (в сонах) в зависимости от громкости стимула (в фонах) для тона частотой 1000 Гц (из [502, 510]), показанная как сплошная линия, вместе с расчетной, соответствующей приблизительно степенной зависимости с показателем 0,3. Эта, показанная пунктиром линия является основой национальных и международной шкал сонов. (Из [478])

2. *Высота* звука. Волна давления, имеющая чисто синусоидальную форму, представляет собой чистый тон; он воспринимается как низкий звук при низкой частоте и как высокий — при высокой частоте колебания. Восприятие высоты звука выражают в единицах *мел*. Тон частотой 1000 Гц при 40 дБ УЗД обозначают как имеющий высоту 1000 мел. Взаимосвязь между единицами мел и частотой чистого тона нелинейна (рис. 10.51). Тон 2000 мел (соответствующий приблизительно 3500–4000 Гц) звучит как вдвое более высокий, чем тон в 1000 мел, который сам воспринимается как вдвое более высокий, чем тон в 500 мел (соответствующий 400 Гц).

Существует минимальная различимая разница тонов — около 2–3 Гц в области, ниже 1000 Гц, и около 1/3% изменения частоты в области более высоких частот. При постоянной громкости в 40 фон, человек способен распознавать 1400 различных частот. Точно так же, при постоянной частоте 1000 Гц можно различить около 280 различных уровней громкости. То есть, человек способен воспринять почти $1400 \times 280 = 400000$ различных сочетаний высоты и громкости звуков.

Частота возрастает в два раза от одной музыкальной ноты до такой же ноты в следующей октаве (до – ре – ми – фа – соль – ля – си и вновь до); повышение частоты последовательных нот воспринимается как повышение *высоты тона*.

Если двигаться от октавы к октаве, например, от фортепьянной «ля» с основной частотой 440 Гц, то в следующей октаве «ля» имеет частоту 880 Гц, в следующей — 1760 Гц и так далее. Эти ноты воспринимаются как схожие, то есть обладают одинаковыми свойствами *окраски тона* — одной и той же ноты «ля», но с разной высотой тона. Нотная раскладка может быть представлена в виде вертикальной спирали, на которой ноты расположены последовательно: каждая полная октава образует виток спирали, а все ноты одинаковой окраски (вся «ля», все «си» и т.д.) располагаются друг под другом в последовательных витках.

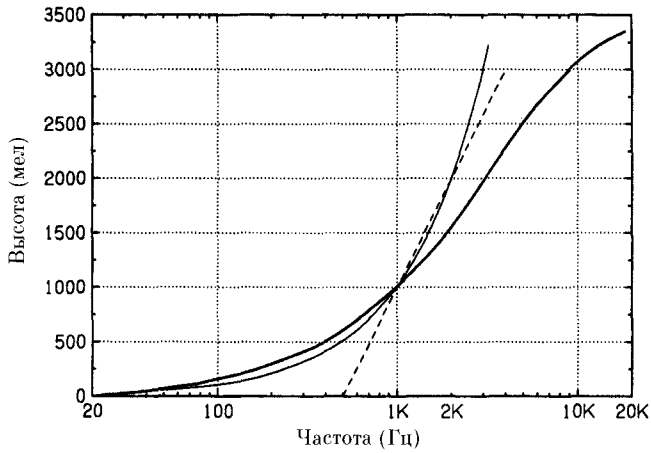


Рис. 10.51. Зависимость воспринимаемого тона (в мелах) от частоты [503] (показана жирной линией). Эта зависимость дана в диапазоне от 20 Гц до почти 20 кГц. Тонкой линией нанесен тон, равный частоте, а пунктирная линия обозначает тоны, пропорциональные номерам октав. (Из [478])

Музыкальные ноты обладают набором частот, состоящим из основной частоты и ряда гармоник. Такие сложные тоны воспринимаются как звук основной частоты, то есть тон с основной частотой 400 Гц и его гармониками 800, 1200, 1600 Гц и так далее. Все это воспринимается как «частотно окрашенный» звук с частотой 400 Гц. Более того, другие комплексы частот воспринимаются на минимально различимой частоте. Так, сложные звуки, содержащие частоты 800, 1200, 1600 и 2000 Гц воспринимаются как «окрашенный» тон с частотой 400 Гц содержащий также частоты 2000 и 2400 Гц. Эти явления известны как периодические тоны или *эффект потери первой гармоники*. Тоны, слышимые одновременно, могут маскировать друг друга, в особенности, если они близки по величине. Низкочастотные тоны сильно маскируют высокочастотные, однако высокочастотные тоны не маскируют низкочастотные.

3. Сложные тоны, содержащие множество частот, могут восприниматься как имеющие одинаковую громкость и высоту, но все же быть различимыми. Дело

в различии качества или тембра звука. Одна из причин этого состоит в том, что разные сложные (комплексные) тоны с одной и той же основной частотой содержат гармоники с различными относительными интенсивностями. Эти различия проиллюстрированы на рисунке 10.52 для тона 196 Гц, полученного на гитаре, фаготе и альт-саксофоне. Отсюда понятно, почему звуки этих разных музыкальных инструментов различаются, даже когда берут одну и ту же ноту (первую гармонику). На самом деле, если музыкальный тон может быть извлечен на одном и том же инструменте различными способами, они и звучат поразному, как, например тон 440 Гц, взятый на скрипичных струнах «ля» и «ре», как это видно на рисунке 10.53. Более того, восприятие основывается не только на различной гармонической структуре, но и на отчетливо различающихся временах появления и исчезновения разных гармоник при исполнении на данном музыкальном инструменте.

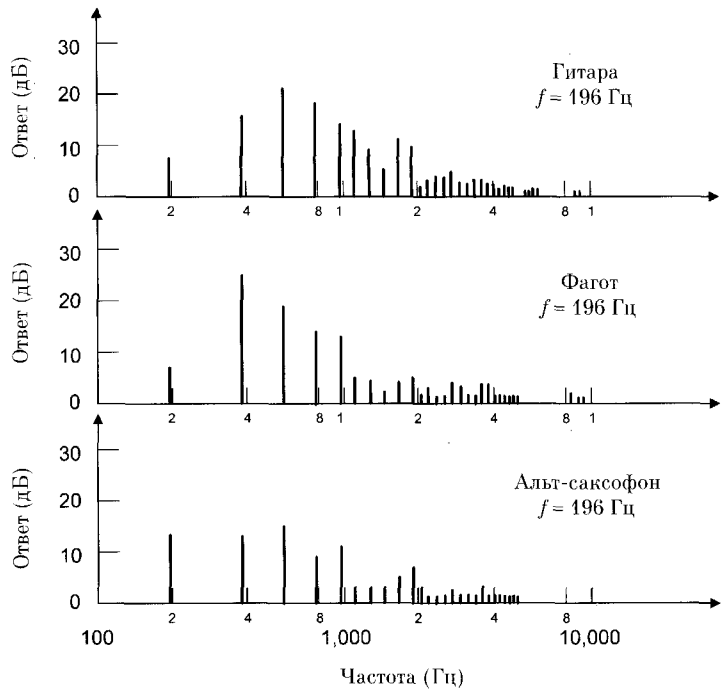


Рис. 10.52. Спектры Фурье для гитары, фагота и альт-саксофона при основной частоте 196 Гц. (На основе [492])

4. Звук воспринимается как приходящий с определенного направления, то есть характеризуется *локализацией*. Бинауральный слух дает человеку возможность локализовать направление на источник звука с точностью около 10°. Локализация

источника звука осуществляется в мозге на основе информации, приходящей от обоих ушей. Здесь в первую очередь воспринимаются различия во времени прихода сигнала (более позднего в удаленном ухе) и его интенсивности (более слабый сигнал в более удаленном от источника ухе). Этот вопрос дополнительно рассмотрен в задаче 10.79.

Восприятие более сложных звуковых сигналов, таких как речь, намного более сложно, однако, основные элементы обработки сигнала частотных компонентов сохраняются.

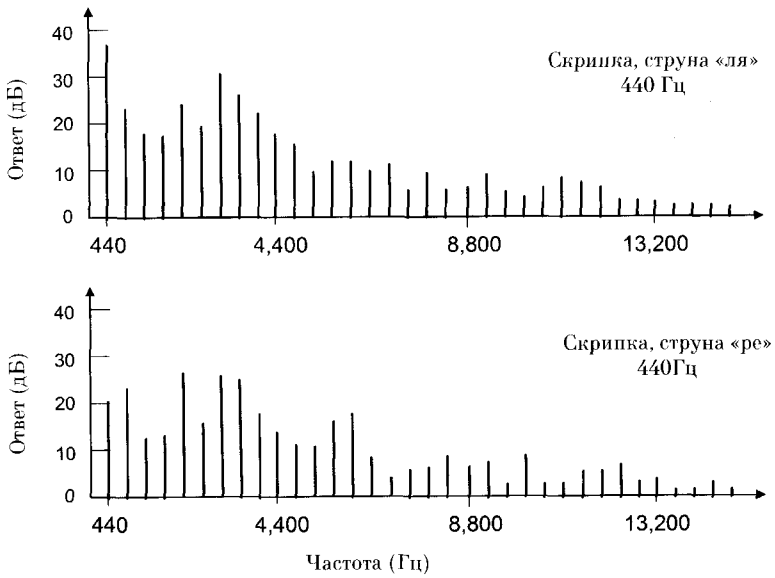


Рис. 10.53. Спектры Фурье для скрипки, дающей основную частоту 440 Гц на струнах «ля» и «ре». (На основе [492])

10.4. ДРУГИЕ КОЛЕБАНИЯ В ОРГАНИЗМЕ

10.4.1. Сердце и другие источники звука

Организм может быть источником множества звуков помимо речи. Звуки возникают при жевании, урчании в животе, ходьбе, беге, рукопожатии, икоте, сокращениях сердца, столкновении организма с чем-нибудь, шорохе век, растирании полотенцем, хрусте в коленях и пощелкивании пальцами, рвоте, кашле, газах, сопении при заложенном носе, хмыкании, свисте, чихании, нормальном дыхании, свистящем дыхании и смехе. Некоторые из них перечислены в таблице 10.6. Наиболее сильные из этих звуковых колебаний могут ощущаться организмом — некоторые слышны, а некоторые воспринимаются механорецеп-

торами тела (глава 2). Звуки, создаваемые работой сердца и легких описаны в [484] и [485], соответственно. Вибрации также могут вызывать болевые ощущения, проиллюстрированные на рисунке 10.54.

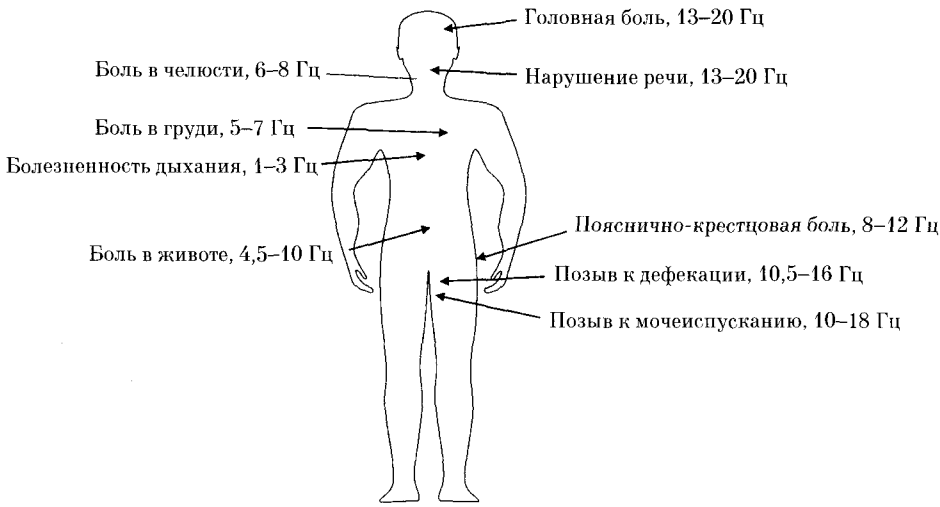


Рис. 10.54. Болевые симптомы, обусловленные вибрациями в диапазоне частот от 1 до 20 Гц. (На основе [455, 487])

Аускультация (*выслушивание*) — это прослушивание звуков, производимых внутренними органами, для целей медицинской диагностики. Современные фонендоскопы имеют две раздельные части для такой диагностики: «раструб» — для выслушивания грудной клетки, специализированную для обнаружения низкочастотных звуков, и «диафрагму» — которая при легком прижатии к коже минимизирует низкочастотный звук и, таким образом, выделяет высокочастотные составляющие.

Звук нормально работающего сердца легко прослушивается фонендоскопом (рис. 10.55) [484]. Это — результат открывания и закрывания сердечных клапанов и потока крови через сердце. Первый сердечный тон (S_1) — это высокочастотный звук, образующийся в ранней систоле в результате закрытия митрального и трехстворчатого атриовентрикулярных клапанов, которое происходит, когда желудочковое давление превышает предсердное. Митральный клапан закрывается приблизительно за 10 мсек до трехстворчатого, вследствие более раннего электрического возбуждения и сокращения левого желудочка. Разница во времени закрытия клапанов становится заметна только в случае какого-либо заболевания, как, например, блокада правой ножки пучка Гиса, которая задерживает закрытие трехстворчатого клапана. Интенсивность тона S_1 может усиливаться или ослабляться при некоторых заболевания сердца.

Таблица 10.6. Расчетные акустические параметры различных источников звука в организме. (Из [467]).

Источник	Максимальное изменение давления (атм.)	Типичная частота (Гц)
Крик	0,05	1000
Разговор	0,005	1000
Шепот	0,0005	1000
Бег	2,0	4
Ходьба	0,4	1
Аплодисменты бурные	0,2	2
Жевание хрустящей пищи	0,0001	1000
Дыхательный воздушный поток	0,00004	1000
Артериальный пульс	0,02	1

Второй тон (S_2) слышен в конце фазы изгнания крови из желудочка, то есть в момент окончания систолы, когда закрываются легочный и аортальный клапаны. Аортальный компонент (A_2) предшествует легочному (P_2), вследствие того, что градиент давления между аортой и левым желудочком больше, чем между легочной артерией и правым желудочком. Эти два компонента обычно сливаются при выдохе, но в норме на слух различимы при вдохе из-за снижения внутригрудного давления, что задерживает P_2 и ускоряет A_2. Снижение внутригрудного давления вызывает большее снижение давления снаружи и внутри легочных артерий и вен, и эти эластичные сосуды увеличиваются в объеме при одном и том же внутреннем давлении. Таким образом, задержка P_2 вызвана более длительным временем, необходимым для заполнения легочной артерии. Ускорение A_2 происходит из-за меньшего кровотока из медленнее переполняющихся кровью легочных вен в левое предсердие и далее — в левый желудочек, что приводит к уменьшению объема выброса и уменьшению времени, необходимого для опорожнения левого желудочка. Систола происходит приблизительно между S_1 и S_2, а диастола – между S_2 и S_1 следующего цикла. Основные тоны сердца S_1 и S_2 — это высокочастотные звуки, лучше слышимые диафрагмальной частью фонендоскопа.

Третий тон сердца (S_3) — это тупой звук низкого тона, лучше слышимый раструбом фонендоскопа после открывания атриовентрикулярных клапанов при заполнении желудочков. Этот тон обычен у детей и молодых людей, но является патологическим признаком у людей среднего возраста и пожилых. Четвертый тон сердца (S_4), который обычно является признаком заболевания сердца, генерируется предсердием, сокращающимся в конце диастолы при напряженном желудочке. Шумы в сердце образуются при возникновении турбулентных, а не ламинарных

потоков и могут указывать на наличие препятствий кровотоку в сердце, таких, например, как стеноз (сужение) аорты. Шумы выслушиваются при повышенной скорости кровотока, обратном забросе крови вследствие дефекта сердечного клапана или патологического сброса крови из камеры с повышенным давлением в камеру с пониженным давлением через дефект в перегородке [484]. (В главе 8 указывалось, что поток в аорте иногда может быть турбулентным, а, следовательно, слышимым.) Как видно из рисунка 8.5, наиболее громкие звуки, производимые сердцем, в основном, имеют частоты ниже 30 Гц, а потому не слышимы. Пульсовый турбулентный поток, слышимый при измерении кровяного давления, описан в главе 8.

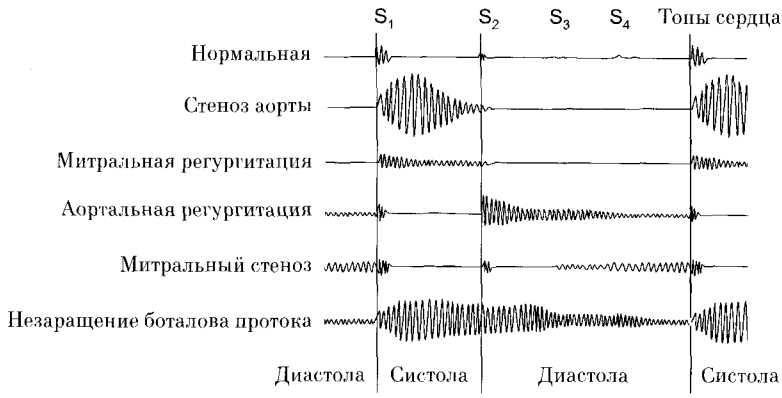


Рис. 10.55. Идеализированная фонокардиограмма нормальной и патологической работы сердца (при стенозе клапана левого желудочка, обратном забросе или *при* незаращении боталлова протока. (Незаращение боталлова протока — патология, при которой боталлов проток, являющийся у плода шунтом из легочной артерии в аорту, не закрывается после рождения). Показаны времена первого (S_1), второго (S_2), третьего (S_3), и четвертого (предсердного) (S_4) сердечных тонов. См. также фонокардиограмму на рис. 8.5. (На основе [476])

10.5. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Физика звука, т. е. акустика, описывает свойства звуковых волн, в том числе и то, как интенсивность звука измеряется в единицах децибел (дБ), и как звуковые волны распространяются по различным средам и полостям. Акустические модели могут быть использованы для того, чтобы понять, как звук возникает при речи, частично объясняя это теорией голосовых фильтров, и чем характеризуется голос человека. Они также могут быть использованы для того, чтобы понять, как звук распространяется в наружном и среднем ухе, как генерируются нервные сигналы во внутреннем ухе, и смоделировать утрату слуха. Колебания важны и в других функциях организма и в медицинской диагностике, в частности при интерпретации звуков, генерируемых сердцем, а также при ультразвуковой диагностике.

ЗАДАЧИ

Звуковые волны

10.1. Найдите расстояние между молекулами воздуха при уровнях звукового давления 20 дБ УЗД и 120 дБ УЗД при частоте 500 и 5000 Гц.

10.2. Музыкант с абсолютным слухом способен определить чистый тон 1 кГц за 4 мсек. Сколько периодов звуковой волны составляет это время?

10.3. Используя (10.6) и то, что плотность воздуха $1{,}3 \times 10^{-3}$ г/см^3, рассчитайте перемещение воздуха для 0 дБ УЗД и 120 дБ УЗД при частоте 4 кГц.

10.4. (а) Покажите, что скорость звука в воздухе $v_{\text{возд}} \propto \sqrt{T}$, а плотность варьирует как $\rho_{\text{возд.}} \propto 1/T$, и, таким образом акустический импеданс воздуха зависит от температуры как $Z_{\text{возд.}} \propto 1/\sqrt{T}$, где T выражена в градусах Кельвина.
(б) Найдите каждый из этих параметров при 0°, 20° и 25 °С.
(в) Влияют ли существенным образом эти вариации $Z_{\text{возд.}}$ в зависимости от T на отражение и передачу звука от воздуха к организму? Почему?

10.5. Найдите скорость звука в воде, считая модуль объёмной деформации воды равным 2,26 ГПа. Получился ли ожидаемый результат?

Интенсивность звука

10.6. Шкала интенсивности звука на рисунке 10.30 имеет диапазон от –20 до 140 дБ УЗД. Какой диапазон давления соответствует ему в единицах дин/см^2?

10.7. Распространяющийся в воздухе звук с интенсивностью 60 дБ УЗД падает на поверхность воды. Какая часть звуковой энергии передастся в воду (в дБ УЗД и Вт/м^2)?

10.8. Удары молотом по стальной пластине создают звук, который на расстоянии двух футов достигает максимума в 115 дБ УЗД. Если интенсивность звука изотропна, какова общая мощность звуковой волны в ваттах?

10.9. Каково изменение интенсивности звука в дБ, если интенсивность звуковой волны:
(а) уменьшается наполовину
(б) удваивается
(в) утраивается
(г) увеличивается в четыре раза?

10.10. Почему уровень звука снижается на 6 дБ УЗД при увеличении вдвое расстояния от малого изотропного источника?

10.11. Дана акустическая интенсивность в 60 дБ УЗД при данном расстоянии от изотропного источника. Какова будет интенсивность, если источник такого же уровня будет излучать только в 1/10 часть этого пространства?

10.12. Какой звук более интенсивен на расстоянии 20 м от изотропного источника: звук частотой 10 Гц с 80 дБ УЗД на расстоянии 4 м от изотропного источника или звук частотой 4000 Гц с 60 дБ УЗД на расстоянии 3 м от источника?

Интенсивность звука при пороговой слуховой чувствительности

10.13. (а) На каком расстоянии от изотропного источника звуковых колебаний мощностью 10 микроватт звук достигнет порога слышимости человека?
(б) Слуховой порог у собак составляет 1×10^{-15} Вт/м^2. На каком расстоянии собака может услышать звук от этого источника?

10.14. (а) Выразите уровень звука музыкального *фортиссимо* (очень громкий звук, 1×10^{-2} Вт/м^2) и *пианиссимо* (очень тихий звук, 1×10^{-8} Вт/м^2) в дБ УЗД.
(б) На концерте на открытом воздухе без звукоусилителей, слушатели, сидящие в 4 м от оркестра слышат звуки и фортиссимо и пианиссимо. Каковы относительные интенсивности звука (в дБ УЗД) для сидящих на расстоянии 60 м? Рассматривайте оркестр как точечный источник.

10.15. (а) Покажите, что изотропный источник звука мощностью 1Вт создает интенсивность 115 дБ УЗД на расстоянии 0,5 м от источника.
(б) Найдите интенсивность звука на расстоянии 1 м от источника.
(в) На каком расстоянии от источника он все еще слышим человеком (при частоте 1000 Гц)?

10.16. Определите P_{ref} и изменение давления при действии звука 100 дБ УЗД в мм рт. ст..

Передача звука, отражение и ультразвук

10.17. Таблица 10.3 дает коэффициент поглощения a для кости, равный $1{,}6 \times 10^{-4}$ с/м. Другие источники дают величину 14 дБ/см при частоте 1 МГц. Совпадают ли эти величины? Почему?

10.18. Можно ли говорить «сквозь человека»? (Иными словами, является ли человек надежным акустическим экраном?) Чтобы ответить на этот вопрос,

рассчитайте потери передачи звука в дБ при частоте 3000 Гц через туловище человека.

10.19. Для каждой ткани, приведенной в таблице 10.3, определите толщину ткани, необходимую для снижения интенсивности ультразвука частотой 5 МГц наполовину. (Предполагается, что ослабление интенсивности происходит только вследствие поглощения, а не отражения на границе раздела сред.)

10.20. Часто при ультразвуковых исследованиях излучатель и детектор расположены на одном и том же датчике, так что детектируется отраженная звуковая волна. Определите долю исходной интенсивности звука, которая детектируется в нижеследующих случаях, проследив за лучом, который переносит звук через среду X в организм. Далее происходит отражение от границы раздела сред X и Y при падении луча под прямым углом, а затем луч вновь проходит через среду X. (Предположим, что звук, идущий от излучателя, целиком проникает в среду X, целиком из нее выходит после отражения от Y и попадает в детектор. Учтите ослабление сигнала в среде, а также отражение от границы раздела X–Y.):
(а) X — это мышца толщиной 1 см, а Y — кость, частота ультразвука 1 МГц
(б) X — это мышца толщиной 1 см, а Y — кость, частота ультразвука 10 МГц
(в) X — это слой жировой ткани толщиной 5 см, а Y — мышца, частота ультразвука 1 МГц
(г) X — это слой крови толщиной 2 см, а Y — мышца, частота ультразвука 5 МГц
(д) X — это кость толщиной 1 см, а Y — мышца, частота ультразвука 1 МГц.

10.21. Рассчитайте относительную задержку по времени между звуком, отраженным в начале слоя среды X, и отраженным от границы раздела X–Y, для каждого случая задачи 10.20.

10.22. Оцените относительную задержку ультразвука частотой 1 МГц, отражающегося под прямым углом от первой наружной поверхности аорты, первой внутренней поверхности аорты, второй внутренней поверхности аорты и второй наружной поверхности аорты.

10.23. Когда «скорая помощь» с сиреной, ревущей при частоте f, приближается к вам со скоростью v, вы слышите звук более высокой частоты $f' = f(1 + v/v_s)$. В то же время, когда она удаляется, слышен звук более низкой частоты $f' = f(1 - v/v_s)$. Это — так называемый эффект Доплера.
(а) Покажите, что это находится в соответствии с $f' = f(1 - (v/v_s)\ cos\ \theta)$, где θ — угол между вектором скорости движущегося объекта и положением вектора от него на наблюдателя.

(б) Покажите, что доплеровская ультразвуковая эхокардиография (рис. 10.56) может быть использована для определения скорости кровотока v, равной

$$v = \frac{(\delta f)\, v_s}{2 f \cos\theta} \qquad 10.66$$

где δf – доплеровское смещение частоты ($f' - f$), а v_s — скорость звука в тканях организма.
(в) Рассчитайте максимальное доплеровское смещение частоты для крови, текущей по аорте, при использовании ультразвука частотой 1 МГц.

10.24. На головку ультразвукового датчика перед тем, как поместить его на кожу щедро наносят гель (рис. 10.56):
(а) Почему?
(б) Каковы должны быть акустические свойства такого геля?

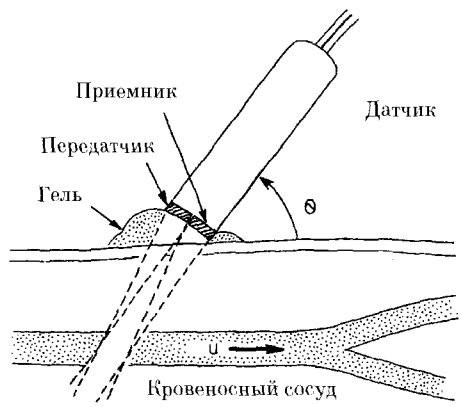


Рис. 10.56. Доплеровское исследование кровотока в сосуде при скорости u. (Перепечатано из [489]. Использовано с разрешения Elsevier)

10.25. Выразите единицу звукового адмиттанса сименс в единицах системы СИ.

10.26. (задача повышенной сложности) Из соотношения $Z = R + iX_m + X_B/i$, получите формулу (10.19).

10.27. (задача повышенной сложности) Из соотношений $Z = R + i(X_m - X_s)$ и $Y = G + i(B_m - B_s)$, получите:
(а) Уравнение (10.20)
(б) G, B_m, и B_S, выраженные через R, X_m, и X_s
(в) R, X_m, и X_s, выраженные через G, B_m, и B_s.

10.28. (задача повышенной сложности) Пользуясь тем, что $Z = R + i\omega M + S/i\omega$, где ω — радиальная частота в рад/с и $\omega = 2\pi f$, f — частота в Гц (или циклах в секунду), покажите, что

$$|Z| = \sqrt{R^2 + (2\pi fM + S / 2\pi f)^2} \,. \qquad (10.67)$$

В задачах по электричеству R — это сопротивление, M соответствует индуктивности L, а S величине, обратной емкости $C(S = 1/G)$.

10.29. (задача повышенной сложности) Используя (10.24), покажите, что в уравнении, описывающем скорость звука, слагаемое, связанное с сопротивлением, меняется как косинус, а инерционный член и член, связанный с жесткостью меняются как синус, но с противоположными знаками.

10.30. Скорость звука в мозге и костях черепа равна 1550 и 4090 м/с, соответственно. Какая часть звука теряется при отражении при переходе из воздуха в кости черепа, а затем – из костей черепа в мозг? Предполагается, что плотности мозга и костей черепа составляют 1 г/см^3.

10.31. Обычно нас интересует процесс проникновения в глаз света, однако, что происходит, когда в глаз проникнет звук? Рассчитайте коэффициент отражения для каждой границы раздела сред между воздухом, роговицей, водянистой жидкостью, хрусталиком и стекловидным телом. Скорости звука в водянистой жидкости, хрусталике и стекловидном теле составляют 1510, 1630 и and 1540 м/с, соответственно. Предполагается, что плотность каждой из сред в глазу составляет 1 г/см^3, а роговица и хрусталик обладают одинаковыми свойствами.

10.32. Скорость звука в коллагене составляет 3640 м/с вдоль оси волокон и 2940 м/с – поперек оси. Каков коэффициент отражения между кровью и коллагеном для звука, перемещающегося в коллагене в обоих направлениях?

Речь

10.33. Ротовая полость у ребенка имеет длину 8 см — от губ до голосовых складок. Какова основная частота колебаний в этой полости? (Рассматривайте полость рта как цилиндр, открытый на одном конце и замкнутый на другом.) Имеет ли это смысл в свете различий между голосами детей и взрослых?

10.34. Нанесите на график в одинаковых координатах все резонансные частоты, ниже 5 кГц для цилиндра длиной 18 см, который открыт на обоих концах, и цилиндра длиной 16 см, открытого на одном конце и замкнутого на другом.

10.35. У курильщиков голосовые складки могут быть несколько утолщены и воспалены, и поэтому, вероятно, они имеют несколько большую массу, чем у некурящих. Как это может повлиять на частоту колебаний их голосовых складок? Должны ли голоса курильщиков быть более низкими или более высокими, чем у некурящих?

10.36. Объясните, почему при дыхании кислородно-гелиевой смесью голос приобретает более высокий тон. Скорость звука в гелии составляет около 970 м/с. (Покажите это с учетом того, что постоянная адиабаты $\gamma = c_p/c_v$ для гелия равна 5/3.)

10.37. В данном тексте обратная связь между частотой колебаний голосовых складок и их длиной объясняется с помощью резонансных частот колебаний струны. С помощью (4.4) покажите, что такую же взаимосвязь следует ожидать, если голосовые складки моделируются как свободный пружинообразный продольно колеблющийся объект.

10.38. Рассчитайте частоту колебаний голосовых складок, предполагая, что это свободный пружинообразный продольно колеблющийся объект длиной 1 см, шириной 0,3 см и толщиной 0,3 см, модулем Юнга 100 кПа и плотностью 1 г/см^3 [446]. (См. (4.4).)

10.39. Произнесение звука «m» описывается как губно-губной носовой согласный. Чем отличается произнесение звука «n»?

10.40. Используют ли женщины более высокие или более низкие гармоники основной частоты голосового шума по сравнению с мужчинами для произнесения одних и тех же гласных формант? Почему?

10.41. Используйте график гласных формант (рис. 10.19) для нанесения кривых проведения по голосовому тракту трех гласных.

10.42. Опишите частотные спектры гласных и согласных на рис. 10.9. Выделите их сходства и различия.

10.43. Нанесите частоты первой и второй форманты для каждого из гласных на рис. 10.9 в таких же координатах.

10.44. Нанесите частоты первой и второй форманты для каждого из гласных на рис. 10.20 в таких же координатах.

10.45. (задача повышенной сложности) Почему модель двух труб на рис. 10.25 *б*, *г*, *д*, объясняет тип сдвига характеристик звука «ее» (как в слове «see») по сравнению с предсказанными моделью одной трубы на рис. 10.24, *а*.

Механизм слуха

10.46. Какова резонансная частота канала уха длиной 1,3 см у младенца? Сравните эту величину с резонансной частотой канала уха взрослых.

10.47. Амплитуда смещения барабанной перепонки 0,03 мкм при звуковом воздействии 100 дБ УЗД и частоте 3000 Гц. Предполагается, что амплитуда линейно зависит от силы, действующей на барабанную перепонку, (что хорошо соответствует действительности при давлениях, ниже 130 дБ УЗД). Найдите амплитуду смещения барабанной перепонки при 0 дБ УЗД в метрах.

10.48. Моделью смещения барабанной перепонки является плоская мембрана, зафиксированная на краях, смещение которой линейно возрастает от края к ее центру. (Реально смещение ближе к синусоидальному, чем к треугольной форме.) При максимальном смещении в центре, составляющем 0,03 мкм, как и в задаче 10.47, найдите полное изменение угла, образуемого барабанной перепонкой при смещении (в радианах и градусах).

10.49. Сравните потенциальную энергию смещения барабанной перепонки при частоте 3000 Гц с таковой при частоте 1 Гц при одинаковой амплитуде смещения. (Предполагается, что смещение может быть смоделировано как простое гармоническое колебание.)

10.50. Оправдано ли моделирование барабанной перепонки как свободно колеблющегося объекта при том, что ее касается стремечко? Почему?

10.51. Обладают ли люди хорошей слуховой чувствительностью на основных частотах собственного голоса? Существенно ли это? Почему?

10.52. Каково усиление звука, выраженное в дБ, происходящее в среднем ухе, если рассматривать только возрастание силы в этом отделе, а не общее усиление вращающего момента?

10.53. Изобразите ответ волосковой клетки, рассмотренной на рисунке 10.39, в линейных координатах интенсивности звука по отношению к частоте.

10.54. Как три ответа волосковых клеток из рисунка 10.39 взаимосвязаны с ответами на вибратор, показанными на рисунках 10.7 и D.3?

10.55. Смоделируйте волосковые клетки, состоящие из кератина, с резонансными частотами в диапазоне от 20 Гц до 20 кГц с:
(а) фиксированной длиной 2 мм
(б) фиксированным диаметром 20 мкм или

(в) с размерами: длина — 2 мм, диаметр — 20 мкм — для резонанса при 1 kГц, с вариациями двух параметров, которые приводят к одинаковым изменениям частоты для разных волосковых клеток.

10.56. Рассчитайте основную частоту для латеральных колебаний косточки длиной 10 мм и диаметром 1 мм ($Y = 1 \times 10^{11}$ Па, плотность $\rho = 3000$ кг/м^3), прикрепленной на одном конце к жесткой основе.

10.57. (а) Покажите, что 1 мм водяного столба = 0,98 дПа.
(б) Выразите диапазон тимпанограммы в диапазоне от +200 дПа до — 300 дПа в мм вод ст.

10.58. Покажите, что выражение для импеданса $Y_{\text{сред. ухо}} = Y_{\text{общее}} - Y_{\text{наружн. ухо}}$, эквивалентно выражению для проведения в тимпанограммах $Z_{\text{средн. ухо}} = Z_{\text{наружн. ухо}} Z_{\text{общее}} / (Z_{\text{наружн. ухо}} - Z_{\text{общее}})$

10.59. (задача повышенной сложности) Для адиабатических условий (без тепловых потоков) PV^{γ} является константой. Покажите, что (10.59) преобразуется в $\Delta P = -\gamma P (\Delta V)/V$, а из этого вытекает (10.61).

Уровни слуха и восприятие

10.60. Студент в аудитории хочет установить рингтон своего мобильника таким образом, чтобы он его слышал, а преподаватель, который постарше годами — нет. Подходят ли для этого основные частоты 250, 1000, 17000 или 30000 Гц? Почему?

10.61. Какому количеству световых фотонов эквивалентна звуковая энергия, падающая на барабанную перепонку при пороговом уровне 0 дБ УЗД [490]? (Подсказка: используйте известную пороговую интенсивность и размеры барабанной перепонки.)

10.62. Сравните интенсивность звука удара бейсбольной битой по мячу для кэтчера (игрока, ловящего мяч в полуметре от бэтсмена — отбивающего мяч битой) и для болельщика на открытой трибуне.

10.63. Шумный надземный поезд (на открытом воздухе) в Бруклине (Нью-Йорк) вызывает звуковой дискомфорт на расстоянии около 2 метров от него. В скольких кварталах от него он остается слышным? (Рассматривайте поезд как точечный источник, хотя это и очевидное упрощение. В одной миле (около 1,6 км) 20 стандартных городских кварталов. Также учтите, что фоновый шум в городе

может маскировать звук поезда, и пороговая интенсивность слышимости значительно выше, чем для чистого тона в тихой комнате.)

10.64. Взрыв 23 кг тротила создает уровень звука 200 дБ УЗД на расстоянии 3 м от места детонации. Предполагается, что общая звуковая энергия такого взрыва пропорциональна массе тротила:
(а) На каком расстоянии надо находиться от места взрыва 100 кг тротила, чтобы его эффект не достиг болевого порога?
(б) Какая часть энергии выделяется при взрыве в виде звуковой энергии в полусферической зоне распространения взрывного эффекта? Предполагается, что взрыв имеет длительность 50 мсек, а 1 тонна тротила выделяет $4{,}18 \times 10^9$ джоулей.
(в) Сообщалось, что взрыв 1 тонны тротила создает 120 дБ УЗД на расстоянии 15 км. Соответствует ли это данным, приведенным в этом задании?

10.65. Статическое давление 8×10^3 Па на барабанную перепонку может вызвать ее разрыв [455]. Как сравнить это со звуковым давлением в 160 дБ УЗД, которое также может вызвать разрыв барабанной перепонки?

10.66. Пользуясь рисунком 10.30, укажите, какой диапазон частот необходим для того, чтобы слышать человеческую речь и какой диапазон в дБ УЗД для этого требуется?

10.67. Пользуясь рисунком 10.30, укажите, какой диапазон частот необходим, чтобы слышать оркестровую музыку и какой диапазон в дБ УЗД для этого требуется?

10.68. Сделайте эскиз нормального диапазона слышимости на рисунке 10.30 вместе с музыкальным диапазоном музыки рок-н-ролла (которая еще не появилась в 1934 году, когда была получена кривая нормального диапазона слышимости).

10.69. Покажите, что (10.65) относится к громкости, соответствующей 40 фон.

10.70. Используя (10.64) and (10.65), покажите, что громкость в фонах L_p, и сонах L_s, связаны соотношением: $L_p = 33{,}3 \log L_s + 40$.

10.71. Какой звук является самым громким и самым тихим из трех: на частоте 7000 Гц с громкостью 60 фон, на частоте 4000 Гц с громкостью 8 сон, или на частоте 1000 Гц с интенсивностью 50 дБ УЗД? (Как часть задания выразите каждый из трех вариантов в фонах и сонах.)

10.72. Какой звук с частотой 1000 Гц воспринимается как более громкий на расстоянии 50 футов от его изотропного источника: звук с интенсивностью 80 дБ УЗД на расстоянии 5 футов от источника или звук с интенсивностью 65 дБ УЗД на расстоянии 25 футов от источника? (В обоих случаях рассчитайте интенсивность в дБ УЗД на расстоянии 50 футов.)

10.73. Приблизительно 80 дБ УЗД требуется для достижения громкости 80 фон при частотах 100 и 1000 Гц. Для достижения 40 фон при частоте 1,000 Гц требуется 40 дБ УЗД. Какая интенсивность звука требуется для достижения такой громкости при частоте 100 Гц? Выразите ответ в дБ, а множителем покажите интенсивность, необходимую при частоте 100 Гц по сравнению с частотой 1000 Гц.

10.74. У вас радио с недорогими динамиками, которые дают звук только в диапазоне частот 250–5000 Гц. Сможете ли вы услышать ноту с основной частотой 100 Гц, и, если да, то почему?

10.75. Согласуется ли шкала относительной громкости в сонах с экспоненциальной зависимостью, описанной в таблице 1.14?

10.76. Вы планируете построить орган, имеющий среди прочих тон 55 Гц:
(а)Покажите, что для получения такой резонансной частоты необходима труба длиной 3 м, открытая на обоих концах.
(б) Допустим, что такая трехметровая труба слишком длинна для вашего органа, но вы все равно хотите слышать тон с частотой 55 Гц. Объясните, каким образом можно извлечь такую ноту одновременно из труб длиной 1,0 и 1,5 м и услышать тон 55 Гц.

10.77. Музыкальная гамма чистого строя состоит из тонов, которые звучат приятно для человеческого уха, если ноты звучат одновременно или одна за другой. Такие приятные комбинации возникают, когда ноты являются гармониками друг друга или имеют частоты, представляющие доли с относительно небольшими числителями и знаменателями [492]. Частоты нот одной октавы гаммы до-мажор f для тона «до», $9f/8$ для «ре», $5f/4$ — для «ми», $4f/3$ для «фа», $3f/2$ для «соль», $5f/3$ для «ля», $15f/8$ для «си» и $2f$ для «до»:
(а)Найдите частоты в данной гамме, если тон «ля» имеет частоту 440 Гц.
(б) Рассчитайте длины труб для основных частот этих нот (при том, что трубы открыты на обоих концах).

10.78. В тексте упоминалось, что порог различения для тона 1000 Гц с интенсивностью 5 дБ УЗД составляет 5 дБ УЗД, и намного меньшая доля в 6 дБ УЗД для более громкого звука 100 дБ УЗД. Определите, а затем сравните абсолютное увеличение интенсивности звука (в $Вт/м^2$) в обоих случаях.

10.79. Человек, находящийся в двух метрах от вашего левого уха, обращается к вам, и его голос достигает вашего левого уха с интенсивностью 60 дБ УЗД:
(а) Если ваше правое ухо получает голосовой сигнал с задержкой 0,05 мсек, где располагается говорящий по отношению к вам? (Условимся, что человек, стоящий прямо перед вами, расположен под углом в 0°, а точно справа от вас — под углом 90°. Допустим, что расстояние между вашими ушами 20 см.)
(б) Если интенсивность голоса снижается как квадрат расстояния распространения звука, насколько меньше интенсивность звука (в дБ), попадающего в правое ухо?

ГЛАВА 11 СВЕТ, ГЛАЗА И ЗРЕНИЕ

Наши глаза проецируют изображение на светочувствительную сетчатку, клетки которой преобразуют световой образ в электрические сигналы. Далее, эта информация передается по зрительному нерву в головной мозг. Зрительная кора мозга перерабатывает эту информацию, и мы каким-то образом получаем ощущение визуального образа. Каждая из этих трех стадий зрительного процесса важна и основана на интересной физике. Физика первой стадии — это оптика формирования изображения на сетчатке, второй — квантовая физика поглощения света сетчаткой. Физика проведения электрических сигналов в нервах — это третья стадия, она будет рассмотрена в главе 12. Физические процессы и обработка сигналов также важны и на четвертой стадии — в мозге [530, 531, 532, 560, 562]. (Кстати, David H. Hubel и Torsten N. Wiesel разделили Нобелевскую премию по физиологии и медицине 1981 года за открытия в области изучения обработки информации в зрительной системе.) В этой главе внимание будет сфокусировано на физике формирования образа, а также кратко будет рассмотрен вопрос о поглощении света клетками сетчатки. Обратная связь и регуляция (глава 13) также имеют существенное значение в зрении. Например, организм контролирует фокусное расстояние хрусталиков глаз (*аккомодация*), чтобы сделать возможным одновременное формирование изображений и близких, и далеких объектов, а также изменения диаметра зрачка, что контролирует количество света, проникающего в глаз.

Литературные источники, касающиеся зрения: [513, 516, 520, 523, 527, 537, 542, 549, 550, 552, 560]. Литературные источники по оптике зрения: [511, 513, 516, 518, 529, 534, 535, 543, 544, 553, 555].

11.1. СТРУКТУРА ГЛАЗА

На рисунке 11.1 показана структура глаза человека. Свет проникает в роговицу, проходит через водянистую жидкость в передней камере, зрачок, хрусталик (так называется линза, хотя она и не из хрусталя), стекловидное тело и достигает сетчатки, которая состоит из *палочковых* и *колбочковых* фоторецепторных клеток, и формирует на ней изображение. Три пары мышц, кото-

рые контролируют движение глаз, изображены на рисунке 1.14 и приведены в таблицах 1.3 и 1.4. Средний радиус глаза составляет 12 мм.

Роговица взрослого человека имеет толщину 0,52 мм в центре и 0,65 мм — на периферии, ее диаметр — около 12,6 мм по горизонтали и 11,7 мм — по вертикали. Она состоит из нескольких слоев, спереди назад это: наружный эпителий, основная мембрана, передняя пластинка (слой Боумана), строма роговицы, задняя пластинка (десцеметова мембрана) и эпителий. Строма составляет 90% толщины роговицы и состоит из 50 слоев, в каждом из которых коллагеновые волокна ориентированы сходным образом — параллельно поверхности роговицы. Роговица прозрачна, поскольку она однородна по структуре, а также благодаря отсутствию кровеносных сосудов (за исключением крайней периферии) и относительной обезвоженности. Она покрыта слезным слоем толщиной 7–10 мкм, который, помимо прочего, сглаживает оптические неровности передней поверхности роговицы, а также снабжает ее кислородом. Средний радиус кривизны передней поверхности составляет около 7,8 мм в центре с вариациями у разных людей около ± 0,4 мм, а на периферии она более уплощена.

Водянистая жидкость заполняет переднюю камеру, объем которой составляет 0,3 $см^3$ и ограничен роговицей, зрачком и передней поверхностью хрусталика, а также заднюю камеру (0,2 $см^3$) на периферии хрусталика. Она содержит намного меньше белка (0,1 г/л), чем плазма крови (60–70 г/л). Зрачок несколько смещен к носу и расположен несколько ниже центра радужки. Его диаметр может изменяться от 1,5 до 10 мм. Диаметр зрачка контролируется двумя расположенными с разных сторон парами гладких мышц, сфинктерами зрачка, которые представляют собой мышечное кольцо, окружающее зрачок, и сокращают его, а также мышцами, расширяющими зрачок, которые имеют форму тонкого диска.

Хрусталик подвешен между ресничным телом и остальной поверхностью радужки на волокнах пояска. Он состоит из приблизительно 66% воды и 33% белка. Толщина хрусталика — около 4 мм, а диаметр — 9 мм. Он продолжает расти в течение жизни, и новые слои нарастают поверх старых, образуя слоистую структуру, подобную луковице (рис. 11.1). В возрасте 30 лет хрусталик имеет массу 170 мг, которая увеличивается примерно на 1,2 мг в год; сходным образом, ширина хрусталика составляет около 4 мм и увеличивается примерно на 0,02 мм в год. Хрусталик не имеет кровеносных сосудов и почти полностью прозрачен, однако обладает некоторой двупреломляющей способностью, то есть имеет несколько разные показатели преломления при разной поляризации света. С возрастом хрусталик приобретает желтоватую окраску и может стать непрозрачным из-за образования катаракты. Афакией именуется патология, при которой хрусталик отсутствует. Стекловидное тело состоит на 99% из воды, а оставшийся 1% — это коллаген (0,5 г/л белка) и гиалуроновая кислота; последняя придает стекловидному телу желеобразные вязкие свойства. Объем стекловидного тела составляет около 5 $см^3$ из общего объема глаза в 7–8 $см^3$.

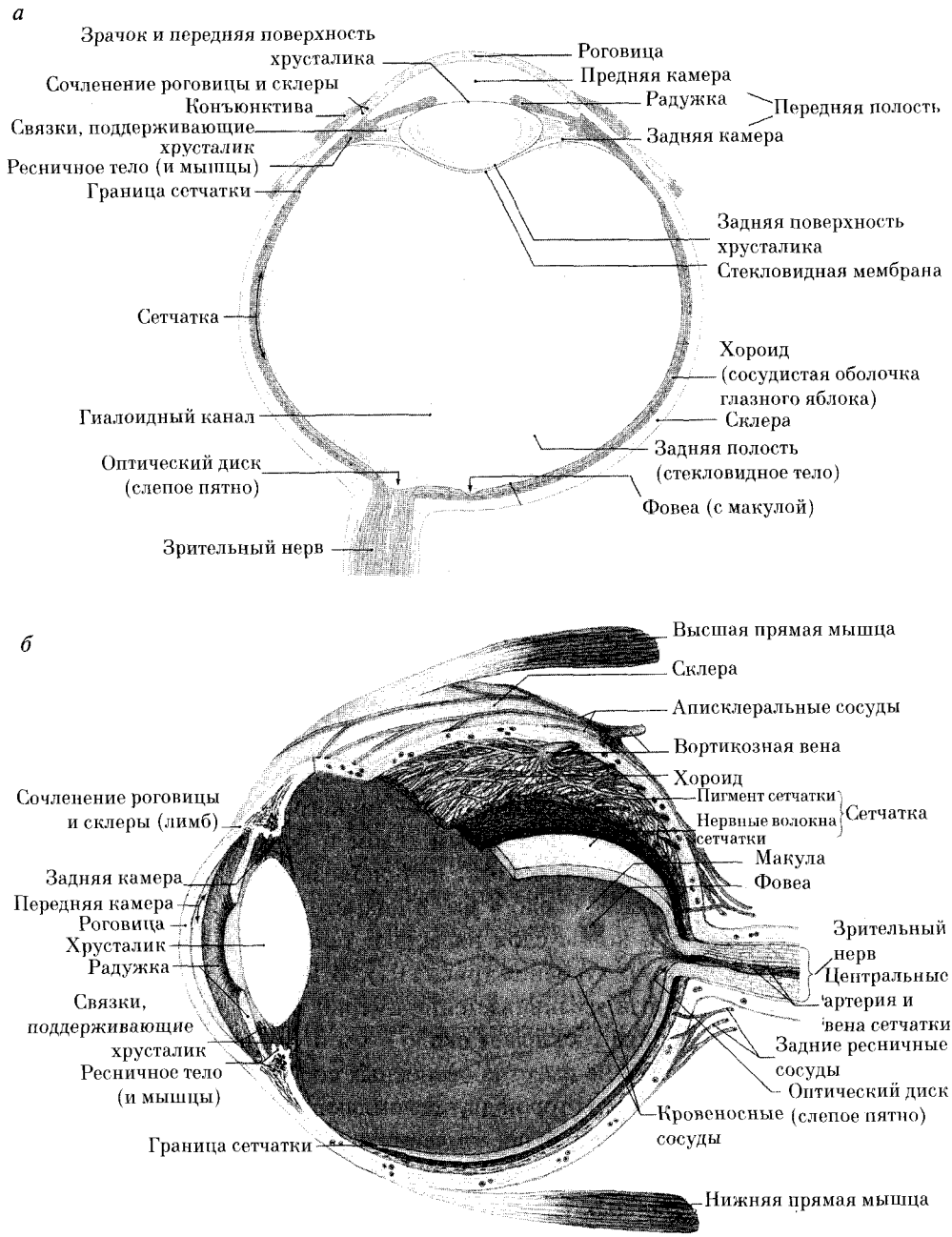


Рис. 11.1. Структура глаза: сагиттальный срез (*а*), трехмерная реконструкция (*б*). (Из [558])

Как будет показано далее, формирование изображения на сетчатке определяется показателями преломления в каждом из компонентов глаза, через которые проходит свет, и формой их поверхностей. Роговица и хрусталик относятся к фокусирующей системе глаза: две трети функции выполняет роговица, а одну треть — хрусталик. Форма и, следовательно, фокусное расстояние хрусталика регулируются и выполняют функцию точной подстройки изображения при аккомодации глаза. Коэффициент преломления слезной жидкости и стекловидного тела составляет около 1,336, а у водянистой жидкости он несколько выше и равняется 1,3374. Коэффициент преломления роговицы — около 1,3771, а у хрусталика он больше. В центре хрусталика коэффициент преломления составляет около 1,40–1,41, к «полюсам» он снижается до 1,385–1,388, а к экватору — до 1,375. Для капсулы, которая представляет собой эластичную мембрану, окружающую хрусталик, этот показатель равен 1,360. Во всех этих цифрах все еще есть неточности, но для оптических моделей глаза можно пользоваться величинами, близкими к приведенным выше.

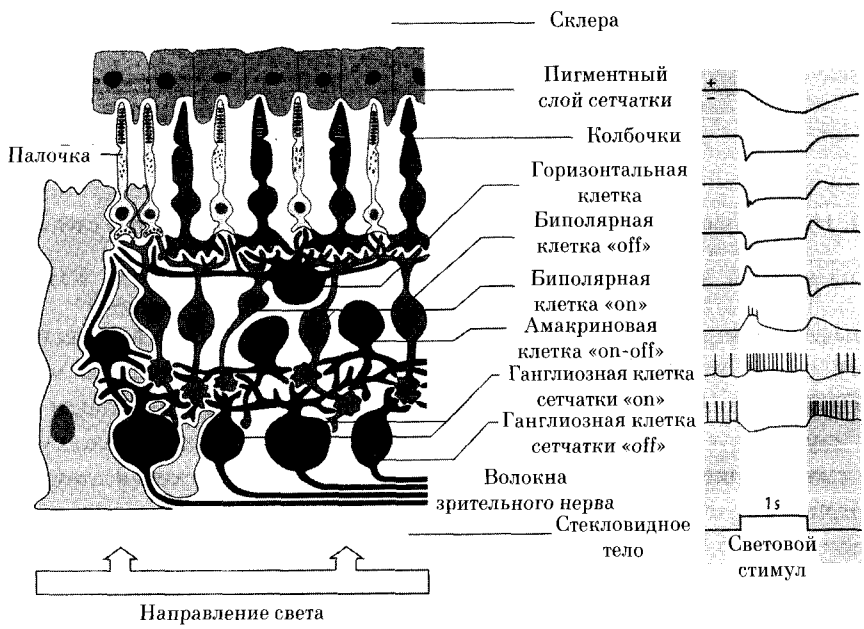


Рис. 11.2. Схема сетчатки глаза с расположением палочек и колбочек, а также нейронов и их электрической активностью при действии светового стимула. (Из [551])

Только около 50% видимого света (то есть имеющего длину волны от 400 до 700 нм), падающего на поверхность глаза, прямо достигает сетчатки (неотраженным). Затем свет проникает сквозь слой ганглиозных и других клеток сетчатки, прежде чем достигнет и сформирует изображение на фоторецепторах сетчатки

(рис. 11.2). Фовеа (*fovea*) представляет собой центральный участок сетчатки, в котором зрение имеет наибольшую остроту вследствие наибольшей плотности здесь колбочковых клеток (рис. 11.3). Зрительный нерв покидает глазное яблоко в *слепом пятне* (*оптическом диске*), в котором палочки и колбочки отсутствуют (рис. 11.3); слепое пятно расположено в 13–18° от фовеа в направлении к носу.

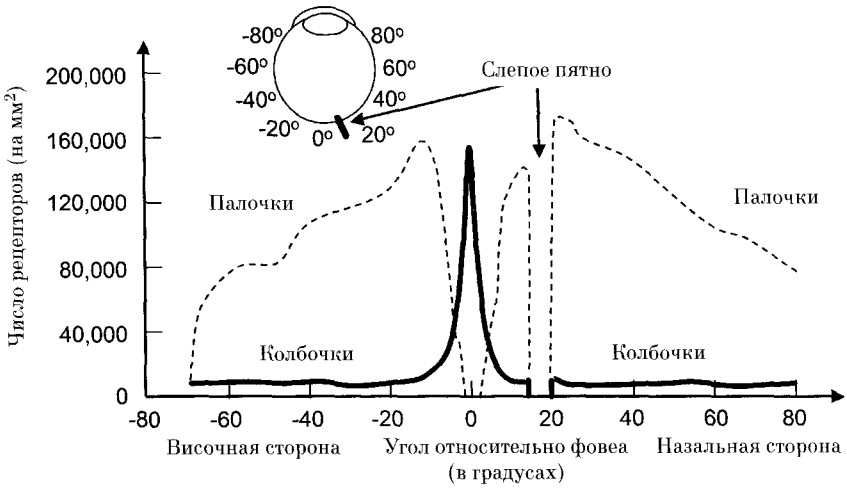


Рис. 11.3. Распределение палочек и колбочек в сетчатке и расположение слепого пятна. (На основе [523] и [560])

Обычно, при наличии двух здоровых глаз, мы не замечаем существования слепого пятна, поскольку часть изображения, которое приходится на слепое пятно в одном глазу, в другом глазу оказывается в функционирующем участке, а мозг синтезирует изображения, получаемые из обоих глаз. Однако существование слепого пятна легко продемонстрировать: закройте правый глаз, а левым посмотрите на точку на рисунке 11.4. Если сдвинуть книгу примерно на 10 см от левого глаза, можно найти положение, когда крестик перестанет быть виден, вследствие того, что его изображение попадет на слепое пятно.

Всего в сетчатке около 120 миллионов палочек (рис. 11.5), они обладают высокой чувствительностью, и относительно более многочисленны на периферии сетчатки. Максимум чувствительности палочковой клетки достигается при длине волны около 500 нм (рис. 11.6). Зрение, реализующееся при участии исключительно палочковых клеток, это образы в оттенках серого. Ночное и периферическое зрение реализуется, главным образом, именно с участием этих клеток, диаметр которых составляет около 2 мкм. Вдали от фовеа несколько сот палочек соединены с одним и тем же волокном зрительного нерва. Это обусловливает снижение остроты зрения в краевых частях сетчатки.

В сетчатке около 6,5 миллионов колбочек, их светочувствительность примерно в 1000 раз ниже, чем у палочек, они обладают высокой пространственной остротой и концентрируются в фовеа. Существует три типа колбочковых клеток со спектральными максимумами чувствительности в области 445 нм (синие или S-колбочки — от «short» — максимума чувствительности в коротковолновой области видимого спектра), 535 нм (зеленые или M-колбочки — от «middle» — в средней части видимого спектра) и 570 нм (красные или L-колбочки — от «long» — в длинноволновой области) (рис. 11.6).

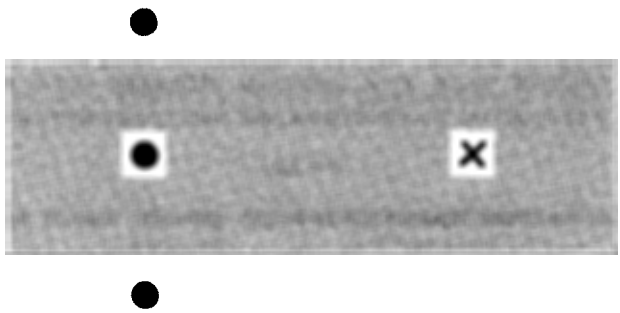


Рис. 11.4. Зафиксируйте взгляд левого глаза на x, закрыв правый. Держите книгу на расстоянии около 10 см от левого глаза, а потом двигайте ее вперед и назад, пока не перестанете видеть центральную точку. Эта точка приходится на слепое пятно. Точки, выше и ниже центральной, остаются видимыми, но нечетко, поскольку острота зрения за пределами фовеа — ниже. (На основе [560])

Суммарная спектральная чувствительность у человека за счет палочек и колбочек близко совпадает со спектром солнечного излучения, достигающего поверхности Земли. Острота зрения и цветовосприятие определяются колбочками и, соответственно, повреждение фовеа ведет к тому, что зрительные образы утрачивают резкость. Диаметр колбочки составляет около 1,0–1,5 мкм, и в фовеа они расположены на расстоянии 2,0–2,5 мкм друг от друга. Всего в зрительном нерве около 1 миллиона нервных волокон, так что некоторые колбочки (как и палочки) соединены с одними и теми же нейронами. Мы не станем углубляться в клеточную структуру палочек и колбочек, однако, сосредоточимся на двух физических аспектах этих сенсорных клеток: поглощении света и остроте зрения. Поглощение света палочками и колбочками — это фундаментальный квантовомеханический процесс, в ходе которого один фотон (или квант света) поглощается пигментом — родопсином. Квантовая механика — это физика микрообъектов,

некоторые черты которой отличаются от физики макрообъектов или классической физики, которая постоянно применяется по ходу данной книги. Одна из специфических черт квантовой физики состоит в квантованности энергии молекул, это означает, что молекула может иметь только определенные уровни энергии. Следовательно, молекула может поглощать свет только при специфических уровнях энергии (или частотах), соответствующим разностям их уровней энергии. В квантовой механике свет действует как световой пакет, называемый фотоном. Энергия фотона равна

$$E = h\nu = \frac{hc}{\lambda}, \tag{11.1}$$

где h — постоянная Планка (6,626 x 10^{-34} Дж/сек, как в (6.37)), ν (или f) — частота световых колебаний, c — скорость света (3,0 × 10^8 м/сек), а λ — длина световой волны. Две последние части этой формулы отражают связь между частотой, длиной волны и скоростью распространения электромагнитных волн,

$$c = \lambda\nu, \tag{11.2}$$

как в (10.3). Поглощение происходит, когда фотоны имеют энергию в диапазоне, в котором они могут быть поглощены фоточувствительными молекулами в фоторецепторных клетках.

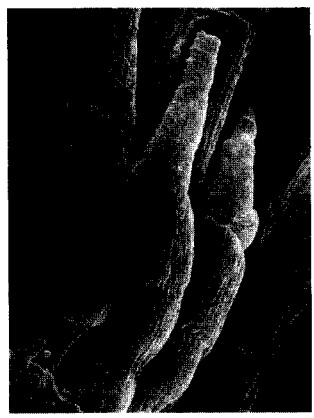


Рис. 11.5. Сканирующая электронная микроскопия наружных сегментов палочек и колбочек. Колбочки (с конусообразными верхушками) — в центре, а снизу и сверху от них — части двух палочек (которые длиннее колбочек). (Перепечатано из [536]. Использовано с разрешения)

Родопсин состоит из хромофора (т. е., части молекулы, ответственной за ее цветочувствительность), ковалентно соединенного с белком — опсином. Хромофор представляет собой ретиналь, являющийся производным витамина А,

а поглощение одного фотона света его изомеризует (т. е., меняет молекулярную конформацию) из 11-цис-ретиналя в полностью транс-ретиналь. Эта изомеризация запускает изменения конформации родопсина, с которой начинается последовательность процессов сенсорной передачи (рис. 11.7). Сами по себе белки имеют полосы поглощения в ультрафиолетовой части спектра и не способны поглощать свет в видимой области. Область поглощения свободного 11-цис ретиналя расположена вблизи от ультрафиолетовой — 360–380 нм; однако, связывание ретиналя с белком смещает спектр поглощения примерно на 200 нм в область видимого света. Различия опсинов в палочках и трех видах колбочек приводят к тому, что у этих четырех типов фоторецепторных клеток физиологический ответ вызывает свет в разных диапазонах видимого спектра. (Отметим, что Ragnar Granit, Haldan Keffer Hartline и George Wald получили Нобелевскую премию по физиологии и медицине за 1967 год за открытия в области физиологии и химии зрительного процесса.)

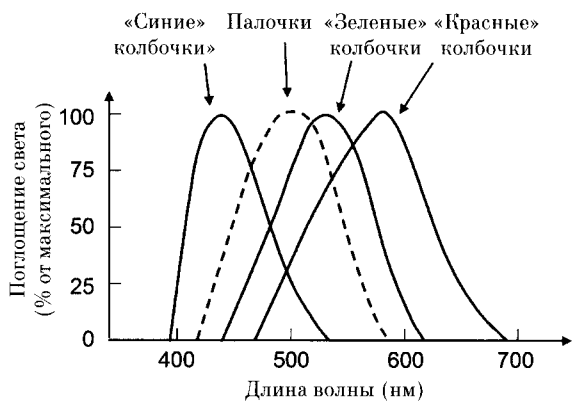


Рис. 11.6. Относительная спектральная чувствительность палочек и колбочек. Абсолютная чувствительность палочки в 1000 раз больше, чем колбочки. (На основе [515], [526] и [540])

Давление внутри глазного яблока поддерживает его форму. В норме оно составляет около 15 мм рт. ст. (в диапазоне от 10 до 20 мм рт. ст.) и определяется скоростями образования водянистой жидкости (около 1% ее общего объема образуется за 1 минуту) и ее дренирования через шлеммов канал. Если отток водянистой жидкости нарушен, внутриглазное давление нарастает, и это, в конце концов, приводит к глаукоме и, возможно, к слепоте, что будет рассмотрено ниже. Внутриглазное давление (ГД) определяется величиной силы, необходимой, чтобы вызвать уплощение данной поверхности (или величины поверхно-

сти, уплощенной данной силой) и измеряется с помощью тонометра. (Вопрос рассмотрен в задаче 11.47.)

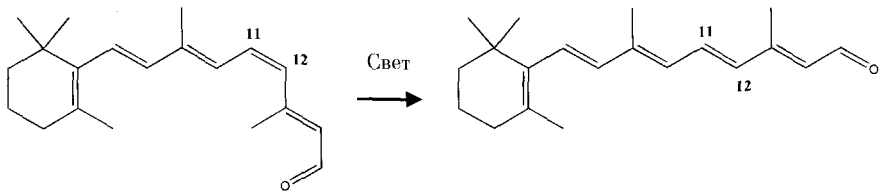


Рис. 11.7. Хромофор 11-*цис-ретиналь* фотоизомеризуется светом в полностью-*транс-ретиналь* (11-*транс-ретиналь*)

11.2. ФОКУСИРОВКА И ФОРМИРОВАНИЕ ИЗОБРАЖЕНИЯ ХРУСТАЛИКОМ

11.2.1. Формирование изображения

На рисунке 11.8 показано, как источник света или объект отображается *выпуклой* (*собирательной или положительной*) линзой. Согласно традиции, в оптике считают, что объект расположен на положительном расстоянии d_1 от линзы, если он расположен слева от нее, а оптические лучи распространяются слева направо. Объект имеет размер (высоту) y_1. Для собирательной линзы *фокусное расстояние* f положительно, откуда и второе название линзы — положительная. Центральная ось (ось z) именуется *оптической осью* (*или главной оптической осью*). Лучи, проходящие через линзу, образуют изображение на положительном расстоянии d_2 справа от линзы, где d_2 получается из уравнения тонкой линзы

$$\frac{1}{d_1} + \frac{1}{d_2} = \frac{1}{f}. \tag{11.3}$$

Действительное изображение образуется на расстоянии d_2, когда $d_1 > f$, что означает, что, если на расстоянии d_2 установить экран, мы увидим на нем изображение. Изображение здесь получается перевернутым, а его размер y_2 увеличен в соответствии с формулой $M = d_2/d_1$ (*вертикальное увеличение*). Это видно из рисунка 11.8, где $y_1/d_1 = y_2/d_2$, и таким образом, увеличение составляет

$$M = \frac{d_2}{d_1} = \frac{y_2}{y_1}. \tag{11.4}$$

(Реально, увеличение происходит, если $d_2/d_1 > 1$, а при $d_2/d_1 < 1$ имеет место уменьшение). Если $d_1 = \infty$, то на линзу падает параллельный пучок лучей, и изображение формируется в фокусе, на расстоянии $d_2 = f$ (рис. 11.9, *а*). На-

против, когда объект находится в фокусе, и, следовательно, $d_1 = f$, изображение формируется на бесконечном расстоянии (рис. 11.9, *б*). Когда объект расположен к линзе ближе, чем фокусное её расстояние, то есть при $d_1 < f$, величина $d_2 < 0$, и это значит, что изображение образуется слева от линзы (рис. 11.9, *в*). Это — так называемое *мнимое изображение*. Помещение здесь экрана не даст изображения. Однако если ход лучей света справа от линзы проследить в обратном направлении (влево от линзы), будет казаться, что лучи исходят из мнимого изображения.

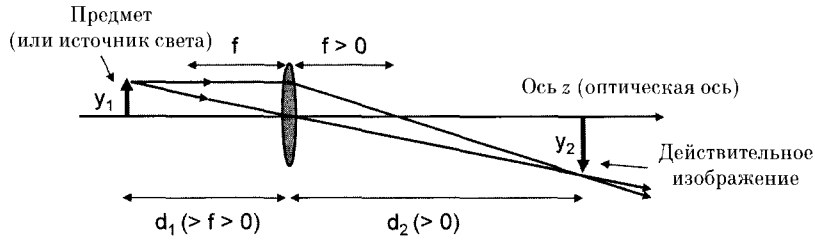


Рис. 11.8. Формирование изображения тонкой собирающей линзой

То же самое уравнение линзы (11.3) может быть использовано для определения расположения изображения для *вогнутой* (*рассеивающей или отрицательной*) *линзы*, у которой фокусное расстояние f отрицательное. Рассеивающие линзы образуют прямые (не перевернутые) мнимые изображения (рис. 11.9, *г*).

Роговица и хрусталик глаза представляют собой положительные линзы, поскольку от них требуется формировать действительное изображение на сетчатке. Коррекционные линзы (в очках и контактные линзы) могут иметь положительное или отрицательное фокусное расстояние, в зависимости от того, какая коррекция зрения необходима. Этот вопрос будет рассмотрен в данной главе ниже. Фокусные расстояния выражают в сантиметрах или метрах. В ходе дальнейшего изложения данных о глазе и коррекционных линзах часто будет использоваться величина $1/f$. Эта величина называется оптической силой линзы и измеряется в диоптриях; 1 *диоптрия* (D) равна 1/м.

В очень простой модели формирования изображения в глазу, глаз рассматривается как тонкая линза с фокусным расстоянием 17 мм на воздухе (*стандартная модель глаза*). Изображение предмета, находящегося от глаза на расстоянии $d_1 >> f$, (11.3) формируется в фокусе, то есть при $d2 \approx f$. Из дальнейшего станет ясно, что две точки различимы при $\Delta y_2 = 2$ мкм в области фовеа. Таким образом, на расстоянии 10 м от источника две точки различимы, если расстояние между ними равно, по меньшей мере, $\Delta y_1 = (d_1/d_2)\Delta y_2 = (10$ м/17 мм)(2 мкм) = 1,2 мм. Это расстояние соответствует углу, равному 1,2 мм/10 м = 0,12 мрад = 25 угловых

секунд. Приблизительно 300-микронный диаметр фовеа соответствует боковому разделению примерно равному ~ (10 м/17 мм)(300 мкм) = 18 см на расстоянии в 10 м или углу, оцениваемому как ~18 см/10 м = 18 мрад ~1°.

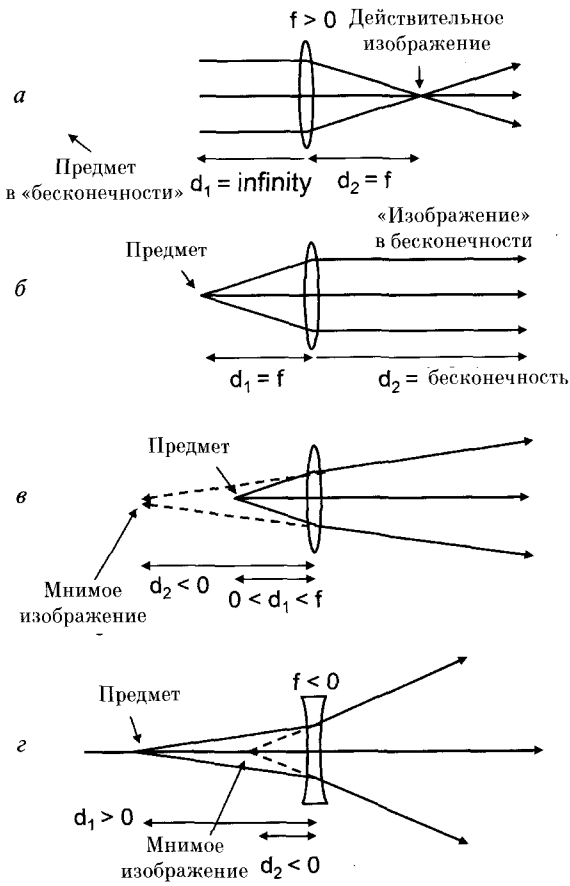


Рис. 11.9. Конкретные случаи формирования изображения положительными линзами (*а–в*) и отрицательными линзами (*г*)

Все эти рассуждения основываются на принципах *геометрической оптики,* которая игнорирует волновые свойства света, проявляющиеся, например, в виде оптической дифракции. Такое приближение хорошо работает при очень малых длинах волн и для описания изображения в глазу. Подобный анализ также охватывает только *параксиальные лучи,* то есть лучи, проходящие вблизи оптической оси и образующие с ней малые углы. (Лучи, которые удалены от оптической оси (большая часть поступающего света) именуются *зональными* лучами, а приходящиеся на края линзы — *краевыми лучами.* Ниже будет оценено значение дифракции и преломления зональных и краевых лучей.)

11.2.2. Научная основа формирования изображения

Проследим ход лучей при их распространении по прямым линиям в однородной среде и за их преломлением на границах раздела сред в соответствии с законом преломления света Снелла. Этот закон гласит, что свет из среды 1 с коэффициентом преломления n_1, падающий под углом θ_1 (относительно нормали) на плоскую границу раздела со средой 2, имеющей коэффициент преломления n_2, преломляется под углом θ_2 (рис. 11.10), который определяется формулой

$$n_1 sin\theta_1 = n_2 sin\theta_2. \tag{11.5}$$

Для малых углов ($\theta_1, \theta_2 \ll 1$) закон преломления может быть записан в виде

$$n_1\theta_1 = n_2\theta_2. \tag{11.6}$$

Среди наиболее важных коэффициентов преломления: 1,0 — для воздуха, 1,33 — для воды, 1,5–1,6 — для различных типов стекла и 1,44–1,50 для пластиков. В действительности коэффициенты преломления несколько варьируют в зависимости от длины волны и температуры, но в данном изложении эти обстоятельства учитываться не будут.

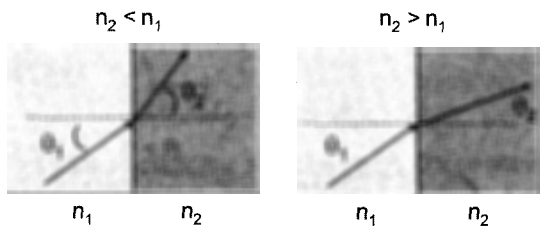


Рис. 11.10. Закон Снелла

Изображение может формироваться и при искривленных границах раздела сред. Допустим, что преломление параксиальных лучей происходит на границе раздела сред 1 и 2 (рис. 11.11), имеющей сферический радиус кривизны R_{12}. (Такую поверхность можно получить, срезав сектор сферы с радиусом R_{12}, из материала 2.) Как показано здесь, этот радиус определяется как положительный (см. рис. 11.11 врезка). Уравнение (11.5) остается применимым, но угол падения лучей света, параллельных оптической оси, меняется с расстоянием y, на которое лучи смещены от этой оси. Видно, что $\theta_1 = y/R_{12}$. Для $y \ll R_{12}$ (т. е. $\theta_1 \ll 1$), (11.6) дает

$$\theta_2 = \frac{n_1}{n_2}\theta_1 = \frac{n_1 y}{n_2 R_{12}}. \tag{11.7}$$

Такой луч, подвергшийся преломлению, образует с горизонталью угол $\theta_1 - \theta_2 = (1 - n_1/n_2)(y/R_{12}) = [(n_2 - n_1)/n_2](y/R_{12})$ (рис. 11.11). Геометрическое построение показывает, что луч пересекает оптическую ось на расстоянии $F(y) = y/(\theta_1 - \theta_2)$ за границей раздела сред. Это расстояние не зависит от y, и поэтому все параллельные лучи, падающие на искривленную поверхность, пересекают оптическую ось на одном и том же расстоянии, которое именуется фокусным расстоянием f (или f_{12} для данной границы раздела)

$$f_{12} = \frac{y}{\left[(n_2 - n_1/n_2)\right]R_{12}} = n_2 \frac{R_{12}}{n_2 - n_1} = \frac{n_2}{P_{12}}. \qquad (11.8)$$

Последнее выражение представлено в элементах преломляющей способности (или конвергенции) границы раздела сред

$$P_{12} = \frac{n_2 - n_1}{R_{12}}. \qquad (11.9)$$

Фокусное расстояние определяется в терминах преломляющей силы границы раздела и коэффициента преломления среды, в которую проникают лучи. Важное значение имеет отношение коэффициентов преломления двух сред. (Для $n_2 = 1, f_{12} = 1/P_{12}$.) Единицей измерения преломляющей силы является диоптрия (1D = 1/м).

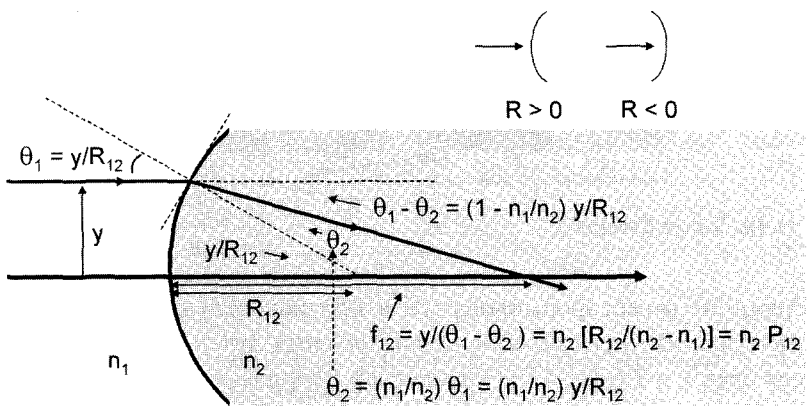


Рис. 11.11. Преломление на искривленной границе раздела сред. Вставка справа вверху показывает принятые обозначения радиуса кривизны. На этом рисунке, $R_{12} > 0$ и $n_2 > n_1$, а $\theta_i \ll 1$, соответственно $R_{12} \gg y$

Видно, что математический вывод, дающий фокусное расстояние в (11.8), похож на таковой в (11.3), за исключением того, что объект и изображение располагаются в областях с различными коэффициентами преломления. Если n_1 и n_2 поменять местами, изменится знак фокусного расстояния, и его величина

станет равной $|n_1/P_{12}|$. Аналог (11.3) на такой преломляющей поверхности будет иметь вид

$$\frac{n_1}{d_1} - \frac{n_2}{d_2} = -\frac{n_2 - n_1}{R_{12}}. \tag{11.10}$$

Для $P_{12} > 0$, когда $d_1 = \infty$, действительное изображение располагается на расстоянии $d_2 = f_{12} > 0$ (для лучей, проходящих, как принято, слева направо). Для лучей, проходящих справа налево при $d_2 = \infty$, мнимое изображение располагается на расстоянии $d_1 = -f_{21} < 0$. То есть, в общем случае, получим

$$P_{12} = \frac{n_2 - n_1}{R_{12}} = \frac{n_2}{f_{12}} = \frac{n_1}{f_{21}}. \tag{11.11}$$

(Для $P_{12} > 0$, это дает $f_{12} > 0$ и $f_{21} > 0$. Еще одно общепринятое соглашение состоит в том, что f_{21} определяется как отрицательная, поэтому последнюю часть в (11.11) принято считать отрицательной величиной — n_1/f_{21}. Следовательно, лучи, проходящие справа налево, создают мнимое изображение на расстоянии $d_1 = f_{21}$, которое остается < 0.)

В клинической оптике величину $L_1 = n_1/d_1$ часто называют *вергентностью объекта* (оно используется для обозначения как конвергенции (сходимости), так и дивергенции (расходимости); иногда также говорят о *пространственной близости объекта*.) $L_2 = n_2/d_2$ — вергентность (или *пространственная близость*) *изображения*. В обоих случаях d_1 и d_2 выражены в метрах. Поэтому (11.10) может быть записано в форме

$$L_2 = L_1 + P_{12}, \tag{11.12}$$

в которой все величины выражены в диоптриях. Это означает, что распространение света от объекта к изображению увеличивает вергентность на величину, равную оптической силе границы раздела (или, в более общем виде, данной оптической системы). Для величины увеличения M вместо (11.4) можно, используя (11.12), записать

$$M = \frac{d_2/n_2}{d_1/n_1} = \frac{y_2}{y_1} = \frac{L_1}{L_2} = \frac{L_1}{L_1 + P_{12}}. \tag{11.13}$$

Что происходит, когда присутствуют две последовательные преломляющие границы раздела (рис. 11.12)*?* Если они разделены «очень маленьким» расстоянием D, то те же соображения дают общее фокусное расстояние f для этой линзы, равное

$$f = \frac{n_3}{P_{12} + P_{23}}, \tag{11.14}$$

где P_{12} получено в (11.9), а

$$P_{23} = \frac{n_3 - n_2}{R_{23}}. \tag{11.15}$$

Такой подход именуется *приближением тонкой линзы*. Уравнение (11.14) может быть выражено как $f = n_3/P_{общ.}$, где

$$P_{общ.} = P_{12} + P_{23}. \qquad (11.16),$$

то есть в таком приближении силы преломления суммируется.

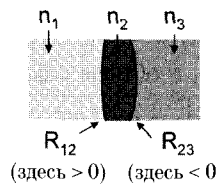


Рис. 11.12. Преломление на двух сферических границах раздела. На этом рисунке $R_{12} > 0$, а $R_{23} < 0$

Для тонких линз с коэффициентом преломления $n_2 = n$ в воздухе или вакууме (с коэффициентом преломления $n_1 = n_3 = 1$, и таким образом, $f_{13} = f_{31}$), (11.14) упрощается до

$$\frac{1}{f} = (n-1)\left(\frac{1}{R_{12}} - \frac{1}{R_{23}}\right), \qquad (11.17),$$

известного как уравнение изготовителя линз (*Lensmaker's equation*). Это фокусное расстояние также может быть выражено как

$$f = \frac{1}{P_{12} + P_{23}}, \qquad (11.18)$$

где $P_{12} = (n-1)/R_{12}$ и $P_{23} = -(n-1)/P_{23}$.

Линзы могут иметь разные формы даже при одинаковом фокусном расстоянии (рис. 11.13). Для положительных фокусных расстояний, линза может быть двояковыпуклой ($R_{12} > 0$ и $R_{23} < 0$), плосковыпуклой (R_{12}, $R_{23} > 0$) или представлять собой положительный мениск. Для отрицательных фокусных расстояний, они могут быть двояковогнутыми ($R_{12} < 0$ и $R_{23} > 0$), плосковогнутыми (R_{12}, $R_{23} < 0$) или представлять собой отрицательный мениск. Роговица имеет вид положительного мениска, а хрусталик является асимметричной двояковыпуклой линзой. Глубина глазного яблока составляет около 24 мм, так что расстояния от роговицы/хрусталика до сетчатки и фокусное расстояние оптических лучей, фокусирующихся роговицей/хрусталиком, проходящих через стекловидное тело и образующих изображение на сетчатке также — около 24 мм. Коэффициент преломления стекловидного тела составляет около 1,33. Уравнение (11.14) показывает, что система с такой преломляющей силой имеет фокусное расстояние, пропорциональное коэффициенту преломления, поэтому в воздухе фокусное

расстояние должно быть меньше в 1,33 раза или 24 мм/1,33 = 17 мм. Вот почему модель глаза можно рассматривать как систему линз, образованную роговицей и хрусталиком с эффективным фокусным расстоянием 17 мм, причем эффективная линза отделена от сетчатки воздушным пространством длиной 17 мм; далее эта модель будет именоваться *стандартной моделью глаза.* (Она отличается от модели глаза, описываемой таблицей 11.1.),

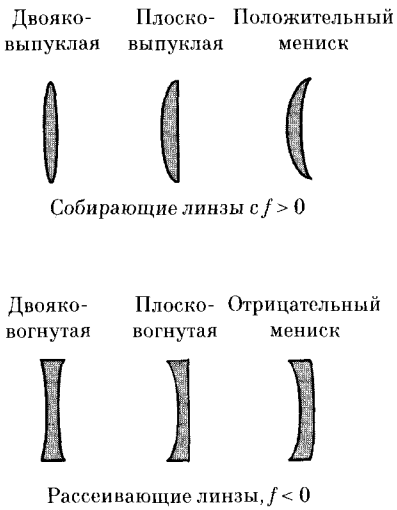


Рис. 11.13. Типы положительных и отрицательных линз

Подвижные линзы

Каким образом меняется эффективность линз глаза при их движении и почему это существенно? Рецепты на очки для коррекции зрения и на контактные линзы различаются, потому что стекла очков располагаются примерно в 1,5 см перед роговицей, а контактные линзы — прямо на ней. Рассмотрим параллельные лучи, падающие на собирающую линзу с преломляющей силой P в среде с коэффициентом преломления n. Они образуют изображение на расстоянии n/P за линзой. Если двигать ту же линзу, расположенную на расстоянии D, влево, то для того, чтобы лучи оставались в фокусе на том же самом месте, необходимо их сфокусировать уже на расстоянии $n/P + D$ за линзой, а линза должна иметь преломляющую силу P' такую, чтобы $n/P' = n/P + D$. Из этого следует

$$P' = \frac{P}{1 + \frac{D}{n}P}. \qquad (11.19)$$

Таблица 11.1. Характеристики схематического (схем.) и «упрощенного» (упр.) глаза. (С использованием данных из [513], [525] и [535]).

	Строгая схема глаза	Схем. глаз 1	Схем. глаз 2	Схем. глаз 2'	Схем. глаз 3	Упр. глаз
Радиусы поверхностей						
Передняя поверхность роговицы	7,70	7,80	7,80	7,80	7,80	5,55
Задняя поверхность роговицы	6,80	6,50	–	–	–	–
Передняя поверхность хрусталика	10,00	10,20	10,00	5,00	11,00	–
Первая внутренняя линза	7,911	–	–	–	–	–
Вторая внутренняя линза	–5,76	–	–	–	–	–
Задняя линза	–6,00	–6,00	–6,00	–5,00	–6,476	–
Расстояние от передней поверхности роговицы						
Задняя поверхность роговицы	0,50	0,55	–	–	–	–
Передняя линза	3,60	3,60	3,60	3,20	3,60	–
Первая внутренняя линза	4,146					
Вторая внутренняя линза	6,565					
Задняя линза	7,20	7,60	7,20	7,20	7,30	–
Сетчатка	23,9	24,20	23,89	23,89	24,09	–
Первая главная точка P	1,348	1,59	1,55	1,78	1,51	0
Вторая главная точка P'	1,602	1,91	1,85	2,13	1,82	0
Первая узловая точка N	7,078	7,20	7,06	6,56	7,11	5,55
Вторая узловая точка N'	7,332	7,51	7,36	6,91	7,42	5,55
Первая фокусная точка F	–15,707	–15,09	–14,98	–12,56	–15,16	–16,67
Вторая фокусная точка F'	24,387	24,20	23,89	21,25	24,09	22,22[a)]
Коэффициенты преломления						
Роговица	1,376	1,3771	–	–	–	4/3
Водянистая жидкость	1,336	1,3374	1,3333	1,3333	1,336	4/3
Хрусталик — передняя поверхность	1,386	1,4200	1,4160	1,4160	1,422	4/3
Хрусталик — ядро	1,406					
Хрусталик — задняя поверхность	1,386					
Стекловидное тело	1,336	1,3360	1,3333	1,3333	1,336	4/3

Все схемы глаз ориентированы на дистантное (неаккомодированное) зрение, за исключением схематического глаза 2', в схему которого по сравнению со схематическим глазом 2 внесена аккомодация для зрения на близком расстоянии. Расстояния даны в мм.

[a)] Для упрощенной схемы глаза вторая фокусная точка расположена на расстоянии 1,67 мм + 22,22 мм = 23,9 мм за реальной передней поверхностью роговицы.

Это выражение представляет собой *формулу эффективности.* (Это уравнение иногда представляют с отрицательным знаком в знаменателе, поскольку линза двигается на расстояние D вправо.)

11.2.3. Комбинации линз и преломляющих поверхностей

Глаз сам по себе представляет собой комбинацию четырех искривленных границ раздела сред. Когда изображение на сетчатке оказывается нечетким, коррекционные контактные линзы (которые вносят две дополнительные границы раздела сред) подбирают таким образом, чтобы комбинированный эффект линз и системы формирования изображения самого глаза дали четкое изображение на сетчатке. В первом приближении можно применить соотношение (11.18), включив в него все искривленные границы раздела (для глаза или глаза + контактная линза), для луча, в конце концов, проникающего в среду j с коэффициентом преломления n_j. В этом случае фокусное расстояние составляет

$$f = \frac{n_j}{\sum_{i=1 \text{ to } j-1} P_{i,\, i+1}}. \tag{11.20}$$

Использования только формулы (11.20) для определения свойств изображения, даваемого сложной системой искривленных поверхностей или линз, недостаточно, поскольку приближение тонкой линзы игнорирует факт прохождения лучей через одну преломляющую поверхность в другую. Поскольку преломляющие поверхности удалены друг от друга, обычно требуется внесение поправок на это обстоятельство.

Две тонкие линзы

Перед тем, как объяснить в общем виде, как ввести разделение между преломляющими поверхностями, рассмотрим формирование изображения двумя отдельными тонкими линзами. Такой подход достаточно строг, но слишком громоздок, если его применять для случая с более чем двумя линзами. Он, однако, применим, например, для двух преломляющих поверхностей, например, для роговицы или хрусталика. Мы используем его для того, чтобы показать, как можно корректировать зрение с помощью комбинированного эффекта очков или контактных линз и самого глаза, моделируя и то, и другое простыми тонкими линзами.

Рассмотрим две тонкие линзы с фокусными расстояниями f_1 и f_2, расположенные на расстоянии D друг от друга (рис. 11.14). Объект располагается на расстоянии d_a слева от первой линзы, а окончательное изображение формируется на расстоянии d_b справа от второй линзы. При принятых условностях свет распространяется слева направо (рис. 11.14, *а*). Первая линза формирует изображение на расстоянии d_i справа от этой линзы,

$$\frac{1}{d_a} + \frac{1}{d_i} = \frac{1}{f_1}. \tag{11.21}$$

Это промежуточное изображение располагается на расстоянии $D - d_1$ слева от второй линзы и служит объектом (предметом) для второй линзы. В свою очередь, вторая линза формирует изображение на расстоянии d_b справа от нее,

$$\frac{1}{D - d_i} + \frac{1}{d_b} = \frac{1}{f_2}. \tag{11.22}$$

Расстояние d_b определяется подстановкой d_i из (11.21) в (11.22)

$$D = \frac{d_a f_1}{d_a - f_1} + \frac{d_b f_2}{d_b - f_2}. \tag{11.23}$$

Таким образом, взаимосвязаны все пять параметров (D, d_a, d_b, f_1, f_2), и они могут быть использованы для определения одного из них, например, d_b, если известны остальные.

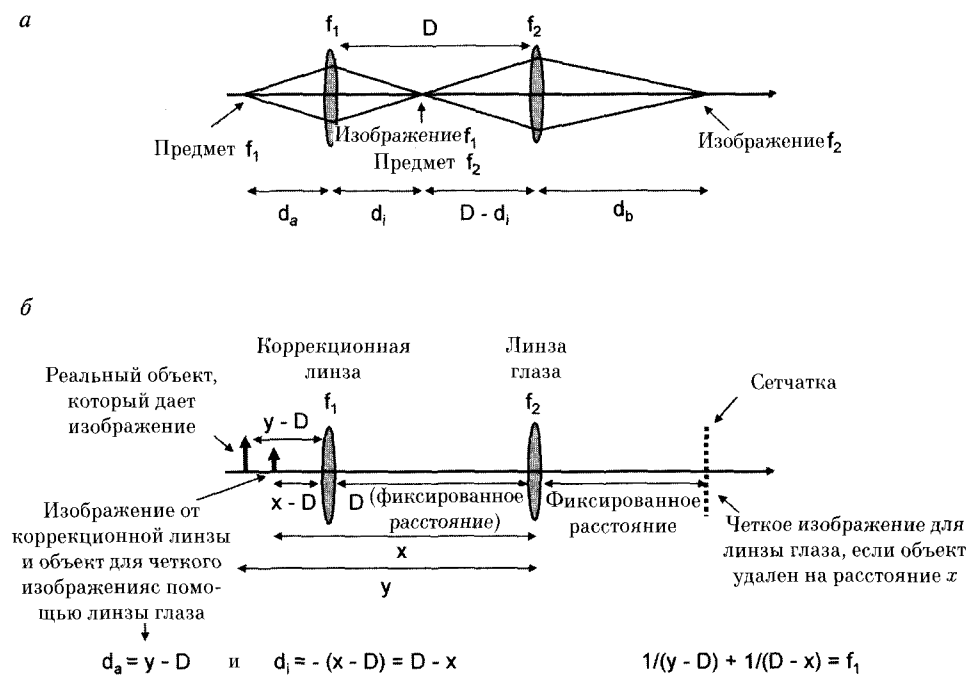


Рис. 11.14. Формирование изображения двумя линзами на основе прямого (*а*) и обратного (*б*) хода лучей

Иногда проще, наоборот, идти от окончательного изображения к исходному источнику, особенно когда расположение окончательного изображения фиксировано (рис. 11.14, *б*). Например, рассмотрим с помощью такого «обратного хода» случай, когда необходима коррекция с помощью контактных линз (линза 1) изображения, даваемого хрусталиком (линза 2), на сетчатке. Допустим, линзы

глаза обеспечивают на сетчатке четкое изображение, если объект расположен на расстоянии z_1 (слева от линзы глаза), однако задача состоит в том, чтобы получить четкое изображение и на расстоянии z_2. Глаз сам по себе не способен выполнить эту задачу, как будет видно далее, вследствие дефектов аккомодации, миопии или гиперопии (близорукости или дальнозоркости). Расстояние от коррекционных линз до линзы глаза фиксировано и равно $D \sim 1{,}5$ см от стекол очков и $D \sim 0$ см для контактных линз. Следовательно, расстояние z_1 влево от линзы 2 составляет известную величину $z_1 - D$ влево от линзы 1. Фокусное расстояние коррекционной линзы 1, f_1, выбирают таким образом, чтобы объект, располагающийся слева от нее на расстоянии $d_a = z_2 - D$, формировал изображение на расстоянии $d_i = D - z_1$ справа от нее. (Далее глаз в состоянии достаточно хорошо преобразовать это промежуточное изображение своими силами.) С использованием (11.3), это соотношение преобразуется в

$$\frac{1}{z_2 - D} + \frac{1}{D - z_1} = \frac{1}{f_1}, \tag{11.24}$$

и, таким образом, фокусное расстояние коррекционной линзы составляет $f_{\text{коррекц.}} = f_1$. Один или оба члена в левой части уравнения могут быть отрицательными величинами. Далее этот подход будет использован при описании назначения коррекционных линз.

Сложные оптические системы (тема для углубленного изучения)

Здесь будет показано, что любая система с несколькими преломляющими поверхностями, такая, как глаз, может быть упрощена до простой эффективной оптической системы, схожей с тонкой линзой (рис. 11.15). Эффективная система тонких линз анализируется с помощью прослеживания хода оптических лучей по шести точкам оптической оси, именуемым *кардинальными*. Это — две главные точки (P, P′), две точки фокусов (F, F′) и две узловые точки (N, N′).

Лучи, проходящие параллельно оптической оси (слева направо) в первой из сред, в которой располагается объект и которая имеет коэффициент преломления n, преломляются в оптической системе и как прямолинейные лучи собираются во втором *главном фокусе* F′ (после последней границы раздела сред с коэффициентом преломления n') (рис. 11.15). При прослеживании обратного хода этих лучей они пересекают параллельные лучи, идущие в прямом направлении, на поверхности, называемой второй *основной плоскостью* **P′** (или плоскостью изображения). Сходным образом, лучи, идущие справа налево в последней по ходу среде, пересекаются в первой среде в первом *главном фокусе* в точке F, а на обратном ходе пересекают исходно параллельные лучи на поверхности, называемой первой (объектной или предметной) основной плоскостью **P**. (Эти «плоскости» на самом деле представляют собой искривленные поверхности, которые можно приблизительно считать плоскими вблизи от оптической оси.) Первая

и вторая *основные точки* P и P′ представляют собой пересечение этих плоскостей с оптической осью. На оптической оси существуют также *узловые точки* N и N′, которые полезны для анализа формирования изображения (рис. 11.16).

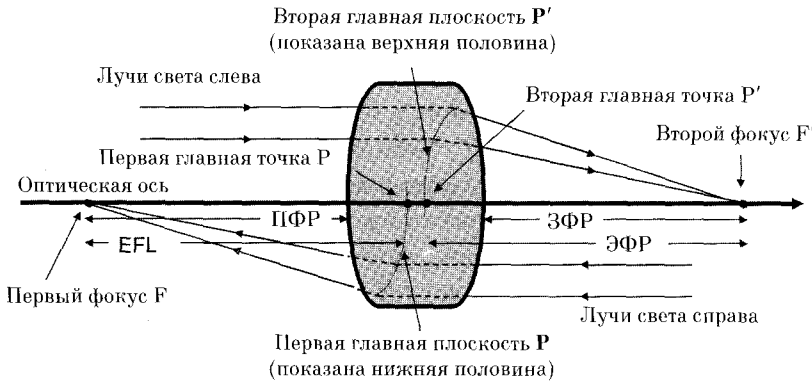


Рис. 11.15. Оптические плоскости и формирование изображения толстой линзой (или многоэлементной оптической системой) для лучей, параллельных оптической оси. Второе (или первое) фокусное расстояние — это расстояние от второй (или первой) главной точки до второго (или первого) фокуса. Если коэффициенты преломления сред, в которых находятся объект и изображение, одинаковы: $n = n'$, оба расстояния называют эффективным фокусным расстоянием (ЭФР). Заднее (или переднее) фокусное расстояние (ЗФР или ПФР) измеряют от последней (первой) вершины последнего (первого) оптического элемента

Здесь принято, что для собирающих (положительных) линз все фокусные расстояния являются положительными величинами. (Это находится в соответствии с (11.11), но не универсально.) Первый главный фокус F располагается на расстоянии f влево от P, когда $f > 0$, а второй главный фокус F′ — на расстоянии f' вправо от P′, когда $f' > 0$. Расстояния по оптической оси между P и некоторой точкой A (PA) положительны, когда A расположена справа от P, и отрицательны, когда слева от нее; то есть, AP = – PA. В положении шести кардинальных точек существует симметрия, притом, что PP′ = NN′, а FP = N′F′, как это показано на рисунке 11.16.

Лучи, проходящие слева направо, исходят из одного объекта в точке Q и пересекаются, образуя изображение в точке Q′. Любой луч, выходящий из точки Q, достигает плоскости P и исходит из плоскости P′, как бы претерпев преломление в тонкой линзе (11.3), с «несуществующим пространством» между двумя главными плоскостями. Таким образом, при d_1 = QP (расстояние по оптической оси) и d_2 = P′Q′, расстояние от объекта до изображения составляет

$$QQ' = QP + PP' + P'Q' = d_1 + d_2 + PP'. \qquad (11.25)$$

Лучи, которые достигают точки P под углом u, ведут себя, как будто они исходят из P′ под углом u' (Рис. 11.16), где

$$n'u' = nu. \tag{11.26}$$

Эту ситуацию можно рассматривать как проявление закона Снелла при параксиальных ограничениях. Узловые точки также определяются тем, что лучи, попадающие в первую узловую точку N, ведут себя так, как будто они исходят из второй узловой точки N′ без изменения угла. Опять-таки, эти два варианта лучей, исходящих из одной и той же точки Q, пересекаются с образованием изображения в точке Q′, как показано на рисунке 11.16. Главные и узловые точки совпадают, когда среды, расположенные слева и справа, имеют одинаковые коэффициенты преломления; что не соответствует условиям глаза. (Для тонкой линзы в воздухе P, P′, N и N′ сходятся в одной точке (в случае двояковыпуклой линзы — внутри нее), а $f' = f$.)

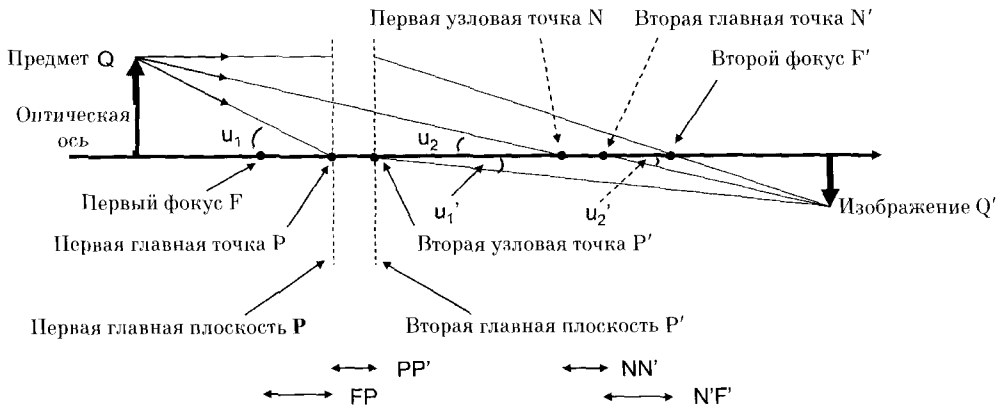


Рис. 11.16. Формирование изображения с помощью кардинальных точек. Расположение и размер изображения (в среде с коэффициентом преломления n') можно определить, проследив ход лучей от объекта (в среде с коэффициентом преломления n). Луч от объекта параллелен оптической оси и либо проходит через главную точку P под углом u_1 и выходит из P′ под углом $u'_1 = (n/n')u_1$, либо проходит через узловую точку N под углом u_2 и выходит из N′ под тем же углом $u'_2 = u_2$. Этот пример сходен с примером схематического глаза 2, изображенного в верхней половине рис. 11.20 с $n' > n$

Две произвольные преломляющие оптические системы
(тема для углубленного изучения)

Рассмотрим две произвольные оптические системы [535] (рис. 11.17). Первая имеет главные точки P_a и P'_a, коэффициенты преломления для объекта и изображения n_a и n'_a и преломляющую силу P_a. Вслед за первой располагается

вторая с главными точками P_b и P'_b, коэффициентами преломления для объекта и изображения n_b и n'_b, и преломляющей силой P_b. Уменьшеннное расстояние между второй главной точкой первой системы и первой главной точкой второй системы определяется как

$$\delta = \frac{t}{n'_a} = \frac{t}{n_b} = \frac{t}{n_2}, \tag{11.27}$$

где $t = P'_a P_b$. Теперь обозначим $n_a = n_1$, $n'_a = n_b = n_2$, и $n'_b = n_3$.

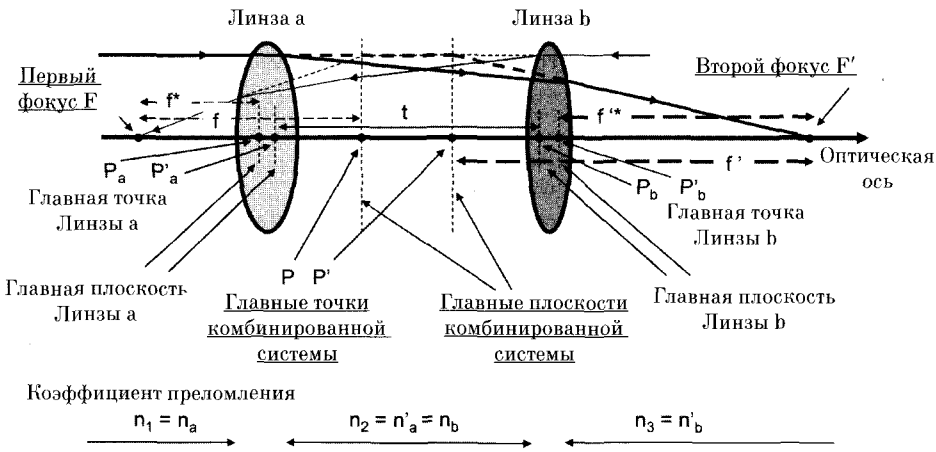


Рис. 11.17. Анализ комбинации двух оптических систем, представленных двумя линзами. Обозначения плоскостей и точек комбинированных систем *подчеркнуты*. Луч, обозначенный *сплошной линией*, преломляется в главных плоскостях индивидуальных систем, луч, показанный пунктирной линией, преломляется в главных плоскостях комбинированной системы

Оптический анализ, который находится за пределами данного изложения, дает общее выражение для комбинации двух оптических систем. Эффективная преломляющая сила всей системы может быть выражена как

$$P_{\text{эфф.}} = P_a + P_b - \delta P_a P_b \tag{11.28}$$

или

$$P_{\text{эфф.}} = P_a + P_b - \frac{t}{n_2} P_a P_b = \frac{n_3}{f'} = \frac{n_1}{f}. \tag{11.29}$$

(Это находится в соответствии с (11.11)). С использованием некоторых других преобразований фокусных расстояний последний член может быть выражен в форме — n_1/f.)

Где располагаются главные точки комбинированной системы? Положение второй главной точки суммарной системы P′ относительно второй главной точки второй системы определяется, как

$$\frac{P'_bP}{n_3} = -\frac{t}{n_2}\frac{P_a}{P_{эфф.}}, \tag{11.30}$$

что означает, что P′ располагается на рисунке 11.17 слева от P'_b, когда $P_a/P_{эфф.} > 0$ (как в случае двояковыпуклой линзы).

Аналогично, положение первой главной точки суммарной системы P относительно первой главной точки первой системы определяется формулой

$$\frac{P_aP}{n_1} = +\frac{t}{n_2}\frac{P_a}{P_{эфф.}}, \tag{11.31}$$

что означает, что P располагается на рисунке 11.17 справа от P_a, когда $P_b/P_{эфф.} > 0$ (для случая двояковыпуклой линзы).

Каковы же новые фокусные расстояния? Второй главный фокус суммарной системы F' расположен на расстоянии

$$P'F' = f' \tag{11.32}$$

вправо от новой второй главной точки P′. Новый первый главный фокус F располагается на расстоянии

$$FP = f \tag{11.33}$$

слева от новой первой главной точки P. Фокусные расстояния даны в (11.29). Если $n = n'$, эти фокусные расстояния одинаковы (и являются эффективным фокусным расстоянием (ЭФР), как видно на рис. 11.15).

Как расположены эти фокусы относительно главных точек двух исходных систем? Используя (11.29) и комбинацию (11.30)–(11.33), получаем положение второй фокусной точки относительно второй главной плоскости второй системы $P'_bF' = P'_bP' + P'F'$:

$$P'_b F' = f'\left(1 - \left(\frac{t}{n_2}P_a\right)\right) = f'^*, \tag{11.34}$$

а положение первой фокусной точки относительно первой главной плоскости первой системы $FP_a = FP + PP_a$:

$$FP_a = f\left(1 - \frac{t}{n_2}P_b\right) = f^*. \tag{11.35}$$

Параметры f^* и f'^* иногда называют передним и задним (вершинным) фокусными расстояниями (ПФР и ЗФР на рис. 11.15), поскольку для толстой линзы — это

расстояния от передней и задней поверхностей. По аналогии с (11.29) иногда переднюю и заднюю вершинные преломляющие силы определяют как

$$P^* = \frac{n_1}{f^*} \tag{11.36}$$

и

$$P'^* = \frac{n_3}{f'^*}. \tag{11.37}$$

Комбинируя эти выражения с (11.29) и используя (11.34) и (11.35), получаем

$$P^* = \frac{P_b}{1 - \delta P_b} + P_a \tag{11.38}$$

и

$$P'^* = \frac{P_a}{1 - \delta P_a} + P_b. \tag{11.39}$$

где $\delta = t/n_2$. Это — эквивалентный путь определения расположения фокальных точек комбинированной оптической системы.

Уравнения (11.38) и (11.39) выглядят очень похоже на формулу эффективности (11.19), и это не случайно, поскольку эти соотношения тесно связаны между собой. Рассмотрим формулу эффективности для тонкой линзы «a» с преломляющей силой P_a, которая смещена на расстояние $t = n_2\delta$ вправо, так что она совпадает с тонкой линзой «b» с преломляющей силой P_b. Если ее эффективность не меняется, должна измениться преломляющая сила с P_a на $P'_a = P_a/[1 - (t/n)\,P_a]$, в соответствии с формулой эффективности, где $D = -t$. (Напомним, что D соответствует смещению влево.) Тогда новая преломляющая сила второй линзы составляет $P'_a + P_b$, что приводит к (11.39). (Конечно, теперь все показатели приводятся к главным плоскостям оптических систем, а не к расположению тонких линз.) Уравнение (11.38) получается сходным образом.

Поскольку $P'P'_b$, $F'P'$, P_aP и FP известны, узловые точки F и F′ могут быть найдены с учетом того, что $PP' = NN'$ и $FP = N'F'$, притом, что F′ зависит от F.

Этот подход может быть использован для оценки сложных оптических систем. Например, для глаза он может быть применен, в первую очередь, в отношении роговицы в качестве линзы (см. ниже), далее — хрусталика, а затем и комбинации этих двух оптических элементов для описания параксиальной оптики всего глаза. Если человек носит корректирующие линзы (очки или контактные линзы), то можно оценить и комбинированный эффект этих линз и собственной оптики глаза.

Толстые линзы. Фокусное расстояние толстой линзы толщиной t можно получить из (11.29) и подстановки $P_a = (n_2 - n_1)/R_{12}$ и $P_b = (n_3 - n_2)/R_{23}$ из (11.9)

$$\frac{n_3}{f_{\text{эфф}}} = \frac{n_2 - n_1}{R_{12}} + \frac{n_3 - n_2}{R_{23}} - \frac{(n_2 - n_1)(n_3 - n_2)t}{n_2 R_{12} R_{23}}, \tag{11.40}$$

и заднее фокусное расстояние составляет

$$f_{\text{ЗФР}} = f_{\text{эфф}} - \frac{f_{\text{эфф}}(n_2 - n_1)t}{n_2 R_{12}}. \qquad (11.41)$$

Переднее фокусное расстояние определяют аналогичным образом.

Для одной линзы с коэффициентом преломления в воздухе n расстояние, которое проходят лучи между преломляющими поверхностями, влияет на фокусное расстояние. Для преломляющих поверхностей, разделенных расстоянием t, уравнение (11.17) для тонких линз может быть распространено и на случай *толстых линз*

$$\frac{1}{f_{\text{эфф}}} = (n-1)\left(\frac{1}{R_{12}} - \frac{1}{R_{23}} + \frac{(n-1)t}{nR_{12}R_{23}}\right). \qquad (11.42)$$

Это *эффективное фокусное расстояние* — расстояние от второй главной оптической точки. Расстояние от второй поверхности до фокуса — это заднее фокусное расстояние $f_{\text{ЗФР}}$

$$f_{\text{ЗФР}} = f_{\text{эфф}} - \frac{f_{\text{эфф}}(n-1)t}{nR_{12}}, \qquad (11.43),$$

так что для падающих на поверхность параллельных лучей изображение формируется на расстоянии $f_{\text{ЗФР}}$ за второй поверхностью линзы.

11.3. ФОРМИРОВАНИЕ ИЗОБРАЖЕНИЕ И ДЕТЕКТИРОВАНИЕ В ГЛАЗУ

11.3.1. Передача света в глазу

Рисунок 11.18 показывает, какой процент падающего света достигает водянистой жидкости, хрусталика, стекловидного тела и сетчатки. Возможно, это покажется удивительным, но только около 50% видимого света (в диапазоне 400–700 нм), попадающего в глаз, достигает сетчатки и образует там изображение. Потери света происходят вследствие его отражения на поверхностях между различными средами глаза, а также его поглощения и рассеяния в этих средах. Основная часть потерь — это рассеяние света в глазу. Этот рассеянный свет не сказывается на формировании изображения, даже если достигает сетчатки.

Выражение для фракции света, отражающейся от плоских границ раздела между двумя полубесконечными средами с коэффициентами преломления n_1 и n_2, такое же, как для отражения звуковой волны от границы раздела сред. Если на рисунке 10.3 и в выражении (10.33) акустические импедансы

Z_1 и Z_2 заменить на соответствующие коэффициенты преломления n_1 и n_2, то получим

$$R = \left(\frac{n_2 - n_1}{n_2 + n_1}\right)^2. \qquad (11.44)$$

Отраженная фракция на границе воздух-роговица $[(1{,}337 - 1)^2/(1.337 + 1)^2] \sim 2\%$ намного больше, чем на других поверхностях глаза, вследствие очень большой разницы коэффициентов преломления воздуха и роговицы. Реально отраженная фракция несколько больше, поскольку она увеличивается при иных углах падения лучей на поверхность, а отнюдь не все лучи падают на поверхность роговицы под прямым углом хотя бы вследствие того, что поверхности глаза искривлены. В любом случае, отражение вносит небольшой вклад в потери при передаче света в глазу.

Если направить в глаз узкий луч, то в результате отражений от передней и задней поверхностей роговицы и хрусталика образуются четыре изображения, называемые *образами Пуркинье*. Образ Пуркинье I — отражение от передней поверхности роговицы — выражен наиболее сильно, и, как было только что показано, является мнимым прямым (не перевернутым) изображением, расположенным на расстоянии в 3,85 мм от апекса роговицы. Образ Пуркинье II — отражение от задней поверхности роговицы — второй по выраженности, также мнимое прямое изображение в 3,77 мм от апекса роговицы. III и IV образы Пуркинье — отражения от передней и задней поверхностей хрусталика наиболее слабы; образ III является мнимым прямым изображением в 10,50 мм от апекса роговицы, а образ IV — действительное перевернутое (инвертированное) изображение, расположенное в 3,96 мм от апекса роговицы.

Рисунок 11.18 показывает, что большая часть света в диапазоне 300 — 400 нм поглощается хрусталиком, в основном — желтым пигментом ксантофиллом. Существенных условий для поглощения видимого света в глазу нет (почему этот свет, отчасти, и является видимым). Основные потери при прохождении видимого света происходят в результате его рассеяния компонентами глаза вследствие неоднородности преломления, в частности вызываемого клетками и субмикроскопическими частицами. Рассеяние, связанное с неоднородностью преломления на расстояниях $\ll \lambda$, называется рассеянием Рэлея. Рассеяние непоглощающими частицами с диаметром D, коэффициентом преломления n_p в концентрации N в окружающей среде с коэффициентом преломления n_a (как у хрусталика, роговицы или жидкостей глаза) уменьшает интенсивность света (I в Вт/м^2) в соответствии с законом Бэра (10.18)

$$I(z) = I(z = 0)\,exp(-\alpha_{\text{рассеяния света}}\, z), \qquad (11.45)$$

где I — интенсивность падающего света (например, в Вт/м^2). Для света с длиной волны λ (измеренной в вакууме или воздухе)

$$\alpha_{\text{рассеян.света}} = \frac{8\pi^4}{3}\frac{ND^4}{\lambda^4}\left(\frac{n_p^2 - n_a^2}{n_p^2 + 2n_a^2}\right)^2. \qquad (11.46)$$

(Вывод этой формулы находится за пределами данного изложения.) Здесь важно, что эффективность рассеивания меняется как $1/\lambda^4$ или, если использовать (11.2), как ν^4. Таким образом, свет в синей части спектра рассеивается более сильно, чем в красной, и это объясняет бо́льшие потери при передаче света в более коротковолновой области видимого спектра на рисунке 11.18, *б*. (Это, кстати, одна из причин того, почему небо голубое — голубой свет больше рассеивается.)

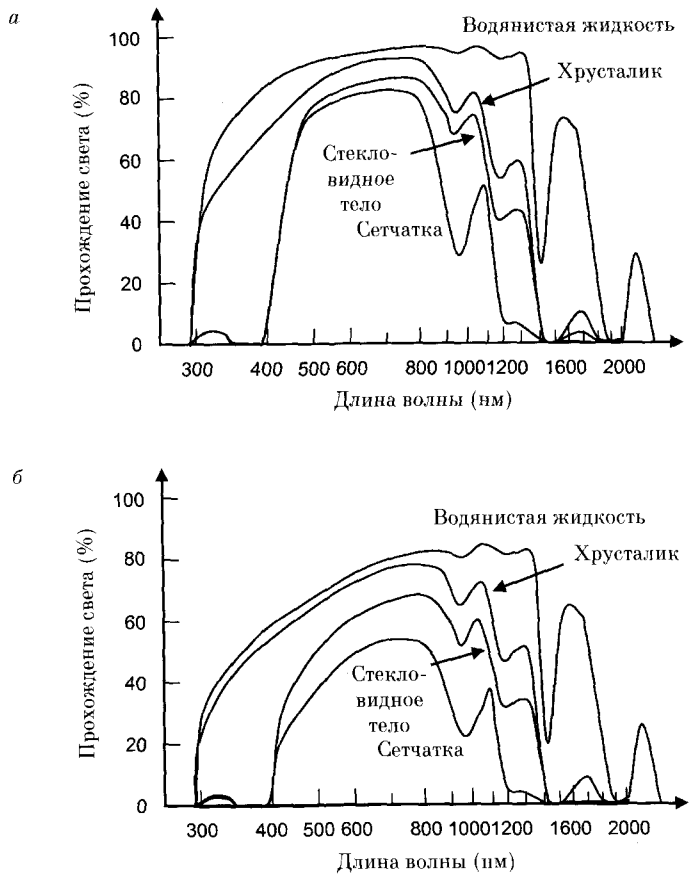


Рис. 11.18. Прохождение видимого, но близкого к ультрафиолетовому, и видимого, но близкого к инфракрасному света через глаз (к помеченной на рисунке его части): показаны только потери при прохождении света, обусловленные поглощением (*а*); показаны все потери, включая поглощение и рассеивание (*б*). (На основе [514] и [527])

11.3.2. Глаз как сложная линза

Параметры нескольких прогрессивно упрощающихся схематических моделей прохождения параксиальных лучей и формирования изображения приведены в таблице 11.1 [513, 516, 518, 519, 525, 535]. В каждом случае предполагается, что глаз полностью расслаблен (неаккомодирован), за исключением схематического глаза 2′, в схему которого по сравнению со схематическим глазом 2 внесена аккомодация для зрения на близком расстоянии. Наиболее полной является модель Гульстранда (*строгая схема глаза*), которая имеет шесть преломляющих поверхностей: передние и задние поверхности роговицы и хрусталика и две — внутри хрусталика; изменения коэффициента преломления внутри хрусталика включены в эту модель математическим, но не строгим физическим образом. (Альвар Гульстранд получил Нобелевскую премию 1911 года по физиологии и медицине за работы по диоптрике глаза. Диоптрика — это раздел геометрической оптики, касающийся формирования изображения за счет преломления, особенно — преломления света линзами.)

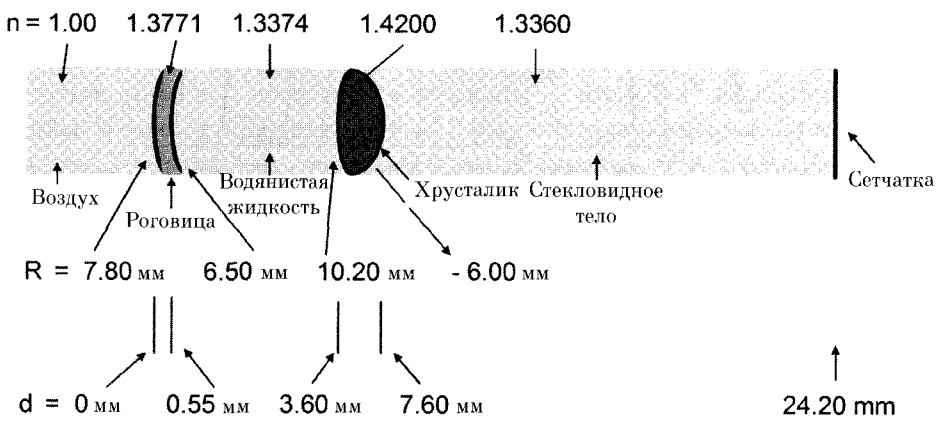


Рис. 11.19. Схематический глаз 1

Следующая простейшая модель — это схематический глаз 1 (классическая модель Эмсли), в которой коэффициент преломления внутри хрусталика неизменен, то есть присутствует только четыре преломляющие поверхности: передние и задние поверхности роговицы и хрусталика. Рисунок 11.19 представляет собой схему этой модели, показывающую радиусы кривизны, расположение четырех границ раздела и коэффициенты преломления пяти сред. Данный здесь коэффициент преломления хрусталика — 1,4200, представляет собой среднее в диапазоне примерно от около 1,406, что наблюдается вблизи от центра, до примерно 1,386, что характерно для периферии.

Роговица и водянистая жидкость в *упрощенных схематических глазах* (схематические глаза 2, 2′ и 3) рассматриваются как один участок, то есть в этих моделях есть только три преломляющих поверхности: роговица и две поверхности хрусталика. Схематические глаза 2 и 2′ — это модели Гульстранда–Эмсли для расслабленного и аккомодированного глаза, а схематический глаз 3 — это пересмотренная модель расслабленного глаза Беннета и Рэббетса. Верхняя часть рисунка 11.20 показывает расположение кардинальных точек схематического глаза 2.

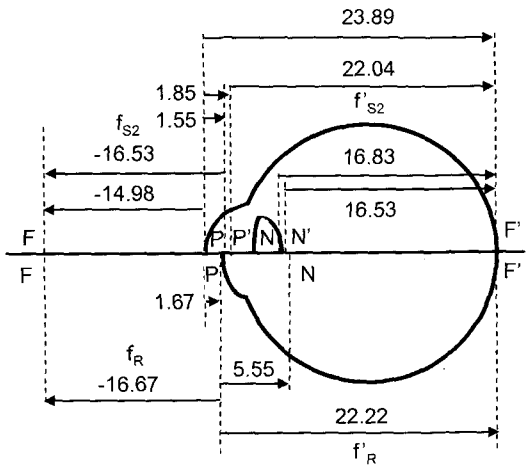


Рис. 11.20. Сравнение кардинальных точек схематического глаза 2 Гульстранда–Эмсли с тремя поверхностями (в верхней половине рисунка) и упрощенного глаза — в нижней половине. Расстояния — в мм. (На основе [513])

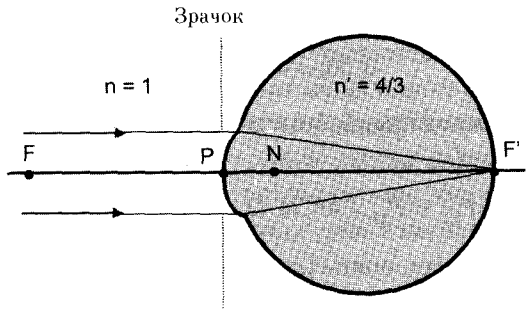


Рис. 11.21. Упрощенный глаз. (На основе [513])

Наиболее простой моделью является *упрощенный глаз* (рис. 11.21), в котором присутствует только одна преломляющая граница раздела: на условной роговице, которая располагается в 1,67 мм от реальной роговицы, что, вместе с кардиналь-

ными точками упрощенного глаза, показано на нижней части рисунка 11.20. Для такого упрощенного глаза все расстояния приведены относительно единственной преломляющей поверхности (1,67 мм за реальной передней поверхностью роговицы). Таким образом, вторая фокусная точка располагается на расстоянии 1,67 мм + 22,22 мм = 23,9 мм за поверхностью роговицы.

Приближение тонкой линзы для схематического глаза

Рассмотрим схематический глаз 1 с четырьмя границами раздела (см. таблицу 11.1). Преломляющая сила каждой из границ раздела составляет

$$P_{i,i+1} = \frac{n_{i+1} - n_i}{R_{i,i+1}}. \qquad (11.47)$$

На первом этапе не будут учитываться расстояния, которые проходят лучи между преломляющими поверхностями. Для границы воздух — передняя поверхность роговицы имеем

$$P_{12} = \frac{1,3771 - 1,0}{0,0078\ \text{м}} = 48,35\ \text{D}. \qquad (11.48)$$

Для границы раздела задней поверхности роговицы и водянистой жидкости:

$$P_{23} = \frac{1,3374 - 1,3771}{0,0065\ \text{м}} = -6,11\ \text{D}. \qquad (11.49)$$

Для границы раздела водянистая жидкость — передняя поверхность хрусталика:

$$P_{34} = \frac{1,4200 - 1,3374}{0,0102\ \text{м}} = 8,10\ \text{D} \qquad (11.50)$$

Для границы раздела задняя поверхность хрусталика — стекловидное тело:

$$P_{45} = \frac{1,3360 - 1,4200}{-0,0060\ \text{м}} = 14,00\ \text{D} \qquad (11.51)$$

Преломляющая сила роговицы, без учета ее толщины составляет, в соответствии с (11.16)

$$P_{\text{роговица}} = P_{12} + P_{23} = 48,35\ \text{D} - 6,11\ \text{D} = 42,24\ \text{D}. \qquad (11.52)$$

Преломляющая сила хрусталика, опять-таки без учета его толщины, составляет

$$P_{\text{хрусталик}} = P_{34} + P_{45} = 8,10\ \text{D} + 14,00\ \text{D} = 22,10\ \text{D}. \qquad (11.53)$$

Таким образом, две трети преломляющей силы обусловлено роговицей, а треть — хрусталиком.

Общая преломляющая сила глаза составляет

$$P_{\text{глаз}} = P_{\text{роговица}} + P_{\text{хрусталик}} = 42,24\ \text{D} + 22,10\ \text{D} = 64,34\ \text{D}. \qquad (11.54)$$

Фокусное расстояние равно (11.20)

$$f = \frac{n_j}{\sum_{i=1 \text{ to } j-1} P_{i,\, i+1}} = \frac{1,336}{64,34D} = 0,0208 \text{ м} = 20,8 \text{ мм}. \qquad (11.55)$$

Изображение от такой сложной линзы падает на сетчатку, которая расположена в 24,20 мм от передней поверхности роговицы, и вычисленное таким образом фокусное расстояние не абсолютно точно. Сложная линза имеет длину 7,6 мм (от передней поверхности роговицы до задней поверхности хрусталика), и следует полагать, что фокусное расстояние такой сложной линзы на самом деле отсчитывается от какой-то точки между роговицей и хрусталиком. Если отсчитывать от середины (т. е. на глубине 3,8 мм), можно ожидать, что изображение формируется в 3,8 мм + 20,8 мм = 24,6 мм от передней поверхности роговицы, а не в 24,20 мм. Такое допущение удивительно хорошо оправдывается. (Поскольку преломляющая сила роговицы и хрусталика не одинаковы, «исходная точка» располагается не точно в центре системы, но, тем не менее, такое приближение обосновано.) Здесь также не учитывается распространение света между искривленными преломляющими поверхностями, которые не являются несущественными, но это будет затронуто в следующем разделе.

Что происходит, когда мы плывем в воде? Преломляющая сила первой границы раздела сред (воздух — передняя поверхность роговицы) изменяется так, что преломляющая сила сильно снижается и вместо рассчитанной величины в 42,44 D и становится равной:

$$P_{12} = (1,3771 - 1,331)/0,0078 \text{ м} = 5,91 \text{ D}. \qquad (11.56)$$

Таким образом, в воде преломляющая сила роговицы составляет 5,91 D + + (–6,11 D) = – 0,2 D, а это означает, что роговица в таких условиях практически преломляющей силы не имеет. Общая преломляющая сила глаза в воде составляет только –0,2 D + 22,10 D = 21,90 D, и глаз видит только очень расплывчатое изображение, поскольку сфокусированное изображение оказывается «за сетчаткой». (Почему мы в воде видим намного лучше, когда надеваем герметичные очки с простыми стеклами?) Зрение становится еще хуже в неспокойной воде, поскольку ее движение вызывает локальные изменения коэффициента преломления.

Более точный анализ схематического глаза (тема для углубленного изучения)

Насколько важно конечное расстояние между преломляющими элементами в глазу, так как он представлен в схематическом глазу 1 (рис. 11.19)*?*

С учетом (11.29), (11.48) и (11.49) эффективная преломляющая сила роговицы составляет

$$P_{\text{роговица}} = P_{12} + P_{23} - \frac{t_{\text{роговица}}}{n_{\text{роговица}}} P_{12}P_{23} \tag{11.57}$$

$$= 48{,}35\ \text{D} - 6{,}11\ \text{D} - \left(\frac{0{,}00055\ \text{м}}{1{,}3771}\right)(48{,}35\ \text{D})(-6{,}11\ \text{D}) = 42{,}36\ \text{D}. \tag{11.58}$$

для толщины роговицы $t_{\text{роговица}}$= 0,55 мм = 0,00055 м и коэффициента преломления роговицы = 1,3771. (Напомним, что 1 D = 1/м.) Эта поправка в +0,12D к $P_{12} + P_{23}$ = 42,24 D (11.52) очень мала, поскольку роговица весьма тонка. Из (11.30) и (11.31), главные точки роговицы $P_{\text{роговица}}$ и $P'_{\text{роговица}}$ расположены в –0,058 мм и –0,060 мм вправо от передней поверхности роговицы, то есть в 0,058 мм и 0,060 мм влево от этой поверхности.

Исходя из (11.29), (11.50) и (11.51) эффективная преломляющая сила хрусталика составляет

$$P_{\text{хрусталик}} = P_{34} + P_{45} - \frac{t_{\text{хрусталик}}}{n_{\text{хрусталик}}} P_{34}P_{45} \tag{11.59}$$

$$= 8{,}10\ \text{D} + 14{,}00\ \text{D} - \left(\frac{0{,}0040\ \text{м}}{1{,}420}\right)(8{,}10\ \text{D})(14{,}00\ \text{D}) = 21{,}78\ \text{D}. \tag{11.60}$$

для хрусталика толщиной $t_{\text{хрусталик}}$ = 4,0 мм = 0,0040 м и коэффициентом преломления $n_{\text{хрусталик}}$ = 1,420. Это включает поправку — 0,32 D к $P_{34} + P_{45}$ = 22,10 D из (11.53). Исходя из (11.30) и (11.31), главные точки хрусталика $P_{\text{хрусталик}}$ и $P'_{\text{хрусталик}}$ расположены в 2,42 мм и 2,60 мм вправо от передней поверхности хрусталика (то есть, расположены внутри него) и в 6,02 мм и 6,20 мм вправо от передней поверхности роговицы.

Суммируя данные по этим двум линзам с помощью (11.29), получаем, что эффективная сила схематического глаза 1 составляет

$$P_{\text{глаз}} = P_{\text{роговица}} + P_{\text{хрусталик}} - \frac{t_{\text{водянист. жидк.}}}{n_{\text{водянист. жидк.}}} P_{\text{роговица}}P_{\text{хрусталик}} \tag{11.61}$$

$$= 42{,}36\ \text{D} + 21{,}78\ \text{D} - \left(\frac{0{,}00608\ \text{м}}{1{,}3374}\right)(42{,}36\ \text{D})(21{,}78\ \text{D}) = 59{,}95\ \text{D}. \tag{11.62}$$

Относя шесть кардинальных точек к передней поверхности роговицы (положительные величины означают, что точки расположены справа от нее, а отрицательные — что эти точки лежат слева от нее), получим, что главные точки P и P′ расположены в 1,59 мм и 1,91 мм от нее. Первый и второй главный фокусы F и F' расположены в –15,09 мм и 24,20 мм, что означает, что они, соответственно, в f = 16,68 мм влево от P, а f' = 22,29 мм вправо от P′. Учитывая, что PP' =

NN′, а FP = N′F′, узловые точки N и N′ расположены в 7,20 мм и 7,52 мм, соответственно. (За исключением погрешностей при округлении — это те же самые значения, которые приведены в таблице 11.1.)

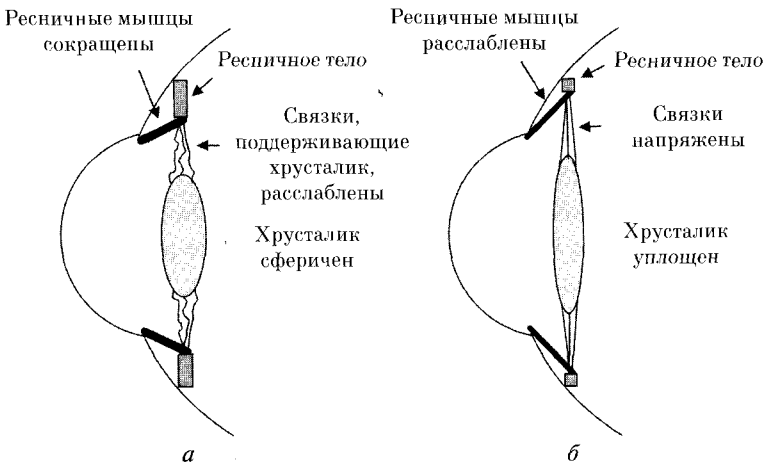


Рис. 11.22. Схема физиологического механизма аккомодации, осуществляемой путем изменения фокусного расстояния хрусталика. Для получения изображения близких объектов (*а*) ресничные мышцы сокращаются, что уменьшает натяжение связок, поддерживающих хрусталик. Это позволяет хрусталику округлиться (приблизиться к его естественной форме), что уменьшает фокусное расстояние глаза и дает глазу возможность сфокусироваться на близком объекте. Для получения изображения удаленного объекта (*б*), ресничные мышцы расслабляются, что увеличивает натяжение связок, поддерживающих хрусталик. От этого он уплощается, увеличивается фокусное расстояние глаза, что позволяет ему сфокусироваться на более удаленных объектах. Ресничные мышцы и связки, поддерживающие хрусталик окружают глаз (на рисунке не показаны)

11.3.3. Аккомодация

Способность изменять фокусное расстояние хрусталика и соответствующим образом изменять суммарное фокусное расстояние глаза называется аккомодацией. Хрусталик глаза подвешен на связках, и их натяжение влияет на кривизну поверхностей хрусталика, а, следовательно, и на его фокусное расстояние. Эти связки прикреплены к ресничным мышцам, и состояние этих мышц определяет натяжение связок (рис. 11.22). Когда ресничные мышцы расслаблены (рис. 11.22, *б*), натяжение связки максимально, хрусталик уплощен, а фокусное расстояние — максимально. Уравнение линзы показывает, что в уплощенном состоянии она дает четкое изображение удаленных объектов. Когда ресничные мышцы сокращены, связки расслаблены (рис. 11.22, *а*), хрусталик

приобретает более сферическую форму. Большая кривизна хрусталика обеспечивает его более короткое фокусное расстояние, что дает четкое изображение близко расположенных объектов. Схематическая модель глаза 2' для ближнего зрения (аккомодированного) в таблице 11.1 отличается от схематической модели глаза 2 для зрения на дальнее расстояние (неаккомодированного) большим изменением кривизны передней поверхности хрусталика и меньшим изменением кривизны задней поверхности. У некоторых людей изменение кривизны задней поверхности может быть очень малым и при аккомодации меняется эффективный коэффициент преломления хрусталика. (Анализ аккомодации продолжается в задачах 4.5, 11.13, 11.15 и 11.43.)

Такая возможность «подстройки» фокусного расстояния глаза позволяет человеку четко видеть и вблизи, и вдаль. Максимальное расстояние от глаза, на котором может быть сформировано четкое изображение, именуется дальней или дальнейшей точкой (ДТ), а минимальное расстояние, с которого объект виден четко, называется ближайшей точкой ясного зрения (БТ). В норме БТ расположена в 25 см от глаз, что обеспечивает возможность нормального чтения.

Каков объем необходимой аккомодации? Во-первых, надо выяснить, какие фокусные расстояния глаза $f_{глаза}$ требуются для достижения дальнейшей и ближайшей точек ясного видения благодаря комбинированному фокусированию с участием роговицы и хрусталика (рис. 11.22). В обоих случаях система линз глаза должна передать изображение объекта на сетчатку. В стандартной модели глаза эффективная линза действует так, как будто она расположена в воздухе на расстоянии $L_{глаз}$ = 17 мм = 0,017 м перед сетчаткой. В дальней точке ДТ = $d_1 = \infty$, а $d_2 = L_{глаз}$ = 0,017 м, и (11.3) показывает, что $f_{глаз} = d_2$ = 0,017 м или $1/f_{глаз,\ ДТ}$ = 1/0,017 м = = 58,8/м = 58,8 D. В ближайшей точке БТ, NP = d_1 = 25 см = 0,025 м, а $d_2 = L_{глаз}$ = 0,017 м, таким образом $f_{глаз}$ = 15,9 мм = 0,0159 м или $1/f_{глаз,\ БТ}$ = 1/0,0159 м = 62,8/м = = 62,8 D. То есть, необходимая аккомодация составляет

$$\frac{1}{f_{глаз,\ БТ}}(= 62{,}8\ \text{D}) - \frac{1}{f_{глаз,\ ДТ}}(= 58{,}8\ \text{D}) = 4{,}0\ \text{D}. \qquad (11.63)$$

Таблица 11.2 показывает, что люди в возрасте 45 лет и старше склонны к меньшей аккомодации, а потому нуждаются в коррекционных линзах, чтобы видеть и вблизи, и вдаль. Если зрение в дальней точке (в бесконечности) четко (как это обычно и бывает), тогда 55-летнему человеку нужны коррекционные линзы (4,0 D – 1,3 D = 2,7 D) для чтения книги, которую он держат на расстоянии 25 см от глаз. Такое отсутствие необходимой аккомодации называют *пресбиопией* (или старческой дальнозоркостью). В основном, утрата способности к аккомодации с возрастом может быть объяснена асимметричным повышением модуля Юнга хрусталика, его уплощением, а с другой стороны, возрастным снижением модуля Юнга капсулы хрусталика [521]. А при плавании в воде нормальной аккомодации для компенсации утраты преломляющей силы недостаточно и у молодых людей.

Таблица 11.2. Средняя аккомодация в зависимости от возраста (с использованием данных [559].

Возраст (лет)	Средняя аккомодация (диоптрии, D)
8	13,8
25	9,9
35	7,3
40	5,8
45	3,6
50	1,9
55	1,3

11.3.4. Поле зрения и бинокулярное зрение

Поле зрения человека удивительно велико, а само зрение в нем достаточно хорошо, особенно если учесть искажения изображения, описанные ниже. Для каждого глаза поле зрения приблизительно имеет форму эллипса с высотой в 150° и шириной 210°. Бинокулярное зрение, покрываемое двумя глазами одновременно, — это приблизительно, круг в 130°. Такого большого поля зрения для оптической системы добиться трудно, если поверхность, на которой формируется изображение, не искривлена, а, напротив, плоская, как фотопленка, фотопластинка или полупроводниковая светочувствительная матрица. То есть такое поле зрения связано с *кривизной поля* аберрации. Большое поле зрения с минимальными искажениями достигается в глазу за счет сферической поверхности *сетчатки*. Конечно, четкое изображение образуется только в той области, на которой фиксируется наше зрение и которая проецируется на фовеа. У человека глазодвигательные мышцы способны смещать поле зрения на 90° в каждом глазу.

У большинства людей в мозге происходит объединение получаемых от сетчаток двух глаз изображений в единый воспринимаемый образ. *Бинокулярное* зрение обеспечивает ощущение глубины, трехмерности, превосходящее таковое монокулярного зрения за счет относительных размеров объектов, восприятия перекрытия дальнего объекта более близкими, перспективы (когда параллельные линии кажутся сходящимися в одной точке вдали), и параллакса движения (когда ближний объект кажется смещающимся больше, чем дальний). Такое не происходит у людей, страдающих *диплопией* и воспринимающих два отдельных образа. У людей со *страбизмом* (косоглазием) движения глаз недостаточно координированы между собой, и они не могут бинокулярно фиксировать объекты. (Иногда таким пациентам помогает хирургическая операция по укорочению глазодвигательных мышц, и бинокулярное зрение улучшается) Далее мы будем рассматривать механизмы и процессы применительно к одному глазу.

11.3.5. Регулирование уровня освещенности

До сих пор мы концентрировались на создании четкого изображения на сетчатке, являющейся детектором света. Для нормального зрения в равной степени важно, чтобы изображение не было ни слишком затемненным, ни слишком освещенным. Однако, что это значит — «слишком затемненный» и «слишком освещенный»? Обычная фотопленка со светочувствительной фотоэмульсией обладает некоторым динамическим диапазоном, в которой она способна выявить световой сигнал. Если падающий на нее свет слишком слаб, никакого изображения не образуется, а если свет слишком силен, все окажется «засвеченным» и будет выглядеть белым. Нечто подобное наблюдается и в светочувствительных матрицах цифровых фотокамер. Палочки и колбочки сетчатки так же обладают динамическими диапазонами, в которых они способны участвовать в формировании четкого изображения. В неподвижной фотокамере уровень освещенности может регулироваться изменением диаметра диафрагмы, изменением времени экспозиции и использованием фотовспышки. В двигающейся камере — изменением диаметра диафрагмы и, возможно, применением дополнительного источника света. Человек регулирует уровень освещенности, необходимый для зрения, некоторыми сознательными действиями (включением–выключением света) и бессознательно (сужая зрачок, а также за счет десенситизации и восстановления детектирующих элементов).

Раз уж у нас нет собственной фотовспышки, мы можем изменить уровень освещенности, включая в комнате побольше ламп или карманный фонарик, а когда освещенность кажется избыточной — надеваем солнечные очки. Остальное мозг доделывает за нас на подсознательном уровне.

Уменьшение размера зрачка снижает пропускание света к сетчатке. Изменение диаметра зрачка от максимального до минимального — от примерно 8 до 2 мм, соответствует 16-кратному изменению поверхности и такому же уменьшению количества света, падающего на сетчатку. В одном типичном примере, диаметр зрачка уменьшается с 7 до 4, далее — до 3, а потом 2 мм, когда освещенность возрастает с 10^{-3} до 10, далее — до 10^2 и 10^4 кандела/м^2. (Единицы освещенности описаны ниже в данной главе, см. также рисунок 11.50 и таблицу 11.4.) Даже при сокращении зрачка количество света, проникающего в глаз и формирующего изображение на сетчатке, остается на очень высоком уровне при сильном освещении предмета. В упомянутом примере произведение освещенности на площадь поверхности зрачка повышается с $(\pi/4)(7\text{ мм})^2\,(10^{-3}$ кандела/м$^2) = 4 \times 10^{-8}$ кандела до $(\pi/4)(2\text{ мм})^2\,(10^4$ кандела/м$^2) = 3 \times 10^{-2}$ кандела; т. е. примерно миллиона раз. Это означает, что или динамический диапазон уровней освещенности, к которым чувствительны фоторецепторы человека, необыкновенно велик, или чувствительность детектирующих элементов сетчатки, палочек и колбочек, также должна снижаться с повышением интенсивности света.

Палочки особое значение имеют при темновом (скотопическом) зрении, а колбочки — при световом. Наиболее важный фактор способности человека к зрению в широком диапазоне интенсивностей света — это комбинация обесцвечивания и последующего восстановления родопсина в результате процессов, представленных на рисунке 11.23, и изменений клеточных взаимодействий в сетчатке. Изменения диаметра зрачка имеют существенно меньшее значение. При воздействии яркого света полностью-транс-ретиналь выделяется из фотопигмента и преобразуется в полностью-транс-ретинол, который переносится в соседний клеточный слой. Транс-ретинол преобразуется в 11-*цис*-ретиналь, который возвращается в фоторецепторные клетки и там взаимодействует с опсином, образуя родопсин. При нормальном ярком свете большая часть родопсина в палочках обесцвечивается, тогда как в колбочках остается интактной. Время восстановления родопсина в палочках составляет около 20–30 минут, и, поскольку зрение наиболее остро, когда уровень родопсина в палочках максимален, время адаптации глаза к ночному видению занимает до 30 минут (см. рис. 11.51).

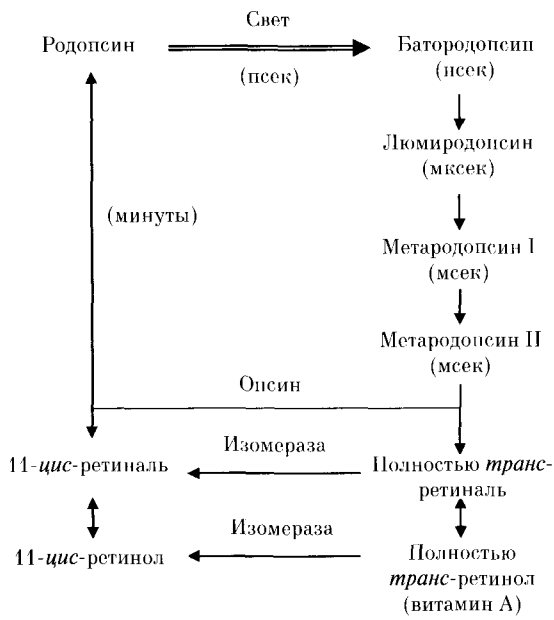


Рис. 11.23. После воздействия света на сетчатку родопсин палочек медленно восстанавливается в результате ряда химических процессов (с указанием порядка величин времен, требующегося для прохождения стадий) (На основе [526])

Изменения фракции доступного фотопигмента p во времени описывается зависимостью

$$\frac{dp(t)}{dt} = -\frac{I(t)\,p(t)}{Q} + \frac{1-p(t)}{\tau}, \qquad (11.64)$$

где $I(t)$ — это уровень освещенности сетчатки, Q — энергия световой вспышки, необходимая для уменьшения фракции необесцвеченного фотопигмента до 1/e, а τ — константа времени регенерации. Для палочек и колбочек характеристики Q и τ различны; для колбочек τ составляет приблизительно 2 минуты, а для палочек — 6 минут. При постоянном освещении на уровне I_{ss} (при том, что левая часть уравнения (11.64) равна нулю)

$$p(I_{ss})=\frac{I_o}{I_o+I_{ss}}, \tag{11.65}$$

где $I_o = Q/\tau$. Если свет выключить при $t = 0$ (соответственно, $I(t)= 0$), то зависимость восстановления p от исходного значения p_i до значения необесцвеченного состояния пигмента $p_{макс}$ выглядит следующим образом:

$$p(t) = p_i + (p_{макс} - p_i)(1 - exp(-t/\tau)). \tag{11.66}$$

Наряду с регенерацией родопсина после обесцвечивания, существуют и обратимые изменения межклеточных взаимодействий в сетчатке, которые контролируют суммирование сигналов в ней. Этот вопрос дополнительно рассматривается в разделе 11.5.

Выражение для моментального сигнала изображения, идущего в мозг, S(в момент времени $t_{момент}$), как функции f интенсивности света I, попадающего в глаз, моментального диаметра зрачка d и интенсивности света, проникшего в глаз за предшествующие 30 минут, таково:

$$S(t_{момент}) = f\,[I(t_{момент}),\ d\ (t_{момент}),\ I(t_{момент} - 30\ мин < t < t_{момент})].$$

Конечно, это чрезвычайно сложная функция. Она используется мозгом для сознательной или подсознательной обратной связи и контроля зрения, в частности для контроля диаметра зрачка $d(t_{момент})$ (глава 13).

11.3.6. Ограничения остроты зрения

Существует несколько фундаментальных факторов, которые ограничивают *остроту зрения* даже у людей с превосходным зрением. Дело в том, что даже при наилучших обстоятельствах формирование изображения ограничено оптической дифракцией. Существуют и дополнительные ограничения в процессе формирования изображения, называемые *аберрациями* (такие же, как в фотокамерах, микроскопах и прочих оптических системах). Дифракция является лимитирующим фактором для случаев, когда диаметр зрачка составляет менее ~ 3 мм, тогда как аберрации в наибольшей мере сказываются на остроте зрения при больших диаметрах. Кроме того, передача изображения в мозг принципиально ограничена дискретным и ограниченным характером палочковых и колбочковых фоторецепторов (как бы размером

точки или *пикселя* в матрице), а также тем, какое количество фоторецепторов конвергирует на одном и том же нейроне.

Дифракция и размер точки

Когда на преграду, имеющую отверстие шириной D, наталкиваются водяные волны с фронтом линейной формы и длиной волны λ, то волна, проникающая в отверстие, распространяется в некотором угле (секторе); это и есть дифракция (рис. 11.24). Чем уже отверстие, тем больше угол дифракции. На экране, расположенном далее по ходу волны на расстоянии z можно наблюдать подобную *синусоиде картину волны*, чья амплитуда прогрессивно уменьшается от центра к периферии. Ширина центрального участка составляет $d = z(2\lambda/D)$, где $2\lambda/D$ — угол дифракции. Этот эксперимент можно «проиграть в обратную сторону» и тем или иным способом послать водную волну с линейным фронтом через «водяную линзу», которая сфокусирует ее под углом $2\lambda/D$. После прохождения расстояния z волна «сойдется» в минимум с шириной D, данной в том же уравнении $D = z\,(2\lambda/d) = 2(z/d)\lambda$. Таким образом, это расстояние z и есть фокусное расстояние f линзы: $D = 2(f/d)\lambda$.

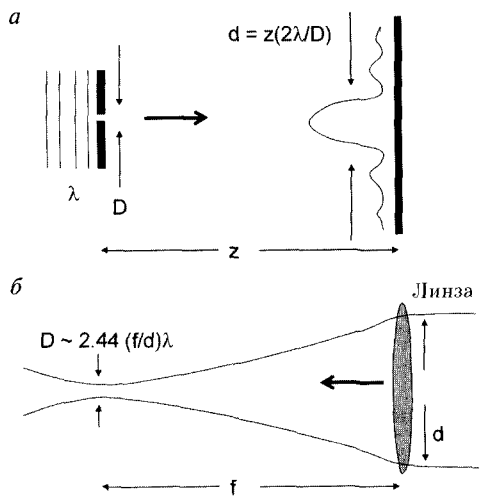


Рис. 11.24. Дифракция водяных волн (*а*) и световых волн (*б*).

Такая картина волны также описывает и распространение света. Линза с диаметром d и фокусным расстоянием f может сфокусировать поток света с длиной волны λ в пятно, диаметром, не меньше, чем диаметр D, полученный из соотношения

$$D \simeq 2{,}44\frac{f}{d}\lambda\,. \qquad (11.67)$$

Это — так называемый дифракционный предел разрешения. Заметим, что дифракция световых волн является фундаментальным процессом, который определяет, насколько малым может быть пятно в фокусе даже при «совершенной» линзе. (d — это диаметр, меньший, чем линза и чем диаметр диафрагмы (зрачка), которая может располагаться перед линзой или позади нее. Численный множитель в данном уравнении вместо 1,22 изменяется, если d заменить соответствующим радиусом.) Величина f/d также известна как *число* f или $f^{\#}$ линзы или системы формирования изображения. Уравнение (11.67) может быть также выражено как $D \approx f\,(2{,}44\lambda/d)$, где $2{,}44\lambda/d$ — полный угол дифракции. Эта величина тесно связана с критерием разрешения Рэлея для различения изображений близких точек или угловых отличий, ограниченных дифракцией, которые обсуждаются далее в задаче 11.27. Рассмотрение световых лучей, которое производилось ранее в этой главе, характерно для так называемого предела *геометрической оптики*, который дает тем более точные результаты, чем меньше величина λ, поскольку при стремлении λ к нулю величина D также стремится к нулю.

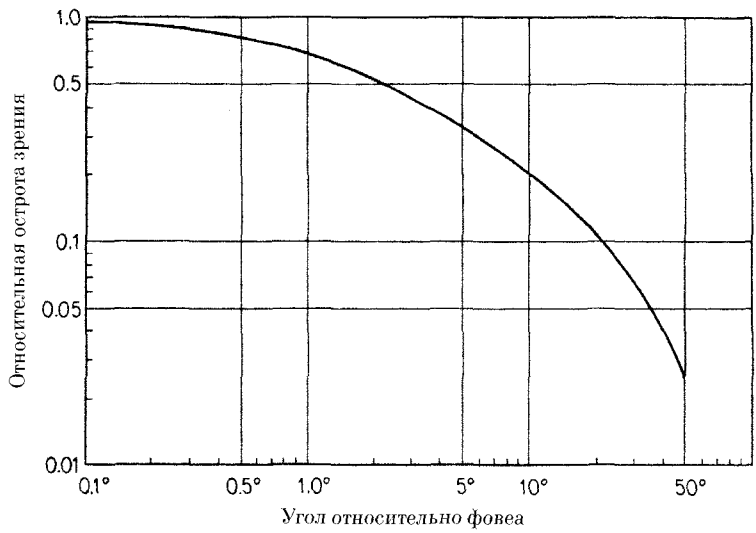


Рис. 11.25. Изменения остроты зрения в зависимости от расположения изображения относительно фовеа. (Из [555]. Перепечатано с разрешения McGraw-Hill)

Для хрусталика глаза диаметром около 8 мм и $f \approx 17$ мм (стандартная модель глаза), обусловленное дифракцией разрешение составляет $\approx 2{,}5$ мкм при длине волны 500 нм. На самом деле, поскольку хрусталик не является совершенной линзой, эта величина оказывается несколько больше — около 11 мкм. Однако, поскольку освещенность неодинакова — в центре выше, а к краям ниже, раз-

решение оказывается несколько лучше, чем 11 мкм. В области фовеа средний диаметр колбочек составляет около 1,5 мкм, поэтому точки, разделенные расстоянием примерно в 2 мкм в фовеа, оказываются едва ли различимыми. Выше было показано, что это соответствует нормальной остроте зрения при различении точечных источников света, разделенных 25 угловыми секундами (что соответствует пределу разрешения двух точек, разделенных расстоянием в 1,5–2,0 мм на расстоянии 10 м). (См. ниже обсуждение измерения остроты зрения.)

Поскольку фовеа имеет диаметр около 300 мкм, такая высокая острота зрения имеет место только в 1° поля зрения, что соответствует участку, шириной 20 см на расстоянии 10 м. Непосредственно рядом с фовеа острота зрения становится хуже в 5–10 раз и прогрессивно ухудшается к периферии (рис. 11.25). Это происходит вследствие того, что там множество палочек и колбочек конвергируют на одном и том волокне зрительного нерва [526].

Аберрации при формировании изображения

Элементы глаза, формирующие изображение, весьма эффективны, но не лишены несовершенств. Двумя такими наиболее существенными несовершенствами являются сферические и хроматические аберрации.

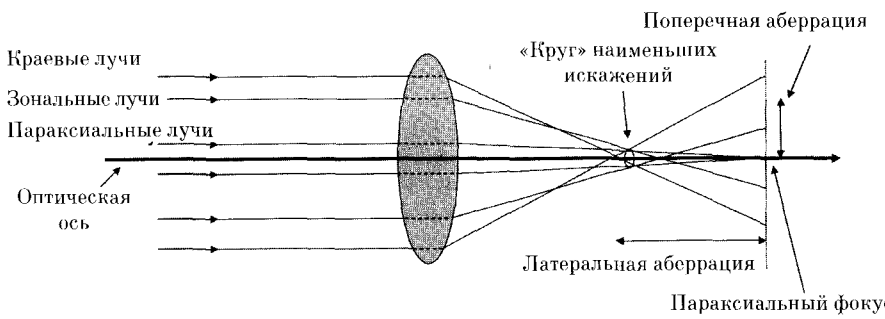


Рис. 11.26. Ход лучей и формирование изображения при наличии сферической аберрации

В параксиальном пределе, все лучи, выходящие из одной точки, должны давать изображение в одном и том же месте (в одной точке). Лучи, образующие большие углы с оптической осью, дают изображения в разных точках. Такие *монохроматические аберрации* зависят от структуры поверхности, на которую падает изображение, и присутствуют даже при монохроматическом (одноцветном) свете. *Сферическая аберрация глаза* (СА) происходит вследствие неизбежного искажения на сферической поверхности. Только параксиальные лучи, идущие вблизи *от оптической оси*, образуют изображение в соответствии с (11.8) на номинальном фокусном расстоянии f. Горизонтальные лучи света, более удаленные от

оптической оси (с большим расстоянием y, соответствующие зональным и маргинальным лучам) преломляются сферической собирающей линзой в большей, чем предсказано (11.7), степени и, следовательно, пересекают оптическую ось раньше, чем лучи, более близкие к оптической оси (Рис. 11.26). При таком определении СА является положительной для собирающей линзы и отрицательной — для рассеивающей. Расстояние по оптической оси между точками, где зональные и маргинальные лучи пересекают оптическую ось, характеризует *продольную* (или осевую) сферическую аберрацию (ПСА). Высота (выше и ниже оптической оси), на которую отклоняются от оптической оси лучи, попадающие на экран, расположенный в фокусе, характеризует *поперечную* (или латеральную) аберрацию (ЛСА). (При половинном размере диафрагмы y продольные и поперечные сферические аберрации быстро увеличиваются, приблизительно как y^2 и y^3, соответственно.) Изображение наиболее четко в области между f и (f — ЛСА), в которой изображение называют кружком наименьшего рассеяния.

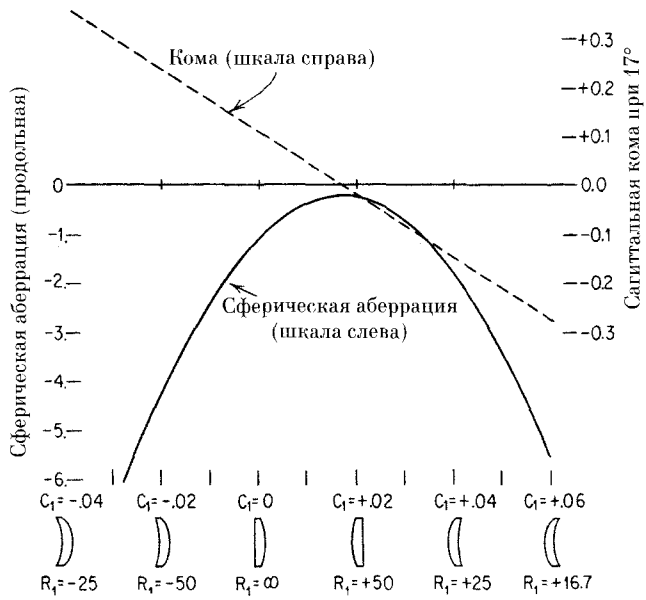


Рис. 11.27. Сферическая аберрация и кома как функция формы линзы с фокусным расстоянием 100 мм (ограниченная $f/10$ линзы, охватывая $\pm 17°$ поля). Радиус кривизны левой границы раздела в мм обозначен как R_1 (в тексте R_{12}), а его обратное значение $C_1 = 1/R_1$. (Из [555]. Перепечатано с разрешения McGraw-Hill)

Сферические аберрации могут быть ограничены применением сложных линз (ряд линз, который дает суммарный эффект, устраняющий аберрации), линзами с несферическими поверхностями либо простыми линзами, снабженными

диафрагмой, которая пропускает только лучи света, идущие вблизи оптической оси. (Следует, однако, учесть, что диафрагмы с очень маленьким отверстием ограничивают величину светового потока, попадающего на линзу.) Важно, что на сферических и других аберрациях очень сильно может сказываться форма линзы. Из (11.17) ясно, что можно изготовить линзу с определенным фокусным расстоянием на основе бесконечного количества пар R_{12} и R_{23}. Рисунок 11.27 показывает, что для параллельных лучей, падающих на собирающую линзу, сферическая аберрация минимизируется при собирающей (выпуклой) передней поверхности и практически плоской задней (так что лучи образуют почти равные углы с обеими поверхностями). Хрусталик глаза — это двояковыпуклая линза ($R_{12} > 0$ и $R_{23} < 0$, как на рис. 11.11), однако, задняя поверхность значительно более плоская, чем передняя, и это снижает обычные положительные сферические аберрации. Искусственные линзы обычно имеют однородный (постоянный) коэффициент преломления, а естественные уменьшают сферическую аберрацию даже в еще большей степени за счет уменьшения коэффициента преломления от центра во всех трех направлениях и уменьшения радиуса кривизны к краям линзы. Оба фактора уменьшают преломляющую силу на краях линзы, и таким образом снижают СА. Таким образом корректируется СА, недостаточно устраненная на передней поверхности роговицы. Сферическая аберрация глаза уменьшается при аккомодации зрения на более дальние дистанции.

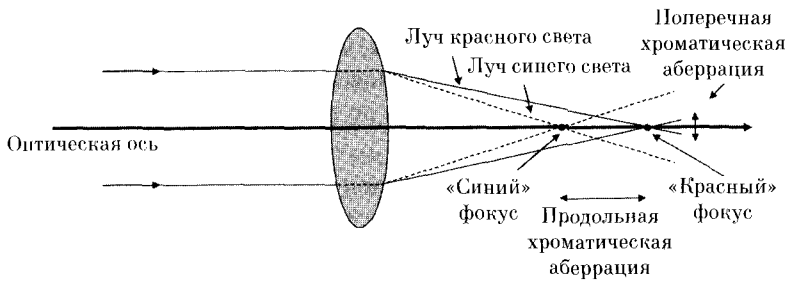


Рис. 11.28. Ход лучей и формирование изображения при наличии хроматической аберрации

Существует несколько иных видов монохроматических аберраций. Объекты, удаленные от оптической оси, образуют кометообразное изображение, поскольку периферические лучи фокусируются ближе к оптической оси, чем центральные. Такая аберрация называется *комой*. Кома встречается и тогда, когда оптические элементы не центрированы и смещаются относительно друг друга. Точки в плоскости объекта, удаленные от оптической оси, так же более удалены и от линзы, и поэтому расстояния за линзой меньше. Поверхность изображения сама по себе не плоская, а искривлена (поверхность Петцваля) даже для лучей, проходящих

через центр линзы, и создает аберрацию *кривизны поля*. *Бочкообразное* и *подушкообразное* искажения прямоугольной решетки проявляются у положительной и отрицательной линз, соответственно, в основном, вследствие того, что латеральное увеличение линзы изменяется от центра к периферии.

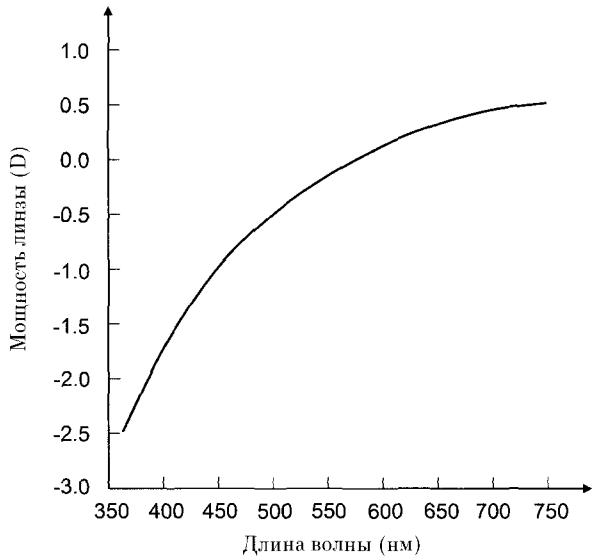


Рис. 11.29. Хроматическая аберрация в глазу человека в величинах оптической силы, которая должна быть добавлена, чтобы сохранялся тот же фокус, как при длине волны 587 нм, изображенная в виде кривой, описанной уравнением (11.68). (На основе [560])

Таблица 11.3. Коэффициенты преломления (n) в ультрафиолетовой области (380 нм), видимой и близкой инфракрасной (780 нм) областях и (в последней строке) — дисперсия сред глаза. (С использованием данных из [513])

Длина волны (нм) (Спектральная линия)	**Стекловидное тело и водянистая жидкость**	**Хрусталик**
380	1,3450	1,4334
480,0 (F′)	1,3378	1,4221
587,6 (d)	1,3333	1,4160
643,8 (C′)	1,3315	1,4138
780	1,3285	1,4101
Константа дисперсии	52,9	50,1

Помимо изложенного, простая однокомпонентная линза имеет различные фокусные расстояния при разных длинах волн, поскольку коэффициент преломления материала линзы меняется в зависимости от длины волны. Это явление называется *дисперсией*. Поэтому изображение может быть четким при одной длине волны, но расплывчатым — на другой вследствие этой *хроматической аберрации* (ХА) (рис. 11.28). Такое явление обычно происходит со стеклянными линзами, поскольку для синего (коротковолнового) света коэффициент преломления стекла больше, чем для красного (длинноволнового), и, следовательно, фокусное расстояние стеклянной линзы в синей части спектра короче (задача 11.32). Расстояние между точками, в которых лучи с разными длинами волн (например, красный и голубой) пересекают оптическую ось, называется *продольной* (или осевой) хроматической аберрацией (ОХА) [512]. Вертикальное расстояние между изображениями двух разных цветов на экране, располагающемся в фокусе — это *поперечная* (или латеральная) хроматическая аберрация (ЛХА). В фотокамерах или микроскопах эта аберрация корректируется с помощью сложных линз, выполненных из разных сортов стекла, характеризующихся разной дисперсией. Водянистая жидкость, стекловидное тело и хрусталик глаза человека имеют небольшую, но существенную дисперсию, как показано в таблице 11.3. В хрусталике эта хроматическая аберрация вносит изменение примерно в ~2 D в оптической силе в видимой области, как это описано уравнением

$$D(\lambda) = p - \frac{q}{\lambda - c}, \tag{11.68}$$

при длине волны $\lambda = 578$ нм, $p = 1{,}7312$, $q = 0{,}63346$ и $c = 0{,}21410$, относительно длины волны 578 нм [557]. Общее изменение преломляющей силы схематического глаза нанесено на рисунке 11.29. Константа дисперсии, определенная как $[n\ (\lambda = 587{,}6\text{ нм}) - 1]/[n\ (\lambda = 480{,}0\text{ нм}) - n\ (\lambda = 643{,}8\text{ нм})]$ и связанные с этим вопросы обсуждены в задачах 11.32-11.35.

Количественная оценка остроты зрения

Вследствие оптического преломления и других несовершенств оптической системы, изображение точки представляет собой пятно с диаметром w_B. Оптическая дифракция вносит искажение приблизительно в $2{,}44(f/d)\lambda$. Добавляют искажения также сферическая и хроматическая аберрации. Часто требуется более количественная оценка искажения изображения, чем настолько неточно определенный диаметр пятна. Этого можно добиться путем измерения изображения от очень тонкого линейного источника с получением *функции линейного распространения* (рис. 11.30), или от точечного источника — с получением *функции точечного распространения*. Эти функции дают относительную интенсивность изображения в зависимости от расстояния или оптического угла в одном или двух измерениях, соответственно, и имеют одинаковую полную ширину ~ w_B. Можно также представить себе источник

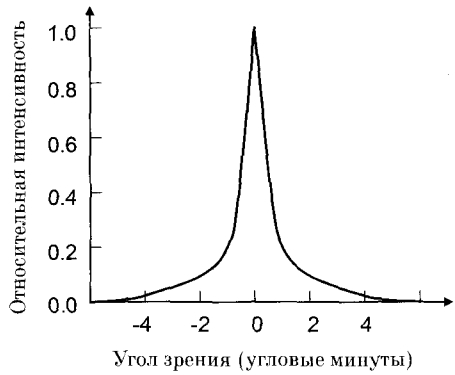


Рис. 11.30. Функция линейного распространения в глазу человека со зрачком диаметром 3,0 мм, с использованием модели из [561] (см. задачу 11.30), основанной на эксперименте. (На основе [360] и [561])

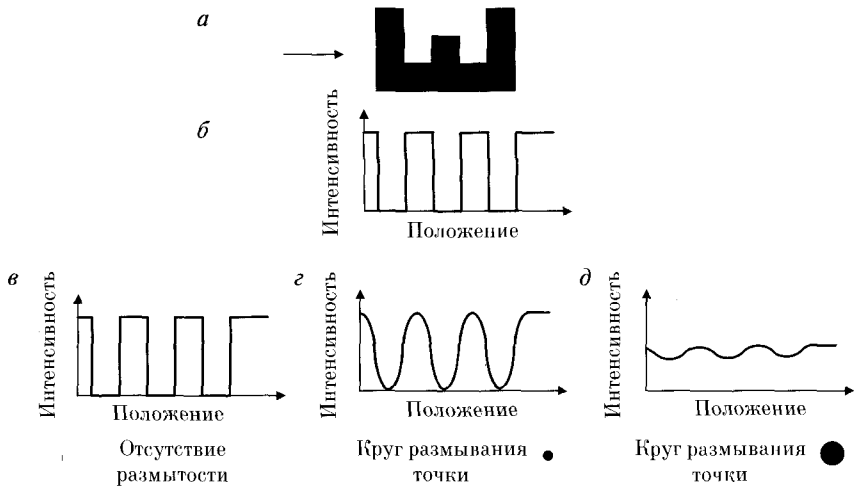


Рис. 11.31. Горизонтально расположенная буква Е (*а*) и уровень яркости в направлении, показанном стрелкой на *а*, описывающий объект в виде периодических прямоугольных волн (*б*). Это ведет к формированию потенциальных изображений на сетчатке с идеальной четкостью (*в*), небольшой размытостью изображения (*г*) и размытого изображения (*д*)

с интенсивностью, периодически меняющейся латерально (в направлении y) с пространственной частотой k. (Изменения происходят либо по закону $(1 + \sin ky)/2$, либо в виде прямоугольной волны, показанной на рисунке 11.31, *б*.) При этом можно увидеть, как модуляция сказывается на изображении. Для $k \ll 1/w_B$ модуляция более выражена (рис. 11.31, *г*), тогда как для $k \gg 1/w_B$ модуляция очень мала (рис. 11.31, *д*). На рисунках 11.30 и 11.31 эти измене-

ния отслежены как функция положения. Они также могут быть выражены в форме пространственной частоты k. Изменение модуляции в зависимости от k представляет *оптическую функцию передачи модуляции* или, для симметричных систем, каковые здесь и предполагаются, *модуляционно-передаточную функцию зрения;* их ширина составляет примерно ~1 w_B. Рисунок 11.32 показывает эту функцию для глаза вместе с функцией линейного распространения из рисунка 11.30. Это обратное соотношение между распространением в реальном пространстве (функция распространения) и в области пространственной частоты (модуляционно-передаточные функции зрения) сходно с таковым, рассмотренным в главе 10 при анализе зависимости интенсивности голоса от частоты. В обоих случаях обратные функции (время в зависимости от частоты в случае звука или расстояние в зависимости от пространственной частоты — в данном случае) получены посредством анализа Фурье, подобно тому, как это сделано в (10.42) и (10.43) (где t надо заменить на x, $2\pi f$ на k, и интегрировать).

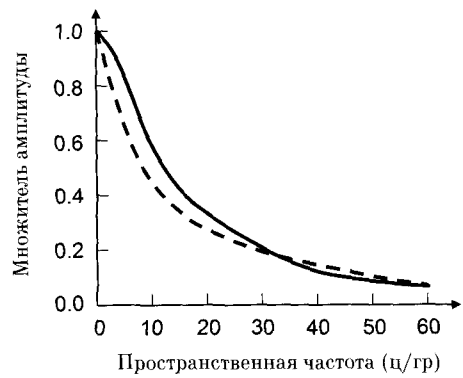


Рис. 11.32. Модуляционно-передаточная функция глаза человека, согласно [563] (пунктирная линия через точки, на показанные на рисунке), и [560] в сравнении с предсказанной на основе модели функции линейного распространения, показанной на рис. 11.30 (сплошная линия). По оси абсцисс — единицы в циклах на градус (ц/гр). (На основе [560])

Эффекты изменения размера зрачка, включая глубину резкости

Зрачок человеческого глаза может изменять диаметр от примерно 8 до 2 мм. Влияние уменьшения величины зрачка на зрение осуществляется различными путями.

1. Уменьшение размера зрачка ослабляет проникновение света к сетчатке, как описано выше.
2. Размер ограниченного дифракцией пятна находится в обратной зависимости от диаметра диафрагмы (11.67). При максимально суженном зрачке (до диаметра

в 2 мм), размер пятна имеет диаметр около 10 мкм. Рисунок 11.33 показывает, что вклад дифракции в функцию линейного распространения увеличивается с уменьшением размера зрачка, и это оказывается наиболее важным в размывании изображения при малых диаметрах зрачка.

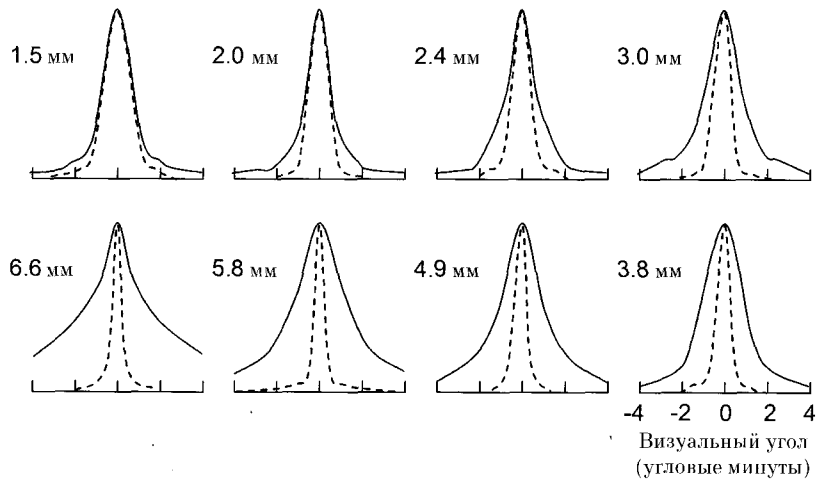


Рис. 11.33. Функция линейного распространения для глаза человека при разных диаметрах зрачка. Сплошные кривые — суммарные функции. Пунктирные линии — функции линейного распространения для тех размеров диафрагмы, при которых предполагаются дифракционные ограничения (На основе [517] и [560])

3. Уменьшение размера зрачка ослабляет эффект аберраций линзы. Поперечная сферическая аберрация меняется как квадрат или куб расстояния от луча до оптической оси. Рисунок 11.33 показывает, что вклад аберрации в функцию линейного распространения отличается от вклада дифракции, то есть, вклад этой и других аберраций, значительно увеличивается при увеличении диаметра зрачка и становится наиболее существенным фактором в возникновении нечеткости изображения при больших диаметрах зрачка.
4. Диапазон расстояний до объекта или источника света, на котором может быть сформировано четкое изображение называют *глубиной резкости*. Она увеличивается при уменьшении диаметра зрачка, расположенного перед хрусталиком. Рисунок 11.34 показывает, что нечеткость изображения на сетчатке вследствие различий положения изображения в зависимости от расстояния до них уменьшается вместе с диаметром зрачка, и это является одним из проявлений *глубины фокуса*. Тесно связано с этим изменение расстояния до изображения в зависимости от расстояния до источника, как это показано на рисунке 11.35. Глубина фокуса связана с наклоном кривых, она велика

для удаленных источников и мала — для близких, что не идеально. Это легко понять, если применить метод простого формирования изображения с помощью (11.3).

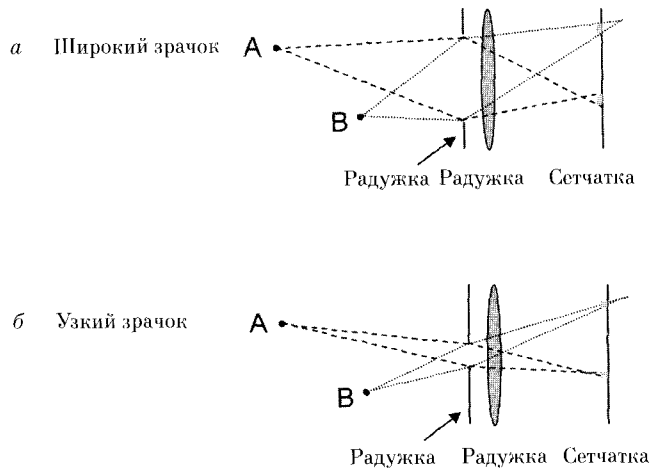


Рис. 11.34. Схема, показывающая нечеткость изображения для двух разных расстояний между предметом и линзой. Схема показывает изображение (A) перед или за (B) сетчаткой, при сравнительно широком (*а*) зрачке и узком зрачке (*б*). Это дает возможность оценивать глубину поля зрения в зависимости от диаметра зрачка, поскольку «размывание» точки возрастает с увеличением диаметра зрачка

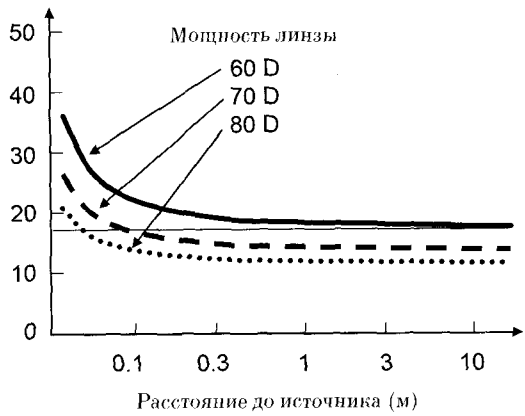


Рис. 11.35. Зависимость расстояния до изображения от расстояния до источника света для различных линз, которая дает информацию о глубине поля зрения глаза человека. Дополнительная горизонтальная линия показана для расстояния около 17 мм, которое соответствует фокусному расстоянию для стандартной схемы глаза в воздухе. (На основе [560])

Зрачок с возрастом постепенно теряет способность расширяться. Максимальный диаметр зрачка уменьшается с примерно 10 мм в возрасте 1 года до 6 мм в 20 лет, до 3 мм в 50 лет и до 1 мм — в 80 лет.

11.3.7. Несовершенство человеческого зрения

Остроту зрения (ОЗ) человека часто проверяют с помощью тестовой таблицы с черными буквами (у которых отражение составляет 4%) на белой поверхности (84% отражения света), расположенной на расстоянии 20 футов (около 6 м), при хорошем освещении (обычно — 480 люкс, иногда — 800–1000 люкс) (рис. 11.36). (Смысл этой единицы будет разъяснен далее в данной главе.) Зрение в каждом глазу оценивается как $20/z$, если самые маленькие буквы, которые читаются на расстоянии в 20 футов — это те, которые люди с «идеальным» зрением 20/20 (или 6/6 в метрической системе) могут читать на расстоянии z. Этот тест разработан для оценки близорукости (или, более точно — отсутствия дальнозоркости); принято считать, что объект, расположенный на расстоянии 20 футов, представляет собой объект, удаленный на бесконечно большое расстояние. Острота зрения определяется как величина, обратная угловому размеру (в угловых минутах на расстоянии в 20 футов) одной из букв на тестовой таблице. Буква Е имеет три горизонтальных черных и два белых элемента (рис. 11.31, а и 11.36). В строке таблицы 20/20, каждый из этих элементов на расстоянии 20 футов образует дугу в 1 угловую минуту, а вся буква в целом — 5 угловых минут. Каждый из элементов буквы Е составляет около 1,7 мм в ширину, а вся буква в строке 20/20 имеет высоту 8,8 мм. Те, у кого зрение оценивается как 20/40 способны различить элементы, не менее чем в 2 угловых минуты, и буквы — в 10 угловых минут. Понятно, что это тесно связано со способностью различать изображения типа прямоугольной волны, как на рисунке 11.31. Нормальная острота зрения (ОЗ) составляет 1,0 при нормальном освещении и снижается при ухудшении освещения (рис. 11.37). Те, у кого зрение оценивается как 20/40, имеют ОЗ = 0,5. При идеальных условиях ОЗ у некоторых людей составляет 2 или 3. Рисунок 11.25 иллюстрирует то обстоятельство, что острота зрения лучше в области фовеа, чем на периферии сетчатки. (Можете ли вы, используя результаты этого теста на рисунке определить размеры фовеа?) Аналогичный тест на дальнозоркость (или на отсутствие близорукости) — тест Егера, при котором читают строки с различной величиной шрифта на нормальном расстоянии для чтения.

Эмметропы имеют отличное зрение (ОЗ ~ 1) и коррекция его не превышает 0,5 — 1,0 D. ДТ у эмметропов — в бесконечности, а БТ — на расстоянии 25 см при аккомодации, по меньше мере, в 4D (рис. 11.38, *а*). Все остальные люди являются аметропами и нуждаются в серьезной коррекции зрения для того, чтобы видеть четко.

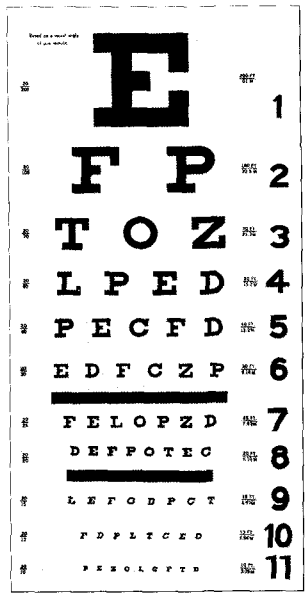


Рис. 11.36. Офтальмологическая таблица Снеллена для исследования остроты зрения. Маркировка на строке с самыми маленькими буквами, которые пациент может прочитать с расстояния 20 футов, соответствует 20/200, 20/100, 20/70, 20/50, 20/40, 20/30. 20/25, 20/20, 20/15, 20/13 и 20/10. (Из [545])

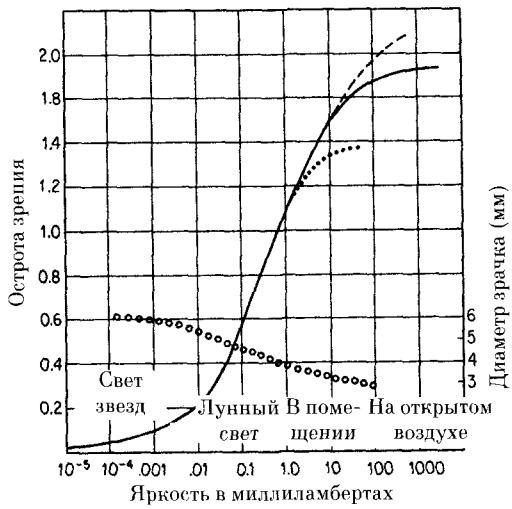


Рис. 11.37. Острота зрения (в 1/мин) и диаметр зрачка (кружки) в зависимости от яркости объекта. Пунктирная и точечная линии остроты зрения, соответственно, для повышенной и пониженной яркости в 1 миллиламберт. (См. таблицу 11.4: 1 миллиламберт = 3,183 нит = 3,183 кандела/м^2). (Из [555]. Перепечатано с разрешения McGraw-Hill)

Миопия (близорукость) означает, что зрение у такого человека на расстоянии 25 см (БТ) нормально, но требует коррекции для объектов, расположенных вдали (ОЗ < 1); наименьшая строка таблицы, которую способны прочесть такие люди, расположена выше строки 20/20. У них хорошее зрение в отношении объектов от расстояния в 25 см до дальней точки, которая расположена на расстоянии $< \infty$. Удаленные объекты ($d_1 = \infty$) дают изображение в глазу «перед» сетчаткой (рис. 11.38), и для того, чтобы спроецировать изображение непосредственно на нее, требуются отрицательные линзы. При наличии у пациента аккомодации 4 D или более изображение объекта на расстоянии 25 см при таких коррекционных линзах останется четким. Миопия является следствием того, что либо глазное яблоко имеет слишком большую глубину (осевая миопия, это — наиболее частая причина близорукости), либо роговица имеет слишком большую кривизну, и преломляющая сила слишком велика (рефрактивная миопия). Одним из потенциальных факторов формирования миопии является уровень механического напряжения (глава 4) задней части склеры под действием глазодвигательных мышц, в частности косых мышц, а также высокого давления в стекловидном теле [524]. При возможном снижении натяжения склеры (возможно, вследствие ослабления мышц) или высокого давления, локальный радиус кривизны задней части глазного яблока уменьшается в соответствии с законом Лапласа (7.9), и такое «разбухание» глазного яблока приводит к миопии.

Гиперопия или дальнозоркость означает, что зрение вдаль у таких людей нормально, но они нуждаются в коррекции для зрения вблизи. Четкое зрение у таких людей охватывает объекты от ближайшей точки, которая у них расположена на расстоянии >25 см, до дальней точки в ∞. Близко расположенные объекты ($d_1 = 25$ см) образуют изображение «позади» сетчатки (рис. 11.38), и для правильной проекции необходимы положительные коррекционные линзы. Если аккомодация у таких людей составляет 4 D или более, то удаленные объекты будут хорошо видны и при наличии линз. Гиперопия наблюдается либо вследствие того, что глазное яблоко имеет слишком малую глубину (осевая гиперопия, наиболее распространенная), либо вследствие того, что роговица слишком уплощена и имеет малую преломляющую силу (рефрактивная гиперопия).

Если оптическая ось (горизонтальная линия на каждой из частей рис. 11.38) обозначается как ось z, то измерения объектов, линз и изображений, расположенные латерально от нее, располагаются по осям x и y. До сих пор в изложении оси x и y были взаимозаменимы и произвольно могли вращаться вокруг оси z. Это, однако, неприменимо в случае *астигматизма,* который возникает вследствие того, что при этой патологии у оптики глаза отсутствует осевая симметрия. Часто астигматизм вызван тем, что роговица имеет неодинаковую кривизну по осям x и y (торическая роговица) или вследствие того, что оптический элемент наклонен или смещен по отношению к оптической оси (симметрии). Существует плоскость (или меридиан), проходящая через оптическую ось, в которой оптическая сила

максимальна, и плоскость, перпендикулярная ей, с минимальной оптической силой, обеспечивающие *правильный астигматизм.* Существует тенденция, которая не имеет обязательного характера, к тому, чтобы меридиан поворачивался в поперечной и сагиттальной плоскостях. Сила преломления в вертикальном (сагиттальном) меридиане больше при *прямом астигматизме,* а в горизонтальном — при *обратном астигматизме.* При *астигматизме с косыми осями* ни вертикальный, ни горизонтальный меридианы не обладают максимальной силой. Реже встречается *неправильный* (*смешанный*) *астигматизм,* при котором главные меридианы не взаимно перпендикулярны; такие состояния бывают обусловлены травмами, хирургическими вмешательствами или заболеваниями. Только правильный астигматизм может быть скорректирован сфероцилиндрическими линзами (см. ниже).

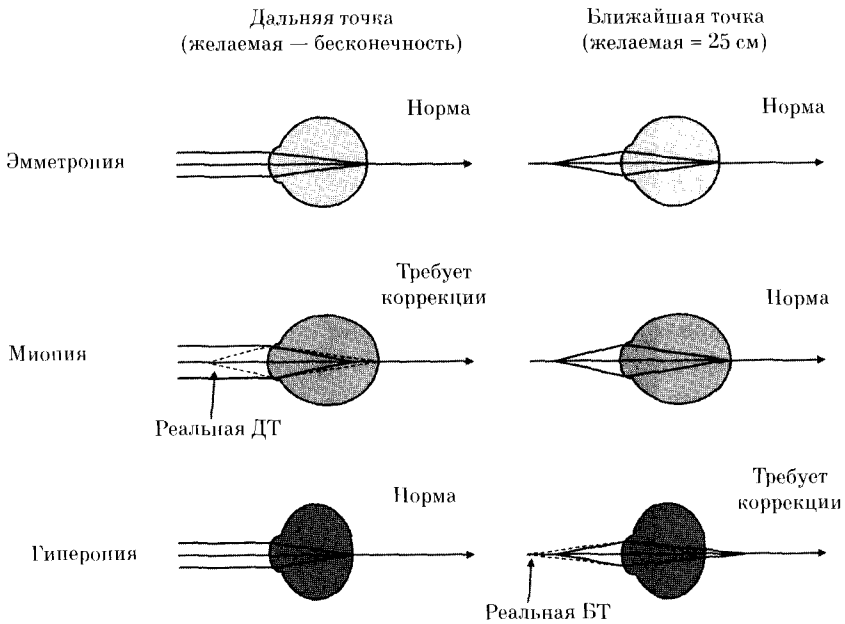


Рис. 11.38. Формирование изображения в эметропическом, миопическом и гиперопическом глазу. Для двух последних вариантов проиллюстрированы обе возможные причины нарушения зрения: удлиненное глазное яблоко и короткое фокусное расстояние при миопии, и короткое глазное яблоко и большое фокусное расстояние при гиперопии

Кератоконус (*стафилома роговицы*) — это состояние, при котором роговица истончена в центре, образуя конус, и может быть волнистой из-за рубцовых изменений (рис. 11.39).

Эффективность зрительного восприятия (ЭЗВ) иногда определяют в юридических и производственных целях, используя результаты определения остроты

зрения, поля зрения и подвижности глаза (область диплопии, область бинокулярного зрения) в глазу при коррекции зрения. Каждая из этих величин описывается коэффициентом в диапазоне от 0 до 1, где 1 — это полноценное зрение. Эти величины перемножаются, давая ЭЗВ глаза. ЭЗВ для двух глаз — это взвешенная сумма величин для каждого глаза, считая глаз с более острым зрением за 3, а с худшим — за 1. Утрата зрения составляет 1 — ЭЗВ. Коэффициент ОЗ (остроты зрения) — это среднее, полученное из тестов на ближнее и дальнее зрение. Например, коэффициенты из теста на ближнее зрение составляет 1,0 для зрения 20/20, 0,75 (при 25% потере остроты) для 20/50, 0,50 — для 20/100 и 0,10 — для 20/400. Коэффициент поля зрения определяет часть остающегося часть поля зрения. Фактор подвижности глаз — это фракция сохраняющейся координации движения глаз (то есть способности видеть объект в виде одного, а не двух изображений).

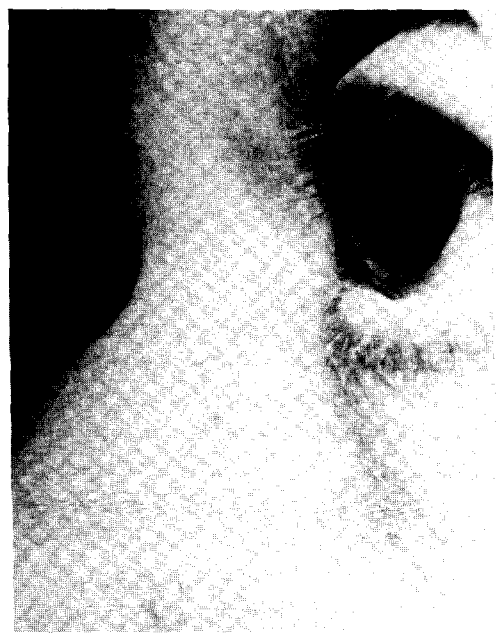


Рис. 11.39. Глаз пациента с выраженным кератоконусом — с сильно выступающей, несколько обвисающей роговицей конической формы. Коническая передняя поверхность роговицы дает очень плохое изображение. В настоящее время пациентам обычно делают трансплантацию роговицы еще до того, как кератоконус достигает такой стадии. (Из [528]. С разрешения Jack Hartstoin, M. D.; см. также [556])

Отсутствие фотопигмента в каком-либо из трех видов колбочек вызывает различные типы цветовой слепоты, которые встречаются приблизительно у 10% мужчин и 1% женщин. У *дихроматов* отсутствует один из видов фотопигментов

колбочек. У *протанопов, дейтеронопов* и, реже, *тританопов* отсутствуют, соответственно, длинноволновой, средневолновой и коротковолновой фотопигменты. *Монохроматы* лишены двух или всех трех фотопигментов колбочек, а потому и цветового зрения вообще. Цветовую слепоту выявляют, используя псевдомонохроматические таблицы (см., например [552]).

11.3.8. Коррекция зрения с помощью очков, контактных линз и других средств

Здесь анализируется, как очки, мягкие контактные линзы или твердые газопроницаемые линзы могут быть использованы для коррекции зрения [528, 538, 539, 541. 543, 556]. Цель таких процедур — добиться качественного зрения, используя сложную линзу глаза (стандартная модель глаза) и коррекционные линзы с дальней точкой ДТ = ∞ (f ~ 17,0 мм) и ближайшей точкой БТ = 25 см (f ~ 15,9 мм). В очках расстояние между задней (обращенной к глазу) поверхностью стекла и роговицей составляет 12–15 мм; если они оказываются ближе, то ресницы могут наталкиваться на них при мигании. Топография поверхности линзы такова, чтобы условия для взгляда через очки в любом направлении оказывались одинаковыми. Передняя поверхность, обычно, сферическая, а задняя — торическая. Стекла очков обычно выполняются из офтальмологического кронгласа с коэффициентом преломления 1,523. Материалы с более высоким коэффициентом преломления иногда используют для уменьшения толщины и веса сильных очков, в частности — стекло с коэффициентом преломления > 1,70, Поскольку для прочности очков требуется более толстое стекло, для защитных очков часто применяется более легкий прозрачный пластик. Часто используют пластмассу CR39 с коэффициентом преломления 1,498; поликарбонат с коэффициентом преломления 1,586 очень прочен, хотя и мягок и дает большие хроматические аберрации.

Мягкие контактные линзы подстраиваются под форму роговицы, тогда как твердые газопроницаемые линзы сохраняют собственную форму. Мягкие линзы выполняются из гидрогеля, мягкого и гибкого в гидрированном состоянии желеобразного материала, часто — с содержанием 2-гидроксиэтилметакрилата (ГЭМА). Внутренняя поверхность мягкой контактной линзы повторяет форму наружной поверхности роговицы, и топография последней вместе с толщиной линзы, которую можно подобрать, определяют радиус кривизны наружной поверхности линзы и, такие образом, коррекцию изображения. Глаз удовлетворительно переносит мягкие линзы диаметром ~13,0–14,5 мм, который больше, чем у роговицы и захватывает и склеру; при такой величине улучшается центровка и стабильность линзы. Минимальная толщина контактной линзы в центре составляет около 0,03 мм. Большая часть кислорода, в котором нуждается роговица, поступает путем диффузии через очень тонкую линзу. Из-за таких больших

размеров линзы омывание глаза богатой кислородом слезной жидкостью при мигании очень невелико и обеспечивает лишь 4–6% общего снабжения роговицы кислородом.

Жесткие линзы менее приятны при ношении, но необходимы при неправильной форме роговицы, в частности при кератоконусе (рис. 11.39) или сильно выраженном астигматизме. Жесткие линзы обычно выполняются из поли (метилметакрилата) (ПММА). К сожалению, кислород, необходимый для поверхности роговицы, не может проникать через такую линзу и может доставляться только со слезной жидкостью, стекающей по глазу, когда линза двигается при мигании. Поскольку такой уровень снабжения кислородом ниже необходимого, роговица раздражается, и такие линзы не могут быть рекомендованы для длительного ношения.

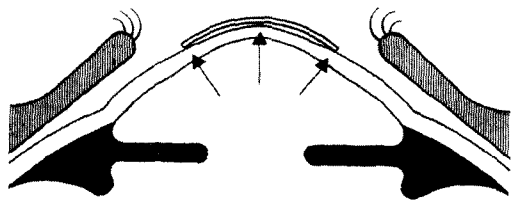


Рис. 11.40. Соответствие контактной линзы по трем точкам — апикальная и две периферические — при кератоконусе. (Перепечатано из [556]. С разрешения Elsevier)

Газопроницаемые контактные линзы — это жесткие линзы, выполненные из силикон-акрилата — комбинации силикона с ПММА или из фторкарбоната силикон-акрилата, которые обеспечивают диффузию кислорода к роговице. Это увеличивает количество кислорода, проникающего к роговице в 10 раз по сравнению с тем, который приносит только слезная жидкость. Поскольку такие линзы можно носить в течение всего периода бодрствования, т. е. 10–12 часов, без лишнего дискомфорта, газопроницаемые линзы в большинстве случаев вытесняют из обращения жесткие линзы ПММА. Диаметр таких жестких линз составляет 8–10 мм, а их толщина всего лишь 0,15 мм (при минимальной толщине в 0,10 мм), и они покрывают роговицу в области большей части радужки. Радиус кривизны задней поверхности жесткой контактной линзы избирают так, чтобы наилучшим образом соответствовать передней поверхности роговицы. Переднюю поверхность подбирают так, чтобы получить четкое изображение на сетчатке. (Если топография задней поверхности жесткой контактной линзы отличается от таковой передней поверхности роговицы, в некоторых случаях это может влиять на форму поверхности роговицы и изменять ее преломляющую силу. Однако, когда линза плохо соответствует форме роговицы, особенно при кератоконусе

(см. рис. 11. 39), пылевые частицы могут вызывать сильное слезоотделение в области между контактной линзой и роговицей, и, вследствие этого, сильные болевые ощущения.) Рисунок 11.40 показывает три точки идеального соответствия линзы роговице при кератоконусе и сходных заболеваниях глаза.

При *кератометрии* (т. е. измерении характеристик роговицы) кривизну передней поверхности роговицы определяют по отражению, дающему образ Пуркинье I (рис. 11.41) (задача 11.63). Эта кривизна используется для определения задней поверхности (основная кривизна) контактной линзы, и, следовательно, ее соответствия кривизне роговицы. Часто ее обозначают как *число K* (в D); это — преломляющая сила искривленной границы раздела с известным радиусом, между воздухом и материалом линзы с коэффициентом преломления слезной жидкости (а не роговицы) (11.9).

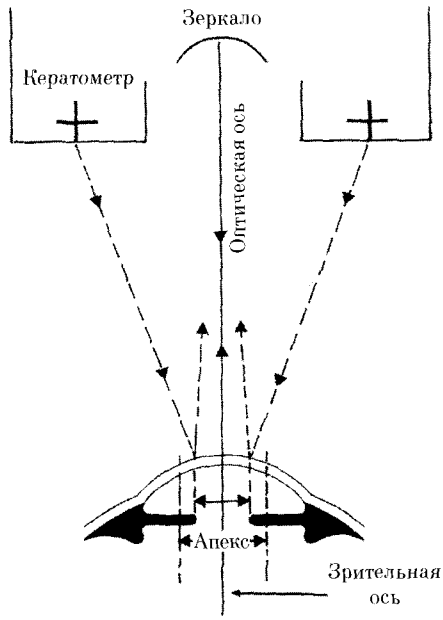


Рис. 11.41. Оптический путь в кератометре. (Перепечатано из [556]. Использовано с разрешения Elsevier)

Почему контактные линзы не сваливаются с глаз? Если человек с контактными линзами посмотрит вниз, линзы не выпадут, благодаря действию силы поверхностного натяжения между контактной линзой и слезной жидкостью, которая превосходит силу тяжести линзы (задача 11.66). *Почему контактные линзы остаются сцентрированы на зрачке и не соскальзывают на склеру, когда человек поднимает голову (белок глаза)?* Это особенно важно для маленьких

линз, которые покрывают только большую часть радужки, но не охватывают склеры. Рисунок 11.42 демонстрирует некоторые силы, которые этому препятствуют. Сила тяжести сдвигает линзы вниз. При мигании веки сдвигают их то вниз, то вверх. Вязкость объема слезной жидкости между роговицей и контактной линзой оказывает сопротивление сдвигу линзы вниз. Соскальзывание линзы в область с иной кривизной (т. е. на склеру, в случае маленьких газопроницаемых линз) затрудняется трением и изменением поверхностного натяжения. Поверхностное натяжение в свою очередь зависит от вязкости слезной жидкости, топографии роговицы и соответствия поверхностей линзы и роговицы.



Рис. 11.42. Силы, влияющие на положение контактной линзы. (На основе [5–13])

Постоянного изменения оптической силы глаза можно добиться, изменяя кривизну передней поверхности роговицы путем: (1) выполнение четырех или восьми радиальных разрезов на ней, которые обеспечивают ее уплощение (*радиальная кератотомия, РК*), что снижает оптическую силу роговицы и способствует коррекции миопии, или (2) коррекции поверхности роговицы с помощью либо эксимерного лазера, либо путем (а) *фоторефракционной кератотомии* (*ФРК*) или (б) *лазерного кератомилёза in situ* (*LASIK*). Эти операции либо снижают (при миопии), либо повышают (при гиперопии) кривизну роговицы. И при ФРК, и при использовании LASIK средний слой роговицы (строма) подвергается воздействию в первую очередь за счет ее выпаривания. При ФРК эпителий (верхний слой роговицы) соскабливается лазерным выпариванием перед тем, как происходит лазерное формирование стромы, тогда как при LASIK 20% верхушки роговицы надрезают и отворачивают в сторону микрокератомным ножом. Поверхность открытой части роговицы обрабатывают лазером, чтобы изменить радиус кривизны ее передней поверхности, а отвернутый лоскут роговицы заворачивают на

место (рис. 11.43). Такая операция не может исправить возрастного ухудшения аккомодации, и для коррекции зрения все равно могут потребоваться какие-то контактные линзы.

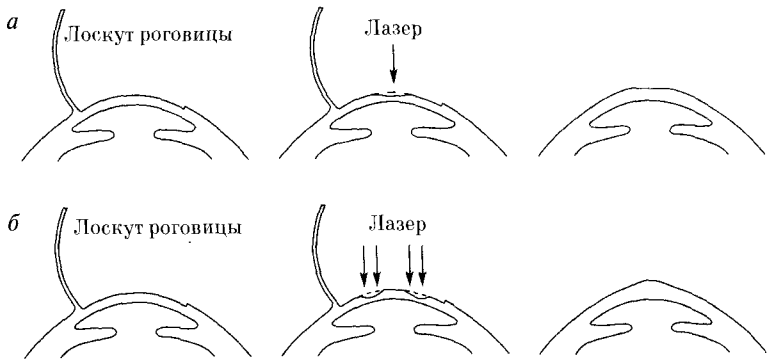


Рис. 11.43. Хирургическая операция LASIK, в ходе которой центральный участок роговицы делается более плоским, чтобы скорректировать миопию (*а*) или более искривленным — для коррекции гиперопии (*б*). (Из [553]. Перепечатано с разрешения McGraw-Hill)

Миопия (близорукость)

Люди, страдающие миопией, имеют нормальную ближайшую точку (на расстоянии 25 см), однако дальняя точка расположена слишком близко. Допустим, что ДТ = 530 см от глаза, притом, что глаз аккомодирован на это расстояние. Глаз способен сформировать изображение объекта, находящегося на расстоянии 530 см, но требует коррекционных линз, так что вместе с такой аккомодацией возможно зрение на практически бесконечное расстояние (рис. 11.44). Коррекционная линза располагается на расстоянии D слева от глаза, при $D \sim 1{,}5$ см для линз очков и $D \sim 0$ см для контактных линз. Через эту линзу от объекта, находящегося на расстоянии $D = \infty$ (на рисунке — слева от линзы) передается изображение, которое формируется на расстоянии (D — 530 см) (на рисунке — справа от линзы). Используя метод обратного хода лучей и (11.24) и заменяя f_1 на $f_{\text{коррекцион.}}$ Получаем

$$\frac{1}{\infty} + \frac{1}{D - \text{ДТ}} = \frac{1}{f_{\text{коррекцион.}}} = P_{\text{коррекцион.}} \tag{11.69}$$

Отсюда

$$f_{\text{коррекцион.}} = D - \text{ДТ}. \tag{11.70}$$

а в данном случае $f_{\text{коррекцион.}} = D - 530$ см. Для очков $f_{\text{коррекцион.}} = -528{,}5$ см $= -5{,}285$ м, а сила коррекции составляет $P_{\text{коррекцион}} = 1/f_{\text{коррекцион}} = -0{,}1892$ D $\approx -0{,}19$ D.

Для контактных линз $f_{\text{коррекцион}} = -530$ см $= -5{,}3$ м, а $P_{\text{коррекцион}} = 1/f_{\text{коррекцион.}} = -0{,}1887$ D $\approx -0{,}19$ D. То есть, в данном примере — это отрицательные линзы со сходными характеристиками и для очков, и для контактных линз.

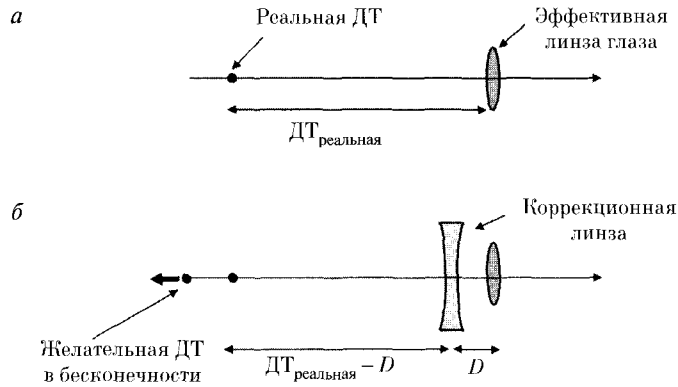


Рис. 11.44. Проблема при миопии (*а*) и цель подбора коррекционных линз для ее коррекции (*б*). Эффективная линза глаза соответствует стандартной модели глаза

Гиперопия (дальнозоркость)

У людей с гиперопией дальняя точка находится на бесконечности (∞), но ближайшая точка расположена слишком далеко. Допустим БТ = 190 см от глаза при той аккомодации, на которую он способен на ближних расстояниях. Глаз способен сформировать изображение предмета, находящегося на расстоянии $x = 190$ см, но нуждается в коррекционной линзе, чтобы, с учетом аккомодации, можно было сформировать изображение предмета, находящегося на более близком расстоянии — 25 см (рис. 11.45). Нам необходимо воспользоваться коррекционной линзой для того, чтобы получить изображение предмета, расположенного на расстоянии 25 – D слева от нее, на расстоянии D – 190 см справа от нее. Используя (11.3) получаем:

$$\frac{1}{25\,\text{см} - D} + \frac{1}{D - \text{БТ}} = \frac{1}{f_{\text{коррекцион.}}}. \qquad (11.70)$$

Для очков $f_{\text{коррекцион.}} = +26{,}8$ см $= 0{,}268$ м, а and $1/f_{\text{коррекцион.}} = +3{,}72$ D. Для контактных линз $f_{\text{коррекцион.}} = +28{,}8$ см $= 0{,}288$ м, а $1/f_{\text{коррекцион.}} = +3{,}47$ D. Это положительные линзы с довольно сильно различающимися в данном конкретном примере характеристиками для стекол очков и контактных линз.

Различия в характеристиках контактных линз и стекол очков

Коррекция зрения в одном и том же глазу контактными линзами и очками имеет различные характеристики, поскольку очки располагаются примерно на 1,5 см дальше от глаза, чем контактные линзы. Эта разница может быть учтена при коррекции зрения, если использовать D в уравнениях (11.70) и (11.71). Также, используя формулу эффективности, (11.19), где $D = 1{,}5$ см и $n = 1$, получаем

$$P_{\text{очки}} = \frac{P_{\text{контакт. линзы}}}{1 + (1{,}5\text{ см})P_{\text{контакт. линзы}}}. \qquad (11.72)$$

Контактная линза –5,00 D при миопии соответствует более сильным очкам –5,00 D/[1 + (0,015 м)(–5,00 D)] = –5,41 D.

Контактная линза +5,00 D при гиперопии соответствует более слабым очкам +5,00D/[1 + (0,015 м)(+5,00 D)] = + 4,65 D. Примеры рецептов на очки и контактные линзы приведены ниже.

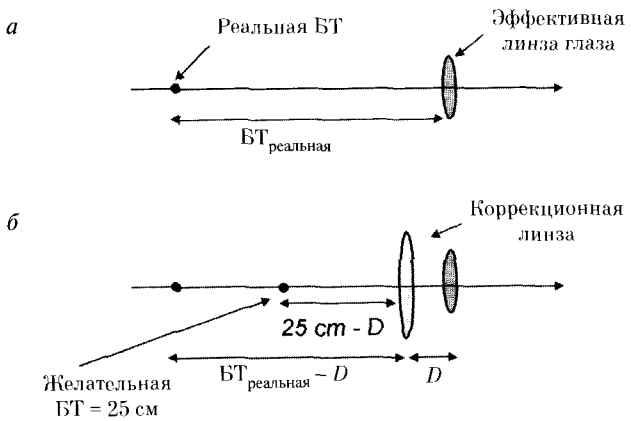


Рис. 11.45. Проблема при гиперопии (*а*) и цель подбора коррекционных линз для ее коррекции (*б*). Эффективная линза глаза соответствует стандартной модели глаза

Анализ с помощью вергентности

Рассмотрим коррекции для упрощенной модели глаза, приведенной в таблице 11.1, с помощью отображения вергентных движений глаз [553]. (Зазор в 1,67 мм между роговицей и преломляющей поверхностью в данной модели не учитывается.) Из (11.9) преломляющая сила составляет $P_{12} = (1{,}333 - 1{,}00)/0{,}00555$ м = 60,00 D. Для бесконечно удаленного объекта ($d_1 = \infty$), вергентность объекта $L_1 = n_1/d_1 = 0$, а

вергентность изображения, согласно (11.12), $L_2 = L_1 + P_{12} = 0\ \text{D} + 60{,}00\ \text{D} = 60{,}00\ \text{D}$. Поскольку $L_2 = n_2/d_2$, а $n_2 = 1{,}333$, изображение располагается на расстоянии $d_2 = n_2/L_2 = 1{,}333/60{,}00\ \text{D} = 22{,}22$ мм (с учетом 1/1 D = 1 м). У эмметропов сетчатка расположена на расстоянии 22,22 мм.

Для миопического глаза с такой же преломляющей силой, но при расположении сетчатки на расстоянии 23,22 мм объект, расположенный «в бесконечности» образует изображение в 22,22 мм за границей раздела сред или в 1,00 мм от сетчатки. Если $L_2 = n_2/d_2 = 1{,}333/23{,}22$ мм = 57,41 D, то изображение попадет на сетчатку, и зрение корректируется, если использовать коррекционную линзу с преломляющей силой 57,41D – 60,00 D = –2,59 D.

Для гиперопического глаза с такой же преломляющей силой, но при расположении сетчатки на расстоянии 21,22 мм, «бесконечно удаленный» объект образует изображение на расстоянии 22,22 мм за границей раздела, которое оказывается в 1,00 мм за сетчаткой. При $L_2 = n_2/d_2 = 1{,}333/21{,}22$ мм = 62,82 D изображение окажется на сетчатке, а зрение будет скорректировано, если поместить контактную линзу с преломляющей силой 62,82 D – 60,00 D = 2,82 D на границе раздела.

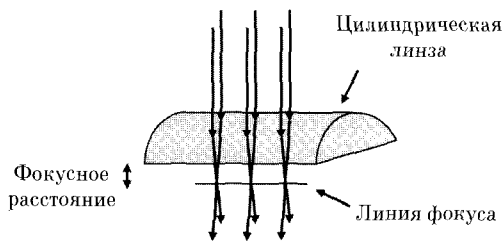


Рис. 11.46. Цилиндрическая линза

Астигматизм, кератоконус, пресбиопия и коррекция

У людей, страдающих астигматизмом, сферические коррекционные линзы могут обеспечить четкое зрение только в одном направлении плоскости *xy*, но не в других. Зрение может быть скорректировано линзами, имеющими неравномерные радиусы кривизны по осям *x* и *y*, что определяется вращением их вокруг оси *z* (оптической оси). Цилиндрические линзы имеют кривизну только в одном направлении, а в другом они плоские (рис. 11.46). Коррекционные линзы для страдающих астигматизмом имеют некую базовую кривизну (как у сферических линз) и к тому же имеют кривизну в одном направлении (как у цилиндрических линз, повернутых в нужном направлении), а потому именуются сфероцилиндрическими линзами. Поскольку необходима такая специфическая коррекция оси, она возможна только с помощью очков или жестких газопроницаемых контакт-

ных линз, но не мягких контактных линз. Астигматизм, однако, может быть скорректирован и новыми торическими мягкими линзами, которые стабильно сориентированы на глазу. Одним из факторов, позволяющих добиться такой ориентации, является воздействие век при мигании на передне-нижний градиент толщины.

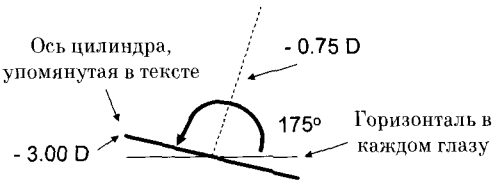


Рис. 11.47. Углы, применяемые в рецептах на коррекционные линзы при астигматизме

Возможный рецепт очков для близоруких, страдающих астигматизмом выглядит так:

$$\text{O. D. } -3{,}00 + 2{,}25 \times 175 + 1{,}25,$$

$$\text{O. S. } -2{,}50 + 1{,}75 \times 160 + 1{,}25,$$

где O.D. (oculus dexter) — это правый глаз, а O.S. (oculus sinister) — левый. Первое число в каждой из строк — это преломляющая сила сферической коррекционной линзы, –3,00 D — для правого глаза и –2,50 D — для левого. Вторая величина в каждой из строк — преломляющая сила цилиндрической линзы (линза является сфероцилиндрической, если эта величина не равна нулю) и ориентация астигматизма в каждом глазу. Для правого глаза 2,25 D добавлено по оси цилиндра под углом 175° к горизонтали, как показано на рис. 11.47. Как видно из этого рисунка, по одной из осей (оси цилиндра, которая не вносит дополнительной преломляющей силы), преломляющая сила создается сферической линзой -3,00 D. По перпендикулярной оси преломляющая сила составляет –3,00 D +2,25 D = –0,75 D. Для левого глаза 1,75 D добавлено по оси цилиндра под углом 160° к горизонтали. Как указано, это рецепт для бифокальных линз. Добавление 1,25 D для каждой линзы в нижнем бифокальном участке для компенсации недостаточной аккомодации при чтении необходимо вследствие пресбиопии. Когда коррекция астигматизма и/или пресбиопии не нужна, она не обозначается в рецепте.

Одним из основных стимулов к разработке (первоначально жестких) контактных линз была необходимость коррекции при кератоконусе (рис. 11.39). При этой патологии очки или мягкие контактные линзы могут скорректировать только некие усредненные оптические отклонения роговицы, но не способны дать четкого изображения на сетчатке. Размытые или двоящиеся изображения все равно образуются на сетчатке при любой коррекции, так что четкое изобра-

жение возможно только при использовании жестких газопроницаемых контактных линз. Напомним, что внутренний радиус кривизны выбирают так, чтобы он оптимально соответствовал форме роговицы, которая часто имеет неправильную форму (рис. 11.40). Слезная жидкость заполняет зазоры между волнистой поверхностью роговицы и жесткой внутренней поверхностью линзы (рис. 11.48). Рисунок 11.48 показывает, как газопроницаемые полужесткие контактные линзы из фторсилан-акрилата или силикон-акрилата со сферическими передней и задней поверхностями могут корректировать неравномерность радиуса кривизны роговицы при астигматизме и миопии или гиперопии, а также волнообразность поверхности роговицы при кератоконусе. Слезная жидкость с коэффициентом преломления $n \sim 1{,}33$ очень близка по этому показателю и к зазору между контактной линзой и роговицей ($n \approx 1{,}4$) и к самой роговице ($n \approx 1{,}37$). Уравнение (11.15) показывает, что преломляющие силы задней поверхности контактной линзы/слезной жидкости и слезной жидкости/передней поверхности роговицы очень малы из-за близких коэффициентов преломления, а потому влияние неровности роговицы минимально.

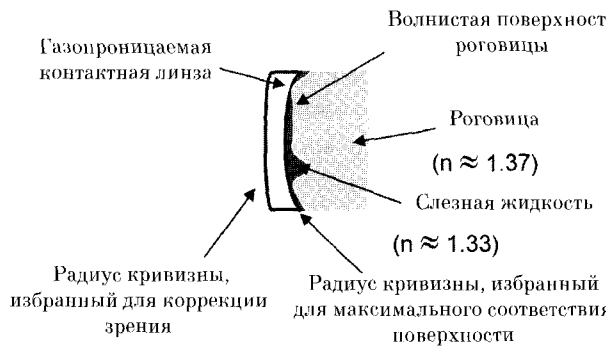


Рис. 11.48. Газопроницаемая (полужесткая) контактная линза для коррекции несферической роговицы, например при кератоконусе, со слезной жидкостью, обеспечивающей совпадение коэффициентов преломления

Рецепт на контактные линзы дает оптическую информацию, близкую к таковой на очки, при коррекции их положения на роговице, а также информацию, необходимую для правильного размещения линзы. Один из примеров приведен ниже.

O. D. 8,6/14,0/ –1,00,

O. S. 8,6/14,0/ –1,50,

что указывает на основную кривизну 8,6 мм и диаметр линзы 14,0 мм для обоих глаз, оптическую силу –1,00 D для правого глаза и –1,50 D — для левого. Данный

(большой) диаметр линзы свидетельствует о том, что это определенно мягкая линза. Астигматизм может быть скорректирован только жесткими линзами.

Уже упоминалось, что у людей с *пресбиопией* недостаточна аккомодация (см. таблицу 11.2). В тех случаях, когда зрение вдаль нормально, линзы предназначаются только для коррекции ближайшей точки ясного зрения при чтении («очки для чтения»). Бифокальные очки применяются тогда, когда нужна также коррекция при зрении вдаль, где большая линза предназначена для зрения вдаль, а меньшая — для чтения (как в приведенном выше рецепте на очки). В трифокальных очках предусмотрена коррекция для промежуточных расстояний. Существуют также очки с переменной оптической силой от верхнего края (для дальновидения) к нижней (для чтения) для замены бифокальных линз. Существует несколько способов для тех, кто носит контактные линзы, справиться с недостаточной аккомодацией. Один из них — это применение очков для чтения вместе с контактными линзами. Жесткие контактные линзы, выполненные как бифокальные, могут быть задействованы, при направлении взгляда вниз, если поместить их под нижнее веко; однако, разместить их так бывает сложно. Возможна такая одновременная коррекция и для ближнего, и для дальнего зрения, что пациент видит одновременно и четкое, и размытое изображение ближних и дальних объектов, либо линза в одном глазу подобрана для чтения, а другая — для зрения вдаль, многие пациенты адаптируются к такой коррекции достаточно хорошо.

Увеличение при использовании коррекционных линз

Увеличительное стекло — это линза с положительным фокусным расстоянием, которую нужно расположить на оптимальном расстоянии между источником изображения и глазом. Сходным образом, стекла очков с положительным фокусным расстоянием используют при коррекции гиперопии, получая увеличенное изображение на сетчатке, а линзы с отрицательным фокусным расстоянием для коррекции миопии дают уменьшенное изображение на сетчатке. Контактные линзы не увеличивают и не уменьшают изображение, поскольку они располагаются прямо на роговице.

11.4. ТИПЫ НАРУШЕНИЙ ЗРЕНИЯ

Один из типов нарушений зрения возникает вследствие несовершенства изображения на сетчатке. Выше уже обсуждалось происхождение этих дефектов и способы их коррекции. Дефекты оптических компонентов глаза, повреждение сетчатки и зрительного нерва — это три источника проблем со зрением.

Оптические свойства каждого из компонентов здорового глаза в высокой степени однородны, поэтому качественное изображение передается в глазу со

сравнительно малым рассеянием. Рубцы на роговице вследствие ее повреждения или заболевания и помутнение хрусталика из-за катаракты ухудшает качество и уменьшает количество света, падающего на сетчатку. Рубцовая ткань на роговице приводит к возникновению явления подобного гало (глаукоматозному ореолу). Единственное решение этой проблемы — удаление поврежденного участка, обычно в форме диска диаметром 6–8 мм и пересадка донорского материала. Лечение катаракты состоит в удалении помутневшего хрусталика и замещении его искусственным, выполненным из пластика.

Поражения сетчатки обусловлены четырьмя основными причинами. (1) Почти у половины диабетиков развивается ретинопатия, при которой капилляры сетчатки расширяются. Иногда это состояние развивается в *неоваскуляризацию,* при которой образуются дополнительные кровеносные сосуды, но они не в состоянии обеспечить достаточное снабжение сетчатки кислородом: они хрупки, кровоточат в стекловидное тело и, таким образом, ухудшают проведение света к сетчатке. Неоваскуляризация может приводить к повреждению и отслойке сетчатки. Иногда для периодической фотокоагуляции этих хрупких сосудов применяют аргонный лазер. (2) Макула (пятно) представляет собой центральную область сетчатки. Её диаметр ~ 5 мм, она включает в себя фовеа и на нее приходится центральная часть изображения объекта, на который смотрит человек. *Дегенерация макулы* чаще всего встречается у пожилых людей и выражается в сокращении количества колбочек и, иногда, формированием новых кровеносных сосудов. Это состояние сходно с неоваскуляризацией и лечится аналогичным образом. (3) При *отслойке сетчатки* она, действительно, физически отделяется от подлежащего пигментного эпителия и иногда отрывается. Поскольку она смещается от оптимального для формирования изображения положения, изображение от отслоившейся части сетчатки ухудшается. Кроме того, в отслоившейся части сетчатки невозможна регенерация зрительного пигмента, поскольку она оказывается вне контакта с пигментным эпителием, а это приводит к слепоте. Отслоившуюся сетчатку можно вернуть на место, охлаждая или нагревая термозонд, расположенный снаружи от глазного яблока в области отслойки. (4) *Пигментный ретинит* — это наследственное заболевание, которое в первую очередь сказывается на палочках (ухудшая ночное зрение), а затем и на колбочках, что в результате приводит к слепоте.

Поражение зрительного нерва может наступить вследствие повышения давления водянистой жидкости при глаукоме. Общее повышение внутриглазного давления при глаукоме сдавливает кровеносные сосуды глаза, питающие сетчатку, и также повышает давление и на зрительный нерв. Оба эти эффекта приводят к дегенерации волокон зрительного нерва и, соответственно, к слепоте. Риск глаукомы возрастает экспоненциально с повышением внутриглазного давления (ВГД), и в 40 раз выше при ВГД, равном 40 мм рт. ст., чем при нормальном давлении в 15 мм рт. ст.

Свет высокой интенсивности, проникая в глаз, может повлиять на различные элементы глаза, вызывая временное или постоянное нарушение зрения [554]. Фотокератит болезнен, но обычно такое раздражение роговицы проходит за 1–2 дня. Он возникает вследствие фотохимических изменений, вызываемых ультрафиолетовым светом ($\lambda = 180$–400 нм). По очевидной причине это заболевание также называют *болезнью сварщиков* или *снежной слепотой*. (О чудовищной по объему медицинской терминологии упоминалось в главе 1, но фотокератит — всего лишь слово, образованное из «фото» — свет, и «керат» — роговица и окончания «ит», означающего воспаление. Аналогично, кератоконус означает коническую форму роговицы.) Катаракта также может быть вызвана фотохимическим поражением хрусталика при хроническом воздействии ультрафиолета в диапазоне 295–325 нм и, возможно, до 400 нм. Сетчатка может быть повреждена действием голубого света в диапазоне 400–500 нм, фоторетинит может возникнуть даже при кратком взгляде на солнце (солнечный ретинит). Сетчатка может быть повреждена термическим воздействием лазера большой мощности в диапазоне волн 400–1400 нм. Высоко когерентные лазеры дают очень узкую фокусировку на сетчатке вблизи порога дифракции, приведенного в (11.67). Это приводит к высокому поглощению энергии в месте фокуса и локализованному нагреву. Последствия особенно тяжелы, когда человек смотрит на лазер, что может происходить автоматически, когда взгляд движется в рефлекторном поиске источника света, поскольку тогда луч может сфокусироваться на фовеа, что может привести к ее необратимому поражению. В таких случаях в пораженном глазу четкое зрение отсутствует, и сохраняется только размытое периферическое зрение. Свет вблизи инфракрасной области — около 800–3000 нм может термически повреждать хрусталик. Также роговица у сталеваров и стеклодувов подвержена ожогам вследствие длительного воздействия длинноволнового излучения в диапазоне 1300 нм — 1 мм.

11.5 СВЯЗЬ СО ЗРИТЕЛЬНЫМ ВОСПРИЯТИЕМ

Рассмотрим изображение, сформированное на сетчатке как «входные данные» для процесса зрительного восприятия. Первым из факторов, влияющих на обработку изображения, является пространственное распределение палочек и колбочек в сетчатке (рис. 11.3) и то, как эти клетки связаны между собой и с ганглиозными клетками. Более глубокая переработка информации происходит в мозге [530, 531, 532, 560, 562]. Например, объект дает на сетчатке перевернутое изображение, но воспринимается оно как неперевернутое. Если надеть призматические очки, которые дают дополнительный переворот изображения, то сначала изображение будет восприниматься как перевернутое, но уже через неделю оно уже будет казаться нормальным (до тех пор, пока не снимете очки).

Восприятие освещенности — это еще один пример того, как обрабатывается изображение на сетчатке: яркость изображения в зависимости от интенсивности источника света возрастает медленнее, чем линейная зависимость (сублинейно). Это важный пример более общего закона Стивенса (1.6) $P = K(S - S_0)^n$, описывающего, как сила восприятия P зависит от интенсивности стимула S, превышающего пороговую для восприятия величину So. Эксперименты показывают, что для освещенности n = 0,33–0,5 (таблица 1.15).

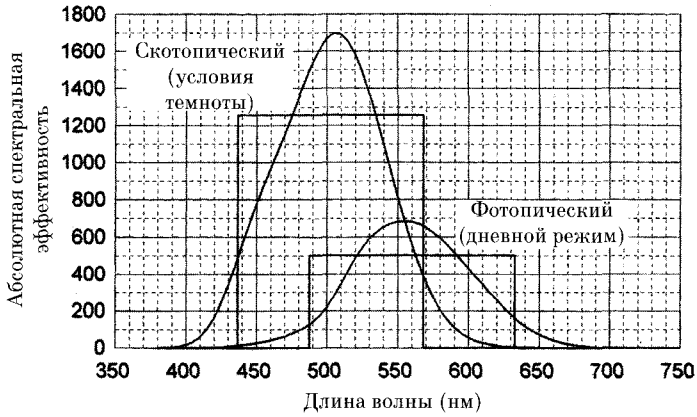


Рис. 11.49. Абсолютная спектральная эффективность глаза при дневном (фототопическом) режиме зрения, то есть при нормальной освещенности, и в условиях темноты. Чем больше ее значение, тем больше чувствительность глаза к данной мощности или интенсивности света при данной длине волны. Иногда кривая дается нормализованной по величине ее пика, принятой за 1. Прямоугольники, связанные с каждой из кривых представляют собой их аппроксимацию. (Из [548] Перепечатано с разрешения MacGraw-Hill)

Другой фактор восприятия яркости — это цвет. Чувствительность человека к разным длинам волн описывается стандартной кривой видности $L(\lambda)$ (Рис. 11.49), где L (λ = 555 нм) = 1 для высшей чувствительности и $L < 1$ для всех длин волн. Свет мощностью 1 Вт (Вт — это радиометрическая единица, см. следующий раздел) на максимуме психологического ощущения при длине волны 555 нм соответствует 683 люменам (люмен — фотометрическая единица). Мощность 1 Вт вызывает ответ, соответствующий 683 люмен (λ), который на длинах волн, отличающихся от 555 нм, дает реакцию, меньше 683 лм. Такая кривая соответствует нормальному уровню освещенности (дневное освещение) и зрению, обусловленному, в основном, колбочками. Рисунок 11.49 показывает абсолютную (ненормализованную) кривую видности. В темноте (ночное видение) кривая сдвигается в голубую часть спектра до примерно 507 нм, где 1 Вт

дает ощущение 1700 люмен (рис. 11.49). (Этот пик намного больше, чем пик дневного зрения, но, конечно, в ночных условиях уровень освещенности намного ниже.) Этот сдвиг в голубую область, так называемое *смещение Пуркинье*, отражает спектральную чувствительность палочек.

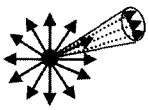
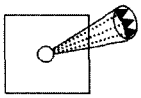
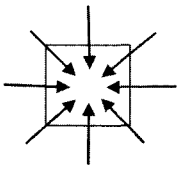
	Определение	Общая фотометрическая единица	Радиометрическая эквивалентная единица
Сила света 	Общая мощность света, создаваемая источником	Люмен	Мощность излучения (джоуль/сек = ватт)
Интенсивность света 	Мощность света, создаваемая в телесном углу точечным источником	Люмен/стерадиан, кандела (1 люмен/стерадиан = 1 кандела)	Интенсивность излучения (ватт/стерадиан)
Яркость 	Интенсивность света на единицу светящейся поверхности	Кандела/кв. м, фут-ламберт	Светимость (Вт/стерадиан на кв. м)
Освещенность 	Сила света, падающая на поверхность	Люмен/кв. м, люмен/кв. фут	Освещенность (Вт/кв. м)

Рис. 11.50. Термины и единицы фотометрии и радиометрии. (На основе [552])

Существует два разных набора единиц, используемых в исследованиях зрения, для обозначения силы светового луча (рис. 11.50) [516, 546, 548, 549, 552]. В оптических физических исследованиях используют систему СИ, и, соответственно, так называемые радиометрические единицы. Напротив, для оценки зрительной реакции человека при нормальном освещении используют фотометрические единицы. Оба набора единиц описывают одни и те же физические параметры, такие как мощность источника (либо суммарную, либо на единицу телесного угла) или мощность, падающую на поверхность (на единицу телесного угла или на единицу площади). (Все эти разные понятия легко могут привести к путанице.)

Приведем примеры некоторых радиометрических параметров и единицы, в которых они измеряются:

Энергия или световой поток — энергия, излучаемая в единицу времени (в Вт)
Энергия или интенсивность света — энергия, излучаемая в единицу телесного угла (в Вт/стерадиан)
Энергия или излучательная способность (*эмиттанс*) — энергия, излучаемая единицей поверхности (в Вт/м^2)
Яркость: мощность, излучаемая на площадку, ограниченную единицей телесного угла (в Вт/м^2· стерадиан)
Освещенность: мощность, падающая на единицу поверхность (в Вт/м^2)

(Полный телесный угол равен 4π стерадиан.) При работе с лазером телесный угол обычно не важен и соответствующие параметры выражаются просто в энергии за единицу времени (Вт) и интенсивности или энергии на единицу площади (Вт/м^2).

Аналогичные фотометрические параметры имеют другие единицы измерения:

Световой поток или мощность: энергия, излучаемая в единицу времени (в люменах)
Сила света: энергия, излучаемая в единицу телесного угла (в канделах = люмен/стерадиан)
Яркость: измеряется в нитах = кандела/м^2 = люмен/м^2· стерадиан.
Освещенность: измеряется в люксах (лк) = люмен/м^2.

Более подробно о единицах измерения см. таблицу 11.4.

Освещенность, создаваемая Солнцем в полдень на экваторе составляет около 10^5 люкс, а при полной луне — около 0,2 люкс. Освещенность при дневном свете примерно равна 10^4 люкс, облачным днем — 10^3 люкс, очень облачным днем — 10^2 люкс, при свете звезд 10^{-3} люкс, а облачной безлунной ночью — 10^{-4} люкс. Граница между дневным и ночным зрением проходит на уровне 1 люкс. Искусственное освещение обычно дает освещенность на уровне 100–2000 люкс. Электрические лампы оценивают по входной электрической мощности в Вт и по выходу света в люменах. Лампа накаливания мощностью 100 Вт дает около 1600 люмен, что соответствует приблизительно 2,4 Вт видимой световой мощности, т. е. ее эффективность (в отношении освещения) составляет только 1–3%. Освещенность в 1 метре от лампы составляет 1600 люмен, деленные на общую поверхность сферы радиусом 1 м, т. е. 1000 люмен / (4π × 1 м^2) = 127 люкс. Для простых ориентации и визуальных задач требуется 30–100 люкс, для обычных визуальных задач 300–1000 люкс, в для особых задач — 3000–10000 люкс [549]. Таблица 11.5 приводит рекомендованные уровни освещенности для выполнения конкретных задач.

Таблица 11.4. Эквивалентные фотометрические единицы для яркости и освещенности.

Яркость
1 нит = 1 кандела/м^2
1 стильб = 1 кандела/см^2 = 10^4 нит
1 апостильб = 1/π кандела/м^2 = 1/π нит = 0,3183 нит
1 ламберт (L) = 1/π кандела/см^2 = 10^4/π нит = 3,183 нит = 1,000 миллиламберт
1 футламберт = 1/π кандела/фут^2 = 10,764/π нит = 3,426 нит
1 кандела/фут^2 = 10,764 нит
1 эквивалент фота (внесистемная единица) = 1 ламберт (L)
1 эквивалент люкса = 1 блондель = 1 апостильб
1 эквивалент фут-канделы = 1 фут-ламберт
Освещенность
1 люкс = 1 люмен/м^2
1 фот = 1 люмен/см^2 = 10^{-3} люкс
1 миллифот = 10^{-3} люмен/см^2 = 10 люкс
1 фут-кандела = 1 люмен/кв. фут = 10,764 люкс

Таблица 11.5. Рекомендуемые уровни освещенности. (С использованием данных из [543] и [549]).

Задача или тип места	**Уровень (люкс)**
Танцпол, вход в квартиру	50
Аудитория, церковь/синагога	150
Кафетерий, химическая лаборатория, офтальмологический кабинет	500
Зал суда, место для чтения, класс	700
Подземные работы	1000
Офис, кухня	1500
Секционный стол	10000
Операционный стол	25000

В хорошо освещенной комнате освещенность составляет 200–500 люкс (или 20–50 фут-кандела), а для чтения обычно необходимо около 50 люкс. Адаптированный к темноте глаз человека способен видеть при освещенности около 10^{-9} люкс. Если

зрачок имеет радиус $r = 2$ мм, поток света через зрачок $\pi(2 \times 10^{-3}$ м$)^2(10^{-9}$ люмен/м$^2) =$ $= 10^{-14}$ люмен. Это соответствует примерно $1{,}5 \times 10^{-17}$ Вт световой энергии. С использованием (11.1) получаем, что фотон в видимой области (600 нм) имеет энергию $\approx 3 \times 10^{-19}$ Джоуля. Это означает, что адаптированный к темноте глаз способен реагировать на попадание в него примерно 30 фотонов в секунду.

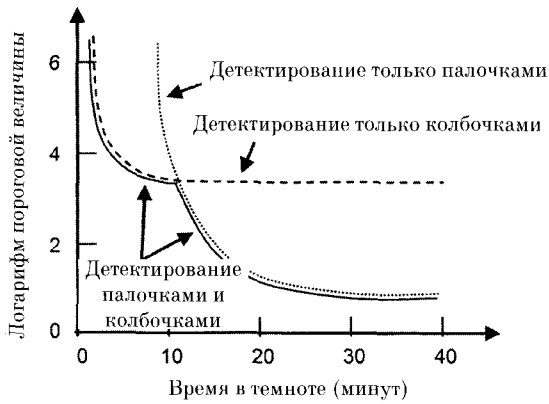


Рис. 11.51. Типичная кривая адаптации к темноте, показывающая вклад только палочек (точечная линия), только колбочек (пунктирная линия) и палочек и колбочек совместно (сплошная линия). Как правило, испытуемый подвергается предварительной экспозиции в течение нескольких минут светом от широкоугольного источника с интенсивностью 1500 миллилюмен. Обычно шкала ординат для порогового потока находится в диапазоне пиколюмен — микролюмен для разных диапазонов узкоугольного освещения. (На основе [516] и [552])

Глаз обладает отличным зрением в диапазоне, где интенсивность меняется в миллиард раз. Адаптация к темноте может занимать до 30 мин (рис. 11.51). В первые 5–10 минут чувствительность возрастает примерно в 50 раз в результате адаптации колбочек, а в следующие 20 минут или около того — примерно в 1000 раз при адаптации колбочек к ночному режиму освещенности. Процесс определяется регенерацией родопсина и перестройкой в сетчатке, подстраивающей суммирование зрительного сигнала. К более высокой освещенности глаз адаптируется за 3–5 минут, что связано со снижением суммации сигнала, характерной для более низких освещенностей.

Цветовые характеристики света, проникающего в глаз, зависят от освещенности и отражающих свойств объектов (рис. 11.52 и 11.53), а также свойств поглощения колбочками. Рисунок 11.54 показывает уровень стимуляции колбочек монохроматическим светом с разными длинами волн. Зрительное восприятие цвета — это сложная функция суммирования восприятия спектральных компонентов. Различные варианты смешения трех разных цветов могут вызывать одинаковое восприятие цвета и освещенности, если они вызывают одинаковое возбуждение в трех типах колбочек.

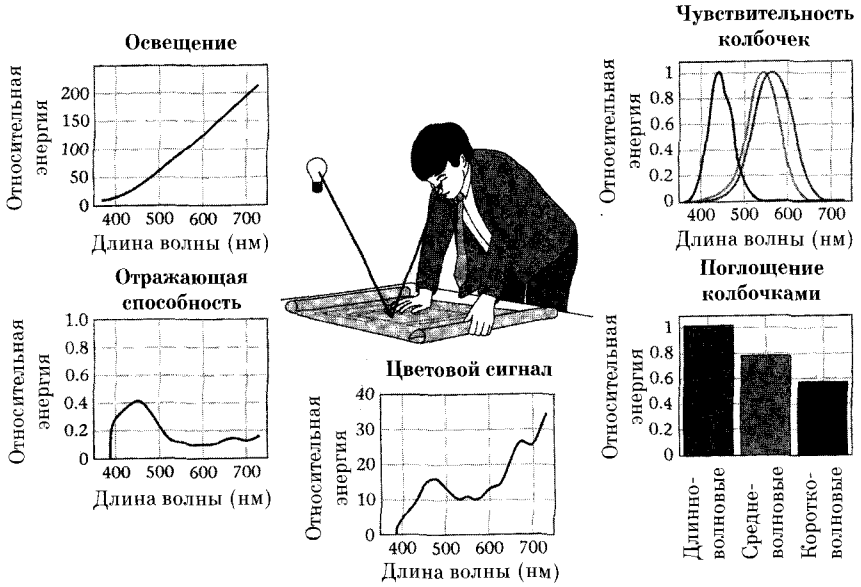


Рис. 11.52. Относительное возбуждение колбочек — «поглощение колбочками» — зависит от спектрального распределения света, проникающего в глаз, («цветового сигнала») и от «чувствительности колбочек», тогда как «цветовой сигнал — зависит от спектрального распределения мощности источника света — «освещенности» и «отражательной способности» поверхности. (Из [560]. Использовано с разрешения)

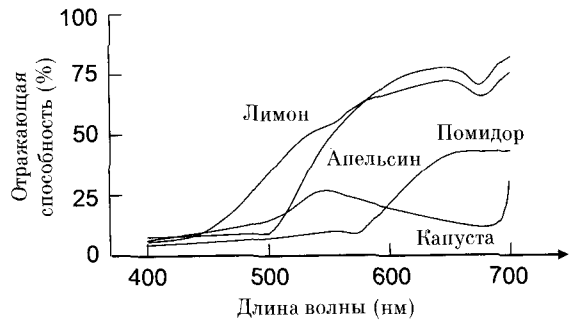


Рис. 11.53. Кривые отражательной способности некоторых овощей и фруктов. (На основе [523])

Восприятие цвета породило сначала систему RGB, в которой для получения реальных цветов использовали смешивание основных цветов: красного (R) (645 нм), зеленого (G) (526 нм) и синего (B) (444 нм). Поскольку в некоторых случаях эта система оказалась неадекватной, она была заменена на систему спецификации цвета CIE, в которой избраны «мнимые» основные цвета X, Y, Z

(рис. 11.55) [522; 533, 547, 564]. (CIE — аббревиатура от слов «международная комиссия по освещению».) Доля каждого из основных цветов, необходимая для получения монохроматического цвета (спектрального или монохроматического оттенка) показана как x (для доли X) и y (для Y) на периметре хроматической диаграммы на рисунке 11.56, притом, что z (для Z) получается как $1 - x - y$. (См. также рис. 11.57.) Немонохроматические цвета показаны внутри диаграммы. («Основные» цвета X, Y, Z находятся вне замкнутой кривой, поскольку не являются реальными. Хотя эта система математически адекватна, физически она непривлекательна.) Рисунок 11.58 приводит пример использования кривой цветности. Смешение монохроматических цветов 490 и 557 нм дает цвет, в котором преобладает воспринимаемая длина волны (или оттенок) 550 нм, как это описано на рисунке.

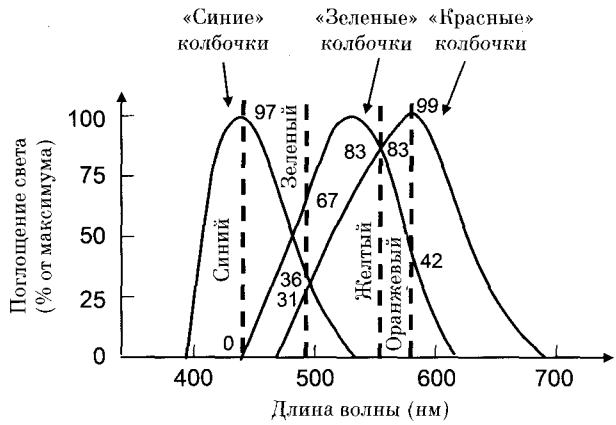


Рис. 11.54. Степень стимуляции каждого из видов колбочек монохроматическим синим, зеленым, желтым и оранжевым светом. (На основе [526])

Другим фактором зрительного восприятия является время реакции (ответа). *Критическая частота слияния мельканий* (КЧСМ) — это частота световых импульсов, которую человек воспринимает как неизменную интенсивность света (т. е. как отсутствие мельканий). Она никогда не превосходит 60 Гц даже при очень высоких интенсивностях света, а, обычно, значительно ниже — менее 20–40 Гц. КЧСМ в области фовеа составляет около 50 Гц, поскольку лимитирована скоростью регенерации в колбочках. За пределами 20° от фовеа, эта частота составляет около 20 Гц. При низких уровнях освещенности она снижается до приблизительно 10 Гц. Каждая горизонтальная строка в телевизоре обновляется каждую 1/60 секунды (один цикл при 60 Гц), так что картинка в целом обновляется каждую 1/30 секунды. Если бы скорость возникновения зрительно ответа у человека была быстрее, то, соответственно, пришлось бы увеличить и часто-

ту обновления картинки, чтобы мелькания кадров не воспринимались. Люди с особенно высокой скоростью зрительного ответа иногда способны заметить (и нервничают из-за этого) мелькание люминесцентных светильников.

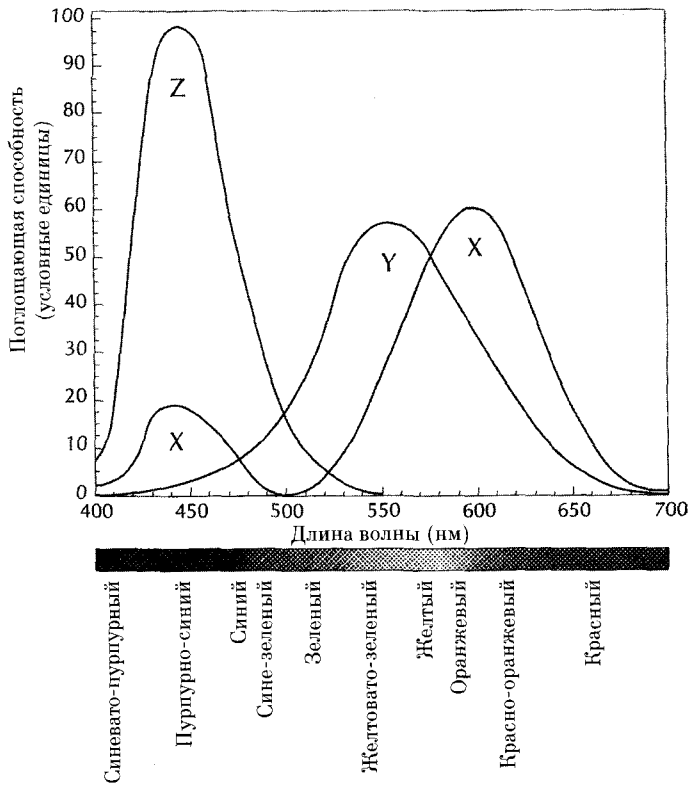


Рис. 11.55. Функция соответствия цветов для мнимых первичных составляющих X, Y и Z. Они произвольно выбраны для шкалы 1931 CIE, и сходны со спектральными ответами колбочек, с таким, однако, очевидным отличием, как второй пик в коротковолновой области кривой X. (Из [522])

11.6. ЗРЕНИЕ У ЖИВОТНЫХ

Лучше понять человеческое зрение позволяет сравнение глаза человека с этим механизмом у животных. Примитивные глаза, как у планарий, состоят из группы фоторецепторных клеток в скоплениях пигментных клеток, называемых глазками. В более сложных глазах свет собирается и формирует изображение на «матрице» фоторецепторов. В фотокамере или простом глазу имеется только один элемент, формирующий изображение: либо диафрагма, как у головоногого моллюска наутилуса, либо комбинация роговицы и хрусталика, как у всех позвоночных. В сложном глазу имеется набор линз, которые передают

изображение локальных участков поля зрения на фоточувствительные рецепторные клетки. У позвоночных глаза — камерные, тогда как у беспозвоночных глаза могут быть камерными или сложными. У разных животных оптимизированы различные характеристики зрения.

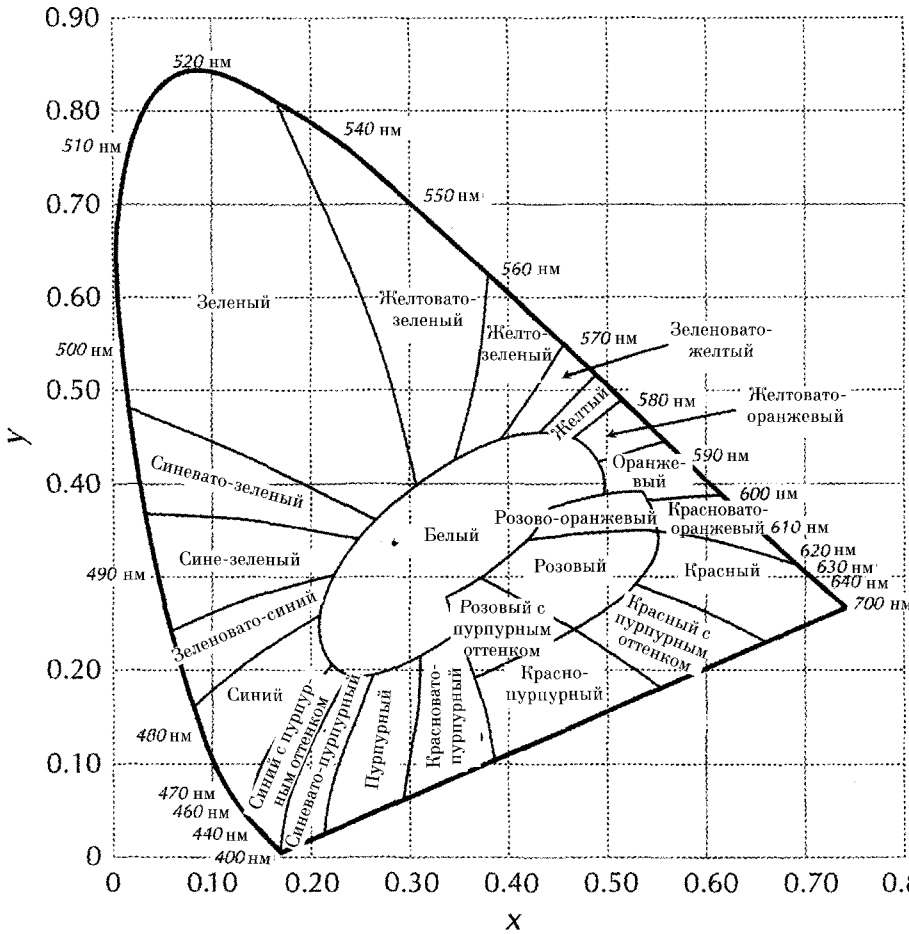


Рис. 11.56. Кривая цветности CIE (наружный периметр) с метками цветов, добавленными внутри рисунка. Это вариант 1931 года, который до сих пор широко распространен. (Из [522])

1. *Ночное и дневное зрение.* Глаза животных с дневной активностью, таких как ящерицы и бурундуки, оптимизированы по остроте зрения. У них в сетчатке преобладают колбочки (поскольку они меньше палочек) с очень малой

конвергенцией сигналов на нейронах, посылающих волокна из глаза в мозг, а сами глаза — велики. Глаза ночных животных имеют большую роговицу и хрусталик (для лучшего светоулавливания), а в сетчатке — только палочки (поскольку они более чувствительны, чем колбочки). У некоторых животных, таких как кошки, за сетчаткой расположен слой клеток, обладающий зеркальными свойствами (тапетум), который отражает свет обратно на клетки сетчатки, увеличивая таким образом, их чувствительность. Это-то и обусловливает «сверкание» кошачьих глаз в темноте. Зрачок у кошек сжимается в щель, что лучше защищает их от солнечного света днем, чем круглый зрачок, который не может сократиться до такой степени. У некоторых истинно ночных животных, таких как совы, зрачок круглый, но они просто не бодрствуют днем.

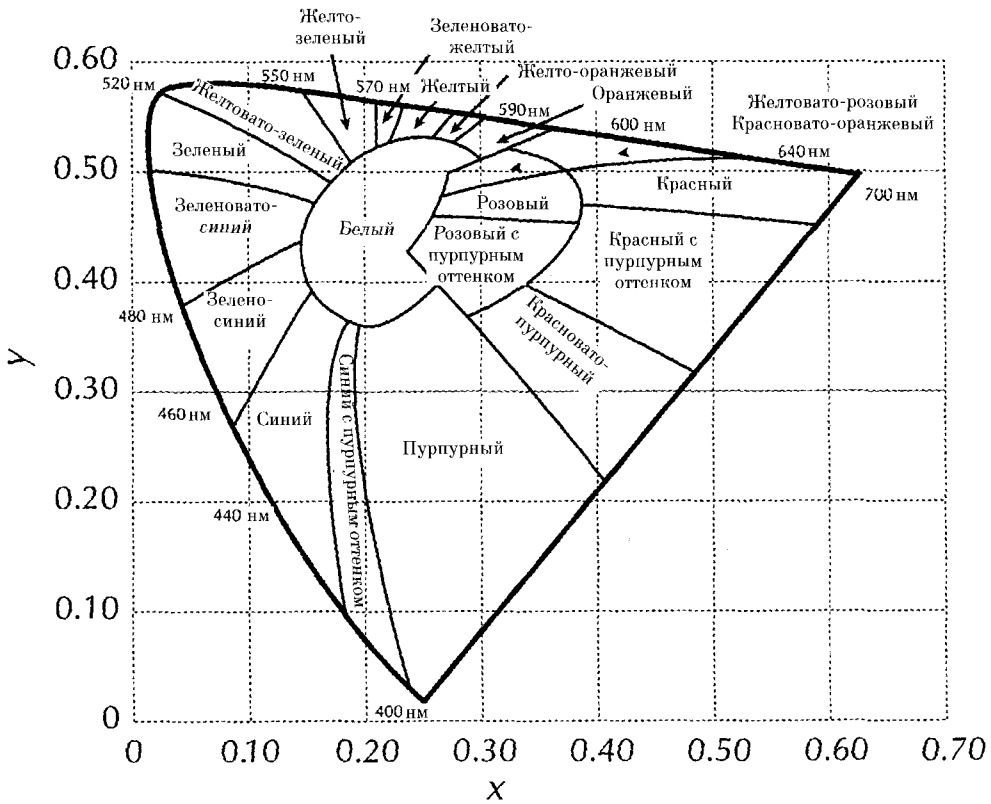


Рис. 11.57. Кривая цветности CIE 1975 года. У нее меньше преобладание оттенков зеленого, чем в кривой 1931 года, и в ней изменение оттенка цвета между двумя точками на диаграмме приблизительно соответствует расстоянию на ней. Тем не менее, диаграмма 1931 года по-прежнему используется более широко (Из [522])

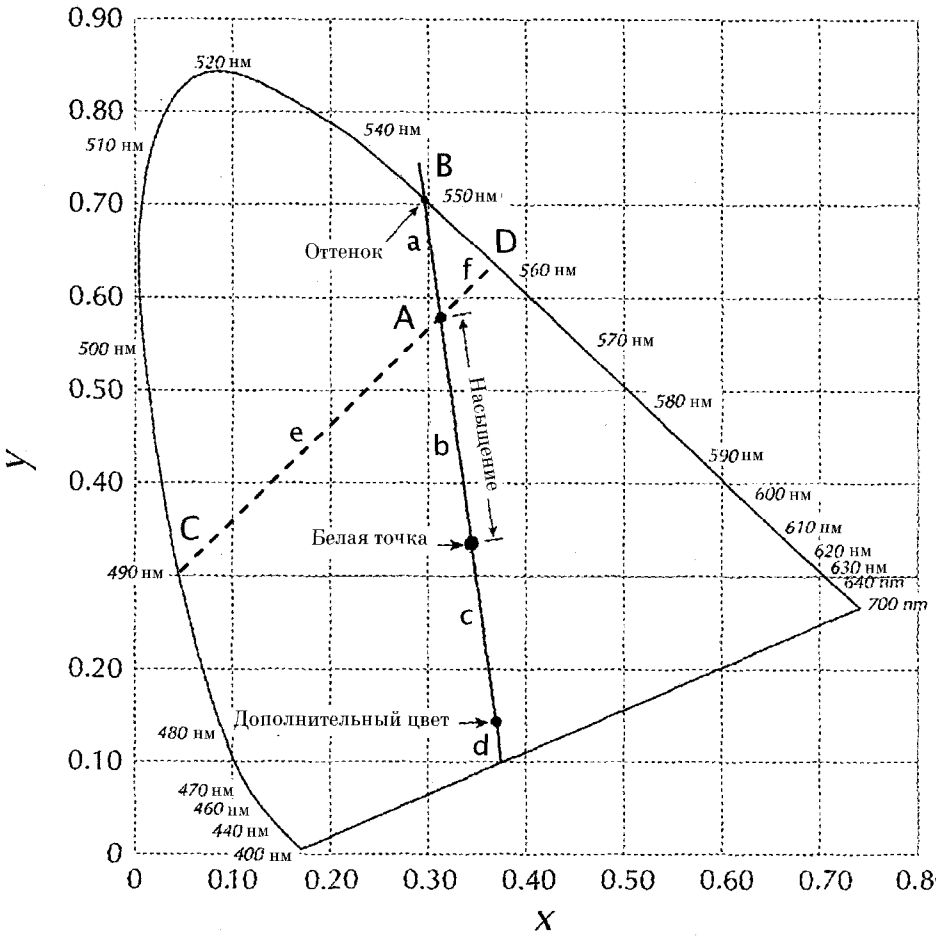


Рис. 11.58. Кривая цветности CIE 1931 года, иллюстрирующая некоторые моменты о конкретном цвете на диаграмме, представленном точкой A. Линия, проходящая через A и точку, обозначающую белый цвет («Белая точка») пересекает границу диаграммы в точке B, соответствующей ее оттенку (видимому цвету) — 550 нм. Насыщение цвета (показывающее, насколько оттенок близок к чистому монохроматическому цвету) — это соотношение расстояний от белой точки до цвета (в точке A) к оттенку (в точке B). Это соотношение $b/(a + b)$, где a, b, c и d — четыре отрезка прямой на прямой BA. Дополнительный к A цвет — на той же линии с другой стороны от белой точки при таком же соотношении отрезков $c/(c + d) = b/(a + b)$. Этот рисунок показывает также, как цвета смешиваются. Если смешать свет 490 нм (точка C) со светом 557 нм (точка D), получается цвет на пунктирной линии CD, а расположение точки на линии зависит от пропорции цветов. Если отношение интенсивностей $f/(e + f)$ и $e/(e + f)$ для отрезков e и f цвет соответствует A с оттенком 550 нм (B). (В данном примере 20% интенсивности обусловлено светом 490 нм в смеси с 80% света 557 нм, дающие вместе восприятие света 550 нм). (Из [552])

2. *Зрение в воде и воздухе.* Люди в воде видят плохо не только из-за волн и турбулентных потоков в ней, но и потому, что в ней сохраняют только 1/3 оптической силы, в основном, за счет хрусталика. Причина этого состоит в разной преломляющей силе воздуха и воды и рассматривалась выше. Рыбы и другие животные, обитающие в воде, имеют более сферический хрусталик, чем люди, и это обеспечивает дополнительную преломляющую силу, необходимую для зрения в воде. У водных видов основным источником преломляющей силы является хрусталик, у рыб, например, он, действительно, сферический. Сферические аберрации минимизируются за счет снижения коэффициента преломления от центра к периферии (т. е. от оптической оси). Некоторые животные хорошо видят и в воде, и в воздухе. «Четырехглазая» рыба анаблепс плавает по поверхности так, что верхняя половина ее глаз находится на воздухе, а нижняя — погружена в воду. У этой рыбы хрусталик имеет эллиптическую форму (если посмотреть сбоку). Свет, проникающий сверху (через воздушную часть зрачка), попадает на более плоскую поверхность хрусталика (имеющую вследствие этого меньшую преломляющую силу), а снизу — на поверхность хрусталика с большей кривизной (и имеющую, соответственно, большую преломляющую силу).
3. Аккомодация у рыб, а также змей и взрослых амфибий, происходит за счет перемещения хрусталика вперед и назад. У многих птиц и пресмыкающихся ресничные мышцы могут сжимать хрусталик по экватору, смещая вперед его переднюю поверхность и увеличивая его кривизну. Передняя часть хрусталика даже может касаться радужки, сжимаемой мышцами сфинктера, что также увеличивает кривизну хрусталика. Таким образом ныряющие птицы могут увеличить преломляющую силу своего глаза на 70–80 D, и хорошо видеть и в воде, и на воздухе.
4. *Расположение глаз.* У некоторых животных глаза расположен фронтально (как у человека и кошки), тогда как у некоторых они расположены латерально, т. е. по сторонам головы (как у кролика, птиц, ящериц, грызунов и т.д.). Фронтальное расположение глаз дает перекрывающиеся поля зрения, что обеспечивает хорошую глубину восприятия, тогда как латерально расположенные глаза дают лучшую панораму, иногда — с независимым движением каждого из глаз.

11.7. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Геометрическая оптика, используя закон Снелла, может хорошо объяснить, как роговица и хрусталик формируют изображение на сетчатке. Сюда входят и модели систем множественных линз и оптические модели глаза. Острота зрения может ухудшаться вследствие аберраций линз и влияния дифракции. Несовершенства зрения могут быть исправлены коррекционными лин-

зами, выполненными на основе оптических моделей. Модели формирования изображения и свойства глаза можно связать со зрением и зрительным восприятием, включая физику восприятия цвета. Молекулярные процессы в палочках и колбочках в сетчатке, которые детектируют свет и посылают сигналы в мозг, могут быть охарактеризованы и смоделированы для дальнейшего развития понимания процессов зрения.

ЗАДАЧИ

Глаз и основы формирования изображения

11.1. Исследуем наше «слепое пятно» немного больше.
(а) Почему эксперимент со слепым пятном в левом глазу (с использованием рис. 11.4) доказывает, что оно расположено «назально» (смещено в сторону носа)
(б) Допустим, что глаз действует как линза с фокусным расстоянием 17 мм в воздушной среде (стандартная модель глаза). Определите, насколько далеко слепое пятно от фовеа (в мм и градусах). Получилось ли, что слепое пятно в 13–18° от фовеа?
(в) Повторите эксперимент, описанный на рис. 11.4 с правым глазом, закрыв левый. Как можно объяснить получающийся результат? Как можно модифицировать эксперимент, чтобы обнаружить слепое пятно в этом глазу? Подтверждается ли, что слепое пятно в правом глазу также расположено назально и смещено на 13–18° от фовеа? Почему?

11.2. (а) Выведите соотношение Ньютона для тонкой линзы в воздухе, которая образует действительное изображение $xx' = f^2$, где $x = d_1 - f$ (расстояние от источника света перед фокусом слева от линзы), и $x' = d_2 - f$ (расстояние, на котором изображение находится за фокусом). (Подсказка: нарисуйте схему с лучами от источника, параллельными оптической оси перед линзой и один, параллельный ей за линзой, и рассмотрите получившиеся треугольники.)
(б) Если источник света находится в 20 см (влево) от первичного фокуса, и изображение — в 5 см вправо от вторичного фокуса, каково фокусное расстояние и оптическая сила линзы. Подтвердите также, что условие 11.3 удовлетворено.

11.3. Закон Снелла $n_1 \sin\theta_1 = n_2 \sin\theta_2$ (11.5) предсказывает, что при падении света на плоскую границу двух сред может наблюдаться явление полного внутреннего отражения, когда лучи полностью отражаются и не распространяются во вторую среду. Это происходит если $n_1 > n_2$ при угле падения света $\theta_1 > \arcsin(n_2/n_1)$. Покажите, что лучи света, падающие изнутри глаза на роговицу под углом, более 49° не могут покинуть глаз (считая, что внутренняя среда глаза имеет коэффициент

преломления 1,33) (рис. 11.59, *а*). (Явление полного внутреннего отражения может повлиять на результаты визуального обследования глаз, при котором нужно использовать лучи, падающие под большими углами. Для такого обследования приходится использовать угловую линзу (гониолинзу) (рис. 11.59, *б*)).

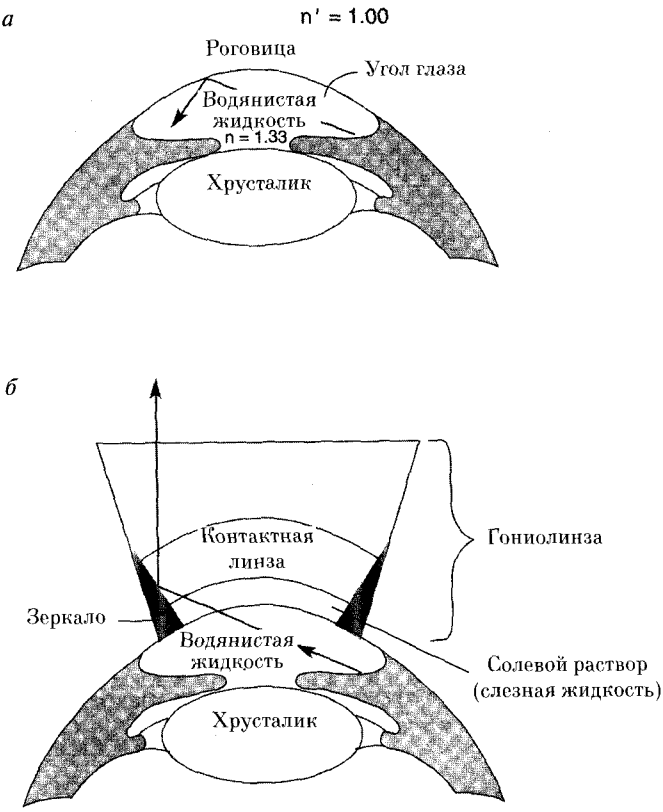


Рис. 11.59. Полное внутреннее отражение в глазу (*а*) и схема, описывающая, как гониолинза (угловая линза) работает при исследовании глаза, преодолевая такое отражение (*б*). Из [553]. Перепечатано с разрешения McGraw-Hill.) К Задаче 11.3

11.4. Тонкая линза выполнена из материала с коэффициентом преломления 1,062 в воздухе. Для каждого радиуса кривизны задней поверхности линзы R_{12}, приведенного в нижеследующих вариантах (а–в), найдите радиус кривизны передней поверхности R_{12}, чтобы линза имела фокусное расстояние 50 мм. Набросайте также форму линзы для каждого из вариантов и укажите, является ли она в этом случае двояковыпуклой, плосковыпуклой или с положительным мениском.

(а) –0,0060 м

(б) ∞
(в) +0,0060 м
(Параметры в этой задаче эквивалентны таковым для хрусталика с соотношением коэффициентов преломления линзы и среды 1,42/1,337 = 1,062).

11.5. Покажите, что уравнения 11.42 и 11.43 для толстых линз при определенных условиях упрощаются до уравнения изготовителя линз (11.17)

11.6. Стеклянная линза в воздухе имеет $n = 1{,}5$, $R_{12} = 200$ см и $R_{23} = -200$ см.
(а) допустим, что это — тонкая линза. Найдите ее фокусное расстояние.
(б) Предположим, что линза имеет толщину $t = 5$ мм. Найдите ее эффективное фокусное расстояние.
(в) В каком случае (а или б) лучи раньше пересекут оптическую ось, т. е. сфокусируются на более близком расстоянии? (Сравните фокусное расстояние линзы в случае (а) с расстояниями в линзе в случае (б), на которых лучи фокусируются за (1) задней поверхностью, (2) средней плоскостью и (3) передней поверхностью линзы.)

11.7. (а) Определите потери света на каждой из четырех границ раздела сред в глазу. Предполагается, что каждая граница раздела является плоской и что свет падает на нее перпендикулярно. (Используйте оптические данные из таблицы 11.1 для схематического глаза 1.)
(б) Меняются ли эти величины существенным образом при изменениях длины волны?

11.8. Покажите, что уравнения для толстых линз, находящихся в произвольной среде (11.40) и (11.41), упрощаются до уравнения толстой линзы в воздухе (11.42) и (11.43) при $n_1 = n_3 = 1$ и $n_2 = n$.

11.9. Используйте параметры, приведенные в тексте для схематического глаза 1, для того, чтобы определить, на каком расстоянии за передней поверхностью оптического элемента параллельные лучи сходятся на оптической оси, образуя фокус, считая, что элемент имеет конечную толщину. Сравните эту ситуацию со случаем тонкой линзы. Сделайте это для:
(а) роговицы,
(б) хрусталика.
(в) Предполагает ли это, что для толстой линзы необходима существенная коррекция?

11.10. В модели считают, что слеза, покрывающая роговицу, имеет толщину 7 мкм, коэффициент преломления 1,33 и что её передний и задний радиусы

кривизны такие же, как у передней поверхности роговицы в схематическом глазе 1.
(а) Чему равна оптическая сила этого слоя слезы?
(б) Оказывает ли слеза существенное влияние на изображение?

11.11. Томас Юнг, известный своими основополагающими экспериментами и разработками в оптике, осуществленными почти 200 лет назад, показал, что аккомодация глаза происходит за счет хрусталика, а не роговицы, поскольку он не смог сфокусироваться на близком объекте, когда его глаз был погружен в воду. Его вывод оказался верным, а вот было ли правильным его обоснование? Используйте (11.48) и (11.56) и то, что вам известно (должно быть известно) об аккомодации.

11.12. Уравнение (11.63) показывает, что людям требуется аккомодация 4 D, чтобы формировать изображение на расстоянии ≥ 25 см. Может ли сходное выражение $1/f_{\text{глаз, БТ}} - 1/f_{\text{глаз, ДТ}}$, которое определяет ближнюю и дальнюю точки ясного зрения, быть использовано для определения собственной аккомодации у пациента? (Уточнение: допустим, что это очень молодой человек, а также, что он обладает собственной аккомодацией более 4 D, при этом нуждающийся в коррекционных линзах, возможно, бифокальных.)

11.13. Оцените изменение радиусов кривизны поверхностей хрусталика, необходимых для достижения аккомодации 4 D (когда человек, смотрящий на источник, расположенный в дальней точки ясного зрения, способен рассмотреть источник и в ближней точке). Используйте (11.50) и (11.51), а также попеременно допущения, что (а) кривизна передней и задней поверхностей меняется на один и тот же процент или (б) что меняется только передняя поверхность. (Поскольку обычно речь идет об аккомодации в воздухе, ее величина с учетом коэффициента преломления в жидкостях выше и ≈ 4 D x 1,34 = 5,5 D.)

11.14. В модели хрусталика линза имеет коэффициент преломления 1,42, а жидкости перед и за ним — 1,337, и величины радиусов кривизны двух поверхностей линзы одинаковы (но имеют противоположные знаки). Найдите радиусы кривизны передней и задней поверхностей, если общая преломляющая сила хрусталика такая же, как в (11.53) (не учитывая толщину линзы).

11.15. Хрусталик смоделирован на рисунке 11.19, за исключением того, что во всех случаях — это двояковыпуклая линза с радиусами кривизны равной величины. Эта величина составляет 7,54 мм при зрении в дальнюю точку. (Хрусталик при этом сохраняет общую преломляющую силу 22,1 D без учета толщины линзы). Найдите радиус кривизны, когда хрусталик адаптируется к аккомодации

4 D (для зрения в ближнюю точку), что эквивалентно 5,5 D (как объяснено в задаче 11.13).

11.16. Утверждается, что очень небольшое количество ультрафиолетового света с длинами волн 300–400 нм достигает сетчатки, не вызывая при этом ее повреждения. Обсудите правильность такого утверждения. Где в глазу поглощается такой свет?

11.17. Свет красного лазера световой указки имеет длину волны 650 нм. Где в глазу поглощается большая часть излучения с такой длиной волны?

11.18. Насколько хорошо соответствует спектр, передаваемый в глазу, спектральному ответу палочек и колбочек?

11.19. Насколько хорошо спектральная чувствительность палочек и колбочек соответствует спектру солнечного света? Насколько она соответствует спектру солнечного света, достигающего уровня моря?

11.20. Свет мощностью порядка нескольких нановатт (нВт) в диапазоне длин волн 400–700 нм падает на поверхность глаза. Какова приблизительная мощность передаваемая к сетчатке?

11.21. Что может вызвать большее поражение сетчатки: высоко когерентный свет, который может сфокусироваться в соответствии с (11.67) или менее когерентный свет, который в такой степени сфокусироваться не может? Почему?

11.22. В глаз проникает луч лазера. В каком случае повреждение будет более сильным — если взгляд будет направлен на лазерный источник (что происходит рефлекторно) или если взгляд отвести в сторону? Почему?

Острота зрения и аберрации

11.23. В таблице Снеллена в строке 20/20 величина букв составляет 8,8 мм. Какова их величина в строке 20/200?

11.24. В тексте упомянуто, что буква величиной 8,8 мм в таблице Снеллена соответствуют 5 угловым минутам для глаза субъекта на расстоянии 20 футов. Эта строка 20/20 (т. е. 20 футов/20 футов) так же известна как строка 6/6 (то есть 6 м/6 м). Относится ли этот угол в 5 минут к расстоянию в 20 футов или к расстоянию в 6 метров от таблицы?

11.25. (а) Буквы в строке 20/20 в таблице Снеллена имеют величину по 8,8 мм в ширину и в высоту. Продемонстрируйте, что эти буквы имеют на сетчатке

высоту и ширину по 25 мкм. (б) Объясните, почему это соответствует превосходному зрению.

11.26. Если освещенность при проведении теста с таблицей Снеллена превышает 480 люкс, диаметр зрачка уменьшается. Объясните, как это может сказаться на остроте зрения, учитывая влияние диаметра зрачка на дифракцию и аберрацию линзы. (Большинство людей считают, что лучше видят при ярком свете).

11.27. (а) Покажите, что буквы высотой в 8,8 мм в строке 20/20 (или 6/6) таблицы Снеллена соответствуют углу в 1,47 миллирадиан на расстоянии 6 м (где 1 миллирадиан = 1 x 10^{-3} радиан).
(б) Критерий Рэлея для едва различимых (разрешимых) объектов, разделенных углом θ, состоит в том, что θ, должен составлять, по меньшей мере, $\theta_R = 1{,}22\lambda/d$ (дифракционный предел разрешения), где d — диаметр линзы (или диафрагмы, ограничивающей линзу). Покажите, как этот критерий связан с диаметром Эйри (11.67).
(в) Критерий Рэлея — это жесткое ограничение, налагаемое дифракцией. Покажите, что для света с длиной волны 500 нм этот угол составляет 0,122 миллирадиан при апертуре диаметром 0,5 см. Во сколько раз критерий Рэлея ограничивает дугу угла, необходимую для зрения с показателем *20/20*?
(г) Предел разрешения для большинства людей составляет 0,5 миллирадиан, а для самого острого зрения при оптимальных условиях — 0,2 миллирадиан. Во сколько раз критерий Рэлея ограничивает его?

11.28. До какой величины должен сузиться зрачок, чтобы это повлияло на предел дифракции линзовой системы глаза? Учитывая размеры колбочек, есть ли здесь практическая разница?

11.29. (а) Допустим, что диаметр палочек и колбочек — 0,1 мкм, и они плотно упакованы, так, что между ними нет свободного пространства, и каждая из этих клеток связана с индивидуальным нейроном в мозге. Если не учитывать оптические аберрации, будет *ли* лучше видно красное изображение или синее?
(б) Опустив допущения, сделанные в (а), вернитесь к нормальным условиям и снова ответьте на тот же вопрос.

11.30. (а) Источник [561], цитированный в [560], использует экспериментальные данные, полученные на глазу человека с диаметром зрачка 3,0 мм, чтобы получить аналитическое соответствие функции линейного распространения: $I(i) = 0{,}47\,exp(-3{,}3i^2) + 0{,}53\,exp(-0{,}93|i|)$. Расстояние по сетчатке от фовеа составляет i в угловых минутах. Покажите, что Рис. 11.30 точно соответствует этой функции.

(б) Нанесите в тех же координатах эту же функцию, если каждая точка расширена на 1 угловую минуту. (Один из достаточно грубых способов сделать это — отградуировать ось абсцисс по 0,1 угловой минуты и получить ряд прямоугольников, высотой $I(i)$ и шириной 0,1 угловая минута с центрами в $i = \pm 0{,}0, \pm 0{,}1, \pm 0{,}2, \pm 0{,}3...$ угловых минуты. Замените их на прямоугольники шириной в 1,0 угловую минуту. Просуммируйте вклад каждого i и нормализуйте все точки по значению в точке $i = 0$. Более точно это можно сделать, используя меньший интервал или иную, более сглаженную функцию, чем прямоугольник.

11.31. В схематическом глазу 1 и других моделях глаза радиус кривизны передней поверхности хрусталика (двояковыпуклой линзы) больше, чем задней. Используйте рисунок 11.27 для качественного объяснения, почему эта асимметрия помогает уменьшить сферическую аберрацию глаза.

11.32. Дисперсия в стекле обычно представляют коэффициентом преломления в центре двойной спектральной желтой линии (D), получаемой от натриевой лампы с длиной волны 589,3 нм, $n(D)$, а константа дисперсии (число Аббе или коэффициент дисперсии V) $V = (n(D) - 1)/\Delta n$, где $\Delta n = n(F) - n(C)$ — разность синей (F, 486,1 нм) и красной (C, 656,3 нм) линий водородной лампы. Предполагается, что коэффициент преломления меняется линейно между красной и синей линиями. Для боросиликатного стекла BSC-2: $n(D) = 1{,}517$ и $V = 64{,}5$, а для тяжелого флинта DF-2: $n(D) = 1{,}617$ и $V = 36{,}6$. (Хроматическая аберрация может быть минимизирована двухлинзовой системой (ахроматической) с двухкомпонентными линзами, сделанными из разных типов стекла, имеющие очень различающуюся дисперсию).

(а) Если фокусное расстояние простой однокомпонентной линзы, выполненной из одного типа стекла, равно 17 мм для желтого света, каково оно будет для красного и синего света?

(б) Если экран для изображения находится в 17 мм от линзы (как сетчатка), каков будет размер изображения в каждом цветовом диапазоне? (Не учитывайте ограничения по дифракции. Предполагается, что источник света удален в бесконечность.)

11.33. Константы дисперсии для среды глаза, приведенные в таблице 11.3, используют пересмотренное определение дисперсии, которое несколько отличаются от данного ранее определения, использующегося в задаче 11.32. Теперь мы считаем $V = (n(d) - 1)/\Delta n$, где $\Delta n = n(F') - n(C')$ — это разность коэффициентов для синей (F', 480 нм) и красной (C, 643,8 нм) линий, даваемых кадмиевой лампой, а $n(d)$ — коэффициент для центра желтого дублета (d) от натриевой лампы 587,6 нм. Найдите преломляющую силу каждой из четырех поверхностей для каждой из этих трех длин волн. (Предполагается, что коэффициент преломления роговицы взят на длине волны 587,6 нм, а константа дисперсии роговицы равна 51,5).

11.34. Используя формулу (11.68) (описывающую хроматическую аберрацию в глазу в диоптриях), оцените изменение коэффициента преломления хрусталика для красного (630 нм) и синего (470 нм) света относительно желтого (578 нм). Сравните это со стеклом в задаче 11.33.

11.35. Спектральная дисперсия в воде характеризуется величинами $n(D) = 1{,}333$, $V = 55$ (см. определения в задаче 11.32). Смоделируйте границу раздела воздух/передняя поверхность роговицы как границу воздух/вода. Оцените хроматическую аберрацию, определив изменение фокусного расстояния в видимой области (в D). Насколько это сравнимо с хроматической аберрацией в глазу ~2 D?

Схематические глаза

11.36. Используйте простую теорию (и не учитывайте расстояние между преломляющими поверхностями) для схематических глаз, чтобы найти общую преломляющую силу:
(а) Схематического глаза 2
(б) схематического глаз 2' (аккомодированный вариант (а)).
(в) Схематического глаза 3.
(г) Какая преломляющая сила добавлена в аккомодированной версии схематического глаза 2? Достаточно ли этого, чтобы эти два варианта могли обеспечивать аккомодацию и для дальнего, и ближнего видения?

11.37. (задача повышенной сложности). Повторите решение задачи 11.36, используя более точные схематические модели (т. е., учитывая расстояния между преломляющими поверхностями).

11.38. Найдите преломляющую силу роговицы, хрусталика и глаза в целом для схематического глаза, не учитывая расстояния между преломляющими поверхностями. Насколько это сравнимо со значениями, полученными более точным способом: 43,05 D, 19,11 D и 58,64 D, соответственно?

11.39. (задача повышенной сложности) Покажите, что преломляющие силы роговицы и хрусталика комбинируются, давая общую для глаза преломляющую силу в уточненной системе схематического глаза. Первая и вторая главные точки роговицы расположены на расстоянии –0,0496 мм и –0,0506 мм, соответственно, а хрусталика — на расстоянии 5,678 мм и 5,808 мм, соответственно. Используйте также данные из задачи 11.38 и таблицы 11.1. Как часть этой задачи покажите, что положения главных точек общей системы соответствует данным, приведенным в таблице 11.1.

11.40. Покажите, что $PP' = NN'$ и $FP = N'F'$ для каждой модели, приведенной в таблице 11.1.

11.41. Смоделируйте эффективную линзу глаза как тонкую линзу роговицы с фокусным расстоянием 25 мм, за которой расположена тонкая линза хрусталика с фокусным расстоянием 50 мм в воздухе:
(а) Каково их комбинированное эффективное фокусное расстояние, если зазор между ними равен нулю?
(б) Каково их комбинированное эффективное фокусное расстояние, если расстояние между ними равно 9 мм (как в реальном глазу)?
(в) Какова разница в диоптриях и насколько она существенна?

11.42. Существуют данные о коэффициентах преломления компонентов глаза $n_{\text{роговица}} = 1{,}376$, $n_{\text{вод. жидк.}} = 1{,}336$, $n_{\text{хрусталик}} = 1{,}40$, $n_{\text{стекл. тело}} = 1{,}337$, а четыре радиуса кривизны (от передней поверхности к задней): 7,8 мм, 6,4 мм, 10,1 мм и –6,1 мм. Как преломляющая сила и фокусное расстояние отличаются от рассчитанных ранее с использованием (11.54)–(11.55).

Таблица 11.6. Дополнительные данные для упрощенных схематических глаз для неаккомодированного (для зрения вдаль) и для аккомодированного (для зрения вблизи) состояний. (С использованием данных из [535]). К Задаче 11.43.

	Субъект Н неаккомод.	**Субъект Н аккомод.**	**Субъект М неаккомод.**	**Субъект М аккомод.**
Радиусы поверхностей (мм)				
Роговица	7,74	7,74	7,6	7,6
Передняя линза	11,62	6,90	12,0	5,5
Задняя линза	–5,18	–5,05	–5,74	–4,87
Расстояние от передней поверхности роговицы (мм)				
Передняя линза	3,68	3,34	3,33	3,06
Задняя линза	7,34	7,58	7,17	7,26
Первая главная точка, P	1,61	1,96	1,42	1,69
Вторая главная точка P′	1,88	2,33	1,70	2,01
Коэффициенты преломления				
Жидкости глаза	1,336	1,336	1,336	1,336
Хрусталик	1,113	1,432	1,413	1,415
Преломляющая сила глаза (D)	60,44	69,62	60,04	68,95

11.43. Изучим аккомодацию с использованием упрощенного схематического глаза (такого как схематический глаз 2) для двух субъектов Н и М, имеющих аккомодацию около 9 D, и данных таблицы 11.6 [535].

(а) Определите возраст испытуемых.
(б) Качественно определите, как различаются испытуемые по аккомодации?
(в) Найдите преломляющую силу каждой границы раздела в каждом случае.
(г) Используя упрощенную теорию (не учитывая расстояния между преломляющими поверхностями), найдите преломляющую силу глаза в каждом случае и величину аккомодации у обоих испытуемых.
(д) (задача повышенной сложности) Учитывая расстояние между преломляющим поверхностями, подтвердите, что общая преломляющая сила и расположение главных точек в каждом глазу соответствуют данным, приведенным в таблице 11.6.

Дополнительные модели зрения

11.44. С использованием упрощенной теории (не учитывая расстояний между преломляющими поверхностями) определите, как общая преломляющая сила глаза меняется, если коэффициент преломления только одного оптического элемента из перечисленных ниже увеличится на 1%?
(а) роговица
(б) водянистая жидкость
(в) хрусталик.
(г) стекловидное тело.
Начните со значений, характерных для схематического глаза 1.

11.45. У людей с планеты X глаза похожи на наши: они состоят из тех же элементов, и у них такие же коэффициенты преломления в каждой из сред. Единственное отличие состоит в том, что их глазные яблоки в два раза больше наших. Исходя из геометрической оптики и не учитывая расстояние между компонентами глаза, укажите, в чем еще будут отличаться глаза этих инопланетян. Примите, что радиусы кривизны четырех их преломляющих поверхностей (передние и задние поверхности роговицы и хрусталика) имеют те же пропорции, что и у человека.

11.46. Офтальмологи и оптометристы рассматривают расстояние 20 футов (или 6 м) как оптическую «бесконечность». Какова разница в преломляющей силе (в D) при зрении на оптическую «бесконечность» по сравнению с реальной?

11.47. С помощью тонометра Голдмана измеряют силу, необходимую для уплощения кругового участка роговицы (диаметром 3,06 мм). Давление, необходимое для того, чтобы сделать роговицу плоской, равно внутриглазному давлению. Поэтому такое измерение является хорошим тестом на глаукому. Покажите, что внутриглазное давление 15 мм рт. ст. соответствует силе тяжести 1,5 g, приложенной к этой поверхности.

Коррекция зрения

11.48. У пациента с миопией (близорукостью) дальняя точка ясного зрения расположена на расстоянии 60 см от глаза. Какие очки или контактные линзы требуются в данном случае для коррекции зрения? (Ответ выразите в диоптриях D.)

11.49. У пациента с гиперопией (дальнозоркостью) ближняя точка ясного зрения расположена на расстоянии 500 см от глаза. Какие очки или контактные линзы требуются в данном случае для коррекции зрения? (Ответ выразите в диоптриях D.)

11.50. Помимо коррекции аберраций, каковы потенциальные преимущества использования очков с положительными или отрицательными менисковыми линзами по сравнению с двояковыпуклыми/двояковогнутыми или плосковыпуклыми линзами?

11.51. Должны ли контактные линзы быть обязательно менисковыми?

11.52. Докажите, что можно сделать контактные линзы с положительным или отрицательным фокусным расстоянием даже, если R_{23} (на рис. 11.12) всегда > 0.

11.53. Для каждого случая, изображенного на рисунке 11.60, опишите состояние зрения пациента и как оно может быть, при необходимости, скорректировано.

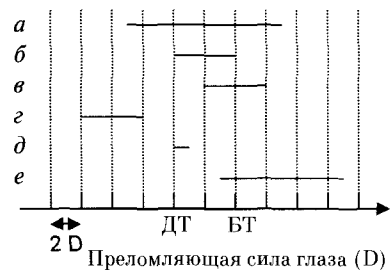


Рис. 11.60. Диапазоны преломляющей способности глаз пациентов *а–е*. Обозначения БТ и ДТ — это преломляющая способность, которая требуется для ясного зрения в желаемой ближней и дальней точках. К задаче 11.53

11.54. Напишите рецепт (в диоптриях, D) для коррекции зрения:
(а) при миопии с дальней точкой 2 м (контактные линзы).
(б) при гиперопии с ближайшей точкой 1 м для чтения на расстоянии 25 см при хорошем уровне аккомодации хрусталика (очки).

(в) для страдающего пресбиопией с ближней точкой 1 м для чтения на расстоянии 25 см (очки).
(г) Чем отличаются пациенты (б) и (в)? (Могут ли они оба пользоваться своими *очками на бейсбольном* матче или при работе на компьютере?)
(д) Какова аккомодация у пациента из вопроса (в) (исходя из стандартного размера *глазного яблока* — 17 *мм для стандартной* модели глаза, если считать, что все среды глаза представляют собой воздух)?
(е) Если ближняя точка *для пациента из вопроса* (а) составляет 15 см без контактных линз, какова она при надетых контактных линзах?

11.55. Офтальмологи при выписке рецепта исходят из того, какую строку в таблице Снеллена способен прочесть *пациент. Для строки* 20/20 — это от 0 D до –0,25 D, для 20/30: –0,50 D, для 20/40: –0,75 D; для 20/50: от –1,00 D до –1,25D, для 20/100: от –1,75 D до –2,00 D, а для 20/200: от –2,00 D до –2,50 D. *Найдите дальние* точки для пациентов, которые способны прочитать каждую строку таблицы Снеллена, используя средние характеристики рецептов в данном диапазоне. (Отметьте, что оптическая бесконечность, которая подразумевается в данных анализах не равна 20 футам, имеющихся в виду согласно таблице Снеллена. См. задачу 11.46.)

11.56. Пациент, страдающий миопией, получил рецепт на очки –3,00 D. Каков примерно был бы рецепт на контактные линзы?

11.57. Объясните оптические коррекции по следующим рецептам на очки.

O. D.	$-4{,}00 + 1{,}50 \times 90$	+ 2,3
O. S.	–3,00	+ 2,3

11.58. Каков, примерно, возраст пациента, которому выписали очки в задаче 11.57?

11.59. Контактная линза, выполненная из материала с коэффициентом преломления 1,47, имеет радиус кривизны задней поверхности, соответствующий радиусу кривизны передней поверхности роговицы (0,0078 м). Найдите радиус кривизны передней поверхности для коррекции зрения при:
(а) миопии, требующей коррекции –2,00 D.
(б) гиперопии, требующей коррекции +2,00 D.

11.60. Человек носит очки –3,00 D для коррекции миопии и хочет сделать офтальмологическую операцию (радиальная кератотомия, фоторефрактивная кератотомия или LASIK), чтобы хорошо видеть без очков. У пациента радиус кривизны передней поверхности роговицы составляет 0,0078 м. Каков должен быть радиус кривизны после операции? (Помните, что –3,00 D соответствует стандартному глазу в воздухе.)

11.61. Пациент, страдающий астигматизмом, носит коррекционные линзы: сфера +2 D, цилиндр — +1 D в направлении, обозначенном здесь как *x*. Как надо было бы переписать рецепт на сферическую и цилиндрическую коррекцию, если цилиндрическая коррекция требуется по оси *y* (которая перпендикулярна *x*)?

11.62. Известно, что человеку требуется аккомодация 4 D, чтобы быть в состоянии ясно видеть вблизи и вдаль. Означает ли это, что человек с еще большей способностью к аккомодации не нуждается в коррекционных линзах? Рассмотрите глазное яблоко величиной 22 мм в схеме упрощенного глаза.

11.63. Кератометр (рис. 11.41) определяет радиус кривизны передней (наружной) поверхности роговицы путем отслеживания отражения от этой поверхности. Кератометр преобразует этот радиус в величины K, которые представляют собой преломляющую силу границы воздух/поверхность роговицы. Однако в кератометрах иногда закладываются несколько различающиеся коэффициенты преломления роговицы, чаще — 1,3375, но иногда — 1,336.
(а) При $n = 1{,}3375$ определите радиус кривизны для K, равного 38, 42, 46 и 50.
(б) Если величина K равна 44, но точно не известно, какова величина n, какими будут расхождения в радиусах кривизны роговицы?

11.64. Стадия кератоконуса характеризуется величиной K, измеренной с помощью кератометра (рис. 11.41). При слабо выраженном кератоконусе $K < 45$ D, при умеренном — до 52 D, при развитом — до 60 D, а при тяжком — выше 60 D. Каков радиус кривизны роговицы в каждом из этих случаев? (Кератометрические измерения чувствительны в центральной области роговицы, поэтому величина K — усредненная по апикальной части роговицы.)

11.65. Что случится, если окажется, что основная поверхность контактной линзы и передней поверхности роговицы не соответствуют друг другу?

11.66. Контактная линза имеет плотность 0,9 г/см^3. Ее толщина приведена в тексте данной главы, а площадь поверхности может быть вычислена из диаметра линзы, приведенной там же. (При расчете площади поверхности считайте форму линзы плоской.) Предположите, что коэффициент поверхностного натяжения слезной жидкости равен коэффициенту поверхностного натяжения воды.
(а) Вычислите силы, необходимые для того, чтобы предотвратить выпадение обычных мягких и жестких из глаза.
(б) Когда человек наклоняет голову так, что контактные линзы направлены прямо вниз, они не выпадают. Почему? (Дайте математический ответ.)

Зрительное восприятие и зрение у животных

11.67. Нормализованная спектральная эффективность освещенности составляет 0,0040 при длине волны 420 нм, 0,060 при 460 нм; 0,323 при 500 нм; 1,00 при 555 нм, 0,6310 при 600 нм, 0,1070 при 650 нм и 0,0041 при 700 нм. Какая мощность в ваттах требуется, чтобы обеспечить 1000 люмен при каждой из длин волн?

11.68. В лабораторных условиях при комнатном освещении фотометр показывает 25 мкВт на его поверхности 0,5 $см^2$. Найдите освещенность в комнате в люксах. Предположим, что освещенность усреднена по спектру. Имеет ли это значение смысл? Почему?

11.69. У человека с чувствительной роговицей нормальное комнатное (искусственное) освещение не вызывает затруднений, однако при нормальных условиях естественного освещения он надевает темные очки, которые пропускают только около 1/8 света. Менее затемненные очки оказываются недостаточно эффективными. Являются ли такие факты непротиворечивыми и имеют ли они смысл? Почему?

11.70. (а) Фильтр, который пропускает фракцию T падающего света, имеет оптическую плотность $OD = -\lg(T)$. Выразите T в величинах OD.
(б) Найдите оптическую плотность солнечных очков в задаче 11.69.

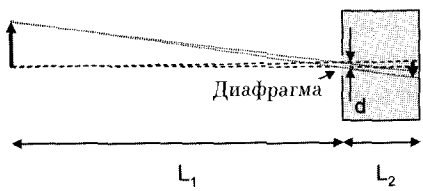


Рис. 11.61. Модель диафрагмального глаза в виде камеры-обскуры. Показано формирование изображения удаленного источника света. Для иллюстративных целей показана очень большая диафрагма. К задаче 11.71

11.71. Свет, проникающий в камеру-обскуру с точечной диафрагмой диаметром d, образует изображение на задней поверхности на расстоянии L_2, как показано на рисунке 11.61:
(а) Используя геометрические соображения, покажите, что точечный источник на расстоянии L_1 от диафрагмы образует изображение размером $\Delta = [(L_1 + L_2)/L_1]\, d$, что примерно равно d для общего случая $L_1 \gg L_2$.
(б) Каково улучшение разрешения человеческого глаза при величине диафрагмы $d = 1$ мм?

(в) Допустим d настолько мало, что разрешение глаза человека и диафрагмального глаза одинаковы. Насколько больше света пропустит система линз глаза человека? (Если диафрагма действительно так мала, пропускаемый ею свет подвергнется сильной дифракции, и изображение будет очень нечетким. Это показывает, что система линз глаза человека улучшает как разрешение, так и прохождение света по сравнению с диафрагмальным аналогом.)

11.72. Смоделируем глаз как линзу с фокусным расстоянием 17 мм в воздухе, которая образует четкое изображение на сетчатке, когда она удалена от линзы на 17 мм, а источник света — в бесконечности (стандартная модель глаза). У некоторых животных аккомодация происходит путем изменения расстояния между хрусталиком и сетчаткой, а не изменения фокусного расстояния хрусталика. (Многие рыбы способны двигать хрусталик с помощью внутриглазных мышц.) На какое расстояние должен сместиться хрусталик, чтобы сформировать четкое изображение на сетчатке, если объект расположен на расстоянии всего 30 см, и в каком направлении должен двигаться хрусталик в этом случае?

ГЛАВА 12 ЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ И МАГНИТНЫЕ СВОЙСТВА

Движения зарядов, электрические поля и напряжения играют весьма важную роль в функционировании организма. Движущие силы, которые вызывают перемещение зарядов, имеют весьма сложную химическую и биологическую природу, которая до настоящего времени в полной мере не понята. В то же время, нужно отметить, что с физической точки зрения взаимодействие между зарядами и полями представляет собой вполне понятный процесс.

В предыдущих главах мы уже кратко касались вопросов, связанных с важной ролью электрических явлений в работе организма. Так, в главе 3 мы говорили об электромиограмме (ЭМГ) при мышечной активности, а в главе 5 мы видели, что мышцы активируются благодаря электрическим стимулам и высвобождению ионов кальция Ca^{2+}. В главе 8 мы упоминали о том, что деполяризация и гиперполяризация клеточных мембран в сердце обусловливает сигналы электрокардиограммы (ЭКГ). В этой главе мы предполагаем более глубоко проанализировать эти электрические явления, обратив особое внимание на электрические свойства тканей организма. Мы также намерены подробно рассмотреть процесс распространения электрических сигналов в нервных аксонах и электрические потенциалы в организме (таблица 12.1).

Важность этого «биоэлектричества» в жизни организма трудно переоценить: от него зависит функционирование буквально каждой клетки нашего тела. Для примера достаточно сказать, что электрические явления определяют передачу возбуждения в каждом нейроне в мозге, в каждом нейроне, несущем информацию в центр, и во всех нейронах, обеспечивающих работу скелетных, гладких и сердечной мышц. Эта глава посвящена, главным образом, обсуждению физических закономерностей движения положительных и отрицательных ионов в крови и клетках. Мы обратим особое внимание на перемещение этих ионов через клеточную мембрану, как это, например, происходит в нейронах. Однако мы не будем подробно останавливаться на лежащей в основе этого процесса биологии ионных каналов. В то же время, мы подробно рассмотрим процесс распространения электрических сигналов в нервных

волокнах и обсудим природу электрических явлений в сердце, которые определяют сигнал электрокардиограммы (ЭКГ). Представление об электрической активности различных тканей дают значения электрического напряжения, измеренного в этих тканях тела, что отражено в таблице 12.1.

Электрическое и магнитное поля тесно связаны между собой. Так, например, электромагнитные волны (видимый свет, радиоволны, рентгеновское излучение и т.д.) представляют собой изменяющиеся синфазно электрическое и магнитное поле. Магнитное поле возникает вокруг проводника, в котором течет электрический ток. Сами по себе электрические токи весьма важны для функционирования организма, но связанные с ними магнитные поля не имеют столь существенного значения, поэтому мы коснемся роли магнитного поля лишь вскользь. Подробные обзоры электрических и магнитных свойств тела можно найти в работах [566, 579, 581, 586, 594].

12.1. ОБЗОР ЭЛЕКТРИЧЕСКИХ СВОЙСТВ

Сначала мы обсудим некоторые вопросы электростатики, которые необходимы для понимания электрических процессов, происходящих в организме, включая такой, как распространение электрических импульсов по аксонам нервных клеток.

Напряженность электрического поля **E**, создаваемого точечным зарядом q на расстоянии r от заряда, определяется законом Кулона

$$\mathbf{E} = kq\mathbf{r}/r^3 = kq/r^2, \qquad (12.1)$$

где **r** — вектор, направленный от заряда в данную точку пространства (r — расстояние от заряда до данной точки). Линии напряженности электрического поля для положительного и отрицательного зарядов изображены на рисунке 12.1 *а*, *б*. Постоянная k для измеряемого в кулонах заряда в вакууме равна $k = 8{,}99 \times 10^9$ Н · м^2/кл^2. Эту же величину можно выразить как $k = 1/4\pi\varepsilon\varepsilon_0$, где ε — диэлектрическая проницаемость среды (для вакуума $\varepsilon = 1$).

Таблица 12.1. Характерные величины биоэлектрических сигналов. (Использованы данные из [576, 580]).

Биоэлектрический сигнал	Характерная амплитуда
Электрокардиограмма (ЭКГ, сердце)	1 мВ
Электроэнцефалограмма (ЭЭГ, волны в мозге)	10–100 мкВ
Электромиограмма (ЭМГ, мышцы)	300 мкВ
Трансмембранный потенциал	100 мВ
Электроокулограма (ЭОГ, глаз)	500 мкВ

Потенциал, создаваемый таким точечным зарядом на расстоянии r равен

$$V = kq/r. \tag{12.2}$$

Вообще говоря, значение имеет не потенциал сам по себе, а разность потенциалов; поэтому потенциал может быть определен с точностью до произвольной константы. Однако чаще всего потенциал определяют так, как в формуле (12.2), чтобы он равнялся нулю на бесконечности. Обусловленная существованием электрического поля разность потенциалов (или напряжение) ΔV между точками «b» и «a» определяется следующим образом:

$$\Delta V = V_b - V_a = -\int_{r_a}^{r_b} \mathbf{E} \cdot d\mathbf{r}\,, \tag{12.3}$$

Это выражение может быть также записано в виде

$$\mathbf{E} = -\nabla V \tag{12.4}$$

или для одномерного случая

$$E = -\,dV/dx. \tag{12.5}$$

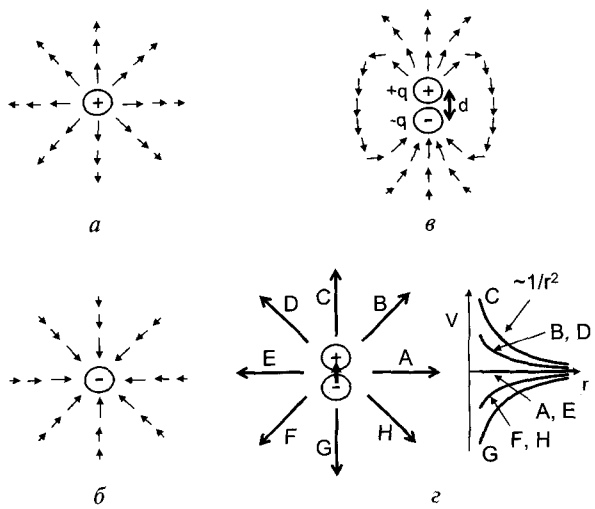


Рис. 12.1. Векторы напряженности электрического поля для положительного (*а*) и отрицательного (*б*) точечных зарядов, а также для диполя (*в*), состоящего из двух зарядов, $+q$ и $-q$, расположенных на расстоянии d друг от друга (величина дипольного момента равна $P = qd$). Направление дипольного момента указано стрелкой на рисунке г. Здесь показаны зависимости потенциала V от расстояния r при разных углах θ (*г*)

Если два равных по абсолютной величине, но противоположных по знаку заряда q и $-q$ расположены на расстоянии **d** друг от друга, то говорят, что существует электрический диполь. Напряженность электрического *поля диполя*

определяется, как векторная сумма полей, обусловленных каждым из зарядов и рассчитываемых по формуле (12.1), а электрический потенциал диполя рассчитывается по формуле (12.3) (рис. 12.1 *в*, *г*). Если расстояние, на котором рассматривается действие диполя, r, много больше расстояния между зарядами d ($r > d$), то потенциал, создаваемый диполем, может быть выражен как

$$V = k\mathbf{P}\mathbf{r}/r^3, \tag{12.6}$$

где $\mathbf{P} = q\mathrm{d}$ — вектор дипольного момента, равный по величине произведению заряда q на расстояние между зарядами d. Если угол между векторами **P** и **r** равен θ, то формула (12.6) приобретает вид

$$V = kP\cos\theta/r.^2 \tag{12.7}$$

Аналогичным образом можно вычислить дипольный момент для многих зарядов, удаленных друг от друга на различные расстояния. Оценка электрического поля, определяемого такой системой диполей, имеет очень большое значение в тех случаях, когда неизвестен общий (суммарный) заряд системы, что обычно и имеет место в организме человека.

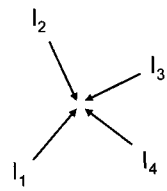


Рис. 12.2. Первый закон Кирхгофа, согласно которому алгебраическая сумма токов, втекающих в одну точку (узел) с учетом их знака равна нулю (при условии, что заряд не накапливается в этом узле и не удаляется из него). Очевидно, что, по крайней мере, один из этих токов должен быть со знаком минус, то есть он должен не втекать в узел, а вытекать из него

Теперь рассмотрим случай, когда заряд q движется. В этом случае можно говорить о том, что существует электрический ток $I = dq/dt$, связанный с этим перемещением заряда (или зарядов). Плотность тока J равна величине электрического тока, протекающего через площадку (поперечное сечение) единичной площади, то есть $J = I/A$, где A — площадь поперечного сечения проводника. Отметим, что согласно закону сохранения заряда, заряд ниоткуда не берется и никуда не исчезает. Это значит, что алгебраическая сумма зарядов, втекающих в некий малый объем и вытекающих из этого объема, в стационарном случае равна нулю. Как видно из рисунка 12.2, алгебраическая сумма токов, втекающих в одну точку (узел) равна нулю. (При этом ток, втекающий в узел, берется, например, со знаком плюс, а ток, вытекающий из узла — со знаком минус). За-

кон сохранения заряда, сформулированный таким образом, называется первым законом Кирхгофа. Математически его формулировка имеет вид

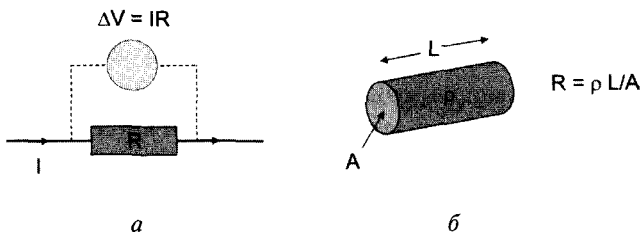
$$\sum_n I_n = 0\,. \tag{12.8}$$

Когда ток течет в проводнике, электрическое *сопротивление* которого (измеряемое в омах, Ω) равно R, на концах проводника возникает разность потенциалов (напряжение V, измеряемое в вольтах), которая связана с током законом Ома (рис.12.3а)

$$V = IR. \tag{12.9}$$

Сопротивление зависит не только от размеров резистора, таких как площадь поперечного сечения A и длина L, но и от свойств материала, из которого сделан резистор. Эти свойства материала характеризуются величиной удельного сопротивления ρ (рис. 12.3, *б*). Таким образом,

$$R = \rho L/A. \tag{12.10}$$



а *б*

Рис. 12.3. Закон Ома для уединенного резистора (*а*) и зависимость сопротивления проводника от величины удельного сопротивления ρ (*б*)

Если резистор представляет собой цилиндр радиуса a, то $A = \pi a^2$ и $R = \rho L/\pi a^2$. Если проводник имеет постоянную площадь поперечного сечения, то его сопротивление R пропорционально длине, и сопротивление единицы длины проводника r равно

$$r = R/L = \rho/A, \tag{12.11}$$

для цилиндрического проводника эта величина равна $\rho/\pi a^2$. Величина обратная сопротивлению — проводимость G — измеряется в сименсах (обратных омах); $G = 1/R$. Удельная проводимость $\sigma = 1/\rho$, величина проводимости, отнесенной к площади поперечного сечения проводника, $g = G/A = 1/RA = 1/\rho L$. В приборах, изготовленных руками человека (в электрических и электронных приборах) ток обычно обеспечивается за счет движения электронов, тогда как в организме человека ток определяется перемещением ионов, таких как Na^+, K^+, Ca^{2+}, Cl^-, а также отрицательно заряженных белков.

Напряжение (или разность потенциалов) возникает также и между двумя объектами, один из которых имеет заряд $+q$, а другой — заряд $-q$. Это естественно, поскольку между этими заряженными объектами возникает электрическое поле. Величина напряжения при этом равна

$$V = q/C, \tag{12.12}$$

где C — емкость системы (измеряемая в фарадах). Емкость зависит от геометрии этой системы. Самым известным примером является плоский конденсатор, когда разность потенциалов возникает между двумя плоскими параллельными заряженными пластинами (рис. 12.4, *а*). Разность потенциалов возникает также между двумя соосными заряженными цилиндрами (рис. 12.4, *б*), что весьма сходно с аксоном нервной клетки.

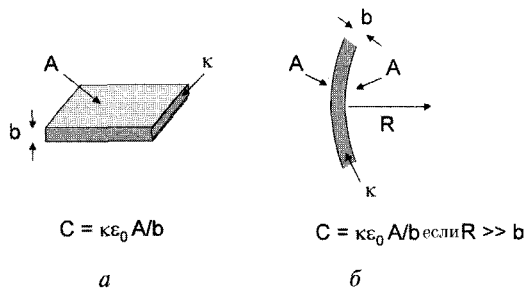


Рис. 12.4. Емкость конденсатора, образованного двумя плоскими параллельными пластинами (*а*) и двумя цилиндрическими оболочками (*б*)

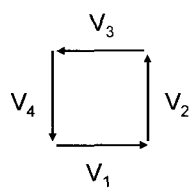


Рис. 12.5. Второй закон Кирхгофа, согласно которому алгебраическая сумма разностей потенциалов (напряжений) при обходе по замкнутому контуру равна нулю

Если пространство между двумя параллельными пластинами, имеющими площадь A и находящимися на расстоянии b друг от друга, заполнено диэлектриком с диэлектрической постоянной κ, то емкость такого плоского конденсатора будет равна

$$C = \kappa\varepsilon_0 A/b. \tag{12.13}$$

Плотность заряда на каждой из пластин равна $\sigma = q/A$.

При обходе по замкнутому контуру алгебраическая сумма всех напряжений равна нулю (рис. 12.5). Это утверждение называется вторым законом Кирхгофа и математически выражается формулой

$$\sum_n V_n = 0 . \qquad (12.14)$$

12.2. ЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ТКАНЕЙ ТЕЛА

12.2.1. Электрическое проведение в крови и тканях

Когда разность потенциалов (напряжение) прикладывается к металлическому проводнику, в нем возникает электрический ток, обусловленный тем, что под действием электрического поля начинается направленное движение электронов. Если же напряжение прикладывается к раствору, содержащему положительные и отрицательные ионы, в растворе возникает электрический ток, обусловленный направленным движением этих ионов. Проводимость σ такого раствора равна сумме проводимостей, обеспечиваемых каждым из участвующих в создании тока ионов. Если концентрация ионов в растворе достаточно низкая, то проводимость, обеспечиваемая каждым видом ионов, пропорциональна концентрации этого иона в растворе, то есть

$$\sigma = \sum_i n_i \Lambda_{0,i} , \qquad (12.15),$$

где $\Lambda_{0,i}$ — коэффициент пропорциональности для данного иона. В таблице 12.2 приведены молярные проводимости ($\Lambda_{0,i}$) для некоторых наиболее распространенных ионов в очень сильно разбавленном растворе, а в таблице 12.3 даны типичные значения концентраций некоторых ионов в крови и в клетках. Для вычисления электрического сопротивления, обусловленного ионами, нужно воспользоваться формулами $\rho = 1/\sigma$ и $R = \rho L/A$ (12.10).

Таблица 12.2. Молярные проводимости ($\Lambda_{0,i}$) для различных ионов при очень сильном (бесконечном) разведении. (Использованы данные из [596]).

Ион	$\Lambda_{0,i}$ (1/Ом · м · моль)
H^+	34,9
OH^-	19,8
Na^+	5.0
Cl^-	7.6

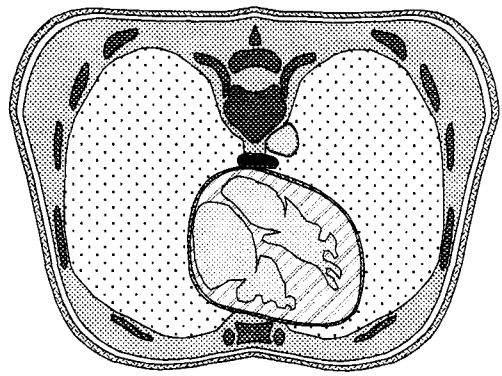
Таблица 12.3. Концентрации несвязанных ионов в крови и в цитоплазме клеток. (Использованы данные из [597]).

Ион	Концентрация в крови	Концентрация в цитоплазме	Отношение
Na^+	145 мМ	12 мМ	12:1
K^+	4 мМ	140 мМ	1:35
H^+	40 нМ	100 нМ	1:2,5
Mg^{2+}	1,5 мМ	0,8 мМ	1,9:1
Ca^{2+}	1,8 мМ	100 нМ	18:1
Cl^-	115 мМ	4 мМ	29:1
HCO_3^-	25 мМ	10 мМ	2,5:1

Таблица 12.4. Удельное сопротивление некоторых тканей тела при низких частотах (в Ом · м). (Использованы данные из [567, 573, 586]).

Ткань	Удельное сопротивление
Спинномозговая жидкость	0,650
Плазма крови	0,7
Цельная кровь	1,6 (Рсе = 45%)
Скелетная мышца	
Продольно	1,25–3,45
Поперечно	6,75–18,0
Печень	7
Легкие	
На вдохе	17,0
На выдохе	8,0
Нервная ткань (в мозге)	
Серое вещество	2,8
Белое вещество	6,8
Жир	20
Кость	>40
Кожа	
Влажная	10^5
Сухая	10^7

Как и многие материалы, ткани человека, в основном, проявляют диэлектрические свойства. Однако при этом они обладают и некоторой способностью проводить ток, поэтому их можно рассматривать, как диэлектрики с утечкой (со слабой проводимостью). Удельные сопротивления тканей представлены в таблице 12.4 и на рисунке 12.6.



Ткань	Удельное сопротивление (Ом. м)	
Кровь	1.6	
Сердечная мышца	2.5	(параллельно волокнам)
	5.6	(перпендикулярно волокнам)
Скелетная мышца	1.9	(параллельно волокнам)
	13.2	(перпендикулярно волокнам)
Легкие	20	
Жир	25	
Кость	177	

Рис. 12.6. Поперечное сечение легких. На рисунке указано удельное сопротивление шести типов тканей (Из [586]. Печатается с разрешения)

12.3. ПРОВЕДЕНИЕ ПО НЕРВАМ

На рисунке 12.7 показана структура нервной клетки (или нейрона) с ядром, дендритами (по которым поступает информация от окружающих клеток), аксоном, терминалями аксона и синапсами, позволяющими передавать сигнал на другие нейроны. В каждом нерве содержится множество таких аксонов. Безмиелиновые аксоны не имеют окружающей их оболочки, тогда как миелинизированные (миелиновые) аксоны окружены миелиновой оболочкой. Эта миелиновая оболочка образуется шванновскими клетками, которые концентрически наслаивают собственную плазматическую оболочку на осевой цилиндр (рис. 12.8). Миелиновая оболочка

покрывает не весь аксон; миелин прерывается через регулярные промежутки, образуя перехваты (или узлы) Ранвье (рис. 12.7). Мы сконцентрируем наше внимание на том, как происходит распространение нервного импульса по аксонам.

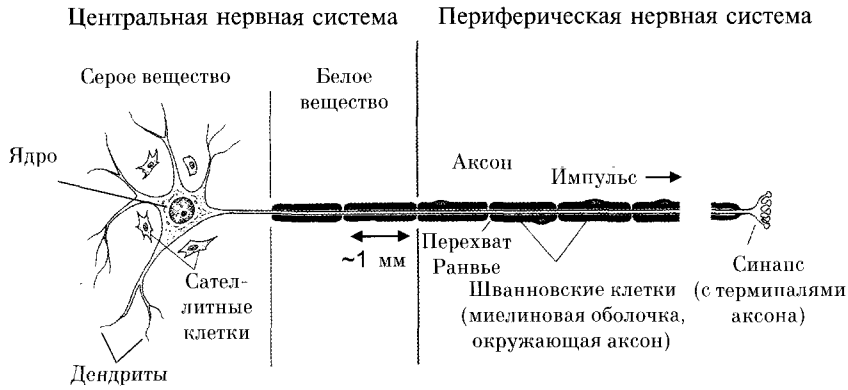


Рис. 12.7. Структура нейрона. (Из [592])

Отметим, что примерно 2/3 всех аксонов в нашем организме — безмиелиновые. Их радиус составляет 0,05–0,6 мкм, а скорость проведения по ним u (в м/с) вычисляется по формуле $u \approx 1{,}8\sqrt{a}$, где a — радиус аксона (осевого цилиндра) в микрометрах. Миелиновые волокна имеют наружный радиус от 0,5 до 10 мкм, и скорость проведения возбуждения по ним u (в м/с) определяется формулой $u \approx 12(a + b) \approx 17a$, где b — толщина миелиновой оболочки (в мкм), а величина $a + b$ равна наружному радиусу аксона. Расстояние между перехватами Ранвье может быть оценено как $\approx 280a$.

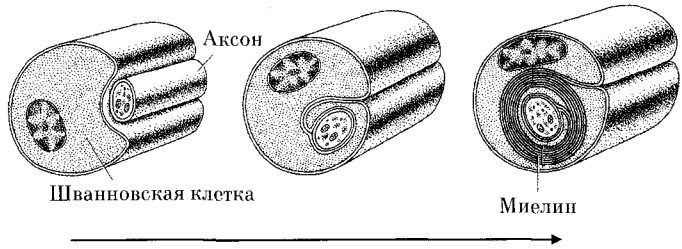


Рис. 12.7. Структура нейрона. (Из [592])

Нейроны, аксоны которых идут от сенсорных областей в спинной мозг (с периферии в центр) называются *афферентными* (или сенсорными (чувствительными) или, центростремительными). Нейроны, аксоны которых выходят из

вентральной поверхности ствола мозга или из спинного мозга и передают сигналы из центральной нервной системы на периферию, называются *эфферентными* (или двигательными (моторными), или центробежными) нейронами. По этим нейронам осуществляется управление движениями. В нервной системе человека содержится примерно 10 миллионов афферентных нейронов, 100 миллиардов нейронов, находящихся в мозге (эти нейроны обычно называют вставочными нейронами или интернейронами; они имеют примерно 100 триллионов синапсов) и примерно полмиллиона эфферентных нейронов. Таким образом, на каждый двигательный нейрон приходится примерно 20 сенсорных нейронов и несколько тысяч интернейронов. Пучки таких аксонов, находящиеся в мозге, называются трактами, а вне мозга эти пучки называются нервами. Подробное описание нервной системы можно посмотреть в работе [588].

12.3.1. Клеточные мембраны и распределение ионов

В нейронах и других клетках организма клеточные мембраны разделяют внеклеточное и внутриклеточное пространства. Ионы натрия, калия, хлора, отрицательно заряженные белки и ряд других заряженных частиц находятся как внутри нейронов (внутриклеточный пул), так и во внеклеточной среде. Концентрации этих заряженных частиц таковы, что и внутриклеточная, и внеклеточная жидкости электрически нейтральны (то есть число положительно заряженных частиц равно числу отрицательно заряженных частиц). Однако внутренняя сторона клеточной мембраны заряжена отрицательно по отношению к наружной стороне мембраны. Таким образом, на мембране создается *потенциал покоя*, составляющий примерно –70 мВ (рис. 12.9). Это значит, что если мы примем потенциал внеклеточной жидкости за 0, то внутриклеточная среда будет иметь потенциал, равный –70 мВ. Нам, однако, нет нужды как-либо фиксировать внеклеточный потенциал, поскольку значение имеет только разность потенциалов между внутренней и наружной поверхностью мембраны. Потенциал покоя регистрируется тогда, когда не проявляется какой-либо специфической активности в данном нервном волокне (по нерву не распространяется возбуждение). Такое состояние иногда называют *поляризованным состоянием*.

Несмотря на то, что внутриклеточная и внеклеточная среды электрически нейтральны, концентрация каждого из ионов по обе стороны от мембраны неодинаковы, что видно из рисунка 12.9. Это различие концентраций обязано своим происхождением динамическому равновесию. Когда происходит изменение проницаемости клеточной мембраны для различных ионов, возникает преходящее нарушение равновесия концентраций заряженных частиц по обе стороны мембраны, что приводит к изменению мембранного потенциала. Изменение мембранного потенциала от –70 мВ до –60 мВ, показанное на рисунке 12.10 (то есть увеличение мембранного потенциала) называется *деполяризацией*, а уменьшение

мембранного потенциала от –70 мВ до, скажем, –80 мВ называется *гиперполяризацией*. Деполяризация обусловливается потоком положительно заряженных частиц внутрь клетки или отрицательно заряженных частиц из клетки вовне. Гиперполяризация, напротив, связана с потоком отрицательно заряженных частиц внутрь клетки или положительно заряженных частиц из клетки. Изменения проницаемости мембраны для различных ионов определяется изменением состояния (открыванием или закрыванием) *ионных каналов*.

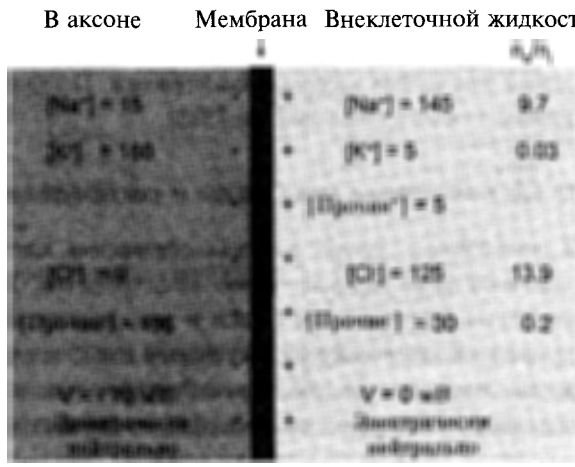


Рис. 12.9. Концентрация ионов (в мМ) в типичном аксоне нервной клетки млекопитающих (n_i) и во, окружающей эту клетку (n_o), а также их отношение (n_i/n_o). (Основано на [581])

На рисунке 12.9 также показаны концентрации некоторых важных заряженных частиц внутри клетки и вне её при мембранном потенциале покоя (в поляризованном состоянии). Видно, что концентрация ионов натрия (Na^+) вне клетки (145 мМ) значительно превышает концентрацию этих ионов внутри клетки (15 мМ), в то время как внутриклеточная концентрация ионов калия (K^+) значительно выше внеклеточной концентрации этих ионов (150 и 5 мМ).

Концентрации ионов вообще и, в частности, во внеклеточном и внутриклеточном пространствах определяются действием нескольких движущих сил:

1. Существует естественная тенденция выравнивания концентраций в пространстве. Если на клеточной мембране имеется градиент концентраций какого-либо иона, то должен возникнуть поток этого иона из области с большей концентрацией в область с меньшей концентрацией. Такой поток, который должен уравнять внутриклеточную и внеклеточную концентрации данного

иона, описывается первым законом диффузии Фика (7.51) $J_{diff} = -D_{diff}\, dn/dx$, где J_{diff} — диффузионный поток ионов в направлении x (то есть число ионов, проходящих через площадку единичной площади в единицу времени), D_{diff} — коэффициент диффузии, n — локальная концентрация данного иона и dn/dx — градиент локальной концентрации.

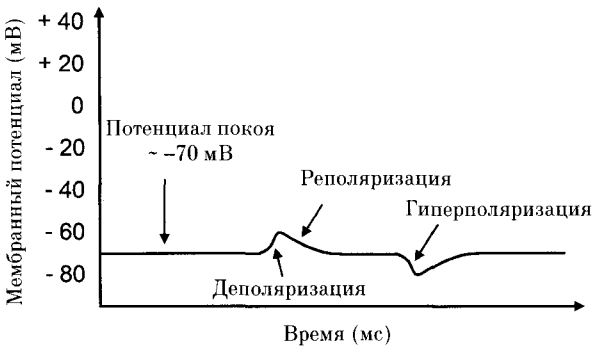


Рис. 12.10. Мембранный потенциал равный –70 мВ (внутренняя поверхность мембраны заряжена отрицательно относительно наружной поверхности) соответствует поляризованному состоянию. При деполяризации потенциал увеличивается; реполяризация возвращает мембранный потенциал к исходному уровню (к потенциалу покоя), а гиперполяризация означает уменьшение мембранного потенциала

2. Поскольку содержимое клетки имеет отрицательный потенциал по отношению к внешней среде, можно ожидать, что положительные ионы будут входить внутрь клетки, их концентрация во внутриклеточной жидкости увеличится и возникнет концентрационный градиент. Это утверждение справедливо для ионов K^+, но не верно для ионов Na^+. Аналогично, разумно ожидать, что под действием потенциала покоя отрицательные ионы будут выходить из клетки в межклеточную жидкость, что опять-таки приведет к возникновению концентрационного градиента. Это верно для ионов Cl^-, но не выполняется для отрицательно заряженных белков, которые образуют основную массу остальных отрицательно заряженных частиц.

   Заряженные частицы, попавшие в электрическое поле, должны двигаться с ускорением. Однако столкновения между частицами действует на них как тормозящая сила. В результате можно считать, что эти частицы движутся равномерно со скоростью v_{drift}. Как видно из задачи 12.7, эта скорость дрейфа для данного иона определяется соотношением

$$v_{drift} = \mu E, \tag{12.16}$$

где E — напряженность электрического поля, а величина μ называется подвижностью. Поток ионов, обусловленный действием электрического поля, равен

$$J_{\text{elect}} = nv_{\text{drift}} = n\mu E. \qquad (12.17)$$

3. Проницаемость клеточной мембраны и активные процессы приводят к тому, что концентрация ионов по обе стороны мембраны отличается от таковой, которую можно было бы ожидать, рассматривая только процессы диффузии и движение зарядов в электрическом поле. Мембрана клеток обладает высокой проницаемостью для ионов калия (K^+) и хлора (Cl^-), поэтому эти ионы ведут себя так, как ожидается. В то же время, мембрана практически непроницаема для белков, поэтому они концентрируются внутри клетки, обеспечивая, таким образом, большой отрицательный заряд внутри клетки. Специальный химический механизм обеспечивает активный транспорт через мембрану ионов K^+ и Na^+. Этот механизм, называемый натриевым насосом (или натрий-калиевой помпой) выводит из клетки три иона Na^+, транспортируя взамен внутрь клетки два иона K^+. В результате действия этого насоса внутри клетки поддерживается высокая концентрация ионов K^+ при том, что вне клетки наблюдается высокая концентрация ионов Na^+.

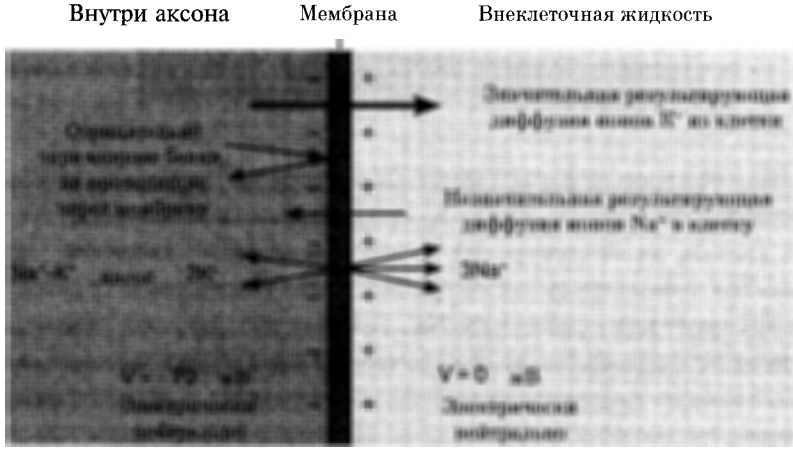
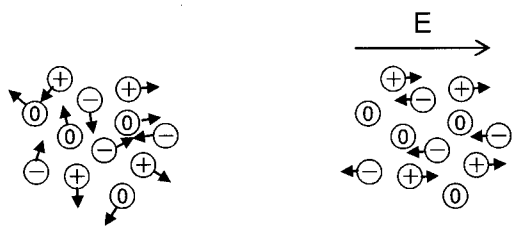


Рис. 12.11. Механизмы перемещения ионов через заряженную клеточную мембрану, которые определяют возникновение мембранного потенциала покоя

Высокая внеклеточная концентрация ионов Na^+ обеспечивается тем, что натриевый насос противостоит действию электростатических сил, пытающихся уравнять концентрацию этого иона внутри и вне клетки (рис. 12.11). Действие этого же натрий-калиевого насоса обеспечивает высокую внутриклеточную концентрация ионов K^+. Высокая концентрация ионов хлора (Cl^-) вне клетки определяется действием электрических сил, которые не позволяют уравнять

концентрацию этого иона внутри и вне клетки. Высокая концентрация отрицательно заряженных белков внутри клетки обусловлена их большими размерами, не позволяющими им проникать через клеточную мембрану.

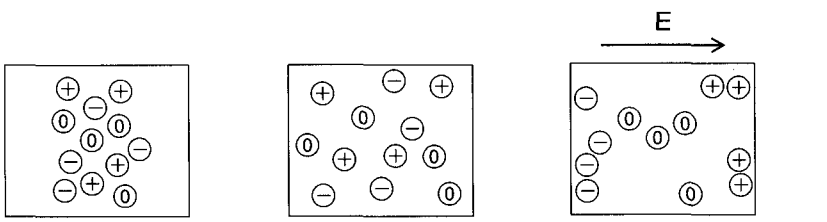


Только диффузия — *а*

Только электрическое поле — *б*

Рис. 12.12. Направление движения заряженных и нейтральных молекул, обусловленное только процессом диффузии (в данный момент времени) (*а*) и электрическим полем (*б*)

На рисунке 12.12 показано направление движения заряженных и нейтральных молекул в случаях, когда они находятся в состоянии хаотичного теплового движения в процессе диффузии и при действии на них электрического поля. На рисунке 12.13 показано различие в концентрировании в пространстве заряженных и нейтральных молекул в случае действия одной только диффузии и при действии электрического поля.



Исходное состояние — *а*

Спустя некоторое время в результате диффузии — *б*

Спустя некоторое время под действием электрического поля — *в*

Рис. 12.13. Размывание в пространстве полоски заряженных и нейтральных частиц (*а*), обусловленное только процессом диффузии (*б*) и только действием электрического поля (*в*)

Распределение ионов (тема для углубленного изучения)

Каково ожидаемое распределение ионов, обусловленное действием мембранного потенциала? Для начала рассмотрим распределение данного иона при некоторых стационарных условиях. В стационарном состоянии результирующий

поток ионов, обусловленный как диффузией, так и действием электрического поля, в некоторую область пространства равен нулю, то есть $J_{\text{diff}} + J_{\text{elect}} = 0$. Это значит, что, используя соотношения (7.51) и (12.17) можно записать

$$D_{\text{dif}} f = \frac{dn}{dx} n\mu E. \tag{12.18}$$

(Поскольку в стационарном состоянии число молекул n не зависит от времени, частная производная n по t, входящая в формулу (7.51) равна нулю.)

Коэффициент диффузии D_{diff} и подвижность μ тесно связаны между собой. Докажем это. Рассмотрим цилиндр, ориентированный вдоль оси x, площадь поперечного сечения которого равна A, а длина — dx. Пусть в этом цилиндре находятся ионы с зарядом q и их плотность равна n. Если к этому цилиндру в направлении x приложить электрическое поле напряженностью E, то на находящиеся в цилиндре ионы начнет действовать сила, равная $(nq)(Adx)E$, где nq — общий заряд в единице объема, а Adx — объем цилиндра. Действующая на этот цилиндр механическая сила равна разности сил, действующих на торцевые поверхности, каждая из которых представляет собой произведение давления P на площадь торцевой поверхности A. Учитывая, что $AP(x + dx) = A[P(x) + (dP/dx)dx]$, получим, что эта сила равна $-A(dP/dx)\,dx$. В стационарном состоянии сумма электрической и механической сил должна равняться нулю, откуда следует, что $dP/dx = nqE$. Используя уравнение состояния идеального газа (7.2) $P = nk_BT$ (где n, в данном случае, равно числу частиц в единице объема, так как вместо универсальной газовой постоянной R мы берем постоянную Больцмана k_B), получим $dP/dx = k_BT(dn/dx)$ или $k_BT(dn/dx) = nqE$. Сравнивая это выражение с формулой (12.18), получим *уравнение Эйнштейна*, описывающее связь между подвижностью и коэффициентом диффузии

$$\mu = \frac{qD_{\text{diff}}}{k_BT}. \tag{12.19}$$

Этой формулой мы в ближайшем времени воспользуемся.

Рассмотрим теперь поток зарядов, который обеспечивается движением ионов двух сортов: одни из них имеют заряд q (который мы будем считать положительным), плотность n_+ и подвижность μ_+, а другие имеют заряд $-q$ при плотности частиц n_- и подвижности μ_-. (Подвижности будем считать положительными, а потому для отрицательных ионов скорость дрейфа должна выражаться соотношением $v_{\text{drift}} = -\mu_- E$.) Условие электронейтральности для этих двух сортов ионов будет иметь вид $n_+ = n_- = n$. Поток частиц каждого сорта определяется концентрационным градиентом для данного типа ионов и их движением под действием электрического поля. Поток заряда (или плотность тока) j_{flux} равен произведению заряда иона на поток ионов. Для положительных ионов $j_{\text{flux},+} = q\,(J_{\text{diff},+} + J_{\text{elect},+}) = -qD_{\text{diff},+}(dn/dx) + qn\,\mu_+E$, а для отрицательных ионов

$j_{\text{flux},-} = q\,(J_{\text{diff},-} + J_{\text{elect},-}) = qD_{\text{diff},-}\,(dn/dx) + qn\,\mu_- E$. Таким образом, общая плотность тока равна

$$j_{\text{flux}} = -q\left(D_{\text{diff},+} - D_{\text{diff},-}\right)\frac{dn}{dx} + qn\left(\mu_+ + \mu_-\right)E\,. \tag{12.20}$$

Это соотношение известно как *уравнение Нернста-Планка*. Если воспользоваться тем, что $(dn/dx)/n$ равно $d\ ln\ n/dx$, это уравнение можно переписать в виде

$$j_{\text{flux}} = qn\left(\mu_+ + \mu_-\right)\left(E - \frac{D_{\text{diff},+} - D_{\text{diff},-}}{\mu_+ + \mu_-}\frac{d\ ln\ n}{dx}\right). \tag{12.21}$$

Обратим внимание на то, что первые три сомножителя в правой части последнего уравнения представляют собой проводимость, $\sigma = qn\ (\mu_+ + \mu_-)$. (А величина $q_i\,\mu_i$ представляет собой множитель $\Lambda_{0,\,\text{I}}$ из уравнения (12.15).)

Если суммарный ток равен нулю, то получается соотношение

$$E = \frac{D_{\text{diff},+} - D_{\text{diff},-}}{\mu_+ + \mu_-}\frac{d\ ln\ n}{dx}\,. \tag{12.22}$$

Таким образом, разность потенциалов между двумя точками, например, между внутренней поверхностью мембраны (индекс i, *inside*) и наружной её поверхностью (индекс o, *outside*) равна

$$\Delta V = V_i - V_o = -\int_{\text{outside}}^{\text{inside}} E dx \tag{12.23}$$

$$= -\frac{D_{\text{diff},+} - D_{\text{diff},-}}{\mu_+ + \mu_-}\int_{\text{outside}}^{\text{inside}}\frac{d\ ln\ n}{dx}dx \tag{12.24}$$

$$= \frac{D_{\text{diff},+} - D_{\text{diff},-}}{\mu_+ + \mu_-}\ln\left(n_{\text{i}}/n_{\text{o}}\right). \tag{12.25}.$$

Из уравнения Эйнштейна (12.19) мы знаем, что $D_{\text{diff}} = \mu k_B T/q$, откуда следует

$$\Delta V = -\frac{k_B T}{q}\frac{\mu_+ - \mu_-}{\mu_+ + \mu_-}\ln\left(n_{\text{i}}/n_{\text{o}}\right). \tag{12.26}$$

Последняя формула представляет собой *уравнение Нернста*.

Применив это уравнение к мембране, которую будем считать непроницаемой для отрицательных ионов, то есть $\mu_- = 0$, получим

$$\Delta V = -\frac{k_B T}{q}\ln\left(n_{\text{i}}/n_{\text{o}}\right). \tag{12.27}.$$

Считая заряд $q = Ze$, где e — величина элементарного заряда (заряд электрона или протона), можно получить соотношение

$$\frac{n_i}{n_o} = exp\left(-Ze\left(V_i - V_o\right)/k_BT\right). \qquad (12.28)$$

Полученное отношение концентраций называется доннановским отношением, а вся рассмотренная выше ситуация называется *доннановским равновесием.*

Это выражение для отношения концентраций можно также получить, используя распределение Максвелла-Больцмана, которое дает вероятность реализации состояния $P(E, T)$, где E — это энергия данного состояния, когда наблюдается тепловое равновесие с окружающей средой при температуре T

$$P(E,T) = A\,exp\left(-E/k_BT\right). \qquad (12.29)$$

Потенциальная энергия заряда в электрическом поле $E = ZeV$. Если бы данный объект (данный сорт ионов) находился в состоянии теплового равновесия, можно было бы ожидать, что его концентрация n была бы пропорциональна величине $exp(-ZeV_{local}/k_BT)$, где V_{local} представляет собой локальный потенциал (потенциал в данном месте). Более точно концентрация выражается следующим образом:

$$n = n_\infty\, exp\left(-ZeV_{local}/k_BT\right), \qquad (12.30)$$

где n_∞ — концентрация в сильно удаленной точке, в которой потенциал равен нулю. В частности, мы можем ожидать, что для каждого сорта ионов отношение концентраций внутри и вне клетки будет даваться соотношением (12.28).

Доннановское отношение основывается на физике первых двух движущих сил, которые мы рассматривали выше, а также на физике теплового равновесия. Для потенциала покоя $V_i - V_o = -70$ мВ при температуре T = 310K (что соответствует внутренней температуре тела) и при Z = +1 (однозарядные положительные ионы), можно ожидать, что при доннановском равновесии отношение концентраций ионов внутри и вне клетки будет равно $n_i/n_o = 13{,}7$. Для ионов Na^+ это отношение равно 15/145 = 0,103, а для ионов K^+ — 150/5 = 30. Для отрицательных ионов ($Z = -1$) можно ожидать отношения $n_i/n_o = 1/13{,}7 = 0{,}073$. Для ионов хлора ($Cl^-$) это отношение равно 9/125 = 0,072, а для остальных однозарядных отрицательных ионов $n_i/n_o = 156/30 = 5{,}2$. Мы видим достаточно хорошее соответствие для ионов калия и хлора и сильное несоответствие между рассчитанными и реально существующими отношениями концентраций для ионов натрия, а также прочих отрицательных ионов. Причины такого расхождения обсуждались нами ранее, например, натриевый насос для ионов Na^+. По этой же причине нет и идеального соответствия и для ионов K^+, поскольку натриевый насос переносит ионы калия извне внутрь клетки.

Теоретический *потенциал Нернста* V_{Nernst} представляет собой потенциал, который должен давать реально наблюдаемые отношения концентраций

$$\left(\frac{n_i}{n_o}\right)_{observed} = exp\left(-ZeV_{Nernst}/k_BT\right). \qquad (12.31)$$

Для ионов Na^+ это 61 мВ, для K^+ это –91 мВ, а для Cl^- — –70 мВ.

Обобщение уравнения Нернста (12.27) для нескольких ионов (таких, как Na^+, K^+ и Cl^-) с учетом индивидуальной (селективной, избирательной) проницаемости мембраны для каждого иона приводит к *уравнению Гольдмана*:

$$\Delta V = -\frac{k_B}{T} ln \frac{p_{Na} n_{Na,i} + p_K n_{K,i} + p_{Cl} n_{Cl,i}}{p_{Na} n_{Na,o} + p_K n_{K,o} + p_{Cl} n_{Cl,o}}. \qquad (12.32)$$

Здесь величина p является проводимостью мембраны для соответствующего иона, а индексы «i» и «o» соответствуют внутренней и внешней сторонам мембраны (аксоплазме и внеклеточной жидкости). Для нейронов и сенсорных клеток *проводимостью хлора можно пренебречь*, что упрощает уравнение Гольдмана следующим образом:

$$\Delta V = -\frac{k_B}{T} ln \frac{p_{Na} n_{Na,i} + p_K n_{K,i}}{p_{Na} n_{Na,o} + p_K n_{K,o}} \qquad (12.33)$$

или

$$\Delta V = -\frac{k_B}{T} ln \frac{\alpha n_{Na,i} + n_{K,i}}{\alpha n_{Na,o} + n_{K,o}}. \qquad (12.34)$$

Здесь $\alpha = p_{Na}/p_K$. Подставляя в эту формулу концентрации ионов и отношение проводимостей $\alpha = 0{,}02$, получаем потенциал мембраны –75 мВ, что ближе к реальной величине потенциала покоя нейрона, чем величина потенциала Нернста $V_{Nernst} = -91$ мВ для ионов калия.

Уравнение Пуассона–Больцмана (тема для углубленного изучения)

Ранее мы определили величину мембранного потенциала с помощью данных о концентрациях ионов с обеих сторон мембраны и ее избирательной проницаемости для каждого типа ионов. Теперь мы выясним, как изменяется потенциал в растворе, зная распределение зарядов в этом растворе и применяя формулы (12.1) и (12.3).

Окружим заряд q сферой. На этой сфере представим себе маленькие (практически плоские) площадки. Пусть из каждой площадки направлен наружу маленький вектор **da**, который перпендикулярен этой площадке (этот вектор мы обозначили двумя буквами, чтобы подчеркнуть его малую величину). Элементарную площадку пронизывает вектор напряженности электрического поля **E**. Этот вектор мы умножим скалярным образом на вектор **da** (перемножая длины двух векторов и умножая полученный результат на косинус угла между ними). Проделаем такое умножение для каждой площадки нашей сферы и сложим все полученные произведения. В результате мы придем к тому, что математики называют «поверхностным интегралом напряженности электрического поля». Как и любой интеграл, это всего лишь сумма многих малых величин. Оказывается,

что взятый нами интеграл пропорционален заряду, заключенному внутри сферы (кстати, мы могли окружить заряд любой поверхностью — интеграл бы не изменился). Этот результат называется законом Гаусса:

$$\int \mathbf{E} \cdot d\mathbf{a} = \frac{1}{\epsilon_0 \epsilon} q . \tag{12.35}$$

Этот же закон можно встретить в «дифференциальной форме»:

$$\nabla \cdot \mathbf{E} = \frac{1}{\epsilon_0 \epsilon} \rho . \tag{12.36}$$

Здесь скалярное произведение треугольника («градиент–вектор», оператор набла) на напряженность электрического поля является операцией векторного анализа («дивергенцией»). Буквой ρ обозначена плотность электрических зарядов, которая определяется следующим выражением:

$$\rho = \sum_i Z_i e n_i . \tag{12.37}$$

Для одномерных задач (то есть, для таких, где все параметры изменяются только вдоль одной координаты — например, перпендикулярно клеточной мембране) закон Гаусса редуцируется к следующему виду:

$$\frac{dE}{dx} = \frac{1}{\epsilon_0 \epsilon} \rho . \tag{12.38}$$

С помощью формул связи потенциала с напряженностью поля (12.4) и (12.5) уравнение (12.38) превращается в уравнение Пуассона:

$$\nabla^2 V = -\frac{1}{\epsilon_0 \epsilon} \rho . \tag{12.39}$$

Для одномерного случая это уравнение редуцируется к следующему виду:

$$\frac{d^2 V}{dx_2} = -\frac{1}{\epsilon_0 \epsilon} \rho . \tag{12.40}$$

Комбинируя это уравнение с формулой Больцмана (12.30) и с формулой плотности заряда (12.37), получим уравнение Пуассона-Больцмана:

$$\nabla^2 V = -\frac{1}{\epsilon_0 \epsilon} \sum_i Z_i e n_{i,0} \exp\left(-Z_i e V / k_B T\right) . \tag{12.41}$$

Здесь треугольник «в квадрате» снова обозначает операцию векторного анализа, называемую «оператор Лапласа». (Как обычно, для одномерного случая мы получим привычные производные вместо таких устрашающих символов). Обратите внимание на то, что если бы в растворе не было подвижных зарядов, то

потенциал помещенного в него одиночного иона с зарядом Ze определялся бы формулой (12.2) как $V = Ze/4\pi\varepsilon_0\epsilon r$. Из уравнения (12.41) видно, что экспонента справа (которая меньше единицы) умножается на заряды ионов, тем самым как бы уменьшая их, что вызовет снижение потенциала вокруг этих зарядов. Этот эффект называется *экранированием* зарядов в данной области раствора другими зарядами, расположенными вокруг этой области. Точное решение уравнения Пуассона-Больцмана подтверждает наши интуитивные рассуждения об эффекте экранирования. При $Z_i eV/k_B T \ll 1$ мы сможем применить формулу $exp(x) \approx 1 + x$, которая верна для малых величин $|x| \ll 1$. Заменяя экспоненту выражением $(1 - Z_i eV/k_B T)$, упрощаем уравнение (12.41) следующим образом:

$$\nabla^2 V = -\frac{1}{\epsilon_0 \epsilon}\sum_i Z_i e n_{i,0} + \frac{1}{\epsilon_0 \epsilon}\sum_i \frac{Z_i^2 e^2 n_{i,0} V}{k_B T}. \qquad (12.42)$$

Если некоторая область раствора электрически нейтральна (сумма всех зарядов внутри этой области равна нулю), то первый член в правой части уравнения равен нулю, что упрощает уравнение Пуассона-Больцмана следующим образом:

$$\nabla^2 V = \frac{e^2}{\epsilon_0 \epsilon k_B T}\left(\sum_i Z_i^2 n_{i,0}\right) V \qquad (12.43)$$

или

$$\nabla^2 V = \kappa^2 V. \qquad (12.44)$$

Здесь буквой κ обозначена величина

$$\kappa^2 = \frac{e^2}{\epsilon_0 \epsilon k_B T}\sum_i Z_i^2 n_{i,0}. \qquad (12.45)$$

Обратная величина $1/\kappa$ имеет размерность длины и называется дебаевским радиусом (а также радиусом Дебая–Хюкеля). Для трехмерного и центрально-симметричного случая уравнение (12.43) решено в приложении «С» (см. также задачу 12.8). Ответ выглядит следующим образом:

$$V(r) = \frac{Ze}{4\pi\epsilon_0 \epsilon r} exp(-\kappa r). \qquad (12.46)$$

Физический смысл этого решения заключается в том, что точечный заряд, внесенный в раствор, экранируется (то есть, его поле становится близким к нулю) на расстоянии свыше дебаевского радиуса $1/\kappa$.

12.3.2. Варианты возбуждения мембраны

Мембрана нервной клетки возбуждается двумя способами, генерируя либо градуальные потенциалы различной амплитуды, либо потенциал действия ПД строго определенной формы (его также называют спайком от сло-

ва *spike* = колючка, «царапка» на старых самописцах от быстро изменяющегося сигнала).

Градуальные потенциалы (рис. 12.14) представляют собой малые изменения (возмущения) мембранного потенциала, которые вызываются различными причинами — нейротрансмиттерами, стимуляцией рецептора (чувствительного окончания аксона), а также спонтанным током утечки через клеточную мембрану.

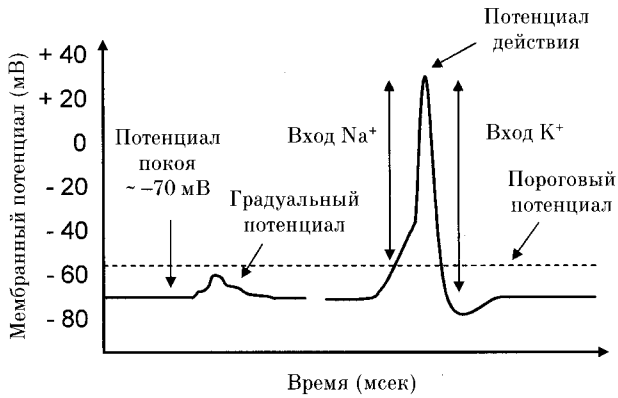


Рис. 12.14. Градуальный (подпороговый) потенциал слева и (надпороговый) потенциал действия ПД справа

Для градуального потенциала не существует порога стимуляции. Длительность этих потенциалов варьирует от 5 мсек до нескольких минут. Градуальные потенциалы могут быть либо деполяризационными, либо гиперполяризационными. Последовательно возбужденные градуальные потенциалы алгебраически складываются. Эти потенциалы охватывают лишь небольшой участок аксона и не способны распространяться на большие расстояния из-за их затухания.

Потенциалы действия ПД качественно отличаются от градуальных потенциалов во всех отношениях (рис. 12.14). ПД начинается с достаточно большого уровня деполяризации (15–20 мВ выше потенциала покоя, равного –70 мВ), так что порог ПД составляет примерно –55 мВ. При этом потенциале в мембране открывается достаточно большое число натриевых каналов, через которые внутрь клетки начинают течь положительно заряженные ионы натрия. В результате деполяризация мембраны усиливается, что приводит к открыванию новых натриевых каналов. Мембрана деполяризуется до равновесного потенциала по натриевым ионам (примерно +50 мВ), после чего в игру вступают калиевые каналы, благодаря которым мембранный потенциал возвращается к потенциалу покоя. Амплитуда ПД составляет 50 мВ – (–70 мВ) = 120 мВ.

Длительность ПД равна 1–5 мсек. Потенциалы действия не складываются. ПД распространяется по аксону без затухания (без декремента). К этому вопросу мы вернемся в разделе 12.3.3.

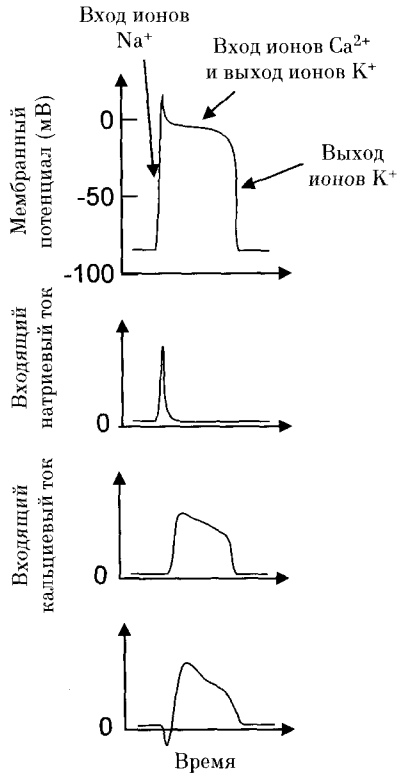


Рис. 12.15. Потенциал действия и ионные токи кардиомиоцита (мышечной клетки сердца). Вверху показана форма ПД, а внизу — натриевый, кальциевый и калиевый токи [585]

На рис. 12.14 показана зависимость ПД от времени для одной точки аксона. ПД зависит не только от времени, но и от расстояния (x) вдоль аксона. Другими словами, потенциал действия является функцией двух переменных. В математике подобные функции двух переменных применяют для описания прямолинейного распространения волны и процессов диффузии. ПД является типичной волной, распространяющейся без декремента по нервному волокну. На рисунке 12.15 показана деполяризация и реполяризация (ПД) кардиомиоцита (мышечной клетки сердца), а также лежащие в основе этих процессов ионные токи. На рисунке 12.16 показана форма распространяющегося ПД

для двух последовательных моментов времени. Там же показано направление движения ионов через мембрану в ее возбужденном участке.

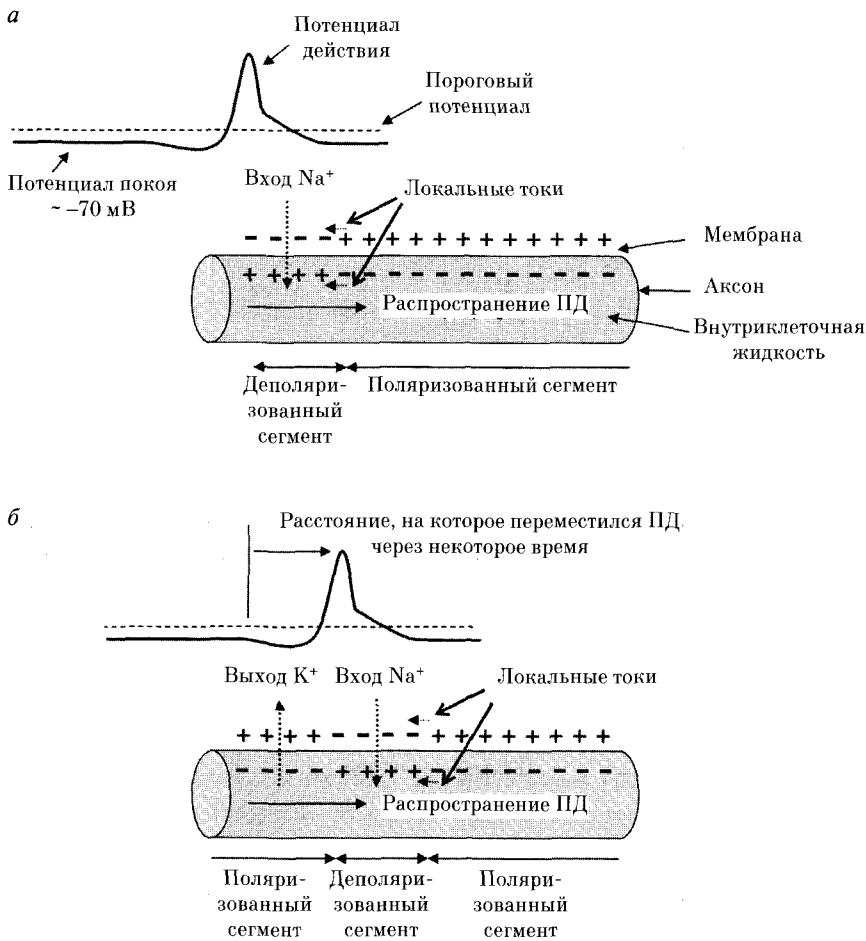


Рис. 12.16. Движение ионов через мембрану во время распространения потенциала действия. Показаны два графика зависимости ПД от расстояния вдоль аксона, которые нарисованы для двух моментов времени (ПД на нижней панели «сфотографирован» позднее, чем ПД на верхней панели)

12.3.3. Математическая модель возбудимой мембраны

Аксон нервной клетки можно рассматривать как электрический кабель с обычными («пассивными») электрическими характеристиками, рассчитанными на единицу его длины. К этим удельным характеристикам относятся сопротивление аксоплазмы r_i, сопротивление наружного (внеклеточного) раствора r_o,

сопротивление мембраны r_m и емкость мембраны c_m. В результате аксон можно представить как серию последовательно соединенных электрических звеньев (рис. 12.17) — точно так же, как в физике моделируют электрический кабель. Оказывается, что кабель с реальными характеристиками аксона нервной клетки является исключительно плохим средством передачи сигналов. Физики сказали бы, что этот кабель характеризуется большой утечкой, очень высоким сопротивлением и т.д. Мы увидим ниже, что потенциал, поданный на конец такого кабеля, затухает вдоль кабеля уже на небольшом расстоянии. В реальном аксоне кроме «пассивных» элементов есть «активные» элементы, выделяющие электрическую энергию, необходимую для передачи ПД без затухания на большие расстояния. Эти элементы можно представить себе как встроенные в мембрану аксона батарейки (подключенные параллельно элементам r_i и c_m), которые включаются и выключаются в строгой последовательности. Вы, наверное, догадались, что такими «батарейками» являются селективные ионные каналы, через которые протекают ионы только определенного вида (рис. 12.20). Чтобы такие «батарейки» работали, концентрации проникающих ионов по обе стороны мембраны должны значительно отличаться, что действительно имеет место в живом организме. Подробнее эти вопросы изложены в работах [569, 581, 582, 586].

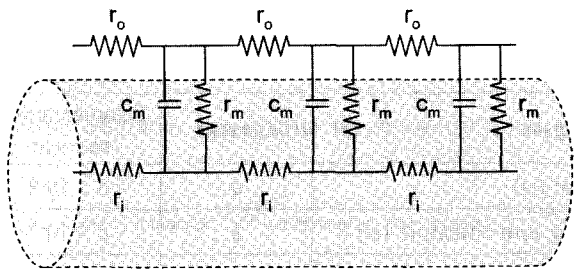


Рис. 12.17. Электрическая схема аксона, разбитого на сегменты, моделирующие распределенные параметры мембраны и окружающие мембрану растворы. Аксоплазма и внеклеточный раствор моделируются цепочкой последовательных сопротивлений (соответственно, r_i и r_o). Электрические свойства кольцевого сегмента мембраны представлены емкостью и сопротивлением этого сегмента (соответственно, c_m и r_m). Все указанные величины вычисляются на основе измеренных удельных значений емкости и сопротивления с учетом геометрических параметров аксона

Свойства нейронов и нервов

Характеристики безмиелиновых и миелиновых аксонов нервных клеток (таблица 12.5) помогают понять природу электрических процессов в аксонах на основе того, что известно в физике об электрических кабелях. Типичное значение удельного сопротивления аксоплазмы безмиелинового («безмякотного»)

нервного волокна составляет $\rho_i = 0{,}5$ ом-м. Для нервного волокна с радиусом $a = 5$ мкм (5×10^{-6} м) получим, что сопротивление единицы длины аксоплазмы равно следующей величине:

$$r_i = \frac{\rho_i}{\pi a^2} = \frac{0.5\ \text{ом-м}}{\pi(5\times10^{-6}\ \text{м})^2} = 6.4\times10^9\ \text{ом/м} = 6.4\times10^3\ \text{ом/мкм}. \qquad (12.47)$$

Удельное сопротивление мембраны $\rho_m = 1.6\times10^7$ ом-м. С учетом толщины мембраны $b = 6\times10^{-9}$ м и площади кольца — поперечного сечения мембраны $A = 2\pi ab$, получим следующее значение для сопротивления мембраны, отнесенного к единице длины вдоль аксона:

$$r_m = \frac{\rho_m}{2\pi ab} = \frac{1.6\times10^7\ \text{ом-м}}{2\pi(5\times10^{-6}\ \text{м})(6\times10^{-9}\text{м})} \qquad (12.48)$$

$$= 8\times10^{19}\text{ом/м} = 8\times10^{13}\ \text{ом/мкм}. \qquad (12.49)$$

Эта величина настолько большая, что при реальной величине ПД ток через невозбужденную мембрану пренебрежимо меньше токов, протекающих по аксоплазме и по возбужденным участкам мембраны.

Таблица 12.5. Типичные характеристики безмиелинового и миелинового аксона [570, 571, 581].

Параметр	Символ	Безмиелиновое волокно	Миелиновое волокно
Внутренний радиус (м)	a	5×10^{-6}	5×10^{-6}
Толщина мембраны или миелина (м)	b	6×10^{-9}	2×10^{-6}
Удельное сопротивление аксоплазмы (ом-м)	ρ_i	1.1	1.1
Диэлектрическая проницаемость мембраны (сек/ом-м)	$\kappa\varepsilon_0$	6.20×10^{-11}	6.20×10^{-11}
Удельное сопротивление мембраны или миелина (ом-м)	ρ_m	10^7	10^7
Сопротивление единицы длины раствора[a] (ом/м)	r	6.37×10^9	6.37×10^9
Проводимость мембраны на единице длины аксона (мо/м)	g_m	1.25×10^4	3×10^{-7}
Емкость мембраны на единице длины аксона (Ф/м)	C_m	3×10^{-7}	8×10^{-10}

[a] Жидкость снаружи и внутри волокна.

Поперечное (*transverse*) сопротивление мембраны равно ($_m b$) $A_{\text{transverse}}$, так что поперечная проводимость мембраны на единицу площади определяется формулой:

$$g_m = \frac{1}{\rho_m b}. \tag{12.50}$$

Здесь учтено то, что сопротивление и проводимость являются обратными величинами.

Учитывая, что радиус (a) безмиелинового аксона много больше толщины мембраны (b), цилиндрическую мембрану можно мысленно разрезать вдоль волокна и распрямить на плоскости (подобно рис. 8.23). В получившейся структуре мы узнаем плоскопараллельный конденсатор с расстоянием между пластинами (b) и площадью A = aL, где L является длиной сегмента аксона. Диэлектрическая проницаемость мембраны k = 7, так что с учетом диэлектрической проницаемости вакуума $\varepsilon_0 = 8.85 \times 10^{-12}$ сек/ом-м получаем $k\varepsilon_0 = 6.20 \times 10^{-11}$ сек/ом-м. Из уравнения емкости плоскопараллельного конденсатора (12.13) получаем значение емкости мембраны *на единицу длины безмиелинового аксона:*

$$C_{\text{плоскопарал. конд., на единицу длины}} = C_{\text{плоскопарал. конденсатор}}/L = k\varepsilon_0 a/b \tag{12.51}$$

$$= (6.20 \times 10^{-11} \text{ сек/ом-м})(5 \times 10^{-6} \text{ м})/(6 \times 10^{-9} \text{ м}) \tag{12.52}$$

$$= 3 \times 10^{-7} \text{ Ф/м}. \tag{12.53}$$

Аналогично, значение емкости мембраны на единицу площади выглядит следующим образом:

$$C_{\text{плоскопарал. конд., на единицу площади}} = C_{\text{плоскопарал. конденсатор}}/La = k\varepsilon_0/b \tag{12.54}$$

$$= (6.20\times10^{-11} \text{ сек/ом-м})/(6\times10^{-9}\text{м}) \tag{12.55}$$

$$= 0.01 \text{ Ф/м}^2. \tag{12.56}$$

Вспоминая (12.12), что $q = CV$, получим плотность заряда мембраны (заряд мембраны единичной площади) $\sigma = q/A = (C/A)/V$. При потенциале покоя (–70 мВ) получаем $\sigma = (C/A)/V = (0.01 \text{ Ф/м}^2)(70 \text{ мВ}) = 7 \times 10^{-4}$ к/м^2. Учитывая, что элементарный заряд равен 1.6×10^{-19}к, получим, что на одном квадратном микроне мембраны расположено следующее число элементарных зарядов: $(7 \times 10^{-4})(6.25 \times 10^{18})/10^{12} = 4.4 \times 10^3$.

Насколько влияет поток ионов натрия через открытые натриевые каналы на количество этих ионов в аксоплазме? При открывании натриевых каналов развивается потенциал действия, который изменяет мембранный потенциал примерно на

100 мВ. Выше мы видели, что потенциалу покоя величиной –70 мВ соответствует наличие 4.4×10^3 элементарных заряда на одном квадратном микроне мембраны, так что изменению потенциала во время ПД соответствует перемещение 6×10^3 зарядов на квадратном микроне мембраны. Рассмотрим сегмент аксона длиной 1 мкм. Площадь мембраны такого сегмента составит $2\pi(5 \text{ мкм})(1 \text{ мкм}) = 31 \text{ мкм}^2$. Округляя, получим, что через данный фрагмент мембраны в выделенный сегмент волокна поступило 2×10^5 ионов Na^+. Здесь мы учли, что заряд иона натрия равен одному элементарному заряду. Концентрация ионов натрия в аксоплазме в покое равна 15 мМ/л. Иными словами, в одном литре аксоплазмы содержится $(15 \times 6.02 \times 10^{20})$ ионов натрия. Соответственно, в одном кубическом микроне находится в 10^{15} ионов меньше. Объем выделенного сегмента составляет $\pi \times (5 \text{ мкм}^2) \times (1 \text{ мкм})$. В результате несложных вычислений получаем 7×10^8 ионов натрия в выделенном сегменте волокна, которые находятся в аксоплазме при потенциале покоя (кстати, ионов калия в аксоплазме на порядок больше). Наши оценки показывают, что одиночный ПД повышает концентрацию ионов натрия в аксоплазме всего на 0,03%. Значительные изменения потенциала часто вызываются перемещением ничтожного количества заряда — это физики хорошо знают.

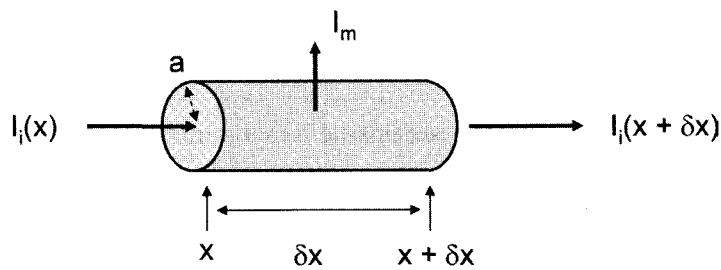


Рис. 12.18. Продольный сегмент волокна малой длины δx, который применяется для выведения кабельного уравнения [581]

Расчет распространения ПД по аксону (тема для углубленного изучения)

Если к аксону нервной клетки приложить напряжение, то произойдет целый ряд событий. Ионы потекут через мембрану и окружающую ее растворы, поскольку эти элементы электрической цепи обладают определенной электрической проводимостью. Кроме того, часть тока потребуется для изменения заряда мембранной емкости до нового потенциала. Потенциалы и токи в аксоне распределятся в соответствии с законом Ома, причем в областях, охваченных электрическим током, будет выделяться тепловая энергия. Часть электрической энергии будет запасаться в мембране благодаря ее электрической емкости.

Рассмотрим цилиндрический сегмент аксона радиуса (a) и малой длины δx, который расположен на расстоянии (x) от начала оси абсцисс (рис. 12.18). Для расчетов выбирают узкий сегмент, форма которого напоминает таблетку (*pillbox*), однако на рисунке мы показываем его протяженным для наглядности. Потенциал наружного раствора примем за нуль, причем его сопротивлением пренебрежем. Потенциал внутри волокна обозначим буквой V. Этот потенциал зависит от времени t и от расстояния вдоль аксона x, так что на левом конце сегмента $V = V(x, t)$, а на правом конце $V = V(x + \delta x, t)$. Аналогично, токи, протекающие по аксоплазме через торцы сегмента, обозначим как $I_i(x, t)$ и $I_i(x + \delta x, t)$. На внешней стороне мембраны находится заряд q, а на внутренней расположен заряд $(-q)$. «Физическая» модель мембраны показана на рисунке 12.19.

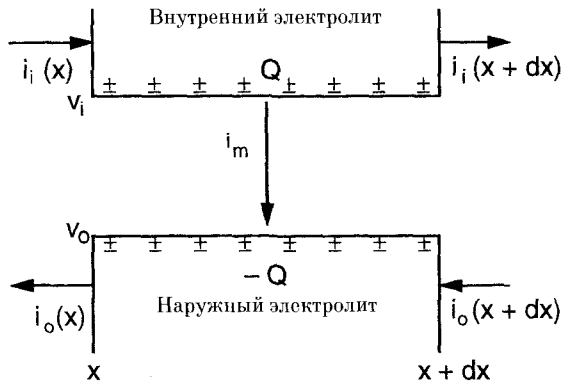


Рис. 12.19. Физическая модель сегмента аксона [581]

Сначала применим к рассматриваемому сегменту аксона первый закон Кирхгофа (12.8). С левого торца в сегмент поступает ток $I_i(x)$. Заметьте, что иногда мы «забываем» о второй переменной (времени) при обозначении функции, если это не влияет на результат. Из правого торца вытекает ток $I_i(x + \delta x)$, что эквивалентно тому, что через него в сегмент поступает противоположный ток $-I_i(x + \delta x)$. Кроме того, в сегмент текут токи через сопротивление и емкость мембраны. Ионный ток (течет через сопротивление), обозначим I_m, причем будем считать его положительным, если он вытекает из сегмента. Соответственно, в сегмент втекает ток $(-I_m)$. Напряжение на мембране связано с зарядом формулой $V = q/C_m$, где C_m является емкостью мембраны. Продифференцируем эту формулу по времени:

$$\frac{dV}{dt} = \frac{dq/dt}{C_m} = \frac{I_c}{C_m}. \qquad (12.57)$$

или

$$I_c = C_m \frac{dV}{dt}. \tag{12.58}$$

Здесь I_c является емкостным током, который принимает положительное значение, если течет наружу из клетки. Соответственно, ток $(-I_c) = -C_m(\mathrm{d}V/\mathrm{d}t)$ течет внутрь волокна. По первому закону Кирхгоффа, сумма всех втекающих токов равна нулю:

$$I_i(x) - I_i(x + \delta x) - I_m - C_m \frac{dV}{dt} = 0 \tag{12.59}$$

или

$$I_i(x) - I_i(x + \delta x) - I_m = C_m \frac{dV}{dt}. \tag{12.60}$$

Поскольку длина сегмента мала, то $I_i(x + \delta x) \approx I_i(x) + (\mathrm{d}I_i/\mathrm{d}x)\delta x$ или $I_i(x) - I_i(x + \delta x) \approx -(\mathrm{d}I_i/\mathrm{d}x)\delta x$, так что уравнение (12.60) преобразуется следующим образом:

$$-\frac{dI_i}{dx}\delta x - I_m = C_m \frac{dV}{dt}. \tag{12.61}$$

По закону Ома, падение напряжение на сегменте выражается следующим образом:

$$V(x) - V(x + \delta x) = I_i(x) r_i(\delta x). \tag{12.62}$$

В этом преобразовании учтено, что сопротивление сегмента между его торцами $R_i = r_i \delta x$. Учитывая, что $V(x + \delta x) \approx V(x) + (dV/dx)\delta x$, из (12.62) получаем следующее уравнение:

$$I_i(x) = -\frac{1}{r_i}\frac{dV}{dx}. \tag{12.63}$$

Дифференцирование этого уравнения по (x) дает $dI_i/dx = -(1/r_i)\, d^2V/dx^2$, так что уравнение (12.61) принимает следующий вид:

$$\frac{1}{r_i}\frac{d^2V}{dx^2}(\delta x) - I_m = C_m \frac{dV}{dt}. \tag{12.64}$$

Поделим обе части уравнения на площадь мембраны сегмента, равной $(2\pi a)(\delta x)$:

$$\frac{1}{2\pi a r_i}\frac{d^2V}{dx^2} - \frac{I_m}{(2\pi a)\delta x} = \frac{C_m}{2\pi a(\delta x)}\frac{dV}{dt}. \tag{12.65}$$

Обозначим плотность мембранного тока как $J_m = I_m/(2\pi a\ (\delta x))$, а удельную емкость мембраны (то есть, емкость участка мембраны единичной площади) как $c_m = C_m/(2\pi a\ (\delta x))$. Теперь (12.65) выглядит следующим образом:

$$\frac{1}{2\pi a r_i}\frac{d^2V}{dx^2} - J_m = c_m\frac{dV}{dt} \tag{12.66}$$

или

$$c_m\frac{\partial V(x,t)}{\partial t} = -J_m + \frac{1}{2\pi a r_i}\frac{\partial^2 V(x,t)}{\partial x^2}. \tag{12.67}$$

То, что мы получили, называется уравнением в частных производных. Частные производные получают обычным дифференцированием (например, по времени t), считая при этой операции все остальные аргументы функции (в этом примере координату x) постоянными.

Каким образом узнать величину ионного тока через мембрану? Это самый главный вопрос, за решение которого классики нейробиологии Ходжкин и Хаксли получили Нобелевскую премию. Будем моделировать ионные токи по каждому виду иона формулой $g_i\,(V-V_i)$. Здесь g_i является удельной проводимостью (проводимостью участка мембраны единичной площади), а постоянная величина V_i называется *потенциалом реверсии* (или *равновесным потенциалом*) и определяется отношением концентрации данного иона (i) по обе стороны мембраны. Таким образом, плотность суммарного тока через мембрану составляет

$$Jm = \sum_i g_i\,(V - V_i) = g_{Na}\,(V - V_{Na}) + g_K\,(V - V_K) + g_L\,(V - V_L). \tag{12.68}$$

В этой формуле особо выделены натриевый и калиевый токи, а вот токи всех остальных ионов представили одним членом, который называется током утечки I_L (индекс взят от слова leakage = утечка). Такое представление ионных токов принято в модели Ходжкина-Хаксли (рис. 12.20). Теперь уравнение (12.67) можно записать в виде:

$$c_m\frac{\partial V(x,t)}{\partial t} = -\sum_i g_i\,(V(x,t) - V_i) + \frac{1}{2\pi a r_i}\frac{\partial^2 V(x,t)}{\partial x^2}. \tag{12.69}$$

Для единственного проникающего иона это уравнение выглядит следующим образом:

$$c_m\frac{\partial V(x,t)}{\partial t} = -g_i\,(V(x,t) - V_i) + \frac{1}{2\pi a r_i}\frac{\partial^2 V(x,t)}{\partial x^2}. \tag{12.70}$$

В такой форме (да еще и при $V_i = 0$) это уравнение называется *кабельным* или *телеграфным*, поскольку оно описывает распространение электрических сигналов

не только в аксонах, но и в длинных электрических кабелях (например, в подводных телефонных кабелях). Обратим внимание на то, что хотя нервные импульсы (потенциалы действия) распространяются по аксону на большие расстояния, перемещения ионов очень малы. Фактически их перемещение равно толщине мембраны. Кроме того, относительно небольшая скорость направленного движения ионов не имеет никакого отношения к достаточно большой скорости распространения ПД. За раскрытие ионной природы возбуждения мембраны и распространения нервных импульсов, а также за создание новых методов исследования нейрофизиологи Джон Кэрью Икклс, Алан Ллойд Ходжкин и Эндрю Филдинг Хаксли получили в 1963 году Нобелевскую премию. Математическая теория возбуждения мембраны называется моделью Ходжкина–Хаксли.

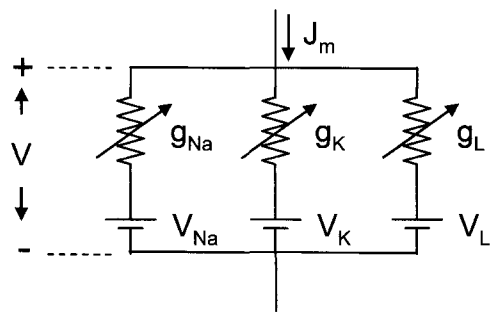


Рис. 12.20. Эквивалентная схема небольшого участка возбудимой мембраны по модели Ходжкина–Хаксли. Величины ионных проводимостей являются переменными (этот факт показан стрелками) [581]

Распространение ПД по нервному волокну является движением волны с постоянной скоростью u (рис. 12.21). При перемещении по аксону форма ПД не изменяется. О волновых процессах подробно рассказано в главе 10 на примере звуковых волн. Если с помощью микроэлектрода регистрировать в одной точке аксона потенциал действия, пробегающий через эту точку, то мы получим форму ПД как функцию времени (ее можно видеть на рис. 12.14 — обратите внимание, что на рисунке 12.21 показана другая «пространственная» форма ПД в виде функции от координаты). Обычно в учебниках изображают ПД только как функцию времени (рис. 12.14). Эту функцию можно вычислить следующим образом. Зная, что ПД распространяется по аксону со скоростью u без искажения своей формы (в ее любом виде — временном и пространственном), можно показать, что $\partial^2 V/\partial t^2 = u^2 \partial^2 V/\partial x^2$ или $\partial^2 V/\partial x^2 = (1/u^2)\partial^2 V/\partial t^2$, так что уравнение (12.70) можно переписать в форме, которая содержит производные только по времени. Иными словами, эта операция превращает уравнение в частных производных в обыкновенное дифференциальное уравнение, которое определяет потенциал

как функцию только одной переменной (t). Для всех трех ионных составляющих это уравнение выглядит следующим образом:

$$\frac{1}{2\pi a r_i}\frac{\partial^2 V}{\partial x^2} - c_m \frac{\partial V}{\partial t} = g_{Na}(V - V_{Na}) + g_K(V - V_K) + g_L(V - V_L). \qquad (12.71)$$

Решение этого уравнения даст форму ПД как функцию времени (рис. 12.14 справа). Более подробно эта тема изложена в источниках [581, 586].

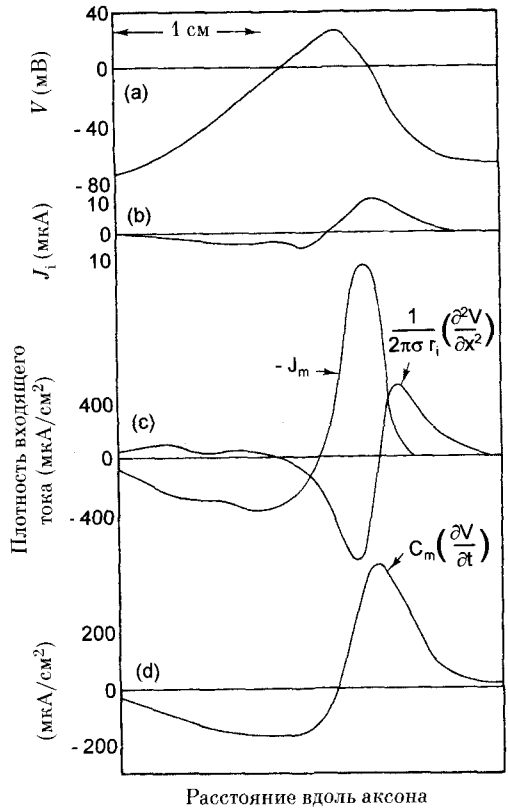


Рис. 12.21. «Фотографии» потенциала действия (*а*) и тока по аксоплазме (б) для распространяющегося по аксону потенциала действия (пространственная форма ПД). Ниже показаны аналогичные «фотоснимки» для плотности ионного (*в*, кривая J_m) и емкостного (*г*) токов мембраны, а также их суммы (*в*, кривая справа — см. уравнение 12.67) [581]

Скорость проведения нервного импульса

Кабельное уравнение в его различных модификациях, которые мы рассмотрели выше, решают численными методами с помощью компьютера. Некоторые свойства решения этого уравнения можно получить аналитически (с помощью

выводимых формул), рассматривая упрощенные варианты распространения потенциала по аксону. С помощью формул (12.47), (12.50) и (12.54) мы может переписать уравнение (12.70) в следующем виде:

$$\lambda^2 \frac{\partial^2 V(x,t)}{\partial x^2} - V(x,t) - \tau \frac{\partial V(x,t)}{\partial x} = -V_i, \qquad (12.72)$$

Прежде всего, обратим внимание на правую часть. В ней содержится величина V_i, которая является равновесным потенциалом для протекающего через мембрану тока. Если потенциал не меняется, то все производные в уравнении (12.72) равны нулю и мы получаем $V(x, t) = V_i = \text{const}$. Постоянный потенциал во всем нерве соответствует состоянию покоя. Таким образом, в уравнении (12.72) заложена величина равновесного потенциала V_i для гипотетического случая нервного кабеля с одним проникающим ионом. Мы видим, что этот равновесный потенциал равен потенциалу покоя нерва. Такая упрощенная модель нам понадобится ниже для анализа градуальных потенциалов.

В уравнение (12.72) мы ввели следующие параметры:

$$\lambda = \sqrt{\frac{1}{2\pi a r_i g_m}} = \sqrt{\frac{ab\rho_m}{2\rho_i}} \qquad (12.73)$$

и

$$\tau = \frac{c_m}{g_i} = : \varepsilon_0 \rho_m . \qquad (12.74)$$

Мы видим, что параметр λ измеряется в единицах расстояния, а параметр τ — в единицах времени. Если мы поделим первый на второй, то получим величину, измеряемую в единицах скорости. Вряд ли это будет в точности скоростью распространения ПД по аксону (u), однако можно надеяться, что данное отношение будет близко к ней. Итак, получаем оценку скорости проведения ПД по аксону:

$$u \approx \frac{\lambda}{\tau} = \sqrt{\frac{ab}{2\rho_i \rho_m}} \frac{1}{: \varepsilon_0} . \qquad (12.75)$$

Для безмиелинового аксона с толщиной мембраны $b \approx 6$ нм и другими параметрами, приведенными в таблице 12.5, получим:

$$u_{157<85;8=>2>5} \sim 0.27\sqrt{a} . \qquad (12.76)$$

Здесь скорость проведения (u) и радиус волокна (a) измеряются, соответственно, в м/сек и микронах. Экспериментально определено, что в действительности скорость проведения по безмиелиновым аксонам равна $1.8\sqrt{a}$, что в 7 раз превышает нашу оценку.

Для миелинового волокна с геометрией $b \approx 0{,}4a$ получим $\lambda = 1{,}350a$, что дает оценку

$$u_{<85;8=} \sim 2.2a . \qquad (12.77)$$

Мы снова получили в 7 раз заниженную оценку по сравнению с экспериментальной величиной (17×a). Хотя мы получили не слишком точные оценки скорости проведения ПД, это не повод для разочарования, поскольку мы научились определять «порядок величины».

Теперь мы обратимся к важному различию проведения ПД в миелиновых и безмиелиновых нервных волокнах. Выше мы рассмотрели кабель, который однороден по всей своей длине. Такой кабель соответствует безмиелиновому аксону. Напротив, миелиновый аксон содержит участки, радикально отличающиеся по своим свойствам — перехваты Ранвье и межперехватные промежутки. Для миелинового волокна кабельное уравнение применяют только для межперехватных участков, где оно принимает упрощенный вид, поскольку токи, протекающие через миелин в волокно (или из него наружу) являются «пассивными» и очень малыми — их можно моделировать как сумму емкостного тока I_C и тока утечки I_L (см. выше). В миелиновом волокне все переменные ионные проводимости, описываемые модифицированными уравнениями Ходжкина-Хаксли, сосредоточены в перехватах Ранвье, так что процесс проведения ПД в таком волокне является «сальтаторным» («перепрыгивающим»). Проведение ПД представляет собой «прыжки» импульса от перехвата к перехвату, причем сам «прыжок» включает в себя фазу затухающего («декрементного») проведения ПД по межперехватному участку волокна. Иными словами, двигаясь от возбужденного перехвата к следующему, ПД снижает свою амплитуду — но восстанавливает ее снова при возбуждении очередного перехвата. Этот процесс существенно сложнее однородного волнового движения ПД по безмиелиновому волокну. Зная эти особенности, мы попробуем оценить скорость проведения ПД по миелиновому волокну следующим образом. Вместо постоянной длины волокна λ возьмем другое характерное расстояние — длину межперехватного участка $D \approx 280 \times a$. Скорость проведения оценим формулой $u_{\text{миелин}} \sim D/\tau$, что приводит к формуле

$$u_{\text{миелин}} \sim 0.45a\,. \tag{12.78}$$

Увы, эта скорость оказалась в 40 раз меньше, чем реальная скорость проведения ПД в миелиновом волокне. Не всегда оценочные рассуждения приводят к приемлемому результату. В таких случаях требуются проводить расчеты математической модели на компьютере.

Как измеряют скорость проведения по нерву? Это можно делать не только в остром опыте в лаборатории (например, препарируя лягушку и извлекая из нее нервно-мышечный препарат, состоящий из седалищного нерва и икроножной мышцы), но и в условиях клиники на пациенте. Для этого через кожу к нерву (например, к локтевому нерву руки) посылают стимулирующий импульс тока, регистрируя сигнал от иннервируемой мышцы. Если переместить место стимуляции вдоль нерва, то изменится задержка электромиографического сигнала от мышцы. Деля величину смещения пары стиму-

лирующих электродов на величину изменения задержки, получаем скорость проведения по двигательным нервным волокнам (рис. 12.22, *а*). На рисунке 12.22, *б* показана схема измерения скорости проведения ПД по сенсорным волокнам [568].

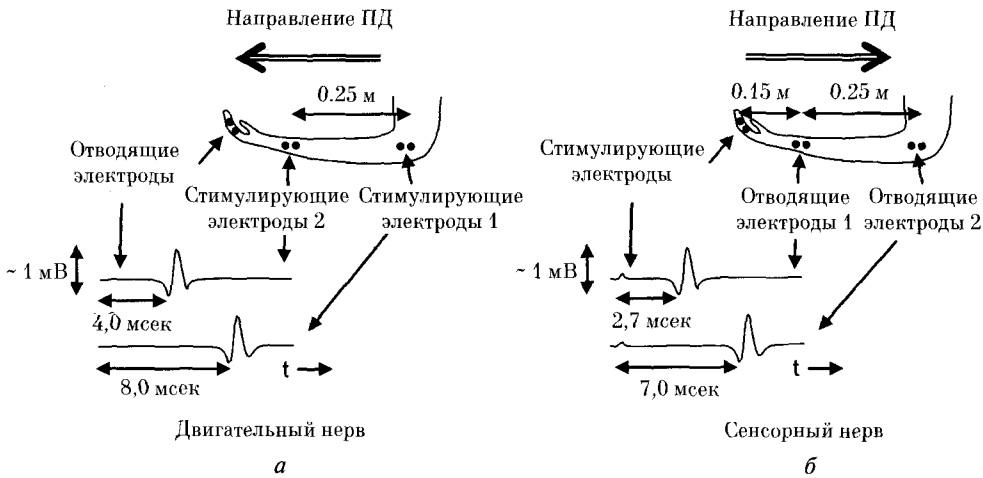


Рис. 12.22. Измерения скорости проведения по двигательным (*а*) и сенсорным (*б*) нервным волокнам локтевого нерва, иннервирующего дистальную часть руки и кисть. Внизу показаны регистрируемые ответы (мышечные потенциалы действия) от мышц руки в области наложения отводящих электродов. По приведенным численным значениям скорость проведения по двигательным нервам составляет 62,5 м/сек, а по сенсорным нервам — 58,1 м/сек. См. задачу 12.18 [568]

Пассивное распространение потенциала по нерву

Если к нерву приложить небольшой деполяризующий ток, который сдвинет мембранный потенциал от –70 мВ до примерно –55 мВ (но не выше), то в нерве возникнет градуальный ответ — относительно медленное и небольшое по амплитуде временное повышение потенциала (рис. 12.14 слева). Этот потенциал распространяется по аксону с затуханием (с декрементом) и полностью исчезает через некоторое время. Как и в случае с ПД, градуальный ответ является функцией двух переменных (координаты вдоль волокна x и времени t). Вид этой функции также можно определить с помощью кабельного уравнения и схемы рисунка 12.17. Мы постепенно выясним особенности градуального потенциала нервного волокна, решая кабельное уравнение аналитическим образом для упрощенных моделей.

Упрощенная модель 1: бесконечно длинный однородный кабель без емкости (но с сопротивлением аксоплазмы и мембраны).

Поскольку $c_m = 0$, то и $\tau = 0$. В таком случае уравнение (12.72) принимает следующий вид:

$$\lambda^2 \frac{\partial^2 V(x)}{\partial x^2} - V(x) = -V_i . \qquad (12.79)$$

Видно, что в уравнение не вошла переменная времени — значит, решение от времени не зависит. Если мы приложим к какому-то участку такого кабеля возмущающее напряжение, то в каждой точке кабеля какая-то определенная величина напряжения (мы ее сейчас рассчитаем) будет сохраняться бесконечно долго. Такие решения называются «стационарными». Пусть в начале координаты (x=0) напряжение в кабеле $V(0) = V_i + V_0$. Это означает, что с помощью внешнего источника мы сместили напряжение кабеля от потенциала покоя V_i (он же равновесный потенциал по единственному гипотетическому иону, см. выше) на величину V_0. Решением дифференциального уравнения (12.79) являются следующие функции:

$$V(x) = V_i + V_0 \exp(-x/\lambda) \quad \text{при } x > 0 \qquad (12.80)$$

и

$$V(x) = V_i + V_0 \exp(+x/\lambda) \quad \text{при } x < 0. \qquad (12.81)$$

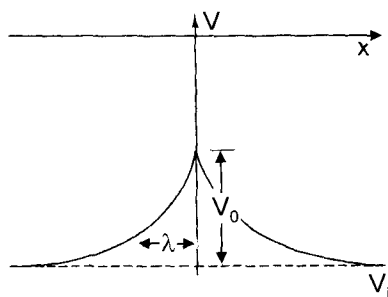


Рис. 12.23. Расчет потенциала в кабеле без емкости мембраны. Повышение потенциала, вызванное стационарным внешним источником, пропадает (точнее, уменьшается в e = 2.7 раз) на расстоянии постоянной длины волокна λ [581]

Как обычно, справедливость этих решений мы можем проверить их подстановкой в уравнение (12.79). Заметим, что на бесконечности справа или слева $V(x) = V_i$ (мембранный потенциал равен потенциалу покоя). Это решение показывает, что подпороговое (стационарное) смещение мембранного потенци-

ала спадает на расстоянии, равном параметру λ (рис. 12.23). По этой причине параметр λ называют *постоянной длины волокна.*

Упрощенная модель 2: однородный кабель конечной длины без емкости (но с сопротивлением аксоплазмы и мембраны).

Если кабель полубесконечен или конечен, то распределение потенциала будет отличаться от полученных выше решений [589]. Решения для рассматриваемого случая приведены на рис. 12.24 и заново проанализированы в задаче 12.24 (где потенциал покоя принят за нуль, $V_i = 0$). Для кабеля конечной длины особо важны не только величина «возмущения» (смещения потенциала) в точке стимуляции (в наших моделях этой точке соответствует $x = 0$, где расположен левый конец кабеля), но и то, что происходит на другом (правом) конце кабеля. Условия, накладываемые на потенциал на обоих концах кабеля, называются «граничными». Слева граничным условием является некоторое постоянное смещение потенциала V_0, а справа граничные условия задают двумя способами. Во-первых, можно подключить правый конец кабеля к источнику постоянного напряжения. Если это напряжение равно нуля, то такое граничное условие называют «*коротким замыканием*». Во-вторых, можно задать величину тока, посылаемого источником в правый конец кабеля. Этот ток пропорционален производной dV/dx, так что в виде граничного условия можно задавать ее значение на правом конце кабеля. Если эта производная равна нулю, то справа в кабель никакого тока не поступает. Такое граничное условие называют «*холостым ходом*».

Упрощенная модель 3: однородный бесконечный кабель с емкостью, с сопротивлением мембраны, но без сопротивления аксоплазмы.

Сопротивление аксоплазмы можно сделать нулевым, если в гигантский аксон кальмара вставить тонкую проволоку. Заметим, что если бы речь шла о кабеле конечной длины, то задача свелась бы к анализу потенциала на параллельно соединенных сопротивлении и емкости мембраны.

В рассматриваемом случае потенциал кабеля не зависит от координаты (x), поскольку аксоплазма стала проводником с нулевым сопротивлением (на таком сопротивлении нет падения напряжения даже при протекании через него тока). Это означает, что член со второй производной по (x) в уравнении (12.72) равен нулю, и уравнение редуцируется к виду:

$$\tau \frac{\partial V(x,t)}{\partial t} + V(x,t) = V_i . \qquad (12.82)$$

Пусть до начального момента времени ($t = 0$) в точке $x = 0$ было напряжение $V(0,0) = V_i + V_0$. Здесь мы опять вспомнили о потенциале покоя нерва V_i. Кстати, поскольку потенциал не зависит от (x), то точно такой же потенциал покоя существует не только в начале координат, но и во всем кабеле. Предположим,

что как раз в нулевой момент времени мы отключили батарейку от кабеля. В таком случае для любого значения (x) мы получим решение:

$$V(t) = V_i + V_0 exp(-t/\tau) \text{ при } t > 0. \quad (12.83)$$

Потенциал кабеля экспоненциально релаксирует (снижается до потенциала покоя) с постоянной времени волокна τ. Как обычно, справедливость решения проверяем подстановкой. Полученное решение означает, что подпороговые сдвиги потенциала экспоненциально затухают с постоянной времени волокна τ.

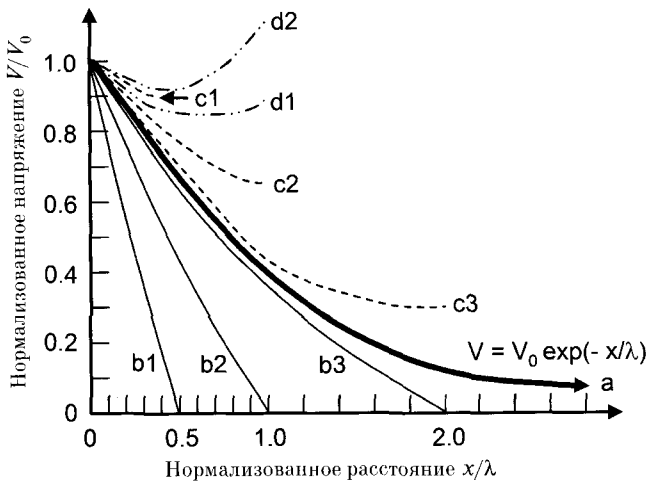


Рис. 12.24. Стационарные решения уравнения (12.79) для полубесконечного кабеля (*а*) и для кабеля различной конечной длины (*б–г*). Постоянная длины волокна равна λ. Граничное условие слева одинаково для всех случаев: $V(0) = V_0$. Рассмотрены кабели трех длин: $L = 0.5\lambda$, $L = 1.0\lambda$ и $L = 2.0\lambda$. Каждый график заканчивается справа на конце кабеля (левый конец кабеля расположен в начале координат). Жирная линия (*а*, полубесконечный кабель) плавно приближается к нулю на бесконечности. Решения b1–b3 получены для граничных условий на правом конце в виде короткого замыкания $V(L) = 0$. Эти решения встречают ось абсцисс под острым углом, что соответствует ненулевому току короткого замыкания на правом конце кабеля (кабель посылает ток в нагрузку, сопротивление которой равно нулю). Напротив, решения c1–c3 получены для условия холостого хода на правом конце, т. е. $dV/dx\ (x = L) = 0$. Для этих решений характерна горизонтальность на правом конце графика (соответствует нулевому току). Наконец, решения d1–d2 получены для граничного условия с постоянным ненулевым потенциалом на правом конце, равным $0.9V_0$ и $1.1V_0$. Иными словами, к кабелю справа и слева подключили батарейки с заданным напряжением. На обоих концах решения не горизонтальны, что означает протекание тока в кабель из источников слева и справа. См. задачу 12.24 [589]

Общий случай: однородный бесконечный кабель с емкостью, с сопротивлением мембраны и с сопротивлением аксоплазмы.

Единственное упрощение состоит в том, что мы по-прежнему рассматриваем только подпороговые сдвиги мембранного потенциала, которые не «включают» ионные каналы и не вызывают спайк. Речь снова пойдет о некотором варианте градуального ответа.

Пусть до начального момента времени ($t = 0$) на кабеле было какое-то напряжение, причем необязательно одинаковое по его длине. Пусть это напряжение поддерживалось гипотетическими батарейками. Назовем этот потенциал, отличный от потенциала покоя, «возмущением». Далее в момент ($t = 0$) мы отключим все батарейки. Что будет дальше? Теперь нет равенства потенциала вдоль всего волокна (как в предыдущем случае), так что в каждом сегменте будут какие-то индивидуальные изменения потенциала. Попробуем поискать решение в следующем виде:

$$V(x,t) = V_i + w(x,t)exp(-t/\tau). \qquad (12.84)$$

В этом решении мы предполагаем, что начальное возмущение будет «рассасываться» по экспоненциальному закону (подобно (12.83)), но еще и изменяться более сложным образом, завися как от координаты (x), так и от времени (t). Эта зависимость спрятана в функцию «возмущения» w (x, t), с помощью которой мы надеемся получить решение, похожее на распространение сигнала по кабелю (действительно, странно было бы, чтобы в реальном кабеле мы не получили бы какой-то передачи сигнала о том, что мы отключим батарейку в нулевой момент времени). В предыдущем случае этот сигнал распространялся мгновенно из-за провода, вставленного внутрь волокна — а теперь будет какая-то задержка, какое-то подобие волны. Подставляя (12.84) в уравнение (12.72), получим:

$$\frac{\lambda^2}{\tau}\frac{\partial^2 w(x,t)}{\partial x^2} = \frac{\partial w(x,t)}{\partial t}. \qquad (12.85)$$

Это уравнение является классическим уравнением диффузии (второй закон диффузии Фика, [7.53], приложение С). Рассмотрим значение (12.84) в нулевой момент времени. Тогда $V(x, t) = V(x) = w(x, 0) = w(x)$. Эта функция описывает распределение потенциала в начальный момент времени («возмущение» потенциала). Если функцию возмущения задать в начальный момент времени в виде спайка (острого пика в начале координат), то далее оно распространяется на расстояние λ за время τ в следующем виде:

$$w(x,t) \propto exp\left(-x^2/2D_{\text{diff}}t\right). \qquad (12.86)$$

Здесь введен коэффициент диффузии $D_{\text{diff}} = \lambda^2/\tau$. Вспоминая формулу (12.84), получим формулу распространения начального возмущения по аксону:

$$V(x,t) - V_i \propto exp\left(-x^2/2D_{\text{diff}}t\right)exp(-t/\tau). \qquad (12.87)$$

Здесь не случайно введен знак пропорциональности вместо равенства, поскольку при $t = 0$ формула дает ноль вместо начального спайка (строгая форма решения потребовала бы более глубокого знания математики). Формула (12.87) верна для $t > 0$. Обратите внимание, что первый сомножитель вызывает увеличение потенциала во времени в любой точке кабеля — вот он, сигнал от начального возмущения в точке $x = 0$ при нулевом моменте времени. Этот рост, однако, «заглушается» вторым сомножителем, что означает «рассасывание» возмущения со временем и возвращение потенциала мембраны к потенциалу покоя. Таким образом, в кабеле без активных источников энергии внешний импульс напряжения («спайк») будет распространяться по закону диффузии вплоть до полного исчезновения на расстоянии порядка постоянной длины волокна λ за время порядка постоянной времени волокна τ.

12.4. ИОННЫЕ КАНАЛЫ, ВОЛОСКОВЫЕ КЛЕТКИ, ВЕСТИБУЛЯРНЫЙ АППАРАТ, ВКУС И ОБОНЯНИЕ

В предыдущих разделах мы рассмотрели проведение сигналов по нервным волокнам. Теперь мы рассмотрим генераторы (источники) этих сигналов, которые посылают нервные импульсы в мозг (такие сигналы и соответствующие нервные волокна называют афферентными). Ранее мы видели, насколько важным обстоятельством для проведения нервных импульсов является способность ионных каналов мембраны аксона открываться и закрываться. Однако эта же способность важна и для генерации ПД сенсорными клетками в ответ на разнообразные стимулы.

Одним из любопытных примеров сенсорных клеток являются волосковые клетки, которые присутствуют в различных органах человека. На рисунке 12.25 показано, что «волосок» такой клетки в действительности состоит из асимметричного набора 20–300 микроворсинок, длина которых равномерно увеличивается при переходе от одной ворсинки к другой в определенном направлении. На конце ряда микроворсинок расположена самая крупная ресничка, называемая киноцилией. Если пучок микроворсинок смещается по направлению к киноцилии, то мембрана волосковой клетки деполяризуется (ее потенциал смещается в положительном направлении оси потенциала относительно потенциала покоя). Напротив, если микроворсинки смещаются от киноцилии, то мембрана волосковой клетки гиперполяризуется (рис. 12.26). Смещение ворсинок в поперечном направлении (при этом они сохраняют свое расстояние от киноцилии) не изменяет мембранный потенциал. Одно из объяснений влияния положения микроворсинок на мембранный потенциал состоит в том, что их смещение в сторону киноцилии приводит к открыванию натриевых каналов мембраны волосковой клетки и к ее деполяризации. Предполагают, что плавный рост деполяризации с ростом смещения ворсинок обусловлен

наличием упругой механической связи («воротной пружины») между ионными каналами и микроворсинками. Ответ волосковой клетки на приложение силы мы обсудили ранее (глава 10 и задача 10.55).

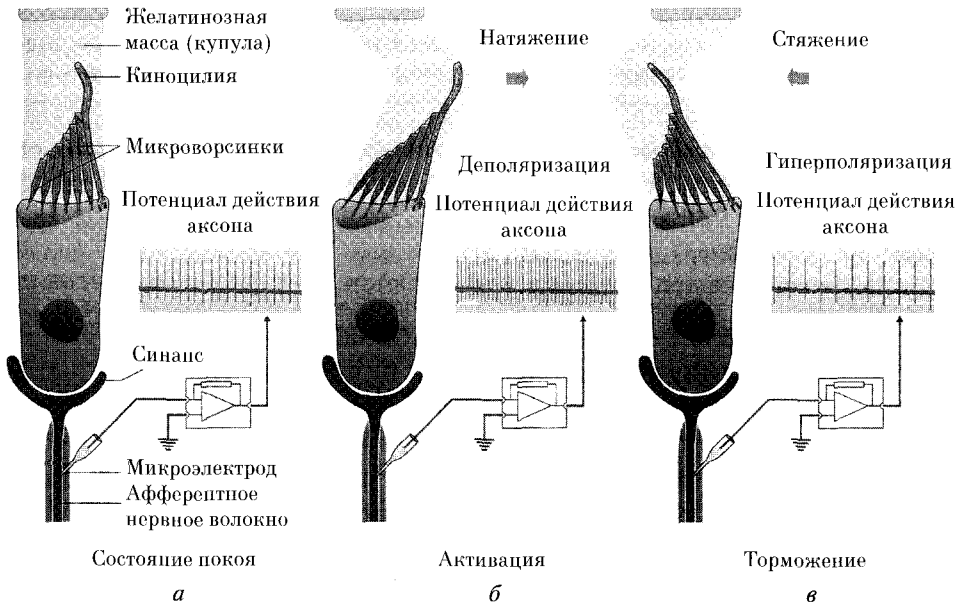


Рис. 12.25. Изменение мембранного потенциала волосковой клетки из-за перемещения микроворсинок. В покое микроворсинки расположены перпендикулярно поверхности клетки (*а*). Наклон этих ворсинок к киноцилии деполяризует мембрану благодаря открыванию натриевых каналов (*б*), а их наклон в противоположную сторону гиперполяризует мембрану (*в*) [593]

Волосковые клетки играют важную роль в улитке уха, где они участвуют в генерации слуховых сигналов, и в вестибулярном аппарате, где они играют роль сенсоров, сигналы которых необходимы для поддержания равновесия тела.

В каждом ухе имеются три полукружных канала, расположенных примерно перпендикулярно друг к другу. В этих каналах находится жидкость, перемещение которой при изменении положения головы воспринимается волосковыми клетками. На рисунке 12.27 показано, как изменяется положение микроворсинок волосковой клетки при повороте головы направо. В двух горизонтальных полукружных каналах (в правом и левом ушах) жидкость «не успевает» за поворотом головы из-за инерции. В результате эта жидкость движется против часовой стрелки относительно волосковых клеток. Микроворсинки расположены так, что их наклон из-за движения жидкости приводит к деполяризации волос-

ковых клеток правого уха и к гиперполяризации аналогичных клеток левого уха. Волосковые клетки полукружных каналов окружены раствором (эндолимфой), содержащим ионы K^+ в повышенной, а ионы Na^+ и Ca^{2+} в пониженной концентрациях. При деполяризации волосковой клетки ионы калия входят внутрь ее через калиевые каналы.

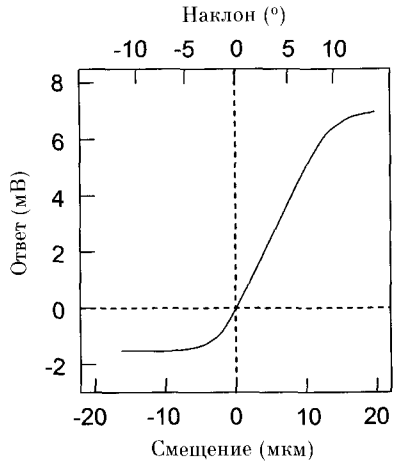


Рис. 12.26. Зависимость мембранного потенциала от положения микроворсинок, задаваемого линейной (внизу) и угловой (верху) координатами. Положительные величины по оси абсцисс соответствуют направлению к киноцилии

Волосковые клетки улитки также окружены перилимфой в области, называемой «средней лестницей» (*scala media*). Таким образом, влияние микроворсинок на калиевые каналы волосковых клеток важно и для слуха. В улитке микроворсинки волосковых клеток воспринимают колебания перилимфы, которые возбуждаются звуковыми волнами, и преобразуют эти колебания сначала в деполяризацию мембраны волосковой клетки, а затем и в последовательность нервных импульсов в слуховых афферентных волокнах. Перилимфа, расположенная в области вестибулярной лестницы и в области средней лестницы, содержит ионы Na^+ в повышенной концентрации и ионы K^+ в пониженной концентрации — так же, как кровь или спинномозговая жидкость.

Важная роль волосковых клеток в формировании сигналов прикосновения мы обсуждали ранее в главе 2. Механические воздействия на кожу воспринимаются специализированными клетками (дисками Меркеля, тельцами Мейснера, окончаниями Руффини и тельцами Пачини), находящимися как в гладкой, так и в волосистой коже. В этих структурах также существуют механочувствительные ионные каналы, которые изменяют свое состояние в ответ на приложенное к коже давление.

Вкусовые почки располагаются группами (кластерами) на языке и в других участках ротовой полости. Существуют различные механизмы, по которым активируются сенсоры (датчики), сообщающие в мозг о сладкой, кислой, горькой или соленой пище. Японские физиологи выделяют еще одно вкусовое качество, которое они называют «умани» (ощущение деликатеса). Считается, что вкус «умани» вызывается некоторыми аминокислотами. Все механизмы вкусового восприятия основаны на открывании ионных каналов клеточной мембраны. Например, ощущение соленого связано с открыванием натриевых каналов в сенсорной клетке.

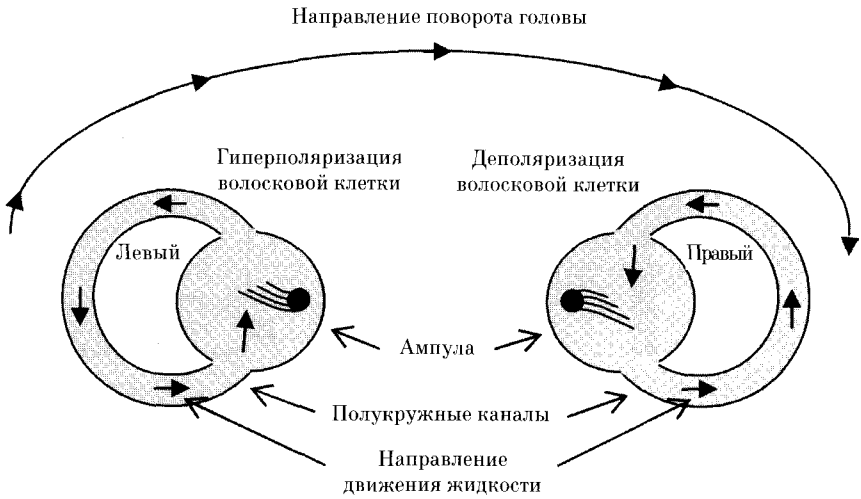


Рис. 12.27. При повороте головы по часовой стрелке кохлеарная жидкость, находящаяся в горизонтальных полукружных каналах, движется против часовой стрелки, что приводит к деполяризации волосковых клеток, находящихся в полукружном канале правого уха, и к гиперполяризации этих клеток в канале левого уха. (Основано на [574])

Площадь обонятельной области носа составляет 1–2 $см^2$, в которой расположено примерно 12 миллионов рецепторных клеток. (Кстати, у собаки породы «немецкая пастушья» таких клеток около 4 миллиардов). Ощущение обоняния связано с активацией обонятельных нейронов, в основе которой лежит открывание ионных каналов мембраны сенсорной клетки. Вход ионов натрия в клетку деполяризует эту мембрану, что вызывает разряды нервных импульсов.

12.5. ЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА СЕРДЦА

Хотя сердце электрически нейтрально и во время сокращения общий заряд сердца, естественно, равен нулю, однако при каждом сокращении возникает динамическое разделение между положительными и отрицательными

зарядами. Вследствие этого разделения зарядов образуется электрический диполь, который вращается, становясь в ходе каждого сердечного цикла сначала больше, а затем меньше по величине. Этот диполь создает электрический потенциал на поверхности тела, и именно этот изменяющийся в ходе сердечного цикла потенциал и регистрируется в определенных точках тела в виде электрокардиограммы (ЭКГ). Разность потенциалов между различными точками регистрации кардиограммы составляет примерно 30–500 мкВ. Обычно электрокардиограмму регистрируют по 12 отведениям; такая регистрация ЭКГ дает наиболее полную информацию об эволюции сердечного диполя и позволяет выявить нарушения в работе сердца. Значительно реже используется векторная электрокардиограмма, которая дает ещё более полную информацию об эволюции сердечного диполя в ходе сокращения. Вид типичной ЭКГ показан на рисунке 12.28.

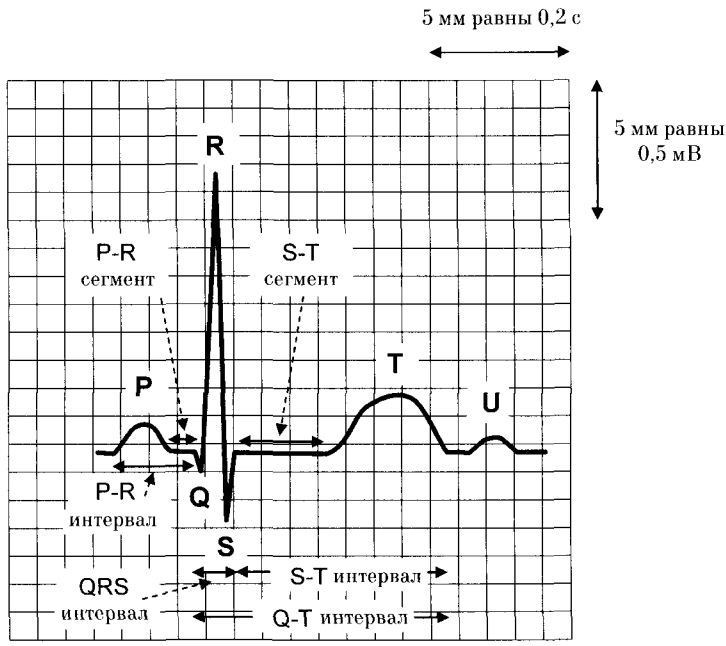


Рис. 12.28. Нормальная электрокардиограмма, на которой можно выделить P волну, отражающую деполяризацию предсердий, QRS комплекс (деполяризация желудочков) и T волну, обусловленную реполяризацией желудочков. Показан один сердечный цикл. Обычно запись производят со скоростью протяжки ленты равной 25 мм/с, а величина сигнала имеет масштаб 10 мм/мВ. (Основано на [586])

С электрической точки зрения сердце может быть описано как электрический диполь, величина и направлении которого меняется циклическим образом, повторяясь в ходе каждого сердечного цикла. Как и в аксоне, описанном ранее в этой

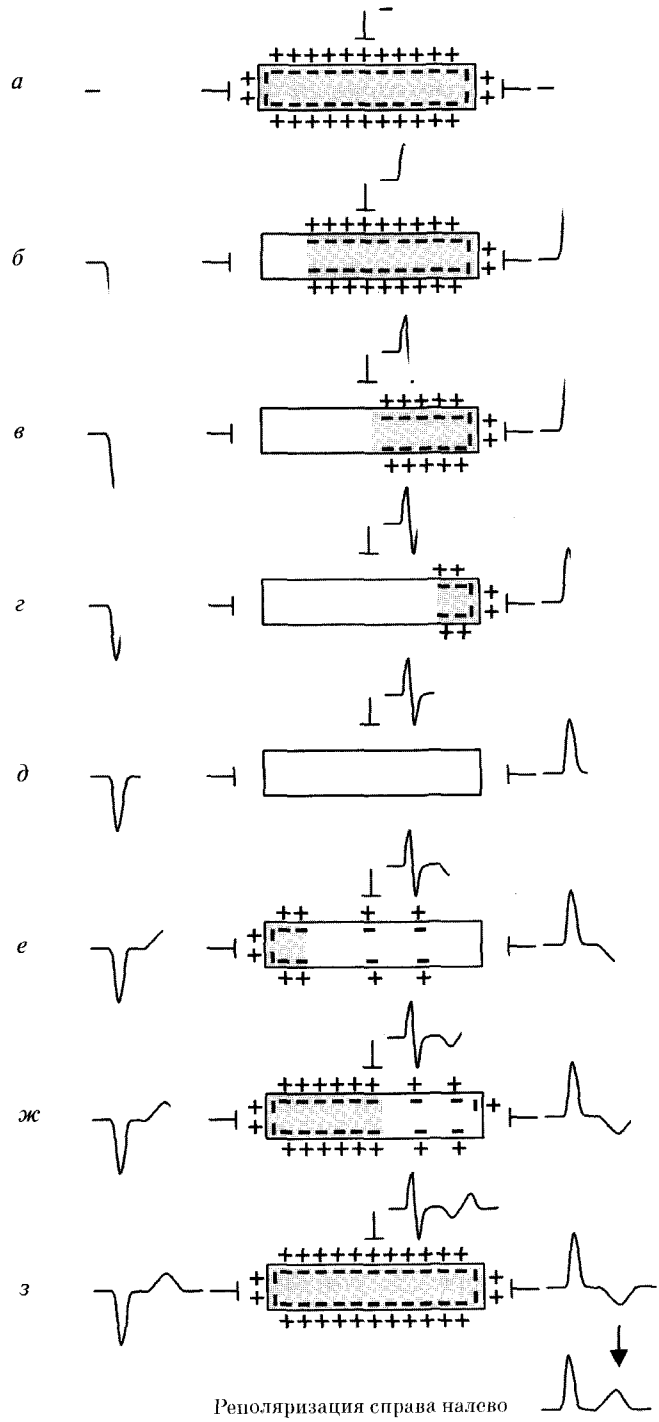
главе, положение зарядов в клетках сердечной мышцы меняется в процессе деполяризации клеток (во время их сокращения) и реполяризации (во время расслабления). Эти изменения заряда приводят к изменениям дипольного момента каждой отдельной клетки. Электрические поля, создаваемые отдельными клетками складываются, создавая изменения напряжения на поверхности тела, которые воспринимаются электродами электрокардиографа. Эти напряжения меняются во времени, создавая сначала волну деполяризации, отражающую сокращение правого и левого предсердий (Р-волна), затем деполяризацию, связанную с сокращением правого и левого желудочков (QRS-комплекс). Этот высокоамплитудный комплекс маскирует изменения потенциала, связанные с реполяризацией предсердий. Далее следует Т-волна, отражающая реполяризацию (расслабление) желудочков. Временная последовательность появления этих волн может быть определена по величине разности потенциалов между двумя электродами кардиографа и указывает на нормальную или ненормальную активизацию различных отделов миокарда. Анализ напряжений между различными парами электродов при регистрации электрокардиограммы дает ценную информацию, позволяющую определить нарушения функционирования различных отделов сердечной мышцы, например, во время сердечного приступа. Электроды ЭКГ измеряют электрический потенциал (напряжение) непосредственно под поверхностью кожи. При этом электрическое сопротивление как самой кожи, так и контакта между электродом и кожей не имеет сколько-нибудь существенного значения, поскольку место контакта электрода с кожей покрывают специальным проводящим гелем.

В каждом цикле сокращения разность потенциалов на мембране каждой отдельной клетки сердечной мышцы (как предсердий, так и желудочков) изменяется при деполяризации и последующей реполяризации, что приводит к изменению электрического потенциала вблизи сердца. Поскольку и кровь, и все ткани организма являются, благодаря содержанию в них ионов, проводящими электричество средами, эти изменения потенциала вызывают изменения электрических токов, текущих в теле, что приводит, в конечном счете, к изменению потенциала на большом удалении от сердца. Таким образом, можно себе представить, что сердечная мышца помещена в некий объемный проводник, и изменения потенциала вблизи сердца проявляется в виде изменений потенциала на поверхности этого проводника.

Почему потенциал даже отдельной клетки сердечной мышцы меняется во времени? Проследим за движением зарядов, происходящим в течение сердечного цикла. Электрическое поле в клеточной мембране можно моделировать в виде электрического диполя, состоящего из положительных и отрицательных зарядов, равных по величине, но разнесенных в пространстве на некоторое расстояние (рис. 12.1). Линии напряженности электрического поля такого диполя изображены на рисунке 12.1.

Поляризованная клетка сердечной мышцы представляет собой набор таких диполей, что видно из рисунка 12.29, *а*. Внутренняя поверхность мембраны заряжена отрицательно относительно наружной поверхности, и разность потенциалов составляет примерно –70 мВ. На этом рисунке показана серия последовательных измерений потенциалов в объемном проводнике, в который погружена полоска миокарда. Потенциалы измерялись внеклеточными электродами справа и слева от полоски. Референтный электрод (заземление) располагался в центральной части полоски. В условиях эксперимента возбуждение распространялось по полоске слева направо. Каждый сегмент полоски сначала деполяризовался (область деполяризации показана белым цветом), а затем реполяризовался (область реполяризации, то есть, восстановления мембранного потенциала, показана серым цветом). На рисунке 12.29 показаны потенциалы правого и левого электродов (соответственно, справа и слава от полоски), а также разность их потенциалов (потенциал правого минус потенциал левого электрода), изображенная в центре над полоской миокарда. В состоянии покое потенциалы правого и левого электродов равны нулю (*а*). Возбуждение левой части полоски вызывает электрический ток, протекающий внутрь клеток левой части полоски миокарда. Этот ток течет из центральной и правой частей объемного электрода (раствора, окружающего полоску). Соответственно, потенциал левого электрода меньше потенциалов референтного и правого электродов. Таким образом, на панели (*б*) слева мы видим смещение потенциала вниз, а справа — вверх. Соответственно, график разности этих потенциалов (показан над полоской) отклоняется вверх. По мере продвижения волны деполяризации слева направо потенциал правого электрода растет и достигает максимума в тот момент, когда деполяризована половина полоски (*в*). Потенциалы, как справа, так и слева, возвращаются к нулевым значениям в том момент, когда вся полоска станет деполяризованной (*д*).

Рассмотренные изменения потенциалов аналогичны зубцам *P* и *R* кардиограммы, отражающим деполяризацию желудочков сердца (рис. 12.28). Если бы далее потенциал клеток полоски миокарда не изменялся (то есть, клетки остались бы деполяризованными), то кроме рассмотренных пиков потенциалов правого и левого электродов и их биполярной разности (показана над полоской, панель [*д*]), отражающей запаздывание правого потенциала относительно левого, мы ничего бы не увидели. На самом деле, далее в мембранах клеток полоски миокарда будет развиваться более медленный процесс реполяризации (рис. 12.29, *е-з*), отражающийся противоположными изменениями потенциалов электродов по сравнению с рассмотренными выше. Этот этап аналогичен зубцу *T* кардиограммы (реполяризация желудочков, рис. 12.28). Следует отметить, что в рассматриваемом опыте на каждом электроде регистрируется монополярный (униполярный) сигнал как при деполяризации, так и при реполяризации — но со сдвигом во времени, так что их разность (показана над полоской) состоит из биполярных


а
б
в
г
д
е
ж
з
Реполяризация справа налево

волн деполяризации и реполяризации. В целом, потенциал правого электрода отражает форму кардиограммы за исключением знака волны реполяризации (на рис. 12.29, *е–з* эта волна отрицательна в отличие от зубца *Т*). Такое различие связано с тем, что структура волны возбуждения в сердце намного сложнее той, что рассмотрена в модельном опыте с полоской миокарда. В реальном сердце волна реполяризации распространяется в противоположном направлении по сравнению с волной деполяризации. Если бы в опыте с полоской миокарда в момент (*д*) изменилось бы направления волны возбуждения таким образом, что волна реполяризации пошла бы справа налево, то форма потенциала правого электрода точно соответствовала бы форме ЭКГ (нижний график на рис. 12.29).

Следует также заметить, что реполяризация является более медленным и менее однородным процессом, чем деполяризация, так что соответствующий пик в модельном опыте на рисунке 12.29 или пик *Т* в реальной кардиограмме (рис. 12.28) шире и ниже пика деполяризации. На рисунке 12.29 видно, что потенциалы правого и левого электродов отличаются. Попробуйте объяснить, в чем состоят эти отличия. Внимательный анализ этих потенциалов позволил бы сделать вывод о направлении возбуждения в полоске миокарда, даже если об этом не знать заранее. Этот пример показывает, что расположение электродов вокруг возбужденной ткани дает информацию не только о самом факте возбуждения. Именно по этой причине при регистрации ЭКГ кардиологи применяют различные схемы расположения электродов, имеющие персональные названия (например, «стандартные», «усиленные» — см. ниже).

Каждый из четырех циклов (деполяризация и гиперполяризация предсердий и желудочков) происходит в определенной последовательности во времени, отражаясь соответствующим пиком на кардиограмме. В каждый момент времени электрическую активность сердца можно упрощенно представить в виде электрического диполя разной величины, направления и местоположения (в пределах сердца). Представьте себе батарейку, полюса которой разнесены на некоторое расстояние (меньше размеров сердца) и помещены внутри в грудную клетку вме-

---

Рис. 12.29. Внеклеточные потенциалы справа и слева от полоски миокарда, погруженной в объемный проводник (физиологический раствор). Референтный (земляной) электрод расположен в центре полоски. Волна возбуждения распространяется слева направо и состоит из волны деполяризации (*а-д*, белый цвет) и реполяризации (*е-з*, серый цвет). В сигнале ЭКГ (рис. 12.28) волна реполяризации положительна и совпадает по знаку с волной деполяризации, поскольку в сердце направления волн деполяризации и реполяризации противоположны из-за особенностей его структуры. Внизу показан гипотетический вид сигнала правого электрода полоски миокарда в том случае, при котором направление волны возбуждения в полоске изменилось бы на противоположное сразу после завершения фазы деполяризации (модель сигнала ЭКГ, [597])

сто сердца. При этом величина ЭДС (электродвижущей силы) и расположение полюсов (в том числе вектор направления от минуса к плюсу) изменяются во времени. Наличие такой батарейки вместо сердца вызовет электрические токи в объемном проводнике — в теле человека. Эти токи приведут к тому, что между разными частями тела возникнет изменяющаяся во времени разность потенциалов (ЭКГ). На рисунке 12.30 показано изменение интегрального электрического диполя нормального сердца человека во время деполяризации желудочков (QRS-комплекс).

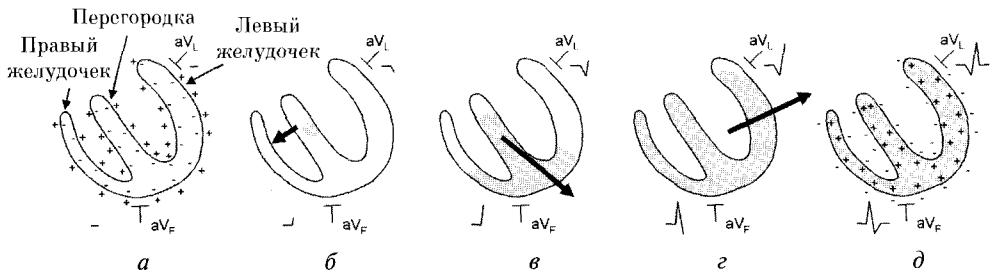


Рис. 12.30. Изменения интегрального диполя нормального сердца, вычисленные на основании измерения ЭКГ с помощью отведений а V_L и аV_F. Показана проекция этого вектора на фронтальную плоскость. Видно, что эта проекция вращается против часовой стрелки, причем амплитуда вектора не является постоянной величиной [584]

Очевидно, что во время четырех вышеуказанных циклов электрического возбуждения сердца амплитуда (длина) и направление электрического диполя сердца значительно изменяются. Чтобы оценить эти изменения, отражающие нормальную или патологическую работу сердца, при регистрации ЭКГ кардиологи располагают электроды различными способами («отведениями»). В таблице 12.6 описано расположение электродов при 12 различных отведениях ЭКГ у человека, лежащего на спине. Шесть отведений называются грудными, а остальные шесть — отведениями с конечностей. Три отведения с конечностей являются биполярными (подключаются тремя электродами), а остальные 9 отведений являются униполярными (подключаются двумя электродами). Рисунки 12.31 и 12.32 показывают области наложения электродов для различных отведений ЭКГ. Следует помнить, что сигнал ЭКГ всегда является разностью потенциалов двух электродов.

Рассуждения, проведенные при описании опыта с полоской миокарда (рис. 12.29), помогают понять тот факт, что сигнал ЭКГ является положительным, если электрический диполь сердца направлен к отводящему (активному, неинвертирующему) электроду кардиографа. Напротив, этот сигнал отрицательный, если диполь направлен в сторону референтного электрода. Это обстоятельство проиллюстрировано на рис. 12.1, *г*. На рис. 12.33 показаны записи ЭКГ нормального сердца человека для

12 общепринятых отведений. На рис. 12.30 показано изменение диполя сердца во время деполяризации желудочков и то, каким образом эти изменения проявляются в форме сигналов, регистрируемых с помощью аV_L и аV_F отведений.

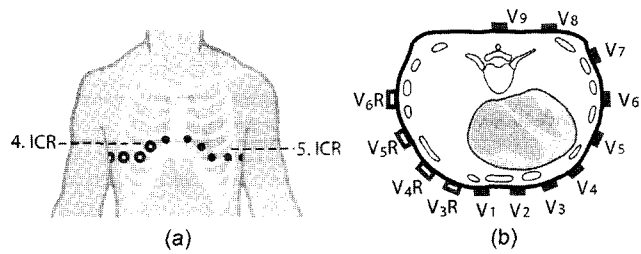


Рис. 12.31. Расположение прекордиальных униполярных ЭКГ-электродов. В обычных условиях накладывают только 6 грудных электродов V_1–V_6. На панели (*а*) эти электроды показаны сплошными кружочками в области, отмеченной символом «5. ICR» (5-ое межреберье = intercostals region). Электроды V_7–V_9 применяют для уточнения диагноза инфаркта миокарда задней стенки. Дополнительные правые прекордиальные электроды V_3R–V_6R (показаны на панели [*а*] колечками в области четвертого межреберья, обозначенного символом «4. ICR») применяют при диагностике правостороннего вентрикулярного инфаркта миокарда. На панели (*б*) показано расположение электродов в горизонтальной плоскости [577]

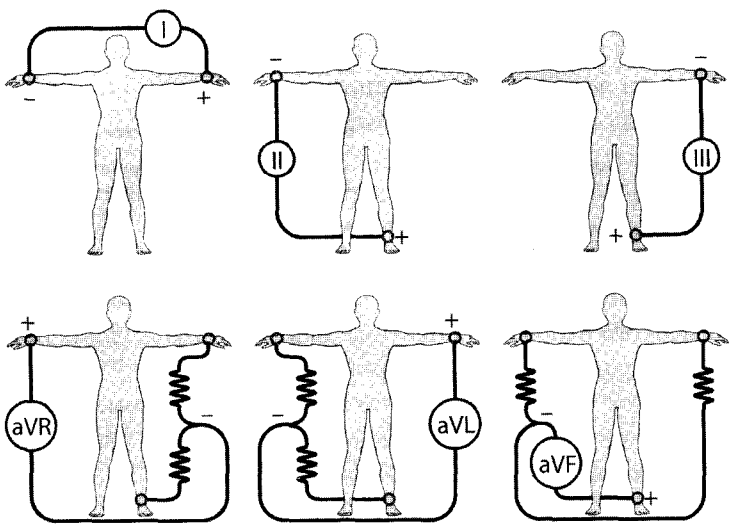


Рис. 12.32. Схема трех униполярных и трех биполярных отведений с конечностей. При отведении тремя электродами два являются дифференциальными (инвертирующий и неинвертирующий), а третий — референтный. Иногда к правой ноге прикрепляют четвертый электрод для заземления пациента [577]

Таблица 12.6. Схемы расположения электродов при регистрации ЭКГ (см. рис. 12.31 и 12.32). [575].

Отведение	Расположение электродов
Стандартные биполярные отведения с конечностей	
I	Правая рука и левая рука
II	Правая рука и левая нога
III	Левая рука и левая нога
Усиленные униполярные отведения	
aV_R	Правая рука относительно среднего потенциала левой руки и левой ноги
aV_L	Левая рука относительно среднего потенциала правой руки и левой ноги
aV_F	Левая нога относительно среднего потенциала обеих рук
Грудные униполярные отведения	
V_1	4-ое межреберье справа от грудины
V_2	4-ое межреберье слева от грудины
V_3	5-ое межреберье, левая сторона (между V_2 и V_4)
V_4	5-ое межреберье, левая сторона (срединная ключичная линия)
V_5	5-ое межреберье, левая сторона (передняя подмышечная линия)
V_6	5-ое межреберье, левая сторона (срединная подмышечная линия)

Таким образом, при регистрации ЭКГ три электрода располагают на левой и правой руках и на левой ноге. Соответственно, разности потенциалов между тремя парами электродов называют отведениями I ($V_I = V_{\text{левая рука}} - V_{\text{правая рука}}$), II ($V_{II} = V_{\text{левая нога}} - V_{\text{правая рука}}$) и III ($V_{III} = V_{\text{левая нога}} - V_{\text{левая рука}}$). См. также таблицу 12.6. Эти три отведения являются разностями потенциалов вершин так называемого треугольника Эйнтховена (рис. 12.34, *а*).

Учитывая, что в руках и ногах нет собственного источника ЭДС, а также нет и падения напряжения из-за протекания тока от сердца в усилитель потенциалов (из-за очень высокого входного сопротивления этого усилителя), то потенциал руки (и ноги) постоянен на всем протяжении конечности — как если бы рука (нога) была простым медным проводником. Таким образом, можно считать, что измерительная аппаратура подключена не к запястьям или к лодыжке, а к плечам и к нижней части туловища. Соответственно, треугольник Эйнтховена иногда рисуют так, что его вершины располагаются в указанных областях тела. Согласно второму закону Кирхгоффа (12.14), $V_I + V_{III} - V_{II} = 0$. Знаки всех трех потенциалов связаны с выбранными направлениями измерения потенциала. Этот закон можно переписать следующим образом:

$$V_I + V_{III} = V_{II}. \tag{12.88}$$

Все шесть рассмотренных отведений можно отобразить с помощью круговой диаграммы Кабреры (рис. 12.34, *б*), на которой каждый из потенциалов откладывается вдоль соответствующего луча, представляющего направление проекции электрического вектора сердца (рис. 12.30).

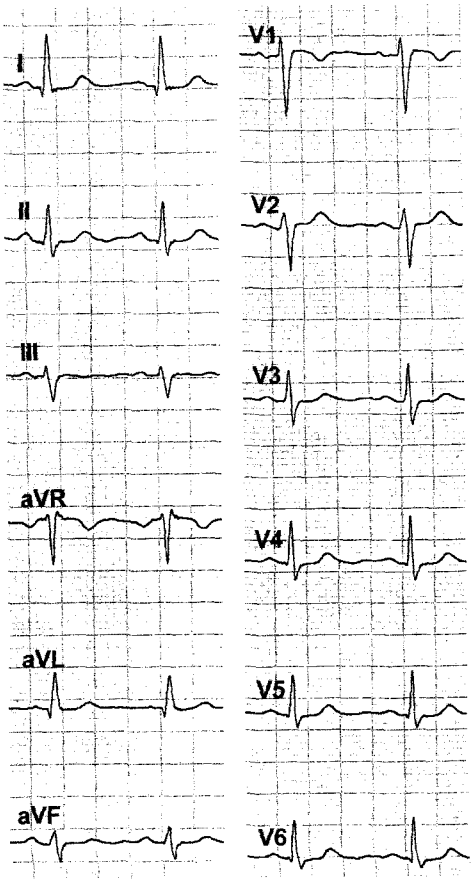


Рис. 12.33. Записи ЭКГ для 12 отведений [577]

На рис. 12.34 показано, как электрический диполь сердца проецируется на три стороны треугольника Эйнтховена. Сумму этих проекций $V_I + V_{III} - V_{II}$ (которая равна нулю, как мы видели выше) можно использовать в качестве референтного уровня («заземления») при регистрации всех грудных отведений ЭКГ. Обратите внимание, что разность отведений ($aV_L - aV_F$) должна быть похожа на ЭКГ, регистрируемую в отведении III. Подумайте, какие разности усиленных отведений похожи на стандартные отведения I и II.

Кардиограмма является важнейшим диагностическим инструментом, позволяющим выявить характер и локализацию сердечной патологии. С ее помощью определяют *1*) частоту сердцебиений, *2*) аритмию, *3*) электрическую ось сердца (отражающую направление и величину поляризации при сокращении предсердий и желудочков), *4*) гипертрофию (увеличение массы правого и/или левого желудочков), *5*) гиперплазию (увеличение объема) одного или обоих предсердий и *6*) инфаркт миокарда.

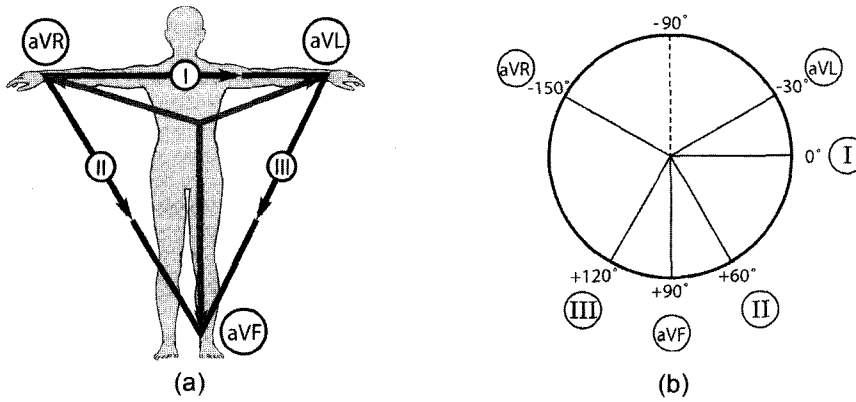


Рис. 12.34. Три отведения I, II и III образуют так называемый треугольник Эйнтховена (основоположника электрокардиографии). Этот треугольник показан черными линиями (*а*). Серые линии показывают потенциалы, измеряемые при отведениях aV_R, aV_L и aV_F. Эти потенциалы измеряют на вершине треугольника относительно виртуальной точки внутри сердца, потенциал которой принимается как средняя величина потенциалов противоположных вершине треугольника конечностей (моделируется с помощью двух резисторов, рис. 12.32). Результаты всех 6 фронтальных отведений представляют с помощью 6-осевой системы координат (круговая диаграмма Кабреры, *Cabrera's circle*), показанной справа (*б*). По этим шести направлениям раскладывают (проецируют) электрический вектор сердца [577]

При аритмии наблюдаются изменения частоты сердечных сокращений (ЧСС), которая становится либо слишком большой (тахикардия при ЧСС > 100 уд/мин: состояние с ЧСС > 250 уд/мин называется трепетанием или фибрилляцией с угрозой жизни при фибрилляции желудочков), либо слишком маленькой (ЧСС < 60 уд/мин). Кстати, у тренированных спортсменов ЧСС ниже 60 уд/мин не считается патологией. Кроме того, при аритмии наблюдаются отклонения отношения числа сокращений предсердий и желудочков от нормы (1:1). Феномен аритмии подробно описан в главе 8.

При инфаркте миокарда повреждается часть сердечной мышцы, в результате чего через несколько часов мышечные клетки (кардиомиоциты) утрачивают

способность к деполяризации и реполяризации (и, разумеется, способность сокращаться и расслабляться). На рисунке 12.35 показано, каким образом изменяется ЭКГ при отсутствии электрических сигналов от определенной области левого желудочка (пораженная область показана черным цветом). На панели (*в*) электрический вектор сердца направлен от пораженного участка, хотя в норме он развернут в противоположном направлении. В результате этой патологии увеличивается амплитуда Q-зубца кардиограммы. Это изменение ЭКГ прослеживается и на стадии заживления, отражая наличие рубцов в пораженной области левого желудочка (рис. 12.36).

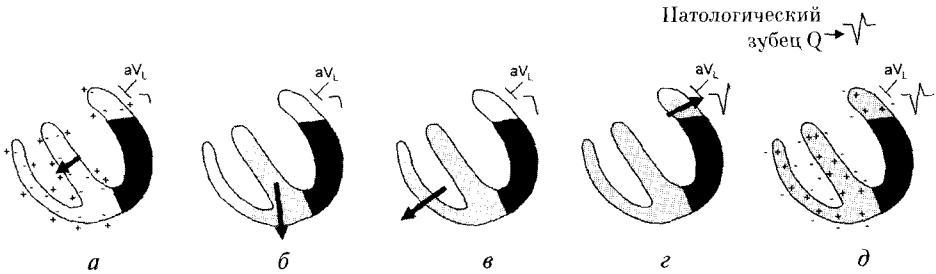


Рис. 12.35. Изменение электрического вектора сердца при деполяризации желудочков при инфаркте миокарда в области боковой стенки левого желудочка. Кроме того, показаны соответствующие фазы ЭКГ (отведение aV_L). Патологическое увеличение зубца Q происходит из-за того, что пропал вклад в суммарный сигнал от пораженной области левого желудочка (черный цвет), который в норме приводит к отклонению графика ЭКГ вверх [584]

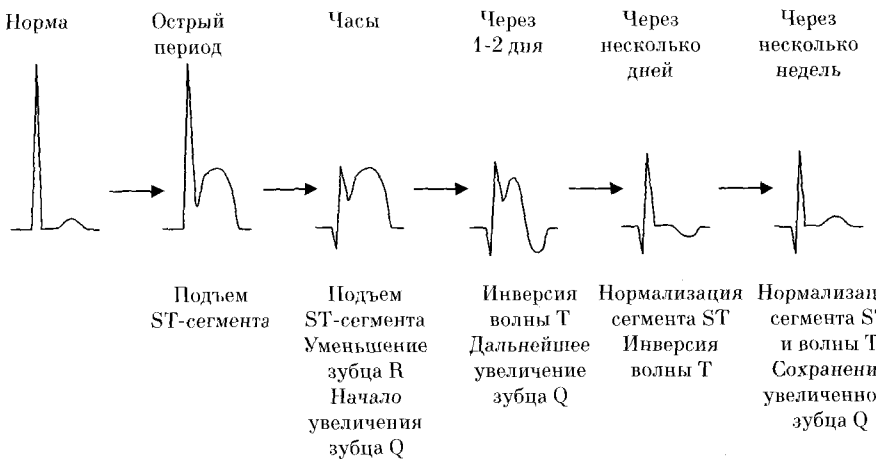


Рис. 12.36. Изменение ЭКГ во время и после острого инфаркта миокарда «с зубцом Q» (Основано на [584])

В отведениях I или aV_L увеличенный зубец Q указывает на инфаркт боковой стенки левого желудочка. Аналогичное увеличение, замеченное в отведениях V_1, V_2, V_3 или V_4, указывает на инфаркт передней стенки сердца. Увеличение зубца Q, зарегистрированное в отведениях II, III или aVF, свидетельствует об инфаркте внутренних областей сердца. Увеличенный зубец R в отведениях V_1 или V_2 указывает на инфаркт задней стенки миокарда.

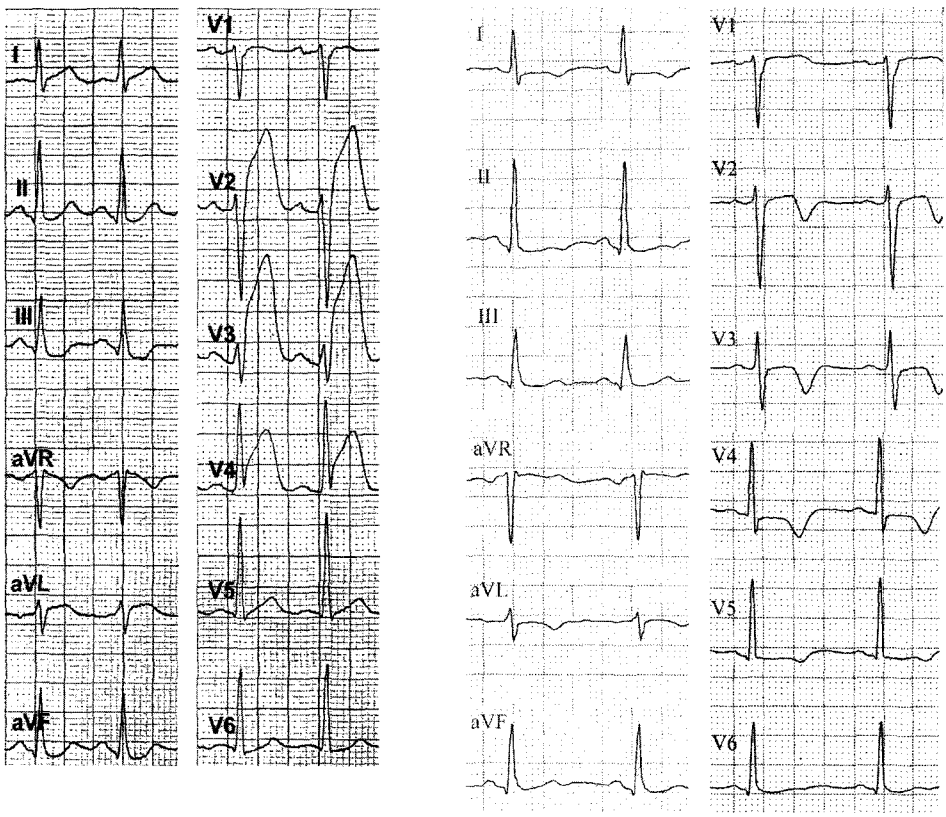


Рис. 12.37. Записи ЭКГ по 12 отведениям, сделанные через 2 часа после инфаркта передней части межжелудочковой перегородки (левая панель), а затем еще раз 4 часа спустя после тромболитической терапии (правая панель). (Из [577])

На рисунке 12.37 показаны записи ЭКГ во всех 12 отведениях, сделанные через 2 часа после инфаркта передней части межжелудочковой перегородки, а затем еще раз 4 часа спустя после тромболитической терапии, направленной на рассасывание сгустков крови. При инфаркте этого вида не наблюдается увеличения зубца Q. Вместо этого происходит рост амплитуды (подъем) сегмента ST.

После указанной терапии сегмент ST приходит в норму (возвращается к изолинии), однако в некоторых отведениях инверсия волны T сохраняется. Эти изменения отчетливо видны при сравнении записей рисунка 12.37 с нормой, показанной на рисунке 12.33.

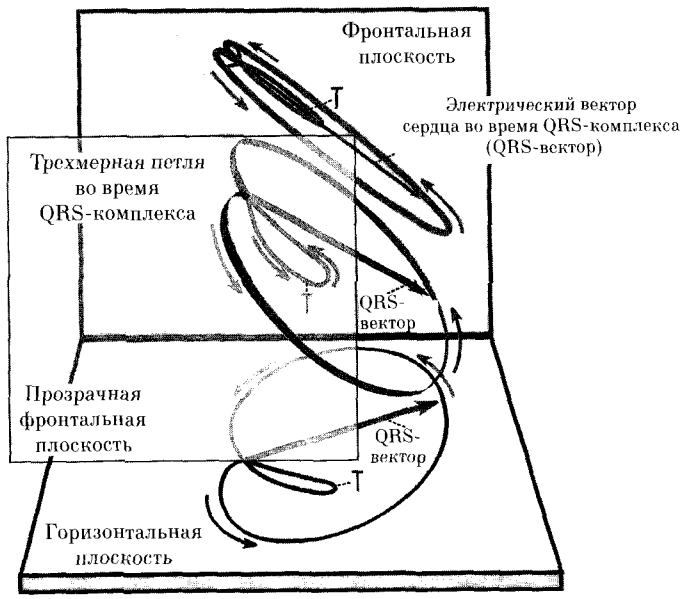


Рис. 12.38. Векторная кардиограмма возбуждения желудочка, показывающая изменения электрического вектора сердца и его проекций на фронтальную и горизонтальную плоскости. Фронтальные проекции вектора получены с помощью регистрации фронтальных отведений ЭКГ (т. е., отведений с конечностей). Их практически не приходится корректировать, чтобы определить соответствующую проекцию электрического вектора. Напротив, горизонтальные проекции получены на основании грудных отведений, которые нуждаются в математической обработке для построения правильных величин горизонтальных проекций электрического вектора. (Из [577])

Каждое из 12 отведений является проекцией электрического вектора сердца на определенное направление. По этим проекциям можно восстановить эволюцию вектора в ходе работы сердца в норме и при патологии. Такой вид анализа ЭКГ называют векторной кардиографией. На рисунке 12.38 показана эволюция электрического вектора сердца и его проекций на фронтальную и горизонтальную плоскости во время полного цикла сердечного сокращения. Более подробные сведения о генезисе ЭКГ и ее применении для диагностики сердечных заболеваний можно найти в руководствах [572, 577, 584, 586, 587, 590, 591, 596, 597].

12.6. ЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ СИГНАЛЫ МОЗГА

Электрические сигналы регистрируют не только от сердца, но и от других органов тела человека (таблица 12.1). Одним из примеров является электроэнцефалограмма (ЭЭГ), регистрирующая электрические волны мозга, различные виды которой показаны на рисунке 12.39. В отличие от четких и регулярных сигналов сердца, отражающих синхронную работу его клеток, сигналы мозга в норме являются крайне нерегулярными. Тем не менее, простые наблюдения и строгий математический анализ позволяют выделить в записи ЭЭГ определенные паттерны (ритмы), называемыми буквами греческого алфавита. Альфа-ритм (8–13 Гц) характерен для бодрствования в покое. Бета-ритм (14–25 Гц) отражает настороженность при бодрствовании, повышенную активность и состояние напряжения. Тета-ритм (4–7 Гц) наблюдается в основном у детей, однако он встречается и у взрослых, склонных к эмоциональным вспышкам или отличающихся различными нарушениями работы мозга. Наконец, дельта-ритм (< 3.5 Гц) наблюдается в фазе глубокого сна [586].

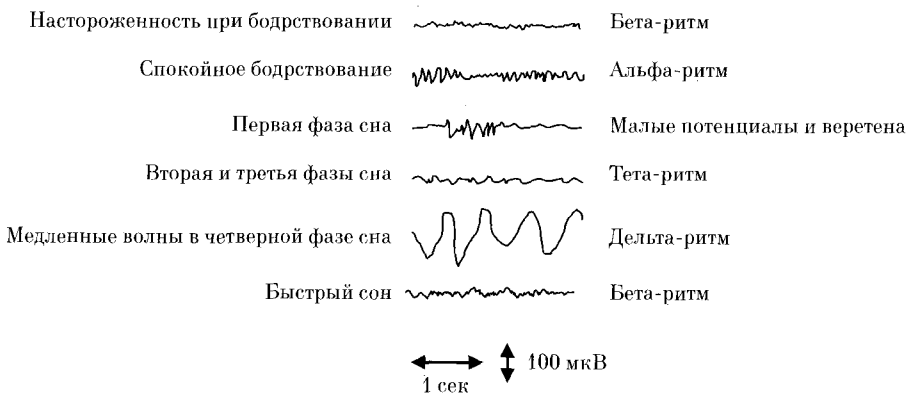


Рис. 12.39. Характерные ритмы ЭЭГ, наблюдаемые в различных стадиях сна и бодрствования. Фаза быстрого сна характеризуется быстрыми движениями глаз (Rapid Eye Movement = REM) [580, 593]

12.7. ДЕЙСТВИЕ ЭЛЕКТРИЧЕСКОГО ТОКА НА ЧЕЛОВЕКА

Внешние электрические токи (то есть токи, генерируемые внешними источниками), протекающие через тело человека, могут причинить вред из-за их вмешательства в работу физиологических механизмов (например, нарушая нормальную работу скелетных мышц и сердца), а также из-за теплового действия электрического тока (таблица 12.7). Как известно, мышцы управляются нервными импульсами, посылаемыми мозгом. Внешний переменный электрический ток промышленной частоты (50 или 60 Гц), превышающий приблизительную границу 10 мА, нарушает работу двигательных нервных волокон, что приводит к потере управления мышцами.

Наступает паралич мышц, не позволяющий человеку самостоятельно освободиться от поражающего действия электрического тока. Дальнейшее увеличение силы тока приводит к сокращению мышц благодаря прямому раздражающему действию тока, что вызывает нарушение дыхания и кровообращения. Токи величиной от 100 мА до 4 А вызывают фибрилляцию желудочков сердца. Дальнейшее увеличение тока ведет к параличу с ожогами и завершается гибелью человека. При прохождении слабого переменного тока (50 Гц) через тело человека сила ощущения растет с величиной тока по степенному закону с показателем 3,5 (закон Стивенса [1.6], таблица 1.15). Таким образом, восприятие электрического тока зависит от его силы весьма нелинейным («супралинейным») образом.

При протекании электрического тока I через тело человека исключительно важную роль играет состояние кожи. Сопротивление R сухой кожи для переменного тока промышленной частоты (50 Гц) составляет примерно 100 — 600 кОм, в то время как для влажной кожи эта величина падает до 1 кОм. Сопротивление внутренних тканей еще меньше этой величины (напомним, что по закону Ома падение напряжения в 1 вольт вызовет больший ток в тех участках тела, сопротивление которых ниже). На рисунке 12.40 показано распределение сопротивления внутри тела человека. Например, сопротивление от головы до ног (без кожи) составляет 400 – 600 Ом. Аналогично, сопротивление от уха до уха примерно равно 100 Ом. Величина электрического тока, протекающего через тело человека под влиянием приложенного напряжения V, ограничена двумя факторами: *1)* сопротивлением тканей R согласно закону Ома $I = V/R$ и *2)* внутренним сопротивлением источника напряжения (оно складывается с сопротивлением тканей, снижая протекающий ток).

Таблица 12.7. Действие короткого (1 сек) импульса электрического тока (в мА) на тело человека [595].

Эффект	Постоянный ток DC	Переменный ток AC (60 Гц)
Ощущение слабого прикосновения в точке контакта	0.6	0.3
Порог электрического удара	3.5	0.7
Безболезненное ощущение с сохранением мышечного контроля	6	1.2
Боль без потери мышечного контроля	41	6
Боль и порог парализующего действия	51	10.5
Боль, контрактура мышц и затруднение дыхания	60	15
Нарушение сердечного ритма с возможной фибрилляцией желудочков	500	100

Все приведенные величины являются ориентировочными.

Предположим, что сопротивление кожи нарушено, так что сопротивление тела человека для внешнего источника составляет только 500 Ом. Оценим силу тока, вызываемого в этом случае различными бытовыми источниками электрической энергии (не пытайтесь проверить эти оценки экспериментально!). Сетевое напряжение 220 В вызовет ток силой 440 мА, что в 4 раза превышает порог фибрилляции сердца и гарантировано ведет к смерти. Защитят ли нас в этом случае сетевые автоматы, которые реагируют на короткое замыкание? Увы, нет: они срабатывают при силе тока в 6, 10 или 15 А. Как в рассматриваемом примере будет действовать постоянный ток? Батарейка с напряжением 9 В вызовет ток 18 мА. В аналогичных условиях автомобильный аккумулятор (12 В) будет генерировать ток величиной 24 мА. Как видно из таблицы 12.7, эти источники не причинят особого вреда. В то же время, переменные токи подобной величины обладают серьезным поражающим действием, которое угрожает сварщику, если он работает в сырую погоду без специального защитного костюма (напряжение электросварочных аппаратов составляет 36 В). См. задачу 12.5.

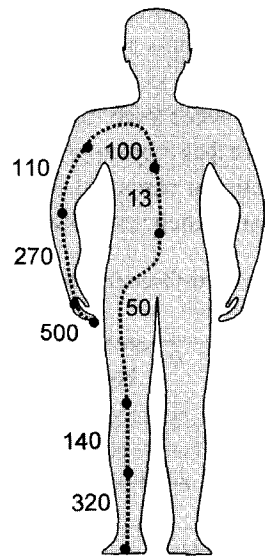


Рис. 12.40. Распределение электрического сопротивления внутри тела человека (без учета сопротивления кожи). Например, сопротивление одного пальца равно 500 Ом [579]

12.8. МАГНИТНОЕ ПОЛЕ

Собственные магнитные поля тела человека генерируются физиологическими электрическими токами, которые весьма слабы. В таблице 12.8 приведены типичные значения магнитных полей, регистрируемых у человека.

Там же дано значение магнитного поля земли (50×10^6 пТл), которое в миллионы раз сильнее собственного магнитного поля человека. Сила магнитного поля, создаваемого физиками в эксперименте, может достигать 100 Тл.

12.8.1. Магнитное поле аксона

Величина магнитного поля, генерируемого электрическим током, определяется законом Био-Савара. Рассмотрим постоянный ток, протекающий по бесконечному проводу вдоль оси z. На основании указанного закона можно вычислить индуктивность магнитного поля B на расстоянии R от этого проводника:

$$B = \frac{\mu_0 I}{2\pi R}. \tag{12.89}$$

Это поле направлено по окружности вокруг проводника, и его направление определяется по правилу буравчика.

Данная формула не может дать точного значения магнитного поля, генерируемого аксоном нервной клетки. Нервный импульс, бегущий по волокну, вызывает более сложные токи вокруг и внутри аксона, нежели рассмотренный выше постоянный ток в прямом бесконечном проводе. Кроме того, окружающая аксон среда не является вакуумом (для которого выведена формула 12.89). Тем не менее, попробуем применить эту формулу для приблизительной оценки магнитного поля аксона. Для этого будем считать, что ток внутри аксона является постоянным на всем его протяжении, а влиянием экстраклеточных локальных токов на магнитное поле пренебрежем. С помощью (12.63) получаем ток внутри аксона $I_i(x) = -(1/r_i)\,dV/dx$, откуда величину тока оценим как

$$I \sim \frac{1}{r_i}\frac{V}{\lambda}. \tag{12.90}$$

Таблица 12.8. Типичная амплитуда биомагнитного поля [567].

Биомагнитный сигнал	Типичная амплитуда (пТл)
Магнитокардиограмма (МКГ)	50
МКГ плода	1–10
Магнитоэнцефалограмма (МЭГ)	1
Вызванное магнитное поле	0.1
Магнитомиограмма	10
Магнитоокулограмма	10
Магнитное поле Земли	50×10^6

Таким образом, на расстоянии 1 мм от аксона индуктивность магнитного поля приблизительно равна

$$B \sim \frac{\mu_0 I}{2\pi R r_i \lambda} \tag{12.91}$$

$$= \frac{(4\pi \times 10^{-7}\ \text{Т-м/А})(0.1\ \text{В})}{2\pi(0.001\ \text{м})(6.4 \times 10^{9}\ \text{ом/м})(3.8 \times 10^{-4}\ \text{м})} = 8\ \text{пТ}. \tag{12.92}$$

В этой формуле постоянная длины волокна $\lambda = 3.8 \times 10^{-4}$ м. Полученное значение индуктивности магнитного поля соответствует низким величинам, приведенным в таблице 12.8. Более точные расчеты показывают, что, несмотря на сделанные нами грубые упрощения, полученный результат вполне разумен.

12.8.2. Восприятие магнитного поля

Очевидно, люди не наделены способностью «чувствовать» магнитное поле. Тем не менее, среди животного мира есть существа, которые ориентируются в пространстве благодаря магнитному полю Земли. Их внутренний «компас» состоит из частиц магнетита (Fe_3O_4) диаметром 50 нм. В некоторых случаях эти частицы выстраиваются в линию, так что их суммарный магнитный дипольный момент увеличивается (и растет чувствительность «компаса»). Например, у голубей восприимчивость к магнитному полю очень высока. Эти уникальные птицы ощущают магнитное поле силой всего 10–20 нТл [565]. Несколько ниже чувствительность к магнитному полю у дельфинов (< 2 мкТл). «Магнитное чувство» основано на создании крутящего момента у природного «компаса» внешним магнитным полем. В результате магнитные частицы оказывают давление на внутриклеточные филаменты, которые сопряжены с механочувствительными каналами клеточной мембраны. Активация этих каналов ведет к деполяризации, которая вызывает импульсы в сенсорном нейроне. Напомним, что магнитное поле стремится повернуть магнитный диполь точно так же, как электрическое поле поворачивает электрический диполь. Эта аналогия верна, несмотря на то, что в природе не обнаружены магнитные заряды, подобные электрическим зарядам. Считается, что любое магнитное поле создается циркуляторными электрическими токами (например, током электронов, вращающихся вокруг атомного ядра и даже собственным вращением электрона вокруг своей оси).

12.9. ЭЛЕКТРОМАГНИТНЫЕ ВОЛНЫ

В зависимости от частоты колебаний, электромагнитные волны подразделяют на радиоволны, инфракрасное (тепловое) излучение, видимый свет, ультрафиолетовое излучение, рентгеновские лучи и на гамма-радиацию. Все эти волны распространяются в вакууме со скоростью света c. Частота колебаний ν

и длина волны λ связаны формулой $c = \lambda\nu$ (11.2). В вакууме электромагнитные волны представляют собой синхронные синусоидальные колебания электрического и магнитного полей. Эти волны отличаются частотой колебаний (и, соответственно, длиной волны). Один из типов электромагнитных волн (видимый свет) мы подробно рассмотрели в главе 11.

Представляет интерес вопрос о глубине проникания электромагнитных волн в тело человека. Коэффициент ослабления различных электромагнитных волн в теле человека показан на рисунке 12.41. Согласно закону Бэра (10.18), этот коэффициент определяет интенсивность излучения (например, света) по формуле:

$$I(z) = I(z = 0)\,exp(-\alpha_{свет} z). \qquad (12.93)$$

Здесь z является глубиной, на которой определяется интенсивность света.

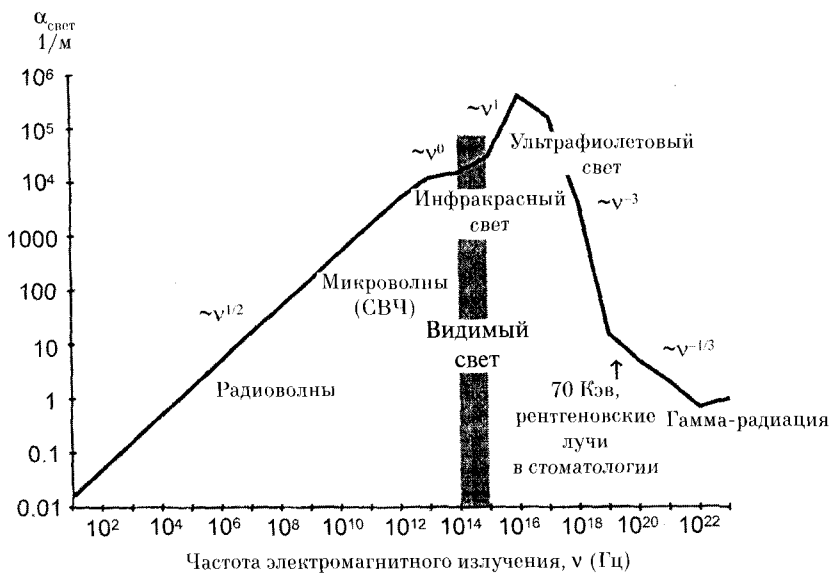


Рис. 12.41. Зависимость коэффициента ослабления электромагнитных волн тканями человека от частоты волны. Это ослабление вызывается поглощением и рассеянием (диффузным отражением по всем направлениям) волн [576]. См. также R.A. Freitas Jr., Nanomedicine, **1**, 1999; http://www.nanomedicine.com

Ослабление электромагнитной волны, проникающей в тело человека, зависит от ее поглощения и отражения. В свою очередь, эти процессы сильно зависят от частоты волны. На рисунке 12.41 показана лишь общая тенденция зависимости коэффициента ослабления от частоты — но отнюдь не мелкие (неразличимые на таком графике) детали, как, например, резкое ослабление волны на какой-то особой (резонансной) частоте. Этот эффект используют в микроволновых печах,

учитывая резонансное поглощение электромагнитных волн водой на частоте 2,45 ГГц. Облучение продуктов питания на этой частоте приводит к их быстрому разогреву, поскольку наряду с поглощением энергии электромагнитной волны происходит и ее частичное проникновение вглубь бифштекса.

12.10. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Электрические процессы играют важную роль в физиологии. Они исключительно важны и в медицине — для диагностики и лечения. Электрическая проводимость является важным свойством большинства тканей человеческого тела. Законы распространения электрических сигналов в проводниках позволили объяснить процесс передачи сигналов в нервной системе — как представляется, в главной системе управления телом человека. Без понимания электрических процессов невозможно разобраться в работе клеточных мембран — важнейших «интерфейсов» клетки с окружающим миром. Разнообразные электрические процессы в сердце, удачно смоделированные переменным электрическим диполем, лежат в основе успешного применения ЭКГ в диагностике. Напротив, магнитные сигналы различных органов человека оказались менее значимы для диагностики. В то же время, магнитная стимуляция применяется для возбуждения локальных областей мозга при регистрации вызванных потенциалов.

ЗАДАЧИ

Проводимость, потенциалы и проницаемость электромагнитных волн

12.1. С помощью таблицы 12.4 оцените проводимость клетки и плазмы крови.

12.2. Определите электрическое сопротивление крови в артерии длиной 50 см и диаметром 3 мм.

12.3. Для определения зависимости удельного сопротивления крови ρ от гематокрита (Hct) применяют две формулы: $\rho = 0.537exp(0.025 \times Hct)$ и $\rho = 0.586(1 + 0.0125 \times Hct)/(1 - 0.01 \times Hct)$, которые называются формулами Максвелла–Фрике [586]. Насколько они отличаются в диапазоне изменения гематокрита 10–60% и при его нормальной величине 45%?

12.4. В результате несчастного случая человек попал под напряжение 120 В, приложенного к его ладоням.
(*а*) Какой ток протечет через тело человека, если сопротивление от ладони до ладони составляет 500 ом?
(*б*) Представляет ли этот ток опасность?

(*в*) Если область протекания тока смоделировать однородным цилиндром постоянного диаметра (равного диаметру предплечья) с длиной, равной расстоянию между кончиками пальцев обеих рук вашего тела, то каково будет удельное сопротивление тканей тела человека?
(*г*) Какая мощность выделяется в этом цилиндре при протекании электрического тока? Определите полную мощность и мощность, выделяемую в единице объема. Не забудьте закон Ома $V = IR$ формулу мощности $P = VI$. При вычислении мощности можно считать ток постоянным.
(*д*) Какова теплоемкость модельного цилиндра? Считайте, что его удельная теплоемкость равна средней удельной теплоемкости тела человека.
(*е*) Пренебрегая тепловым рассеянием, определите прирост температуры модельного цилиндра в единицу времени.
(*ж*) Сколько времени потребуется для денатурации белков в модельном цилиндре?
Дополнительную информацию для этой задачи возьмите из главы 13.

12.5. Сравните силу тока автомобильного аккумулятора при электрическом ударе по телу человека с его максимальным током, который проходит через стартер при включении двигателя. Почувствовали разницу? Намного ли тяжелее электрический удар от аккумулятора по сравнению с тем, который вызывает 9-вольтовая батарейка?

12.6. Какая доля электромагнитного излучения проникнет через следующие биологические преграды:
(*а*) веки глаз,
(*б*) пальцы рук,
(*в*) грудную клетку.

12.7. Ион с массой m и зарядом q движется со скоростью v под действием электрического поля напряженности E. Ион испытывает силу сопротивления, которая при отсутствии поля снижала бы его скорость с постоянной времени τ.
(а) Покажите, что баланс сил при движении иона определяется уравнением $mdv/dt = -mv/\tau + qE$.
(б) Покажите, что в стационарных условиях ион движется со скоростью дрейфа, определяемой уравнением $v_{\text{drift}} = qE\tau/m = \mu E$, где величина $\mu = q\tau/m$ называется подвижностью иона.

12.8. (Задача повышенной сложности). Покажите, что потенциал заряда Ze, экранированного другими подвижными зарядами, определяется формулой $V(r) = (Ze/4\pi\varepsilon_0\varepsilon r)exp(-kr)$, где $k = \sqrt{(e^2 / \varepsilon_0\varepsilon k_B T)\sum_i Z_i^2 n_{i,0}}$. С этой целью подставь-

те данную формулу для $V(r)$ в уравнение Пуассона-Больцмана (12.41), которое для трехмерного случая и радиальной симметрии выглядит следующим образом:

$$\frac{1}{r}\frac{d^2(rV)}{dr^2} = -\frac{1}{\epsilon_0 \epsilon}\sum_i Z_i e n_{i,0} \exp\left(-Z_i eV/k_B T\right). \qquad (12.94)$$

Считайте, что область вокруг иона электрически нейтральна и что $Z_i eV/k_B T \ll 1$. Дополнительные соображения приведены в приложении С.

12.9. (Задача повышенной сложности). Решите предыдущую задачу для одномерного случая. Как отличаются одномерный и трехмерный радиально-симметричный варианты решения?

12.10. В популярной песне «Погуби меня нежно своей мелодией» эстрадная дива поет: «И пел он так, как будто знал, какая страсть меня схватила. Потом взглянул сквозь меня, как будто там меня не было» [578]. Если бы это было правдой, то электромагнитные волны проходили бы сквозь певицу и ее одежду без всякой помехи. В каком диапазоне частот такое было бы возможно? Разумеется, где-то должен быть «светильник» с соответствующей частотой излучаемых волн, который освещал бы певицу и окрестности, причем глаза приятеля певицы должны были бы видеть излучаемый им «свет», как и его отражение от окружающих предметов — но не от певицы-невидимки.

Клеточные мембраны и распространение нервных импульсов

12.11. На рисунке 12.11 показаны четыре механизма, причастных к транспорту ионов через мембрану аксона нервной клетки. Какие из них ведут к накоплению отрицательного заряда внутри клетки, а какие — положительного заряда?

12.12. Емкость цилиндрического конденсатора длины L, внутреннего радиуса a и внешнего радиуса $a + b$, изготовленного из диэлектрика с диэлектрической проницаемостью k, определяется формулой $C_{\text{цилиндр}} = 2\pi k\varepsilon_0 L/ln(1 + b/a)$. Покажите, что развертка подобного цилиндра на плоскость и определение его емкости по формуле плоскопараллельного конденсатора является хорошим приближением для оценки емкости мембраны безмиелинового аксона, но является грубой ошибкой для оценки емкости миелинового волокна.

12.13. (*а*) Определите эффективную диэлектрическую константу k миелина путем правильного учета вклада каждой из его составляющей. Миелин состоит из воды, липидов и полярных групп, для которых диэлектрическая проницаемость равна, соответственно, 80, 2.2 и 50. Толщина t слоев воды, липидов и полярных групп составляет, соответственно, 2.2, 4.2 и 10.8 нм, что образует билипидную

структуру миелина суммарной толщиной 17.1 нм [581]. Такая структура может рассматриваться как последовательно соединенные конденсаторы, для которых эффективная диэлектрическая проницаемость определяется по формуле

$$k_{\text{эфф}} = \frac{t_{\text{суммарная}}}{t_{\text{вода}} / k_{\text{вода}} + t_{\text{липид}} / k_{\text{липид}} + t_{\text{поляр}} / k_{\text{поляр}}}. \qquad (12.95)$$

(*б*) Как эта формула поможет объяснить тот факт, что диэлектрическая константа k мембраны аксона равна 7?

12.14. (Задача повышенной сложности). Выведите формулу (12.95).

12.15. Сравните численные значения постоянной длины нервного волокна λ для типичного миелинового и безмиелинового аксона.

12.16. Высказывалась точка зрения, что в миелиновых аксонах градуальный потенциал достаточно слабо спадает вдоль длины волокна и практически без изменения своей амплитуды достигает соседнего перехвата Ранвье, готового к регенерации. В чем ошибка этого утверждения?

12.17. Некоторые болевые рецепторы передают свои сигналы по миелиновым аксонам со скоростью 30 м/сек, а другие — по безмиелиновым волокнам со скоростью только 2 м/сек (и даже еще меньше). Сколько времени потребуется для передачи болевого сигнала в мозг от кончиков пальцев студента?

12.18. Покажите, что скорости проведения ПД, приведенные в подписи к рисунке 12.22, соответствуют графикам электромиограмм, показанным на этом же рисунке.

12.19. Определите постоянную времени τ для безмиелинового и миелинового аксона.

12.20. Методом подстановки готового решения в соответствующее уравнение проверьте, что формула (12.80) действительно является решением уравнения (12.79).

12.21. Методом подстановки готового решения в соответствующее уравнение проверьте, что формула (12.83) действительно является решением уравнения (12.82).

12.22. Покажите, что подстановка (12.84) в (12.72) действительно дает формулу (12.85).

12.23. (Задача повышенной сложности). Методом подстановки решения в уравнение покажите, что каждая из нижеследующих формул описывает стационарное

распределение потенциала вдоль аксона (12.79) при $V_i = 0$ (shin и cosh обозначают гиперболические функции):

$$V(x) = A_1 \exp(x/\lambda) + A_2 \exp(-x/\lambda), \tag{12.96}$$

$$V(x) = B_1 \cosh(x/\lambda) + B_2 \sinh(x/\lambda), \tag{12.97}$$

$$V(x) = C_1 \cosh(x - L/\lambda) + C_2 \sinh(x - L/\lambda). \tag{12.98}$$

12.24. (Задача повышенной сложности). С помощью метода подстановки решения в уравнение (12.79) и учитывая граничные условия, проверьте справедливость нижеследующих решений [589] для стационарного распределения потенциала вдоль аксона при $x \geq 0$ (эти решения показаны на рис. 12.24).

(*а*) Полубесконечный кабель с граничным условием слева $V(x = 0) = V_0$. Считайте потенциал покоя $V_i = 0$. Соответствующее решение показано на рисунке 12.24, *а*.

$$V(x) = V_0 \frac{\sinh((L - x)/\lambda)}{\sinh(L/\lambda)}. \tag{12.99}$$

(*б*) Конечный кабель длины L с граничным условием на правом конце $V(x = L) = 0$. При таком граничном условии говорят, что кабель закорочен на своем правом конце («граничное условие короткого замыкания»). Соответствующее решение показано на рисунке 12.24, *b2*.

$$V(x) = V_0 \frac{\sinh((L - x)/\lambda)}{\sinh(L/\lambda)}. \tag{12.100}$$

(*в*) Конечный кабель длины L с граничным условием на правом конце $dV/dx(x = L) = 0$. Иными словами, на правом конце кабель не присоединен к нагрузке, так что с этого конца не стекает ток («граничное условие холостого хода»). Соответствующее решение показано на рисунке 12.24, *c2*.

$$V(x) = V_0 \frac{\cosh((L - x)/\lambda)}{\cosh(L/\lambda)}. \tag{12.101}$$

(*г*) Конечный кабель длины L с граничным условием на правом конце $V(x = L) = V_L$. Это условие означает, что кабель подключен справа к источнику напряжения V_L (фиксация потенциала на правом конце кабеля). Соответствующее решение показано на рисунке 12.24, *d*.

$$V(x) = \frac{V_0 \sinh((L - x)/\lambda) + V_L \sinh(L/\lambda)}{\sinh(L/\lambda)}. \tag{12.102}$$

12.25. Нарисуйте график функции $V(t)$ по формуле (12.83), принимая за единицу шкалы времени постоянную времени волокна τ.

12.26. Нарисуйте графики функции $V(t)$ и $V(x)$ по формуле (12.87), принимая за единицу шкалы времени постоянную времени волокна τ, а за единицу шкалы расстояния — величину $x = \sqrt{D_{\text{diff}}\tau}$.

Электрокардиография

12.27. С помощью рисунка 12.29 покажите, что волны реполяризации, направленные налево или направо, вызывают противоположные отклонения сигнала ЭКГ.

12.28. С помощью записей ЭКГ на рисунке 12.33 определите частоту сердечных сокращении ЧСС. Ширина крупной клетки соответствует промежутку времени 0,2 сек.

12.29. Покажите, что интегрирование электрического поля диполя сердца приводит к потенциалу, который положителен в той области, куда указывает стрелка диполя, отрицателен в противоположной части сердца, и которой равен нулю в плоскости, перпендикулярной диполю.

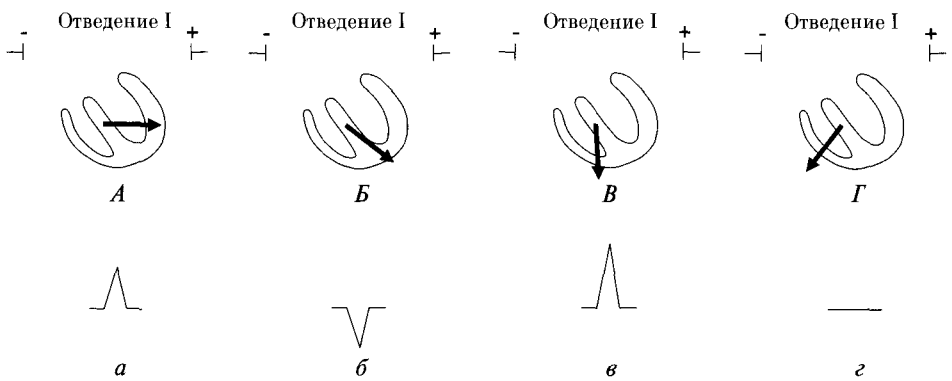


Рис. 12.42. Теоретические варианты изменения электрического вектора сердца (вверху) и соответствующие им фрагменты ЭКГ, нарисованные для первого отведения (нижние панели) и расставленные здесь в произвольном порядке [584]. К задачам 12.30–12.32

12.30. На рисунке 12.42 (*А-Г*) показаны различные ориентации электрического вектора (диполя) сердца. Представим себе, что на каждой панели этот вектор не изменяет своего направления, но изменяет амплитуду от нуля до максимума и далее от максимума до нуля (кстати, в реальности так не бывает — почему?). Ниже на панелях (*а-г*) в произвольном порядке показаны фрагменты ЭКГ, нарисованные схематично «в первом отведении» для рассмотренных вариантов изменений электрического диполя сердца. Поставьте верхние рисунки в соответствие с нижними рисунками.

12.31. Предположим, что электрический диполь сердца изменяется так, как в задаче 12.30 (рис. 12.42, *А-Г*). Нарисуйте соответствующие фрагменты ЭКГ для второго и третьего отведений.

12.32. Объясните, что нормальная последовательность изменения электрического вектора сердца происходит таким образом, что панели на рис. 12.42 следует расставить в следующем порядке: *Г, В, Б, А.*

12.33. (*а*) С помощью правильной последовательности изменения электрического вектора сердца (задача 12.32) нарисуйте правильную последовательность изменений ЭКГ для первого, второго и третьего стандартных отведений.

(*б*) Как мы утверждали выше, сумма потенциалов, зарегистрированных в трех стандартных отведениях, всегда равна нулю. Проверьте этот факт с помощью вашей собственной кардиограммы.

12.34. Сравните записи ЭКГ, полученные у пациента после сердечного приступа в два разных периода времени (до и после лечения) друг с другом и с нормальными кардиограммами, показанными на рисунке 12.33.

ГЛАВА 13

РЕГУЛЯЦИЯ И ОБРАТНЫЕ СВЯЗИ

Мы целенаправленно управляем нашими мыслительными процессами, что позволяет нам достигать определенных физических целей. Отчасти это происходит благодаря использованию датчиков (органов чувств), которые обеспечивают обратные связи, делающие возможными управление нашими действиями. Например, когда мы ставим какой-нибудь предмет на стол, мы управляем нашими действиями, руководствуясь сигналами, поступающими к зрительным рецепторам (попросту говоря, отслеживаем свои действия глазами), а в момент прикосновения предмета к столу мы также получаем сигнал от тактильных рецепторов. Такие обратные связи и система регуляции (управления) играют важную роль в производственных процессах. Именно благодаря постоянной регуляции различных процессов, наш организм удивительно хорошо приспособлен к нормальному функционированию.

Одной из наиболее важных регуляций в нашем организме, основанной на действии обратных связей, является регуляция параметров жизненно важных функций внутренней среды организма или *гомеостаз.* Гомеостаз, в частности, обеспечивает постоянство химического состава и физических параметров жидкости, окружающей клетки нашего тела. Эта межклеточная жидкость составляет примерно одну треть всей жидкости нашего организма и включает плазму крови и интерстициальную жидкость, то есть жидкость, заполняющую пространство между клетками. (Остальные две трети жидкости, содержащейся в организме, составляет внутриклеточная жидкость.) Регуляция параметров и состава внеклеточной жидкости обеспечивает контроль (а) температуры тела, (б) давления в кровеносных сосудах, (в) концентрации кислорода и углекислого газа, (г) pH, (д) концентрации ионов, таких как ионы натрия, калия и кальция, (е) объемов, (ж) осмолярности жидкости и (з) концентрации в ней органических веществ, таких, например, как глюкоза.

В организме существует также множество иных важных систем регуляции. Так, зрачки наших глаз увеличиваются или уменьшаются в зависимости от ин-

тенсивности попадающего в них света. Цилиарные (ресничные) мышцы позволяют менять фокусное расстояние хрусталиков, что обеспечивает аккомодацию (способность сфокусировать взгляд на конкретном предмете, рис. 11.22). Сила, с которой мы сжимаем тот или иной предмет, зависит от сигналов, которые мы получаем от этого предмета по системе обратных связей (и если этот предмет, сминается, деформируется, мы прикладываем к нему меньшую силу). При мышечной работе или физических упражнениях сила сокращения межреберных и брюшных мышц, которые определяют интенсивность внешнего дыхания, регулируется сигналами, поступающими из головного мозга. А сами эти сигналы определяются поступающими в мозг (в дыхательный центр) сигналами от хеморецепторов, расположенных в кровеносной системе, от механических и метаболических рецепторов скелетных мышц и от рецепторов, находящихся в легочной ткани (рис. 13.1). Аналогично, при физической работе мозг получает сигналы от сердца и скелетных мышц и в зависимости от этой «информации» регулирует работу сердца и кровеносных сосудов, обеспечивая повышение сердечного выброса и артериального давления (рис. 13.6). При физической работе также ярко проявляется действие регуляторного механизма, обеспечивающего тепловое равновесие и поддержание относительно стабильной внутренней температуры (рис. 13.4). Естественно, функция этих систем регуляции столь же существенна и тогда, когда мы находимся в состоянии покоя. Общее обсуждение функционирования систем регуляции можно найти в работах [598, 601, 602, 604,605, 607, 608].

13.1. ОСНОВЫ РЕГУЛЯЦИИ И ОБРАТНЫХ СВЯЗЕЙ

На рисунке 13.2 приведена блок-схема *регулятора с обратной связью*. В этой системе есть сенсор или рецептор (в общем случае, говорят «датчик»), который измеряет некоторую величину (стимул), являющуюся объектом регуляции. (В данном случае это — артериальное давление, величина которого измеряется барорецепторами.) Сигнал от этого рецептора поступает по центростремительным (афферентным) нервным волокнам (sensory pathway) в интегрирующий центр, находящийся в головном мозге. Поступивший сигнал анализируется в интегрирующем центре, и здесь же формируется сигнал, передающийся по центробежным (эфферентным) нервным волокнам (motor pathway) на эффектор (исполнительный элемент системы регуляции). В результате достигается необходимый эффект. Так, например, при повышении артериального давления, система регуляции обеспечивает изменение частоты сердечных сокращений, ударного объема и периферического сопротивления, что приводит к возвращению давления к нормальному уровню. Успешность такой регуляции определяется тем, сколь значительно отличается установившееся артериальное давление от заданной величины.

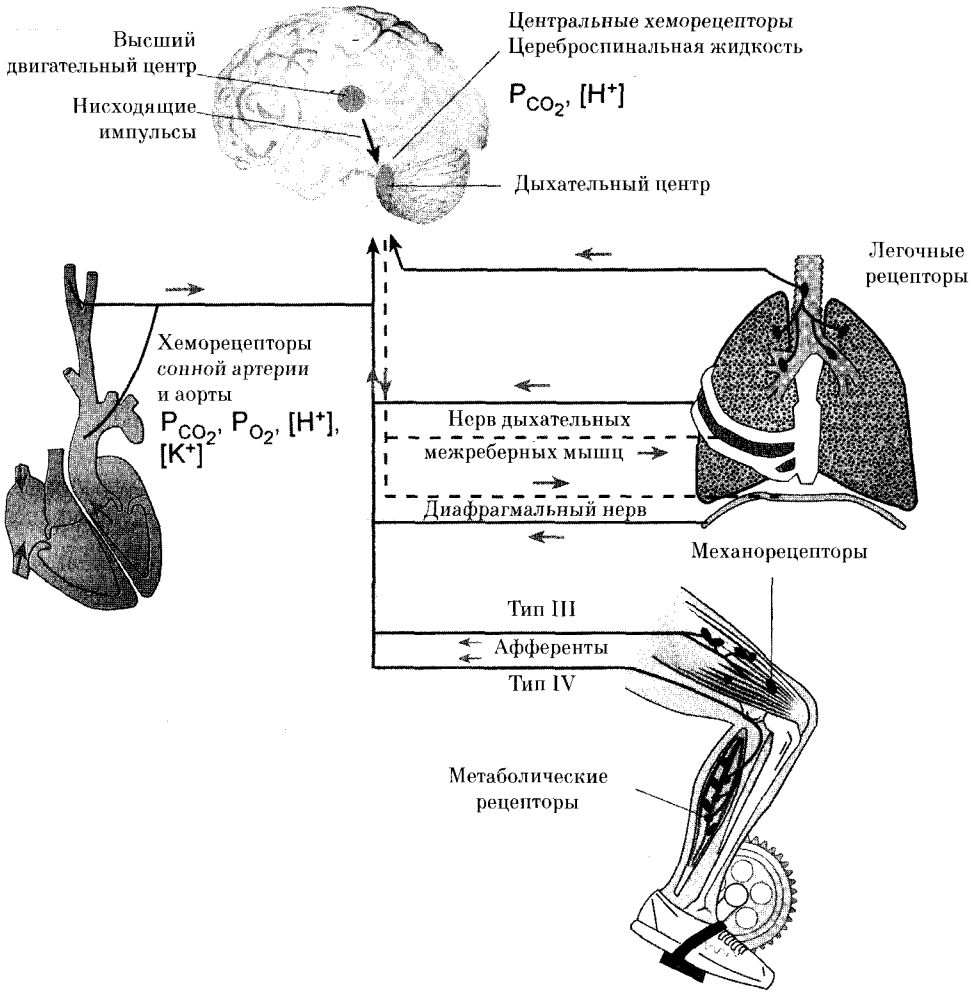


Рис. 13.1. Регуляция дыхательной системы во время мышечной работы. Расположенный в продолговатом мозге дыхательный центр получает сигналы от двигательной (моторной) зоны головного мозга, а также от центральных хеморецепторов и других рецепторов, включая сюда хеморецепторы синокаротидной и кардиоаортальной зон, рецепторы межреберных мышц и диафрагмы и механические и метаболические рецепторы скелетных мышц. При мышечной работе происходит усиление сокращений межреберных мышц и диафрагмы, которые получают сигналы по диафрагмальному и межреберному нервам. В результате происходит увеличение частоты и глубины дыхания, что позволяет регулировать содержание в артериальной крови кислорода, углекислого газа и pH крови. (Из [601]. Печатается с разрешения)

Отрицательная обратная связь возвращает отклонившуюся от заданного значения величину обратно к *«уровню уставки»* (заданному уровню, set point). Такой тип обратной связи наиболее распространен в организме. Обычно существует некоторый диапазон отклонения регулируемой величины от уровня уставки, при изменениях в пределах которого система обратной связи еще не включается. Как видно из рисунка 13.3, *а*, эффектор «включается» и начинает возвращать к заданному значению регулируемый параметр только тогда, когда значение этого параметра отклоняется от заданного значения столь сильно, что достигает пределов этого «диапазона безразличия». По такому же принципу работают, например, комнатные термостаты, у которых существует температурная «зона безразличия», при изменении температуры в пределах которой термостат не включается.



Рис. 13.2. Обратная связь и регуляция в организме. В качестве примера приведена регуляция повышенного артериального давления (в скобках). (Основано на [607])

Положительная обратная связь, в отличие от отрицательной, усиливает первоначальное отклонение параметра от установленного значения (рис. 13.3, *б*). Такой тип обратной связи встречается в организме очень редко. Один из примеров положительной обратной связи — увеличение выработки молока у кормящих матерей при усиленном потреблении этого молока ребенком.

13.1.1. Теория управления (тема для углубленного изучения)

Обратная связь необходима для того, чтобы регулировать параметр P, такой, например, как артериальное давление или температура, поддерживая этот параметр вблизи заданного уровня (уровня уставки) P_0. Активность обратной связи обычно пропорциональна разности между фактическим

значением параметра и его заданным уровнем [605]. Коэффициент усиления g определяет величину ответа. Этот ответ вызывает изменение величины P на dP в течение промежутка времени dt. Таким образом,

$$dP = -g(P - P_0)dt. \tag{13.1}$$

Эта обратная связь не действует немедленно (мгновенно). Обычно ответ отстает от стимула на время τ, которое обусловлено задержкой, связанной с передачей по нервам, обработкой сигнала в мозге и собственными свойствами эффектора, который работает не мгновенно. Следовательно, изменения, происходящие в момент времени t, обусловлены стимулом, поступившим с датчика в момент времени $t - \tau$. Таким образом, уравнение (13.1) нужно переписать в виде

$$dP(t) = -g(P(t - \tau) - P_0)dt, \tag{13.2}$$

или, вводя переменную $p = P - P_0$,

$$dp(t)/dt = -gp(t - \tau). \tag{13.3}$$

Желаемый ответ представляет собой монотонное уменьшение величины p, устойчивые колебания p вокруг нуля (что эквивалентно колебаниям P вокруг P_0) или некоторую комбинацию этих двух ответов. *Какие же величины g и τ могут обеспечить такую желаемую обратную связь?* Очевидно, что g должно быть положительным, и естественно предположить, что чем больше коэффициент усиления, тем лучше. Однако в дальнейшем мы увидим, что не всегда большие значения коэффициента усиления приводят к желаемым результатам.

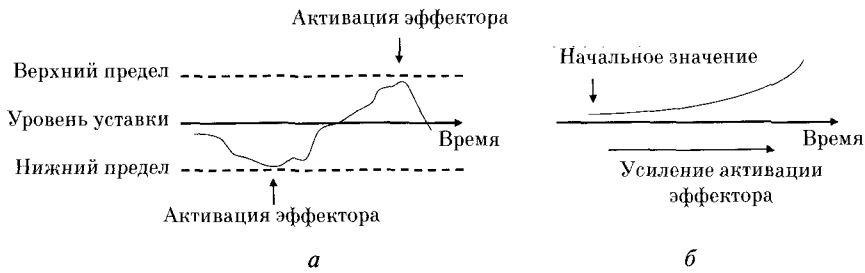


Рис. 13.3. Отрицательная (*а*) и положительная (*б*) обратная связь (Основано на [607])

Попытаемся решить уравнение (13.3), подставляя в него возможное решение, имеющее вид $p(t) = p\,exp(zt)$. В общем случае, z может быть комплексной величиной $z = x + iy$. Мнимый член y описывает колебания параметра вокруг точки уставки, тогда как $x < 0$ дает экспоненциальной уменьшение отклонения, а $x > 0$, напротив, соответствует экспоненциальному увеличению отклонения от величины уставки, что нежелательно. При таком подходе уравнение (13.3) примет вид

$$z = -g\,exp(-z\tau). \tag{13.4}$$

Разумное решение может иметь место только при $x \leq 0$. Поскольку $exp(iq) = cosq + isinq$, (13.4) можно записать в виде двух уравнений, отдельно для действительной и мнимой частей:

$$x = -gexp(-x\tau)cos(y\tau), \tag{13.5}$$

$$y = gexp(-x\tau)sin(y\tau). \tag{13.6}$$

Это трансцендентные уравнения, которые, в общем случае, должны решаться численно. Мы, однако, сможем для специального случая решить их аналитически.

При $x = 0$ решение представляет собой колебания вокруг стационарной точки (точки уставки). Подставляя $x = 0$ в (13.5), получим $0 = -gcos(y\tau)$, откуда следует $y = \pi/2\tau$. Подставляя x = 0 в (13.6), получим $y = gsin(y\tau)$. Учитывая, что $y = \pi/2\tau$, получим $\pi/2\tau = gsin(\pi/2\tau)\tau) = g$. Это значит, что

$$g\tau = \pi/2. \tag{13.7}$$

Таким образом, если τ — время задержки, мы получим колебательный ответ в том случае, когда коэффициент усиления $g = \pi/2\tau$. Итак, мы получили приемлемое решение.

Теперь, предположим, что x представляет собой маленькую величину, однако отличную от нуля. Уравнение (13.5) по-прежнему даст решение, имеющее вид $y \approx \pi/2\tau$ и значит $sin(y\tau) \approx 1$. Поскольку при $|q| \ll 1\, exp(q) = 1 + q$, (13.6) приобретет вид $y \approx g(1 - x\tau)$, откуда

$$x = 1/\tau\ (1 - \pi/2g\tau). \tag{13.8}$$

При $g\tau < \pi/2$, имеем $x < 0$, и это значит, что параметр P приближается к значению уставки колебательным образом, причем амплитуда колебаний уменьшается со временем. При $g\tau = \pi/2$ ясно, что $x = 0$, и это означает, что параметр P колеблется вокруг значения уставки, как это было показано выше. При $g\tau > \pi/2$ получается $x > 0$, что обозначает, что величина P колеблется вокруг значения уставки, но амплитуда колебаний возрастает со временем, что приводит к неустойчивости. Таким образом, этот критерий устойчивости позволяет установить верхний предел возможных значений коэффициента усиления для данного времени задержки τ, который определяется соотношением

$$g\tau \leq \pi/2. \tag{13.9}$$

13.2. РЕГУЛЯЦИЯ ПАРАМЕТРОВ ОРГАНИЗМА ЧЕЛОВЕКА

13.2.1 Регуляция температуры

Вопрос о регуляции температуры тела тесно связан с обсуждавшимися в главе 6 вопросами производства (образования) тепла в процессе метаболизма и механизмов теплоотдачи. Нормальная внутренняя температура тела равна 37 ± 2°C

(98,6 ± 3,6 °F). Значительные отклонения температуры от этих значений, как в сторону увеличения, так и в сторону уменьшения, означает наличие серьезных проблем. Так, если температура повышается до уровня 41 °C (106 °F), начинает страдать центральная нервная система, и возникают конвульсии. При температуре 45 °C (115 °F) происходит денатурация белков и наступает смерть организма. При снижении температуры до уровня 33 °C (91 °F) происходит подавление функции центральной нервной системы с потерей сознания. При 30 °C (86 °F) выключается регуляция температуры, а при 28 °C (82 °F) происходит фибрилляция желудочков сердца, ведущая к смерти. Как ясно из рисунка 6.18, наш организм способен очень хорошо регулировать внутреннюю температуру, однако эта регуляция осуществляется лишь в определенных пределах и может нарушаться, что видно на рисунках 6.19–6.21. На рисунке 13.4 схематически показано, как кожные и глубинные терморецепторы воспринимают температуру и передают информацию о ней в головной мозг. Когда температура выходит за границы нормы, мы осуществляем как осознанные целенаправленные действия, так и автоматические непроизвольные действия, имеющие целью скорректировать внутреннюю температуру организма.

Каждый человек имеет свою величину уставки для внутренней температуры, которая у разных людей различается на ± 0,3 °C (0,5 °F) [600]. Средняя величина уставки для температуры кожи составляет примерно 33 °C (91,4 °F). (В главе 6 мы использовали для температуры кожи величину 34 °C.) Если температура кожи превышает 34,5 °C (94 °F), то начинается активное потоотделение и испарение, а когда температура кожи падает ниже 30 °C (86 °F), происходит увеличение метаболической активности, проявляющееся, главным образом, в виде дрожи.

Вспомним, как в главе 6 мы обсуждали тепловые потоки в теле человека и запишем уравнение

$$\left(\frac{dQ}{dt}\right)_{\text{net}} = \left(\frac{dQ}{dt}\right)_{\text{metabolism}} + \left(\frac{dQ}{dt}\right)_{\text{passive loss}} = \left(\frac{dQ}{dt}\right)_{\text{body controlled}}. \qquad (13.10)$$

В левой части этой формулы стоит суммарный (net) поток тепла, обусловленный как всеми способами теплопродукции, так и всеми способами теплоотдачи. Первый член в правой части этой формулы отражает производство тепла, обусловленное как метаболической (metabolism), так и физической активностью организма; эта величина всегда больше нуля. Второй член, стоящий в правой части формулы, отражает пассивные тепловые потери (passive loss) с поверхности тела, обусловленные излучением, конвекцией и т.д.; этот член всегда меньше нуля. Наконец, третий член, стоящий в правой части, обязан своим происхождением нагреванию (>0) или охлаждению (<0), обусловленным деятельностью системы терморегуляции (body controlled).

Обсуждение, которое мы провели в главе 6, равно как и формулы (6.5) и (6.36) показывают, как меняется температура тела с изменением суммар-

ного потока тепла внутрь тела или, напротив, вовне. Эта связь описывается соотношением

$$(dQ/dt)_{\text{net}} = C\,dT/dt = (60 \text{ ккал/°C})\,dT/dt, \qquad (13.11),$$

где C — теплоемкость человека. Для человека массой 70 кг C = 60 ккал/°C. Действительно, теплоемкость C равна произведению массы человека (70 кг) на удельную теплоемкость c (= 0,83 ккал/°C · кг), что и даст при перемножении примерно 60 ккал/°C. Мы знаем, что минимальный уровень теплопродукции, обусловленной метаболизмом, равен основному обмену (BMR — basal metabolic rate). Поэтому можно записать следующее соотношение

$$(dQ/dt)_{\text{metabolism}} = f(\text{BMR}), \qquad (13.12)$$

где f — фактор активности, то есть множитель, изменяющийся в диапазоне от 1 до 20, а основной обмен BMR = 70 ккал/час.

В отсутствие тепловых потерь (то есть когда два последних члена в уравнении (13.10) равны нулю), соотношение (13.12) можно переписать в виде

$$C\,dT/dt = f(\text{BMR}) = f\,70 \text{ ккал/час}, \qquad (13.13)$$

откуда

$$dT/dt = f(\text{BMR}/C) = f((70 \text{ ккал/час})/(60 \text{ ккал/°C})) = 1{,}2f \text{ °C/час}. \qquad (13.14)$$

Это соотношение аналогично соотношению (6.36). В отсутствие адекватных механизмов теплоотдачи, мы не смогли бы выжить, выполняя в течение длительного времени тяжелую работу. Действительно, тяжелой работе соответствует f = 20; это значит, что dT/dt = 24 °C/час.

Теперь рассмотрим ситуацию, когда имеют место только пассивные потери тепла, обусловленные излучением и конвекцией (без регуляции). Из соотношения (13.10) следует, что потери тепла, обусловленные излучением и конвекцией равны

$$\left(\frac{dQ}{dT}\right)_{\text{passive loss}} = -\left(Ah_{\text{r}} + Ah_{\text{c}}\right)\left(T_{\text{skin}} - T_{\text{room}}\right) = -\lambda\left(T_{\text{skin}} - T_{\text{room}}\right), \qquad (13.15),$$

где T_{skin} — температура кожи, T_{room} — температура воздуха в комнате, а $\lambda = A\,(h_{\text{r}} + h_{\text{c}})$. Для человека с площадью поверхности тела равной 1,5 м^2, параметр излучения (radiation) Ah_{r} ~ 12 ккал/час · °C. Если этот человек голый, то при ветре, имеющем скорость 9 м/с, параметр конвекции (convection) Ah_{c} ~ 13 ккал/час · °C. Эта величина значительно больше типичной величины параметра конвекции для одетого человека. В то же время, для раздетого человека при ветре, дующем со скоростью 15 м/с, этот параметр в 5 раз больше указанного выше значения.

Перепишем уравнение (13.15) в следующем виде

$$C(dT/dt) = f(\text{BMR}) - \lambda(T_{\text{body}} - T_{\text{room}}). \qquad (13.16)$$

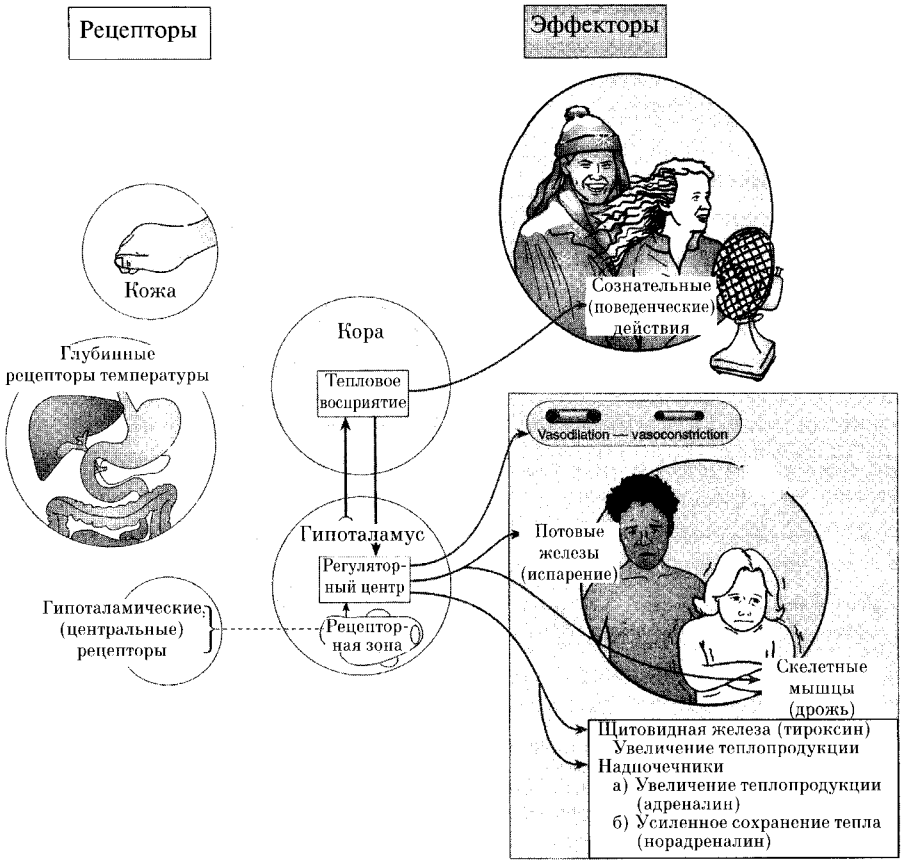


Рис. 13.4. Терморегуляторная система, обеспечивающая поступление сигналов от периферических и глубинных терморецепторов в головной мозг и формирование в мозге сигналов, направляемых к эффекторам. Центр терморегуляции находится в гипоталамусе. Отсюда информация поступает к эффекторным (исполнительным) органам, которые обеспечивают увеличение теплопродукции сохранение тепла в организме в тех случаях, когда внутренняя температура оказывается ниже температуры уставки, равной 37 °С. (Из [601]. Печатается с разрешения)

или

$$(60\ \text{ккал/°C})\ dT/dt = f(70\text{ккал/час}) - (25\ \text{ккал/час}\cdot\text{°C})(T_{\text{body}} - T_{\text{room}}). \quad (13.17)$$

В этом уравнении мы обозначили внутреннюю температуру тела как T_{body} и пренебрегли разницей между температурой кожи и внутренней температурой. Для решения этого уравнения, сделаем подстановку

$$T_{\text{body}}(t) = \alpha + \beta\, exp(-t/\tau), \quad (13.18)$$

где τ — характерное время ответа. Эта подстановка приводит нас к следующему уравнению

$$C\beta(-1/\tau_r)exp(-t/\tau_r) = f(\mathrm{BMR}) - \lambda(\alpha + \beta exp(-t/\tau_r) - T_{room}) \quad (13.19)$$

$$= f(\mathrm{BMR}) - \lambda(\alpha - T_{room}) - \lambda\beta exp(-t/\tau_r). \quad (13.20)$$

Поскольку это уравнение должно выполняться в любой момент времени t, мы можем приравнять коэффициенты при exp $(-t/\tau)$. В результате получим

$$C\beta(-1/\tau_r) = -\lambda\beta, \quad (13.21)$$

$$\tau = C/\lambda = (60\ \text{ккал/°C})/(25\ \text{ккал/час·°C}) = 2{,}4\ \text{час}. \quad (13.22)$$

Далее, приравняв постоянные члены, получим

$$f(\mathrm{BMR}) = \lambda(\alpha - T_{room}), \quad (13.23)$$

или

$$\alpha = T_{room} + f\mathrm{BMR}/\lambda = T_{room} + f(70\ \text{ккал/час})/(25\ \text{ккал/час} \cdot °\text{C}) = T_{room} + 2{,}8f\,°\text{C}. \quad (13.24)$$

Обозначим температуру тела в момент времени $t = 0$ как $T_{body,\ initial}$ и запишем

$$T_{body}(0) = T_{body,\ initial} = \alpha + \beta, \quad (13.25)$$

в результате получим

$$\beta = T_{body,\ initial} - \alpha = T_{body,\ initial} - T_{room} - 2.8f\,°\text{C}. \quad (13.26).$$

Окончательно, решение уравнения будет иметь вид

$$T_{body}(t) = T_{room} + 2.8f°\text{C} + (T_{body,\ initial} - T_{room} + 2.8f°\text{C})exp(-t/\tau_r). \quad (13.27)$$

Все приведенное выше представляет собой *разомкнутую петлю (или разомкнутую цепь)* нагревания, поскольку мы не учитывали действие обратной связи и системы регуляции. Проблемы, возникающие при таком способе изменения температуры тела, очевидны из формулы (13.27). Ясно, что стационарная (steady state) температура тела (то есть температура, достигаемая при $t \gg 2{,}4$ час) определится соотношением

$$T_{body,\ steady\ state} = T_{room} + f\frac{\mathrm{BMR}}{\lambda} = T_{room} + 2.8f°\text{C}. \quad (13.28)$$

Если комнатная температура $T_{room} = 21$ °C (~70 °F) и мы находимся в состоянии покоя, то есть $f \sim 1$, то стационарная температура тела будет примерно равна 24 °C, что значительно ниже желаемого уровня температуры тела. Если же мы

будем выполнять достаточно тяжелую физическую работу, такую, что $f = 10$, то установившаяся температура тела будет очень высокой, примерно равной 49 °C (120 °F). Мы могли бы сознательно несколько изменить величину λ, изменяя величину h_c (в одном случае, надев на себя более плотную одежду, а в другом случае — увеличив скорость ветра, обдувающего раздетого человека), но это дало бы незначительный эффект. В идеале, мы хотели бы зафиксировать разность между установившейся температурой тела и комнатной температурой

$$T_{\text{body, steady state}} - T_{\text{room}} = 37^{\circ}\text{C}\left(37^{\circ}\text{F}\right) - 21^{\circ}\text{C}\left(69.8^{\circ}\text{F}\right) = 16^{\circ}\text{C}\left(28.8^{\circ}\text{F}\right) \quad (13.29)$$

$$= f\frac{\text{BMR}}{\lambda}2.8f^{\circ}\text{C}, \quad (13.30)$$

так, чтобы при текущем значении λ, f примерно равнялось 6. Мы могли бы постоянно регулировать температуру, изменяя либо f, либо λ. Это значит, что для поддержания нужной температуры тела нам пришлось бы все время демонстрировать некоторый уровень физической активности. Например, при выбранном λ мы должны были бы все время медленно плавать, а если λ несколько уменьшить, то f тоже можно было бы уменьшить, скажем, до $f \sim 4$, что соответствует медленной ходьбе. Но ходить так мы должны были бы круглые сутки, даже когда спим!

Другим неприятным следствием из уравнения (13.27) является слишком большое значение постоянной времени $\tau = 2{,}4$ часа. При такой постоянной времени изменение уровня активности человека отражалось бы на его установившейся температуре спустя примерно 5 часов, что совершенно неприемлемо. Такие очевидно нелепые результаты показывают, что в проведенном нами анализе есть весьма серьезные недостатки. Вспомним, однако, что мы до сих пор не рассматривали последний член в уравнении (13.10), который связан с существованием обратной связи и наличием системы регуляции. Очевидно, что мы должны рассмотреть регуляцию температуры тела, то есть систему с замкнутой цепью обратной связи. Действие обратной связи должно позволить нам поддерживать температуру тела на желаемом уровне при разных уровнях активности и при изменяющихся условиях окружающей среды.

Последний член в уравнении (13.10) описывает непроизвольные ответы организма, позволяющие поддерживать нормальную температуру тела. Когда нам нужно повысить температуру, этот член положительный, что указывает на увеличение метаболической и двигательной активности, например, на появление дрожи, что приводит к повышению внутренней температуры тела. Если же необходимо понизить температуру, этот член уравнения становится отрицательным, что указывает на увеличение теплоотдачи, например, за счет испарения. Наш организм может терять в виде пота до одного литра жидкости в час. Если весь этот пот будет испарен с поверхности тела, то, учитывая, что испарение одного

литра воды требует затрат энергии, равной 540 ккал, мы сможем отдавать дополнительно 540 ккал в час. Таким образом, последний член в уравнении (13.10) может быть как положительным, так и отрицательным. Его знак определяется изменением тонуса различных сосудов. Если нам нужно отдать избыточное тепло, то происходит расширение кожных сосудов, что делает охлаждение более эффективным; в этом случае последний член уравнения отрицательный. Если, напротив, нам нужно сохранить тепло, то кровоток в кожных сосудах значительно уменьшается, и последний член уравнения становится положительным. Сохранению тепла при этом также способствует механизм противоточного теплообмена, описанный на рис. 6.17.

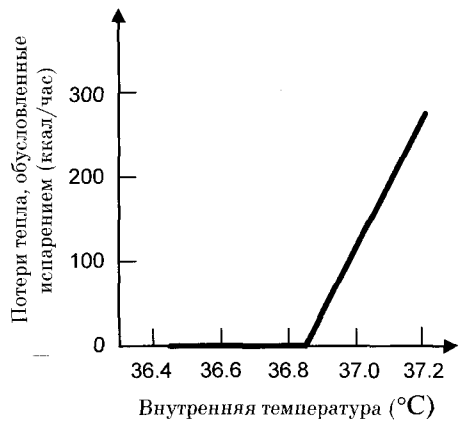


Рис. 13.5. Зависимость скорости тепловых потерь, обусловленных испарением, от величины внутренней температуры. (Основано на [598] и [599])

Рисунок 13.5 показывает зависимость скорости теплоотдачи, обусловленной испарением выделившегося пота, от внутренней температуры тела. Эта теплоотдача равна нулю при низкой внутренней температуре. Если же внутренняя температура растет и становится выше нормальной, то теплоотдача увеличивается по линейному закону $K\,(T_{body} - 36{,}85\,C)$, где $K \sim 750$ ккал/час · °C (температура кожи при этом изменяется в диапазоне от 33 до 38°C). Таким образом, уравнение (13.10) приобретает вид

$$C\,dT/dt = fP_0 - \lambda(T_{body} - T_{room}) - K(T_{body} - 36{,}85\,°C) \qquad (13.31),$$

или

$$(60\ \text{ккал/°C})\,dT/dt = f\,(70\text{ккал/час}) - (25\ \text{ккал/час} \cdot °C)(T_{body} - T_{room}) -$$

$$- (750\ \text{ккал/час} \cdot °C)(T_{body} - 36{,}85\,°C). \qquad (13.32)$$

Решение этого уравнения имеет вид, аналогичный (13.27), причем время ответа τ равно

$$\tau = C/(\lambda + K). \tag{13.33}$$

Поскольку $K/\lambda = 30$, то постоянная времени становится в 31 раз меньше, то есть теперь она равна 2,4 часа/31 ≈ 4,7 мин, что значительно более разумно, чем ранее полученная оценка.

Уровень уставки для внутренней температуры нашего тела примерно равен 37 °С. Однако иногда, когда мы заболеваем, бактериальные токсины, называемые пирогенами, повышают этот уровень. Когда уровень уставки увеличивается нам становится холодно (нас знобит), и этот процесс продолжается до тех пор, пока внутренняя температура нашего тела не увеличится до нового уровня уставки. Мы можем способствовать этому росту температуры, уменьшая теплоотдачу. Для этого можно укрыться теплым одеялом (произвольное действие) и уменьшить кожный кровоток (непроизвольное действие). Мы также можем увеличить продукцию тепла, например, начав дрожать (непроизвольное действие).

13.2.2. Регуляция артериального давления

Наш мозг непрерывно получает информацию от сердца, скелетных мышц и расположенных в кровеносной системе датчиков давления (барорецепторов) и в ответ на эту информацию он посылает сигналы к сердцу и сосудам, которые регулируют артериальное давление (рис.13.6). Например, барорецепторы синокаротидной зоны (то есть датчики давления, расположенные в бифуркации общей сонной артерии) посылают по синокаротидному нерву сигналы, которые поступают в вазомоторный центр головного мозга [606]. Частота этих сигналов F примерно пропорциональна разности между величиной давления, измеренной барорецептором, — p_b — и величиной порогового давления p_t. Зависимость между величиной давления и частотой может быть описана следующим уравнением

$$F + K_1 \frac{dF}{dt} = K_2 (p_b - p_t) + K_3 \frac{dp_b}{dt}, \tag{13.34},$$

где K_1, K_2 и K_3 — постоянные величины. Обратите внимание на сходство этого уравнения с уравнением, описывающим модель Кельвина (4.68). Видно, что частота не прямо пропорциональна степени повышения давления, поскольку в уравнении присутствуют два дифференциальных слагаемых. Член dp_b/dt описывает наблюдаемый овершут по частоте, а член dF/dt описывает тот факт, что частота разрядов рецептора продолжает меняться даже после того, как давление стабилизируется.

В системе, охваченной обратной связью, повышение давления, регистрируемое барорецепторами Δp_b, приводит к тому, что система регуляции вызывает уменьшение артериального давления Δp_a. Это происходит, во-первых, за счет

расширения сосудов, что, естественно, означает снижение общего периферического сопротивления и, во-вторых, за счет уменьшения частоты сердечных сокращений. Эту регуляцию можно отразить в виде следующего соотношения

$$\Delta p_a = -g\Delta p_b, \tag{13.35}$$

где g — коэффициент усиления. Более точное выражение, описывающее эту связь, выглядит как

$$\Delta p_a = -g\Delta p_b - K_4\, dp/dt. \tag{13.36}$$

Здесь последний член отражает скорость повышения артериального давления. Очевидно, что при положительном g повышение артериального давления вызывает, благодаря действию обратной связи, такую реакцию системы регуляции, которая приводит к уменьшению давления, то есть к возвращению его к заданной величине. Как показано в исследованиях на собаках и людях, коэффициент усиления g лежит в диапазоне от 2 до 9. Однако значение коэффициента усиления сильно уменьшается в случае кровопотери.

13.2.3. Регуляция во время физической работы

Во время физической работы ряд функций и параметров организма находятся под действием активного управления. Артериальные барорецепторы и механорецепторы скелетных мышц передают сигналы в вазомоторный центр продолговатого мозга. В этот же центр поступают импульсы из моторной коры. Эта, поступающая в вазомоторный центр информация обеспечивает регуляцию функции сердечно-сосудистой системы (рис. 13.6). Во время работы вазомоторный центр усиливает симпатические влияния на сердце, кровеносные сосуды и надпочечники, что приводит к повышению артериального давления и сердечного выброса.

Для того, чтобы увеличение минутного объема кровообращения могло быть эффективно использовано, необходимо, чтобы одновременно происходило усиление дыхания. Это происходит благодаря работе системы управления дыханием, входными сигналами для которой являются импульсы, приходящие в дыхательный центр от рецепторов межреберных мышц и диафрагмы (рис. 13.1). В результате происходит увеличение частоты и глубины дыхания, что и обеспечивает регуляцию содержания в артериальной крови кислорода, углекислого газа, а также pH крови. (Модель дыхания описана в работе [603].) Естественно, во время физической работы должен осуществляться контроль температуры тела (рис. 13.4). Поскольку при работе уровень метаболизма повышается, организм должен активно отдавать тепло. Это происходит благодаря действию системы регуляции внутренней температуры, действие которой мы рассматривали выше (рис. 13.4).

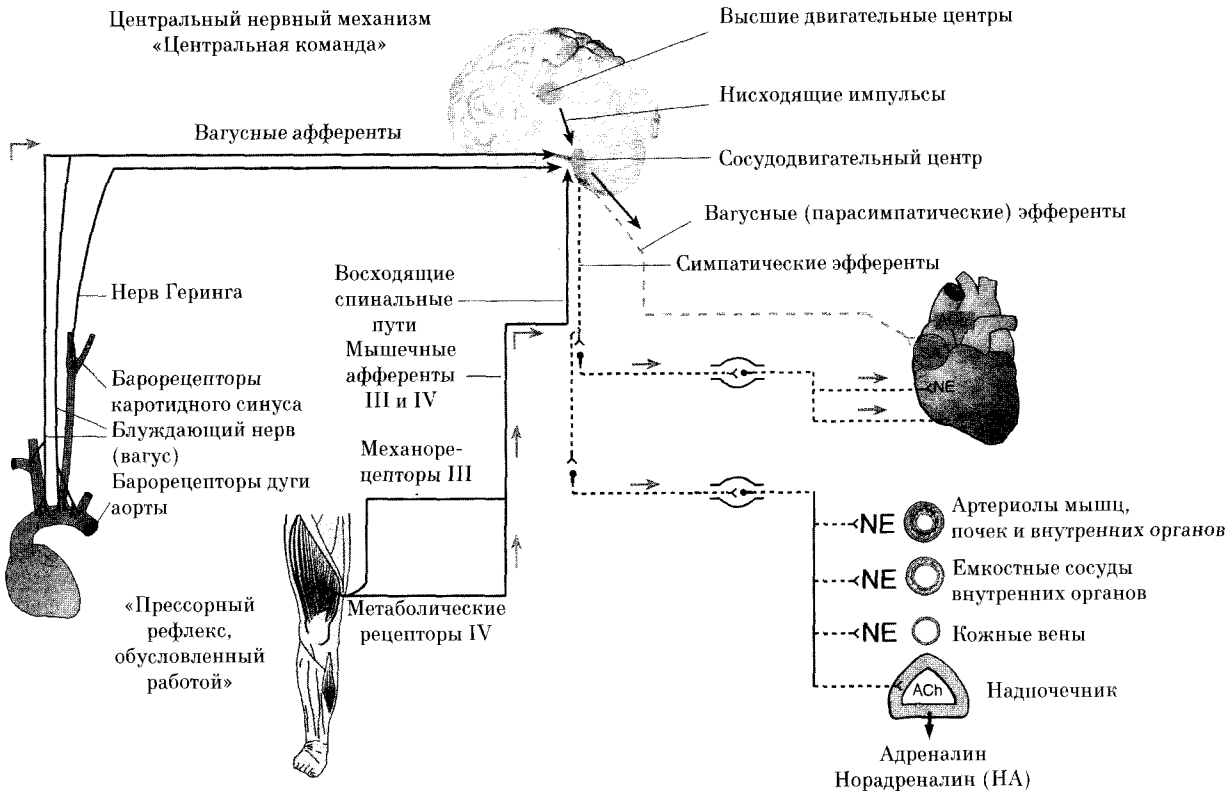


Рис. 13.6. Регуляция сердечно-сосудистой системы при физической работе. Слева показаны сигналы, направляющиеся в головной мозг, а справа — сигналы, исходящие из него. Нервные импульсы, приходящие из моторной зоны головного мозга, а также от барорецепторов, расположенных в бифуркации сонной артерии и в дуге аорты, и от скелетных мышц, поступают в расположенный в продолговатом мозге сосудодвигательный центр. Во время работы сосудодвигательный центр уменьшает интенсивность парасимпатических влияний на сердце и усиливает симпатические влияния на сердце, кровеносные сосуды и надпочечники. Это приводит к повышению артериального давления и сердечного выброса. (Из [601]. Печатается с разрешения)

13.3. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Регуляция функций и система обратных связей играет весьма существенную роль, обеспечивая нормальное функционирование организма. Эти процессы регуляции могут быть достаточно подробно смоделированы. Модель регуляции температуры тела за счет пассивных и активных процессов может быть создана с использованием моделей образования и отдачи тепла, описанных в главе 6.

ЗАДАЧИ

13.1. Используйте блок-схему системы регуляции, такую, как приведена на рис. 13.2, для того чтобы придумать систему управления температурой тела, основанную на направлении потока крови в кожные сосуды или в сосуды внутренних органов, включая сюда противоточный механизм, описанный в главе 8.

13.2. Пусть у некоторой женщины внутренняя температура должна равняться 37 °С. Предположим, что система регуляции включается, когда внутренняя температура отклоняется на $\pm 0{,}5^0$С, и эта система обеспечивает возврат температуры к заданному уровню в течение 2 минут. Известно, что если бы система регуляции не работала, то температура тела менялась бы со скоростью 2 °С/час. Как часто должна включаться система регуляции температуры?

13.3. Чему равен максимальный коэффициент усиления системы регуляции, обеспечивающей устойчивое значение некоторого параметра, если задержка во времени составляет 1 секунду или 1 миллисекунду?

13.4. (а) Предположите, что все 70 кг массы вашего тела вдруг перестали вырабатывать тепло (хотя организм продолжает функционировать). Пусть вы находитесь в помещении при нормальных условиях. Оцените, в течение какого времени ваша внутренняя температура упадет с 37 до 28 °С (что, естественно, приведет к смерти).
(б) Предположим, что когда ваша температура будет приближаться к 28 °С, метаболизм вновь включится и уровень метаболических процессов будет равен основному обмену. Оцените, в течение какого времени ваша температура вновь достигнет 37°С.
(в) Повторите задачу (б), предположив, что ваш уровень метаболизма после его включения будет равен максимальному значению (глава 6).

13.5. Решите уравнение (13.33) для произвольного уровня активности.

ПРИЛОЖЕНИЕ А: СИМВОЛЫ И ЕДИНИЦЫ ИЗМЕРЕНИЯ

В таблице А.1 даются значения многих физических констант, использовавшихся в тексте книги. В таблице А.2 приведены наименования и единицы измерения использованных общих переменных. Таблица А.3 представляет собой список коэффициентов и параметров. Некоторые специфические коэффициенты и параметры, вместо которых часто используются соответствующие сокращения (аббревиатуры) приведены в таблице А.4. Большинство переменных и параметров были определены в тексте соответствующих глав, однако там иногда использовались несколько другие обозначения и символы.

Таблица А.1. Физические константы.

Константа (название)	Величина (в СИ)
Число Авогадро (N_A)	$6{,}02 \times 10^{23}$ (в одном моле)
Постоянная Больцмана (k_B)	$1{,}381 \times 10^{-23}$ Дж/К
Постоянная закона Кулона ($k = 1/4\pi\varepsilon_0$)	$8{,}99 \times 10^9$ Н · м^2/Кл
Электрическая проницаемость (ε_0)	$8{,}854 \times 10^{-12}$ Ф/м
Элементарный заряд (e)	$1{,}602 \times 10^{-19}$ Кл
Универсальная газовая постоянная ($R = N_A k_B$)	8,315 Дж/моль· К
Ускорение свободного падения (g)	9,8 м/с^2
Магнитная проницаемость (μ_0)	$4\pi \times 10^{-7}$ Н/А^2
Постоянная Планка (h)	$6{,}626 \times 10^{-34}$ Дж· с
Скорость света (c)	$3{,}0 \times 10^8$ м/с
Постоянная Стефана-Больцмана (σ)	$5{,}67 \times 10^{-8}$ Вт/м^2 · К^4

Таблица А.2. Общие переменные и единицы измерения.

Параметр (переменная)	Единицы измерения
Ускорение (a)	м/с^2
Момент импульса (L)	кг · м^2/с
Площадь (A или S)	м^2
Рост человека (H или H_b)	м[а]
Масса тела (m или m_b)	1 кг = 1000 г
Вес тела (W или W_b)	Н[б]
Заряд (q)	кулон (Кл)
Число элементарных зарядов (Z)	$q = Ze$
Электрический ток (I, $I_{элект}$)	А, 1А = 1Кл/с
Плотность тока (J, $J_{элект}$)	А/м^2
Плотность (ρ) $\rho = m/V$	1000 кг/м^3 = 1 г/см^3
Плотность (n)	число/м^3 число/см^3
Диаметр (d, D)	1 м = 100 см
Дипольный момент (P)	1 Дебай = 3,336 × 10^{-30} Кл · м
Расстояние (L) высота (h, y)	м [а]
Напряженность электрического поля (E)	В/м
Энергия (E)	Дж [в]
Поток (частиц) (J)	число/м^2 · с
Фокусное расстояние (f)	м
Сила (F, M (для мышц))	Н
Частота (пространственная) (κ)	1/м
Частота (временная) (f, F, ν)	Гц, циклы в секунду
Частота (круговая) (ω)	радиан в сек, $\omega = 2\pi f$
Поток тепла (величина, Q)	Дж[в]
Поток тепла (скорость dQ/dt)	ккал/час, Вт[г]
Интенсивность (акустическая, оптическая, I)	Вт/м^2
Кинетическая энергия (E)	Дж[д]
Масса (m)	1 кг = 1000 г

Таблица А.2. (Продолжение)

Параметр (переменная)	Единицы измерения
Напряженность магнитного поля (*B*)	1 Тл = 10^4 Гс
Увеличение (*M*)	безразмерная
Подвижность (μ)	$м^2/В \cdot с$
Осмотическое давление (*П*)	Па
Потенциальная энергия (*E*, *W*)	Дж[в]
Мощность (*P*)	Вт[г]
Давление (*P*)	Па[д]
Поток излучения (*R*)	$Вт/м^2$
Радиус (или радиус кривизны) (*r*, *R*)	м[а]
Коэффициент отражения ($R_{отр}$)	безразмерная
Преломляющая способность (*P*)	1/м = 1 Д
Угловая скорость (Ω)	рад/с
Скорость (*v*), скорость потока (*u*)	м/с[е]
Деформация (ε)	безразмерная
Напряжение (σ)	Па[д]
Температура (*T*)	*T* (K) = *T* (°C) + 273[а]
Натяжение (*T*)	Н[б]
Поверхностное натяжение (*T*)	Н/м
Крутящий момент (*M*)	Н · м
Объем (*V*)	1 л = 1000 мл = 1000 $см^3$
Объемный расход (*Q*)	1 л/с = 1000 мл/с
Напряжение (разность потенциалов) (*V*)	В
Длина волны (λ)	м, 1 нм = 10^{-9} м
Работа (*W*)	Дж [в]
Оптическая сила	1/м = 1 Д (диоптрия)

[а] 1 м = 100 см = 3,28 фута; 1 миля = 5280 фт.
[б] 1 Н = 10^5 дин = 0,225 фунта (таблица 2.5).
[в] 1 Дж = 0,239 кал; 1кал = 4,184 Дж.
[г] 1 Вт = 0.86 ккал/час = 1/746 лс (таблица 6.1).
[д] 1 Па = 1 $Н/м^2$; 1 МПа = 7600 мм рт. ст. = 10300 см вод. ст. = 10 бар = 9,87 атм.
[е] 1 м/с = 3,6 км/час = 2,24 мили/час.

Таблица А.3. Общие коэффициенты, параметры и единицы измерения.

Параметр (переменная)	Единицы измерения (определение)
Коэффициент поглощения (звука, света)	1/м
Фактор активности (f)	безразмерная
Адмиттанс ($Y = 1/Z = G + iB$)	1/Ом
Момент инерции (I_A)	кг · м^2
Электрическая емкость (C)	Ф (фарада)
Емкость единицы площади (c)	Ф/м^2
Электрическая проводимость (G)	1 сименс = 1/Ом
Проводимость (σ)	1/Ом· м, σ = 1/ρ
Постоянная затухания	Н· с/м
Диэлектрическая постоянная (κ)	безразмерная
Коэффициент диффузии (D)	м^2/с, см^2/с
Растяжимость (D)	1/Па (8.20)
Эффективность (ε)	$0 \le \varepsilon \le 1$
Коэффициент излучения (ε)	$0 \le \varepsilon \le 1$, 1 для абсолютно черного тела
Коэффициент трения (μ)	безразмерный
Теплоемкость (C)	ккал/°С; 1МДж/К=239ккал/К
Импеданс ($Z = R + iX$)	Ом
Коэффициент преломления (n)	безразмерная
Коэффициент Пуассона	безразмерная
Реактивное сопротивление (X)	Ом
Сопротивление (току крови)	мм рт. ст. · с/см^3 а)
Сопротивление (электрическое)	Ом
Удельное сопротивление (ρ)	Ом· М
Скорость звука ($v_{зв}$)	м/с
Ударный объем ($V_{уд}$)	1 л = 1000 мл = 1000 см^3
Удельная теплоемкость (с)	ккал/кг ·°С б)
Поверхностное натяжение (γ)	1 Н/м = 1000 дин/см
Реактивная проводимость (B)	1/Ом
Коэффициент теплопроводности	Вт/м · К

Таблица А.3. (Продолжение)

Параметр (переменная)	Единицы измерения (определение)
Объемная скорость кровотока (Q)	1 л/с = 1000 мл/с
Вязкость (динамическая) (η)	Па · с[в)]
Вязкость (кинематическая) (η/ρ)	Па · с/(кг/м^3)
Модуль Юнга (Y), модуль упругости (E)	Па, 1 МПа = 1 Н/мм^2

[а)] 1 мм рт. ст. · с/см^3 = мм рт. ст. · с/мл = 1 PRU (peripheral resistance unit).
[б)] на единицу массы или объема, ккал/кг · °С, 1 МДж/м^3 · К = 239 ккал/м^3 · К.
[в)] 1 Па · с = 1 (Н/м^2) · с = 1 кг/м · с = 10 Пз = 1000 сGр.

Таблица А.4. *Наиболее часто используемые аббревиатуры.*

Аденозин трифосфат	АТФ
Аденозин дифосфат	АДФ
Основной обмен	ОО
Индекс массы тела (m/H^2)	ИМТ
Электрокардиограмма	ЭКГ
Система переноса электрона	СПЭ
Дыхательный объем	ДО
Жизненная емкость легких	ЖЁЛ
Функциональная остаточная емкость	ФОЕ
Общая емкость легких	ОЁЛ
Резервный объем вдоха	РО$_{вдох}$
Резервный объем выдоха	РО$_{выдох}$
Минутный объем кровообращения	МОК
Метаболический уровень	МУ (УМ)
Единица периферического сопротивления	PRU
Число Рейнольдса	Re
Число Струхаля	St
Общее периферическое сопротивление	ОПС

ПРИЛОЖЕНИЕ В: ОСНОВНАЯ АНАТОМИЧЕСКАЯ И АНТРОПОМЕТРИЧЕСКАЯ ИНФОРМАЦИЯ

В этом приложении даются ссылки на рисунки (Таблица В.1) и таблицы (Таблица В.2), в которых содержится основная информация об анатомических и антропометрических характеристиках человека, использованных в тексте этой книги.

Таблица В.1. Рисунки, в которых описывается анатомия и антропометрия человека.

Рисунок	Содержание рисунка
1.1.	Направления, ориентации, плоскости
1.2.	Анатомия скелета
1.3.	Коленный синовиальный сустав
1.8.	Вид спереди и сзади на некоторые крупные скелетные мышцы человека
1.9.	Противоположные движения в синовиальных суставах
1.10.	Антагонистические повороты в синовиальных суставах
1.14.	Глазные мышцы
1.15.	Относительная длина сегментов тела
1.16.	Позиции для анализа диапазона противоположных пово ротов в суставах
2.7.	Кости руки, вид спереди
2.8.	Кости руки, вид сзади
2.14.	Кости ног и бедра: вид спереди
2.15.	Кости ноги и бедра: вид сзади
2.33.	Позвоночник
2.38.	Промежуточные и глубокие слои мышц спины
2.49.	Поперечный разрез кожи
5.26.	Мышцы — разгибатели предплечья
5.27.	Мышцы — сгибатели предплечья

Таблица В.1. (Продолжение)

Рисунок	Содержание рисунка
8.1.	Схематическое изображение сердечно-сосудистой системы
8.2.	Схематическое изображение сердца
8.3.	Крупные артерии человека
8.4.	Крупные вены человека
9.1.	Схематическое изображение частей дыхательной системы
9.2.	Взаимосвязь между легкими и сердцем
10.26.	Схематическое изображение наружного, среднего и внутреннего уха
10.27.	Схематическое изображение среднего уха
11.1.	Структура глаза
12.7.	Структура нейрона

Таблица В.2. Таблицы, в которых описывается анатомия и антропометрия человека.

Таблица	Содержание таблицы
1.1.	Анатомические термины передней области тела
1.2.	Анатомические термины задней области тела
1.5.	Физиологические параметры стандартного человека.
1.6.	Пропорции длин частей тела стандартного человека
1.7.	Массы и плотности частей тела стандартного человека
1.8.	Нормализованные по длине сегмента расстояния от центра масс до его границ
1.9.	Нормализованный по длине сегмента радиус его инерции
1.11.	Массы и объемы органов и систем стандартного человека
1.13.	Аллометрические коэффициенты для млекопитающих
1.15.	Параметры закона Стивенса
5.1.	Физиологический поперечник мышц, проходящих через тазобедренный сустав
5.2.	Физиологический поперечник мышц, проходящих через коленный сустав
5.3.	Физиологический поперечник мышц, проходящих через голеностопный сустав
8.1.	Нормальные значения давления и объемов в состоянии покоя
8.2.	Примерные количественные характеристики отдельных сосудов
8.3.	Примерные количественные характеристики системы кровообращения человека
8.4.	Натяжение стенки кровеносных сосудов
9.1.	Примерные количественные данные о трахеобронхиальной системе

ПРИЛОЖЕНИЕ С: ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНЫЕ УРАВНЕНИЯ

Для анализа математических моделей, описывающих совершенно различные процессы, рассматриваемые в этой книге, используются одни и те же простые дифференциальные уравнения. В этом приложении дается сводка основных использовавшихся нами дифференциальных уравнений вместе с их решениями. В том, что приводимые решения верны, можно убедиться, подставляя их непосредственно в уравнение и убеждаясь, что уравнение при этом удовлетворено. Разумеется, это приложение не является учебником по дифференциальным уравнениям и не содержит полной информации по методам их решения.

Решения дифференциальных уравнений первого или второго порядка содержат, соответственно, одну или две произвольные (неопределенные) постоянные, которые можно определить из условий конкретной задачи. В тех случаях, когда независимой переменной в уравнении является время t, эти условия называют *начальными условиями*. Так, если при решении уравнения первого порядка найдена (с точностью до произвольной постоянной) зависимость $q(t)$, единственную произвольную постоянную можно определить, зная, например, значение q в момент времени $t = 0$. При решении уравнения второго порядка, две произвольные постоянные можно определить, зная, какие значения принимают в момент времени $t = 0$ величины q и dq/dt. Зависимая переменная q может представлять собой любую величину, например координату x, угол θ, силу F и так далее. Если же независимой переменной в уравнении является не время, а пространственная координата, например, x, то условия, позволяющие определить произвольные постоянные, называются *граничными условиями*.

Во всем тексте этого приложения F и G считайте константами, если не указано, что это не так.

C.1. ПРОСТЫЕ ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНЫЕ УРАВНЕНИЯ ПЕРВОГО И ВТОРОГО ПОРЯДКОВ

В этих дифференциальных уравнениях производные зависимой переменной q зависят от независимой переменной t.

Уравнения первого порядка с постоянной правой частью (с постоянной вынуждающей силой)

Если переменная $q(t)$ подчиняется уравнению

$$dq/dt = F, \tag{C.1}$$

то его решение имеет вид

$$q(t) = Ft + q(0), \tag{C.2}$$

где $q(0) = q(t = 0)$ представляет собой начальное условие.

Уравнение такого типа используется, например, для описания повышения температуры тела при росте метаболической активности в отсутствие потерь тепла (6.36).

Уравнения второго порядка с постоянной правой частью

Если переменная $q(t)$ подчиняется уравнению

$$d^2q/dt^2 = F, \tag{C.3}$$

то его решение имеет вид

$$q(t) = Ft^2/2 + (dq(0)/dt)t + q(0), \tag{C.4}$$

где начальными условиями являются значения q и dq/dt в момент времени $t = 0$.

Уравнения такого типа используются при моделирования бросания мяча (3.76).

Уравнения второго порядка с переменной правой частью

Если переменная $q(t)$ подчиняется уравнению

$$d^2q/dt^2 = F + Gt, \tag{C.5}$$

то его решение имеет вид

$$q(t) = Ft^2/2 + Gt^3/6 + (dq(0)/dt)t + q\ (0), \tag{C.6}$$

где начальными условиями являются значения q и dq/dt в момент времени $t = 0$.

Уравнения такого типа используются при моделировании изгиба рычага (4.44); в этом случае независимой переменной служит координата x.

Уравнения первого и второго порядка с переменной правой частью

Если переменная $q(t)$ подчиняется уравнению

$$d(tdq/dt)/dt = Gt, \tag{C.7}$$

которое можно записать и в виде

$$td^2q/dt^2 + dq/dt = Gt, \tag{C.8}$$

то его решение имеет вид

$$q(t) = q(0) + Gt^2/4, \tag{C.9}$$

где начальными условиями являются значение q в момент времени $t = 0$ и ограниченность q и dq/dt при $t = 0$.

Уравнения такого типа используются при анализе течения вязкой жидкости в трубке (7.31).

С.2. ЭКСПОНЕНЦИАЛЬНЫЙ СПАД

В дифференциальных уравнениях такого типа первая производная зависимой переменной q зависит от самой величины q и, в некоторых случаях, от времени t.

Первый порядок, пропорциональное замедление, отсутствие вынуждающей силы

Если переменная $q(t)$ подчиняется уравнению

$$dq/dt + q/\tau = 0, \tag{C.10}$$

то она экспоненциально уменьшается (спадает) со временем t, и решение уравнения имеет вид

$$q(t) = q(0)exp(-t/\tau). \tag{C.11}$$

Здесь $q(0)$ — начальное условие, а величина τ имеет размерность времени и называется *постоянной времени* описываемого процесса. Такое экспоненциальное уменьшение величины q может обусловливаться действием силы трения, приводящей к *затуханию* (демпфированию) со скоростью порядка $1/\tau$.

Уравнения такого типа используются в механических моделях, описывающих поведение негуковских материалов (например, уравнение (4.22), где в качестве независимой переменной используется растяжение ε). Эти уравнения также используются для описания движения в условиях, когда на предмет действует пропорциональная скорости стоксова сила сопротивления сре-

ды (уравнение (7.59)) и для описания пульсирующего потока крови ((8.94), (8.105) и задача 8.49).

Такие же уравнения описывают вязко-упругие свойства материалов, на которые действует постоянная сила. Это, например, модели Максвелла (4.52), Войгта (4.57) и Кельвина (стандартная линейная модель, (4.68)), а также модели мышц (5.9), артериальный пульс (задача 8.49) и регуляцию температуры (13.18).

Уравнение С.10 можно записать и в другом виде:

$$dq/dt + \gamma q = 0, \tag{C.12}$$

где γ — постоянная затухания, равная $1/\tau$. При такой записи, решение уравнения будет иметь вид

$$q(t) = q(0)exp(-\gamma t). \tag{C.13}$$

Первый порядок, пропорциональное замедление, постоянная вынуждающая сила

При действии постоянной вынуждающей силы F, уравнение (С.10) примет следующий вид:

$$dq/dt + q/\tau = F. \tag{C.14}$$

Решение этого уравнения выглядит следующим образом:

$$q(t) = (q(0) - F\tau)exp(-t/\tau) + F\tau. \tag{C.15}$$

Уравнения такого типа используются в механических моделях вязко-упругих материалов, на которые действует постоянная сила. Это модели Максвелла (4.52), Войгта (4.57) и Кельвина (стандартная линейная модель, (4.68)), а также модели мышц (5.9), артериальный пульс (задача 8.49) и регуляцию температуры (13.18).

Первый порядок, пропорциональное замедление, увеличивающаяся вынуждающая сила

Модификация уравнения (С.14), при которой в правой части стоит линейно увеличивающаяся с ростом независимой переменной вынуждающая сила, имеет вид

$$dq/dt + q/\tau = F + Gt, \tag{C.16}$$

имеет решение вида

$$q(t) = (F\tau - G\tau^2)(1 - exp(-t/\tau)) + q(0)exp(-t/\tau) + G\tau. \tag{C.17}$$

Уравнения такого типа используются в модели Кельвина (стандартная линейная модель), когда на вязко-упругий материал действует линейно возрастающая возмущающая сила (4.72).

Первый порядок, пропорциональное замедление, произвольная вынуждающая сила

Если стоящая в правой части уравнений (С.12) и (С.14) вынуждающая сила может меняться произвольным образом, то мы получим уравнение, имеющее вид

$$dq/dt + q/\tau = F(t). \tag{С.18}$$

Делая подстановку $q(t) = s(t)exp(-t/\tau)$, сведем это уравнение к виду

$$ds/dt = exp(t/\tau)F(t), \tag{С.19}$$

откуда найдем

$$s(t) = s(0) + \int_0^t exp(t'/\tau)F(t')dt' \tag{С.20}$$

и окончательно получим

$$q(t) = exp(-(t'/\tau))\left(q(0) + \int_0^t exp(t'/\tau)F(t')dt'\right). \tag{С.21}$$

Уравнения такого типа используются для описания пульсирующего кровотока (8.103).

Первый порядок, замедление высокого порядка, отсутствие вынуждающей силы

Если переменная $q(t)$ подчиняется уравнению

$$dq/dt + Aq^n = 0, \tag{С.22}$$

то при $n \neq 1$ она меняется со временем по следующему закону

$$q(t) = (q(0)^{1-n} + (n-1)At)^{1/(1-n)}, \tag{С.23}$$

где $q(0)$ — начальное условие. При $n = 1$ смотрите (С.10) и (С.11). При $n = -4$ это уравнение описывает течение жидкости в сосуде, обладающем сопротивлением и растяжимостью (емкостью). При $n = 2$ это выражение описывает движение с гидродинамическим сопротивлением, где q — скорость движения (7.64). В этом случае

$$q(t) = q(0)/(1 + Aq(0)t). \tag{С.24}$$

Если $q = dp/dt$, где p — положение объекта при таком типе сопротивления, то

$$p(t) = p(0) + (1/A)ln(1 + Aq(0)t). \tag{С.25}$$

С.3. ГАРМОНИЧЕСКИЙ ОСЦИЛЛЯТОР

В дифференциальных уравнениях, описывающих колебания гармонического осциллятора, вторая производная зависимой переменной q зависит от самой величины q и в некоторых случаях от независимой переменной t.

Гармонический осциллятор: незатухающие колебания, отсутствие вынуждающей силы

Переменная $q(t)$, подчиняющаяся уравнению

$$d^2q/dt^2 + \omega_0^2 q = 0, \tag{C.26}$$

изменяется по гармоническому закону

$$q(t) = A\cos(\omega_0 t + \varphi), \tag{C.27}$$

где A — амплитуда, ω_0 — собственная частота гармонических колебаний (измеряемая в радианах в секунду) и φ — начальная фаза. Это же решение можно записать в ином виде:

$$q(t) = B\cos\omega_0 t + C\sin\omega_0 t, \tag{C.28}$$

где B и C — амплитуды. Решение может также быть записано через циклическую частоту f, которая выражается в герцах или в колебаниях в секунду и связана с круговой частотой ω соотношением $f = \omega/2\pi$. Тогда решение (C.27) примет вид

$$q(t) = A\cos(2\pi f_0 t + \varphi). \tag{C.29}$$

Такой тип уравнений используется в моделях, в которых рассматривается гармоническое колебание массы на пружинке (3.7), математического (3.14) и физического (3.26) маятников и изгиба Эйлера (4.86).

Гармонический осциллятор: затухающие колебания, отсутствие вынуждающей силы

Добавляя в уравнение (C.26) член, обусловливающий затухание гармонических колебаний с константой затухания (демпфирования) $\gamma = 1/\tau$, получим уравнение затухающих колебаний

$$d^2q/dt^2 + \gamma dq/dt + \omega_0^2 q = 0. \tag{C.30}$$

Решение этого уравнения имеет вид

$$q(t) = A\exp(-\gamma t/2)\cos(\omega_0 t + \varphi), \tag{C.31}$$

где A — амплитуда, ω_0 — собственная частота гармонических колебаний (измеряемая в радианах в секунду) и φ — начальная фаза. Это не строгое решение, но

оно выполняется с высокой точностью при условии $\omega_0 \gg \gamma$. Колебания гармонического осциллятора затухают с постоянной времени $\sim 1/\gamma$, что соответствует числу циклов колебаний, равному $\omega_0/2\pi\gamma$. Величину ω_0/γ обозначают буквой Q и называют добротностью колебательной системы. (Этот вопрос обсуждается в главе 10 для акустического резонанса и, в общем виде, в приложении D.)

Этот тип уравнений используется для описания колебаний гармонического осциллятора, а также математического и физического маятников.

Гармонический осциллятор: незатухающие колебания при наличии вынуждающей силы

Уравнение

$$d^2q/dt^2 + \omega_0^2 q = F\cos(\omega t) \qquad \text{(C.32)}$$

представляет собой уравнение колебаний гармонического осциллятора (C.26), в правой часто которого стоит изменяющаяся по гармоническому закону с частотой ω вынуждающая сила; при этом частота ω, с которой изменяется сила может отличаться от частоты собственных колебаний осциллятора ω_0. Частное решение этого уравнения имеет вид

$$q(t) = F\cos(\omega t)/(\omega_0^2 - \omega^2). \qquad \text{(C.33)}$$

Для того чтобы получить общее решение уравнения, нужно сложить это частное решение с общим решением (C.27) однородного уравнения (C.26), после чего нужно надлежащим образом определить из начальных условий значения произвольных констант A и φ. Естественно, что при вынуждающей силе равной нулю ($F = 0$), решение уравнения (C.32) дается формулой (C.27).

Уравнения такого типа используются при описании пульсирующего течения крови (8.51) и в общих моделях, приведенных в приложении D (D.2).

Гармонический осциллятор с затуханием при действии вынуждающей силы

Когда собственная частота осциллятора ω_0 и частота вынуждающей силы ω близки (ω стремится к ω_0), амплитуда незатухающих колебаний осциллятора (C.33) неограниченно возрастает вследствие явления резонанса. Однако нужно принять во внимание, что всегда существует некоторое демпфирование колебаний, связанное с потерями энергии на трение. Чтобы учесть это обстоятельство, в левую часть уравнения (C.32) нужно добавить член, описывающий затухание колебаний $\gamma dq/dt$. При этом уравнение примет вид

$$d^2q/dt^2 + \gamma dq/dt + \omega_0^2 q = F\cos(\omega t). \qquad \text{(C.34)}$$

Частное решение этого уравнения имеет вид

$$q(t) = (\omega_0^2 - \omega^2)\ F\cos(\omega t)/[(\omega_0^2 - \omega^2) + (\gamma\omega)^2]. \qquad \text{(C.35)}$$

При $\omega_0 \gg \gamma$ общее решение уравнение получается сложением этого частного решения и общего решения (C.31) однородного уравнения (C.30), после чего из начальных условий нужно определить константы A и φ.

Уравнения такого типа используются для моделирования пульсирующего кровотока (8.53), акустического импеданса (10.21) и в общих моделях, описанных в приложении D (D.2).

C.4. УРАВНЕНИЯ В ЧАСТНЫХ ПРОИЗВОДНЫХ

Уравнения такого типа содержат производные по более чем одной независимой переменной.

Уравнение диффузии

В одномерном случае уравнение диффузии имеет вид

$$D\partial^2 q/\partial x^2 = \partial q/\partial t. \tag{C.36}$$

Формальное решение этого уравнения дает функцию $q(x, t)$ из $q(x', t = 0)$, где x' — распределение по всем x в начальный момент времени (t = 0). Эта функция выглядит следующим образом:

$$q(x,t) = \frac{Q}{\sqrt{4\pi Dt}} \int_{-\infty}^{\infty} q(x',0) exp\left(-(x-x')^2/4Dt\right) dx', \tag{C.37}$$

где Q — интеграл по всем x в каждый момент времени, что означает, что общее количество диффундирующей материи в процессе диффузии не изменяется.

Проще всего оценить значение (важность) этой диффузии можно в том случае, когда начальное распределение является гауссовским с начальной шириной (разбросом) $\sigma(0)$

$$q(x,0) = \frac{Q}{\sqrt{4\pi\sigma^2(0)}} exp\left(-x^2/2\sigma^2(0)\right). \tag{C.38}$$

В этом случае решение уравнения диффузии имеет вид

$$q(x,t) = \frac{Q}{\sqrt{4\pi\sigma^2(t)}} exp\left(-x^2/2\sigma^2(t)\right), \tag{C.39}$$

где

$$\sigma^2(t) = \sigma^2(0) + 2Dt. \tag{C.40}$$

Если начальное распределение не является гауссовским, то решение оказывается несколько отличным от приведенного выше, хотя при больших x и/или t оно стремится полученному выше решению. (Иногда σ определяют несколько иначе, чем здесь. Например, как в формуле (7.55).)

Уравнения такого типа используют, естественно, при описании процесса диффузии (7.53).

Интеграл от гауссовской кривой вероятности известен, как функция ошибок (erf):

$$\mathrm{erf}(x) = \frac{2}{\pi^{1/2}} \int_0^x exp\left(-z^2\right) dz. \qquad \text{(C.41)}$$

Эта функция увеличивается от 0 до 1 при увеличении x от 0 до ∞. Функция ошибок используется в статистике, описывающей вероятность повреждения мозга, как это показано на рис. 3.59.

Уравнение Пуассона-Больцмана

Уравнение Пуассона-Больцмана (12.44) имеет вид

$$\Delta q = k^2 q, \qquad \text{(C.42)}$$

где Δ — оператор Лапласа (лапласиан). В одномерном случае $\Delta q = \partial^2 q/\partial x^2$, а в трехмерном случае в декартовых координатах $\Delta q = \partial^2 q/\partial x^2 + \partial^2 q/\partial y^2 + \partial^2 q/\partial z^2$. При наличии сферической симметрии лапласиан q может быть выражен следующим образом $\Delta q = (1/r)(d^2(rq)/dr^2)$, где r — длина радиуса-вектора. Используя такую форму записи в уравнении (C.42), получим

$$(1/r)\, d^2(rq)/dr^2 = k^2 q. \qquad \text{(C.43)}$$

Заменяя $rq(r)$ на $p(r)$, сведем это уравнение к виду

$$d^2 p/dr^2 = k^2 p, \qquad \text{(C.44)}$$

решение которого $p(r) = p(0)\, exp(-kr)$ справедливо для любого r. Таким образом,

$$q(r) = q(0)\, exp(-kr)/r. \qquad \text{(C.45)}$$

Это решение используется для определения потенциала заряда в нейтральной области как в уравнении (12.44) и в задаче 12.8.

ПРИЛОЖЕНИЕ D: ОБЩИЕ МОДЕЛЬНЫЕ СИСТЕМЫ

Это приложение посвящено рассмотрению моделей, которые использовались в разных разделах книги для описания механических систем, течения крови, электрических и акустических систем. При всей несхожести объектов моделирования, модели, которые при этом используются, оказываются весьма сходными. На рисунке D.1 показано, что именно в каждой из этих моделей является аналогом движущих сил, токов, сопротивлений, емкостей и индуктивностей.

В тексте книги можно найти множество примеров использования этих моделей. В главе 4 использована состоящая из пружинок модель, описывающая упругие свойства материалов (рис. 4.3), и модель, в которой используются демпферы для описания вязких свойств материалов (рис. 4.48). В этой же главе модели такого типа использованы для описания механических характеристик материалов, включая сюда модели Максвелла (рис. 4.52), Войгта (рис. 4.57) и стандартной линеаризованной модели Кельвина (4.68). В главе 5 используются модели мышц, состоящие из пружин и демпферов (рис. 5.9). В главах 7 и 8 описаны модели течения жидкости. Видно, что в модели упругого резервуара, описанной в главе 8, явно используются электрические параметры (рис. 8.57). Модели, описывающие механику легких и течение воздуха в трахеобронхиальном дереве (глава 9), используют растяжимость (емкость), сопротивление и индуктивность (рис. 9.16). Описанные в главе 10 акустический импеданс (рис. 10.19) и адмиттанс (рис. 10.20) рассмотрены в их отношении с механическими аналогами. В главе 10 также используются механические модели вибраций в голосовой тракте и двухтрубная модель формирования гласных звуков (рис. 10.25). В этой же главе описаны механические модели наружного и внутреннего уха (рис. 10.28), вибрации барабанной перепонки (рис. 10.56), а также модели улитки (рис. 10.38) и волосковых клеток (рис. 10.57). Модель с распределенными параметрами (см. раздел D.1) использована в главе 12 для описания проведения возбуждения по аксону нервной клетки.

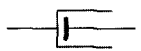
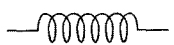
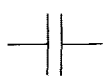
	Механическая	Течение жидкости	Электрическая	Акустическая
Положение, объем, заряд	Положение (координата) x (м)	Объем V ($м^3$, $см^3$)	Заряд q (Кл)	Объем V или X ($м^3$)
Поток	Скорость v (м/с)	Объемная скорость Q ($м^3/с$, $см^3/с$)	Электрический ток I (А)	Объемный ток, dX/dt или U ($м^3/с$)
Вынуждающая сила	Сила A (Н)	Давление, P ($Н/м^2$)	Напряжение V (В)	Давление, P ($Н/м^2$)
Сопротивление	 Механическое сопротивление (или демпфер, c) Н · с/м	 Вязкость, Н · $с/м^2$ (показана в виде демфера)	 Электрическое сопротивление R_{elect} (Ом)	 Акустическое сопротивление R_{acoust} ($кг/м^4 \cdot с^2$)
Индуктивность, масса, коэффициент инерции	 Масса, M (кг)	 Масса, M (кг) (или плотность)	 Индуктивность L (Гн)	 Коэффициент инерции M_{acoust} ($кг/м^4$)
Емкость, растяжимость	 Растяжимость $C_{мех}$ (пружина жесткости k, Н/м)	-	 Электрическая емкость C_{elect} (Ф)	 Акустическая емкость C_{acoust} ($кг^5/Н$)
	а	*б*	*в*	*г*

Рис. D.1. Модельные символы для механических моделей (*а*), моделей течения жидкости (*б*), электрических (в) и акустических (г) моделей наряду с параметрами этих моделей и принятыми единицами измерения для каждой из них. Механическая модель представляет собой модель прямолинейного движения. Аналогичные параметры существуют и для вращающихся механических моделей, таких, например, как маятники. Вязкость также является важной характеристикой механических моделей. Смотрите также приведенную ниже таблицу D.1. (Основано на [609] и [610])

Эквивалентные механическая, электрическая и акустическая модели типичных систем показаны на рис. D.2. Уравнение, описывающее электрическую модель, имеет вид

$$V = L\,dI/dt + IR + q/C, \tag{D.1}$$

где напряжение V создает электрический ток I (q — заряд). Так как ток является производной заряда по времени $I = dq/dt$, то это уравнение может быть представлено как дифференциальное уравнение второго порядка

$$V = Ld^2q/dt^2 + Rdq/dt + q/C, \tag{D.2}$$

которое аналогично уравнениям (C.30) и (C.34). Другие модели описываются таким же уравнением второго порядка, но, естественно, с заменой параметров.

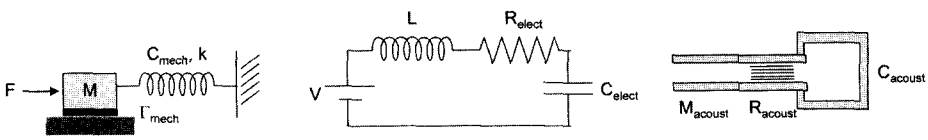


Рис. D.2. Эквивалентные механическая (*а*), электрическая (*б*) и акустическая (*в*) модели. (Основано на [609] и [610])

Общее решение этого уравнения в случае, когда напряжение меняется по гармоническому закону $V(t) = V_0 exp(i\omega t)$, имеет вид

$$I(t) = V_0\,exp(i\omega t)/(R + i\omega L + 1/i\omega C) = V(t)/Z, \tag{D.3}$$

где комплексная величина Z представляет собой импеданс системы, который равен

$$Z = R + i\omega L + 1/i\omega C. \tag{D.4}$$

Частотная характеристика такой системы изображена на рис. D.3. Резонансная частота равна

$$\omega_{рез} = 1/\sqrt{LC}. \tag{D.5}$$

Это частота, измеряемая в радианах в секунду (рад/с). Для того, чтобы выразить её в герцах, нужно воспользоваться формулой $f_{рез} = \omega_{рез}/2\pi$. Добротность Q такой системы равна

$$Q = \omega_{рез}L/R \tag{D.6}$$

или, используя коэффициент демпфирования (см. уравнения (C.30) и (C.34)),

$$Q = \omega_{рез}/\gamma. \tag{D.7}$$

Ширина резонансной кривой, измеряемая на уровне, равном половине от максимального ответа (рис. D.3), равна $\omega_{рез}/Q$. (Это определение справедливо для случая $\omega_{рез} \gg \gamma$ и $Q \gg 1$.) Так определенную ширину резонансной кривой, когда она измеряется в герцах, часто называют полосой частот, ширина которой Δf определяется как $\Delta f = f/Q$.

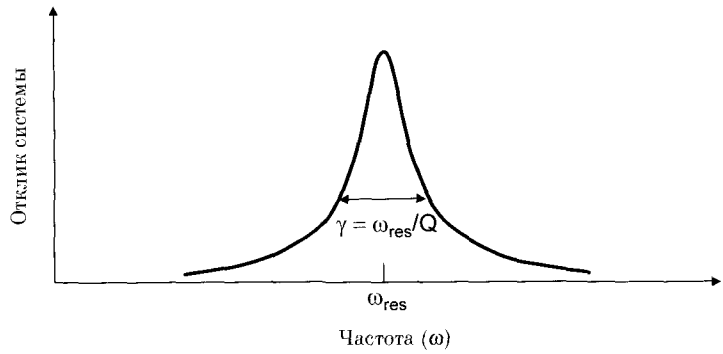


Рис. D.3. Частотная характеристика системы с резонансом

После того, как действие внешней вынуждающей силы прекращается (то есть уравнение (C.34) переходит в уравнение (C.30)), энергия системы экспоненциально уменьшается и становится равной $1/e$ от первоначального уровня в течение промежутка времени, равного $1/\gamma = Q/\omega_{рез}$, где γ — коэффициент затухания (как в уравнении (C.30)), который в данном случае равен R/L. Такое уменьшение происходит за $Q/2\pi$ периодов колебаний. Это полностью соответствует следующему определению добротности Q: добротность равна отношению запасенной в системе энергии, умноженной на 2π, к энергии, рассеиваемой в течение одного цикла (периода) колебаний.

Таблица D.1. Аналогия между параметрами системы кровообращения и электрической модели (с единицами измерения).

Параметры системы кровообращения	**Электрические параметры**
Объем, V ($м^3$)	Заряд, q (Кл, кулон)
Объемная скорость кровотока, Q ($м^3/с$)	Ток, I (А, ампер)
Давление, ΔP ($Н/м^2$)	Напряжение, V (В, вольт)
Сосудистое сопротивление, R ($Н \cdot с/м^5$)	Сопротивление, R (Ом)
Коэффициент инерции, L ($кг/м^4$)	Индуктивность, L (Гн, генри)
Растяжимость, C ($м^5/Н \cdot с$)	Емкость, C (Ф, фарада)

D.1. МОДЕЛИ С СОСРЕДОТОЧЕННЫМИ И РАСПРЕДЕЛЕННЫМИ ПАРАМЕТРАМИ: ЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ АНАЛОГИ КРОВОТОКА (ТЕМА ДЛЯ УГЛУБЛЕННОГО ИЗУЧЕНИЯ)

До сих пор в этом приложении мы обсуждали только модели с сосредоточенными параметрами, то есть полагали, что все сопротивление некоторого протяженного объекта сосредоточено в одном резисторе, вся емкость — в одном конденсаторе и т.д. Однако в тексте книги мы сталкивались с моделями, когда параметры той или иной системы распределены по длине. Например, сопротивление сосудистого русла (сопротивление на единицу длины) в главе 8 ((8.14) и (8.25)) или электрическое сопротивление единицы длины аксона в главе 12 ((12.60) и (12.67)). Это модели с распределенными параметрами или модели типа трансмиссионной (передающей) линии.

Вариант электрической модели с распределенными параметрами изображен на рис. 12.17. Будем считать, что каждая повторяющаяся секция (участок передающей линии) имеет очень маленькую длину Δx. Изменения электрического напряжения, которое представляет собой вынуждающую силу, и тока, являющегося ответом системы на действие вынуждающей силы, по длине трансмиссионной линии (электрического кабеля) описываются уравнениями [376]

$$V_{\text{elect}}(x+\Delta x) - V_{\text{elect}}x = \frac{\partial V_{\text{elect}}}{\partial x}\Delta x = L_{\text{elect}}\frac{\partial I}{\partial t} + IR_{\text{elect}}, \tag{D.8}$$

$$I(x+\Delta x) - Ix = \frac{\partial I}{\partial x}\Delta x = C_{\text{elect}}\frac{\partial V_{\text{elect}}}{\partial t} + \frac{V_{\text{elect}}}{R_{\text{elect}}}. \tag{D.9}$$

V_{elect} и I являются функциями как координаты x, так и времени t. Сопротивление, индуктивность и емкость единицы длины Δx передающей линии могут также зависеть от координаты x. Эти уравнения можно получить, воспользовавшись законами Кирхгофа. Их называют уравнениями длинной линии или телеграфными уравнениями. В тексте книги они были выведены в главе 12 (рис. 12.17) при обсуждении проведения электрического сигнала по нервному волокну. Часть первого из этих уравнений представляет собой закон Ома: $\Delta V_{\text{elect}} = (\partial V_{\text{elect}}/\partial x)\Delta x = IR_{\text{elect}}$.

Аналогичные уравнения для течения крови в сосуде выглядят следующим образом:

$$P(x+\Delta x) - P(x) = \frac{\partial P}{\partial x}\Delta x = L_{\text{flow}}\frac{\partial Q}{\partial t} + QR_{\text{flow}}, \tag{D.10}$$

$$Q(x+\Delta x) - Q(x) = \frac{\partial Q}{\partial x}\Delta x = C_{\text{flow}}\frac{\partial P}{\partial t} + \frac{P}{R_{\text{flow}}}, \tag{D.11}$$

где вынуждающей силой является давление, а ответом на действие этой силы — кровоток Q; R_{flow} представляет собой сопротивление участка сосуда току крови.

Если пренебречь инерционным членом, то первое уравнение представляет собой закон Пуазейля $\Delta P = (\partial P/\partial x)\ \Delta x = QR$. Параметры схемы (сопротивление, емкость и индуктивность) выражаются через характеристики сосуда следующим образом

$$R_{\text{flow}} = 8\pi\eta L/A^2, \tag{D.12}$$

$$C_{\text{flow}} = 3LA\ (1 + r/w)^2/(Y\ (1 + 2r/w)), \tag{D.13}$$

$$L_{\text{flow}} = \rho L/A, \tag{D.14}$$

где A — площадь поперечного сечения сосуда, L — его длина (для участка линии $L = \Delta x$), r — радиус сосуда, w — толщина его стенки и ρ — плотность крови. Эти уравнения весьма полезны для выяснения характеристик кровотока в сосудах, обладающих как резистивными, так и емкостными свойствами.

Все модели материалов (а также систем или процессов) могут быть усовершенствованы математически, посредством добавления в уравнения дополнительных членов, как, например, это сделано в механической модели, приведенной на рис. 5.13. При этом, однако, возникает важный вопрос: соответствуют ли элементы таких простых или более сложных моделей физическим компонентам материала. Даже если это соответствие неполное, важно выяснить, могут ли такие модели правильно предсказывать свойства материала (или особенности функционирования систем) при изменяющихся условиях.

ПРИЛОЖЕНИЕ Е: БИОФИЗИКА ОРГАНИЗМА ЧЕЛОВЕКА

В этом приложении мы попробуем дать определение предмету этой книги, а именно, *биофизике*. Не так просто определить, что же такое биофизика. О возникающих здесь трудностях свидетельствует наличие множества определений этой области науки, которые можно найти в работах [611–622]. В самом общем смысле, биофизику можно определить как применение физических принципов и законов в биологии. Более конкретно, можно сказать, что речь идет об использовании законов физики для анализа функционирования живых систем. В этом смысле, все, о чем говорится в этой книге, можно отнести к биофизике. Однако этот термин часто используют в более ограниченном смысле, а именно, о биофизике говорят как о приложении физики к анализу поведения живых объектов на молекулярном и клеточном уровнях. Именно в таком смысле мы будем говорить о биофизике в этом приложении. Если пользоваться таким определением, то можно сказать, что многие вопросы, рассмотренные в этой книге, действительно относятся к биофизике, но многие вопросы биофизики не нашли отражения в этой книге. Заметим, что существует и иное представление о биофизике, когда считают, что биофизика есть применение физических методов в биологических исследованиях. Такое представление кардинально отличается от принятого большинством исследователей представления о биофизике, как о науке, изучающей физические закономерности функционирования биологических объектов.

Одним из основных предметов биофизических исследований является изучение молекулярной структуры биологических систем. При этом исследуется электростатическое взаимодействие ионов в растворах, структура биомакромолекул, таких как белки, взаимодействие между клеточными мембранами и функционирование ионных каналов в клеточных мембранах. Эти вопросы мы рассматривали с большей или меньшей степенью подробности в главах 7, 9 и, особенно, 12.

Статистическая механика представляет собой исследование поведения систем, состоящих из большого числа аналогичных (одинаковых) объектов (или систем), каждый из которых может быть достаточно хорошо охарактеризован. Ансамбль таких систем часто находится в состоянии термодинамического равновесия, и потому может быть рассмотрен не только методами статистической механики, но и методами термодинамики. В главе 12 методами статистической механики исследовано поведение ионов в растворе. Сформулированное в главе 5 соотношение между скоростью и силой мышечного сокращения (уравнение Хилла) может быть получено из проведенного методами статистической механики анализа поведения множества актомиозиновых мостиков. Методами статистической механики могут быть получены многие аспекты поведения клеточных мембран и белков.

Биоэнергетика фотосинтетических процессов, а также механизм синтеза АТФ являются составными частями биофизики. В главе 6 мы исследовали биофизику превращения энергии в организме человека. Движения мелких организмов, таких как бактерии, равно как и движения мышц являются частью молекулярной и клеточной биофизики. К биофизике также относится анализ микроскопических основ мышечного сокращения, что было рассмотрено в главе 5. Одной из центральных тем биофизики является исследование электрохимических свойств клеточных мембран и механизма проведения сигнала по нервным волокнам, что обсуждалось в главе 12. Некоторые исследователи включают в вопросы биофизики такие темы, как интеграцию высокого уровня и комбинацию молекулярных и клеточных систем, что позволяет исследовать механизмы памяти, управления движением, зрение и мыслительные процессы.

Применение физических методов для решения биологических проблем играет центральную роль в биофизических исследованиях. Сюда можно отнести дифракцию рентгеновских лучей, применяемую для определения молекулярной структуры объектов, ядерный магнитный резонанс (ЯМР), позволяющий исследовать молекулы в более естественном состоянии и окружении, чем рентгеноструктурный анализ, сканирующую туннельную микроскопию, дающую возможность изучать атомную структуру поверхностей. К методам исследования поверхностей относится и применение силового атомного микроскопа, который также позволяет измерять действующие на объект силы. Отметим, что применение атомного микроскопа и оптических пинцетов дает возможность исследовать такое фундаментальное для скелетных мышц явление, как взаимодействие актина и миозина в одном отдельно взятом актомиозиновом мостике (глава 5).

ОТВЕТЫ К ОТДЕЛЬНЫМ ЗАДАЧАМ

ЗАДАЧИ К ГЛАВЕ 1

1.3. Медиальнее.

1.13. Голова.

1.25. (а) (частичный ответ) Для нижних конечностей 3,72–9,30 кг и 5,53–9,55 кг.

1.30. (б) 0,25 м и 0,50 м.

1.31. (частичный ответ) Площадь поверхности 20,1 квадратных фута.

1.44. (а) 92,6 кг для мужчины А и 84,3 кг для мужчины В; (б) 0.4 кг для мужчины А и 8,7 кг для мужчины В.

1.49. 21,1 и 27,0.

ЗАДАЧИ К ГЛАВЕ 2

2.1. Третий тип рычага.

2.2. Трицепс, второй тип рычага.

2.3. (а) первый, (б) второй, (в) третий тип рычага.

2.11. (б) $m_{\text{leg}}\left(x_{\text{extended}} + x_{\text{balancing leg}}\right) = \left(m_{\text{torso+head}} + 2m_{\text{arm}}\right)x_{\text{upper body}}$.

2.13. (а) $-m_b x$.

2.14. $T_1 = W_1 = 223{,}6$ Н; $T_2 = W_2 = 282{,}8$ Н; $\alpha = 26{,}6^\circ$.

2.17. (б) 310,6 Н.

2.21. (б) $T = 131$ фунт; $A = 208$ фунтов, угол F равен 29,8°.

2.33. (частичный ответ) –6 Н·м для глубины 20 см.

2.34. (частичный ответ) –6,9 Н·м для прямостоящего и –19,25 Н·м для согнутого.

2.35. (частичный ответ) –21,25 Н·м для случая, когда колени согнуты и груз отдален от тела.

ЗАДАЧИ К ГЛАВЕ 3

3.6. 0,27, легко достигнуть, бегая в кроссовках.

3.10. 1,7127 кг·м^2.

3.26. 2/3.

3.35. –0,07 м.

3.36. (а) 0,254*H*, (б) 0,150*H*, (в) 0,077*H*, (г) 0,150*H*, (е) 0,254*H*, 14 см.

3.40. Потому что скорость отрыва тела от поверхности зависит от конструкции стоп и ног.

3.64. 44°, 31,1 м/с.

3.72. (частичный ответ) Упругий удар, вероятно, приведет к смертельным повреждениям при времени соударения меньше 120 мс.

3.78. (а) 150 фт/с^2, 4,7*g*, (б) 1150 фунтов.

3.80. 1,44, 1,06, 1,01 и 0,18 м.

3.81. 0,50, 0,53 и 0,55.

3.88. 48,0 миль в час до соударения и 24,7 миль в час после.

ЗАДАЧИ К ГЛАВЕ 4

4.2. (в) 480 МПа.

4.5. (а) 30 Па, (б) 67 мм^2, (в) 1%.

4.6. (частичный ответ) для ногтей 1,6 МПа.

4.7. (частичный ответ) для ногтей 0,0031.

4.8. (частичный ответ) для ногтей 8000 Н/м^3.

4.9. (частичный ответ) для ногтей 780 Н/м^3.

4.15. (а) Растяжение.

4.20. (а) $\lambda = 2$, $\varepsilon_{small} = 1$, $\varepsilon_{general} = 3/2$.

4.21. (а) $\lambda = 2$, $\varepsilon_{small} = 1$, $\varepsilon_{general} = 3/8$.

4.22. (а) $\lambda = 2$, $\varepsilon_{small} = 1$, $\ln \lambda = 0{,}69$.

4.23. (а) Да, поскольку сила сопротивления амортизатора увеличивается со скоростью.

(б) Да, поскольку пружина обеспечивает необходимую возвращающую силу, обеспечивающую возвращение двери в положение равновесия.

4.24. Длина 3,1 см, $dx/dt = 0{,}05$ см/с.

4.28. (а) $2\theta(t + 1) - 2\theta(t - 3)$, время выражено в секундах.

4.33. Модель превратится в модель Войгта, в модель Максвелла и в амортизатор, соответственно.

4.42. (а) 6900 Н.

ЗАДАЧИ К ГЛАВЕ 5

5.8. (а) 0,11, (б) $fY = 135$ Н/см^2, (в) диаметр сухожилия равен 0,073 × диаметр мышцы, (г) 2800 Н/см^2 = 28 МПа.

5.10. (а) (частичный ответ) 2770 Вт.

5.15. Мышцы находятся в пределах своей оптимальной длины. И хотя в некоторые моменты цикла происходят существенные изменения их длины, эти изменения меньше, чем можно было бы ожидать, во-первых, благодаря растяжению сухожилий, что уменьшает изменение длины собственно мышц, и, во-вторых, благодаря конструкции велосипеда, при которой мышца развивает усилие, на становясь значительно длиннее или короче своей оптимальной длины.

5.18. (а) (частичный ответ) $\sqrt{3}\, NF_{fiber}/2$.

5.23. (а) 40 с.

ЗАДАЧИ К ГЛАВЕ 6

6.1. (частичный ответ) 0,3 °C.

6.4. (б) 144 BTU.

6.6. (а) (частичный ответ) 7,1 ккал/г.

6.17. Вода и неметаболизирующие вещества составляют 90% фрукта и 40% высушенного фрукта.

6.24. 2200 ккал.

6.30. (а) –12,6 ккал/моль; (б) –14,0 ккал/моль.

6.31. 66–70%.

6.41. 147 молей АТФ.

6.47. 6,9.

6.57. (а) 89,9 м/мин, 1,50 м/с, 3,35 мили в час; (б) 259 ккал/час.

6.61. (частичный ответ) (а) 1048 ккал/час и 3,6 л O_2/мин на ступени VIII, (б) 35 ккал на ступени VIII.

6.64. (а) 305 Дж, (б) 36 ккал, (в) нет, поскольку здесь исключены столкновения длительностью 5–10 секунд, которые очевидно сопровождаются расходованием большого количества энергии.

6.67. 12,2 кДж, 11,7 ккал.

6.74. Фактор активности = 1,48 (считая, что она гуляет для собственного удовольствия, а на велосипеде едет со скоростью 5,5 миль в час); УМ = 1920 ккал/сутки (в предположении, что основной обмен равен 1300 ккал/сутки).

6.75. (а) 4,9; (б) 4,2.

6.80. 15 кг, 33 фунта.

6.88. 2,2 л/час.

6.95. (а) 70 ккал/час.

6.101. (а) A и B; (б) C; (в) A.

ЗАДАЧИ К ГЛАВЕ 7

7.3. 2240 $см^3$, 2,49 кг, 24,4 Н. Плотность принята равной 1,11 $г/см^3$

7.7. Нет. Теперь его плотность равна 1,01 $г/см^3$, что выше плотности воды (плотность жира принята за 0,8 $г/см^3$).

7.18. (а) Q/N; (б) Диаметр узких трубок при этом должен быть равен $N^{1/4}D$, что невозможно, так как этот диаметр (узкой трубки!) будет больше диаметра широкой трубки.

7.25. (частичный ответ) Для газа – 0,32 см.

7.38. Re = 0.001, вязкое сопротивление.

ЗАДАЧИ К ГЛАВЕ 8

8.5. Вы должны быть обеспокоены, но не своим давлением, которое совершенно нормально и равно 120/80 мм рт. ст., а состоянием человека, который сообщил вам величину вашего артериального давления в абсолютных цифрах, а не относительно атмосферного давления.

8.12. 121 мм рт. ст.; (б) 115 мм рт. ст.

8.15. (а) и (б) Обе эти величины уменьшатся в 8 раз.

8.19. 1 Н· с/м^5 = 10^6 (Н/м^2)/(см^3/с) = 10^5 дин· с/см^5 = 1,32 × 10^8 PRU.

8.27. $u_1/4$.

8.34. 98,6 мм рт. ст., считая плотность крови равной 1060 кг/м^3.

8.39. Тип I скелетных мышц, поскольку здесь нет необходимости в очень быстром ответе, но весьма существенную роль играет выносливость.

8.43. 0,128 л = 128 см^3.

8.45. (частичный ответ) внутренний радиус 3,6 см.

8.53. Частота сердечных сокращений: 83 в минуту для мужчины, 91/мин для женщины и 161/мин для ребенка.

ЗАДАЧИ К ГЛАВЕ 9

9.6. (частичный ответ) 4720 для $z = 0$ (турбулентный) и 0,18 для $z = 20$ (ламинарный).

9.16. 0,0078 см вод. ст./(л/с), что значительно меньше общего сопротивления, примерно равного 2 см вод. ст./(л/с).

9.20. 2,7 см вод. ст.· с/л.

9.26. Удельная растяжимость легких больше у мыши (0,005 л/кг· см вод. ст.), чем у мужчины (0,003 л/кг· см вод. ст.).

9.33. (частичный ответ) В сутки потребляется 570 л кислорода (при давлении кислорода равном 1 атмосфере).

9.37. (частичный ответ) Общее давление 225 мм рт. ст., давление кислорода –42 мм рт. ст.

ЗАДАЧИ К ГЛАВЕ 10

10.4. При температурах 0, 20 и 25^{0}С, соответственно, скорость звука в воздухе равна 331, 343 и 346 м/с, плотность равна 1,292, 1,204 и 1,184 кг/м^3, а импеданс Z равен 428, 413 и 410 кг/м^2 · с.

10.6. 0,00002–2000 дин/см^2

10.11. 70 дБ УЗД.

10.14. (а) 100 дБ УЗД, 40 дБ УЗД.

10.20. (а) 0,27.

10.33. ~1000 Гц, это имеет смысл, поскольку голос ребенка значительно выше, чем голос взрослого человека.

10.38. 160 Гц; предположите, что масса, равная массе голосовых складок присоединена к невесомой пружине, развивающей постоянную силу, характерную для натяжения голосовых связок.

10.40. Более низкие, поскольку у них более высокие основные частоты шума.

10.47. 3 × 10^{-13} м.

10.55. (а) Радиус меняется от 0,4 мкм для 20 Гц до 400 мкм при 20 кГц.

10.60. Наилучший выбор 17000 Гц, поскольку при этой частоте наибольшее различие в слуховой чувствительности между молодыми и пожилыми людьми. Это различие не столь значительно при частотах 250 и 1000 Гц, а частота 30000 Гц находится за пределами диапазона слышимости.

10.61. Примерно 200 в секунду.

10.66. От 100 до 8000 Гц, выше 40 дБ.

10.67. от 40 до 14000 Гц, выше 70 дБ.

10.72. Первый (60 дБ УЗД0 несколько громче, чем второй (59 дБ УЗД).

ЗАДАЧИ К ГЛАВЕ 11

11.7. (а) (частичный ответ) 2,5% для первой поверхности; (б) нет.

11.14. 7,51 мм, –7,51 мм.

11.15. 6,04 мм.

11.17. Сетчатка.

11.22. Более серьезные повреждения возникают, если вы смотрите в направлении луча, поскольку он при этом фокусируется на фовеа. Повреждение фовеа может привести к утрате остроты зрения.

11.23. 8,8 см.

11.34. (частичный ответ) При прочих равных условиях коэффициент преломления больше на 0,0008 при длине волны 630 нм.

11.42. 58,62 В (меньше чем прежде); 22,8 мм; главным образом, благодаря меньшему коэффициенту преломления хрусталика.

11.48. –1,71 Д, –1,67 Д.

11.53. (в) Миопия. Коррекция –2D обеспечит хорошее зрение. (Пациент имеет аккомодацию 4D, что достаточно для такой коррекции.)

11.59. (б) 7,55 мм = 0,00755 м.

11.68. 250 лк (рис.11.49). Этот результат соответствует уровню, приведенному в таблице 11.5.

ЗАДАЧИ К ГЛАВЕ 12

12.2. 110000 Ом.

12.4. (а) 240 мА, (б) может привести к шоку и возможной фибрилляции желудочков.

12.11. Значительная диффузия ионов K^+ из клетки, непроницаемость мембраны для отрицательно заряженных белков и действие натриевого насоса вносят свой вклад в то, что клетка заряжена отрицательно относительно внеклеточной жидкости. Небольшая суммарная диффузия ионов натрия внутрь клетки несколько увеличивает положительный внутриклеточный заряд.

12.19. (частичный ответ) $6{,}20 \times 10^{-4}$ с для немиелинизированных аксонов.

12.28. ~ 80/мин.

12.30. Диполь обычно также вращается.

ЗАДАЧИ К ГЛАВЕ 13

13.2. Каждые 17 минут.

13.3. (частичный ответ) 1,6/с при задержке, равной 1 с.

БИБЛИОГРАФИЯ К РАЗДЕЛАМ КНИГИ

Введение

1. B.K. Ahlborn: Zoological Physics: Quantitative Models, Body Design, Actions and Physical Limitations in Animals (Springer, Berlin Heidelberg New York 2004)
2. R. McNeill Alexander: The Human Machine (Columbia University Press, New York 1992)
3. G.B. Benedek, F.M.H. Villars: Physics with Illustrative Examples from Medicine and Biology, Three volumes, 2nd edn (AIP/Springer, New York/Berlin Heidelberg New York 2000)
4. B.H. Brown, R.H. Smallwood, D.C. Barber, P.V. Lawford, D.R. Hose: Medical Physics and Biomedical Engineering (Institute of Physics, Philadelphia 1999)
5. R.F. Burton: Physiology by Numbers: An Encouragement to Quantitative Thinking (Cambridge University Press, Cambridge 1994)
6. J.R. Cameron, J.G Skofronick, R. Grant: Physics of the Body, 2nd edn (Medical Physics, Madison, WI 1999)
7. E. Carson, C. Cobelli: Modelling Methodology for Physiology and Medicine (Academic, San Diego 2001)
8. R.M.J. Cotterill: Biophysics: An Introduction (Wiley, New York 2002)
9. P. Davidovits: Physics in Biology and Medicine, 2nd edn (Elsevier/Academic, San Diego 2001)
10. M.L. Foss, S.J. Keteyian: Fox's Physiological Basis for Exercise and Sport, 6th edn (McGraw-Hill, Boston 1998)
11. A.C. Guyton, J.E. Hall: Human Physiology and Mechanisms of Disease, 6th edn (Saunders, Philadelphia 1997)
12. F.R. Hallett, R.H. Stinson, P.A. Speight: Physics for the Biological Sciences: A Topical Approach to Biophysical Concepts (Methuen/Chapman & Hall, Toronto 1982)
13. J.L. Hargrove: Dynamic Modeling in the Health Sciences (Springer, Berlin Heidelberg New York 1998)
14. R.K. Hobbie: Intermediate Physics for Medicine and Biology,3rd edn (AIP, New York 1997)
15. F.C. Hoppensteadt, C.S. Peskin: Modeling and Simulation in Medicine and the Life Sciences, 2nd edn (Springer, Berlin Heidelberg New York 2002) (First Edition from 1992 was called Mathematics in Medicine and the Life Sciences)
16. E.N. Marieb: Human Anatomy & Physiology, 5th edn (Benjamin Cummings, San Francisco 2001)
17. P. Maróti, L. Berkes, F.Tölgyesi: Biophysics Problems: A Textbook with Answers (Akadémiai, Budapest 1998)
18. H.J. Metcalf: Topics in Classical Biophysics (Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ 1980)
19. P. Nelson: Biological Physics: Energy, Information, Life (Freeman, New York 2003)
20. M. Nordin, V.H. Frankel (eds.): Basic Biomechanics of the Musculoskeletal System, 3rd edn (Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia 2001)
21. P.E. Pack: Anatomy and Physiology (Cliff Notes, Lincoln, NE 1997)
22. H.D. Patton, A.F. Fuchs, B. Hille, A.M. Scher, R. Steiner (eds.): Textbook of Physiology, 21st edn (Saunders, Philadelphia 1989)
23. R.R. Seeley, T.D. Stephens, P. Tate: Anatomy & Physiology, 6th edn (McGraw-Hill, Boston 2003)
24. L. Sherwood: Human Physiology: From Cells to Systems, 5th edn (Thomson Brooks/Cole, Belmont, CA 2004)
25. D. Shier, J. Butler, R. Lewis, Hole's Human Anatomy and Physiology, 9th edn (McGraw-Hill, Boston 2002)
26. A. Stalheim-Smith, G.K. Fitch: Understanding Human Anatomy and Physiology (West, St. Paul, MN 1993)
27. G.J. Tortora, S.R. Grabowski: Principles of Anatomy and Physiology, 10th edn (Wiley, New York 2003)
28. J.A. Tuszynski, J.M. Dixon: Biomedical Applications of Introductory Physics (Wiley, New York 2002)
29. J.B. West (ed.): Best and Taylor's Physiological Basis of Medical Practice, 12th edn (Williams & Wilkins, Baltimore 1991)
30. J.H. Wilmore, D.L. Costill: Physiology of Sport and Exercise, 3rd edn (Human Kinetics, Champaign, IL 2004)

Глава 1

31. B.K. Ahlborn: Zoological Physics: Quantitative Models, Body Design, Actions and Physical Limitations in Animals (Springer, Berlin Heidelberg New York 2004)
32. R.M. Alexander: The Human Machine (Columbia University Press, New York 1992)
33. J.T. Barter, I.Emanuel, B.Truett: A Statistical Evaluation of Joint Range Data, WADC-TR-57-311 (Wright-Patterson Air Force Base, Ohio 1957)
34. P.J. Berenson, W.G. Robertson: Temperature. In Bioastronautics Data Book, J.F. Parker Jr., V.R. West, eds. (NASA, Washington, DC 1973), Ch. 3, pp. 65–148
35. J.H. Brown, G.B. West (eds.): Scaling in Biology (Oxford University Press, Oxford 2000)
36. W.A. Calder III: Size, Function and Life History (Harvard University Press, Cambridge, MA 1984)
37. J.R. Cameron, J.G Skofronick, R. Grant: Physics of the Body, 2nd edn (Medical Physics, Madison, WI 1999)
38. D.B. Chaffin, G.B.J. Andersson: Occupational Biomechanics (Wiley, New York 1984)
39. D.B. Chaffin, G.B.J. Andersson, B.J. Martin: Occupational Biomechanics, 3rd edn (Wiley-Interscience, New York 1999)
40. C. Clauser, J.T. McConville: Aerospace Medical Research Laboratories, Wright-Patterson Air Force Base, 1964–1965
41. M.L. Foss, S.J. Keteyian: Fox's Physiological Basis for Exercise and Sport, 6th edn (McGraw-Hill, Boston 1998)
42. R.A. Freitas Jr.: Nanomedicine, Volume I: Basic Capabilities (Landes Bioscience, Austin 1999)
43. S.A. Gelfand: Essentials of Audiology, 2nd edn (Thieme, New York 2001)
44. E.N. Lightfoot: Transport Phenomena and Living Systems (Wiley, New York 1974)
45. T. McMahon: Size and shape in biology. Science 179, 1201 (1973)
46. T.A. McMahon, J.T. Bonner: On Life and Size (Scientific American Books, New York 1983)
47. H.J. Metcalf: Topics in Classical Biophysics (Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ 1980)
48. D.I. Miller, R.C. Nelson: Biomechanics of Sport: A Research Approach (Lea & Febiger, Philadelphia 1973)
49. K.L. Moore, A.M.R. Agur: Essential Clinical Anatomy, 2nd edn (Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia 2002)
50. J.F. Parker Jr., V.R. West (eds.): Bioastronautics Data Book (NASA, Washington, DC 1973)
51. F.A. Parker, D.A. Ekberg, D.J. Withey et al.: Atmospheric Selection and Control for Manned Space Stations (General Electric Co., Missile and Space Division, Valley Forge, PA), Presented at the International Symposium for Manned Space Stations, Munich, September 1965
52. S. Pinker: How The Mind Works (Norton, New York 1997)
53. J.A. Roebuck, K.H.E. Kroemer, W.G. Thomson: Engineering Anthropometry Methods (Wiley-Interscience, New York 1975)
54. T.H. Schiebler: Anatomie, 9th edn (Springer, Berlin Heidelberg New York 2005)
55. K. Schmidt-Nielsen: Scaling Why is Animal Size So Important? (Cambridge University Press, Cambridge 1984)
56. J.M. Smith: Mathematical Ideas in Biology (Cambridge University Press, Cambridge, 1971)
57. S.S. Stephens: To Honor Fechner and Repeal His Law. Science 133, 80–86 (1961)
58. S.S. Stephens: The surprising simplicity of sensory metrics. Am. Psychol. 17, 29–39 (1962)
59. B.N. Tillmann: Atlas der Anatomie des Menschen, (Springer, Berlin Heidelberg New York 2005)
60. D. Vaughn, T. Asbury: General Ophthalmology, 10th edn (Lange Medical, Los Altos, CA, 1983)
61. Webb Associates: Anthropometic Source Book, Vol. I, NASA Ref. 1024 (National Aeronautics and Space Administration), Chs. VI and VII (Laubach) (1978)
62. J.H. Wilmore, D.L. Costill: Physiology of Sport and Exercise, 3rd edn (Human Kinetics, Champaign, IL 2004)
63. D.A. Winter: Biomechanics and Motor Control of Human Movement, 3rd edn (Wiley, New York 2005)

Глава 2

64. G.B.J. Andersson, R. Ortengren, A. Nachemson, G. Elfström: Lumbar disc pressure and myoelectric back activity during sitting. 1. Studies on an experimental chair. Scand. J. Rehabil. Med. 3, 104–114 (1974)
65. G.B. Benedek, F.M.H. Villars: Physics with Illustrative Examples from Medicine and Biology, Three volumes, 2nd edn (AIP/Springer, New York/Berlin Heidelberg New York 2000)
66. B.H. Brown, R.H. Smallwood, D.C. Barber, P.V. Lawford, D.R. Hose: Medical Physics and Biomedical Engineering (Institute of Physics, Philadelphia 1999)
67. J.R. Cameron, J.G Skofronick, R. Grant: Physics of the Body, 2nd edn (Medical Physics, Madison, WI 1999)
68. A. Cappozzo: Compressive loads in the lumbar vertebral column during normal level walking. J. Orthop. Res. 1, 292 (1984)
69. D.B. Chaffin, G.B.J. Andersson, B.J. Martin: Occupational Biomechanics, 3rd edn (Wiley-Interscience, New York 1999)
70. Y.C. Fung: Biomechanics: Motion, Flow, Stress, and Growth (Springer, Berlin Heidelberg New York 1990)
71. Y.C. Fung: Biomechanics: Mechanical Properties of Living Tissues, 2nd edn (Springer, Berlin Heidelberg New York 1993)
72. S. Garfield: Teeth, Teeth, Teeth: A Thorough Treatise (Simon & Schuster, New York 1969)
73. E.B. Goldstein: Sensation and Perception, 4th edn (Brooks/Cole, Pacific Grove 1996)

74. J.G. Hay: The Biomechanics of Sports Techniques, 4th edn (Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ 1993)
75. B. Le Veau: Williams and Lissner: Biomechanics of Human Motion, 2nd edn (Saunders, Philadelphia 1977)
76. R.B. Martin, D.B. Burr, N.A. Sharkey: Skeletal Tissue Mechanics (Springer, Berlin Heidelberg New York 1998)
77. D.I. Miller, R.C. Nelson: Biomechanics of Sport: A Research Approach (Lea & Febiger, Philadelphia 1973)
78. K.L. Moore, A.M.R. Agur: Essential Clinical Anatomy, 2nd edn (Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia 2002)
79. K.L. Moore, A.M.R. Agur: Essential Clinical Anatomy, 3rd edn (Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia 2007)
80. A. Nachemson: Towards a better understanding of back pain: a review of the mechanics of the lumbar disk. Rheumatol. Rehabil. 14, 129 (1975)
81. R. Nanda (ed.): Biomechanics in Clinical Orthodontics, (Saunders, Philadelphia 1997)
82. M. Nordin, V.H. Frankel (eds.): Basic Biomechanics of the Musculoskeletal System, 3rd edn (Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia 2001)
83. M. Nordin, S.S. Weiner, M. Lindh: Biomechanics of the lumbar spine. In Basic Biomechanics of the Musculoskeletal System, M.Nordin, V.H. Frankel, eds., 3rd edn (Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia 2001), Ch. 10, pp. 256–284
84. M. Nordin, V.H. Frankel: Biomechanics of the knee. In Basic Biomechanics of the Musculoskeletal System, 3rd edn, M. Nordin, V.H. Frankel, eds. (Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia 2001), Ch. 7, pp. 176–201
85. M. Nordin, V.H. Frankel: Biomechanics of the hip. In Basic Biomechanics of the Musculoskeletal System, 3rd edn, M. Nordin, V.H. Frankel, eds. (Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia 2001), Ch. 8, pp. 202–221
86. N. Ozkaya, M. Nordin: Fundamentals of Biomechanics: Equilibrium, Motion, and Deformation, 2nd edn (Springer, Berlin Heidelberg New York 1999)
87. W.R. Proffit, H.W. Fields Jr.: Contemporary Orthodontics, 3rd edn (Mosby, St. Louis 2000)
88. T.H. Schiebler: Anatomie, 9th edn (Springer, Berlin Heidelberg New York 2005)
89. R.F. Schmidt, F. Lang, G. Thews: Physiologie des Menschen, 29th edn (Springer, Berlin Heidelberg New York 2005)
90. F.G. Shaw, D.C. Scott: Practical Exercises in Dental Mechanics, 3rd edn (Henry Kimpton, London 1968)
91. C.J. Snijders: Engineering Approaches to Standing, Sitting, and Lying. In Basic Biomechanics of the Musculoskeletal System, M. Nordin, V.H. Frankel, eds., 3rd edn (Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia 2001), Ch. 17, pp. 420–436
92. H.J. Wilke, P. Neef, M. Caimi et al.: New in vivo measurements of pressures in the intervertbral disc in daily life. Spine 24, 755 (1999)
93. B.N. Tillmann: Atlas der Anatomie des Menschen, (Springer, Berlin Heidelberg New York 2005)
94. M. Williams, H.B. Lissner: Biomechanics of Human Motion (Saunders, Philadelphia 1962)
95. D.A. Winter: Biomechanics and Motor Control of Human Movement, 3rd edn (Wiley, New York 2005)
96. H. Yamada: Strength of Biological Materials (Williams & Wilkins, Baltimore 1970)

Глава 3

97. R.K. Adair: The Physics of Baseball, 3rd edn (HarperCollins, New York 2002)
98. R.K. Adair: The physics of baseball, Phys. Today 26–31 (May 1995)
99. R. McNeill Alexander: The Human Machine (Columbia University Press, New York 1992)
100. R. McNeill Alexander: Leg design and jumping technique for humans, other verterbrates and insects. Philos. Trans. R. Soc. B347, 235–248 (1995)
101. R. McNeill Alexander: Storage and release of elastic energy in the locomotor systems and the stretch-shortening cycle. In Biomechanics and Biology of Movement, B.M. Nigg, B.R. MacIntosh, J. Mester, eds. (Human Kinetics, Champaign, IL 2000), Ch. 2
102. T. Bahill, D.G. Baldwin: The rising fastball and other perceptual illusions of batters. In Biomedical Engineering Principles in Sports, G.K. Hung, J.M. Pallis, eds. (Kluwer/Plenum, New York 2004), Ch. 10, pp. 257–287
103. A.T. Bahill, W.J. Karnavas: Determining ideal baseball bat weights using muscle force–velocity relationships. Biol. Cybernet. 62, 89–97 (1989)
104. A.E. Barr, S.I. Backus: Biomechanics of gait. In Basic Biomechanics of the Musculoskeletal System, 3rd edn, M. Nordin, V.H. Frankel, eds. (Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia 2001), Ch. 18, pp. 438–457
105. G.B. Benedek, F.M.H. Villars: Physics with Illustrative Examples from Medicine and Biology, Three volumes, 2nd edn (AIP/Springer, New York/Berlin Heidelberg New York 2000)
106. Braininjury.com
107. P.J. Brancazio: Swinging for the fences: the physics of baseball bats. New England Section of the American Physical Society meeting (October 1987)
108. H. Brody: The sweet spot of a baseball bat. Am. J. Phys. 54, 640–643 (1986)
109. J.A. Buckwalter, T.A. Einhorn, S.R. Simon (eds.): Orthopaedic Basic Science, 2nd edn (American Academy of Orthopaedic Surgeons, Rosemont, IL 2000)
110. J.R. Cameron, J.G Skofronick, R. Grant: Physics of the Body, 2nd edn (Medical Physics, Madison, WI 1999)
111. P.R. Cavanagh (ed.): Biomechanics of Distance Running (Human Kinetics, Champaign, IL 1990)
112. P.R. Cavanagh, M.A. Lafortune: Ground reaction forces in distance running. J. Biomech. 13, 397–406 (1980)
113. D.B. Chaffin, G.B.J. Andersson: Occupational Biomechanics (Wiley, New York 1984)
114. D.B. Chaffin, G.B.J. Andersson: Occupational Biomechanics, 2nd edn (Wiley, New York 1991)

115. D.B. Chaffin, G.B.J. Andersson, B.J. Martin: Occupational Biomechanics, 3rd edn (Wiley-Interscience, New York 1999)
116. T.M. Fraser: Human response to sustained linear acceleration. NASA SP-103 (NASA, Washington, DC 1966)
117. T.M. Fraser: Sustained linear acceleration. In Bioastronautics Data Book, J.F. Parker Jr., V.R. West, eds. (NASA, Washington, DC 1973), Ch. 4, pp. 149–190
118. T.M. Fraser: Rotary acceleration. In Bioastronautics Data Book, J.F.Parker Jr., V.R. West, eds. (NASA, Washington, DC 1973), Ch. 5, pp. 191–219
119. Y.C. Fung: Biomechanics: Motion, Flow, Stress, and Growth (Springer, Berlin Heidelberg New York 1990)
120. C.W. Gadd: Use of a weighted impulse criterion for estimating injury hazard. Tenth Stapp Car Crash Conference (Society of Automotive Engineers 1966), pp. 95–100
121. J.R. Gage: Gait Analysis in Cerebral Palsy (MacKeith, Oxford 1991)
122. T.J. Gay: Football Physics: The Science of the Game (Rodale, Emmaus, PA 2004)
123. Sir James Gray: How Animals Move (Pelican Books, Harmondsworth, England 1959)
124. E.S. Gurdjian, H.R. Lissner, F.R. Latimer, B.F. Haddad, J.E. Webster: Quantitative determination of acceleration and intracranial pressure in experimental head injury. Neurology 3, 417–423 (1953)
125. E.S. Gurdjian, J.E. Webster, H.R. Lissner: Observations on the mechanism of brain concussion, contusion and laceration. Surg. Gynecol. Obstetr. 101, 688–890 (1955)
126. J.G. Hay: Length changes of muscle-tendon units during athletic movements. In Biomechanics and Biology of Movement, B.M. Nigg, B.R. MacIntosh, J. Mester, eds. (Human Kinetics, Champaign, IL 2000), Ch. 3
127. J.G. Hay: The Biomechanics of Sports Techniques, 4th edn (Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ 1993)
128. R.N. Hinrichs: Upper extremity function in distance running. In Biomechanics of Distance Running, P.R. Cavanagh, ed. (Human Kinetics, Champaign, IL 1990), Ch. 4, pp. 107–133
129. R.N. Hinrichs: Upper extremity function in running. II. Angular momentum considerations. Int. J. Sport Biomech. 3, 258 (1987)
130. T.A. Hoyt, T.F. MacLaughlin, J.W. Kessler: Experimental pedestrian accident reconstructions – head impacts. Report no. DOT HS 807 288 (US National Technical Information Service, Springfield VA, 1988)
131. M.L. Hull, D.A. Hawkins: Analysis of work in multisegment movements: application to cycling. In Multiple Muscle Systems, J.M. Winters, S.L.Y. Woo, eds. (Springer, Berlin Heidelberg New York 1990), pp. 621–638
132. G.K. Hung, B. Johnson, A. Coppa: Aerodynamics and biomechanics of the free throw. In Biomedical Engineering Principles in Sports, G.K. Hung, J.M. Pallis, eds. (Kluwer/Plenum, New York 2004), Ch. 14, pp. 367–390
133. G.K. Hung, J.M. Pallis (eds.): Biomedical Engineering Principles in Sports (Kluwer/Plenum, New York 2004)
134. T.P. Jorgensen: The Physics of Golf, 2nd edn (AIP/Springer, New York/Berlin Heidelberg New York 1999)
135. A.I. King: Survey of the state of human biodynamic response. In Aircraft Crashworthiness, K. Saczalski, G.T. Singley III, W.D. Pilkey, R.L. Huston, eds. (University Press of Virgina, Charlottesville, VA 1975), pp. 83–120
136. P. Kirkpatrick: Batting the ball. Am. J. Phys. 31, 606–613 (1963)
137. K. Laws: The Physics of Dance, (Schirmer Books, New York 1984)
138. K. Laws, C. Harvey, M. Swope: Physics, Dance, and the Pas De Deux, (Schirmer Books, New York 1994)
139. K. Laws, M. Swope: Physics and the Art of Dance: Understanding Movement (Oxford University Press, Oxford 2002)
140. J. Leavy: Sandy Koufax: A Lefty's Legacy (HarperCollins, New York 2002), pp. 4–5
141. R.S. Levine: Injury to the extremities. In Accidental Injury: Biomechanics and Prevention, A.M. Nahum, J.W. Melvin, eds., 2nd edn (Springer, Berlin Heidelberg New York 2002), Ch. 19, pp. 491–522
142. D. Lind, S.P. Sanders: The Physics of Skiing: Skiing at the Triple Point (AIP/Springer, New York/Berlin Heidelberg New York 1996)
143. H.R. Lissner, M. Lebow, F.G. Evans: Experimental studies on the relation between acceleration and intracranial pressure changes in man. Surg. Gynecol. Obstetr. 3, 329–338 (1960)
144. P. Maróti, L. Berkes, F.Tölgyesi: Biophysics Problems: A Textbook with Answers (Akadémiai Kiadó, Budapest 1998)
145. I.S. McClay, M.J. Lake, P.R. Cavanagh: Muscle activity in running. In Biomechanics of Distance Running, P.R. Cavanagh, ed. (Human Kinetics, Champaign, IL 1990), Ch. 6, pp. 165–186
146. T.A. McMahon: Muscles, Reflexes, and Locomotion (Princeton University Press, Princeton, NJ 1984)
147. H.J. Mertz: Injury risk assessments based on dummy responses. In Accidental Injury: Biomechanics and Prevention, A.M. Nahum, J.W. Melvin, eds., 2nd edn (Springer, Berlin Heidelberg New York 2002), Ch. 5, pp. 89–102
148. H.J. Metcalf: Topics in Classical Biophysics (Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ 1980)
149. D.I. Miller, R.C. Nelson: Biomechanics of Sport: A Research Approach (Lea & Febiger, Philadelphia 1973)
150. M.J. Milliron, P.R. Cavanagh: Sagittal plane kinematics of the lower extremity during distance running. In Biomechanics of Distance Running,P.R. Cavanagh, ed. (Human Kinetics, Champaign, IL 1990), Ch. 3, pp. 65–105
151. A.E. Minetti: The three modes of terrestrial locomotion. In Biomechanics and Biology of Movement, B.M. Nigg, B.R. MacIntosh, J. Mester, eds. (Human Kinetics, Champaign, IL 2000), Ch. 5
152. K.L. Moore, A.M.R. Agur: Essential Clinical Anatomy, 2nd edn (Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia 2002)
153. K.L. Moore, A.M.R. Agur: Essential Clinical Anatomy, 3rd edn (Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia 2007)

154. J.B. Morrison: The mechanics of the knee joint in relation to normal walking. J. Biomech. 3, 51 (1970)
155. V.C. Mow, C.T. Hung: Biomechanics of articular cartilage. In Basic Biomechanics of the Musculoskeletal System, 3rd edn, M. Nordin, V.H. Frankel, eds. (Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia 2001), Ch. 3, pp. 60–97
156. A.M. Nahum, J.W. Melvin (eds.): Accidental Injury: Biomechanics and Prevention, 2nd edn (Springer, Berlin Heidelberg New York 2002)
157. A.M. Nathan: Characterizing the performance of baseball bats. Am. J. Phys. 71, 134–143 (2003)
158. New York Times, Sunday, April 4, 2004, page 3, and the American Sport Medicine Institute
159. B.M. Nigg, B.R. MacIntosh, J. Mester (eds.): Biomechanics and Biology of Movement (Human Kinetics, Champaign, IL 2000)
160. M. Nordin, V.H. Frankel (eds.): Basic Biomechanics of the Musculoskeletal System, 3rd edn (Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia 2001)
161. E.L. Offenbacher: Physics and the vertical jump. Am. J. Phys. 38, 829–836 (1970)
162. J. Perry: Gait Aanlysis: Normal and Pathological Function (SLACK, Thoro-fare, NJ 1992)
163. S. Pinker: How The Mind Works (Norton, New York 1997)
164. S. Plagenhoef: Patterns of Human Motion – A Cinematographic Analysis (Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ 1971)
165. J. Rose, J.G. Gamble: Human Walking, 2nd edn (Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia 1994)
166. G.J. Sammarco, R.T. Hockenbury: Biomechanics of the foot and ankle. In Basic Biomechanics of the Musculoskeletal System, 3rd edn, M. Nordin, V.H. Frankel, eds. (Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia 2001), Ch. 9, pp. 222–255
167. R.A. Saul, J.F. Edlefson, K.L. Jarrett, J.R. Marous: Vehicle interactions with pedestrians. In Accidental Injury: Biomechanics and Prevention, A.M. Nahum, J.W. Melvin, eds., 2nd edn (Springer, Berlin Heidelberg New York 2002), Ch. 22, pp. 588–617
168. J.M. Smith: Mathematical Ideas in Biology (Cambridge University Press, Cambridge 1971)
169. R.G. Snyder: Impact. In Bioastronautics Data Book, J.F. ParkerJr., V.R. West, eds. (NASA, Washington, DC 1973), Ch. 6, pp. 221–295
170. A. Stalheim-Smith, G.K. Fitch: Understanding Human Anatomy and Physiology (West, St. Paul, MN 1993)
171. D.J. Stefanyshyn, B.M. Nigg: Work and Energy Influence by Athletic Equipment, In Biomechanics and Biology of Movement,B.M.Nigg, B.R. MacIntosh, J. Mester, eds. (Human Kinetics, Champaign, IL, 2000)
172. J. Versace: A review of the severity index. Fifteenth Stapp Car Crash Conference (Society of Automotive Engineers 1971)
173. R.G. Watts, A.T. Bahill: Keep Your Eye on the Ball: Curve Balls, Knuckle-balls, and Fallacies of Baseball (Freeman, New York 2000)
174. H.S. Weiss, R. Edelberg, P.V. Charland, J.I. Rosenbaum: The physiology of simple tumbing. Part 2. Human studies, WADC-TR-53-139 (Wright-Patterson Air Force Base, Ohio 1954)
175. K.R. Williams: A biomechanical evaluation of distance running efficiency, Unpublished PhD dissertation (Pennsylvania State University, University Park 1980), p. 157
176. N. Zheng, G.S. Flesig, S. Barrentine, J.R. Andrews: Biomechanics of pitching. In Biomedical Engineering Principles in Sports, G.K. Hung, J.M. Pallis, eds. (Kluwer/Plenum, New York 2004), Ch. 9, pp. 209–256

Глава 4

177. H. Abé, K. Hayashi, M. Sato (eds.): Data Book on Mechanical Properties of Living Cells, Tissues, and Organs (Springer, Berlin Heidelberg New York 1996)
178. R. McNeill Alexander: The Human Machine (Columbia University Press, New York 1992)
179. S.W. Alpert, A. Ben-Yishay, K.J. Koval, J.D. Zuckerman: Fractures and Dislocations: A Manual of Orthopaedic Trauma (Lippincott-Raven, New York 1994)
180. D.D. Anderson, D.J. Adams, J.E. Hale: Mechanical effects of forces acting on bone, cartilage, ligaments, and tendons. In Biomechanics and Biology of Movement, B.M. Nigg, B.R. MacIntosh, J. Mester, eds. (Human Kinetics, Champaign, IL 2000), Ch. 16, pp. 283–306
181. T. Azuma, M. Hasegawa: Distensibility of the vein: from the architectural point of view. Biorheology 10, 469–479 (1973)
182. G.B. Benedek, F.M.H. Villars: Physics with Illustrative Examples from Medicine and Biology, Three volumes, 2nd edn (AIP/Springer, New York/Berlin Heidelberg New York 2000)
183. J.A. Buckwalter, T.A. Einhorn, S.R. Simon (eds.): Orthopaedic Basic Science, 2nd edn (American Academy of Orthopaedic Surgeons, Rosemont, IL 2000)
184. A.H. Burstein, T.M. Wright: Fundamentals of Orthopaedic Biomechanics (Williams & Wilkins, Baltimore 1994)
185. W.D. Callister Jr.: Materials Science and Engineering: An Introduction, 5th edn (Wiley, New York 2000)
186. J.R. Cameron, J.G Skofronick, R. Grant: Physics of the Body, 2nd edn (Medical Physics, Madison, WI 1999)
187. D.R. Carter, W.E. Cater, D.M. Spengler, V.H. Frankel: Fatigue behavior of adult cortical bone: the influence of mean strain and strain range. Acta Orthop. Scand. 52, 481–490 (1981)
188. D.B. Chaffin, G.B.J. Andersson: Occupational Biomechanics (Wiley, New York 1984)
189. J.D. Currey: The Mechanical Adaptations of Bones (Princeton University Press, Princeton 1984)

190. F.A. Duck: Physical Properties of Tissue: A Comprehensive Reference Book (Academic, London 1990)
191. J. Enderle, S. Blanchard, J. Bronzino: Introduction to Biomedical Engineering (Academic, San Diego 2000)
192. R.F. Fisher: The elastic constants of the human lens. J Physiol. 212, 147–180 (1971)
193. R.F. Fisher: Presbyopia and the changes with age in the human crystalline lens. J Physiol. 228, 765–779 (1973)
194. R.F. Fisher: The force of contraction of the human ciliary muscle during accommodation. J Physiol. 270, 51–74 (1977)
195. W. Flügge: Viscoelasticity, 2nd edn (Springer, Berlin Heidelberg New York 1975)
196. V.H. Frankel, A.H. Burstein: Orthopaedic Biomechanics (Lea & Febiger, Philadelphia 1970)
197. V.H. Frankel, M. Nordin: Biomechanics of bone. In Basic Biomechanics of the Musculoskeletal System, 3rd edn, M. Nordin, V.H. Frankel, eds. (Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia 2001), Ch. 2, pp. 26–55
198. Y.C. Fung: Biomechanics: Mechanical Properties of Living Tissues,1st edn (Springer, Berlin Heidelberg New York 1981)
199. Y.C. Fung: Biomechanics: Mechanical Properties of Living Tissues, 2nd edn (Springer, Berlin Heidelberg New York 1993)
200. M.A. Gomez, A.M. Nahum: Biomechanics of bone. In Accidental Injury: Biomechanics and Prevention, A.M. Nahum, J.W. Melvin, eds., 2nd edn (Springer, Berlin Heidelberg New York 2002), Ch. 10, pp. 206–227
201. R.W. Hertzberg: Deformation and Fracture Mechanics of Engineering Materials, 4th edn (Wiley, New York 1996)
202. M.H. Holmes, W.M. Lai, V.C. Mow: Compression effects on cartilage permeability. In Tissue Nutrition and Viability, A.R. Hargens, ed. (Springer, Berlin Heidelberg New York 1986), Ch. 4, pp. 73–100
203. J.D. Humphrey, S.L. Delange: An Introduction to Biomechanics: Solids and Fluids, Analysis and Design (Springer, Berlin Heidelberg New York 2004)
204. The Journal News, December 25, 2003
205. J. Kastelic, A. Galeski, E. Baer: The multi-composite structure of tendon. Connect. Tissue 6, 11–23 (1978)
206. T.M. Keaveny, W.C. Hayes: Mechanical properties of cortical and trabecular bone. Bone 7, 285–344 (1993)
207. J.C. Kennedy, R.J. Hawkins, R.B. Willis et al.: Tension studies of human knee ligaments: yield point, ultimate failure, and disruption of the cruciate and tibial colateral ligaments. J. Bone Joint Surg. 58A, 350–355 (1976)
208. R.S. Levine: Injury to the extremities. In Accidental Injury: Biomechanics and Prevention, A.M. Nahum, J.W. Melvin, eds. 2nd edn (Springer, Berlin Heidelberg New York 2002), Ch. 19, pp. 491–522
209. A.B. Mann, M.E. Dickinson: Nanomechanics, chemistry and structure at the enamel surface. In The Teeth and Their Environment, R.M. Duckworth, ed. Monographs in Oral Science (Karger, Basel 2006), Vol. 19, Ch. 5, pp. 105–131
210. R.B. Martin, D.B. Burr, N.A. Sharkey: Skeletal Tissue Mechanics (Springer, Berlin Heidelberg New York 1998)
211. J.H. McElhaney: Dynamic response of bone and muscle tissue. J. Appl. Physiol. 21, 1231–1236 (1966)
212. C. McGowan, A Practical Guide to Vertebrate Mechanics (Cambridge University Press, Cambridge 1999)
213. Merck Manual of Diagnosis and Therapy, on-line version
214. D.P. Miannay: Fracture Mechanics (Springer, Berlin Heidelberg New York 1998)
215. V.C. Mow, S.C. Kuei, W.M. Lai, C.G. Armstrong: Biphasic creep and stress relaxation of articular cartilage in compression: theory and experiment. J. Biomech. Eng. 102, 73–84 (1980)
216. V.C. Mow, W.C. Hayes (eds.): Basic Orthopaedic Biomechanics, 2nd edn (Lippincott-Raven, New York 1997)
217. V.C. Mow, C.T. Hung: Biomechanics of articular cartilage. In Basic Biomechanics of the Musculoskeletal System, 3rd edn, M. Nordin, V.H. Frankel, eds. (Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia 2001), Ch. 3, pp. 60–97
218. A.M. Nahum, J.W. Melvin (eds.): Accidental Injury: Biomechanics and Prevention, 2nd edn (Springer, Berlin Heidelberg New York 2002)
219. J.A. Newman: Biomechanics of head trauma: head Protection. In Accidental Injury: Biomechanics and Prevention, 2nd edn, A.M. Nahum, J.W. Melvin, eds. (Springer, Berlin Heidelberg New York 2002), Ch. 14, pp. 303–323
220. B.M. Nigg, W. Herzog (eds.): Biomechanics of the Musculo-Skeletal System, 2nd edn (Wiley, New York 1999)
221. B.M. Nigg, B.R. MacIntosh, J. Mester (eds.): Biomechanics and Biology of Movement (Human Kinetics, Champaign, IL 2000)
222. M. Nordin, T. Lorenz, M. Campello: Biomechanics of tendons and ligaments. In Basic Biomechanics of the Musculoskeletal System, 3rd edn, M. Nordin,
V.H. Frankel, eds. (Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia 2001), Ch. 4, pp. 102–120
223. M. Nordin, V.H. Frankel (eds.): Basic Biomechanics of the Musculoskeletal System, 3rd edn (Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia 2001)
224. F.R. Noyes: Functional properties of knee ligaments and alterations induced by immobilization. Clin. Orthop. 123, 210–242 (1977)
225. P.E. Pack: Anatomy and Physiology (Cliff Notes, Lincoln, NE 1997)
226. W.D. Pilkey: Formulas for Stress, Strain, and Structural Matrices,2nd edn (Wiley, Hoboken, NJ 2005)
227. E.L. Radin, I.L. Paul, M. Lowy: A comparison of the dynamic force transmitting properties of subchondral bone and articular cartilage. J. Bone Joint Surg. 52A, 444–456 (1970)
228. B.D. Ratner, A.S. Hoffman, F.J. Schoen, J.E. Lemons (eds.): Nanomedicine, Biomaterials Science: An Introduction to Materials in Medicine (Academic, San Diego 1996)

229. G.J. Sammarco, A.H. Burstein, W.L. Davis, V.H. Frankel: The biomechanics of torsional fractures: the effect of loading on ultimate properties. J. Biomech. 4, 113–117 (1971)
230. R.J. Sanford: Principles of Fracture Mechanics (Pearson, Upper Saddle River, NJ 2003)
231. T.H. Schiebler: Anatomie, 9th edn (Springer, Berlin Heidelberg New York 2005)
232. R. Skalak, S. Chien (eds.): Handbook of Bioengineering (McGraw-Hill, New York 1987)
233. B.N. Tillmann: Atlas der Anatomie des Menschen, (Springer, Berlin Heidelberg New York 2005)
234. J. Wolff (translated by P. Maquet, R. Furlong): The Law of Bone Remodelling (Springer, Berlin Heidelberg New York 1986)
235. S.L.-Y. Woo, J.M. Hollis, D.J. Adams, R.M. Lyon, S. Takai: Tensile properties of the human femur-anterior cruciate ligament-tibia complex: the effect of specimen age and orientation. Am. J. Sports Med. 19, 217–225 (1991)
236. H. Yamada: Strength of Biological Materials (Williams & Wilkins, Baltimore 1970)

Глава 5

237. H. Abé, K. Hayashi, M. Sato (eds.): Data Book on Mechanical Properties of Living Cells, Tissues, and Organs (Springer, Berlin Heidelberg New York 1996)
238. R. McNeill Alexander, A. Vernon: The dimensions of the knee and ankle muscles and the forces they exert. J. Hum. Mov. Stud. 1, 115–123 (1975)
239. R. McNeill Alexander: The Human Machine (Columbia University Press, New York 1992)
240. X. Aubert, M.L. Rouquet, J. Van der Elst: The tension–length diagram of the frog's sartorius muscle. Arch. Int. Physiol. 59, 239–241 (1951)
241. A.E. Barr, S.I. Backus: Biomechanics of gait. In Basic Biomechanics of the Musculoskeletal System, 3rd edn, M. Nordin, V.H. Frankel, eds. (Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia 2001), Ch. 18, pp. 438–457
242. S.M. Block, L.S.B. Goldstein, B.J. Schnapp: Bead movement by single kinesin molecules studied with optical tweezers. Nature 348, 348–352 (1990)
243. D.B. Chaffin, G.B.J. Andersson: Occupational Biomechanics (Wiley, New York 1984)
244. D.B. Chaffin, G.B.J. Andersson, B.J. Martin: Occupational Biomechanics, 3rd edn (Wiley-Interscience, New York 1999)
245. R.M.J. Cotterill: Biophysics: An Introduction (Wiley, New York 2002)
246. J. Enderle, S. Blanchard, J. Bronzino: Introduction to Biomedical Engineering (Academic, San Diego 2000)
247. J.T. Finer, A.D. Mehta, J.A. Spudich: Characterization of single actin–myosin interactions. Biophys. J. 68, 291–297 (1995)
248. S.J. Fleck, W.J. Kraemer: Designing Resistance Training Programs, 2nd edn (Human Kinetics, Champaign, IL 1997)
249. L.E. Ford, A.F. Huxley, R.M. Simmons: Tension responses to sudden length change in stimulated frog muscle fibers near slack length. J. Physiol. 269, 441–515 (1977)
250. M.L. Foss, S.J. Keteyian: Fox's Physiological Basis for Exercise and Sport, 6th edn (McGraw-Hill, Boston 1998)
251. E.L. Fox: Sports Physiology, 2nd edn (Saunders College, Philadelphia 1984)
252. R.A. Freitas Jr.: Nanomedicine, Volume I: Basic Capabilities (Landes Bioscience, Austin 1999)
253. S.C. Gandevia, R.M. Enoka, A.J. McComas, D.G. Stuart, C.K. Thomas: Fatigue Neural and Muscular Mechanisms, Advances in Experimental Medicine and Biology, Vol. 384 (Plenum, New York 1995)
254. A.C. Guyton, J.E. Hall: Human Physiology and Mechanisms of Disease, 6th edn (Saunders, Philadelphia 1997)
255. D.D. Hackney: The kinetic cycles of myosin, kinesin, and dynein. Annu. Rev. Physiol. 58, 731–750 (1996)
256. W. Herzog: Muscle. In Biomechanics of the Musculo-Skeletal System, 2nd edn, B.M. Nigg, W. Herzog, eds. (Wiley, New York 1999) Sect. 2.7, pp. 148–188
257. W. Herzog, T.R. Leonard: Validation of optimization models that estimate forces exerted by synergistic muscles. J. Biomech. 24(S1), 31–39 (1991)
258. W. Herzog, V. Zatsiorsky, V. Prilutsky, T.R. Leonard: Variations in force–time histories of cat gastrocnemius, soleus, and plantaris muscles for consecutive walking steps. J. Exp. Biol. 191, 19–36 (1994)
259. F.C. Hoppensteadt, C.S. Peskin: Modeling and Simulation in Medicine and the Life Sciences, 2nd edn (Springer, Berlin Heidelberg New York 2002) (First Edition from 1992 was called Mathematics in Medicine and the Life Sciences)
260. J. Howard: The movement of kinesin along microtubules. Annu. Rev. Physiol. 58, 703–729 (1996)
261. J. Howard: Mechanics of Motor Proteins and the Cytoskeleton (Sinauer, Sunderland, MA 2001)
262. H.E. Huxley: Electron microscope studies on the structure of natural and synthetic protein filaments from striated muscle. J. Mol. Biol 7, 281–308 (1963)
263. H.E. Huxley: The mechanism of muscle contraction. Science 164, 1356–1366 (1969)
264. A.F. Huxley, R.M. Simmons: Proposed mechanism of force generation in striated muscle. Nature 233, 533–538 (1971)
265. M. Ikai, T. Fukunaga: Calculation of muscle strength per unit cross-sectional area of human muscle by means of ultrasonic measurements. Int. Z. Angew. Physiol. 26, 26–32 (1968)
266. J. Keener, J. Sneyd: Mathematical Physiology (Springer, Berlin Heidelberg New York 1998)
267. K. Kitamura, M. Tokunaga, A.H. Iwane, T. Yanagida: A single myosin head moves along an actin filament with regular steps of 5.3 nanometers. Nature 397, 129–134 (1999)

268. W.J. Kraemer, K. Adams, E. Cafarelli, G.A. Dudley, C. Dooly, M. S. Feigenbaum, S.J. Fleck, B. Franklin, A.C. Fry, J.R. Hoffman, R. U. Newton, J. Potteiger, M.H. Stone, N.A. Ratamess, T. Triplett-McBride: ACSM position stand: progression models in resistance training for healthy adults. Med. Sci. Sports Exercise 34, 364–380 (2002)
269. T. Lorenz, M. Campello, M.J. Pitman, L. Peterson: Biomechanics of skeletalmuscle.In Basic Biomechanics of the Musculoskeletal System, 3rd edn M. Nordin, V.H. Frankel, eds. (Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia 2001), Ch. 6, pp. 148–174
270. B.R. MacIntosh, R.J. Holash: Power output and force–velocity properties of muscle. In Biomechanics and Biology of Movement, B.M.Nigg, B.R. MacIntosh, J. Mester, eds. (Human Kinetics, Champaign, IL 2000), Ch. 11
271. T.A. McMahon: Muscles, Reflexes and Locomotion (Princeton University Press, Princeton, NJ 1984)
272. A.J. McComas: Skeletal Muscle: Form and Function (Human Kinetics, Champaign, IL 1996)
273. H.J. Metcalf: Topics in Classical Biophysics (Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ 1980)
274. K.L. Moore, A.M.R. Agur: Essential Clinical Anatomy, 2nd edn (Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia 2002)
275. K.L. Moore, A.M.R. Agur: Essential Clinical Anatomy, 3rd edn (Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia 2007)
276. B.M. Nigg, W. Herzog (eds.): Biomechanics of the Musculo-Skeletal System, 2nd edn (Wiley, New York 1999)
277. M. Nordin, V.H. Frankel (eds.): Basic Biomechanics of the Musculoskeletal System, 3rd edn (Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia 2001)
278. J.L. Palladino, A. Noordergraaf: Muscle contraction mechanics from ultrastructural dynamics. In Analysis and Assessment of Cardiovascular Function, G.M. Drzewiecki, J.K.-J. Li, eds. (Springer, Berlin Heidelberg New York 1998), Ch. 3, pp. 33–57
279. T.D. Pollard, S.K. Doberstein, H.G. Zot: Myosin-I. Annu. Rev. Physiol. 53, 653–681 (1991)
280. T.H. Schiebler: Anatomie, 9th edn (Springer, Berlin Heidelberg New York 2005)
281. R.F. Schmidt, F. Lang, G. Thews: Physiologie des Menschen, 29th edn (Springer, Berlin Heidelberg New York 2005)
282. T.A. Schroer, M.P. Sheetz: Functions of microtubule-based motors. Annu. Rev. Physiol. 53, 629–652 (1991)
283. J.M. Squire (ed.): Molecular Mechanisms in Muscular Contraction (CRC, Boca Raton, FL 1990)
284. A. Stalheim-Smith, G.K. Fitch: Understanding Human Anatomy and Physiology (West, St. Paul, MN 1993)
285. W. von Rohmert: Arbeitsmedizin, Sozial medizin, Arbeitshygiene 22, 118 (1968)
286. A. Thorstensson, G. Grimby, J. Karlsson: Force–velocity relations and fiber composition in human knee extensor muscles. J. Appl. Physiol. 40, 12–16 (1976)
287. R.D. Vale: The molecular motor toolbox for intracellular transport. Cell 112, 467–480 (2003)
288. P.A. Wahr, J.M. Metzger: Peak power output is maintained in rabbit psoas and rat soleus singe muscle fibers when CTP replaces ATP. J. Appl. Physiol. 85, 76–83 (1998)
289. T.L. Wickiewcz, R.R. Roy, P.L. Powel, V.R. Edgerton: Muscle architecture of the human lower limb. Clin. Orthop. Rel. Res. 179, 275–283 (1983)
290. J.J. Widrick, J.G. Romatowski, M. Karhanek, R.H. Fitts: Contractile properties of rat, rhesus monkey, and human type I muscle fibers. Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. 272, R34–R42 (1997)
291. J.H. Wilmore, D.L. Costill: Physiology of Sport and Exercise,3rd edn(Human Kinetics, Champaign, IL 2004)
292. D.A. Winter: Biomechanics and Motor Control of Human Movement, 3rd edn (Wiley, New York 2005)

Глава 6

293. B.K. Ahlborn: Zoological Physics: Quantitative Models, Body Design, Actions and Physical Limitations in Animals (Springer, Berlin Heidelberg New York 2004)
294. R. McNeill Alexander: The Human Machine (Columbia University Press, New York 1992)
295. W.O. Atwater, F.G. Benedict: Experiments on the Metabolism of Matter and Energy in the Human Body. Agricultural Bulletin No. 136 (U.S. Department of Agriculture, Washington, DC 1903)
296. G.B. Benedek, F.M.H. Villars: Physics with Illustrative Examples from Medicine and Biology, Three volumes, 2nd edn (AIP/Springer, New York/Berlin Heidelberg New York 2000)
297. P.J. Berenson, W.G. Robertson: Temperature. In Bioastronautics Data Book,
J.F. Parker Jr., V.R. West, eds. (NASA, Washington, DC 1973), Ch. 3, pp. 65–148
298. K. Blaxter: Energy Metabolism in Animals and Man (Cambridge University Press, Cambridge 1989)
299. R.W. Bullard: Temperature regulation. In Physiology, 4th edn, E.E. Selkurt, ed. (Little Brown, Boston 1976), p. 689
300. J.R. Cameron, J.G Skofronick, R. Grant: Physics of the Body, 2nd edn (Medical Physics, Madison, WI 1999)
301. N.A. Campbell, J.B. Reece: Biology, 7th edn (Pearson-Benjamin Cummings, San Francisco 2005)
302. K. Cena, J.A. Clark: Thermal insulation of animal coats and human clothing. Phys. Med. Biol. 23, 565–591 (1978)
303. J.L. Clapperton, J.P. Joyce, K.L. Blaxter: Estimates of the contribution of solar radiation to the thermal exchanges of sheep at a latitude of 55°N. J. Agri. Sci. (Cambridge) 64, 37–49 (1965)
304. P.S. Dodds, D.H. Rothman, J.S. Weitz: Re-examination of the 3/4-law of metabolism. J. Theor. Biol. 209, 9–27 (2001)
305. FAO/WHO/UNU: Energy and Protein Requirements. Report of a Joint Experts Consultation. WHO Technical Report Series No. 724 (World Health Organization, Geneva 1985)
306. M.L. Foss, S.J. Keteyian: Fox's Physiological Basis for Exercise and Sport, 6th edn (McGraw-Hill, Boston 1998)

307. E.L. Fox, D.K. Matthews: Interval Training Conditioning for Sport and General Fitness (Saunders, Philadelphia 1974)
308. R.A. Freitas Jr.: Nanomedicine, Volume I: Basic Capabilities (Landes Bioscience, Austin 1999)
309. J.S. Garrow: Resting metabolic rate as a determinant of energy expenditure in man. In Substrate and Energy Metabolism in Man, J.S. Garrow, D. Halliday, eds. (Libbey, London 1985), pp. 102–107
310. R.C. Garry, R. Passmore, G.M. Warnock, J.V.G.A. Durnin: Expenditure of energy and the consumption of food by miners and clerks, Fife, Scotland. Medical Research Council Special Report Series 289 (HMSO, London 1955)
311. S.E. Gebhardt, R.G. Thomas: Nutritive Value of Foods, U.S. Department of Agriculture, Agricultural Research Service, Home and Garden Bulletin 72 (2002)
312. J.F. Gillooly, J.H. Brown, G.B. West, V.M. Savage, E.L. Charnov: Effects of size and temperature on metabolic rates. Science 293, 2248–2251 (2001)
313. C.V. Gisolfi, C.B. Wenger: Temperature regulation during excerise: old concepts, new ideas. Exercise Sport Sci. Rev. 12, 339–372 (1984)
314. A.C. Guyton, J.E. Hall: Human Physiology and Mechanisms of Disease, 6th edn (Saunders, Philadelphia 1997)
315. W.V. Judy: Body temperature regulation. In Physiology, 5th edn, E.E. Selkurt, ed. (Little Brown, Boston 1984), Ch. 28
316. M.C.K. Khoo: Physiological Control Systems: Analysis, Simulation, and Estimation (IEEE, Piscataway, NJ 2000)
317. M. Kleiber: Body size and metabolism. Hilgardia 6, 315–353 (1932)
318. M. Kleiber: Body size and metabolic rate. Physiol. Rev. 27, 511–541 (1947)
319. M. Kleiber: The Fire of Life: An Introduction to Animal Energetics (Wiley, New York, 1961)
320. A.L. Lehninger: Biochemisty: The Molecular Basis of Cell Structure and Function, 2nd edn (Worth, New York 1975)
321. H. Lodish, A. Berk, P. Matsudaira, C.A. Kaiser, M. Krieger, M.P. Scott, S.L. Zipursky, J. Darnell: Molecular Cell Biology, 5th edn (Freeman, New York 2004)
322. A.G. Marshall: Biophysical Chemistry (Wiley, New York 1978)
323. T.A. McMahon: Size and shape in biology. Science 179, 1201–1204 (1973)
324. T.A. McMahon: Muscles, Reflexes, and Locomotion (Princeton University Press, Princeton, NJ 1984)
325. H.J. Metcalf: Topics in Classical Biophysics (Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ 1980)
326. J.L. Monteith: Principles of Environmental Physics (Edward Arnold, London 1973)
327. L.E. Mount: Adaptation to the Thermal Environment (Edward Arnold, London 1979)
328. L.E. Mount. In Heat Loss from Animals and Man, J.L. Monteith, L.E. Mount, eds. (Butterworths, London 1974)
329. D.L. Nelson, M.M. Cox: Lehninger Principles of Biochemisty, 4th edn(Worth, New York 2005)
330. R. Passmore, J.V.G.A. Durnin: Energy, Work and Leisure (Heinemann Educational Books, London 1967)
331. A. Pietrobelli, D.B. Allison, S. Heshka, M. Heo, Z.M. Wang, A. Bertkau, B. Laferrere, M. Rosenbaum, J.F. Aloia, F.X. Pi-Sunyer, S. B. Heymsfield: Sexual dimorphism in the energy content of weight change. Int. J. Obesity 26, 1339–1348 (2002)
332. P.E. di Prampero: The energy cost of human locomotion on land and in water. Int. J. Sports Med. 7, 55–72 (1986)
333. L.G.C.E. Pugh: The influence of wind resistance in running and walking and the efficiency of work against horizontal and vertical forces. J. Physiol.(London) 48, 518–522 (1971)
334. R.M. Ross, A.S. Jackson: Exercise Concepts, Calculations, and Computer Applications (Benchmark, Carmel, IN 1990)
335. W.N. Schofield: Predicting basal metabolic rate, new standards and review of previous work. Hum. Nutr.: Clin. Nutr. 39C, Suppl. 1, 5–41 (1985)
336. A. Stalheim-Smith, G.K. Fitch: Understanding Human Anatomy and Physiology (West, St. Paul, MN 1993)
337. R.G. Steadman: The assessment of sultriness. Part I. A temperature–humidity index based on human physiology and clothing science. J. Appl. Meteorol. 18, 861–873 (1979)
338. R.B. Stull: Meteorology for Scientists and Engineers, 2nd edn (Brooks Cole, Pacific Grove, CA 1999)
339. W.C. Swinbank: Long wave radiation from clear skies. Q. J. R. Meterol. Soc. 89, 339–351 (1963)
340. J.H. Wilmore, D.L. Costill: Physiology of Sport and Exercise,3rd edn (Human Kinetics, Champaign, IL 2004)
341. D.A. Winter: Biomechanics and Motor Control of Human Movement,3rd edn (Wiley, New York 2005)
342. M. Wishnofsky: Caloric equivalents of gained or lost weight. Am. J. Clin. Nutr. 6, 542–546 (1958)

Глава 7

343. B.K. Ahlborn: Zoological Physics: Quantitative Models, Body Design, Actions and Physical Limitations in Animals (Springer, Berlin Heidelberg New York 2004)
344. G.B. Benedek, F.M.H. Villars: Physics with Illustrative Examples from Medicine and Biology, Three volumes, 2nd edn (AIP/Springer, New York/Berlin Heidelberg New York 2000)
345. J.R. Cameron, J.G Skofronick, R. Grant: Physics of the Body, 2nd edn (Medical Physics, Madison, WI 1999)
346. C.G. Caro, T.J. Pedley, R.C. Schroter, W.A. Seed: Mechanics of the Circulation (Oxford University Press, Oxford 1978)
347. J.E. Counsilman, B.E. Counsilman: The New Science of Swimming (Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ 1994)
348. J.D. Cutnell, K.W. Johnson: Physics, 3rd edn (Wiley, New York 1995)

349. G.M. Drzewiecki: Modeling of noninvasive arterial blood pressure methods. In Analysis and Assessment of Cardiovascular Function, G. Drzewiecki, J.J.-K. Li, eds. (Springer, Berlin Heidelberg New York 1998), Ch. 13, pp. 203–221
350. W. Flügge: Viscoelasticity, 2nd edn (Springer, Berlin Heidelberg New York 1975)
351. R.A. Freitas Jr.: Nanomedicine, Volume I: Basic Capabilities (Landes Bioscience, Austin 1999)
352. Y.C. Fung: Biomechanics: Mechanical Properties of Living Tissues,1st edn (Springer, Berlin Heidelberg New York 1981)
353. Y.C. Fung: Biomechanics: Motion, Flow, Stress, and Growth (Springer, Berlin Heidelberg New York 1990)
354. Y.C. Fung: Biomechanics: Mechanical Properties of Living Tissues, 2nd edn (Springer, Berlin Heidelberg New York 1993)
355. H.L. Goldsmith, V.T. Turitto: Rheological aspectsof thrombosis and haemostastis: basic principles and applications. Thromb. Haemostasis 55, 415–435 (1986)
356. A.C. Guyton, J.E. Hall: Human Physiology and Mechanisms of Disease,6th edn (Saunders, Philadelphia 1997)
357. G.J. Hademenos, T.F. Massoud: The Physics of Cerebrovascular Diseases (Springer/AIP, Berlin Heidelberg New York/New York, 1998)
358. F.R. Hallett, R.H. Stinson, P.A. Speight: Physics for the Biological Sciences: A Topical Approach to Biophysical Concepts (Methuen/Chapman & Hall, Toronto 1982)
359. J.G. Hay: The Biomechanics of Sports Techniques, 4th edn (Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ 1993)
360. R.K. Hobbie: Intermediate Physics for Medicine and Biology, 3rd edn (AIP, New York 1997)
361. J.D. Humphrey, S.L. Delange: An Introduction to Biomechanics: Solids and Fluids, Analysis and Design (Springer, Berlin Heidelberg New York 2004)
362. N.C. Korotkoff: On the subject of methods of determining blood pressure. Imperial Mil. Med. Acad. St. Petersburg 11, 365–367 (1905)
363. B.D. Ratner, A.S. Hoffman, F.J. Schoen, J.E. Lemons (eds.): Nanomedicine, Biomaterials Science: An Introduction to Materials in Medicine (Academic, San Diego 1996)
364. R.F. Schmidt, F. Lang, G. Thews: Physiologie des Menschen, 29th edn (Springer, Berlin Heidelberg New York 2005)

Глава 8

365. B.K. Ahlborn: Zoological Physics: Quantitative Models, Body Design, Actions and Physical Limitations in Animals (Springer, Berlin Heidelberg New York 2004)
366. H. Barcroft, A.C. Dornhorst: The blood flow through the human calf during rhythmic exercise. J. Physiol. 109, 402–411 (1949)
367. G.B. Benedek, F.M.H. Villars: Physics with Illustrative Examples from Medicine and Biology, Three volumes, 2nd edn (AIP/Springer, New York/Berlin Heidelberg New York 2000)
368. R.M. Berne, M.N. Levy: Cardiovascular Physiology, 8th edn (Mosby, St. Louis 2001)
369. B.H. Brown, R.H. Smallwood, D.C. Barber, P.V. Lawford, D.R. Hose: Medical Physics and Biomedical Engineering (Institute of Physics, Philadelphia 1999)
370. R. Burattini: Identification and physiological interpretation of aortic impedance modeling. In Modelling Methodology for Physiology and Medicine, E. Carson, C. Cobelli, eds. (Academic, San Diego 2001), Ch. 8, pp. 213–252
371. J.R. Cameron, J.G Skofronick, R. Grant: Physics of the Body, 2nd edn (Medical Physics, Madison, WI 1999)
372. C.G. Caro, T.J. Pedley, R.C. Schroter, W.A. Seed: The Mechanics of the Circulation (Oxford University Press, Oxford 1978)
373. E. Carson, C. Cobelli: Modelling Methodology for Physiology and Medicine (Academic, San Diego 2001)
374. Y.-B. Chen, R.R. Liberthson, M.D. Freed: Congenital heart disease. In Pathophysiology of Heart Disease: A Collaborative Project of Medical Students and Faculty, 3rd edn, L.S. Lilly, ed. (Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia 2003), Ch. 16, pp. 347–370
375. S. Chien: Shear dependence of effective cell volume as a determinant of blood viscosity. Science 168, 977–979 (1970)
376. U. Dinnar: Cardiovascular Fluid Dynamics (CRC, Boca Raton, FL 1981)
377. G.M. Drzewiecki: Modeling of noninvasive arterial blood pressure methods. In Analysis and Assessment of Cardiovascular Function, G. Drzewiecki, J.J.-K. Li, eds. (Springer, Berlin Heidelberg New York 1998), Ch. 13, pp. 203–221
378. G. Drzewiecki, J.J.-K. Li (eds.): Analysis and Assessment of Cardiovascular Function (Springer, Berlin Heidelberg New York 1998)
379. D. Dubin: Rapid Interpretation of EKG's, 6th edn (COVER, Tampa, FL 2000)
380. G.S.M. Dyer, M.A. Fifer: Heart failure. In Pathophysiology of Heart Disease: A Collaborative Project of Medical Students and Faculty, 3rd edn, L.S. Lilly, ed. (Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia 2003), Ch. 9, pp. 211–236
381. M.L. Foss, S.J. Keteyian: Fox's Physiological Basis for Exercise and Sport, 6th edn (McGraw-Hill, Boston 1998)
382. R.A. Freitas Jr.: Nanomedicine, Volume I: Basic Capabilities (Landes Bioscience, Austin 1999)
383. Y.C. Fung: Biodynamics: Circulation (Springer, Berlin Heidelberg New York 1984)
384. Y.C. Fung: Biomechanics: Motion, Flow, Stress, and Growth (Springer, Berlin Heidelberg New York 1990)
385. Y.C. Fung: Biomechanics: Circulation, 2nd edn (Springer, Berlin Heidelberg New York 1997)
386. M. Gertsch, The ECG: A Two-Step Approach to Diagnosis (Springer, Berlin Heidelberg New York 2004)

387. D.C. Giancoli: Physics: Principles with Applications, 4th edn (Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ 1995)
388. J.F. Green: Fundamental Cardiovascular and Pulmonary Physiology, 2nd edn (Lea & Febiger, Phildelphia, 1987)
389. A.C. Guyton, C.E. Jones, T.G. Coleman: Circulatory Physiology: Cardiac Output and its Regulation (Saunders, Philadelphia 1973)
390. A.C. Guyton, J.E. Hall: Human Physiology and Mechanisms of Disease, 6th edn (Saunders, Philadelphia 1997)
391. G.J. Hademenos, T.F. Massoud: The Physics of Cerebrovascular Diseases (Springer/AIP Berlin Heidelberg New York/ New York 1998)
392. G.J. Hademenos, T.F. Massoud, D.J. Valentino, G.R. Duckwiler, F. Vinuela: A mathematical model for the development and rupture of intracranial saccular aneurysms based on a biomathematical model. Neurol. Res. 16, 376–384 (1994)
393. G.J. Hademenos: The physics of cerebral aneurysms. Phys. Today 48, 24–30 (1995)
394. F.C. Hoppensteadt, C.S. Peskin: Modeling and Simulation in Medicine and the Life Sciences, 2nd edn (Springer, Berlin Heidelberg New York 2002) (First Edition from 1992 was called Mathematics in Medicine and the Life Sciences)
395. J.D. Humphrey: Cardiovascular Solid Mechanics: Cells, Tissues, and Organs (Springer, Berlin Heidelberg New York 2002)
396. J.D. Humphrey, S.L. Delange: An Introduction to Biomechanics: Solids and Fluids, Analysis and Design (Springer, Berlin Heidelberg New York 2004)
397. T. Karino, M. Motomiya, H.L. Goldsmith: Flow patterns in model and natural vessels. In Biological and Synthetic Vascular Prostheses,J.C.Stanley,ed. Annals of the New York Academy of Science (Grune & Stratton, New York 1982)
398. T. Karino, H.L. Goldsmith, M. Motomiya, S. Mabuchi, Y. Sohara: Flow patterns in vessels of simple and complex geometries. In Blood in Contact with Natural and Artifical Surfaces, E.F. Leonard, V.T. Turrito, L. Vroman, eds. Annals of the New York Academy of Science, Vol. 516, pp. 422–441 (1987)
399. H.L. Klawans: Toscanini's Fumble and Other Tales of Clinical Neurology (Contemporary Books, Chicago 1988)
400. J.M. Kotchen, H.E. McKean, T.A. Kotchen: Blood pressure trends with aging. Hypertension 4, Suppl. 3, 111–129 (1982)
401. L.S. Lilly: The electrocardiogram. In Pathophysiology of Heart Disease: A Collaborative Project of Medical Students and Faculty, 3rd edn, L.S. Lilly, ed. (Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia 2003), Ch. 4, pp. 75–110
402. L.S. Lilly (ed.): Pathophysiology of Heart Disease: A Collaborative Project of Medical Students and Faculty, 3rd edn (Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia 2003)
403. R. Malholtra, G.H. Williams, L.S. Lilly: Hypertension. In Pathophysiology of Heart Disease: A Collaborative Project of Medical Students and Faculty, 3rd edn, L.S. Lilly, ed. (Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia 2003), Ch. 13, pp. 289–310
404. J. Malmivuo, R. Plonsey: Bioelectromagnetism (Oxford University Press, New York 1995)
405. P. Maróti, L. Berkes, F.Tölgyesi: Biophysics Problems: A Textbook with Answers (Akadémiai Kiadó, Budapest 1998)
406. H.J. Metcalf: Topics in Classical Biophysics (Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ 1980)
407. C.J. Mills, I.T. Gabe, J.H. Gault, D.T. Mason, J. Ross Jr., E. Braunwald, J.P. Shillingford: Pressure-flow relationships and vascular impedance in man. Cardiovasc. Res. 4, 405–417 (1970)
408. K.L. Moore, A.M.R. Agur: Essential Clinical Anatomy, 2nd edn (Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia 2002)
409. M. Motomiya, T. Karino: Flow patterns in the human carotid artery bifurcation. Stroke 15, 50–56 (1984)
410. H.D. Patton, A.F. Fuchs, B. Hille, A.M. Scher, R. Steiner (eds.): In Textbook of Physiology, 21st edn (Saunders, Philadelphia 1989)
411. R.M. Ross, A.S. Jackson: Exercise Concepts, Calculations, and Computer Applications (Benchmark, Carmel, IN 1990)
412. R. Rushmer: Cardiovascular Dynamics (Saunder, Philadelphia 1970), p. 196
413. K. Sagawa: Analysis of the CNS ischemic feed back regulation of the circulation. In Physical Bases of Circulatory Transport: Regulation and Exchange, E.B. Reeve, A.C. Guyton, eds. (Saunders, Philadelphia 1967)
414. A.M. Scher: Cardiovascular control. In Textbook of Physiology, 21st edn, H.D. Patton, A.F. Fuchs, B. Hille, A.M. Scher, R. Steiner, eds. (Saunders, Philadelphia 1989), Ch. 40, pp. 834–847
415. A.M. Scher: Cardiovascular control. In Textbook of Physiology, 21st edn, H.D. Patton, A.F. Fuchs, B. Hille, A.M. Scher, R. Steiner, eds. (Saunders, Philadelphia 1989), Ch. 51, pp. 972–990
416. T.H. Schiebler: Anatomie, 9th edn (Springer, Berlin Heidelberg New York 2005)
417. A. Stalheim-Smith, G.K. Fitch: Understanding Human Anatomy and Physiology (West, St. Paul, MN 1993)
418. B.N. Tillmann: Atlas der Anatomie des Menschen, (Springer, Berlin Heidelberg New York 2005)
419. J.B. West: Respiratory Physiology: The Essentials, 7th edn (Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia 2005)

Глава 9

420. G.B. Benedek, F.M.H. Villars: Physics with Illustrative Examples from Medicine and Biology, Three volumes, 2nd edn (AIP/Springer, New York/Berlin Heidelberg New York 2000)
421. W.A. Briscoe, A.B. DuBois: The relationship between airway resistance, airway conductance and lung volume in subjects of different age and body size. J. Clin. Invest. 37, 1279–1285 (1958)
422. J.R. Cameron, J.G Skofronick, R. Grant: Physics of the Body, 2nd edn (Medical Physics, Madison, WI 1999)

423. H.K. Chang, M. Paiva (eds.): Respiratory Physiology: An Analytical Approach, Lung Biology in Health and Disease, Vol. 40, C. Lenfant, exec. ed. (Dekker, New York 1989)
424. R.G. Crystal, J.B. West, P.J. Barnes, E.R. Weibel (eds.): The Lung: Scientific Foundations, 2nd edn (Lippincott-Raven, New York 1997)
425. M.L. Foss, S.J. Keteyian: Fox's Physiological Basis for Exercise and Sport, 6th edn (McGraw-Hill, Boston 1998)
426. R.A. Freitas Jr.: Nanomedicine, Volume I: Basic Capabilities (Landes Bioscience, Austin 1999)
427. Y.C. Fung: Biodynamics: Circulation (Springer, Berlin Heidelberg New York 1984)
428. Y.C. Fung: Biomechanics: Circulation, 2nd edn (Springer, Berlin Heidelberg New York 1997)
429. J.F. Green: Fundamental Cardiovascular and Pulmonary Physiology, 2nd edn (Lea & Febiger, Phildelphia, 1987)
430. J. Hildebrandt: Structural and mechanical aspects of respiration. In Textbook of Physiology, 21st edn, H.D. Patton, A.F. Fuchs, B. Hille, A.M. Scher, R. Steiner, eds. (Saunders, Philadelphia 1989), Ch. 52, pp. 991–1011
431. J. Milic-Emili, E. D'Angelo: Work of breathing. In The Lung: Scientific Foundations, 2nd edn, R.G. Crystal, J.B. West, P.J. Barnes, E.R. Weibel, eds. (Lippincott-Raven, New York 1997), Ch. 105, pp. 1437–1446
432. G. Nucci, C. Cobelli: Mathematical models of respiratory mechanics. In Modelling Methodology for Physiology and Medicine, E. Carson, C. Cobelli, eds. (Academic, San Diego, 2001), Ch. 10, pp. 279–304
433. T.J. Pedley, R.C. Schroter, M.F. Sudlow: The prediction of pressure drop and variation of resistance within the human bronchial airways. Respir. Physiol. 9, 387–405 (1970)
434. T.J. Pedley, R.D. Kamm: Dynamics of gas-flow and pressure-flow relationships. In The Lung: Scientific Foundations, 2nd edn, R.G. Crystal, J.B. West, P.J. Barnes, E.R. Weibel, eds. (Lippincott-Raven, New York 1997), Ch. 99, pp. 1365–1381
435. S.E. Rees, S. Kjaergaard, S. Andreassen: Mathematical modelling of pulmonary gas exchange. In Modelling Methodology for Physiology and Medicine, E. Carson, C. Cobelli, eds. (Academic, San Diego, 2001), Ch. 9, pp. 253–278
436. T.H. Schiebler: Anatomie, 9th edn (Springer, Berlin Heidelberg New York 2005)
437. R.F. Schmidt, F. Lang, G. Thews: Physiologie des Menschen, 29th edn (Springer, Berlin Heidelberg New York 2005)
438. S. Singhal, R. Henderson, K. Horsfield, K. Harding, G. Cumming: Morphometry of the human pulmonary arterial tree. Circ. Res. 33, 190–197 (1973)
439. A. Stalheim-Smith, G.K. Fitch: Understanding Human Anatomy and Physiology (West, St. Paul, MN 1993)
440. E.R. Weibel: Morphometry of the Human Lung (Academic, New York, 1963)
441. E.R. Weibel: Lung morphometry and models in respiratory physiology. In Respiratory Physiology: An Analytical Approach, Lung Biology in Health and Disease, H.K. Chang, M. Paiva, eds., C. Lenfant, exec. ed. (Dekker, New York 1989), Vol. 40, Ch. 1, pp. 1–56
442. E.R. Weibel: Design of airways and blood vessels considered as branching tress. In The Lung: Scientific Foundations, 2nd edn, R.G. Crystal, J.B. West, P.J. Barnes, E.R. Weibel, eds. (Lippincott-Raven, New York 1997), Ch. 74, pp. 1061–1071
443. J.B. West: Respiratory Physiology: The Essentials, 7th edn (Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia 2005)
444. J.B. West: Respiratory Pathophysiology: The Essentials, 6th edn (Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia 2003)
445. J.H. Wilmore, D.L. Costill: Physiology of Sport and Exercise, 3rd edn (Human Kinetics, Champaign, IL 2004)

Глава 10

446. B.K. Ahlborn: Zoological Physics: Quantitative Models, Body Design, Actions and Physical Limitations in Animals (Springer, Berlin Heidelberg New York 2004)
447. R. McNeill Alexander: The Human Machine (Columbia University Press, New York 1992)
448. J.B. Allen, S.T. Neely: Micromechanical models of the cochlea. Phys. Today 40–47 (July 1992)
449. C. Avendano, L. Deng, H. Hermansky, B. Gold: The analysis and representation of speech. In Speech Processing in the Auditory System, S. Greenberg, W.A. Ainsworth, A.N. Popper, R.R. Fay, eds. (Springer, Berlin Heidelberg New York 2004), Ch. 2, pp. 63–100
450. P. Avery, S. Ehrlich: Teaching American English Pronounicaiton (Oxford University Press, New York 1992)
451. M.J. Ball, J. Rahilly: Phonetics: The Science of Speech (Arnold, London 1999)
452. G. Bekesy: Zur Theorie des Horens bei der Schallauftiahme durch Knochenleitung. Ann. Phys. 13, 111–136 (1932)
453. G. von Békésy: Experiments in Hearing (McGraw-Hill, New York 1960)
454. Bell Labs. Record 12(6), 314 (1934)
455. J.R. Cameron, J.G Skofronick, R. Grant: Physics of the Body, 2nd edn (Medical Physics, Madison, WI 1999)
456. G. Clark: Cochlear Implants: Fundamentals and Applications (Springer, Berlin Heidelberg New York 2003)
457. E.A. Culler, J.D. Coakley, K. Lowy, N. Gross: A revised frequency-map of the guinea-pig cochlea. Am. J. Psychol. 56, 475–500 (1943)
458. J.T. Cushing: The spring-mass system revisited. Am. J. Phys. 52, 925–933 (1984)
459. P. Dallos, A.N. Popper, R.R. Fay (eds.): The Cochlea (Springer, Berlin Heidelberg New York 1996)
460. R. Daniloff, G. Schuckers, L. Feth: The Physiology of Speech and Hearing: An Introduction (Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ 1980)

461. P.B. Denes, E.N. Pinson: The Speech Chain: The Physics and Biology of Spoken Language, 2nd edn (W.H. Freeman and Co., NY 1993)
462. R.L. Diehl, B. Lindblom: Explaining the structure of feature and phoneme inventories: the role of auditory distinctiveness. In Speech Processing in the Auditory System, S. Greenberg, W.A. Ainsworth, A.N. Popper, R.R. Fay, eds. (Springer, Berlin Heidelberg New York 2004), Ch. 3, pp. 101–162
463. G.L. Fain: Sensory Transduction (Sinauer, Sunderland, MA 2003)
464. G. Fant: Acoustic Theory of Speech Production (Mouton, The Hague 1970)
465. R. Fettiplace, C.M. Hackney: The sensory and motor roles of auditory hair cells. Nat. Rev. Neurosci. 7, 19–29 (2006)
466. N.H. Fletcher: Acoustic Systems in Biology (Oxford University Press, New York 1992)
467. R.A. Freitas Jr.: Nanomedicine, Volume I: Basic Capabilities (Landes Bioscience, Austin 1999)
468. B.O. French: Appraisal of Apollo launch noise. Aerospace Med. 38, 719–722 (1967)
469. S.A. Gelfand: Hearing: An Introduction to Psychological and Physiological Acoustics (Dekker, New York 1981)
470. S.A. Gelfand: Essentials of Audiology, 2nd edn (Thieme, New York 2001)
471. D.C. Giancoli: Physics, 4th edn (Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ 1995)
472. E.B. Goldstein: Sensation and Perception, 4th edn (Brooks/Cole, Pacific Grove 1996)
473. D.M. Green: An Introduction to Hearing (Lawrence Erlbaum, Hillsdale, NJ 1976)
474. S. Greenberg, W.A. Ainsworth, A.N. Popper, R.R. Fay (eds.): Speech Processing in the Auditory System (Springer, Berlin Heidelberg New York 2004)
475. J. Gruber: Basic multifrequency tympanometry: the physical background, www.lymenet.de/symptoms/tympanom/basictym.htm
476. A.C. Guyton, J.E. Hall: Human Physiology and Mechanisms of Disease, 6th edn (Saunders, Philadelphia 1997)
477. C.M. Hackney, D.H. Furness: Mechanotransduction in vertebrate hair cells: structure and function of the stereociliary bundle. Am. J. Physiol. Cell. Physiol. 268, 1–13 (1995)
478. W.M. Hartmann: Signals, Sound, and Sensation (Springer, Berlin Heidelberg New York 1998)
479. H.L. Hawkins, T.A. McMullen, A.N. Popper, R.R. Fay (eds.): Auditory Computation (Springer, Berlin Heidelberg New York 1996)
480. D.C. Hodge, G.R. Garinther: Noise and blast. In Bioastronautics Data Book, J.F. Parker Jr., V.R. West, eds. (NASA, Washington, DC 1973), Ch. 15, pp. 693–750
481. International Standards Organization (ISO): Recommendation 226: Normal Equal Loundness Contours for Pure Tones and Normal Thresholds of Hearing Under Free-Field Listening Conditions (ISO, Geneva 1961)
482. J.F. Kennedy Space Center. Results of AS-503 facilities and environmental measurements, Vol. 1. Technical Report 927, January 1969
483. C.P. Lebo, R.C. Reddell: The presbycusis component in occupational hearing loss. Laryngoscope 82, 1399–1409 (1972)
484. L.S. Lilly: Heart sounds and murmurs. In Pathophysiology of Heart Disease: A Collaborative Project of Medical Students and Faculty, 3rd edn, L.S. Lilly, ed. (Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia 2003), Ch. 2, pp. 29–43
485. R.G. Loudon, R.L.H. Murphy: Lung sounds. In The Lung: Scientific Foundations, 2nd edn, R.G. Crystal, J.B. West, P.J. Barnes, E.R, Weibel, eds. (Lippincott-Raven, New York 1997), Ch. 100, pp. 1383–1391
486. T.J. Lynch III, V. Nedzelnitsky, W.T. Peake: Input impedance of the cochlea in cat. J. Acoust. Soc. Am. 72, 108–130 (1982)
487. E.B. Magid, R.R. Coermann, G. H. Ziegenruecker: Human tolerance to whole body sinusoidal vibration. Aerospace Med. 31, 921 (1960)
488. R.H. Margolis, L.L. Hunter: Acoustic immittance measurements. In Audiology: Diagnosis, R.J. Roeser, M. Valente, H. Hosford-Dunn, eds. (Thieme, New York, 2000), Ch. 17, pp. 381–423
489. W.N. McDicken: Diagnostic Ultrasonics: Principles and Use of Instruments, 3rd edn (Churchill Livingstone, Edinburgh 1991)
490. H.J. Metcalf: Topics in Classical Biophysics (Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ 1980)
491. H.F. Olson: Acoustical Engineering (Van Nostrand, Princeton 1957)
492. H.F. Olson: Music, Physics, and Engineering, 2nd edn (Dover, New York 1967)
493. G.E. Peterson, H.L. Barney: Control methods used in a study of vowels. J. Acoust. Soc. Am. 24, 175–184 (1952)
494. D.W. Robinson, R.S. Dadson: A re-determination of the equal loudness relations for pure waves. Br. J. Appl. Phys. 7, 166–181 (1956)
495. D.W. Robinson, G.J. Sutton: Age effect in hearing: a comparative analysis of threshold data. Audiology 18, 320–334 (1979)
496. R.J. Roeser, M. Valente, H. Hosford-Dunn (eds.): Audiology: Diagnosis (Thieme, New York 2000)
497. R.F. Schmidt, F. Lang, G. Thews: Physiologie des Menschen, 29th edn (Springer, Berlin Heidelberg New York 2005)
498. E.D. Schubert: Hearing: Its Function and Dysfunction (Springer, Berlin Heidelberg New York 1980)
499. H. Spoendlin: The afferent innervation of the cochlea. In Electrical Activity of the Auditory Nervous System, R.F. Naunton, C. Fernandez, eds. (Academic, London, 1978), pp. 21–41
500. A. Spoor: Presbycusis values in relation to noise-induced hearing loss. Int. Audiol. 6, 48–57 (1967)

501. K.N. Stevens: Acoustic Phonetics (MIT, Cambridge, MA 1998)
502. S.S. Stevens, H. Davis: Hearing: Its Psychology and Physiology (Wiley, New York 1938), Reprinted by the Acoustical Society of America (1983)
503. S.S. Stevens, J. Volkman: The relation of pitch to frequency. Am. J. Psych. 53, 329–353 (1940)
504. I.R. Titze: Principles of Voice Production (Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ 1994)
505. J. Tonndorf, S.M. Khanna: The role of the tympanic membrane in middle ear transmission. Ann. Otol. Rhinol. Laryngol. 79, 743–753 (1970)
506. S. Webb (ed.): The Physics of Medical Imaging (Adam Hilger, Bristol 1988)
507. D.A. Winter: Biomechanics and Motor Control of Human Movement, 3rd edn (Wiley, New York 2005)
508. A.B. Wolbarst: The Physics of Radiology, (Appleton & Lange, Norwalk, CT 1993)
509. W.A. Yost: Fundamentals of Hearing: An Introduction, 3rd edn (Academic, San Diego 1994)
510. E. Zwicker, H. Fastl: Psychoacoustics: Facts and Models (Springer, Berlin Heidelberg New York 1990)

Глава 11

511. M. Bass (ed.): Handbook of Optics, Volume III: Classical Optics, Vision, X-Ray Optics, 2nd edn (McGraw-Hill, New York 2001)
512. R.E. Bedford, G. Wyszecki: Axial chromatic aberration of the human eye. J. Opt. Soc. Am. 47, 564–565 (1957)
513. A.G. Bennett, R.B. Rabbetts: Clinical Visual Optics, 2nd edn (Butterworth, London 1989)
514. E.A. Boettner, J.R. Wolter: Transmission of the ocular media, Invest. Ophthalmol. Vis. Sci. 1, 776–783 (1962)
515. P.K. Brown, G. Wald: Visual pigments in single rods and cones of the human retina. Science 144, 45–51 (1964)
516. P. Buser, M. Imbert, translated by R.H. Kay: Vision (MIT, Cambridge, MA 1992)
517. F.W. Campbell, R.W. Gubisch: Optical quality of the human eye. J. Physiol. 186, 558–578 (1966)
518. W.N. Charman: Optics of the eye. In Handbook of Optics, Volume I: Fundamentals, Techniques and Design, 2nd edn, M. Bass, ed. (McGraw-Hill, New York, 1995), Ch. 24
519. H.H. Emsley: Visual Optics (Hatton, London 1936)
520. G.L. Fain: Sensory Transduction (Sinauer, Sunderland, MA 2003)
521. R.F. Fisher: Presbyopia and the changes with age in the human crystalline lens. J Physiol. 228, 765–779 (1973)
522. B. Fortner, T.E. Meyer: Number by Colors: A Guide to Using Color to Understand Technical Data (Springer/TELOS, Berlin Heidelberg New York/New York 1997)
523. E.B. Goldstein: Sensation and Perception, 4th edn (Brooks/Cole, Pacific Grove 1996)
524. P.R. Greene: Mechanical considerations in myopia. In Refractive Anomalies: Research and Clinical Applications, T. Grosvenor, M.C. Flom, eds. (Butterworth-Heinemann, Boston 1991), pp. 287–300
525. A. Gullstrand: The optical system of the eye. In Physiological Optics, H.von Helmholtz, ed. Vol. 1, pp. 350–358 (1909) Appendix II.3. English tranlsation: J.P.C. Southall, ed. (Optical Society of America, New York). Reprinted (Dover, 1962)
526. A.C. Guyton, J.E. Hall: Human Physiology and Mechanisms of Disease, 6th edn (Saunders, Philadelphia 1997)
527. W.M. Hart Jr. (ed.): Adler's Physiology of the Eye: Clincal Application, 9th edn (Mosby, St. Louis 1992)
528. J. Hartstein: Questions and Answers on Contact Lens Practice, 2nd edn (Mosby, St. Louis 1973)
529. E. Hecht: Optics, 4th edn (Addison Wesley, Reading, MA 2001)
530. D.H. Hubel: Eye, Brain, and Vision (Scientific American Library, New York 1987)
531. D.H. Hubel: Exploration of the primary visual cortex, 1955–78 (Nobel Lecture). Nature 299, 515–524 (1982)
532. D.H. Hubel, T.N. Wiesel: Brain mechanisms of vision. Sci. Am. 241, 130 (1979)
533. D.B. Judd, G. Wyszecki: Color in Business, Science, and Industry, 3rd edn (Wiley, New York, 1975)
534. M.V. Klein, T.E. Furtak: Optics, 2nd edn (Wiley, New York 1986)
535. Y. Le Grand, S.G. El Hage: Physiological Optics (Springer, Berlin Heidelberg New York 1980)
536. E.R. Lewis, Y.Y. Zeevi, F.S. Werblin: Scanning electron microscopy of vertebrate visual receptors. Brain Res. 15, 559–562 (1969)
537. A. Lewis, L.V. Del Priore: The biophysics of visual photoreception. Phys. Today, 38–46 (January 1988)
538. W.F. Long, R. Garzia, J.L. Weaver: Assessment of refraction and refractive errors. In Handbook of Optics, Volume III: Classical Optics, Vision, X-Ray Optics, 2nd edn, M. Bass, ed. (McGraw-Hill, New York, 2001), Ch. 11
539. I.A. Mackie: Medical Contact Lens Practice: A Systematic Approach (Butterworth Heinemann, Oxford 1993)
540. W.B. Marks, W.H. Dobelle, E.F. MacNichol Jr.: Visual pigments of single primate cones. Science 143, 1181–1183 (1964)
541. M.J. Mannis, K. Zadnik, C. Coral-Ghanem, N. Kara-Jose: Contact Lenses in Ophthalmic Practice (Springer, Berlin Heidelberg New York 2004)
542. J.T. McIlwain: An Introduction to the Biology of Vision (Cambridge University Press, Cambridge 1996)
543. D.D. Michaels: Visual Optics and Refraction: A Clinical Approach, 3rd edn (Mosby, St. Louis 1985)
544. P. Mouroulis, J. Macdonald: Geometrical Optics and Optical Design (Oxford, New York 1997)
545. National Eye Institute, National Institutes of Health. http://www.nei.nih.gov/ photo/charts/index.asp
546. Y. Ohno: Radiometry and photometry review for vision optics. In Handbook of Optics, Volume III: Classical Optics, Vision, X-Ray Optics, 2nd edn, M. Bass, ed. (McGraw-Hill, New York, 2001), Ch. 14

547. N. Ohta, A.R. Robertson: Colorimetery: Fundamentals and Applications (Wiley, New York 2005)
548. J.M. Palmer: Radiometry and photometry: units and conversions. In Handbook of Optics, Volume III: Classical Optics, Vision, X-Ray Optics, 2nd edn, M. Bass, ed. (McGraw-Hill, New York, 2001), Ch. 7
549. M.S. Rea (ed.): The IESNA Lighting Handbook, 9th edn (Illuminating Engnieering Society of North America, New York 2000)
550. P. Riordan-Eva, J.P. Whitcher: Vaughan and Asbury's General Ophthalmology, 16th edn (Lange Medical Books/ McGraw-Hill, New York 2004)
551. R.F. Schmidt, F. Lang, G. Thews: Physiologie des Menschen, 29th edn (Springer, Berlin Heidelberg New York 2005)
552. S.H. Schwartz: Visual Perception: A Clinical Orientation, 2nd edn (Appleton and Lange, Stamford, CT 1999)
553. S.H. Schwartz: Geometrical and Visual Optics: A Clinical Introduction (McGraw-Hill, New York 2002)
554. D.H. Sliney, Ocular radiation hazards. In Handbook of Optics, Volume III: Classical Optics, Vision, X-Ray Optics, 2nd edn, M. Bass, ed. (McGraw-Hill, New York 2001), Ch. 15
555. W.J. Smith: Modern Optical Engineering: The Design of Optical Systems,2nd edn (McGraw-Hill, New York 1990)
556. H.A. Stein, B.J. Slatt, R.M. Stein, M.I. Freeman: Fitting Guide for Rigid and Soft Contact Lenses: A Practical Approach, 4th edn (Mosby, St. Louis 2002)
557. L.N. Thibos, Y. Ming, Z. Xiaoxiao, A. Bradley: The chromatic eye: a new reduced-eye model of ocular chromatic aberration in humans. Appl. Opt. 31, 3594–3600 (1992)
558. B.N. Tillmann: Atlas der Anatomie des Menschen (Springer, Berlin Heidelberg New York 2005)
559. D. Vaughan, T. Asbury: General Ophthalmology, 10th edn (Lange Medical, Los Altos, CA 1983)
560. B.A. Wandell: Foundations of Vision, (Sinauer, Sunderland, MA 1995)
561. G. Westheimer: The eye as an optical instrument. In Handbook of Perception, J. Thomas et al., eds. (Wiley, New York 1986), pp. 4.1–4.20
562. T.N. Wiesel: Postnatal development of the visual cortex and the influence of environment (Nobel Lecture). Nature 299, 583–591 (1982)
563. D.R. Williams, D.H. Brainard, M.J. MacMahon, R. Navarro: Double-pass and interferometric measures of the optical quality of the eye. J. Opt. Soc. Am. A 11, 3123–3135 (1994)
564. G. Wyszecki, W.S. Stiles: Color Science: Concepts and Methods, Quantitative Data and Formulae, 2nd edn (Wiley, New York 1982)

Глава 12

565. B.K. Ahlborn: Zoological Physics: Quantitative Models, Body Design, Actions and Physical Limitations in Animals (Springer, Berlin Heidelberg New York 2004)
566. G.B. Benedek, F.M.H. Villars: Physics with Illustrative Examples from Medicine and Biology, Three volumes, 2nd edn (AIP/Springer, New York/Berlin Heidelberg New York 2000)
567. B.H. Brown, R.H. Smallwood, D.C. Barber, P.V. Lawford, D.R. Hose: Medical Physics and Biomedical Engineering (Institute of Physics, Philadelphia 1999)
568. J.R. Cameron, J.G. Skofronick, R. Grant: Physics of the Body, 2nd edn (Medical Physics, Madison, WI 1999)
569. R.M.J. Cotterill: Biophysics: An Introduction (Wiley, New York 2002)
570. P. Davidovits: Physics in Biology and Medicine, 2nd edn (Elsevier/Academic, San Diego 2001)
571. T.A. Delcha: Physics in Medical Diagnosis (Chapman & Hall, New York 1997)
572. D. Dubin: Rapid Interpretation of EKG's, 6th edn (COVER, Tampa, FL 2000)
573. F.A. Duck: Physical Properties of Tissue: A Comprehensive Reference Book (Academic, London 1990)
574. G.L. Fain: Sensory Transduction (Sinauer, Sunderland, MA, 2003)
575. M.L. Foss, S.J. Keteyian: Fox's Physiological Basis for Exercise and Sport, 6th edn (McGraw-Hill, Boston 1998)
576. R.A. Freitas Jr.: Nanomedicine, Volume I: Basic Capabilities (Landes Bioscience, Austin 1999)
577. M. Gertsch: The ECG: A Two-Step Approach to Diagnosis (Springer, Berlin Heidelberg New York 2004)
578. N. Gimbel, C. Fox: "Killing Me Softly (With His Song)", written by Norman Gimbel and Charles Fox, published by Fox-Gimbel (BMI) and Rodali Music (BMI)
579. S. Grimnes, Ø.G. Martinsen: Bioimpedance and Bioelectricity Basics (Academic, San Diego, 2000)
580. A.C. Guyton, J.E. Hall: Human Physiology and Mechanisms of Disease, 6th edn (Saunders, Philadelphia 1997)
581. R.K. Hobbie: Intermediate Physics for Medicine and Biology, 3rd edn (AIP, New York 1997)
582. F.C. Hoppensteadt, C.S. Peskin: Modeling and Simulation in Medicine and the Life Sciences, 2nd edn (Springer, Berlin Heidelberg New York 2002) (First Edition from 1992 was called Mathematics in Medicine and the Life Sciences)
583. A.J. Hudspeth, D.P. Corey: Sensitivity, polarity, and conductance change in the response of vertebrate hair cells to controlled mechanical stimuli. Proc. Natl Acad. Sci. USA 74, 2407–2411 (1977)
584. L.S. Lilly: The Electrocardiogram. In Pathophysiology of Heart Disease: A Collaborative Project of Medical Students and Faculty, 3rd edn, L.S. Lilly, ed. (Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia 2003), Ch. 4, pp. 75–110
585. R. Malhotra, E.R. Edelman, L.S. Lilly: Basic cardiac structure and function. In Pathophysiology of Heart Disease: A Collaborative Project of Medical Students and Faculty, 3rd edn, L.S. Lilly, ed. (Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia 2003), Ch. 1, pp. 1–27

586. J. Malmivuo, R. Plonsey: Bioelectromagnetism (Oxford University Press, New York 1995)
587. H.J. Metcalf: Topics in Classical Biophysics (Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ 1980)
588. K.L. Moore, A.M.R. Agur: Essential Clinical Anatomy, 3rd edn (Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia 2007)
589. W. Rall: Cable theory for dendritic neurons. In Methods in Neuronal Modeling: From Synapses to Networks, C. Koch, I. Segev, ed. (MIT, Cambridge, MA 1989), Ch. 2, pp. 9–62
590. R.M. Ross, A.S. Jackson: Exercise Concepts, Calculations, and Computer Applications, (Benchmark, Carmel, IN, 1990)
591. A.M. Scher: The electrocardiogram. In Textbook of Physiology, 21st edn, H.D. Patton, A.F. Fuchs, B. Hille, A.M. Scher, R. Steiner, ed. (Saunders, Philadelphia 1989), Ch. 38, pp. 796–819
592. T.H. Schiebler: Anatomie, 9th edn (Springer, Berlin Heidelberg New York 2005)
593. R.F. Schmidt, F. Lang, G. Thews: Physiologie des Menschen, 29th edn (Springer, Berlin Heidelberg New York 2005)
594. A. Stalheim-Smith, G.K. Fitch: Understanding Human Anatomy and Physiology (West, St. Paul, MN 1993)
595. Thomas Jefferson National Accelerator Facility (U.S.), Jefferson Lab Environment, Safety, Health, and Quality Manual, http://www.jlab.org/ehs/ manual/EHSbook-429.html
596. J.A. Tuszynski, J.M. Dixon: Biomedical Applications of Introductory Physics (Wiley, New York 2002)
597. J.B. West (ed.): Best and Taylor's Physiological Basis of Medical Practice, 12th edn (Williams & Wilkins, Baltimore 1991)

Глава 13

598. G.B. Benedek, F.M.H. Villars: Physics with Illustrative Examples from Medicine and Biology, Three volumes, 2nd edn (AIP/Springer, New York/Berlin Heidelberg New York 2000)
599. T.H. Benzinger: Heat regulation: homeostasis of central temperature in man. Physiol. Rev. 49, 671–759 (1969)
600. P.J. Berenson, W.G. Robertson: Temperature. In Bioastronautics Data Book, J.F. Parker Jr., V.R. West, eds. (NASA, Washington, DC 1973), Ch. 3, pp. 65–148
601. M.L. Foss, S.J. Keteyian: Fox's Physiological Basis for Exercise and Sport, 6th edn (McGraw-Hill, Boston 1998)
602. R.K. Hobbie: Intermediate Physics for Medicine and Biology,3rd edn (AIP, New York 1997)
603. J. Keener, J. Sneyd: Mathematical Physiology (Springer, Berlin Heidelberg New York 1998)
604. M.C.K. Khoo: Physiological Control Systems: Analysis, Simulation, and Estimation (IEEE, Piscataway, NJ 2000)
605. H.J. Metcalf: Topics in Classical Biophysics (Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ 1980)
606. A.M. Scher: Cardiovascular control. In Textbook of Physiology, 21st edn, H.D. Patton, A.F. Fuchs, B. Hille, A.M. Scher, R. Steiner, ed. (Saunders, Philadelphia 1989), Ch. 51, pp. 972–990
607. A. Stalheim-Smith, G.K. Fitch: Understanding Human Anatomy and Physiology (West, St. Paul, MN 1993)
608. J.H. Wilmore, D.L. Costill: Physiology of Sport and Exercise, 3rd edn(Human Kinetics, Champaign, IL 2004)
609. H.F. Olson: Acoustical Engineering (Van Nostrand, Princeton 1957)

Приложение D

610. H.F. Olson: Music, Physics, and Engineering, 2nd edn (Dover, New York 1967)

Приложение D

611. R.M.J. Cotterill: Biophysics: An Introduction (Wiley, New York 2002)
612. M. Daune: Molecular Biophysics: Structures in Motion (Oxford University Press, Oxford 1999)
613. R. Glaser: Biophysics (Springer, Berlin Heidelberg New York 2000)
614. F.R. Hallett, R.H. Stinson, P.A. Speight: Physics for the Biological Sciences: A Topical Approach to Biophysical Concepts (Methuen/Chapman & Hall, Toronto 1982)
615. P. Maróti, L. Berkes, F.Tölgyesi: Biophysics Problems: A Textbook with Answers (Akadémiai Kiadó, Budapest 1998)
616. H.J. Metcalf: Topics in Classical Biophysics (Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ 1980)
617. P. Nelson: Biological Physics: Energy, Information, Life (Freeman, New York 2003)
618. B. Nolting: Methods in Modern Biophysics (Springer, Berlin Heidelberg New York 2003)
619. R.B. Setlow, E.C. Pollard, Molecular Biophysics (Addison-Wesley, Reading, MA 1962)
620. M.P. Sheetz (ed.): Laser Tweezers in Cell Biology, Methods in Cell Biology, Vol. 55 (Academic, San Diego 1998)
621. R. Phillips, S.R. Quake: The biological frontier of physics. Phys. Today 59(5), 38–43 (2006)
622. R.E. Goldstein, P.C. Nelson, T.R. Powers: Teaching biological physics. Phys. Today 58(3), 46–51 (2005)

990

Научное издание

Заявки на книги присылайте по адресам:
zakaz@id-intellect.ru
solo@id-intellect.ru
id-intellect@mail.ru

тел. (495) 579-96-45
факс (495) 579-96-70

В заявке обязательно указывайте
свои реквизиты (для организаций) и почтовый адрес!

Подробная информация о книгах на сайте
http://www.id-intellect.ru

Ирвинг П. Герман

ФИЗИКА ОРГАНИЗМА ЧЕЛОВЕКА

Компьютерная верстка – Т.В. Андреева
Художник – С.Ю. Биричев
Ответственный за выпуск – Л.Ф. Соловейчик

Формат 70x100/16. Печать офсетная.
Гарнитура Ньютон.
Печ. 62 л. Основной тираж 400 экз.
Доп. тираж 600 экз. Зак. № 1608
Бумага офсетная №1, плотность 65 г/м^2

Издательский Дом «Интеллект»
141700, Московская обл., г. Долгопрудный,
Промышленный пр-д, д. 14,
тел. (495) 617-41-85

Отпечатано в ООО «Чебоксарская типография №1»
428019, г. Чебоксары, пр-т И. Яковлева, д. 15

Научно-исследовательская лаборатория
«Информационные технологии в спорте»
www.prosportlab.ru

Основной целью лаборатории является проведение фундаментальных и прикладных научных исследований в области биологической кибернетики, физической культуры и спорта.

Сотрудниками являются ведущие специалисты в области биомеханики, антропологии, физиологии, теории спорта и оздоровительной физической культуры, спортивной адаптологии. Специалисты лаборатории ведут активную деятельность, уделяя особое внимание практическому применению новейших научных достижений, обладая более чем 25-летним опытом успешного применения разработанных технологий в подготовке российских и зарубежных спортсменов, олимпийских и клубных команд по футболу, хоккею, дзюдо, самбо, борьбе, конькобежному спорту, современному пятиборью, лыжным гонкам, горнолыжному спорту, плаванию, спортивному ориентированию, легкой атлетике и другим видам спорта. Большое внимание уделяется внедрению новейших технологий в области здоровья человека.

В лаборатории разрабатываются математические модели основных систем организма человека, решаются практические задачи спортивной и оздоровительной тренировки на основе компьютерных математических моделей адаптационных процессов. Математические модели виртуальных спортсменов дают возможность проверки эффективности планов физической и технической подготовки спортсменов, разработки с их помощью наиболее рациональных вариантов построения тренировочного процесса.

В профессиональном спорте лаборатория осуществляет научное сопровождение и консультирование спортивных команд, тренеров, профессиональных спортсменов и любителей. Специалисты лаборатории участвовали в подготовке многих олимпийских чемпионов и чемпионов мира в индивидуальных и командных видах спорта.

Лаборатория проводит методический консалтинг физкультурно-оздоровительных клубов. Важнейшей задачей лаборатории является широкое распространение накопленных знаний и технологий. Многие из них нашли свое применение в создании оздоровительных систем, направлений группового и персонального тренинга, целевых комплексных программ в российских и зарубежных фитнес клубах.

Адрес лаборатории:

Национальный исследовательский университет
Московский физико-технический институт
Московская область, г. Долгопрудный,
ул. Первомайская д. 30, к. 1 (1 спортивный корпус)
+7 495 408-64-72

ПЕРВОЕ НА РУССКОМ ЯЗЫКЕ
БАЗОВОЕ РУКОВОДСТВО
ПО ФИЗИКЕ ЖИВЫХ СИСТЕМ



ИРВИНГ П. ГЕРМАН
Профессор прикладной
физики факультета
прикладных
математики и физики
Колумбийского
универ

интернет-магазин
OZON.ru
40109984

www.id-intellect.ru

ISBN 978-5-91559-057-0
9 785915 590570