

УДК 532.5+612.1/2

© 1992 г. С. А. РЕГИРЕВ

БИОМЕХАНИКА: ИЗВЕСТНЫЕ И МАЛОИЗВЕСТНЫЕ ПОСТАНОВКИ ЗАДАЧ ¹

Обсуждаются и иллюстрируются примерами некоторые современные тенденции в развитии биомеханики: наполнение новым содержанием классических задач (анализ приемов восточной пульсовой диагностики); расширение круга объектов исследования (исследование гидродинамики мочеиспускательного канала); приближение к общебиологическим проблемам (сравнительная биомеханика дыхательных путей, механика механочувствительных волосковых клеток в органах слуха). Приведены краткие описания изучаемых объектов и данных наблюдений, рассмотрены вопросы, требующие теоретического и экспериментального исследования.

Обзорные доклады по биомеханике почти традиционны для съездов по механике, начиная с Киевского съезда (1976 г.). Традицией стал и характер этих докладов: основное внимание в них уделяется общим подходам и проблематике с привлечением примеров выполненных или предстоящих исследований [1—3]. Темы и примеры выбирались всякий раз новыми, чтобы дать по возможности более широкое представление о состоянии биомеханических исследований и об их месте в системе естественных наук. Выбор тем для предлагаемой статьи был обусловлен в первую очередь стремлением откликнуться на повышенный общественный интерес к приемам восточной медицины и желанием продемонстрировать существование необъясненных, но безусловно доступных для рационального объяснения явлений в самых обыденных формах жизнедеятельности.

1. Новое содержание классических задач: теория пульсовой волны. Гидродинамика знает немало примеров, когда в областях, где, казалось бы, исчерпаны все оригинальные идеи и осталось место только для рутинных инженерных расчетов, неожиданно возникают по-новому сформулированные вопросы, так что приходится решать заново старые задачи, используя казавшиеся вчера бессмысленными уточнения и модификации (так было, например, с динамикой идеальной несжимаемой жидкости). Аналогичные события происходят и с биомеханическими исследованиями. Один из примеров — теория пульсовых волн в артериях.

Колебания давления на входе в упругую трубку, заполненную жидкостью, приводят к возникновению распространяющихся волн. В этом состоит механизм образования в артериях так называемых пульсовых волн, по скорости и затуханию которых судят о состоянии стенок сосудов [4, 5].

Линейная теория пульсовых волн в однородных по длине сосудах была создана в прошлом веке (Моэнсом, Громекой и др.) в достаточно исчерпывающей форме. Последующие исследования, число которых весьма велико, либо повторяли известные результаты (часто без ссылок на пионерские работы, а иногда и с ошибками), либо вносили в постановку задачи непринципиальные и не всегда содержательные модификации — главным образом за счет варьирования моделей стенки сосуда, либо соответствовали узкоприкладным интересам. Возможности новых приложений теории в медицине и физиологии казались исчерпанными и ничто не предвещало нового обращения к теории пульсовых волн, особенно к линейной, но тем не менее оно происходит.

¹ По материалам доклада, прочитанного на секции механики жидкости и газа VII съезда по теоретической и прикладной механике, Москва, август 1991 г.

Одна из причин — резко возросший интерес к так называемой неофициальной медицине, в том числе восточной, элементом которой является пульсовая диагностика. Владеющий ее приемами врач может узнать о состоянии пациента значительно больше, чем при обычном обследовании пульса.

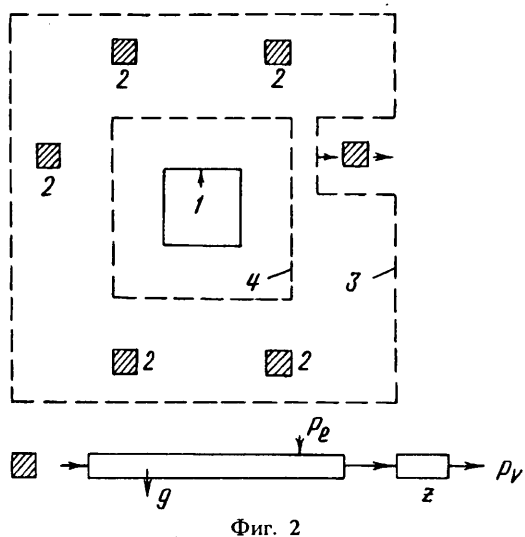
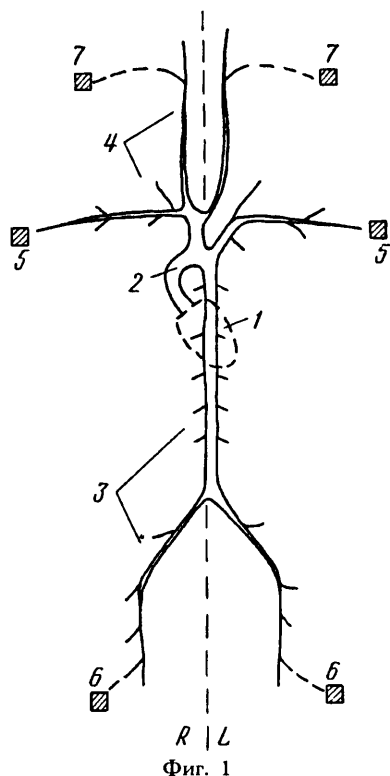
Эти приемы описаны и им можно научиться: например, в тибетском трактате «Чжуд-Ши» сказано [6]:

«...ниже первой складки запястья у косточки
ровно положить три пальца — указательный, средний, безымянный.
...Указательный давит на кожу, средний — до мяса,
безымянный — до кости так, чтобы они ощущались под пальцами.
...У мужчин пульс обследуют сперва на левой руке, у женщин — на правой.
Когда лекарь правой рукой держит левую руку больного,
под указательным пальцем будут пульсы сердца и тонкой кишки,
под средним — пульсы селезенки и желудка,
под безымянным — пульсы левой почки и яичек.
Когда лекарь левой рукой держит правую руку больного,
под указательным пальцем будут пульсы легких и толстой кишки,
под средним — пульсы печени и желчного пузыря,
под безымянным — пульсы правой почки и мочевого пузыря.
У женщин пульсы под указательными пальцами будут наоборот.
...Остановок пульса три: от демонов, от болезни, и смерть...»

Объяснение принципов детальной пульсовой диагностики на основе современной физиологии отсутствует. Вернее, оно существует в виде практически непереводаемого (см. предисловие и комментарии в [6]) на язык анатомии и физиологии текста, имеющего скорее не естественно-научный, а философский характер (по пульсу, кстати, определяли не только состояние здоровья, но и пытались предсказывать торговые прибыли!). Чтобы разумно пользоваться пульсовой диагностикой, обучать ее приемам, сопоставлять результаты с другими диагностическими показателями, желательно понять, как зависят от параметров сердечно-сосудистой системы те показатели, которые оценивает восточный врач, и как эти показатели связаны с регистрируемыми пульсовыми кривыми. Уместно напомнить, что даже европейская медицина знает несколько десятков разновидностей пульса.

Ясно, что нужна подробная, возможно, неосесимметричная модель прохождения пульсовой волны в однородном сосуде и в сосуде с локальными поджатиями. Кроме того, нужно, чтобы модель учитывала влияние предшествующих и последующих элементов русла, параллельных путей движения крови, возможно — различий левой и правой половин тела, половых различий и т. д. Модель должна быть достаточно универсальной и в том отношении, что ее нужно будет приспособлять к анализу пульса в артериях на различных участках поверхности тела, а не только в лучевой артерии, прощупываемой у запястья. В последнее время начали появляться первые попытки построения таких теорий [7, 8]. В исследованиях подобного рода словесным описаниям пульса в лучевой артерии ставятся в соответствие конкретные формы сфигмограмм (кривых пульсового давления), а им в свою очередь — формы кривых давления в предшествующих крупных артериях. Кроме того, помимо вычисления скорости и коэффициента затухания пульсовой волны находятся подробные распределения смещений сосудистой стенки, которые раньше не вычислялись.

Грубая схема артериального древа человека показана на фиг. 1. Здесь *L, R* — левая и правая половины тела (строения древа в них несколько различаются), *1* — сердце, *2* — аорта, *3* — артерии, питающие внутренние органы ниже плечевого пояса, *4* — артерии, питающие верхние конечности и голову, *5* — лучевые артерии, *6* — артерии стопы, *7* — височные артерии. Три последние разновидности артерий наиболее употребительны при прощупывании пульса. Для простоты на схеме не показан отток в венозное русло. Прощупыванию пульса на одной руке (или в любом ином месте) соответствует задача типа «черного ящика» (фиг. 2). В рассматриваемую систему входят: *1* —



генератор периодически меняющегося давления (левый желудочек), 2 — упругая трубка (артерия, на которой помещены пальцы врача), 3 — «черный ящик» (все остальные артериальные сосуды), 4 — общая для всех мест измерения часть «черного ящика». Генератор давления задает входной сигнал в форме $p_+ = \text{Re} \sum A_k \exp(-i\Omega_k t)$, а роль выходного сигнала играют измеряемые в упругой трубке параметры. Входной сигнал в «ящике» трансформируется во входное давление для упругой трубки $p_1 = \text{Re} \sum a_k \exp(-i\Omega_k t)$, которое генерирует в ней пульсовые волны. Их характеристики измеряются в точках x_1, x_2, x_3 , соответствующих местам прижатия пальцев врача с усилиями f_1, f_2, f_3 . Очевидно, что даже идеальный анализатор не может извлечь из этих измерений ничего, кроме величин a_k, Ω_k и параметров упругой трубки. Чтобы интерпретировать результат измерения в терминах «черного ящика», т. е. состояния внутренних органов, нужна дополнительная информация о том, как оно влияет на передаточную функцию, определяющую трансформацию p_+ в p_1 .

Таким образом, теоретическому рассмотрению подлежат три задачи. Первая связана с прощупываемой лучевой (или иной) артерией и должна ответить на вопрос о том, как расположение и сила прижатия пальцев способствуют различению деталей пульсовой волны. Исходные модели формулируются в терминах квазидномерной теории [9, 10]. Вторая задача заключается в том, чтобы оценить (например, при помощи аналогового моделирования [4]), каковы вклады изменений характеристик отдельных органов в передаточную функцию и насколько они различимы. Третья задача связана с тем, что измерения пульса проводятся на обеих руках и, возможно, на других участках тела. Каждому месту измерений соответствует свой «черный ящик», но его содержимое для всех измерений почти одинаково: все артериальное древо за вычетом артерии, на которой прощупывается пульс (фиг. 2).

Существенное значение, однако, имеет разница мест присоединения упругой трубки или в конечном счете мест измерения выходного сигнала. Теория могла бы попытаться оценить, в чем состоит дополнительная информация, получаемая с увеличением числа мест измерения пульса, и как она помогает различать

участие отдельных органов в формировании измеряемых сигналов. Итогом теоретических исследований должно стать утверждение о невозможности или о возможности объяснения выработанных эмпирически приемов в рамках принятых гипотез. В первом случае «сухой остаток» — опровержение ошибочных представлений о принципах метода и сужение круга физических и физиологических процессов, потенциально обеспечивающих его действенность. Во втором — подсказка для проведения опытов, проверяющих теоретические заключения, оценка погрешностей метода. В любом случае — приближение к истине и усовершенствование если не самого метода, то приемов обучения.

В качестве иллюстрации рассмотрим кратко квазиодномерную постановку задачи о распространении волны в упругой трубке. Она сводится к уравнениям [9]

$$\frac{\partial u F}{\partial x} + \frac{\partial F}{\partial t} = g(x, p), \quad \rho \left(\frac{\partial u}{\partial t} + u \frac{\partial u}{\partial x} \right) = - \frac{\partial p}{\partial x} - \zeta(F, u),$$

$$p - p_e = k(F, x) \quad (1.1)$$

Здесь ρ — плотность жидкости (крови), p — давление, u — средняя по сечению скорость, F — площадь сечения, p_e — внешняя сила, g , k , ζ — функции, характеризующие соответственно боковой отток жидкости, упругую податливость и трение на стенках. Граничные условия на концах трубки имеют вид

$$x = 0: p = p_1(t), \quad x = L: p - p_v = Z u F \quad (1.2)$$

где L — длина трубки, $p_v = \text{const}$ — выходное давление, Z — выходной импеданс. Цель анализа состоит в том, чтобы найти $F(x, t)$, $j = 1, 2, 3$, в зависимости от a_k , Ω_k и f_j . Поскольку скорость пульсовой волны в артерии может составлять десятки метров в секунду, а расстояние между точками измерения — всего лишь 1—2 см, пульсовая волна проходит его за 1—2 мс. Поэтому пространственное разнесение мест измерения (пальцев) само по себе не должно иметь значения (скорость волны едва ли подвергается оценке). Но оно важно как способ иметь участок с градиентом внешней силы, который и представляется наиболее существенным: каждый может убедиться, что перераспределение усилий на трех прижатых к запястью пальцах по сравнению с предписаниями [6] резко меняет ощущения пульса.

Естественное для начала рассмотрение задачи (1.1), (1.2) в традиционной линеаризованной постановке без учета зависимости параметров трубки от x и при $p_e \sim \text{тах } a_k$ уже на стадии преобразования уравнений приводит к выводу о том, что решение будет иметь вид $F = F_0(x) + f(x, t)$, причем первое слагаемое линейно связано с $p_e(x)$ и не зависит от частот и амплитуд в p_1 , тогда как второе не зависит от $p_e(x)$ и полностью определяется частотами и амплитудами колебаний входного давления.

Это означает, что в этом приближении пульсации смещений стенки не связаны с силой прижатия пальцев и, следовательно, в рамках такой пространственно однородной линеаризованной модели сосуда объяснение эмпирических правил диагностики заводом исключено, причем этот вывод не зависит от конкретной формы уравнения (1.1), описывающего деформационные свойства стенки трубки. Если сохранить линейную постановку задачи, но не считать внешнее давление p_e малым и учесть зависимость податливости от x , то для площади сечения F получится уравнение, главные члены которого будут соответствовать волновому оператору с переменной по x скоростью волны. Известно (например, из теории распространения колебаний в улитке внутреннего уха), что пульсовые смещения стенки будут зависеть от распределения $p_e(x)$, причем в точках x_j можно добиться выделения различных гармоник пульсовой волны, т. е. «обострения» кривых $F(x, \Omega_k)$.

Заранее неясно, какую роль в картине смещений стенки могут играть нелинейные эффекты, а также особенности материала стенки и ее форма. По аналогии с улиткой можно полагать, что эти факторы могут быть причиной трансформации

амплитудно-частотного спектра и, стало быть, изменения избирательного усиления или ослабления гармоник, управляемого распределением усилий $p_c(x)$.

Следовательно, имеет смысл более детальное обследование задачи. Последовательно наращивая сложность модели, можно получить некоторые представления о механизмах и характеристиках выделения гармоник и сопоставить их с типичными формами кривых $F(t)$, зарегистрированных у здоровых и больных людей.

Если в рамках разумных предположений эффекты окажутся малы, то можно пробовать выдвигать иные гипотезы, скажем, о ключевой роли особенностей осязательной способности пальцев [11] — зависимости от напряженного состояния и восприятия не только усилия или перемещения, но и скоростей их изменения. Следует вспомнить и о том, что, возможно, при обследовании пациента фиксирована не сила прижатия пальцев, а глубина вдавливания или какая-то комбинация этих величин (текст [6] не допускает в этом смысле однозначного толкования).

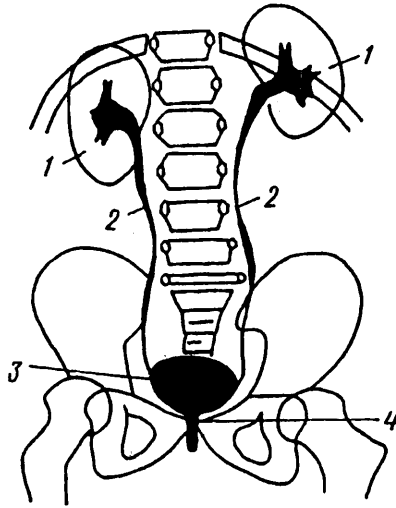
Близкая по идеям биомеханическая задача порождается широко распространившимся увлечением лечебными способами дыхания, как древними, так и новоизобретенными. И здесь объяснения, которые даются, почти невозможно перевести на понятный язык стабильных наук, но популяризаторами иногда произносятся безответственные слова о том, что та или иная картина дыхания непосредственно улучшает газообмен в легких. Ясно, что сравнительно несложное, хотя и трудоемкое моделирование позволило бы оценить это суждение и, коль скоро оно окажется правдоподобным, поставить вопрос об оптимизации картины дыхания, а если нет, то искать другие возможные механизмы, скорее всего на уровне реакций организма как целого.

Подчеркнем, что речь идет не об «опровержении» способов диагностики или лечения и не об их «научном обосновании»: реальность не нуждается ни в том, ни в другом. Цель подобных исследований — приблизиться к пониманию существа явлений и отвергнуть псевдонаучную риторику. По принципу «кесарю — кесарево» должны быть отделены те эффекты, для которых в рамках общепринятых механических представлений нет и не может быть дано объяснений, а все имеющее механическую природу может и должно быть описано и объяснено в рамках механики.

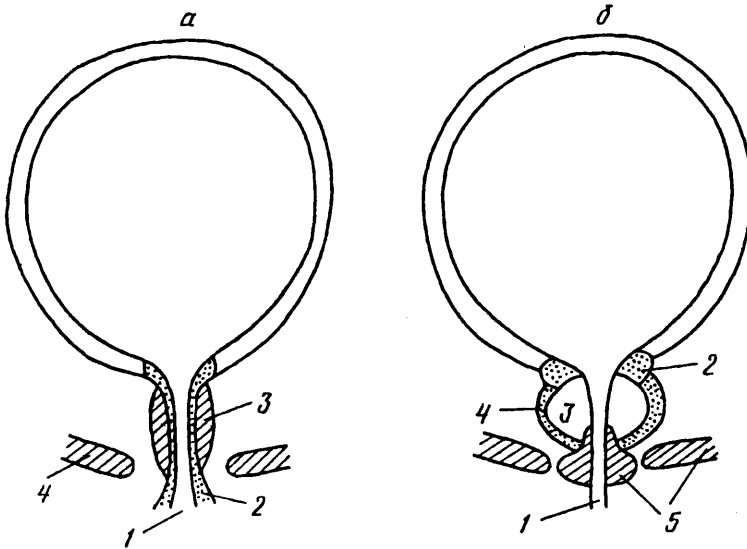
2. Обращение к новым объектам исследования; механика мочевыводящих путей. Само понятие «новый» имеет здесь двоякий смысл: недавно ставший предметом исследования и недавно ставший известным в качестве предмета исследований, которые давно были проведены физиологами, но лишь теперь случайно извлечены из забытых сочинений. Примером «нового» в обоих смыслах объекта служит нижний отдел мочевыводящей системы — мочевого пузыря и уретры (мочеиспускательный канал). Гидродинамику этой системы начали изучать по существу только в конце 60-х годов (в сравнении с кровообращением — совсем недавно), но весьма интенсивно. Однако практически ни в одном обзоре по биомеханике это направление до последнего времени даже не упоминалось.

Механика мочевыводящих путей включает в себя изучение работы почечных лоханок, мочеточников, мочевого пузыря и уретры — мочеиспускательного канала [12]. В этой области значительную роль играют модели перистальтического течения, применяемые к мочеточникам [13] и позволившие объяснить явление рефлюкса — возвратного движения от мочевого пузыря к почке, которое связано с рядом патологических состояний. Механика мочевого пузыря и его мускулатуры изучена довольно подробно, причем отчасти выяснено его взаимодействие с другими элементами системы. Клинический опыт подсказывает, что для рефлюкса могут быть важны анатомические особенности мочевого пузыря, однако соответствующие механизмы неизвестны. Существующая же математическая теория рефлюкса связывает его только с параметрами перистальтической волны в мочеточниках.

В последние годы получило развитие моделирование процессов в мочеиспускательном канале [14]. Результаты этих исследований, позволившие предложить новые способы диагностики и объяснившие природу многих нарушений, в том числе непровольного мочеиспускания, — одно из значительных достижений биомеханики.



Фиг. 3



Фиг. 4

Схема нижнего отдела системы мочевыведения приведена на фиг. 3, где 1 — почки, 2 — мочеточники, 3 — мочевой пузырь, 4 — мочеиспускательный канал. Уретра в покое имеет складчатое строение. В открытом состоянии сечение уретры некруговое, эффективный поперечник — несколько миллиметров. У женщин (фиг. 4, а) и мужчин (фиг. 4, б) мочеиспускательные каналы 1 различны по размерам и мускульному оснащению: у женщин — длина около 4 см, толщина стенки до 5 мм, внутренняя ее часть — гладкие мышцы 2 продольной ориентации, окруженные слоем круговых волокон. Снаружи — круговые поперечно-полосатые волокна 3. Их роль до сих пор не вполне выяснена. Вероятно, именно они (а не гладкие мышцы) выполняют функции запирающего элемента (сфинктера). Самую наружную область занимает еще одно образование из поперечно-полосатых мышц — периуретральный сфинктер 4. Длина уретры 1 у мужчин — около 17 см. Удаленная от мочевого пузыря часть не имеет в стенке мышечных волокон. На выходе из мочевого пузыря располагается мощный кольцевой слой гладких мышц 2, ниже — предстательная железа 3, окруженная гладкомышечной капсулой 4, еще ниже — сфинктеры из поперечно-полосатых мышц 5.

Недержание мочи, учащение позывов, болезненность мочеиспускания, слабое течение или непроходимость могут вызываться чисто механическими причинами, а не нейромышечными или

комплексными расстройствами. Поскольку происхождением расстройства диктуются приемы лечения, представляют интерес такие диагностические методы, которые бы позволяли его оценивать. Теория, о которой идет речь, направлена на выявление именно механической несостоятельности. Она может заключаться в часто встречающейся у женщин механической слабости системы, когда повышение давления в брюшной полости (при кашле, чихании, подъеме груза) возникает непроизвольное мочеиспускание. У мужчин чаще встречаются обструктивные нарушения, сопровождающиеся ростом давления в мочевом пузыре. Если при этом наступает его гипертрофия при одновременной утрате управляемости, то также проявляется спонтанное мочеиспускание. Обструкция у молодых людей чаще наблюдается в начале тракта, у взрослых — в окрестности предстательной железы и ниже.

При изучении мочевыводящих путей, как и других физиологических систем, одна из исходных проблем построения практической теории — выбор степени подробности и параметров модели. В частности, возможно измерение давления в мочевом пузыре (измерения не всегда прямые) при задаваемых пациенту маневрах. Измерима, хотя и недостаточно точно, скорость опорожнения; иногда регистрируют электромиограмму. Физически существенное напорное (детрузорное) давление есть разность давлений в мочевом пузыре и в брюшной полости. Внутривнутрибрюшное давление, часто полагаемое равным давлению в прямой кишке, — условный термин, означающий некий эквивалент неоднородно распределенных напряжений в тканях вне пузыря. Введение таких условных характеристик неизбежно в тех случаях, когда нет прямых методов измерения и не развиты соответствующие теоретические представления (можно сослаться, например, на понятия внутримышечного давления, плеврального давления и т. п.).

Математическая модель уретры строится, исходя из достаточно обоснованных предположений о том, что числа Рейнольдса велики (до 7000) и вязкость несущественна; что переходными процессами можно пренебречь и считать поток стационарным; что соотношение между эффективным поперечником и характерной длиной позволяет принять квазидномерное описание. Основу модели составляют уравнения (1.1), (1.2) при $g = 0$, $\xi = 0$, где p_1 есть давление в мочевом пузыре, а p_c отражает активное усилие, развиваемое системой мышц вокруг уретры. В отличие от задачи в разд. 1 для уретры необходимо находить, преимущественно в стационарном случае, продольное распределение давления и расход в зависимости от $p_c(x)$ и $p_1 = \text{const}$. Входящая в третье уравнение (1.1) функция k имеет при фиксированном x вид, типичный для мягких схлопывающихся трубок (т. е. F изменяется с ростом p почти ступенчато).

Уравнения (1.1), (1.2) имеют много общего с уравнениями газовой динамики и, несмотря на некоторые радикальные их различия, здесь существует широкое поле для применения хорошо отработанных идей и приемов (см., например, [15]). Кроме того, в ряде других областей биомеханики (например, в механике кровеносных сосудов, дыхательных путей, голосового тракта [9, 10]) возникают близкие по постановкам задачи о течениях в схлопывающихся трубках, и соответствующие результаты могли бы быть эффективно использованы. Однако фактически в этой области сделано меньше, чем можно было бы ожидать.

В конспективном перечне сделанного следует назвать подробный анализ стационарных решений при $k = \text{const} \cdot F^n$, в том числе для случая, когда функция p_c имеет один или два максимума. В этих решениях показана неоднозначность связи между расходом Q и сечением F , благодаря которой возникают течения с переходами скорости потока u через локальное значение скорости распространения малых продольных возмущений c . Теоретическое рассмотрение отчасти обобщено с учетом вязких потерь в уравнении Бернулли.

Результаты теории подтверждаются измерениями в клинических условиях и экспериментами на физических моделях, когда к тонкостенной схлопывающейся трубке жесткими хомутиками прижаты упругие прокладки, а также данными опытов на собаках (кривые распределения давления по длине при различных расходах). При одном локальном поджатии в нем происходит переход потока к «сверхзвуковому» режиму (от $u < c$ к $u > c$); при наличии двух поджатий ниже может либо не изменять течения, либо порождать гидравлический прыжок между поджатиями (переход обратно в «дозвуковой» режим) и повторный переход к $u > c$.

Теория указывает условия появления гидравлического прыжка. Заметим, однако, что нет точного соответствия между теоретической моделью с заданным усилием p_e и модельными опытами с заданной связью $p_e = p_e(x, F)$.

Хотя и в ограниченных пределах, теория [14] позволяет ответить на многие важные вопросы: как получить информацию о механических свойствах уретры из кривых $p(x)$, как трактовать измерения «давления закрытия» по методу закачивания жидкости, что происходит при подъеме внутрибрюшного давления или сокращении мышц мочевого пузыря, можно ли по кривым $p(x)$ узнать, в какой части тракта находится элемент, ответственный за недержание мочи, что можно извлечь из измерений скорости в струе мочи у мужчин, как по кривой $p - Q$ установить наличие обструкции и определить ее местоположение и т. д.

Способность к схлопыванию свойственна также мочеточникам, однако в них реализуется медленное квазипузайлевское течение, для которого развит вариант теории, объединяющей эффекты схлопывания и перистальтического прокачивания [16].

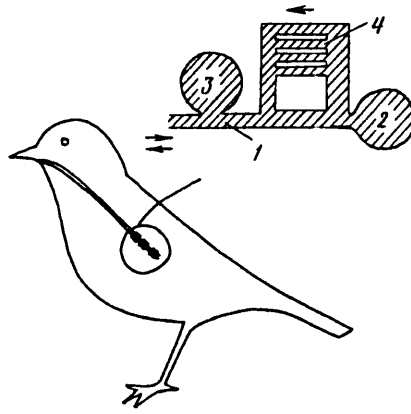
3. Приближение к общебиологическим проблемам. Современной биомеханике свойственна тенденция обращения к фундаментальным проблемам биологии [17]. Подтверждением этого тезиса служат кратко рассматриваемые ниже сопоставительное изучение механических характеристик представителей различных биологических видов и исследования по механике некоторых типов клеток.

Сопоставительные исследования. Сравнение характеристик тканей и органов у различных биологических видов приводит, в частности, к установлению «законов биологического подобия», т. е. имеющих предсказательную силу соотношений, которые справедливы для многих видов одновременно [18]. Интерес к сравнению различных видов обусловлен не только этой практической задачей, но и изучением биологической эволюции. При этом биомеханические признаки рассматриваются с точки зрения эволюционного родства видов и их приспособленности [19, 20]. Прослеживание эволюционных изменений в биомеханических характеристиках позволяет иногда «экстраполировать назад», т. е. оценивать характеристики давно исчезнувших животных. Некоторые из этих общих положений иллюстрируются ниже на примере органов дыхания.

Строение легких все более усложняется по мере движения по эволюционной лестнице. Усложнение касается в первую очередь развитости поверхности: у лягушки — 20 см^2 на 1 см^3 объема легкого, а у человека — в 15 раз больше. Объем легких V у млекопитающих составляет около 6% всего объема тела; объем V и масса тела M связаны «законом подобия» в виде эмпирической формулы: $V = 0,0567M^{1,02}$, где V и M измерены соответственно в литрах и килограммах (можно придать этому соотношению более привычную для механика форму: $V/V_* = (M/M_*)^{1,02}$, где V_* , M_* — значения V , M для какого-либо «базового» вида).

Затраты энергии на движение воздуха в легких, по очень грубым оценкам, составляют у человека в покое и при нагрузке соответственно не более 1,5 и 3% от общего потребления кислорода. У собак и других млекопитающих этот относительный параметр имеет примерно такие же значения, то же самое относится и к птицам в покое. У всех видов в принципе возможен газообмен через кожу и все организмы получают кислород из воздуха несколькими различными путями, а некоторые (двоякодышащие) приспособлены к смене типа дыхания. Для биолога важно уметь ответить на вопрос о том, каково относительное участие разных систем в снабжении кислородом. Получение этого ответа требует тщательных измерений, а они в свою очередь — математических моделей для интерпретации результатов.

У дышащих воздухом животных, большинство из которых ведет наземный образ жизни, — встречаются три главных типа органов дыхания: жабры, трахеи и легкие. Жабры хуже всего приспособлены к дыханию в воздушной среде и свойственны видам, которые относительно «недавно» вышли на сушу. Наиболее известные животные этой группы — сухопутные крабы и некоторые



Фиг. 5

другие ракообразные. Некоторые ракообразные могут «кашлять» — т. е. менять направление потока воды на противоположное для очистки жабр от инородных частиц.

Обсуждая вопрос о затратах энергии на работу жабр как аппарата внешнего дыхания, надо иметь представление о двигателе, который прокачивает через них воду. Как и в случае легких человека, далеко не все здесь ясно. В целом картина такова: рыбы имеют два «насоса»: ротовой (мышцы движут дно ротовой полости) и жаберный (мышцы движут жаберную крышку), причем закрытия рта и жаберной крышки чередуются. У некоторых видов в ритмических сокращениях жаберных мышц участвуют плавательные движения, упругая реакция скелета и другие факторы.

Насекомые имеют внутри тела трахейную систему — множество ветвящихся трубочек, начинающихся у поверхности тела и оканчивающихся трахеёлами, которые пронизывают ткани. С окружающим воздухом трахеи сообщаются либо диффузионным путем через кутикулу, либо через управляемые «отверстия» — дыхальца. У мелких насекомых доставка кислорода происходит за счет диффузии, более крупные и подвижные способны прокачивать воздух через трахеи, притом всегда в одном и том же направлении.

У небольших животных, например скорпионов и некоторых раков, есть легкие, но нет дыхания в обычном смысле слова: обмен воздухом с окружающей средой осуществляется путем диффузии. Позвоночные животные имеют легкие, которые вентилируются принудительно, но строение легких и картина дыхательного цикла у различных животных могут сильно различаться.

Земноводные (не все) и некоторые пресмыкающиеся используют нагнетание воздуха в легкие. Например, лягушка может подряд несколько раз набрать воздух и раздуться. Большинство пресмыкающихся, птиц и млекопитающих осуществляют вдох по принципу насоса всасывающего типа. Выдох может быть пассивным (хотя не всегда является таковым).

Дыхательные органы птиц в сравнении с млекопитающими (в том числе и летающими) имеют принципиальные отличия: во-первых, птицы обладают воздушными мешками, которых нет у млекопитающих, во-вторых, вместо альвеол для газообмена используются проточные трубочки (парабронхи) диаметром до 0,5 мм. Птица имеет примерно втрое больший объем дыхательной системы по сравнению с млекопитающим той же массы. До 80% этого объема приходится на долю воздушных мешков. То, что мешки не участвуют в газообмене непосредственно, было показано еще в прошлом веке. Гипотезы о том, что мешки имеют отношение к летательной способности птиц, также не нашли подтверждения. Только эксперименты с вдыханием метки (конец 60-х годов нашего столетия) привели к пониманию картины движения воздуха у птиц (фиг. 5): на вдохе воздух из главного бронха 1 идет главным образом в задние мешки 2, а передние мешки 3 заполняются воздухом из легких. На выдохе воздух из задних мешков идет не в главный бронх, а направляется в легкие. При этом воздух в парабронхах 4 всегда и на вдохе, и на выдохе, движется в одну и ту же сторону, а не в противоположные, как в альвеолах млекопитающих. Поток крови в легочных микрососудах примерно противоположен по направлению потоку воздуха в парабронхах, но только количественные результаты моделирования газообмена смогут установить, действительно ли важен (как утверждается) эффект противотока в физиологических условиях. Уместно сказать также, что в подробно описанной картине движения воздуха в легких птиц отсутствует важное звено: представление о последовательности работы мышц, которая может обеспечить столь сложное движение воздуха в столь сложной бесклапанной системе.

Фундаментальные исследования механики клетки. Среди сравнительно молодых и малоизвестных ветвей биомеханики особое место занимает механика живой клетки — объекта, потребовавшего разработки совершенно новых методов эксперимента и нового класса математических моделей. Все направления в биомеханике прямо или косвенно связаны с изучением свойств клеток, и существует весьма плодотворное взаимодействие исследований, проводимых на клеточном и макроскопическом уровнях.

Одно из направлений биомеханики клеток — изучение механических явлений, которые сопровождают нормальную работу различных «неподвижных» клеток. К наиболее интересным и труднообъяснимым феноменам относятся постоянно существующий перенос веществ по аксону от тела нервной клетки [21] и волны деформации, следующие по аксону вслед за распространяющимся нервным (т. е. электрическим) импульсом [22]. Первое из этих явлений имеет, видимо, существенное физиологическое значение, однако его природа, несмотря на обширный наблюдательный материал, остается неясной. Второе явление, как подсказывают теоретические модели, есть физически неизбежное следствие действия электростатических сил.

Способность клеточных мембран генерировать электрический сигнал в ответ на механические и иные воздействия — главное свойство рецепторных клеток, которыми оснащены не только органы чувств, но и скелетные мышцы, стенки кровеносных сосудов, дыхательных путей, мочевого пузыря и т. д. В основе этого свойства лежит влияние механических факторов на состояние ионных каналов в мембранах [23, 24]. Одна из главных биомеханических задач в изучении рецепторных клеток — установление связи между механическим воздействием и электрическим сигналом. Среди исследований такого рода — анализ работы чувствительных волосковых клеток внутреннего уха, клеток в основании «усов» у кошек и грызунов и т. д. Общие свойства и механизмы механоэлектрического преобразования в волосковых клетках внутреннего уха и вестибулярного аппарата рассмотрены в [11, 24].

В восприятии звуковых колебаний и ускорений ключевую роль играют чувствительные клетки внутреннего уха и вестибулярного аппарата — именно в них внешнее механическое воздействие приводит к деформации механочувствительного участка мембраны, в результате чего увеличивается проницаемость некоторых ионных каналов. Чувствительные клетки внутреннего уха, как и некоторые другие механочувствительные клетки, носят название волосковых. Примерно цилиндрическое тело клетки имеет в своей верхней части пучок длинных (до 40 мкм) выростов — волосков (стереоцилий) диаметром 100—800 нм. Число волосков может достигать нескольких сотен, причем их расположение упорядочено. Волоски имеют поперечные связи, допускающие, однако, проскальзывание.

При действии внешних сил, независимо от их направления, весь пучок деформируется без расхождения волосков. В опытах *in vitro* наблюдали преимущественно наклон стереоцилий (поворот в основании) при сохранении ими прямой формы. Наклон сопровождается деформацией мембраны клетки у основания волоска, причем деформация локализована в области с поперечником около 1 мкм. Считается, что для генерации электрического сигнала существенны деформации растяжения, но прямых доказательств тому нет; возможно, что модели мембраны как двумерной вязкоупругой сплошной среды позволят предложить идею эксперимента для выяснения типа деформаций, к которому чувствительна мембрана.

Жесткость пучка измеряется по угловому отклонению при заданном усилии; в статических экспериментах она имеет порядок 1 мН/м, причем изменяется обратно пропорционально квадрату высоты, на которой приложено усилие (это и означает поворот в упругой заделке), и прямо пропорционально числу волосков (подтверждение возможности проскальзывания). Усилие передается волоскам с помощью щупа, если частота воздействия низка. В диапазоне частот порядка сотни герц и выше используют струйку жидкости, истекающую из микроиглы.

Все подобные микроскопические наблюдения нуждаются в математических моделях, которые позволяли бы трактовать результаты. До сих пор модели изгиба волоска не выходили за пределы элементарной теории сопротивления материалов. Более подробные теории еще ждут своего часа. Отсутствуют также модели взаимодействия волоска с потоком жидкости, которые представляют интерес в связи не только с экспериментами, но и с работой клетки в физиологических условиях, когда она окружена жидкостью (эндолимфой). Часть волосковых клеток имеет стереоцилии, концы которых свободны. Согласно оценкам, такие стереоцилии могут служить в качестве механического резонатора и резонансная частота оказывается близкой к частоте, воспринимаемой клеткой. Жидкость при этом участвует в передаче внешнего стимула.

Клетка, наделенная механочувствительностью и способностью генерировать сигнал, не может, вообще говоря, распознавать происхождение испытываемого механического воздействия. Поэтому такая клетка одинаково отвечает на близкие стимулы различного происхождения. Однако существенные различия в количественных характеристиках стимулов могут становиться причиной, по которой происходит фактическое различие природы стимула. Например, некоторые волосковые клетки вестибулярного аппарата земноводных воспринимают ничтожно малые ускорения (менее $0,01 \text{ см/с}^2$) колебательного характера, и это, как полагают, есть основа «сейсмочувствительности» лягушек и других животных. Деформация волосков во внешних электрических полях [25] — возможный механизм восприятия электромагнитных сигналов.

Механочувствительность присуща большинству клеток, в том числе и одноклеточным организмам, хотя каждому типу клеток соответствуют свои особенности (воспринимаемое воздействие, порог, характер ответа и т. п.). Клетки гладких мышц в стенках кровеносных сосудов и других органов отвечают сокращением на некоторые механические стимулы. Недавно было установлено, что эндотелиальные клетки, изнутри выстилающие поверхность кровеносных сосудов, играют не только пассивную роль барьера (как думали долгое время), но и синтезируют физиологически активные вещества, действующие на гладкие мышцы сосудов, причем скорость синтеза зависит от напряжений и деформаций в клетке [26]. Это открытие стимулировало начало детального изучения механических свойств эндотелиальных клеток. Возвращаясь к вопросам, обсуждавшимся в разд. 1, 2, уместно заметить, что представляет интерес обобщение имеющихся гидродинамических моделей с учетом регуляторной роли механочувствительных клеток в стенках соответствующих каналов и вокруг них.

4. Заключение. Согласно привычному мнению, изучение механики кровообращения призвано отвечать на вопросы, относящиеся к кровообращению, изучение механики дыхания — к дыханию, мочевыводящих путей — к мочевыведению и т. д. На самом деле, как и в физиологии, биомеханика рассматривает с единых позиций все функции, присущие каждой системе. Поэтому неудивительно, что исследования системы выделения включают в себя изучение образования, свойств и разрушения конкрементов (камней), а исследования дыхательных органов — многообразные недыхательные их функции, в том числе участие в восприятии запахов и особенно в звукообразовании [27], включая речь, пение и игру на духовых инструментах, мурлыканье кошки, пение птиц и т. д. До сих пор остаются неясными многие детали храпения человека, а богатство издаваемых при храпении звуков и участие в их генерации разных элементов дыхательной системы породило особую задачу о классификации и распознавании этих звуков.

Большинство механиков, независимо от специальности, в той или иной степени имеют представление об исследованиях движения крови по сосудам. Меньшей известностью пользуются работы в области аэродинамики дыхания. О других гидродинамических аспектах биомеханики знают единицы даже среди биомехаников. Различные авторы — в меру своей осведомленности — по-разному определяют круг биологических систем и процессов, входящих в сферу интересов биомеханики. Однако на самом деле нет биологических систем, которые существуют вне механических обстоятельств и изучение которых возможно без использования законов механики.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Григорян С. С. Методы механики сплошных сред в исследовании дыхания и кровообращения//Соврем. пробл. теоретической и прикладной механики. Киев, 1978. С. 258—288.
2. Любимов Г. А. О гидродинамических постановках задач физиологии и медицины//Изв. АН СССР. МЖГ. 1982. № 2. С. 48—61.
3. Регирер С. А. О моделях биологических сплошных сред//ПММ. 1982. Т. 46. № 4. С. 531—542.
4. Гидродинамика кровообращения. М.: Мир, 1971. 270 с.
5. Каро К., Педли Т., Шротер Р., Сид У. Механика кровообращения. М.: Мир, 1981. 624 с.
6. «Чжуд-Ши»: памятник средневековой тибетской культуры. Новосибирск: Наука, 1988. 348 с.
7. Liu Zhaorong. Physiological significance of the sphygmogram of radial artery at the wrist//Biomechanics in China, Japan, and U. S. A. Proc. Int. Conf. Wuhan, China. May, 1983. Beijing: Sci. Press, 1984. P. 213—223.
8. Wang W. K., Wang Y.-Y. L. Resonance: a foundation of chinese medicine//1st World Congr. Biomech. V. 1. La Jolla, Ca., 1980. P. 2.
9. Педли Т. Дж. Гидродинамика крупных кровеносных сосудов. М.: Мир, 1983. 400 с.
10. Григорян С. С., Саакян Ю. Э., Цатурян А. К. К теории метода Короткова//Биомеханика. (София). 1984. Т. 15/16. С. 54—75.
11. Основы сенсорной физиологии. М.: Мир, 1984. 287 с.
12. Churchill B. M., Gilmour R. E., Williot P. Urodynamics//Pediatr. Clinics North Amer. 1987. V. 34. № 5. P. 1133—1157.
13. Griffiths D. J. Dynamics of the upper urinary tract: 1. Peristaltic flow through a distensible tube of limited length//Phys. Med. Biol. 1987. V. 32. P. 813—822, 823—833.
14. Griffiths D. J. Urodynamics. Bristol: Hilger, 1980. 139 p.
15. Седов Л. И. Механика сплошной среды. Т. 2. М.: Наука, 1984. 560 с.
16. Griffiths D. J. Flow of urine through the ureter: a collapsible, muscular tube undergoing peristalsis//Trans. ASME. J. Biomech. Eng. 1989. № 3. P. 206—211.
17. Григорян С. С., Регирер С. А. Биомеханика и некоторые общие вопросы биологии//Биомеханика: Проблемы и исследования. Рига, 1988. С. 233—245.
18. Günther V. On theories of biological similarity. Leipzig: Thieme, 1975. 111 p.
19. Шмидт-Нюельсен К. Физиология животных. Т. 2. М.: Мир, 1982. 800 с.
20. Сравнительная физиология животных/Ред. Л. Проссер. М.: Мир, 1977. Т. 1. 606 с.
21. Odell G. M. A new mathematical continuum theory of axoplasmic transport//J. Theor. Biol. 1976. V. 60. № 1. P. 223—237.
22. Малев В. В. Волна деформации нервного волокна при возбуждении//Изв. АН СССР. МЖГ. 1987. № 4. С. 3—13.
23. Morris C. E. Mechanosensitive ion channels//J. Membr. Biol. 1990. V. 113. № 2. P. 93—107.
24. Roberts W. M., Howard J., Hudspeth A. J. Hair cells: transduction, tuning, and transmission in the inner ear//Annu. Rev. Cell Biol. V. 4. Palo Alto. (Calif), 1988. P. 63—92.
25. Еськов Е. К., Миронов Г. А. Факторы, детерминирующие отклонение волоска фоторецептора медоносной пчелы в низкочастотном электрическом поле//Биофизика. 1990. Т. 35. № 4. С. 675—678.
26. Khayutin V. M. Active arterial function: prompt adaptation of the vascular lumen to the blood flow velocity and viscosity//Contemp. Problems of Biomech. Moscow: Boca Raton, Fla., 1990. P. 142—207.
27. Сорокин В. Н. Биомеханика речи//Соврем. пробл. биомех. Вып. 8. М.: Наука, 1991. С. 93—119.

Москва

Поступила в редакцию
18.II.1992