

УЧЕБНИКИ ДЛЯ ВУЗОВ
ВЕТЕРИНАРИЯ

А.С. БЕЛАНОВСКИЙ

**ОСНОВЫ
БИОФИЗИКИ
В ВЕТЕРИНАРИИ**

УЧЕБНИКИ И УЧЕБНЫЕ ПОСОБИЯ
ДЛЯ СТУДЕНТОВ ВЫСШИХ УЧЕБНЫХ ЗАВЕДЕНИЙ

А.С. БЕЛАНОВСКИЙ

ОСНОВЫ БИОФИЗИКИ В ВЕТЕРИНАРИИ

Допущено Управлением высшего и среднего специального образования Государственного агропромышленного комитета СССР в качестве учебного пособия для студентов высших учебных заведений по специальности «Ветеринария»



МОСКВА ВО·АГРОПРОМИЗДАТ·1989

577.3
Б43

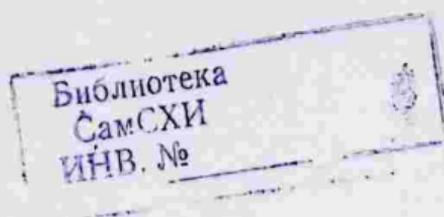
ББК 48

Б43

УДК 619:577.3(075.8)

Редактор *М. Н. Курзина*

Рецензенты доктор технических наук *Н. В. Седых*, кандидат физико-математических наук *В. Х. Фазлаев*, кандидат ветеринарных наук *В. Н. Баймагов*



Белановский А. С.

Б43 Основы биофизики в ветеринарии. — М.: Агропромиздат, 1989. — 271 с.: ил. — (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений).

ISBN 5—10—000671—4.

Даны физические основы гемодинамики и биоакустики, сведения о применении ультразвука в ветеринарии, элементы термодинамики биологических процессов, механизм электрогенеза в клетках и тканях, электрические и оптические явления в биологических системах. В пособие включены лишь такие элементы биофизики, которые доступны студенту-первокурснику, обладающему знаниями по математике в объеме программы средней школы.

Для студентов по специальности «Ветеринария».

Б $\frac{3706000000-083}{035(01)-89}$ 246—89

ББК 48

ISBN 5—10—000671—4

© ВО «Агропромиздат», 1989

ПРЕДИСЛОВИЕ

Данное учебное пособие предназначено для студентов ветеринарных факультетов, изучающих курс «Физика с основами биофизики». Оно написано в соответствии с программой на основе многолетнего опыта чтения лекций по этой дисциплине в Московской ветеринарной академии. По физике издано много вузовских учебников, и поэтому автор видел свою задачу в том, чтобы осветить те разделы программы, которые знакомят студентов с физическими явлениями в биологических системах, а также с некоторыми физическими и биофизическими методами, применяемыми в ветеринарии и промышленном животноводстве.

Поскольку книга предназначена для студентов первого года обучения, в нее включены лишь такие элементы биофизики, которые доступны пониманию первокурсников, еще не изучавших физиологию, биохимию и другие специальные дисциплины. По этой же причине изложение материала ведется с минимальным количеством математических выкладок и основной упор делается на физическую сущность описываемых явлений. Для облегчения самостоятельной работы с пособием каждая глава начинается с краткого физического введения. С целью развития у студентов творческого мышления в каждом разделе их внимание привлекается к вопросам, на которые современная наука не дает еще однозначного ответа.

В книге нашли отражение физические основы гемодинамики, акустики и применение ультразвука в ветеринарии и сельском хозяйстве, элементы термодинамики биологических процессов, электрические и оптические явления в биологических системах, а также в ветеринарной клинической и производственной практике, краткие сведения о биофизике зрительного восприятия. Действие ионизирующих излучений на живой организм в книге не рассматривается, поскольку оно составляет содержание специального курса «Ветеринарная радиобиология».

Учебное пособие написано с таким расчетом, чтобы полученные при его изучении знания стали основой для усвоения клинических дисциплин и могли быть затем использованы в практической деятельности ветеринарного врача.

ВВЕДЕНИЕ

Физика получила свое наименование от греческого слова *физис* — *природа*. Физические явления происходят в космосе и микромире, в неорганических и органических веществах, в неживой и живой природе. В настоящее время *физику можно определить как науку о свойствах и строении материи, о простейших и вместе с тем наиболее общих формах движения материи и об их взаимных превращениях*. Поэтому понятия и законы физики лежат в основе всего естествознания.

«Материя есть философская категория для обозначения объективной реальности, которая дана человеку в ощущениях его, которая копируется, фотографируется, отображается нашими ощущениями, существуя независимо от них»*. Способом существования материи является неразрывно связанное с ней движение, которое понимают не только как простое перемещение тел, но и как любое изменение в пространстве и во времени.

Многобразные формы движения материи, будучи качественно различными, изучаются разными науками: физикой, химией, биологией и др. Материалистическая философия утверждает, что высшую форму движения материи (например, биологическую) нельзя свести к низшей, физической, форме движения, однако, не принимая во внимание физических явлений, невозможно понять механизм явлений более высокого порядка. Животные и растения представляют собой системы, в которых протекают физические и химические процессы, но жизнь как высшую, биологическую, форму движения материи можно понять только на основе комплексного к ней подхода. Диалектический материализм установил всеобщую связь и взаимообусловленность явлений материального мира, и развитие биологии показало, что для познания элементарных биологических явлений необходимо применение понятий и методов точных наук. И поэтому в полном соответствии с законами диалектического материализма на стыке биологии, физики и химии возникла новая наука — *биофизика, изучающая физические и физико-химические процессы в биологических системах на всех уровнях их организации и влияние различных физических факторов на живые организмы*.

* В. И. Ленин. Соч., т. 18, стр. 131.

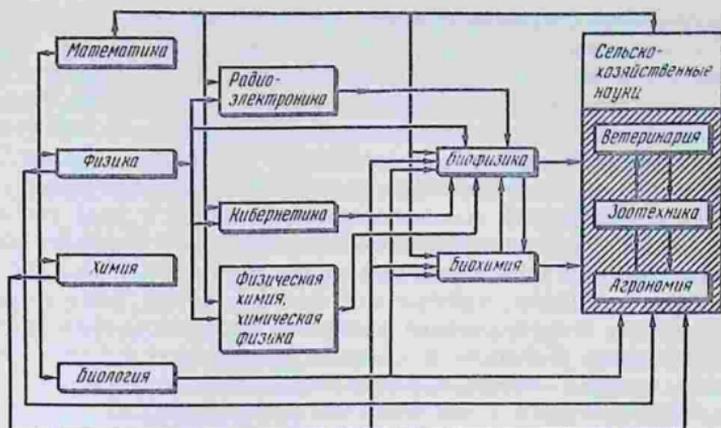


Рис. 1. Схема связей между некоторыми сельскохозяйственными науками и основными естественными науками

Нелегко было дать определение этой новой науке, что видно из высказываний ведущих советских биофизиков 60—70-х годов. Так, Л. А. Блюменфельд считал биофизику разделом биологии, использующим для объяснения биологических процессов физические, химические и математические методы, и это было оправдано, поскольку предметом исследования биофизики являются биологические объекты. Б. Н. Тарусов, учитывая огромное значение для этой науки физической химии, определял биофизику как «физическую химию и химическую физику биологических систем», а М. В. Волькенштейн считает, что, поскольку биофизическое исследование начинается с физической постановки задачи, относящейся к живой природе, то биофизика есть «физика явлений жизни, изучаемых на всех уровнях, начиная с молекул и кончая биосферой в целом». Такое различие в определениях не случайно и каждое из них по-своему верно. В самом деле, по изучаемым объектам биофизика близка к биологии, а по области исследуемых явлений и по применяемым методам — к физике. В настоящее время биофизика — наука вполне сформировавшаяся и самостоятельная; ее место среди других естественных наук можно представить так, как показано на рисунке 1*. Из этого рисунка видно, что для изучения биофизики нужно знание многих других дисциплин.

* Схема на рисунке 1, разумеется, неполная, так как общее количество наук гораздо больше, а связи между ними можно представить и по-иному. Из сельскохозяйственных наук на схеме представлены только ветеринария, зоотехния и агрономия, так как они наиболее тесно связаны с биофизикой.

Как самостоятельная отрасль науки биофизика оформилась в 1961 г. в соответствии с решением I Международного биофизического конгресса. Согласно классификации, принятой этим конгрессом, биофизика включает четыре раздела. *Молекулярная биофизика*, которая рассматривает строение и физические свойства биологических макромолекул (белков, нуклеиновых кислот и др.) и молекулярных комплексов, составляющих основу живых организмов, а также происходящие в этих системах превращения и миграцию энергии. *Биофизика клетки* исследует структуру клетки и ее органелл, происходящие в них физико-химические процессы, проявления физико-химической активности клетки, ее электрические свойства, клеточную энергетiku и термодинамику. *Биофизика органов чувств* изучает механизмы перехода энергии внешних раздражителей в электрические импульсы в рецепторах и кодирование этих импульсов с целью передачи информации. *Биофизика сложных систем* занимается изучением и моделированием внутренних связей в биологических объектах на всех уровнях, от молекулярного до экологического, а также проблемами регулирования и саморегулирования этих объектов. Сюда же иногда относят *биомеханику*, исследующую механизмы работы органов кровообращения, дыхания и движения. Помимо этого, к биофизике традиционно относят и такие проблемы, как влияние физических факторов на живой организм (шума, электромагнитных полей, ионизирующих излучений и пр.). Некоторые проблемы послужили основой для создания новых разделов науки. Так, биологическое действие ионизирующих излучений стало предметом исследования *радиобиологии*.

В настоящее время в Советском Союзе функционируют Институт биофизики АН СССР, Научный центр биологических исследований АН СССР в г. Пущино, Институт биофизики АМН СССР и др. В 1953 г. Б. Н. Тарусовым была организована при биолого-почвенном факультете МГУ одна из первых в мире кафедр биофизики, а в 1959 г. появилась кафедра биофизики при физическом факультете МГУ. В 1970 г. была открыта кафедра биофизики в Московской ветеринарной академии. Всего в нашей стране готовят специалистов в области биофизики более 25 кафедр. Из ведущих советских биофизиков, способствовавших становлению этой науки, следует особо отметить Л. А. Блюменфельда, Ю. А. Владимирову, М. В. Волькенштейна, Г. Р. Иванецкого, П. П. Лазарева, Б. Н. Тарусова, Г. М. Франка. Значительный вклад в развитие ветеринарной биофизики был внесен В. Б. Акоюном и А. И. Журавлевым.

Биофизика тесно связана с электрофизиологией, неврологией, офтальмологией, фармакологией и т. п. Комплексные исследования физиков, биофизиков, биохимиков и физиологов позволили получить представление о строении и свойствах биологиче-

ских молекул, механизмах действия клеточных мембран и клеточных структур. Успешно разрабатываются физико-математические модели биологических процессов. Значительное влияние на биофизику оказало развитие кибернетики и теории информации, так как с помощью математического аппарата этих дисциплин стал возможен анализ явлений, происходящих в нервной системе, а также молекулярных механизмов закрепления наследственных качеств. Исключительно большой вклад внесла биофизика в медицину. Тем не менее многое в биологических процессах остается еще не ясным и подлежит дальнейшим исследованиям.

Большое прикладное значение приобретают физика и биофизика в свете задач, поставленных XXVII съездом КПСС и «Основными направлениями экономического и социального развития СССР на 1986—1990 годы и на период до 2000 года». Перевод современного животноводства на индустриальные рельсы поставил перед ветеринарными специалистами много новых проблем. Дело в том, что животноводческие и птицеводческие производственные комплексы оснащены множеством механизмов и аппаратов, которые, с одной стороны, повышают эффективность производства, а с другой стороны, отрицательно сказываются на жизнедеятельности и продуктивности животных и птицы, находящихся в условиях, значительно отличающихся от природных. Выявление объективной роли физиологического действия гиподинамии, искусственного освещения, вибраций, производственных шумов, электромагнитных полей возможно только с помощью ветеринарных врачей, вооруженных знаниями физики и биофизики.

Использование современных физических методов в клинической ветеринарии позволяет усовершенствовать диагностику, профилактику и лечение сельскохозяйственных животных и птицы и тем самым способствовать повышению их продуктивности. Взаимодействие физики с биологией привело к созданию большого арсенала технических средств, используемых в лабораторной и клинической ветеринарии. На вооружение ветеринарных врачей поступает новейшая диагностическая и исследовательская аппаратура, источники лазерного излучения, приборы для автоматической регистрации физиологических процессов в организме животных и многое другое. Можно с уверенностью сказать, что в настоящее время нет такой области ветеринарии, которая не пользовалась бы физическими приборами и не применяла бы физических и биофизических методов для диагностики и лечения.

Глава I. ГЕМОДИНАМИКА

Кровообращение — это один из наиболее важных процессов, происходящих в живых организмах. Для понимания многих физиологических явлений необходимо знать связь между давлением и скоростью движения крови, а также зависимость этих величин от свойств крови, кровеносных сосудов и от работы сердца. Законы движения потоков жидкости изучают в разделе физики «Гидродинамика». Однако свойства крови во многом отличны от свойств применяемых в технике жидкостей, а обладающие упругими стенками и многократно ветвящиеся кровеносные сосуды значительно отличаются от системы водопроводных труб, да и сердце нельзя уподобить простому насосу. Поэтому функционирование кровеносной системы еще не полностью поддается физико-математическому описанию, и биофизика рассматривает лишь упрощенную модель кровообращения. *Раздел биофизики, использующий законы гидродинамики для описания движения крови в сердечно-сосудистой системе, называют гемодинамикой* (греч. *haima* — кровь).

ФИЗИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ГЕМОДИНАМИКИ

ГИДРОДИНАМИКА ИДЕАЛЬНОЙ ЖИДКОСТИ

Гидродинамикой называют раздел механики, в котором изучают движение жидкостей и явления, происходящие при движении в жидкостях твердых тел. Главное отличие жидкостей от твердых тел заключается в их текучести, благодаря чему жидкие тела принимают форму того сосуда или русла, в котором они находятся или движутся. В гидродинамике не рассматривают внутреннее строение жидкостей, которые считают сплошными средами.

Если внешнее давление не приводит к изменению плотности жидкости, то говорят, что жидкость несжимаема. Строго говоря, все жидкости в той или иной степени сжимаемы, но сжимаемость их очень мала. Например, под давлением в 100 атм (13 300 Па) плотность воды возрастает менее чем на 0,5%. При движении жидкостей по трубам или в открытых руслах таких больших давлений обычно не бывает, и при рассмотрении мно-

гих законов гидродинамики сжимаемостью жидкостей можно пренебречь. При движении реальной жидкости необходимо учитывать наличие в ней сил внутреннего трения (*вязкости*), обусловленных взаимодействием между молекулами жидкости. Если, однако, силы внутреннего трения малы по сравнению с внешними силами, то ими можно пренебречь и считать жидкость невязкой. *Воображаемую жидкость, не обладающую ни сжимаемостью, ни вязкостью, называют идеальной жидкостью.* Практически идеальными можно считать воду, ацетон, спирт, эфир и др.

Потоком называют совокупность движущихся частиц жидкости. В связи с тем что в жидкости движется огромное количество частиц, исследование движения каждой отдельной частицы практически неосуществимо. В гидродинамике принят предложенный Л. Эйлером метод исследования потока, основанный на наблюдении за скоростями, которые имеют в данный момент времени любые частицы, проходящие через фиксированную точку потока. Чтобы иметь представление о потоке, необходимо знать величины и направления векторов скорости в каждой точке потока. Совокупность векторов скорости, заданных для всех точек потока, образует *поле вектора скорости*, которое изображают с помощью линий тока аналогично тому, как изображают электрические и магнитные поля силовыми линиями. *Линиями тока называют кривые, касательные к которым в каждой точке совпадают с направлениями вектора скорости в данной точке потока.* Линии тока можно наблюдать, если в поток выпускать тонкие струйки краски. Последние, двигаясь вместе с частицами жидкости, имеют те же скорости, что и сама жидкость, а значит, дают картину распределения линий тока.

Если распределение скоростей в потоке не изменяется со временем и всякая частица в данном месте потока имеет такую же скорость, какую до нее имели все остальные частицы, прошедшие через данную точку, то такой поток называют *стационарным*. В стационарном потоке поверхность, образованная линиями тока, ограничивает *трубку тока* (струю), через боковую поверхность которой частицы жидкости, находящиеся внутри трубки, выйти не могут, так как их скорости направлены по касательной к боковой поверхности трубки. Поэтому вся жидкость, прошедшая через одно сечение трубки S_1 , должна пройти и через другое ее сечение S_2 . Если скорости жидкости в этих сечениях соответственно v_1 и v_2 , то легко показать, что

$$S_1 v_1 = S_2 v_2 \text{ или } S v = \text{const.} \quad (1.1)$$

Это равенство называют уравнением неразрывности потока. Из него следует, что в узкой части потока скорость жидкости больше, чем в широкой. При переходе из широкой части потока в узкую жидкость движется с ускорением, а следовательно,

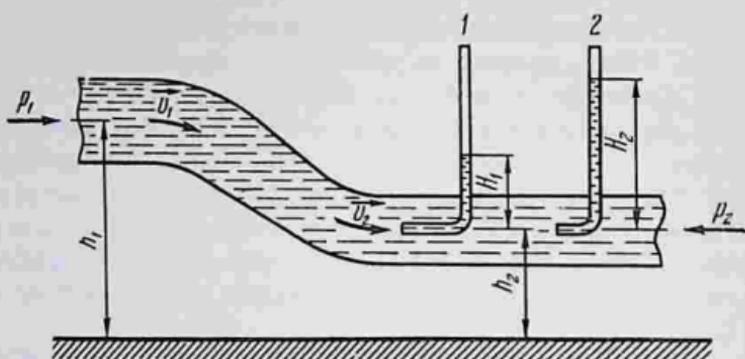


Рис. 2. Распределение скоростей и давлений в потоке жидкости (пояснения в тексте).

в широкой части потока в соответствии с законом Ньютона давление больше, чем в его узкой части. Таким образом, в местах сужения потока давление понижено.

Величина $Q = Sv$, численно равная объему жидкости, протекающей в единицу времени через поперечное сечение потока, называется объемным расходом жидкости. Измеряется расход в $\text{м}^3/\text{с}$. Из (1.1) следует, что расход жидкости в пределах потока постоянен. Например, река обладает постоянным расходом в разных своих участках до тех пор, пока в нее не вливаются притоки. При разветвлениях потока суммарный расход во всех разветвлениях остается постоянным. Так, расход крови, протекающей через аорту, равен суммарному расходу крови в капиллярах.

Давление покоящейся жидкости, создаваемое ее собственным весом, на глубине h равно: $p = p_0 + \rho gh$, где p_0 — атмосферное давление и ρ — плотность жидкости. В движущейся жидкости возникает дополнительное давление, обусловленное кинетической энергией потока. Пусть труба переменного сечения изогнута так, что оси двух каких-либо ее участков находятся на расстояниях h_1 и h_2 от произвольно выбранного горизонтального уровня (рис. 2). Жидкость поступает в участок трубки 1 под давлением p_1 со скоростью v_1 . В участке 2 скорость жидкости v_2 ; давление p_2 в этом участке препятствует ее движению и направлено в сторону, противоположную направлению давления p_1 . Уравнение, выведенное на основании закона сохранения энергии, устанавливает соотношение между этими величинами, характеризующими поток жидкости

$$p_1 + \frac{\rho v_1^2}{2} + \rho gh_1 = p_2 + \frac{\rho v_2^2}{2} + \rho gh_2. \quad (1.2)$$

Трехчлен, стоящий в каждой части равенства, представляет собой величину полной механической энергии единицы объема

жидкости. Таким образом, физический смысл уравнения, являющегося математическим выражением закона Бернулли, заключается в том, что *полная энергия единицы объема потока идеальной жидкости в любом сечении потока есть величина постоянная*. Слагаемые, входящие в это уравнение, имеют размерность давления. Убедимся в этом на примере второго члена. $[\rho v_2^2] = (\text{кг}/\text{м}^3) (\text{м}^2/\text{с}^2) = \text{кг} \cdot \text{м}/(\text{м}^2 \cdot \text{с}^2) = \text{Н}/\text{м}^2 = \text{Па}$. Давление p называют статическим, так как оно не связано с движением жидкости. Давление $\rho v^2/2$, обусловленное движением жидкости, называют *динамическим давлением*, а давление ρgh — *весовым*. После введения этих наименований можно по-другому сформулировать закон Бернулли: *полное давление, равное сумме статического, динамического и весового давлений в любой части потока, остается постоянным*.

Рассмотрим поток жидкости, в которую опущены две манометрические трубки с отверстиями на одной глубине. Конiec первой трубки запаян; она имеет отверстие в верхней части боковой поверхности, параллельной скорости жидкости. Конiec второй трубки изогнут так, что открытая часть его направлена навстречу вектору скорости потока (см. рис. 2). Такую трубку называют трубкой Пито. Жидкость, попадая в отверстие трубки Пито, останавливается ($v_2=0$), и так как отверстия обеих трубок находятся на одинаковой высоте от выбранного горизонтального уровня ($h_1=h_2$), то уравнение (1.2) будет иметь вид: $p_1 + \rho v_1^2/2 = p_2$. Таким образом, давление в трубке Пито больше, чем давление в трубке 1, на величину динамического давления, и уровень жидкости в ней выше, чем в трубке 1. Причина этого в том, что кинетическая энергия частиц жидкости переходит в потенциальную энергию столба жидкости в трубке Пито. Измеряя разность уровней H_2-H_1 , можно вычислить скорость потока жидкости и величину полного давления в потоке.

Рассмотрим принцип действия некоторых приборов, основанных на законе Бернулли. Пульверизатор (рис. 3, а) состоит из вертикальной трубки и горизонтального сопла. Вертикальная трубка опущена в жидкость, а по соплу продувают воздух. Давление в струе воздуха, протекающего над отверстием трубки, меньше атмосферного. Поэтому атмосферное давление заставляет жидкость подниматься по вертикальной трубке. Попадая в струю воздуха, жидкость распыляется. Для увеличения эффективности пульверизатора сечение конца сопла делают меньше сечения остальной его части, вследствие чего скорость потока воздуха на выходе из сопла увеличивается и всасывающее действие струи воздуха возрастает. Пульверизаторы часто используют в качестве ингаляторов для разбрызгивания растворов лекарственных веществ в ротовую полость животных при лечении респираторных заболеваний.

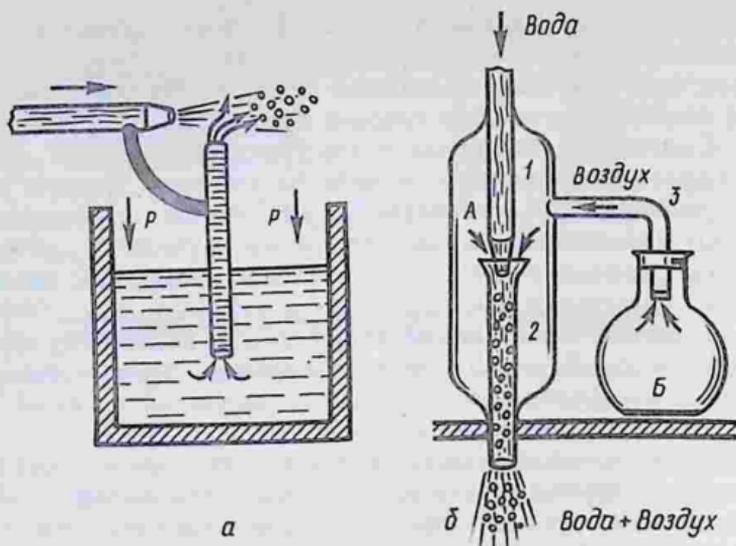


Рис. 3. Схемы приборов, действие которых основано на законе Бернулли:

a — пульверизатор (ингалятор): *p* — атмосферное давление; *б* — водоструйный насос: *A* — резервуар; *Б* — сосуд

Водоструйный насос (рис. 3, б) представляет собой резервуар *A*, в который впаяны две трубки. В трубку *1* под давлением (например, от водопроводного крана) протекает вода, попадая в трубку *2*. В суженной части трубки *1* давление понижается и становится меньше атмосферного. Поэтому в резервуаре *A* создается разрежение. Трубку *3* присоединяют к сосуду *Б*, из которого необходимо откачать воздух. Водоструйные насосы служат для получения небольших разрежений (до 100 Па). Благодаря простому устройству и гигиеничности они находят широкое применение в лабораторной и клинической практике, например для откачивания жидкости из плевры при легочных заболеваниях.

В заключение следует отметить, что в ветеринарии до сего времени еще часто используют внесистемную единицу измерения давления — мм рт. ст. = 133 Па. Давление в 760 мм рт. ст. соответствует нормальному атмосферному давлению. В некоторых случаях бывает удобно принимать это давление за нулевую точку отсчета. Так, в физиологии часто говорят о положительном давлении (в кровеносной системе, в вымени и пр.) и отрицательном давлении. Например, в аорте человека положительное давление равно 120 мм рт. ст., что с учетом атмосферного давления составляет $760 + 120 = 880$ мм рт. ст. = $1,17 \cdot 10^5$ Па. В полой вене при вдохе давление отрицательное, оно равно 5 мм рт. ст., или с учетом атмосферного давления $760 - 5 = 755$ мм рт. ст. = $1,004 \cdot 10^5$ Па.

ГИДРОДИНАМИКА ВЯЗКОЙ ЖИДКОСТИ

Между молекулами жидкости существуют силы взаимного притяжения, которые проявляются при движении одного слоя жидкости относительно другого в виде внутреннего трения или вязкости. Пусть в жидкости находится неподвижная пластина А (рис. 4), а другую пластину Б, положив ее на поверхность жидкости, будем перемещать относительно нижней пластины вдоль оси ОХ, приложив к ней силу F , касательную к поверхности жидкости. Слои жидкости, соприкасающиеся с пластинами, прилипают к ним; все же остальные слои перемещаются друг относительно друга

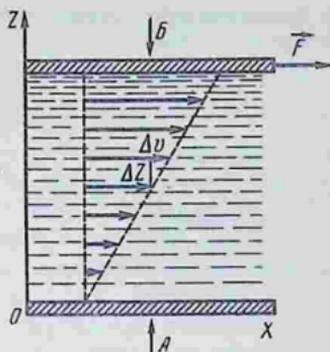


Рис. 4. К определению понятия вязкости:

А и Б — пластины; F — сила, касательная к поверхности жидкости; ОХ и ОZ — оси

так, что скорость их при переходе от пластины А к пластине Б постепенно возрастает. Слой, прилипший к пластине А, неподвижен. Скорость остальных слоев возрастает до значения той скорости, с которой верхняя пластина перемещается относительно нижней. Каждый слой получает ускорение со стороны верхнего слоя и тормозится нижним слоем. Ньютон показал, что сила F , которую необходимо приложить, чтобы два смежных слоя скользили один по другому, пропорциональна площади поверхности слоев S и градиенту скорости между ними*:

$$F = \eta S \frac{\Delta v}{\Delta z}, \quad (1.3)$$

где η — коэффициент пропорциональности, называемый динамическим коэффициентом вязкости (иногда просто вязкостью). Из (1.3) следует, что размерность этой величины

$$[\eta] = \frac{F}{S} \cdot \frac{\Delta z}{\Delta v} = \frac{H}{m^2} \cdot \frac{m}{m/c} = \text{Па} \cdot \text{с}.$$

Таким образом, единица измерения вязкости в СИ — Па·с (паскаль·секунда). Такую вязкость имеет жидкость, в которой касательная сила в 1 Н, действующая на слой площадью в 1 м², поддерживает разность скоростей в 1 м/с между двумя слоями, расстояние между которыми 1 м. В лабораторной практике часто используют другую единицу — пуаз (П), названную в честь французского ученого Пуазейля (1 Па·с = 10 П).

* Градиентом (лат. *gradiens* — шагающий) называют пространственную быстроту изменения какой-либо физической величины. Градиент скорости по оси ОZ равен $\Delta v / \Delta z$, где Δv — приращение скорости на расстоянии Δz .

1. Динамический коэффициент вязкости некоторых жидкостей при 20 °С

Жидкость	η , Па·с	η , относит.
Этиловый эфир	0,00023	0,23
Ацетон	0,00033	0,33
Вода	0,001	1,0
Этиловый спирт	0,0012	1,2
Плазма крови	0,0017	1,7
Цельная кровь	0,004—0,005	4—5
Касторовое масло	0,9	900
Глицерин	1,5	1500

Иногда коэффициент вязкости указывают в относительных единицах, показывающих, во сколько раз вязкость данной жидкости больше или меньше вязкости воды. Значения коэффициентов вязкости некоторых жидкостей, с которыми приходится иметь дело в ветеринарной практике, приведены в таблице 1.

Вязкость зависит от температуры. Так, например, относительная вязкость воды при 0°, 20° и 100 °С равна 1,8; 1,0 и 0,15.

Вязкость большинства жидкостей зависит только от их природы и от температуры; их называют *ньютоновскими*, т. е. подчиняющимися закону Ньютона (1.3). К ним относят воду, водные растворы, некоторые низкомолекулярные органические жидкости (этиловый спирт, ацетон). Коэффициент вязкости других жидкостей зависит также от давления и градиента скорости. Такие жидкости называют *неньютоновскими*. К ним относят высокомолекулярные органические соединения, суспензии, эмульсии. Так, кровь, будучи суспензией ее форменных элементов в белковом растворе — плазме, является *неньютоновской* жидкостью. Кроме того, при движении крови по сосудам ее форменные элементы концентрируются в центральной части потока, где вязкость из-за этого увеличивается. Поэтому законы Бернулли и Ньютона применимы для крови лишь с определенным приближением. Коэффициент вязкости крови изменяется и при патологических процессах. Так, при анемии относительная вязкость крови снижается до 2—3, а при полицитемии повышается до 10—15 и выше.

При течении вязкой жидкости часть ее энергии расходуется на преодоление сил трения и превращается во внутреннюю энергию жидкости и окружающих ее тел. Поэтому равенство (1.2) уже не будет иметь места. Поскольку трехчлены, стоящие в обеих частях равенства, представляют собой выражения для полных энергий единицы объема жидкости, то разность этих трехчленов должна быть равна работе, совершаемой единицей объема движущейся жидкости на преодоление сил трения при переходе от сечения 1 к сечению 2. Работа A , затрачиваемая на перемещение объема жидкости V , будет равна:

$$A = V \left[(p_1 - p_2) + \frac{1}{2} \rho (v_1^2 - v_2^2) + \rho g (h_1 - h_2) \right]. \quad (1.4)$$

ТЕЧЕНИЕ ВЯЗКОЙ ЖИДКОСТИ ПО ТРУБАМ

Течение вязкой жидкости может быть ламинарным (лат. *laminā* — пластинка) или турбулентным (лат. *turbulentus* — беспокойный). *Ламинарным* называют такое течение жидкости, при котором отсутствует перемешивание соседних слоев потока. Слои как бы скользят один по другому со скоростями тем большими, чем далее они удалены от стенок трубы или русла. Выпущенные в воду струйки краски при таком потоке не пересекаются. Если скорость потока превышает определенную величину, можно заметить, что струйки краски начинают размываться и перемешиваться и траектории частиц становятся сложными, вихревыми. Причина этого в том, что при значительной разнице между скоростями слоев жидкости в соответствии с законом Бернулли между слоями возникает разность давлений и частицы жидкости переходят из периферических слоев, где давление больше, во внутренние слои, где давление меньше. В *турбулентном* потоке скорости частиц жидкости в каждой его точке непрерывно меняются, приходят в колебательное движение, которое сопровождается появлением звука.

Скорость $v_{кр}$, при которой ламинарное течение переходит в турбулентное, называют *критической скоростью* и определяют ее из так называемого числа Рейнольдса, характеризующего режим течения жидкости. *Числом Рейнольдса* (Re) называют безразмерную величину

$$Re = \frac{Dv\rho}{\eta}, \quad (1.5)$$

где D — некоторый параметр, определяющий сопротивление потоку в данных условиях. При течении в трубе D есть диаметр трубы.

Критические значения этого числа, $Re_{кр}$, при которых течение из ламинарного переходит в турбулентное, определяют экспериментально. Так, Рейнольдс вычислил, что для воды, текущей в гладкой цилиндрической трубе, $Re_{кр} = 2300$. Для идеальной жидкости $Re_{кр} = \infty$.

Поскольку число Рейнольдса пропорционально произведению диаметра трубы на скорость потока, то движение одной и той же жидкости становится турбулентным при разных скоростях в трубах разных диаметров. В широких трубах даже при малых скоростях в жидкости возникают вихри, тогда как при движении в капиллярах при сравнительно больших скоростях поток остается ламинарным.

Пусть жидкость течет в горизонтальной трубе с внутренним радиусом R . Рассмотрим небольшой отрезок трубы длиной Δx вдали от ее концов; давление в начале отрезка обозначим через p_1 , а в конце его — p_2 . Таким образом, жидкость течет под действием перепада давлений $p_1 - p_2 = -(p_2 - p_1) = -\Delta p$. Можно показать, что при ламинарном потоке скорость цилиндрического слоя жидкости, находящегося на расстоянии r от оси трубы, равна

$$v = \frac{p_1 - p_2}{4\eta \Delta x} (R^2 - r^2), \quad (1.6)$$

т. е. скорости слоев жидкости распределяются по сечению цилиндрической трубы по параболическому закону. Эту зависимость легко проследить на следующем опыте. Наполним вертикально стоящую бюретку до половины бесцветной вязкой жидкостью (например, глицерином), а сверху осторожно нальем подкрашенный глицерин. При закрытом кране бюретки видна четкая плоская граница между жидкостями. Если кран открыть, то жидкость начнет вытекать, причем ее центральные слои будут двигаться быстрее, чем периферические, и граница между жидкостями принимает форму параболы.

Из формулы (1.6) можно вычислить расход жидкости в трубе

$$Q = \frac{\pi R^4}{8\eta} \cdot \frac{p_1 - p_2}{\Delta x} = - \frac{\pi R^4}{8\eta} \cdot \frac{\Delta p}{\Delta x}. \quad (1.7)$$

Уравнение (1.7) носит название формулы Гагена — Пуазейля, из которой видно, что *объемный расход жидкости в трубе пропорционален четвертой степени радиуса трубы и градиенту давления и обратно пропорционален коэффициенту вязкости жидкости.*

Введем обозначение $z = \frac{8\eta \Delta x}{\pi R^4}$. Тогда закон Гагена — Пуазейля можно записать в виде: $Q = (p_1 - p_2)/z$. Это выражение аналогично закону Ома, согласно которому сила тока в проводнике пропорциональна разности потенциалов на концах проводника ($\varphi_1 - \varphi_2$) и обратно пропорциональна активному сопротивлению проводника Ra , т. е. $I = (\varphi_1 - \varphi_2)/Ra$. Если считать расход жидкости величиной, аналогичной силе тока в электрической цепи, а перепад давления сопоставить с разностью потенциалов, то величину z можно считать аналогичной сопротивлению проводника. *Гидравлическое сопротивление z , как видно из определяющей его формулы, возрастает при увеличении длины трубы и уменьшении ее диаметра.*

Если несколько труб соединены последовательно или параллельно друг с другом, то, используя такие же рассуждения, какими пользуются в теории цепей постоянного тока, можно показать, что полное сопротивление последовательно соединенных

труб равно $z = z_1 + z_2 + \dots$, а при параллельном соединении $1/z = 1/z_1 + 1/z_2 + \dots$. Если n труб с одинаковыми сопротивлениями z_i соединены последовательно или параллельно, то их полные сопротивления соответственно равны

$$z = nz_i, \text{ или } z = \frac{z_i}{n}. \quad (1.8)$$

Рассмотрим пример, представляющий интерес для гемодинамики. Во сколько раз изменится гидравлическое сопротивление, если труба разветвляется на n одинаковых труб меньшего сечения и если общее сечение разветвлений в k раз больше сечения основной трубы?

Решение. 1. Обозначим радиус основной трубы R_0 , а радиус каждой из труб в разветвлении R_i . Общее сечение всех труб в разветвлении равно $n\pi R_i^2$. Оно, как следует из условия, в k раз больше сечения основной трубы, т. е. $n\pi R_i^2 = k\pi R_0^2$. Отсюда радиус каждой из труб в разветвлении $R_i = R_0 \sqrt{\frac{k}{n}}$.

2. Гидравлическое сопротивление одной из труб в разветвлении равно

$$z_i = \frac{8\eta\Delta x}{\pi R_i^4} = \frac{B}{R_i^4},$$

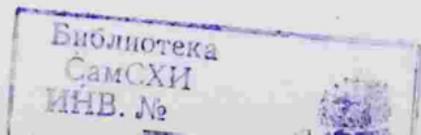
где через B обозначен постоянный для всех труб множитель в предположении, что длины всех труб одинаковы. Сопротивление основной трубы аналогично будет равно $z_0 = B/R_0^4$.

3. Сопротивление всех труб при параллельном соединении согласно (1.8) равно

$$z = \frac{z_i}{n} = \frac{B}{nR_i^4} = \frac{B}{nR_0^4 k^2/n^2} = \frac{n}{k^2} \cdot \frac{B}{R_0^4} = \frac{n}{k^2} z_0. \quad (1.9)$$

Таким образом, гидравлическое сопротивление разветвления изменяется в n/k^2 раз по сравнению с сопротивлением основной трубы. Во столько же раз изменяется и разность давлений на участке разветвления. Например, если основная труба разветвляется на 4 трубки, причем так, что общее сечение всех трубок равно сечению основной трубы ($k=1$), то разность давлений на разветвлении будет больше в 4 раза, чем на таком же участке неразветвленной трубы.

Закону Гагена — Пуазейля подчиняется, например, фильтрация, которая заключается в переносе жидкостей через поры клеточных мембран или стенок кровеносных сосудов под действием гидростатического и осмотического давлений. Скорость фильтрации рассчитывают по формуле (1.7), где R — радиус пор. Образование первичной мочи в почечных нефронах происходит в результате фильтрации под действием кровяного давления. В артериальных участках кровеносной системы вода из



плазмы крови в результате фильтрации выходит из кровеносного русла в лимфу и соединительную ткань, а в венозных участках поступает в плазму. У здоровых животных оба эти процесса уравнивают друг друга, но, например, при гипертонии выход воды из сосудов под действием повышенного давления крови начинает превышать приток воды внутрь сосудов, и развивается отек тканей.

МЕТОДЫ ИЗМЕРЕНИЯ КОЭФФИЦИЕНТА ВЯЗКОСТИ

Метод капиллярного вискозиметра (лат. viscosus — клейкий). В основу метода положен закон Гагена — Пуазейля. Рассмотрим устройство капиллярного вискозиметра Оствальда (рис. 5, а). Прибор представляет собой U-образную трубку, одно из колен которой имеет капилляр, чтобы поток жидкости в нем был ламинарным (при движении жидкости в капилляре число Рейнольдса мало). Определенный объем исследуемой жидкости вливают в широкое колено прибора, а затем с помощью груши засасывают жидкость через колено с капилляром так, чтобы уровень жидкости поднялся выше отметки А. Затем, убрав грушу, наблюдают за движением жидкости в этом колене. Когда уровень ее проходит через отметку А, включают секундомер, а когда жидкость проходит через отметку Б, секундомер выключают. Таким образом, узнают время t движения фиксированного объема жидкости V через капилляр. Движение происходит под действием гидростатического давления $p_1 - p_2 = \rho gh$, где h — разность уровней жидкости в двух коленах прибора. Эта разность уровней мало меняется в течение опыта, так как расстояние АБ значительно меньше длины капилляра Δx . Аналогичные измерения проводят, налив в вискозиметр эталонную жидкость, т. е. такую жидкость, для которой значение коэффициента вязкости (η_s) известно с большой точностью. Обычно в качестве эталонной жидкости берут воду. Прибор помещают в термостат, чтобы измерения проводились при постоянной температуре. Поскольку объем жидкости, протекающей между двумя сечениями потока $V = Qt$, то из (1.7) следует

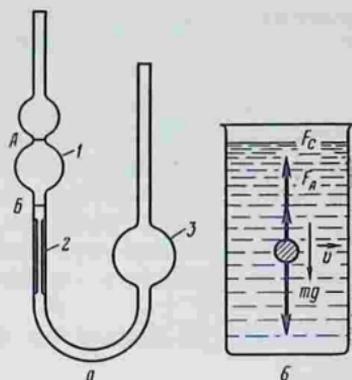
$$V = Qt = -\frac{\pi R^4 (p_1 - p_2)}{8\eta \Delta x} t = \frac{\pi R^4 \rho g h t}{8\eta \Delta x} .$$

Такие выражения можно записать как для объема исследуемой жидкости V , так и для объема эталонной жидкости V_s . Поскольку $V = V_s$, то, приравняв оба этих выражения, после сокращения на одинаковые множители легко получить, что коэффициент вязкости исследуемой жидкости

$$\eta = \eta_s \frac{\rho t}{\rho_s t_s} . \quad (1.10)$$

Рис. 5. Приборы для измерения коэффициента вязкости:

a — схема капиллярного вискозиметра Оствальда; 1 — измерительный сосуд; 2 — капилляр; 3 — приемный сосуд; А и Б — отметки жидкости; *б* — вискозиметр, основанный на законе Стокса



(Индексом «э» обозначены соответственно коэффициент вязкости, плотность и время протекания через капилляр эталонной жидкости.)

Вискозиметром Оствальда можно измерять вязкость газов и большинство жидкостей, с которыми приходится иметь дело в ветеринарной лабораторной и клинической практике. Помимо вискозиметра Оствальда, применяют и другие вискозиметры, основанные также на законе Гагена — Пуазейля.

Метод Стокса. Для более вязких жидкостей используют вискозиметры, основанные на измерении скорости падения в жидкости маленьких шариков. Количественные расчеты движений тел в вязкой жидкости при наличии вихрей очень сложны, однако они упрощаются для ламинарного потока. При равномерном движении в жидкости шарика с небольшой скоростью он обтекается ламинарным потоком. Сила сопротивления, действующая на шарик при движении его с небольшой скоростью в неограниченной вязкой жидкости (т. е. при большом удалении его от стенок сосуда), пропорциональна радиусу шарика R , коэффициенту вязкости жидкости и скорости движения шарика (закон Стокса)

$$F_c = 6\pi\eta Rv. \quad (1.11)$$

Пусть в жидкости падает шарик массой m (рис. 5, б). На него действуют три силы.

1. Сила тяжести, направленная вертикально вниз: $mg = \rho Vg = (\frac{4}{3})\pi R^3 \rho g$, где ρ — плотность материала шарика.

2. Выталкивающая, архимедова сила, направленная вертикально вверх: $F_A = \rho_{ж} Vg = (\frac{4}{3})\pi R^3 \rho_{ж} g$, где $\rho_{ж}$ — плотность жидкости.

3. Сила Стокса, также направленная вертикально вверх. Под действием этих трех сил шарик в соответствии с законом Ньютона приобретает ускорение: $ma = mg - F_A - F_c$.

По мере падения шарика скорость его возрастает, что приводит к возрастанию силы Стокса. Через определенное время шарик достигает такой скорости, при которой его ускорение делается равным нулю и движение шарика становится равномерным. При этом $mg = F_A + F_c$, или $\frac{4}{3}\pi R^3 g(\rho - \rho_{ж}) = 6\pi\eta Rv$. Отсюда коэффициент вязкости

$$\eta = \frac{2}{9} \cdot \frac{\rho - \rho_{ж}}{\nu} gR^2. \quad (1.12)$$

Закон Стокса широко используют в коллоидной химии, молекулярной физике, метеорологии, биологии. Пользуясь формулой (1.12), можно вычислять коэффициент вязкости, скорость осаждения коллоидных частиц в суспензиях и эмульсиях, взвешенных в воздухе пылинок, капелек тумана и т. п. Считая в первом приближении эритроциты сферическими, можно по этой формуле вычислять коэффициент вязкости плазмы крови.

ФИЗИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА КРОВИ

Кровь выполняет в организме животных важнейшие физиологические функции. В легких кровь обогащается кислородом, который затем доставляет тканям и органам. В пищеварительном тракте она получает растворенные составные части продуктов питания и разносит их по организму. Из клеток в кровь поступают некоторые продукты обмена веществ, которые она переносит к органам выделения: почкам, легким, коже. Но, кроме того, кровь выполняет и чисто физическую функцию: обладая большой теплопроводностью, она обеспечивает перенос теплоты, образуемой в результате жизнедеятельности во всех частях организма, и способствует тем самым поддержанию постоянной температуры тела у теплокровных животных.

Кровь — непрозрачная вязкая суспензия, состоящая из жидкой части (плазмы) и взвешенных в ней кровяных клеток, называемых форменными элементами (эритроцитов, лейкоцитов, тромбоцитов и др.). Плотность цельной крови у позвоночных равна $(1,042-1,056) \cdot 10^3$ кг/м³, плотность эритроцитов примерно $1,09 \cdot 10^3$, а плазмы — $(1,025-1,034) \cdot 10^3$ кг/м³. Количественные характеристики крови для некоторых животных приведены в таблице 2.

Относительное количество составных частей крови можно определить центрифугированием. Если поместить кровь в пробирку и привести пробирку во вращательное движение, то на каждую частицу, находящуюся на расстоянии r от центра вращения, действует центробежная сила инерции $F_{ц} = (\rho - \rho_{ж}) V \omega^2 r$, где ρ — плотность частицы; $\rho_{ж}$ — плотность жидкости; V — объем частицы и ω — угловая скорость вращения. Если $\rho > \rho_{ж}$, то $F_{ц} > 0$, т. е. сила направлена от центра вращения. Это означает, что более тяжелые, чем жидкость, частицы будут перемещаться от оси вращения ко дну пробирки. Опыты показывают, что при центрифугировании крови эритроциты располагаются на дне пробирки, плазма находится в ее верхней части, а другие форменные элементы образуют слои между ними. Суммарный объем форменных элементов в процентах по отношению ко всему

2. Физические свойства крови (приводимые в таблице величины усредненные, так как они зависят от возраста, пола, породы и состояния животного)

Вид животного	Плотность крови, кг/м ³	Масса крови, мл/кг	Гематокрит Φ , %	Количество эритроцитов в 1 мкл крови, млн	СОЭ в норме, мм/ч
Лошадь	1054	85—100	39	6—9	64
Крупный рогатый скот	1055	65—82	36	5—7,5	0,70
Свинья	1048	65—80	42	6—7,5	8,0
Пушные звери	1056	55—60	32	8,5—11	2,5
Птицы (куры)	1052	90—120	37	2,5—4,9	4,0
Рыбы	1035	35—40	39	1,5—2,5	4,0

объему крови называют *гематокритом* (Φ). Величина гематокрита $\Phi = 30—40\%$. Отсюда видно, что кровь есть суспензия высокой концентрации, что и обуславливает ее отличие от ньютоновских жидкостей. Ее вязкость значительно больше, чем у воды. Так, у здоровых животных вязкость плазмы в относительных единицах $\eta_n = 1,7—2,2$, а цельной крови — $\eta_k = 4,5—5,0$. Различие между η_n и η_k определяется величиной гематокрита и может быть описано некоторыми эмпирическими уравнениями. Например, уравнение Хатчека имеет вид: $\eta_k = \eta_n / (1 - \sqrt{\Phi})$. Кроме того, коэффициент вязкости крови зависит еще от скорости ее движения в сосудах: в крупных сосудах, где скорость крови велика, ее коэффициент вязкости меньше, чем в капиллярах.

Основную роль в снабжении организма кислородом играют эритроциты (греч. *эритрос* — красный + *китос* — клетка), которые у позвоночных содержат значительное количество гемоглобина — органического вещества, способного связывать кислород. Литр крови, лишенной эритроцитов, может растворить в себе только 3 мл кислорода при нормальном атмосферном давлении, тогда как литр цельной крови связывает 200 мл кислорода. Эритроциты млекопитающих имеют вид двояковогнутых дисков и состоят из мембраны толщиной 7,5 нм и жидкого, почти насыщенного раствора гемоглобина. Поверхность эритроцита благодаря его форме в 1,6 раза больше, чем если бы он имел вид шарика при том же объеме; увеличенная поверхность позволяет ему в большей степени адсорбировать кислород. Диаметр эритроцитов млекопитающих примерно 5 мкм, но поскольку их количество очень велико, то общая поверхность эритроцитов значительно превышает поверхность тела животного.

Следует отметить, что точно определить форму и размеры эритроцитов очень трудно, во-первых, потому, что они изменяют ее при движении в капиллярах, а во-вторых, потому, что их размеры немногим больше длины световой волны ($\sim 0,5$ мкм) и при наблюдении в микроскоп их видимая форма искажается

вследствие явления дифракции. При наблюдении в электронном микроскопе эритроциты приходится фиксировать, что влечет за собой изменение их механического состояния по сравнению с состоянием в потоке крови. Несмотря на то что диаметр эритроцитов 5—8 мкм, они могут проникать в капилляры диаметром до 3 мкм. При деформациях эритроцитов площадь их соприкосновения со стенками капилляров увеличивается, что ведет к увеличению скорости газообмена.

Если бы эритроцит имел строго сферическую форму, то при любых деформациях площадь его поверхности возрастала, поскольку тело сферической формы имеет минимальную поверхность при заданном объеме. Увеличение площади поверхности повлекло бы за собой растяжение мембраны и ее возможный разрыв. При несферической форме площадь поверхности не обязательно должна увеличиваться при деформациях, и поэтому эритроцит легко изменяет свою форму, не повреждая своей клеточной оболочки. Бывают случаи, когда эритроциты имеют сферическую форму — при болезни, называемой сфероцитозом. Мембрана таких эритроцитов при движении через капилляры растягивается, и определенный процент эритроцитов разрушается. Уменьшение их количества в крови ведет к анемии, обусловленной уменьшением снабжения крови кислородом.

Если кровь с добавленным в нее антикоагулянт поместить в вертикально расположенный капилляр, то можно заметить, что цельная кровь расслаивается вследствие осаждения в плазме более тяжелых эритроцитов под действием силы тяжести. Считая в первом приближении эритроциты сферическими, можно применить к ним закон Стокса и вычислить скорость их оседания (СОЭ) по формуле (1.12). Однако такие вычисления дают значения СОЭ меньшие, чем те, которые наблюдают в опыте в норме (см. таблицу 2). Причина такого влияния состоит в том, что эритроциты могут склеиваться друг с другом, образовывать конгломераты, напоминающие по форме «монетные столбики». В результате эффективный радиус оседающих частиц увеличивается и СОЭ возрастает. Весьма важно, что на величину СОЭ влияет вязкость плазмы крови; при воспалительных процессах, беременности и при других патологиях СОЭ возрастает за счет изменения состава плазмы. Поэтому измерение СОЭ служит важным диагностическим приемом.

Мембраны эритроцитов обладают значительной прочностью, однако при определенных физико-химических воздействиях они разрушаются. Свойство эритроцитов и других форменных элементов крови разрушаться под действием механических, тепловых и иных факторов представляет значительный интерес для клиницистов, так как степень прочности мембран меняется при некоторых патологиях, что может быть использовано в диагностических целях. Резистентность эритроцитов обычно исследуют

в аппарате для встряхивания, в котором создают большие динамические перегрузки. Однако при этом получают лишь общее представление о прочности эритроцитарных мембран, а лейкоциты и другие клетки этим способом вообще не могут быть исследованы. Гораздо более информативен метод ультразвукового гемолиза (УЗ гемолиза), т. е. разрушения эритроцитов ультразвуком, разработанный В. Б. Акопяном, сущность которого состоит в облучении крови ультразвуком при интенсивности порядка 10^4 Вт/м². Раствор крови, содержащий антикоагулянт, помещают в кювету фотоэлектроколориметра и пропускают через нее свет, интенсивность которого регистрируют расположенным за кюветой фотоэлементом. Затем в кювету на определенное время вносят излучатель ультразвука. Часть эритроцитов разрушается, что ведет к изменению поглощения света раствором. По изменению степени поглощения света можно наблюдать кинетику УЗ гемолиза, т. е. зависимость количества разрушенных клеток от времени облучения их ультразвуком.

Исследование кинетики УЗ гемолиза показало, что прочность эритроцитарных мембран различна у здоровых и больных животных. Например, при циррозе печени эритроциты частично повреждаются токсическими продуктами, которые насыщают кровь вследствие ухудшения деятельности печени. При этом происходит снижение стойкости всей массы эритроцитов. При заболеваниях воспалительного характера, таких, как пневмония, мастит, эндометрит, увеличивается скорость разрушения эритроцитов, что связано с уменьшением в крови молодых форм этих клеток, обладающих мембранами, прочность которых повышена по сравнению со старыми формами клеток. Мерой прочности мембран можно считать ультразвуковую резистентность R — величину, обратную средней скорости разрушения клеток, показывающую, какая часть из оставшихся клеток разрушается в единицу времени при стандартных условиях опыта. Ранее систематических исследований прочности эритроцитов не проводили, и лишь с помощью УЗ гемолиза удалось определить резистентность мембран эритроцитов у ряда животных. Для исследований подбирали клинически здоровых, нормально развитых особей одного и того же возраста и пола. Ультразвуковая резистентность эритроцитов оказалась зависящей от массы животного m в соответствии с эмпирической формулой: $R = 24 m^{0.66}$. Эта зависимость показана на рисунке 6. Показатель степени в этой формуле меньше единицы, откуда следует, что в ряду близких видов или в процессе роста резистентность увеличивается медленнее, чем масса животных. Сравнивая рисунок 6 с рисунком 30 (гл. III), иллюстрирующим связь интенсивности обмена веществ с массой тела, можно заметить определенное сходство между ними, на основании чего можно предположить, что резистентность, помимо массы, связана с интенсивностью обменных

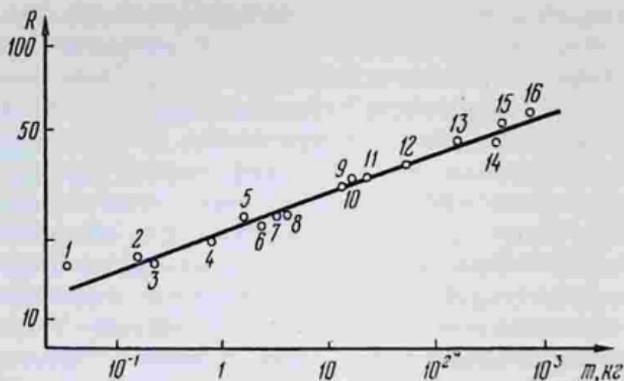


Рис. 6. Зависимость ультразвуковой резистентности эритроцитов некоторых животных от их массы:

1 — белая мышь; 2 — белая крыса; 3 — морская свинка; 4 — курица; 5 — кролик; 6 — песец; 7 — лиса; 8 — собака; 9 — коза; 10 — овца; 11 — свинья; 12 — человек; 13 — пони; 14 — корова; 15 — лошадь; 16 — бык; R — резистентность в относительных единицах; m — масса животного (по данным В. Б. Аюпяна)

процессов в организме животного. Подтверждение этого было получено при сравнении скорости УЗ гемолиза животных одного вида, но находящихся в разных условиях. Так, эритроциты стриженной овцы менее устойчивы, чем эритроциты овцы, покрытой шерстью. У коз, обитающих в горах, стойкость эритроцитов повышена по сравнению с козами, живущими на открытой местности. Заметно отличаются по прочности эритроциты особей мужского и женского пола. У особей женского пола прочность эритроцитарных мембран в 1,2 раза меньше, чем у особей мужского пола. Биологический смысл этого явления еще не получил объяснения. Интересно отметить, что прочность эритроцитов барана после кастрации понижается и лишь незначительно отличается от прочности эритроцитов овец.

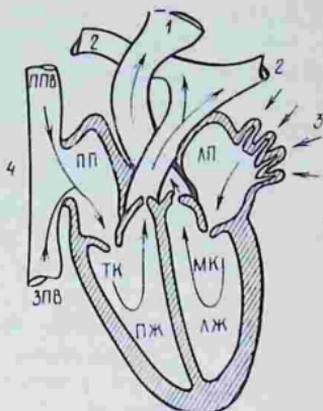
Приведенные результаты свидетельствуют о высокой информативности метода УЗ гемолиза и о возможности использования его в диагностических целях. Подобным же методом могут быть исследованы не только эритроциты, но и другие форменные элементы крови, а также сперматозоиды.

СЕРДЦЕ КАК МЕХАНИЧЕСКАЯ СИСТЕМА

Сердце является основным источником энергии, обеспечивающим движение крови в сосудистой системе. Оно переводит химическую энергию, заключенную в молекулах АТФ, образующихся в процессе гликолиза и окислительного фосфорилирования в сердечной мышце, в механическую работу. Таким образом, сердце представляет собой работающий в импульсном режиме хемозлектромеханический насос. Сердце у млекопитаю-

Рис. 7. Упрощенная схема сердца млекопитающих:

ПЖ и ЛЖ — правый и левый желудочки; ПП и ЛП — правое и левое предсердия; МК и ТК — клапаны; 1 — аорта; 2 — легочные артерии; 3 — легочные вены; 4 — полая вена (ППВ — передняя крациальная, ЗПВ — задняя каудальная)



щих и птиц состоит из четырех обособленных камер — двух предсердий и двух желудочков. Оно разделено на две половины — правую и левую, сообщаемые между собой только через кровеносные сосуды (рис. 7). Правое предсердие получает кровь от всех частей тела, посылает ее в правый желудочек, откуда по легочной артерии кровь направляется к легким. Здесь она обогащается кислородом и по легочной вене возвращается в левое предсердие и левый желудочек. Затем ритмическими сокращениями кровь разгоняется по всему телу. Сокращения сердечной мышцы создают разность давлений в артериальной и венозной системах, благодаря чему и возникает движение крови.

Фаза сокращения сердца называется систолой, а фаза расслабления — диастолой. Частота сердечных сокращений обычно тем больше, чем меньше масса животного (рис. 8), так как чем меньше масса, тем больше отношение поверхности к объему данного тела и тем больше теплопотери в окружающую среду, следовательно, тем больше обмен веществ и снабжение организма кислородом (см. гл. III, рис. 31). При каждом сокращении правый и левый желудочки выбрасывают одинаковое количество крови, называемое систолическим объемом. Систолический объем у лошади и у крупного рогатого скота достигает соответственно 850 и 580 мл, у человека — 60—70, у овцы — 55,

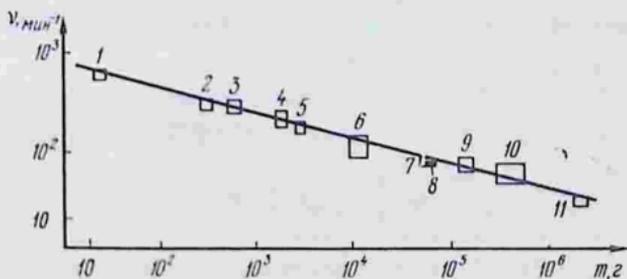


Рис. 8. Зависимость частоты сердечных сокращений v от массы животного m (взрослые особи в норме):

1 — мышь; 2 — морская свинка; 3 — крыса; 4 — курица; 5 — кролик; 6 — собака; 7 — овца; 8 — человек; 9 — свинья; 10 — корова; 11 — слон

у собаки — 14 мл. При физической нагрузке этот объем увеличивается. Объем крови, выбрасываемой сердцем в минуту, называют *минутным объемом кровотока*, который равен систолическому объему, умноженному на число сердечных сокращений в минуту*.

Вызывая движение крови в сосудистой системе, сердце совершает работу, которая превращается в энергию потока крови и расходуется на преодоление вязкости в сосудистой системе. Оценить работу сердца можно приблизительно следующим образом. Обозначим через A работу сердца за время его сокращения и через V объем крови, выбрасываемой сердцем за время одного сокращения. Индексом 1 обозначим величины, относящиеся к артериальной крови, а индексом 2 — к венозной. Тогда работу сердца можно вычислить по формуле (1.4), предварительно упростив ее. Поскольку полая вена и аорта находятся на одном уровне, то $h_1 - h_2 = 0$. Скорость и давление крови в аорте значительно больше, чем в полой вене, а поэтому величинами v_2 и p_2 можно пренебречь по сравнению с величинами v_1 и p_1 . Отбрасывая для удобства индекс 1, получаем для характеристики работы сердца следующее выражение

$$A = pV + \frac{\rho v^2 V}{2}, \quad (1.13)$$

где p — разность между систолическим и диастолическим давлениями, а v — скорость крови в момент изгнания из желудочка.

В малом круге кровообращения кровь встречает значительно меньшее сопротивление, и поэтому начальное давление в правом желудочке примерно в 5—6 раз меньше, чем в левом. Начальные скорости крови в большом и малом кругах кровообращения практически равны. Полная работа сердца состоит из работы по преодолению сопротивления в большом и малом кругах кровообращения. Приняв разность между систолическим и диастолическим давлениями в правом желудочке $p_{п.ж}$ равной $1/5$, соответствующей разности давлений в левом желудочке

($p_{л.ж}$), т. е. $p_{п.ж} = \frac{1}{5} p_{л.ж}$, можно написать

$$\begin{aligned} A &= A_б + A_м = \left(p_{л.ж} V + \frac{1}{2} \rho v^2 V \right) + \left(\frac{1}{5} p_{л.ж} V + \frac{1}{2} \rho v^2 V \right) = \\ &= \frac{6}{5} p_{л.ж} V + \rho v^2 V. \end{aligned}$$

* Общая масса крови в организме млекопитающих составляет примерно $1/13$ от массы животного, однако только часть ее участвует в циркуляции, а остальное количество депонировано в селезенке, печени, коже и некоторых других органах.

По полученной формуле вычислим работу, производимую сердечной мышцей крупного рогатого скота за одно сокращение. Систолическое давление в момент изгнания примем равным 100 мм рт. ст., а диастолическое — 70 мм рт. ст. Следовательно, $p_{л.ж} = 30$ мм рт. ст. = 3990 Па. Среднюю скорость крови на выходе из сердца примем равной 0,5 м/с. Объем крови, выбрасываемой за одно сокращение, 580 мл и плотность крови $1,05 \cdot 10^3$ кг/м³. Подставляя в каждый из членов формулы приведенные величины, получим $A = 2,78$ Дж + 0,15 Дж = 2,93 Дж. Время одного сокращения желудочков примем равным 0,25 с. Поэтому мощность сердца $N = 2,93$ Дж/0,25 с = 11,7 Вт.

Расчет этот достаточно приближителен, так как мы не учитывали изменения давления крови в процессе ее изгнания из желудочка, однако по порядку величины расчет вполне удовлетворителен. Следует отметить, что при физической нагрузке мощность сердца возрастает в связи с тем, что возникает необходимость ускорения движения крови для улучшения снабжения кислородом органов и тканей. При этом дополнительная работа сердца расходуется на увеличение гидродинамической части в формуле (1.13). Учет всех факторов работы сердца и точное вычисление его работы в настоящее время еще не представляются возможными.

В отличие от насосов, применяемых в технике, сердце работает без перерыва в течение всей жизни организма, сокращаясь, например, за 70 лет жизни человека около 2,5 млрд раз. Самые надежные механизмы обеспечивают не более 10 млн переключений, что в сотни раз меньше. Надежность биологических систем определяется самовосстановлением рабочих органов. За 70 лет сердце человека совершает работу примерно 10^9 Дж. Этой работы было бы достаточно, чтобы поднять товарный вагон на вершину Эльбруса. При этом сердце выбрасывает в аорту такое количество крови, которая, если бы она не двигалась по замкнутой системе, могла бы заполнить канал длиной в 1 км такой ширины и глубины, что по нему мог бы двигаться морской лайнер.

ФИЗИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ДВИЖЕНИЯ КРОВИ В СОСУДИСТОЙ СИСТЕМЕ

Выходя из аорты, кровь движется далее по разветвляющимся элементам кровеносной системы и, попадая в капилляры, выполняет свою основную функцию — снабжает кислородом клетки тканей и забирает от них продукты метаболизма.

Общее сечение капилляров примерно в 600—800 раз больше сечения аорты, а как следует из формулы (1.1), скорость течения крови в капиллярах должна быть во столько же раз меньше скорости крови в аорте (в аорте средняя скорость примерно

0,5 м/с; в капиллярах — 0,3—0,5 мм/с). В качестве конкретного примера приведем данные, полученные непосредственными измерениями в системе сосудов одной ветви брыжеечной артерии собаки. Одна артерия диаметром 3 мм в конечном счете разветвляется на 47 300 000 капилляров диаметром 0,008 мм. Площадь сечения артерии 7 мм², общая площадь сечения капилляров 2378 мм². Скорости кровотока в артерии и в капиллярах соответственно равны 16,8 и 0,05 см/с. Замедление тока крови в капиллярах имеет важное физиологическое значение, так как при большой скорости кровь не успевала бы обмениваться кислородом и растворенными в ней веществами с клетками и тканями.

Для определения характера движения крови в артериях вычислим число Рейнольдса, приняв плотность крови $\rho = 10^3$ кг/м³, коэффициент вязкости $\eta = 5 \cdot 10^{-3}$ Па·с, скорость крови $v = 0,5$ м/с и диаметр сосуда $D = 8$ мм = 0,008 м. По формуле (1.5):

$$Re = \frac{Dvp}{\eta} = \frac{0,008 \cdot 0,5 \cdot 10^3}{5 \cdot 10^{-3}} = 800.$$

Критическое значение числа Рейнольдса при движении крови по трубе $Re_{кр} \approx 2000$. Таким образом, $Re < Re_{кр}$, и движение крови должно быть ламинарным, что, действительно, имеет место при нормальных условиях. В некоторых случаях, например, при резком сужении просвета сосудов течение становится турбулентным, что соответствует патологическому отклонению от нормы.

Падение давления на участках потока согласно закону Гагена — Пуазейля пропорционально расходу крови в данном месте потока и его гидравлическому сопротивлению (что, как говорилось выше, аналогично закону Ома). Если аорта разветвляется на n сосудов меньшего диаметра, общее сечение которых в k раз больше сечения аорты, то падение давления на разветвлениях согласно (1.9) должно быть в n/k^2 раз больше падения давления на участке аорты. Конечно, эта формула достаточно приближенная, поскольку при выводе ее мы не учитывали многих отличий кровеносной системы от разветвленных водопроводных труб, однако опыт показывает, что и в кровеносной системе падение кровяного давления в разветвленных сосудах больше, чем в крупных артериях. В артериях давление падает примерно на 20%, в артериолах — на 50, в капиллярах — на 20 и в венах, в которых скорость кровотока невелика, — на 10%.

Стенки кровеносных сосудов неодинаковы по своему строению. В отличие от других сосудов аорта и крупные артерии имеют эластичные стенки, состоящие, помимо мышечных волокон, из эластина и коллагена. Растяжение эластина очень велико, он допускает деформации до 200—300%. Коллаген растягивается меньше (предельная деформация до 10%). Оба эти вещества обладают переменными и сравнительно небольшими

модулями упругости: от $1 \cdot 10^5$ до $6 \cdot 10^5$ Па у эластина и от $1 \cdot 10^7$ до $1 \cdot 10^8$ Па у коллагена (для сравнения, у стали модуль упругости $2,16 \cdot 10^{11}$ Па). Мышечные волокна, сокращаясь под действием нервных импульсов или химических стимуляторов, могут менять диаметр сосуда. Таким образом, эластичная и мышечная ткани осуществляют регулирование кровеносного русла. С уменьшением диаметра сосудов доля эластичной ткани в них уменьшается, и уже артерии (диаметр менее 100 мкм) почти полностью состоят из мышечной ткани, растяжимость которой значительно меньше. Стенки капилляров построены всего лишь из нескольких слоев клеток, не покрытых ни эластичной, ни мышечной тканями. По венам кровь течет с малой скоростью (~ 10 мм/с) и при низком давлении (15—20 мм рт. ст.). Поэтому в их стенках мало эластичных элементов. Внутри вен имеются клапаны, препятствующие обратному течению крови. Клапанов больше в тех венах, в которых кровоток происходит в направлении, обратном направлению силы тяжести.

Течение жидкости по трубкам с эластичными стенками обладает определенной спецификой. В результате давления жидкости растягиваются стенки такой трубки, и часть энергии потока превращается в потенциальную энергию упругой деформации стенки. Это явление, малосущественное при постоянном давлении, играет большую роль, когда давление периодически меняется, например, под действием пульсирующего насоса, установленного в начале трубы. Если такой насос проталкивает жидкость в трубу с твердой стенкой, уже заполненную жидкостью, то течение будет резко пульсирующим. Если стенка трубы эластичная, то она вблизи насоса растягивается, и объем жидкости, вмещаемой в этом месте трубой, увеличивается. Затем, когда давление со стороны насоса падает, стенка трубы сокращается и потенциальная энергия стенки переходит в кинетическую энергию жидкости, в результате чего избыток жидкости из начального участка трубы переходит в следующий ее участок, стенка которого сначала тоже растягивается, а затем, сжимаясь, перегоняет жидкость в остальные части трубы, и т. д.

Растяжение и постепенное сжатие стенок эластичной трубы обеспечивают более равномерное протекание в ней жидкости при пульсирующем насосе. Деформация стенки распространяется вдоль трубы и образует так называемую *пульсовую волну* (рис. 9). Скорость пульсовой волны можно приближенно определять по формуле

$$v_n = \sqrt{\frac{E}{3\rho} \left[1 - \left(\frac{d}{D} \right)^2 \right]}, \quad (1.14)$$

где E — модуль Юнга для материала, из которого сделана труба; D и d — соответственно ее внешний и внутренний диаметры; ρ — плотность жидкости в трубе.

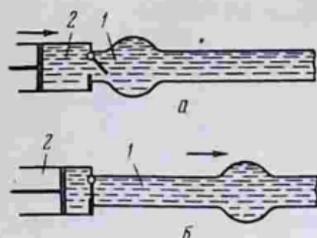


Рис. 9. Образование пульсовой волны в эластичной трубе:

1 — клапан; 2 — насос; а — при движении слева направо поршень насоса открывает клапан и вводит в заполненную трубу дополнительный объем жидкости, который растягивает стенку трубы у ее основания; б — при остановке поршня давление жидкости закрывает клапан и деформация перемещается вдоль стенки трубы

Вычислим скорость пульсовой волны в артериях, для которых отношение d/D примерно одинаково и равно 0,9. Модуль Юнга для стенок артерий примем $E = 10^6$ Н/м². Подставляя эти значения в формулу (1.14), получаем $v_n = 8$ м/с, что достаточно хорошо совпадает с измеренными значениями пульсовой волны у человека. Поскольку скорость пульсовой волны зависит от модуля упругости, то она имеет меньшие значения в сосудах эластичного типа и большие в сосудах мышечного типа. При некоторых заболеваниях, а также с возрастом упругость стенок артерий и соответственно модуль упругости возрастают, и скорость пульсовой волны увеличивается. Скорость пульсовой волны легко измерить. Так, от момента сердечного сокращения до появления пульса в лучевой артерии человека проходит около 0,1 с, а расстояние от сердца до места измерения пульса примерно 70 см, что дает значение $v_n = 7$ м/с. За это время кровь проходит в артерии расстояние всего лишь 5 см.

Эластичность стенок артерий позволяет поддерживать постоянную скорость кровотока и непрерывность снабжения тканей кислородом. Пульсовая волна характеризуется частотой, соответствующей частоте сердечных сокращений, продолжительностью, напряжением, т. е. давлением, которым можно сдавить артерию до исчезновения пульса. Поэтому различают пульс учащенный и уреженный, быстрый и медленный, высокий и низкий. Пульс отражает работу сердца и кровеносных сосудов, и исследование пульса является одним из важных методов медицинской и ветеринарной диагностики. У сельскохозяйственных животных пульс исследуют на определенных артериях: у лошади — на наружной подчелюстной, у коров — на лицевой, у мелких животных — на бедренной.

В процессе старения организма, а также при определенных заболеваниях, чрезмерном питании, а у человека также при злоупотреблении алкоголем и курением возникает атеросклероз — утолщение и уплотнение стенок артерий за счет отложения на их внутренней поверхности холестериновых бляшек, что ведет к сужению просвета артерий и к потере их стенками эластичности. Поскольку, как следует из закона Гагена — Пуазейля, гидравлическое сопротивление трубы растет обратно пропорционально четвертой степени ее радиуса, давление в сосуде увеличивается в такой же степени, так как расход крови в си-

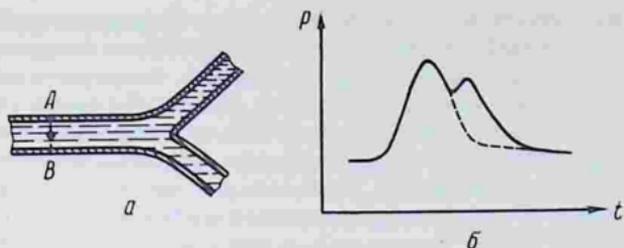


Рис. 10. Отражение волны от места разветвления артерии: *а* — место разветвления артерии; *б* — зависимость давления p в пульсовой волне в сечении АВ от времени t ; сплошная кривая — при наличии разветвления; пунктирная кривая — при отсутствии разветвления

стеме остается постоянным. При этом затрудняется работа сердца. Кроме того, уменьшение эластичности стенок артерий влечет за собой нарушение равномерности потока крови и ухудшение снабжения кровью клеток и тканей.

При падении на границу раздела двух сред любая волна отражается и отраженная волна складывается с падающей. Отражение пульсовых волн происходит в местах разветвлений кровеносных сосудов (рис. 10, *а*). Отраженная волна, складываясь с падающей, создает на кривой давления дополнительные импульсы (рис. 10, *б*). Зная скорость пульсовой волны и время, прошедшее между основным импульсом и импульсом, обусловленным отраженной волной, можно вычислить расстояние, на котором находится место разветвления артерий от точки, в которой измеряется пульс.

Отраженная волна препятствует нормальному потоку крови в артерии и затрудняет работу сердца и всей системы кровообращения. Можно показать, что отраженная волна очень мала, если поперечное сечение артерии до разветвления равно сумме поперечных сечений сосудов после разветвления, а именно такое соотношение имеет место у здорового организма. С возрастом и при патологиях разность между сечениями основного сосуда и суммарным сечением разветвлений увеличивается, так как периферические артерии сужаются, а амплитуда отраженной волны пропорциональна этой разности сечений сосудов. Иногда стенка аорты под действием отраженной пульсовой волны расширяется выше нормы. Это явление носит название *аневризмы аорты* и возникает, как правило, в брюшной части аорты немного выше ее разветвления. При сильном расширении стенка аорты может разорваться, что ведет к летальному исходу. Причина возникновения аневризмы не только в возрастании артериального давления в области отраженной волны, но и в изменении механических свойств артериальных стенок с возрастом.

Пulsации крови в сосудистой системе вызывают вибрации всех органов и тканей. Достаточно сильные вибрации приводили бы к нежелательным явлениям в организме, и природа позаботилась свести эти явления к минимуму. В значительной степени пульсации крови, как мы видели, сглаживаются эластичными стенками артерий. Кроме того, топология кровеносной системы такова, что пульсовые волны, отраженные на многочисленных изгибах сосудов, в значительной степени гасят друг друга, так как отраженные волны имеют самые различные фазы. Это особенно видно в сосудах, питающих кровью головной мозг. Система ветвления артерий, изогнутое колено, которое образует внутренняя сонная артерия при входе в череп, замкнутый коленообразный круг, расположенные у основания мозга, сильная извилистость артерий, снабжающих мозг кровью, — все это приводит к практическому отсутствию гемодинамических вибраций внутри мозга.

Движение крови в капиллярах представляет особый интерес. Такие сосуды ничтожно малы, их толщина в 50 раз меньше толщины человеческого волоса, но общая площадь поперечного сечения у человека составляет 50 м^2 , что в 25 раз больше поверхности его тела. В теле человека насчитывают до 150 млрд капилляров. Если бы их можно было вытянуть в одну линию, то длина этой линии составила бы 80 тыс. км, что всего лишь в 4,5 раза меньше расстояния от Земли до Луны.

Несмотря на то что капилляры были обнаружены в 1661 г., нам до сегодняшнего дня далеко не все известно о физических свойствах этих микроскопических сосудов. Не известны точно упругие свойства и структура их стенок. Во многом неясен процесс проталкивания через них эритроцитов, диаметр которых бывает больше диаметра капилляров. Под действием ряда причин просвет капилляров может изменяться. Так, в покоящейся мышце часть капилляров закрыта. Когда же наступает необходимость интенсивного снабжения мышцы кислородом при активной ее работе, бездействующие капилляры открываются. Некоторые другие кровеносные сосуды также могут изменять свой просвет под действием условно-рефлекторной деятельности коры головного мозга.

Движение крови в сосудистой системе — очень сложный процесс, на который влияют многие факторы, не поддающиеся пока что строгому учету. Количественный расчет гемодинамических явлений упрощается при использовании формальной аналогии между ними и явлениями, происходящими в электрических цепях. Как уже говорилось, при постоянном потоке вязкой жидкости в трубе закон Гагена — Пуазейля аналогичен закону Ома на участке цепи постоянного тока. В сосудистой системе поток крови не постоянный, а пульсирующий, а поэтому гидродинамическую аналогию можно расширить, используя теорию

цепей переменного тока. Генератор переменного тока будет аналогом сердечной мышцы. Поскольку движение крови происходит только в одном направлении, то клапанам сердца можно сопоставить выпрямитель переменного тока.

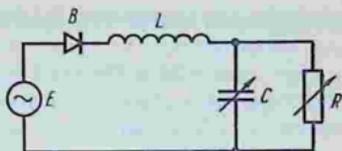


Рис. 11. Аналоговая электрическая цепь, соответствующая сердечно-сосудистой системе

Участок эластичного сосуда, до которого дошла пульсовая волна, сохраняет некоторый объем крови, т. е. обладает емкостью, аналогично тому, как обладает электроемкостью конденсатор в электрической цепи. Индуктивность в электрической цепи в соответствии с законом Ленца определяет ее инерционные свойства (чем больше индуктивность, тем медленнее нарастает ток в цепи), т. е. является аналогом массы при движении тела, в частности жидкости. Так же, как инерция крови и эластичность артерий сглаживают пульсации в сосудистой системе, электроемкость и индуктивность, связанные определенным образом, сглаживают пульсации электрического тока, полученного после выпрямления переменного тока в выпрямляющем элементе (например, в полупроводниковом диоде). Поэтому сосудистая система сопоставляется с аналоговой электрической цепью (рис. 11), в которой E — генератор переменного напряжения, моделирующий сердце; B — выпрямитель, аналог клапанов сердца; L — катушка индуктивности, моделирующая инерционные свойства крови; C — конденсатор, моделирующий процессы, связанные с эластичностью артериальных стенок. Активное сопротивление и емкость изображены переменными в связи с тем, что гидравлическое сопротивление и эластичность сосудов могут меняться. Соотношения между электрическими и гидродинамическими величинами приведены ниже.

Аналогия между параметрами гидродинамической и электрической цепи

Гидродинамические величины	Электрические величины
Давление p	Потенциал φ
Объемный расход жидкости Q	Сила тока I
Гидравлическое сопротивление z	Активное сопротивление R
Гидродинамическая емкость C	Электроемкость C
Гидродинамическая индуктивность L	Индуктивность L

Примечание.

$$z = \frac{128\eta\Delta x}{\pi d^4}; \quad C = \frac{\pi d^4}{4Eh}$$

$$L = \frac{4\rho}{\pi d^2}$$

где E — модуль упругости стенок сосуда; d — его внутренний диаметр; h — толщина стенок сосуда.

МЕТОДЫ ИЗМЕРЕНИЯ ДАВЛЕНИЯ КРОВИ

Для непосредственного измерения артериального давления у животных артерию обнажают, надрезают и в разрез вводят изогнутую трубку-канюлю, представляющую собой трубку Пито. Канюля соединена с манометром или с самописцем, позволяющим вычерчивать кривую изменения давления крови в артерии. При операциях иногда проводят непосредственное измерение давления крови в полостях сердца введением через аорту или через полую вену тонкого зонда с прикрепленным к нему миниатюрным датчиком, в котором изменения давления создают электрические импульсы, усиливаемые и регистрируемые электронной аппаратурой.

Впервые измерение артериального давления было сделано С. Галеном в 1733 г. путем соединения бедренной артерии лошади с латунной трубкой высотой 2 м (на такую высоту поднимается кровь под действием систолического давления в 150 мм рт. ст.). Для уменьшения высоты поднятия крови Пуазейль использовал U-образный ртутный манометр, который соединялся с канюлей резиновым шлангом, заполненным для предотвращения свертывания крови раствором соды. С тех пор и до настоящего времени кровяное давление принято измерять в мм рт. ст.

Метод непосредственного измерения давления связан с потерей крови и болевыми ощущениями. Более совершенный, манжетный, способ был предложен в 1896 г. итальянским врачом Рива Роччи и усовершенствован в 1905 г. русским врачом Н. С. Корстковым. Метод основан на прослушивании шумов, создаваемых пульсовыми волнами. При измерении давления у человека между плечом и локтем (рис. 12) накладывают полую резиновую манжету и накачивают в нее воздух до тех пор, пока

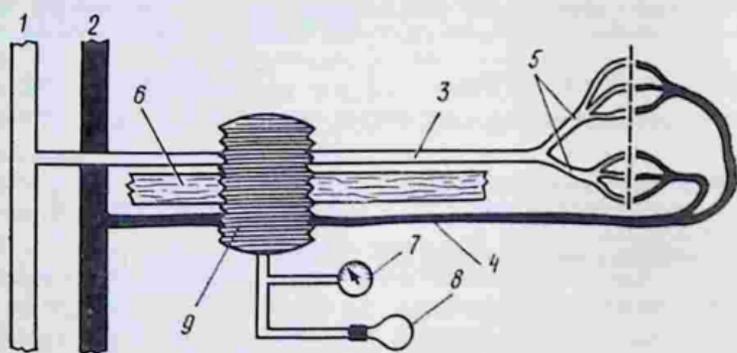


Рис. 12. Схема измерения артериального давления:

1 — аорта; 2 — полая вена; 3 — плечевая артерия; 4 — плечевая вена; 5 — лучевая и локтевая артерии; 6 — кость; 7 — манометр; 8 — нагнетатель воздуха; 9 — манжета

в лучевой артерии не прекращается ток крови и не исчезает пульс. Затем воздух из манжеты с помощью вентиля понемногу выпускают, и давление на артерию ослабевает. Когда давление на артерию станет равным систолическому, кровь начинает проталкиваться через сдавленную артерию и в ней создается турбулентный поток, сопровождающийся шумами (тоны Короткова). Эти шумы хорошо прослушиваются через фонендоскоп, и по манометру регистрируется соответствующее этому моменту систолическое давление. При дальнейшем снижении давления в манжете просвет артерии постепенно восстанавливается до нормального, течение крови становится ламинарным, и шумы, связанные с вихрями в турбулентном потоке, прекращаются. Показания манометра в момент исчезновения шумов соответствуют минимальному, т. е. диастолическому, давлению. Например, систолическое и диастолическое давление, измеренные в запястной артерии лошади, равны 172 и 123 мм рт. ст. (Естественно, что у животных разных пород в норме и при патологии в покое и при физической нагрузке они будут иными). Манжету при измерении давления у животных можно накладывать на плечевую, бедренную, височную артерии, а также на основание хвоста.

Более совершенный способ измерения давления основан на эффекте Доплера (см. гл. II). Под манжету на поверхность тела накладывают излучатель и приемник ультразвука. На артерию направляют ультразвуковую волну. Когда давление в манжете становится меньше систолического, артерия разжимается, ее стенки начинают двигаться, и при отражении ультразвуковой волны от движущейся стенки возникает эффект Доплера, т. е. изменение частоты ультразвука, воспринимаемого регистрирующим прибором. Давление в манжете, когда эффект Доплера прекращается, соответствует диастолическому давлению.

Существуют также электронные измерители давления ЭИД, принцип действия которых мы не рассматриваем. Преимущество обоих вышеуказанных приборов заключается в том, что они позволяют регистрировать давление в течение длительного времени с графической записью, что дает возможность исследовать изменения давления при физических нагрузках, во время операций и т. п.

Давление собственного веса крови. Помимо давления, создаваемого работой сердца, существует еще и гидростатическое давление, обусловленное собственным весом крови, величина которого может быть вычислена по формуле $p = \rho hg$, где h — расстояние от поверхности жидкости до рассматриваемого уровня. Давление крови на уровне сердца человека примем равным 120 мм рт. ст. = 16 кПа. В ногах, расположенных на 1,5 м ниже сердца, к этому давлению добавляется статическое давление $\Delta p = \rho g \Delta h = 10^3 \text{ кг/м}^3 \cdot 10 \text{ м/с}^2 \cdot 1,5 \text{ м} = 15\,000 \text{ Па} = 15 \text{ кПа}$. Таким

образом, полное давление крови на уровне ступни составляет $16+15=31$ кПа. Такое давление может приводить к отекам вен, упругость которых меньше, чем у артерий, и уменьшается с возрастом. Голова человека расположена примерно на 0,4 м выше сердца, и давление на этом уровне будет меньше на величину $\Delta p = 10^3 \cdot 10 \cdot 0,4 = 4$ кПа. Таким образом, давление в сосудах мозга будет $16-4=12$ кПа, что при нормальных условиях вполне достаточно для расширения кровеносных сосудов мозга и проталкивания через них крови.

С иными условиями приходится сталкиваться человеку при космических полетах. При подъеме и спуске космического корабля он движется с положительным или отрицательным ускорением, величина которого может достигать (6—7) g , и соответственно вес космонавта возрастает во столько же раз. Само по себе увеличение веса отрицательно сказывается на организме космонавта, но еще более опасны происходящие при движении с ускорением смещения тканей и внутренних органов, направленные в сторону, противоположную ускорению тела. Наибольшее действие перегрузки оказывают на кровь, которая легкоподвижна и не связана с другими органами. Если ускорение космонавта направлено от ног к голове, то происходит отток крови из сосудов головы и приток ее к ногам и органам нижней части тела. Это приводит к кислородному голоданию мозга, возникают расстройства зрения, обмороки. В то же время в нижних частях тела давление крови возрастает, и при больших перегрузках вода начинает из крови просачиваться через стенки сосудов, возникают отеки ног. При противоположно направленных ускорениях давление в сосудах головы возрастает, что может привести к разрывам этих сосудов.

Если человек движется с ускорением $a=4 g$, направленным от ног к голове, то $\Delta p = \rho \Delta h (a+g) = 5\rho \Delta h g = 20$ кПа (на уровне головы). Таким образом, полное давление в сосудах головы становится равным $16-20=-4$ кПа, т. е. отрицательным; кровеносные сосуды сжимаются, и кровоток прекращается. На уровне ног $\Delta p = 75$ кПа, т. е. полное давление в сосудах будет более 100 кПа.

Перегрузки будут оказывать меньшее влияние на организм, если космонавт находится в лежачем положении, т. е. если ускорение направлено от спины к груди. Тогда перераспределение крови в организме будет незначительным. Именно в таком положении стартуют и приземляются космонавты. Избежать вредного действия перегрузок помогают пневмокостюмы, сделанные из двух слоев водонепроницаемой ткани, между которыми налита вода. При перегрузках в любой части пневмокостюма давление изменяется на ту же величину, что и в кровеносных сосудах, и если костюм плотно прилегает к телу, то он сдавливает его с силой, определяемой приростом давления, и несмотря на то что

давление внутри сосудов будет повышено, расширяться сосуд уже не сможет.

У большинства животных сердце и голова находятся почти на одном уровне, и сердцу не приходится совершать работу на преодоление гидростатического давления при поднятии крови в головной мозг. Если животных, которым не приходится в процессе своей жизнедеятельности принимать вертикальное положение (например, крысу или кролика), поставить вертикально, то они через некоторое время приходят в обморочное состояние из-за ухудшения кровоснабжения мозга. С кошками или обезьянами этого не происходит, поскольку им часто приходится перемещаться по вертикали, лазая по деревьям, и кровяное давление у них повышено по сравнению с «горизонтальными» животными. Особый интерес представляют в этом отношении некоторые птицы (например, гуси) и жираф, у которых голова значительно выше сердца, и поэтому давление крови в ней понижено. У жирафа мозг находится примерно на 3 м выше сердца, и для нормального кровоснабжения сердце жирафа должно создавать большое гидродинамическое давление. Давление крови у жирафа на уровне сердца составляет $50 \text{ кПа} = 384 \text{ мм рт. ст.}$ В то же время сердце его выше уровня земли на 2,5 м, что создает дополнительное давление около 75 кПа . Это могло бы приводить к отекам ног, если бы между сосудами ног жирафа и его шкурой не находилось много межклеточной жидкости, которая выполняет те же функции, что и вода в пневмокостюме. Кроме того, в шейных артериях жирафа имеются клапаны, что в сочетании с боковым давлением на сосуды вследствие сокращения соответствующих мышц обеспечивает поступательное движение крови вверх.

Глава II. БИОАКУСТИКА

ФИЗИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ АКУСТИКИ

ЗВУК КАК ФИЗИЧЕСКОЕ ЯВЛЕНИЕ

Акустикой (греч. акустикос — слуховой) называют область физики, исследующую упругие колебания и волны, методы получения и регистрации этих волн, их взаимодействие с веществом и биологическими объектами, а также их разнообразные применения.

Звук в широком смысле слова представляет собой упругие волны, распространяющиеся в газообразных, жидких и твердых веществах с частотами от 0 до 10^{13} Гц. В узком смысле слова под звуком понимают явление субъективного восприятия этих волн человеком или животными. Считается, что область слы-

3. Скорость звука и удельное акустическое сопротивление некоторых веществ и в тканях человека при 25 °С

Вещество	с, м/с	(ρc) · 10 ⁻⁶ , кг/(м ² ·с)
Воздух (при 0 °С)	331	0,00043
Вода	1497	1,49
Сталь углеродистая (c_{\parallel})	5100	40,0
Гладкие мышцы	1550	1,54
Жировая ткань	1460	1,32
Мозг	1520	1,6
Кости черепа (c_{\parallel})	3660	6,22
Печень	1570	1,7
Хрусталик	1650	1,73
Стекловидное тело	1530	1,54

Примечание. Приведенные в таблице значения скоростей звука в биологических тканях представляют собой средние значения результатов измерений, проведенных разными исследователями.

шимости человека находится в диапазоне частот от 16 Гц до 20 кГц, однако границы этого диапазона условны.

Чем больше частота, тем более высоким по тону воспринимается звук. Так, мычанию быка соответствует частота около 50 Гц (длина волны в воздухе 6,6 м), а комариному пisku — частота порядка 10 кГц (длина волны около 3 см). Акустические волны в твердых телах могут быть поперечными (\perp) и продольными (\parallel), а в жидкостях и газах, в которых отсутствуют деформации сдвига, возможны только продольные волны, представляющие собой чередующиеся области сгущений и разрежений.

Скорости звука в твердых телах (c_{\perp} и c_{\parallel}) и в идеальном газе (c_r) можно вычислить по формулам

$$c_{\parallel} = \sqrt{\frac{E(1-\sigma)}{\rho(1+\sigma)(1-2\sigma)}}; \quad c_{\perp} = \sqrt{\frac{G}{\rho}}; \quad c_r = \sqrt{\gamma \frac{RT}{\mu}}, \quad (2.1)$$

где E — модуль Юнга; G — модуль сдвига; σ — коэффициент Пуассона; ρ — плотность среды; T — абсолютная температура; μ — молярная масса; R — универсальная газовая постоянная и $\gamma = C_p/C_v$ — отношение теплоемкости вещества при постоянном давлении к теплоемкости при постоянном объеме. При малых значениях $c_{\parallel} \approx c_{\perp} \sqrt{2}$.

Значения скоростей звука в некоторых веществах приведены в таблице 3. Скорости звука в газах по порядку величины сравнимы со средними скоростями движения молекул газа, которые при нормальных условиях равны сотням м/с. Скорости звука в жидкостях находятся в пределах от 1 до 1,5 км/с. Поскольку мягкие ткани животных состоят в значительной степени из водных растворов, то скорость распространения звука в них при-

мерно такая же, как в воде. Скорости звука в твердых телах равны 2—6 км/с.

Область вещества, в которой распространяется звуковая волна, называют акустическим полем, которое характеризуют интенсивностью звуковой волны и акустическим давлением.

Интенсивностью волны I называют величину, численно равную средней по времени энергии E , переносимой волной в единицу времени через единицу площади поверхности, расположенной перпендикулярно направлению распространения волны:

$$I = \frac{E}{St}, \quad (2.2)$$

где S — площадь поверхности, через которую проходит волна; t — время ее прохождения через эту поверхность. Единица измерения интенсивности волны: Дж/(м²·с) = Вт/м².

Звуковым, или акустическим, давлением называют добавочное давление (избыточное над средним давлением окружающей среды, например над атмосферным давлением), образующееся в участках сгущения частиц в акустической волне. Амплитудное значение акустического давления p_a связано с амплитудой волны A , ее циклической частотой ω , скоростью распространения в веществе c и плотностью вещества ρ следующим соотношением $p_a = A\omega\rho c$.

Произведение $A\omega$ есть величина амплитуды колебательной скорости частиц вещества в волне, а величина ρc называется удельным волновым, или акустическим, сопротивлением среды и характеризует рассеяние энергии волны в акустическом поле*. Можно показать, что интенсивность плоской синусоидальной волны связана с акустическим давлением следующей зависимостью

$$I = \frac{p_a^2}{2\rho c}. \quad (2.4)$$

Единица измерения удельного акустического сопротивления — кг/(м²·с). Акустическое сопротивление является важной характеристикой акустических свойств вещества. Его значения для некоторых веществ, встречающихся в ветеринарной практике, приведены в таблице 4.

Для наглядного представления о величинах звукового давления и интенсивностей звука приведем следующий пример. Произительный, еле переносимый человеком звук гудка локо-

* Полное акустическое сопротивление на площади S равно ρcS . Для краткости в дальнейшем мы будем говорить об акустическом сопротивлении, не добавляя слово «удельное». Следует отметить, что понятия волнового и акустического сопротивлений совпадают лишь для плоской волны.

мотива создает избыточное давление примерно в 90 Па. Воспользовавшись формулой (2.4) и данными таблицы 4, вычислим интенсивность звука в воздухе

$$I = \frac{p_a^2}{2\rho c} = \frac{90^2}{2 \cdot 430} = 9,4 \text{ Вт/м}^2.$$

Таким образом, энергия, переносимая звуком, очень невелика.

При падении звуковой волны на границу раздела двух сред часть ее отражается, а часть преломляется и переходит в другую среду. Доля звуковой энергии, перешедшей из одной среды в другую, зависит от соотношения между величинами акустических сопротивлений обеих сред. Коэффициентом отражения r называют отношение интенсивностей отраженной и падающей волн. Этот коэффициент при нормальном падении волны на плоскую границу раздела вычисляют по формуле Рэлея

$$r = \frac{I_{\text{отр}}}{I_{\text{пад}}} = \left[\frac{c_2 \rho_2 - c_1 \rho_1}{c_2 \rho_2 + c_1 \rho_1} \right]^2. \quad (2.5)$$

Из формулы Рэлея видно, что если акустические сопротивления двух сред равны, то волна не отражается и полностью переходит в другую среду. Напротив, чем больше различаются между собой акустические сопротивления, тем меньшая доля звуковой энергии проникает через границу раздела. Легко подсчитать, используя данные таблицы 4, что из воздуха в воду переходит всего 0,12% интенсивности падающего звука, а 99,88% отражается от границы раздела, т. е. происходит практически полное отражение. Долгое время считалось, что рыбы и морские животные не обладают акустической сигнализацией. Исследования последних десятилетий показали, что водные обитатели испускают звуковые сигналы в целях ориентировки (звуколокация), во время охоты и брачных игр, в моменты опасности. В настоящее время собраны фонотеки голосов жителей моря, эти записи используют для изучения биологии рыб, для обнаружения рыбных косяков и их приманки. Однако, несмотря на то что море так же наполнено звуками, как лес пением птиц, человек не в состоянии услышать эти «голоса» морских обитателей из-за того, что в воздух выходят лишь десятые доли процента тех звуков, которые создаются в воде. Даже погрузившись в воду, человек плохо слышит звуки потому, что барабанная перепонка рассчитана на колебания в воздухе, а не в воде, плотность которой в 750 раз больше плотности воздуха. Тем не менее, как это хорошо известно рыбакам, рыбы слышат звуки, издаваемые на берегу, несмотря на то что доля интенсивности звука, переходящего из воздуха в воду, так же мала, как и доля интенсивности звука, переходящего из воды в воздух. Это парадоксальное явление объясняется

тем, что из-за большой плотности воды и большой скорости звука даже при малой интенсивности величина избыточного давления в ней довольно значительна. Из (2.4) следует, что отношение акустических давлений в воде и в воздухе равно

$$k = \frac{\rho_{\text{воды}}}{\rho_{\text{возд}}} = \sqrt{\frac{(I_{\text{ср}})_{\text{воды}}}{(I_{\text{ср}})_{\text{возд}}}}. \quad (2.6)$$

Подставляя в это выражение значения акустических сопротивлений и величину отношения интенсивностей звука в воде и в воздухе, получаем $k=2$. Таким образом, величина акустического давления звука, перешедшего из воздуха в воду, в 2 раза больше, чем в воздухе, и следовательно, звуки, создаваемые на берегу, при переходе в воду становятся в 2 раза «громче» (если громкость измерять по величине избыточного давления, а гидрофоны и звуковоспринимающие органы рыб рассчитаны именно на восприятие избыточного давления). Наоборот, при переходе звука из воды в воздух величина акустического давления резко снижается.

При распространении волны в веществе ее энергия расходуется на приведение частиц вещества в колебательное движение, и поэтому энергия волны с расстоянием уменьшается, волна «затухает»*. При затухании звука, обусловленном рассеянием и поглощением, интенсивность звука уменьшается по экспоненциальному закону $I=I_0e^{\delta l}$, где I_0 и I — соответственно интенсивности звука на поверхности вещества и на расстоянии l от поверхности; δ — коэффициент затухания, который в однородной среде равен

$$\delta = \frac{16\pi^2\eta}{3cr\lambda^2}, \quad (2.8)$$

где λ — длина волны звука; c — ее скорость в веществе; η — коэффициент вязкости и ρ — плотность вещества.

Как видно из (2.8), коэффициент затухания сильно уменьшается при увеличении длины волны. Поэтому звуки высокой частоты не распространяются в воздухе на далекие расстояния. Если необходимо, чтобы звук был слышен далеко, выгоднее использовать низкочастотные источники звука (например, паровозные гудки). Большое затухание звука происходит в неоднородных и пористых телах в связи с тем, что звук отражается на границах раздела двух сред с различными акустическими сопротивлениями. Хорошо известно ослабление звука мягкими

* Термин «затухание» более общий, чем «поглощение». Затухание волны обусловлено не только поглощением, но и отражением ее от границ раздела между слоями вещества с разными акустическими сопротивлениями, а также рассеянием ее на элементах микроструктуры вещества. Эти факторы особенно существенны при распространении звука в биологических объектах.

4. Коэффициенты затухания ультразвука воды и некоторых биологических тканей (ν — частота, при которой проводили измерения)

Вещество	ν , МГц	δ , м ⁻¹
Вода	1,00	0,01
Плазма крови	0,87	2,0
Кровь	1,00	2,5
Жировая ткань	0,87	4,5
Мозг	0,87	14
Мышцы	0,87	16
Печень	0,87	15
Кожа	1,00	40
Кость	0,88	71

Примечание. Приведенные в таблице данные получены разными исследователями при измерениях на тканях человека.

тканями (войлоком, поролоном). В настоящее время производятся материалы, которые позволяют как за счет поглощения, так и за счет рассеяния значительно уменьшать интенсивность проникающих в помещения шумов.

Ультразвук, обладающий малой длиной волны, сильно поглощается в воздухе, но в жидкостях его поглощение меньше, что следует из (2.8), так как плотность жидкостей в тысячи раз больше плотности газов. В жидкостях с большой вязкостью поглощение ультразвука возрастает. Сильно уменьшается интенсивность ультразвука при распространении его в биологических тканях, выполняющих в организме поддерживающую и опорную функции, из-за многочисленных отражений на волокнистых соединительных структурах (см. табл. 4).

Пусть звук создается точечным источником, мощность которого (количество испускаемой им в единицу времени энергии по всем направлениям) равна N . Окружим мысленно источник звука сферой радиуса R . Если пренебречь поглощением, то через поверхность сферы будет проходить такое же количество энергии в единицу времени, какое испускается всей поверхностью источника, т. е. $4\pi R^2 I = N$, где I — количество энергии, проходящей через единицу площади поверхности сферы в единицу времени, иными словами, интенсивность звука на ее поверхности. Отсюда получаем

$$I = \frac{N}{4\pi R^2} \quad (2.9)$$

Следовательно, интенсивность сферической звуковой волны убывает обратно пропорционально квадрату расстояния от источника звука.

Итак, затухание звука обусловлено тремя причинами: поглощением, рассеянием на неоднородностях среды и увеличени-

ем поверхности волнового фронта с расстоянием. Последний фактор можно уменьшить, если создать условия для распространения звуковой волны с плоским фронтом. Тогда в однородной среде ослабление звука происходит только за счет его поглощения. Такие условия создаются, например, в трубах. Переговорными трубами издавна пользовались на кораблях для переговоров между отсеками. На малом ослаблении звука в трубах основано действие фонендоскопа.

Звуки какой-либо одной частоты, так называемые «чистые тоны», редко встречаются в природе. Гораздо чаще приходится иметь дело со звуковыми колебаниями, график которых изображается не синусоидой, а сложной периодической функцией. Согласно теореме Фурье любую сложную периодическую функцию $x(t)$ можно представить в виде суммы гармонических составляющих

$$x(t) = \sum_{i=1}^{i=n} A_i \sin(\omega_i t + \varphi_i). \quad (2.10)$$

Первый член в этой формуле характеризует основной тон, а остальные члены с более высокими частотами представляют

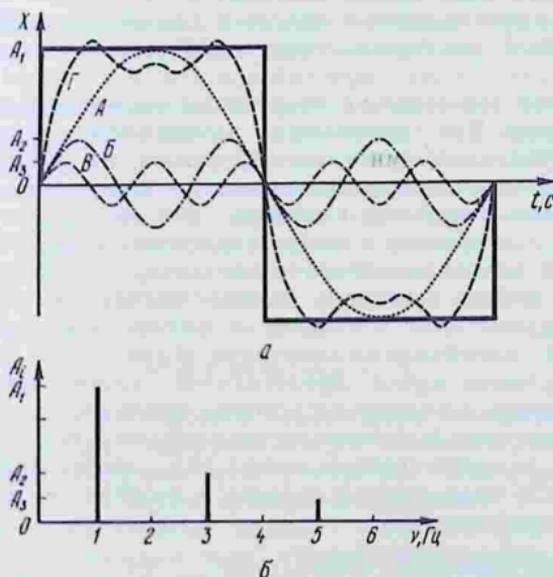


Рис. 13. График прямоугольных колебаний:
 а — сложение трех синусоидальных колебаний А, Б и В;
 б — линейчатый спектр колебания, который соответствует кривой Γ

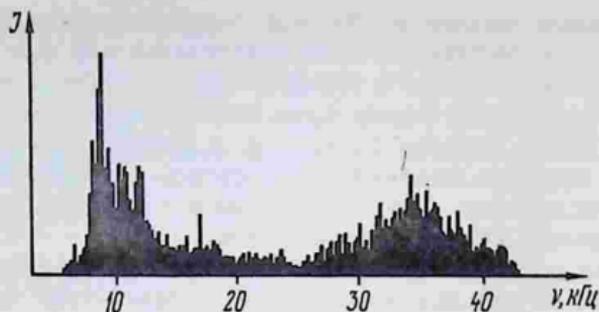


Рис. 14. Спектр шума (призывный сигнал кузнечика):

I — интенсивность звука в условных единицах; ν — частота звука (по Р. Д. Жантлеву)

собой дополнительные тоны (обертоны), определяющие тембр звука. Например, прямоугольные колебания с любой точностью можно представить в виде суммы синусоидальных колебаний. На рисунке 13 пунктиром изображен график прямоугольных колебаний, а кривые А, Б и В — графики трех синусоидальных колебаний; кривая Г получена сложением трех синусоид и довольно близко подходит к пунктирной кривой. Если количество составляющих синусоид увеличить, то результирующая кривая Г все больше будет приближаться к прямоугольной.

Основной тон вместе с обертонами определяет *акустический спектр* звука. Для графического изображения сложного звука удобно строить спектральные диаграммы, на которых по горизонтальной оси откладывают частоты колебаний, а по вертикальной оси — величины амплитуд или интенсивностей основного тона и обертонов в соответствующем масштабе. На рисунке 13, б изображен линейчатый спектр, состоящий из основного тона и двух гармоник, соответствующих колебаниям А, Б и В на рисунке 13, а. В отличие от музыкальных звуков, характеризующихся линейчатыми спектрами и состоящих из конечного числа обертонов, шумы представляют собой негармонические звуки, частота и амплитуда которых изменяются со временем, в результате чего в спектре шума присутствует огромное число обертонов, и такие спектры имеют вид, изображенный на рисунке 14. От вида спектра зависит и восприятие шума (треск, шипение, шелканье).

ИСТОЧНИКИ И ПРИЕМНИКИ ЗВУКА

Источником звука может быть любое колеблющееся тело, помещенное в упругую среду, в которой колебания создают акустическую волну. Мы ограничимся лишь кратким рассмотрением некоторых источников, создающих тональные звуки.

Камертон. Это U-образный стержень прямоугольного сечения. При ударе по одной из ножек стержня в нем возбуждается стоячая волна, пучности которой находятся на концах ножек камертона, а узел — в месте его изгиба. Именно в этом месте, где отсутствуют колебания, к камертону прикреплена ручка. В каждый момент времени ножки камертона двигаются в противоположные стороны, так что суммарный импульс его все время равен нулю. Камертоны применяются в качестве эталонов звуков чистых тонов, так как интенсивности обертонов в спектре звука, издаваемого камертоном, очень малы по сравнению с интенсивностью основного тона. Расстояние между узлом и пучностью в стоячей волне равно $\lambda/4$. Таким образом, длина ножки камертона равна четверти длины волны излучаемого им основного тона. Недостаток камертона в том, что интенсивность испускаемого им звука довольно мала. Объясняется это тем, что его ножки колеблются в разные стороны и создают две волны в противоположных фазах, которые ослабляют друг друга. Для усиления звука, создаваемого камертоном, его обычно укрепляют на открытом с одного конца ящике — резонаторе. При определенных размерах резонатора в нем возникают колебания столба воздуха, и интенсивность излучаемого звука возрастает.

Струны. Твердые тела, поперечные размеры которых во много раз меньше их длины. Если струну закрепить с обоих концов и приложить к ней кратковременную силу в направлении, перпендикулярном ее длине, то в струне возникает волна, которая, дойдя до концов струны, отражается, в результате чего образуется стоячая волна с узлами в местах закрепления. Если сила, приводящая струну в движение, была приложена в середине струны, то на ней укладывается одна полуволна. Возможны и другие случаи приложения силы, но в любом случае на струне укладывается целое число полуволн. Длина волны соответствующих колебаний связана с длиной струны l следующим соотношением

$$l = \frac{\lambda}{2} n \quad (n = 1, 2, 3, \dots). \quad (2.11)$$

Колебание, происходящее с наименьшей частотой, создает основной тон струны; колебания с $n > 1$ соответствуют обертонам. В наличии обертонов легко убедиться, оттянув струну на гитаре посредине, а затем прижав ее посредине к грифу. На струне будет видна стоячая волна с длиной волны в 2 раза меньшей, чем у основного тона, что хорошо слышно по высоте тона, испускаемого гитарой. Изменяя длину струны, также можно добиться изменения высоты тона, чем и пользуются музыканты, играющие на струнных инструментах.

Мембраны. Тонкие упругие пластинки или натянутые на раму тонкие упругие пленки. На мембране образуются поверхно-

стные стоячие волны, в которых множество узловых точек образуют узловые линии. Наблюдать эти линии можно, если насыпать на мембрану песок. Песчинки при колебаниях сбрасываются с пучностей и собираются на узловых линиях, образуя так называемые фигуры Хладни, вид которых меняется в зависимости от способа закрепления мембраны. Последние находят широкое применение в акустике. Их используют в телефонных аппаратах, микрофонах; имеются мембраны (барабанные перепонки) и в органах слуха человека и животных.

Трубы. Подобно струнам, служат источниками тональных звуков. Такими же свойствами обладают воздушные полости, имеющие форму конуса, сферы и т. п. Пусть на одном конце трубы находится тело, совершающее колебания. Таким телом может быть поршень, мембрана телефона и т. п. Источник колебаний создает в заключенном в трубе столбе воздуха стоячую волну. Если труба закрыта с одного конца, то у закрытого конца находится узел, а у открытого конца — пучность; если труба открыта с обоих концов, то на них находятся пучности. Отражение волны у открытого конца трубы происходит от наружного воздуха, масса которого неизмеримо больше массы воздуха в трубе. Таким образом, столб воздуха в трубе приходит в вынужденные колебания, и максимальная интенсивность излучаемого звука будет при резонансе, т. е. при совпадении частоты источника звука с частотой собственных колебаний воздуха в трубе.

Как и в струне, собственные частоты колебаний воздушного столба состоят из основного тона и обертонов, определяемых формулой (2.11) (для труб, открытых с обоих концов). Если труба открыта с одного конца, то основной тон будет иметь длину волны, равную учетверенной длине трубы ($\lambda = 4l$). Таким образом, чем длиннее труба, тем более низким будет основной тон. Это хорошо видно в органе, состоящем из большого количества труб, начиная от самых маленьких до больших, длиной в несколько метров, испускающих звуки очень низкого тона.

Акустические резонаторы могут иметь различную форму. Например, резонатор Гельмгольца — сферический пустотелый сосуд с небольшим цилиндрическим горлом и диаметрально противоположным ему узким отверстием с конусным наконечником. Акустическая волна приводит в колебательное движение воздушную пробку в горле сосуда, которая вызывает вынужденные колебания воздуха во внутреннем объеме сферы. Собственная частота колебаний воздуха в резонаторе определяется объемом сферической полости. Если одна из частот в спектре падающей волны совпадает с собственной частотой колебаний объема воздуха в полости, то происходит резонанс. Поднеся узкое отверстие прибора к уху, можно заметить значительное возрастание громкости звука в соответствующем резонансу участке спектра.

До появления электроакустической аппаратуры набор резонаторов Гельмгольца различных диаметров применяли для анализа звуковых спектров, т. е. для выделения из них одной из спектральных составляющих. Аналогичным резонатором может служить крупная морская раковина, внутренний объем которой, обладая сложной конфигурацией, выделяет из окружающих ее звуков определенный набор частот. Прижав раковину к уху, можно услышать характерное для данной раковины гудение. Ротовая полость человека и животных представляет собой также резонатор. Источником звука является гортань, приводящая в резонансные колебания воздух, заключенный в полости.

Интенсивность излучения звука определяется мощностью источника колебаний, но также зависит от размеров колеблющихся поверхности или объема. Убедиться в этом можно на простом опыте, взяв металлический стержень и с помощью зажимов натянув между его концами струну. Приводя ее в колебательное движение, мы услышим слабый звук. Однако стоит прижать штатив к поверхности стола, как звук резко усилится. Рассмотрим причину этого явления. При движении струны вниз воздух под ней сжимается (давление возрастает), а над струной давление понижается. Таким образом, возникают две волны одновременно, причем в противоположных фазах: одна из них начинается сгущением, а другая — разрежением. Вследствие того, что выравнивание давления в газе происходит со скоростью звука, за этот период давление выравнивается на расстоянии длины волны. Поскольку при частоте, например, 680 Гц $\lambda = c/v = 340/680 = 0,5$ м, то диаметр струны оказывается значительно меньше длины волны, а сжатия и разрежения воздуха почти полностью компенсируют друг друга. Струна как бы «перекачивает» воздух снизу вверх и обратно. Отсюда следует, что колеблющееся тело излучает звук значительной интенсивности лишь тогда, когда его размеры сравнимы с длиной волны. Именно поэтому и происходит усиление звука, когда стержень со струной прижат к поверхности стола. Колебания струны передаются столу, а так как линейные размеры стола сравнимы с длиной волны, то излучение возрастает. Поэтому громкоговорители снабжают диффузорами, размеры которых тем больше, чем меньше частота звука, которую они должны воспроизводить.

Сирены. Для получения звуков особенно большой интенсивности применяют сирены, представляющие собой два диска одинакового диаметра, находящиеся на одной оси. В дисках по их окружностям просверлен ряд отверстий друг напротив друга, через которые продувают мощную струю воздуха. При вращении одного диска относительно другого происходит периодическое прерывание струи воздуха, что создает звуковую волну. Если диск вращается, делая n оборотов в секунду, а по его окружности расположено N отверстий, то частота испускаемого

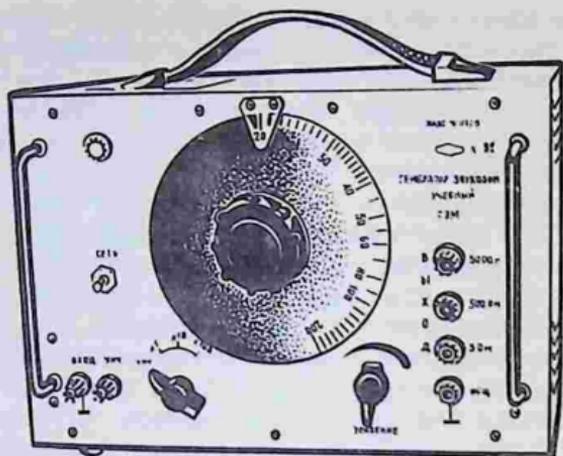


Рис. 15. Звуковой генератор

звуча будет $v = nN$. Меняя угловую скорость вращения одного из дисков (ротора), можно плавно изменять частоту излучаемого звука. Сирены обычно применяют в железнодорожном, морском транспорте, в ПВО и т. п. При больших скоростях вращения сирены могут быть источниками ультразвука.

Для получения однотональных звуков, применяющихся в измерительной технике и в биофизических исследованиях, мембраны телефонов и громкоговорителей приводят в колебательное движение электромагнитами, в обмотку которых подается переменный электрический ток звуковой частоты от приборов, называемых звуковыми генераторами. Звуковые генераторы, рассчитанные на различные диапазоны частот, выпускаются промышленностью и широко используются в лабораторной практике (рис. 15).

Приемники звука. К ним относят микрофоны (в воздухе) и гидрофоны (в жидкостях), преобразующие механическую величину (звуковое давление) в электрическую (силу тока). Основной механической деталью этих приборов служит мембрана, которая под действием падающей на нее волны приводит в вынужденные колебания. Наибольшее распространение получили электродинамические микрофоны, к мембране которых прикреплена катушка с витками проволоки, помещенная в кольцеобразный зазор постоянного магнита. Когда катушка вместе с мембраной колеблется под действием звука, то при движении ее в магнитном поле в витках катушки создается переменная эдс индукции, регистрируемая чувствительным электроизмерительным прибором. В гидрофонах непосредственно под мембраной находится пьезоэлектрический элемент, в котором под действием механического давления возникает переменная разность потенциалов.

Электрические колебания, возникающие в приемниках звука, можно усиливать электронными усилителями и подавать затем на громкоговоритель. Таким образом, звуки, которые наше ухо непосредственно не воспринимает (например, звуки, издаваемые рыбами), становятся слышимыми. Электрические колебания могут быть записаны на магнитную ленту, и в настоящее время имеются обширные фонотеки с голосами животных, птиц и рыб. Измеряя силу тока, создаваемого микрофонами и гидрофонами, можно определять звуковое давление и интенсивность падающего на мембрану звука. Один из наиболее чувствительных приемников звука — ухо млекопитающих, устройство которого будет описано ниже.

ЭФФЕКТ ДОПЛЕРА

Опыт показывает, что измеряемая наблюдателем частота волны ν совпадает с частотой ν_0 колебаний, испускаемых источником волн, только тогда, когда наблюдатель и источник либо неподвижны относительно окружающей их упругой среды, либо движутся относительно нее с одинаковыми по величине и направлению скоростями. Во всех остальных случаях $\nu \neq \nu_0$. Это явление получило название эффекта Доплера.

Рассмотрим случаи, когда источник движется по отношению к наблюдателю и когда наблюдатель движется относительно покоящегося источника.

Движение источника относительно наблюдателя. Пусть скорость звуковой волны относительно среды равна c . Источник И приближается или удаляется от наблюдателя Н со скоростью v (рис. 16, а). Первоначальное расстояние между И и Н равно l . Сгущение волны, испущенной источником в момент времени t_1 , достигает наблюдателя к моменту времени T_1 . Следующее сгущение испускается источником в момент времени t_2 . За время $\tau = t_2 - t_1$ источник приблизится к наблюдателю на расстояние $s = v(t_2 - t_1)$ или удалится на такое же расстояние. Поэтому мо-

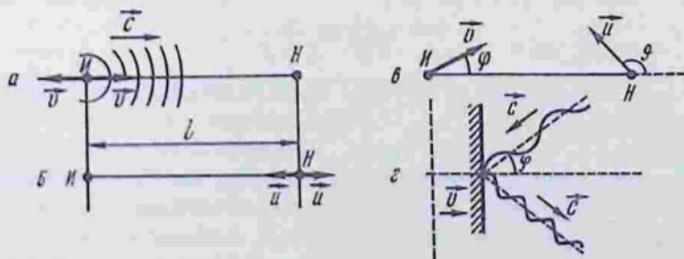


Рис. 16. Схема к расчету эффекта Доплера

— и второе сгущение достигнет наблюдателя

$$+ \frac{l \pm s}{c} = t_2 + \frac{l \pm v\tau}{c}.$$

удаляющемуся источнику, а знак «—» — промежуток времени, в течение которого принимает два следующих друг за другом

$$\frac{l \pm v\tau}{c} - \frac{l}{c} = \tau \pm \frac{v\tau}{c} = \tau \left(1 \pm \frac{v}{c} \right).$$

— пущенных источником за промежуток τ . Поэтому частота, воспринимаемая на-

$$= \frac{N}{\tau \left(1 \pm \frac{v}{c} \right)} = \frac{v_0}{1 \pm \frac{v}{c}}. \quad (2.12)$$

источник звука приближается к наблюдателю, наблюдатель воспринимает его как звук с большей частотой по тону. При удалении источника наблюдателем как более низкий. Это явление иногда человек, стоящий на платформе, наблюдая приближающегося или удаляющегося поезда, и была проверена Доплером выведенной формулой (2.12). В вагоне идущего поезда играет музыка на трубе. Другой музыкант, стоящий на платформе, определял, на какую долю октавы изменяется частота звука.

при движении наблюдателя относительно источника. Пусть наблюдатель движется относительно источника И со скоростью u . Аналогично предыдущему случаю, частота, воспринимаемая наблюдателем,

$$= v_0 \left(1 \pm \frac{u}{c} \right). \quad (2.13)$$

при движении наблюдателя относительно источника (приближающегося к источнику или удаляющегося). Таким образом, частота звука, наблюдаемая наблюдателем, определяется формулами (2.12) и (2.13), можно вычислить воспринимаемую наблюдателем частоту звука и наблюдателя. Если источник звука и наблюдатель движутся по отношению к прямой, соединяющей их, под углами соответственно φ и ϑ (рис.

16, в), то в формулах (2.12) и (2.13) следует учитывать не сами скорости, а их проекции на прямую ИН, т. е. $u \cos \varphi$ и $u \cos \vartheta$. Для того чтобы упростить правило знаков, углы φ и ϑ принято отсчитывать между направлениями векторов \vec{v} и \vec{u} и вектором \vec{R} , проведенным от наблюдателя к источнику звука. Тогда объединенная формула с учетом знаков косинусов углов φ и ϑ принимает вид

$$v = v_0 \frac{1 - \frac{u}{c} \cos \vartheta}{1 - \frac{v}{c} \cos \varphi} . \quad (2.14)$$

Например, для случая, изображенного на рисунке 16, в, угол $\varphi < \pi/2$ и $\cos \varphi > 0$, а угол $\vartheta > \pi/2$ и $\cos \vartheta < 0$. Поэтому числитель в формуле (2.14) увеличивается, а знаменатель уменьшается. В результате частота v возрастает по сравнению с v_0 и высота тона, воспринимаемая наблюдателем, увеличивается.

Легко видеть, что если $v=0$ и $u=0$, то $v=v_0$, т. е. эффект Доплера отсутствует. То же будет и при равенстве по величине и по направлению скоростей \vec{v} и \vec{u} .

Рассмотрим разновидность эффекта Доплера, возникающую при отражении волны от движущейся поверхности. Пусть волна от источника И падает под углом φ на движущуюся плоскость (рис. 16, г). Рассмотрим случай, когда плоскость приближается к источнику звука. Отражение волны происходит под тем же углом φ , и скорость отраженной волны соответствует скорости падающей. Вначале движущаяся плоскость является приемником излучения, и наблюдатель, находящийся на плоскости, воспринимал бы его с частотой $v' = v_0 (1 + v/c \cos \varphi)$. После отражения волны плоскость становится движущимся излучателем, и покоящийся наблюдатель воспринимает волну с частотой

$$v = v' / 1 - \frac{v}{c} \cos \varphi .$$

Вычислим изменение частоты (v_d) при отражении

$$v_d = v - v_0 = v_0 \left[\frac{1 + \frac{v}{c} \cos \varphi}{1 - \frac{v}{c} \cos \varphi} - 1 \right] = \frac{2v_0 \frac{v}{c} \cos \varphi}{1 - \frac{v}{c} \cos \varphi} .$$

Если звук отражается от плоскости, удаляющейся от источника волн, то изменение частоты будет таким же по величине, но с обратным знаком. Таким образом, при отражении волн от движущегося тела наблюдатель воспринимает звук повышенной или пониженной частоты в зависимости от направления движе-

ния этого тела. Величина ν_d называется доплеровской частотой. Если скорость движущегося тела значительно меньше скорости волны в среде, что справедливо при всех биологических применениях эффекта Доплера (например, при отражении ультразвука от движущихся в потоке крови эритроцитов), то $v \ll c$ и выражение для доплеровской частоты упрощается, поскольку вторым членом в знаменателе можно пренебречь по сравнению с единицей

$$\nu_d = 2\nu_0 \frac{v}{c} \cos \varphi. \quad (2.15)$$

Частота, регистрируемая наблюдателем, равна: $\nu = \nu_0 \pm \nu_d$ (2.16).

Воспользуемся формулой (2.16), чтобы оценить величину доплеровской частоты при отражении ультразвука, распространяющегося в теле животного, от движущейся поверхности, например от пульсирующей стенки аорты. Скорости звука в биологических объектах приведены в таблице 5. Будем считать, что скорость ультразвука в мягкой ткани 1500 м/с и частота его 5 МГц. Скорость стенки аорты примем равной 1 м/с, а падение на нее волны будем считать нормальным, т. е. $\cos \varphi = 1$. Тогда $\nu_d = 2 \cdot 5 \cdot 10^6 / 1,5 \cdot 10^3 = 6,7$ кГц. Таким образом, доплеровская частота при облучении сердца лежит в области слышимого звука.

Для возникновения эффекта Доплера не обязательно, чтобы звук отражался от сплошной движущейся поверхности. Этот эффект возникает и при отражении от частиц, взвешенных в потоке жидкости. Если скорости частиц в потоке разные, что имеет место при движении их с потоком вязкой жидкости, то каждая скорость дает свою доплеровскую частоту; иными словами, приемник регистрирует целый спектр доплеровских частот.

Считая, что взвешенные в вязкой жидкости частицы движутся с такой же скоростью, что и сама жидкость, и вычислив скорость жидкости по доплеровской частоте, можно определить объемный расход жидкости в потоке: $Q = vS$, где S — площадь сечения потока, например, кровеносного сосуда. Приборы, действие которых основано на этом принципе, называют доплеровскими расходомерами.

БИОЛОГИЧЕСКАЯ АКУСТИКА

ЗВУК КАК ПСИХОФИЗИЧЕСКОЕ ЯВЛЕНИЕ

Как уже говорилось, при восприятии звука таким физическим характеристикам, как частота и спектральный состав, соответствуют психофизические характеристики: высота тона и тембр. Рассмотрим теперь, какой субъективной характеристике соответствует интенсивность звука. Органы слуха человека и

животных могут воспринимать акустические колебания не только в определенном диапазоне частот, но и в ограниченном диапазоне интенсивностей. Так, человеческое ухо воспринимает звуки с интенсивностью не менее 10^{-12} Вт/м². Эта чувствительность соответствует биологическому пределу. Если бы мы ощущали звуки с интенсивностями на один-два порядка меньше, то у нас в ушах стоял бы постоянный шум, вызванный ударами молекул о барабанную перепонку, и передача информации была бы невозможна. Максимальная интенсивность колебаний, воспринимаемая субъективно как звук, равна примерно 10 Вт/м² и называется болевым порогом, поскольку вызывает болевые ощущения. Еще большие интенсивности звука приводят к повреждениям органа слуха.

Различие между минимальной воспринимаемой человеком интенсивностью звука I_0 и интенсивностью звука, вызывающего боль, I_6 очень велико ($I_6/I_0 = 10^{13}$), и чтобы при измерениях интенсивностей не оперировать с очень малыми или очень большими числами, удобно пользоваться логарифмами чисел. В связи с этим введена величина *уровня интенсивности звука, равная десятичному логарифму отношения интенсивности исследуемого звука I к интенсивности I_0 на пороге слышимости*

$$L = \lg \frac{I}{I_0}. \quad (2.17)$$

Уровень интенсивности звука измеряют в *белах*. Из (2.17) следует, что при $I = 10I_0$, $L = 1$ Б. Следовательно, бел — есть единица шкалы уровней интенсивности звука, соответствующая изменению интенсивности в 10 раз. Обычно применяют единицу в 10 раз меньшую, называемую *децибелом* (дБ); тогда формула (2.17) принимает вид

$$L = 10 \lg \frac{I}{I_0}. \quad (2.18)$$

Если $L = 1$ дБ, то $\lg(I/I_0) = 0,1$, а $I/I_0 = 1,26$. Таким образом, децибел соответствует таким двум уровням, интенсивности которых отличаются в 1,26 раза. Поскольку отношение интенсивностей, соответствующих болевому порогу и порогу слышимости $I_6/I_0 = 10^{13}$, то из (2.18) следует, что шкала уровней интенсивности звука может быть разделена на 130 дБ.

Часто в акустике вместо уровней интенсивности звука используют уровни акустического давления. Из (2.4) следует, что $I/I_0 = p_a^2/p_{a0}^2$. Тогда из (2.18) получаем

$$L = 20 \lg \frac{p_a}{p_{a0}}. \quad (2.19)$$

Чтобы лучше разобраться в том, как изменяется уровень интенсивности звука при изменении самой интенсивности, рассмот-

рим следующий пример. Пусть вентилятор на некотором расстоянии от него создает шум в 90 дБ. Как изменится уровень интенсивности шума, если будут включены одновременно два расположенные рядом вентилятора?

Решение. Если один вентилятор создает шум с интенсивностью I_1 , то из (2.18) следует, что $L_1 = 10 \lg \frac{I_1}{I_0}$. Два вентилятора создают шум с интенсивностью $I_2 = 2I_1$. Поэтому искомое значение

$$\begin{aligned} L_2 &= 10 \lg \frac{I_2}{I_0} = 10 \lg \frac{2I_1}{I_0} = 10 \left(\lg \frac{I_1}{I_0} + \lg 2 \right) = \\ &= 10 \lg \frac{I_1}{I_0} + 10 \lg 2 = L_1 + 10 \lg 2 = 90 + 10 \cdot 0,301 \approx 93 \text{ дБ.} \end{aligned}$$

Таким образом, возрастание интенсивности звука в 2 раза приводит к возрастанию уровня интенсивности звука примерно на 3 дБ (например, 60 и 60 дБ дадут суммарный уровень 63 дБ).

Используемый в акустике логарифмический масштаб является не просто удобным средством представления интенсивностей, отличающихся друг от друга в миллионы и миллиарды раз, но отражает важную биологическую закономерность, присущую нашим органам чувств (слуху, зрению, обонянию, осязанию). Согласно закону Вебера — Фехнера *прирост силы ощущения пропорционален логарифму отношения интенсивностей двух сравниваемых раздражителей**.

Если бы чувствительность уха была одинаковой для звуков разных частот, то область слышимости на графике зависимости воспринимаемой интенсивности от частоты звука была бы прямоугольником (см. на рисунке 17 пунктирный прямоугольник). Однако чувствительность уха минимальна лишь в диапазоне частот от 1 до 3 кГц, а для остальных частот она значительно меньше. Болевой порог тоже не одинаков для разных частот. В результате область слышимости ограничена как сверху, так и снизу причудливыми кривыми (рис. 17). Эти кривые получены на основании измерений, проведенных с людьми, обладающими наиболее чувствительными органами слуха. Для большинства людей область слышимости меньше; для многих частотная граница наступает при 14, 15 и даже при 10 кГц. Интенсивность в 10^{-12} Вт/к² также ощущается далеко не всяким человеком. С возрастом область слышимости сужается. При повреждении уха она может стать совсем маленькой, а при глухоте сжимается в точку. При воздействии звуками большой интенсивности в

* При очень малых и очень больших интенсивностях раздражителей имеют место отклонения от этого закона.

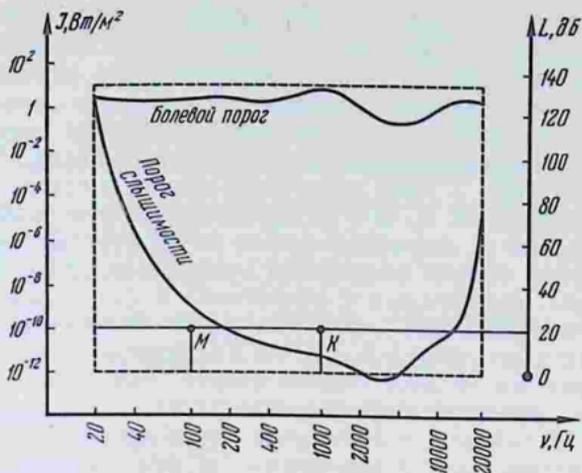


Рис. 17. Область слухового восприятия человека

определенной области частот могут быть повреждены волоски улитки, соответствующие этим частотам, человек становится частично глухим, а кривая слышимости деформируется.

Исследования последних лет показали, что области слышимости у крупного рогатого скота и у кур мало отличаются от области слышимости у человека. Однако у многих животных области слышимости значительно сдвинуты вправо, т. е. в сторону более высоких частот. Так, собаки воспринимают звуки с частотами до 30 кГц, комары и летучие мыши — до 60 кГц и более.

Интенсивность звука измеряют приборами, называемыми *шумомерами* (рис. 18). Шумомер снабжен микрофоном, который превращает акустический сигнал в электрический, регистрируемый стрелочным электронизмерительным прибором, шкала которого проградуирована в децибелах. Шумомер снабжен переключателем, позволяющим регистрировать звуки, как слабые, так и сильные, в пределах от 20 до 130 дБ. Однако при пользовании этим прибором возникают определенные трудности. Допустим, мы измеряем звук с интенсивностью 10^{-10} Вт/м² (20 дБ). Если частота звука в одном случае была 100, а в другом — 1000 Гц, то мы получаем точки соответственно М и К. В одном случае звук слышим, а в другом — неслышим. Если звук имеет сложный спектральный состав, то ощущение, вызываемое этим звуком, при одном и том же значении интенсивности зависит от того, какая часть спектра находится внутри области слышимости, а какая вне этой области. Например, чтобы звуки с частотами 60 и 1500 Гц мы ощущали одинаково громкими, уровень интенсивности первого из них должен быть на 40 дБ больше,

чем у второго, а интенсивность больше в 10 000 раз. В связи с этим шумомеры снабжают специальными корректирующими устройствами, которые позволяют приблизить их частотные характеристики к области слухового восприятия; эти устройства снижают чувствительность шумомера в области низких и высоких частот. Корректировка может быть выполнена по-разному, и в соответствии с этим шумомеры имеют коррекции, обозначаемые буквами А, В, С и D. Не вдаваясь в подробности, укажем лишь, что в настоящее время почти повсеместно для ориентировочной оценки пользуются суммарным уровнем интенсивности звука, измеренным с коррекцией А (на шумомерах имеются соответствующие переключатели). Результаты измерений выражают в децибелах-А (дБА). Увеличение уровня интенсивности звука на 10 дБА соответствует удвоению ощущаемой громкости, что находится в соответствии с законом Вебера — Фехнера. В таблице 5 приведены приблизительные значения уровней интенсивности некоторых шумов независимо от их спектрального состава. Уровень интенсивности звука характеризует звук только с физической точки зрения. Для оценки субъективного восприятия звука введены понятия *громкости (G)* и *уровня громкости (L_G)*, которые учитывают зависимость порога слышимости от частоты. Человек может довольно точно установить равенство громкостей двух звуков любого частотного состава. На этом свойстве человеческого уха основано понятие уровня громкости, измеряемого в *фонах*. За эталон уровня громкости принимают уровень интенсивности чистого тона с частотой 1 кГц.

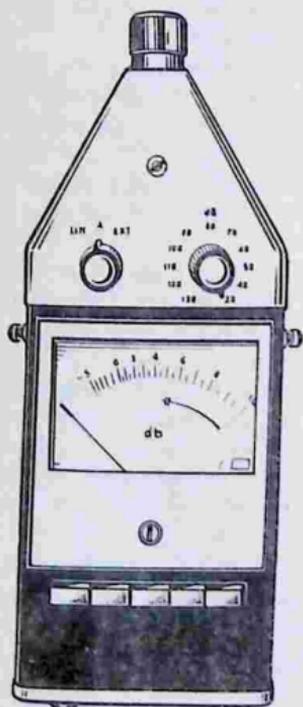


Рис. 18. Шумомер (в верхней его части расположен микрофон)

Таким образом, L_G (в фонах) = L (в децибелах) при $\nu_0 = 1$ кГц. За уровень громкости любого другого звука $L_G(\nu)$ принимают уровень интенсивности равногромкого с ним тона с частотой 1 кГц, т. е. $L_{G,фон}(\nu) = L_{дБ}(1 \text{ кГц})$ при $G(\nu) = (1 \text{ кГц})$.

Чтобы определить уровень громкости произвольного звука, надо взять тон с частотой 1 кГц и изменять его интенсивность до тех пор, пока его громкость не станет одинаковой с громкостью определяемого звука. Уровень интенсивности этого тона в

5. Уровни интенсивности некоторых звуков

Характер звука	L , дБА
Нижний порог слышимости	0
Нормальное дыхание, сердечные тоны, слышимые в фонендоскопе	10—15
Разговор шепотом. Тиканье наручных часов	20—25
Перелистывание страниц газеты	35—40
Разговор нормальным голосом	50—60
Шум в салоне легкового автомобиля при скорости 50 км/ч	60—65
Громкий разговор	65—70
Шум в большой аудитории во время перерыва, внутри вагона поезда	70—75
Речь лектора в большой аудитории на расстоянии 1 м. Звонок телефона (1 м)	80—85
Шум внутри вагона метро, от тяжелого дизельного грузовика на расстоянии 7 м от него	85—90
Мопед на расстоянии 5 м от него	95—100
Шум от авиадвигателя на расстоянии 10 м от него	105—110
Сильные раскаты грома	115—120
Болевой порог	130
Реактивный самолет при взлете на расстоянии 25 м от него	140

децибелах будет численно равен уровню громкости определяемого звука в фонах. Проводя опыты со многими людьми, обладающими нормальным слухом, и усредняя полученные резуль-

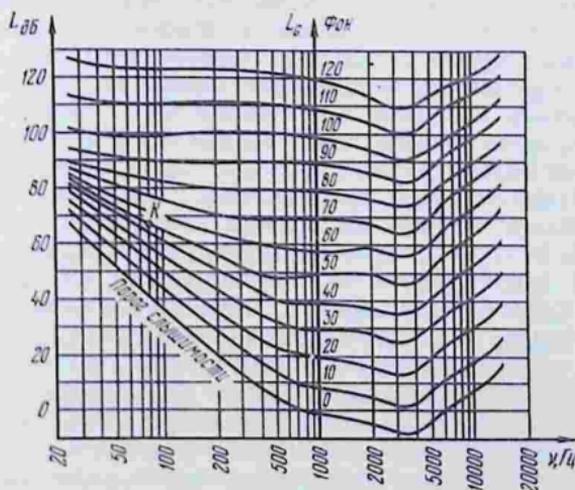


Рис. 19. Кривые равной громкости для чистых тонов

таты, удалось получить стандартные кривые равной громкости для различных частот (рис. 19). Каждая кривая соответствует определенной громкости в фонах, и при частоте 1 кГц она проходит через ординату с тем же числом децибел. Пользуются этими кривыми следующим образом. Предположим, мы слышим гудок фабричной трубы с частотой 80 Гц. Измеряя шумомером уровень интенсивности звука, мы получим 68 дБ. Находим на графике точку К с координатами 80 Гц и 68 дБ. Через эту точку проходит кривая громкости, соответствующая 50 фонам. Таким образом, слышимая громкость равна 50 фонам.

ЗВУКОИЗЛУЧЕНИЕ И ЗВУКОВОСПРИЯТИЕ В ЖИВОТНОМ МИРЕ

ЗВУКОИЗЛУЧЕНИЕ В ЖИВОТНОМ МИРЕ

В процессе эволюции различные виды живых существ выработали такие способы испускания звуковых сигналов, которые удобны для внутривидового общения и для охоты, и поэтому органы звукоизлучения весьма разнообразны. Голосовой аппарат имеется далеко не у всех представителей животного мира, и многие из них пользуются для испускания звука органами, несущими другие функциональные нагрузки (крылья, ноги и т. п.).

Членистоногие. Они издают звуковые сигналы трением или ударами одних органов о другие (фрикционный или ударный механизм), вибрацией мембран (крыльев), пропусканием воздуха через отверстия. Так, у кузнечика на внутренней поверхности одного из надкрыльев находится зазубренная жилка, которая при смыкании и размыкании надкрыльев трется о внутренний край другого надкрылья. Хорошо известны звуки, возникающие при вибрациях крыльев комаров, мух, пчел. Ударные механизмы используют некоторые виды муравьев, пауков, жуков. Особенно громкие звуки издают жуки-точильщики, которые, ударяя головой о стенки ходов, сделанных ими в древесине, вызывают звуки, напоминающие тиканье часов.

Большинство звуков, издаваемых членистоногими, состоят из следующих друг за другом импульсов, возникающих при однократном срабатывании соответствующего органа, и имеют сложные акустические спектры, характерные для шумов (см. рис. 14). Звуки эти, как правило, высокочастотные (не менее 2 кГц) и часто находятся в ультразвуковом диапазоне.

Рыбы. Значительную часть звуков рыбы издают при движении в результате срыва водяных вихрей с поверхности их тела. Звуки движения особенно интенсивны у рыб, тело которых плохо обтекаемо, и спектр этих звуков имеет шумовой характер. Тем не менее каждый вид рыб издает характерные для него звуки. Так, ставрида издает звуки, напоминающие хрустенье,

лещ — хрипы, морской карась — щелчки. Специфические звуки возникают при захвате рыбами пищи.

Своеобразным звукоизлучательным органом рыб является плавательный пузырь, образованный тонкой упругой мембраной, внутри которой находится воздух. Если к пузырю приложить кратковременную силу, то он приходит в колебательное движение и излучает в воду акустические волны. Для приведения плавательного пузыря в колебательное движение рыбы используют расположенные по бокам барабанные мышцы. В зависимости от строения пузыря и барабанной мышцы голоса рыб весьма разнообразны. Они могут напоминать барабанную дробь (японский ерш), карканье, хрюканье и даже давать чистые тоны (атлантическая рыба-жаба издает звук с основным тоном 250 Гц и всего с двумя обертонами в 500 и 750 Гц, так что этот звук воспринимается как музыкальный). Изучение звуков, издаваемых рыбами, имеет большое значение для рыбного промысла.

Птицы. Звуки удивительно разнообразны как по громкости, так и по спектральному составу, однако не все эти звуки они издают голосовым аппаратом. Многие безголосые птицы обладают «инструментальным» голосом, в испускании которого принимают участие клюв, лапы, крылья. Так же, как и движение рыб, полет птиц сопровождается определенными звуками, по которым они распознают приближение пернатых хищников. Лишь у некоторых видов (совы) специальные приспособления гасят полетные вихри, и эти птицы летают почти бесшумно. Издаваемые птицами инструментальные звуки весьма разнообразны. Так, аисты производят щелкающие звуки при открывании и закрывании клюва. Голуби в полете ударяют одним крылом о другое. Дятлы создают барабанную дробь ударами клюва, причем специально выскивают хорошо резонирующие сорта деревьев с участками высушенной древесины. Инструментальные звуки выполняют определенные биологические функции. Так, барабанная дробь дятла служит брачным сигналом.

Однако основную роль в качестве сигнала общения играет у птиц дыхательный голос, источником которого является нижняя гортань, расположенная в месте разветвления трахеи на бронхи. Гортань представляет собой механоакустический преобразователь, в котором часть кинетической энергии протекающего потока воздуха преобразуется в энергию звуковой волны. Не вдаваясь в подробности строения гортани, рассмотрим лишь приближенную схему происходящих в ней процессов. В гортани имеются две мембраны — внешняя и внутренняя голосовые перепонки. Действие гортани основано на законе Бернулли (см. гл. I). При быстром прохождении струи воздуха давление между голосовыми перепонками падает, они сходятся и закрывают щель между ними. Скорость потока падает до нуля, статическое давление возрастает, раздвигает перепонки, и процесс по-

вторяется, в результате чего возникает пульсация, порождающая акустическую волну. Специальные мышцы могут изменять натяжение перепонки и ширину просвета в бронхах, что влияет на частоту и амплитуду звуковых колебаний. Для увеличения громкости испускаемого звука необходим резонатор. Как уже говорилось выше, чем больше длина трубы, тем ниже частота испускаемого ею звука. У некоторых птиц (куры, журавли) трахеи настолько длинные, что, будучи свернуты в петли, располагаются под легкими и кожей; длинные трахеи дают им возможность испускать низкочастотные звуки. Необходимость испускать звуки низкой частоты диктуется образом жизни некоторых птиц, так как при большой длине волны звуки легче огибают препятствия (дифракция) и меньше поглощаются в траве, листьях и т. п.

Звуки, издаваемые птицами, лежат в основном в диапазоне частот от 200 Гц до 12 кГц, однако некоторые птицы могут издавать и ультразвук до 30 и даже до 50 кГц.

Млекопитающие. Основную роль в общении между млекопитающими играют голосовые звуки, создаваемые верхней гортанью, находящейся в верхней части трахеи и представляющей собой хрящевую трубку, открытую с обоих концов. Воздух из легких либо беспрепятственно проходит голосовой тракт, либо приводит в вынужденные колебания голосовые связки, расположенные в верхней части гортани и состоящие из переплетенных мышечных волокон. Поток воздуха вызывает их вибрацию, образуя гласные звуки. Роль резонатора выполняют гортанные мешки, ротовая и носовая полости и даже легкие.

Звуки млекопитающих в высшей степени разнообразны, находясь в диапазоне частот от нескольких герц до сотен кГц (у летучих мышей). Звуковая сигнализация играет важную биологическую роль и подробно об этом говорится в специальных курсах.

СЛУХОВОЙ АППАРАТ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

Для восприятия звуковых колебаний у большинства животных имеются специальные органы, и только простейшие представители животного мира ощущают эти колебания по изменению давления среды на все тело в целом. Самым примитивным органом является трихондная сенсилла у насекомых. Это волосок длиной 100—500 мкм, один конец которого соединен с нейроном, создающим нервный импульс при колебаниях волоска в акустическом поле.

Звукочувствительные волосковые клетки, аналогичные сенсиллам, имеются в звуковоспринимающих органах всех других живых существ, однако у большинства из них есть также устройства для усиления и анализа звука, которые вместе со всей

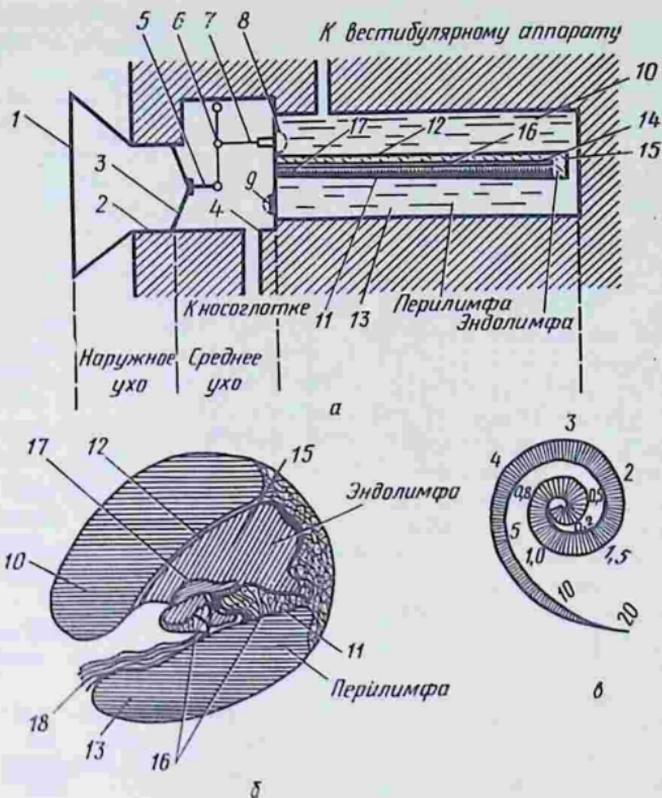


Рис. 20. Строение уха млекопитающих:

а — принципиальная схема без геометрического подобия отдельных участков уха; *б* — поперечное сечение улитки; *в* — схема строения основной (базальной) мембраны, узкая часть которой расположена у овального окна (числа указывают частоты в кГц, к которым наиболее восприимчивы данные участки мембраны); 1 — ушная раковина; 2 — слуховой проход; 3 — барабанная перепонка; 4 — евстахиева труба; 5 — молоточек; 6 — наковальня; 7 — стремечко; 8 — мембрана овального окна; 9 — мембрана круглого окна; 10 — вестибулярный канал; 11 — основная мембрана; 12 — мембрана Рейснера; 13 — барабанный канал; 14 — улиточный канал; 15 — гелиотрема; 16 — орган Корти; 17 — текториальная мембрана; 18 — слуховой нерв

звукоспринимающей системой составляют ухо животного. Наибольшего совершенства в процессе эволюции достигло ухо млекопитающих.

На рисунке 20 приведена принципиальная схема уха млекопитающих, на которой для упрощения отдельные элементы органа слуха изображены без учета их геометрического подобия. Ухо млекопитающих состоит из трех основных частей — наружного, среднего и внутреннего уха. Две первые части служат передаточным устройством для подведения звуковых колебаний к слуховому анализатору, находящемуся во внутреннем ухе. Это

передаточное устройство превращает воздушные колебания с большой амплитудой скорости и малым давлением в колебания с малой амплитудой скорости и большим давлением.

Наружное ухо состоит из ушной раковины 1 и наружного слухового прохода 2. Ушная раковина играет роль звукоулавливателя, концентрирующего звуковые волны на слуховом проходе, в результате чего звуковое давление на барабанную перепонку 3 увеличивается по сравнению с давлением во внешнем акустическом поле (у человека примерно в 3 раза). Наружный слуховой проход вместе с ушной раковинкой можно сравнить с резонатором типа трубы. Собственная частота его колебаний несколько различна у разных людей и находится в области около 3 кГц. При совпадении частоты падающего звука с собственной частотой колебаний наружного уха (при резонансе) чувствительность уха максимальна.

Среднее ухо представляет собой своеобразный барабан (у человека объем его примерно $0,8 \text{ см}^3$), который отделяется от наружного уха барабанной перепонкой толщиной $0,1-0,2 \text{ мм}$ и площадью $\sim 0,7 \text{ см}^2$. Барабанная перепонка — это воронкообразная мембрана с неравномерно натянутыми волокнами и вдавленная внутрь среднего уха. Такое ее строение обеспечивает почти полное отсутствие собственных колебаний и их быстрое затухание, что весьма существенно, так как собственные колебания перепонки создавали бы шумовой фон, который мешал бы животному слышать внешние звуки.

Среднее ухо сообщается с носоглоткой с помощью евстахиевой трубы, позволяющей поддерживать в среднем ухе давление, равное атмосферному, что предохраняет барабанную перепонку от чрезмерных растяжений.

Если бы звуковые волны из наружного уха непосредственно падали на овальное окно внутреннего уха, заполненного жидкостью, перилимфой, то энергия волны, прошедшей через мембрану овального окна 8, составляла бы всего $0,1\%$ первоначальной ее энергии из-за различия акустических сопротивлений воздуха и жидкости (см. формулу 2.5). Элементы среднего уха служат для того, чтобы свести к минимуму потери энергии звука, связанные с его отражением. В среднем ухе находятся три сочлененные между собой слуховые косточки, образующие систему рычагов. В соответствии со своей формой они получили названия молоточка 5, наковальни 6 и стремечка 7. Общая масса слуховых косточек очень мала (у человека 50 мг). Рукоятка молоточка жестко связана с барабанной перепонкой и колеблется вместе с ней. Молоточек шарнирно связан с наковальней, а последняя со стремечком, которое плоским основанием прикреплено к мембране овального окна, отделяющей среднее ухо от внутреннего. Система рычагов создает выигрыш в силе (у человека в $2,5$ раза). Кроме того, площадь овального окна в $20-$

25 раз меньше площади барабанной перепонки. За счет этих двух факторов давление, создаваемое стремечком на перепонку овального окна, в 50—60 раз больше, чем давление звуковой волны на барабанную перепонку. Компенсация изменений давления во внутреннем ухе производится с помощью мембраны круглого окна 9.

Внутреннее ухо представляет собой замкнутую полость в височной части черепа. Эта полость, называемая лабиринтом, имеет сложную форму, заполнена жидкостью — перилимфой и состоит из двух основных частей: улитки, содержащей звуковоспринимающий аппарат, и преддверия с полукружными каналами, которые относятся к вестибулярному аппарату, обеспечивающему равновесие животного в поле силы тяжести. Строение и функции этой части внутреннего уха мы не рассматриваем.

Улитка представляет собой спиралеобразный канал в твердой части костной ткани с определенным числом завитков. Для упрощения (рис. 20, а) улитка изображена в выпрямленном виде как цилиндрический канал. Число завитков у разных животных различно (у человека и у лошади — 2,5; у коровы — 3,5; у свиньи — 4 и т. п.). Улитка распределяется на три канала: вестибулярный 10, барабанный 13 и улиточный 14. Вестибулярный и барабанный каналы сообщаются между собой маленьким отверстием — геликотремой 15 и заполнены жидкостью, перилимфой. Акустическое давление, создаваемое стремечком, передается через мембрану овального окна перилимфе. В ней возникает волна, которая огибает перегородку улитки, доходит до круглого окна, прогибает его и рассеивается через носоглотку в окружающем пространстве.

Основная мембрана 11 состоит из нескольких тысяч волокон, натянутых поперек улитки. Волокна слабо связаны друг с другом и могут колебаться независимо. Когда в перилимфе возникает волна, она создает резонансные колебания волокон основной мембраны. При низких частотах резонируют длинные (до 0,5 мм) слабо натянутые волокна на дальнем конце мембраны, а при высокочастотных звуках — короткие (около 0,04 мм) сильно натянутые волокна на участках мембраны, расположенных ближе к овальному окну (рис. 20, в). Это позволяет выделять из сложного звука тоны различной частоты. Таким образом, основная мембрана напоминает струнную систему рояля с большим количеством струн разной длины, резонирующих на звук, частота которого совпадает с частотой, определяемой длиной струны (см. формулу 2.11). Если рядом с роялем произнести сильный короткий звук, то начинают резонировать струны, собственные частоты которых соответствуют частотам в спектре этого звука. Каждое волокно основной мембраны является своеобразной струной, настроенной на определенный тон, причем резонансная частота каждого из волокон определяется не

только его длиной, но и массой эндолимфы, колеблющейся вместе с волокном. Таким образом, с физической точки зрения звуковоспринимающий орган уха представляет собой набор резонаторов. На это впервые обратил внимание в конце прошлого века Гельмгольц, и разработанная им теория слухового восприятия получила название резонансной. В дальнейшем структура и механизм действия внутреннего уха были подробно исследованы Г. Бекеша, который за эти работы в 1961 г. был удостоен Нобелевской премии. Согласно Бекеша, волокна основной мембраны не натянуты, а акустическое давление вызывает изгиб мембраны, причем максимум изгиба приходится на разные точки мембраны в зависимости от частоты звука.

Перегородка улитки состоит из основной мембраны и мембраны Рейснера 12, пространство между которыми заполнено другой жидкостью — эндолимфой (рис. 20, б). Преобразование механических колебаний в электрические сигналы происходит в органе Корти 16, размещенном над верхней частью основной мембраны и содержащем примерно 24 000 волосковых клеток, к которым подходят разветвления слухового нерва. Над органом Корти расположена текториальная мембрана 17. Волоски органа Корти почти пронизывают поверхность этой мембраны. Когда в каком-то участке основной мембраны возникает резонансная деформация, волоски изгибаются, в них возникают механические напряжения, которые ведут к появлению электрического импульса. Закодированные в органе Корти электрические сигналы поступают в центральную нервную систему. Природа этого кода пока неизвестна, и его расшифровкой занимаются акустические лаборатории во многих странах мира, поскольку только расшифровав акустический код, мы сможем понять природу звукового ощущения.

Восприятие звука возможно даже при поврежденной барабанной перепонке и системе среднего уха. Кость хорошо проводит звук, и распространяющаяся в ней звуковая волна может привести в движение основную мембрану. Поэтому если орган Корти не поврежден, то глухие могут, хотя и слабо, слышать громкие звуки, передающиеся во внутреннее ухо через костную систему скелета. Этим явлением пользуются при конструировании слуховых аппаратов, в которых колебания воздуха усиливаются микрофоном и электрическим усилителем и преобразуются в механические колебания слухового устройства (трубки, дужки очков), передающиеся затем внутреннему уху через кости черепа.

Следует отметить, что многие вопросы биофизики уха остаются еще открытыми. Например, неясна с физической точки зрения исключительно высокая чувствительность уха, так как на пороге слышимости смещение барабанной перепонки составляет всего 10^{-11} м, что меньше диаметра атома водорода. При

6. Слуховые характеристики некоторых млекопитающих и птиц

Вид	Верхний предел воспринимаемой частоты, кГц	Область максимальной чувствительности, кГц	Вид	Верхний предел воспринимаемой частоты, кГц	Область максимальной чувствительности, кГц
Человек	20	1—3	Летучая	150	5—100
Шимпанзе	30	0,1—6	мышь		
Собака	60	0,2—15	Кряква	8	2—3
Кошка	100	0,25—0,35	Сизый голубь	12	1—2
Дельфин	100	15—70	Куры-несушки	12	0,8—2
			Зяблик	29	2,5—3,2

столь малых смещениях энергия барабанной перепонки так мала, что непонятно, как она может приводить в движение сравнительно массивный аппарат среднего и внутреннего уха. В связи с этим имеется предположение, что колебания барабанной перепонки служат всего лишь пусковым механизмом, включающим существующие в ухе внутренние, пока еще неизвестные нам источники энергии.

Человеческое ухо как психофизическое устройство поражает своим совершенством. Помимо исключительной чувствительности, оно воспринимает колебания, различающиеся по мощности в 10^{13} раз, т. е. от комариного писка до рева реактивного двигателя. Человек в состоянии отличать звук с частотой, например, 1000 Гц от звука с частотой 1001 Гц, определять, какие тоны входят в состав сложного звука. Дирижер оркестра, насчитывающего десятки инструментов, может контролировать звучание каждого инструмента на фоне остальных. Опыты показывают, что человек с нормальным слухом может выделить интересующее его сообщение на фоне семи других, передаваемых одновременно с равной громкостью. Восприятие ультразвука у млекопитающих и птиц — обычное явление (табл. 6).

ШУМ И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ В БИОЛОГИИ И ВЕТЕРИНАРИИ

Под акустическим шумом, как говорилось выше, понимают звуки, обладающие сложным непрерывным спектром, в которых, в отличие от периодических колебаний, имеют место беспорядочные изменения частоты и амплитуды. В биологической акустике шумом считают любые звуки, затрудняющие правильное восприятие звуковых сигналов, а также раздражающие нервную систему человека или животных с соответствующими нарушениями нормальных физиологических функций их организма.

Развитие техники приводило к возрастанию уровня шума, и в XX в. он стал одним из неблагоприятных факторов

окружающей среды, влияющих на состояние человека и животных. Сейчас практически невозможно найти область техники, сельского хозяйства или быта, где не присутствовали бы звуки, вызывающие нежелательные физиологические реакции. Поэтому изучением и профилактикой шума занимаются специалисты самых различных профилей — врачи, ветеринары и зоотехники, психологи, физики, биофизики и даже юристы, разрабатывающие основы акустического законодательства.

Многочисленными экспериментами показано, что для нормальной жизнедеятельности шум не должен превышать определенного порога. Так, для нормального сна и умственной деятельности шум не должен быть выше 30 дБА; во многих учреждениях допускается шум до 55 дБА. Эти данные положены в основу разработанных гигиенистами санитарных акустических норм.

В связи с механизацией сельского хозяйства значительно повышается шум в сельской местности. Так, уровень шума от трактора МТЗ-50 на расстоянии 5 м от него — 80—90 дБА, а при включении агрегатированного с ним кормораздатчика КТУ-10 шум повышается до 100 дБА на частотах от 400—1000 Гц. Очень велики шумы в производственных комплексах, где «генераторами» шумов, помимо мобильных кормораздатчиков, являются отопительно-вентиляционные агрегаты, вакуум-насосы и пр. Например, вентилятор Ц4-70 на расстоянии 5 м дает шум в 85 дБА. Большие шумы возникают также при значительной концентрации животных и птицы. Например, шум на птицефабриках, усредненный по всем частотам, достигает 95 дБА. Установлено, что в типовых свиноводческих помещениях существует комплекс механизмов, являющихся источниками шумов от 70 до 95 дБА. К таким механизмам относят систему вентиляции, систему удаления навоза скребкового типа, шайбовый кормораздатчик КШ-0,5 или самоходный кормораздатчик КС-1,5.

Вредное действие производят лишь шумы, уровень интенсивности которых превосходит определенный предел. Слабые шумы природного происхождения не только не вредны, но даже благотворно влияют на человека и животных. Полное отсутствие шума, тишина, которая создается при тренировках космонавтов, тяжело влияет на психическое состояние человека. Он начинает слышать удары своего сердца, шорох ресниц и кожи и пр., и у нетренированных людей это приводит к психическим расстройствам.

Интенсивные шумы прежде всего отрицательно сказываются на работе органа Корти, приводя к повреждению волосковых клеток, причем первыми выходят из строя клетки, реагирующие на высокие частоты. Даже при кратковременном действии шума в 110 дБ временно снижается порог слуховой чувствительности

на 10—15%. Значительное снижение слуховой чувствительности наблюдают у трактористов в конце рабочего дня. При длительном действии шума повреждения волосковых клеток становятся необратимыми.

Однако действие шума не ограничивается нарушением работы слухового аппарата, поскольку слуховой анализатор через кору головного мозга влияет на работу других органов и систем, особенно на состояние нервной системы. Интенсивный шум вызывает изменения в циркуляции крови, возрастание СОЭ, нарушение работы органов внутренней секреции, сердечно-сосудистые заболевания.

Перевод животноводства на промышленную основу резко изменил условия среды обитания животных. В связи с комплексной механизацией производственных процессов в животноводческих и птицеводческих комплексах шумы по сравнению с естественными условиями значительно возросли, и за последние годы ветеринарные специалисты обратили на них серьезное внимание. Так, еще в 1975 г. был проведен эксперимент по действию на коров шума в 120 дБА, который создавала доильная установка «Майга», включаемая в непосредственной близости от них три раза в сутки в течение месяца по одному часу. В результате у коров по сравнению с контрольной группой возникло значительное нарушение рубцового пищеварения, притупле-

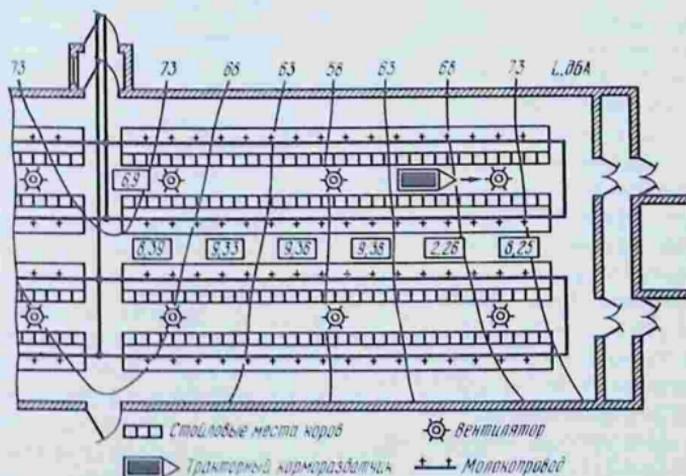


Рис. 21. Шумолактограмма коровника в молочном производственном комплексе. На схеме коровника вычерчены кривые равной интенсивности шума. Цифры в кружках сверху чертежа показывают уровень интенсивности шума в дБА; цифры в прямоугольничках внутри зон между кривыми показывают среднесуточный удой в зонах

ние рефлекса на принятие пищи и снижение лактации до 30%. Одновременно наблюдали нарушения кровообращения и терморегуляции тела. Для возвращения к норме потребовалось лечение гормональными препаратами в течение 18 дн. На рисунке 21 показана шумолактограмма коровника в одном из молочных производственных комплексов, из которой видно, что в зонах с повышенным шумом среднесуточный удой понижен.

Очень чувствительны к действию шума свиноматки. Под действием шума в 70—80 дБА у них прекращается лактация и восстанавливается не менее чем через 2 ч, а более интенсивные шумы могут привести к полному исчезновению лактации.

Исследования на птицефабриках показали, что особо неблагоприятно влияет на кур-несушек шум в 90—100 дБ при частоте 2—5 кГц, создаваемый различными техническими устройствами (вентиляторы и пр.). Шум вызывает резко выраженные изменения в физиологическом состоянии кур, снижение их живой массы и яйценоскости.

БИОФИЗИКА ИНФРАЗВУКА

К инфразвукам относят механические колебания и волны с частотами ниже 20 Гц. Нижняя граница их неопределенна. Практический интерес представляют инфразвуки с частотами в несколько герц и даже в десятые и сотые доли герца.

Источником инфразвука может быть любое тело, колеблющееся с соответствующей частотой. Поскольку частота собственных колебаний уменьшается с увеличением размеров тела, то обычно инфразвуки возникают при колебаниях, а также при быстрых перемещениях тел, имеющих большие поверхности. Они создаются, например, при резком открывании и закрывании дверей, при ударе по натянутому полотну и т. п. В природе источниками инфразвука являются грозные разряды, обвалы, взрывы, землетрясения. Все такие источники инфразвука создают, как правило, несинусоидальные, или импульсные, затухающие колебания.

Генераторами незатухающих инфразвуковых волн служат устройства, напоминающие органные трубы или свистки. Если труба открыта с одного конца, то ее длина равна четверти установившейся в ней стоячей волны. Поскольку длина волны инфразвука велика, то и размеры трубы должны быть значительными. Например, для звука с частотой 17 Гц длина волны $\lambda = 340 \text{ (м/с)}/17 \text{ с}^{-1} = 20 \text{ м}$. Поэтому длина полуоткрытой трубы генератора должна быть 5 м. Мощность таких генераторов зависит от мощности протекающего через нее потока воздуха и от ее диаметра, так как чем больше диаметр трубы, тем больше ее излучающая поверхность. Свистки и трубы позволяют излучать довольно большие акустические мощности. Через ми-

лицейский свисток человек в состоянии продуть в секунду до 2 л воздуха, на что требуется примерно 4 Вт. Считая к. п. д. свистка 25%, получаем акустическую мощность 1 Вт. Такой свист в замкнутом помещении вызывает болезненные ощущения. Инфразвуковой «свисток», изготовленный в лаборатории французского ученого Гавр^о, имел в диаметре 1,5 м и максимальную мощность 2 кВт. При работе его даже на неполной мощности в стенах помещения появлялись трещины. Включить его на полную мощность было опасно, так как инфразвук мог разрушить здание, в котором находился «свисток».

Инфразвуки распространяются на очень большие расстояния, так как коэффициент поглощения звука уменьшается с возрастанием длины волны (см. формулу 2.8). Инфразвук с частотой 3 Гц, создаваемый источником мощностью 1 Вт, можно обнаружить на расстоянии до 100 км. Инфразвук от ядерного взрыва обегает весь земной шар. Обладая большой длиной волны, он огибает препятствия (деревья, здания); кроме того, он приводит в резонансные колебания твердые тела больших размеров (стены дома, двери), которые сами становятся источниками инфразвука. Все это увеличивает проникающую способность инфразвука, от которого практически нет защиты.

Инфразвук не воспринимается человеческим ухом по той причине, что вызываемые им колебания барабанной перепонки слишком медленные, и перилимфа в улитке, будучи сдавлена со стороны овального окна, успевает в течение периода колебания выравнять давление выпячиванием круглого окна. Поэтому инфразвук не может вызвать колебания волокон основной мембраны, связанных со слуховым нервом.

Действию обычного звука на человека и животных за последние годы посвящено много исследований. Однако имеющиеся на сегодняшний день сведения о биологическом действии инфразвука гораздо скуднее и во многом противоречивы. В связи с тем что инфразвук неслышим, долгое время считалось, что он биологически нейтрален, и изучения его в этом направлении не проводились. Поводом, заставившим ученых заняться исследованием биологического действия инфразвука, были наблюдения Гавр^о, руководителя лаборатории электроакустики в Марселе. Он заметил, что когда в одном из корпусов лаборатории работал мощный вентилятор, создававший акустические волны с частотой 7 Гц, то находившиеся в здании сотрудники чувствовали недомогание, усталость, головные боли. Для проверки был построен генератор, о котором говорилось выше. При испытании генератора исследователи ощущали сильные внутренние боли, нарушение координации движений и зрения. Оказалось, что инфразвук действует на вестибулярный аппарат, область собственных частот которого лежит в диапазоне от 2 до 20 Гц; под действием инфразвука он приходит в

резонансные колебания, нарушающие его нормальную деятельность.

Инфразвук вызывает также вынужденные колебания различных органов. Каждый орган в отдельности обладает той или иной собственной частотой колебаний. Некоторые из них, такие, как печень, почки и другие, сами по себе не совершают колебательных движений, но под действием внешней периодической силы они могут войти с ней в резонанс. Так, медики обратили внимание на опасный резонанс брюшной полости, происходящий при частотах 4—8 Гц. Резонансные колебания некоторых органов ведут к раздражению различных рецепторов, передающих информацию о раздражителе в нервные центры. Таким образом, инфразвук создает рефлекторные реакции других органов и систем, и его энергия переходит в энергию биохимических процессов, характеризующих ответную реакцию всего организма на действие инфразвукового раздражителя. Эта реакция сопровождается ощущением боли, возникновением неприятных ощущений, затруднением дыхания и пр.

Особенно вредно воздействие инфразвука на такую объемную резонирующую систему, как сердце. В инфразвуковом поле достаточной мощности возникают вынужденные колебания сердечной мышцы, при резонансе их амплитуда возрастает, что может приводить к разрывам сосудов. Это подтверждается в опытах с крысами. После облучения инфразвуком с частотой 7 Гц и мощностью 170 дБ в течение 20 мин крысы забивали и у них были обнаружены расширение кровеносных сосудов и кровоизлияния. Если инфразвук находится в противофазе с собственными колебаниями сосудистой системы, то кровообращение тормозится, а при достаточной интенсивности инфразвука сердце может остановиться.

Частоты собственных колебаний крупных органов, как правило, лежат в диапазоне от 2 до 17 Гц, что и обуславливает опасное действие инфразвука. Особенно следует отметить резонанс инфразвука с частотой 7 Гц с колебаниями α -волн мозга. Такой инфразвук даже при небольших интенсивностях вызывает расстройство органов зрения, тошноту, общую слабость. При средних мощностях (140—155 дБ) регистрируют обмороки, временную потерю зрения, а при еще больших мощностях (порядка 180 дБ) параличи, приводящие к смертельным поражениям. Некоторые исследователи указывают на психическое действие инфразвука. У облученных им людей поражаются все виды интеллектуальной деятельности, появляется чувство тревоги, страха. Такие же явления имеют место и у животных.

Воздействие инфразвука на сельскохозяйственных животных изучено еще недостаточно; серьезные работы стали проводиться только в самые последние годы, но несомненно, что оно аналогично действию на человека. В промышленном животноводстве

животные подвергаются значительным инфразвуковым облучениям, которые создают наряду со слышимыми звуками двигателя, компрессоры, электродойки. Нет сомнения, что инфразвук оказывает отрицательное влияние на молокоотдачу и на многие физиологические функции сельскохозяйственных животных. Изучению, а также устранению этого влияния должны быть посвящены усилия многих исследователей и ветеринарных врачей.

БИОФИЗИКА УЛЬТРАЗВУКА

ФИЗИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ, СВОЙСТВА И ИСТОЧНИКИ УЛЬТРАЗВУКА

Ультразвуком принято называть упругие колебания и волны, частоты которых превышают частоты звука, воспринимаемого человеческим ухом. Такое определение сложилось исторически, однако нижняя граница ультразвука, связанная с субъективными ощущениями человека, не может быть четкой, поскольку некоторые люди не могут слышать звуки с частотами в 10 кГц, а есть люди, воспринимающие частоты в 25 кГц. Для внесения четкости в определение нижней границы ультразвука с 1983 г. установлено считать ее равной 11,12 кГц (ГОСТ 12.1.001—83).

Верхняя граница ультразвука обусловлена физической природой упругих волн, которые могут распространяться в среде лишь при условии, что длина волны больше средней длины свободного пробега молекул в газах или межатомных расстояний в жидкостях и твердых телах. Поэтому в газах верхнюю границу ультразвуковых волн (УЗ) определяют из приближительного равенства длины звуковой волны и средней длины свободного пробега молекул газа ($\sim 10^{-6}$ м), что дает частоту порядка 1 ГГц (10^9 Гц). Расстояние между атомами и молекулами в кристаллической решетке твердого тела примерно равно 10^{-10} м. Считая, что и длина волны ультразвука такого же порядка величины, получаем частоту 10^{13} Гц. Упругие волны с частотами более 1 ГГц называют *гиперзвуком*.

Ультразвуковые волны по своей природе не отличаются от волн слышимого диапазона или инфразвука, и распространение ультразвука подчиняется законам, общим для всех акустических волн (законы отражения, преломления, рассеяния и т. п.). Скорости распространения УЗ волн примерно такие же, как и скорости слышимого звука (см. табл. 4), а поэтому длины ультразвуковых волн значительно меньше. Так, при распространении в воде ($c=1500$ м/с) ультразвука с частотой 1 МГц длина волны $\lambda=1500/10^6=1,5 \cdot 10^{-3}$ м=1,5 мм. Благодаря малой длине волны дифракция ультразвука происходит на объектах меньших размеров, чем для слышимого звука. Поэтому во многих

случаях к ультразвуку можно применять законы геометрической оптики и изготавливать ультразвуковые фокусирующие системы: выпуклые и вогнутые зеркала и линзы, которые используют для получения звуковых изображений в системах звукозаписи и акустической голографии. Помимо этого, фокусировка ультразвука позволяет концентрировать звуковую энергию, получая при этом большие интенсивности.

Поглощение ультразвука в веществе, даже в воздухе, весьма значительно, что, как следует из (2.8), обусловлено его малой длиной волны. Однако, как и для обычного звука, затухание ультразвука определяется не только его поглощением, но и отражением на границах раздела сред, отличающихся своими акустическими сопротивлениями. Этот фактор имеет большое значение при распространении ультразвука в живых организмах, ткани которых обладают самыми различными акустическими сопротивлениями (например, на границах мышца — надкостница — кость, на поверхностях полых органов и т. п.). Так как акустическое сопротивление биологических тканей в среднем в сотни раз превышает акустическое сопротивление воздуха, то на границе воздух — ткань происходит практически полное отражение ультразвука. Это создает определенные трудности при ультразвуковой терапии, так как слой воздуха всего в 0,01 мм между вибратором и кожей является непреодолимым препятствием для ультразвука. Поскольку избежать прослоек воздуха между кожей и излучателем невозможно, для заполнения имеющихся между ними неровностей используют специальные контактные вещества, которые должны удовлетворять определенным требованиям: иметь акустическое сопротивление, близкое к акустическим сопротивлениям кожи и излучателя, обладать малым коэффициентом поглощения ультразвука, иметь значительную вязкость и хорошо смачивать кожу, быть нетоксичными для организма. В качестве контактных веществ обычно используют вазелиновое масло, глицерин, ланолин и даже воду.

ПОЛУЧЕНИЕ И РЕГИСТРАЦИЯ УЛЬТРАЗВУКА

Для получения ультразвука используют механические и электромеханические генераторы.

К механическим генераторам относят газоструйные излучатели и сирены. В газоструйных излучателях (свистках и мембранных генераторах) источником энергии ультразвука служит кинетическая энергия газовой струи. Первым УЗ генератором был свисток Гальтона — короткая, закрытая с одного конца трубка с острыми краями, на которые направляется воздушная струя из кольцеобразного сопла. Срывы струи на острых концах трубки вызывают колебания воздуха, частота которых оп-

ределяется длиной трубки. Свистки Гальтона позволяют получать ультразвук с частотой до 50 кГц. Интересно, что подобными свистками еще в прошлом веке пользовались браконьеры, подзывая охотничьих собак сигналами, не слышными для человека.

Сирены позволяют получать ультразвук с частотой до 500 кГц. Газоструйные излучатели и сирены служат почти единственными источниками мощных акустических колебаний в газовых средах, в которые из-за малого акустического сопротивления излучатели с твердой колеблющейся поверхностью не могут передать ультразвук большой интенсивности. Недостатком механических генераторов является широкий диапазон излучаемых ими частот, что ограничивает область их применения в биологии.

Электромеханические источники ультразвука преобразуют подводимую к ним электрическую энергию в энергию акустических колебаний. Наибольшее распространение получили пьезоэлектрические и магнитострикционные излучатели.

В 1880 г. французские ученые Пьер и Жак Кюри открыли явление, получившее название *пьезоэлектрического эффекта* (греч. *пьезо* — давлению). Если вырезать определенным образом из кристаллов некоторых веществ (кварца, сегнетовой соли) пластинку и сжать ее, то на ее гранях появятся разноименные электрические заряды. При замене сжатия растяжением знаки зарядов меняются. Пьезоэлектрический эффект обратим. Это означает, что если кристалл поместить в электрическое поле, то он будет растягиваться или сжиматься в зависимости от направления вектора напряженности электрического поля. В переменном электрическом поле кристалл будет деформироваться в такт с изменениями направления вектора напряженности и действовать на окружающее вещество как поршень, создавая сжатия и разрежения, т. е. продольную акустическую волну.

Прямой пьезоэлектрический эффект используют в приемниках ультразвука, в которых акустические колебания преобразуются в электрические. Но если к такому приемнику приложить переменное напряжение соответствующей частоты, то оно преобразуется в ультразвуковые колебания и приемник работает как излучатель. Следовательно, один и тот же кристалл может служить и приемником, и излучателем ультразвука поочередно. Такой прибор называют ультразвуковым акустическим преобразователем (рис. 22). В связи с тем что применение ультразвука в различных областях науки, техники, медицины и ветеринарии с каждым годом возрастает, требуется все большее количество ультразвуковых преобразователей, однако запасы природного кварца не могут удовлетворить возрастающие в нем потребности. Наиболее подходящим заменителем кварца оказался титанат бария, представляющий собой аморфную смесь

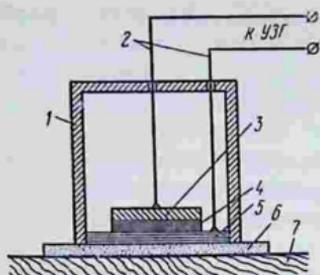


Рис. 22. Схема ультразвукового акустического преобразователя:

1 — корпус; 2 — провода, идущие к генератору электрических колебаний или к регистрирующему прибору; 3 — металлический электрод; 4 — пьезокристалл; 5 — покровная пластина; 6 — контактная смазка; 7 — облучаемый орган

двух минеральных веществ — углекислого бария и двуокиси титана. Для придания ей нужных свойств аморфную массу нагревают до высокой температуры, при которой она размягчается, и помещают ее в электрическое поле. При этом происходит поляризация дипольных молекул. После охлаждения вещества в электрическом поле молекулы фиксируются в ориентировочном положении и вещество приобретает определенный электрический дипольный момент. У титаната бария пьезоэлектрический эффект в 50 раз сильнее, чем у кварца, а стоимость его невысока.

Преобразователи другого типа основаны на явлении *магнитострикции* (лат. *strictura* — сжимание). Это явление заключается в том, что при намагничивании ферромагнитный стержень сжимается или растягивается в зависимости от направления намагничивания. Если стержень поместить в переменное магнитное поле, то его длина будет меняться в такт с изменениями электрического тока, создающего магнитное поле. Деформация стержня создает акустическую волну в окружающей среде.

Для изготовления магнитострикционных преобразователей применяют пермендюр, никель, железоалюминиевые сплавы — альсиферы. У них большие величины относительных деформаций, большая механическая плотность и меньшая чувствительность к температурным воздействиям.

В современной ультразвуковой аппаратуре используют оба вида преобразователей. Пьезоэлектрические применяют для получения ультразвука высоких частот (выше 100 кГц), магнитострикционные — для получения ультразвука меньших частот. Для медицинских и ветеринарных целей обычно используют генераторы небольшой мощности (10—20 Вт) (рис. 23).

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ УЛЬТРАЗВУКА С ВЕЩЕСТВОМ

Рассмотрим, с какими параметрами колебательного движения приходится иметь дело при распространении ультразвука в веществе. Пусть излучатель создает волну с интенсивностью

$I = 10^5$ Вт/м² и частотой 10^5 Гц. Из формул (2.3) и (2.4) следует, что $I = 0,5 \rho c A^2 \omega^2 = 2 c A^2 \rho l^2 v^2$ (так как $\omega = 2 \pi v$). Отсюда

$$A = \frac{1}{\pi v} \sqrt{\frac{I}{2\rho c}}$$

Подставляя в формулу значения входящих в нее величин, получим, что амплитуда смещения частиц воды при данных условиях $A = 0,6$ мкм. Амплитудное значение ускорения частиц воды $a_m = A\omega^2 = 4 A\pi^2 v^2 = 2 \cdot 4 \cdot 10^5$ м/с², что в 24 000 раз превышает ускорение силы тяжести. Амплитудное значение акустического давления $p_a = \rho c A \omega = 5,6 \cdot 10^5$ Па $\approx 5,6$ атм. При фокусировании ультразвука получают еще большие давления.

При распространении ультразвуковой волны в жидкости во время полупериодов разрежения возникают растягивающие силы, которые могут привести к разрыву жидкости в данном месте и образованию пузырьков, заполненных паром этой жидкости. Это явление носит название *кавитации* (лат. *cavum* — пустота). Кавитационные пузырьки образуются, когда растягивающее напряжение в жидкости становится больше некоторого критического значения, называемого порогом кавитации. Для чистой воды теоретическое значение порога кавитации $p_k = 1,5 \cdot 10^8$ Па = 1500 атм. Реальные жидкости менее прочны в связи с тем, что в них всегда находятся зародыши кавитации — микроскопические газовые пузырьки, твердые частички с трещинами, заполненными газом, и т. п. Часто на поверхности пузырьков возникают электрические заряды. Захлопывание кавитационных пузырьков сопровождается сильным нагревом их содержимого, а также выделением газов, содержащих атомарный и ионизированный компоненты. В результате вещество в кавитационной области подвергается интенсивным воздействиям. Это проявляется в кавитационной эрозии, т. е. в разрушении поверхности твердых тел. Даже такие прочные вещества, как сталь и кварц, разрушаются под действием микроударных гидродинамических волн, возникающих при захлопывании пузырьков, не говоря уже о находящихся в жидкости биологических объектах, например микроорганизмах. Этим пользуются для очистки поверхности металлов от окисной пленки, жировых пленок, а также для диспергирования твердых тел и получения эмульсий несмешивающихся жидкостей.

При интенсивности ультразвука менее $0,3 \cdot 10^4$ Вт/м² кавитация в тканях не происходит, и ультразвук вызывает ряд других эффектов. Так, в жидкости возникают акустические потоки, или «звуковой ветер», скорость которого достигает десятков сантиметров в секунду. Акустические потоки перемешивают облучаемые жидкости, изменяют физические свойства суспензий. Если в жидкости находятся частицы, обладающие противоположными электрическими зарядами и разными масса-

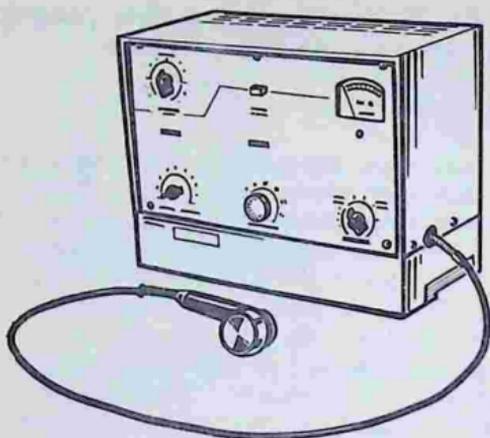


Рис. 23. Ультразвуковой терапевтический аппарат

ми, то в ультразвуковой волне эти частицы будут отклоняться от положения равновесия на разные расстояния и в поле волны возникает переменная разность потенциалов (эффект Дебая). Такое явление происходит, например, в растворе поваренной соли, содержащей ионы H^+ и в 35 раз более тяжелые ионы Cl^- . При больших различиях в массах потенциал Дебая может достигать десятков и сотен мВ.

Поглощение ультразвука веществом сопровождается переходом механической энергии в тепловую. Тепло образуется в областях, примыкающих к границам раздела двух сред с различными акустическими сопротивлениями. При отражении ультразвука интенсивность волны вблизи границы увеличивается и соответственно возрастает количество поглощенной энергии. Легко убедиться в этом, прижав к влажной руке излучатель. Вскоре на противоположной стороне руки возникает болевое ощущение, похожее на боль от ожога, вызванное ультразвуком, отраженным на границе кожа — воздух. Однако тепловое действие ультразвука при интенсивностях, применяемых в терапии, очень незначительно.

В УЗ поле могут протекать как окислительные, так и восстановительные реакции, причем даже такие, которые в обычных условиях неосуществимы. Одной из характерных реакций является расщепление молекулы воды на радикалы H^+ и OH^- с последующим образованием перекиси водорода H_2O_2 и некоторых жирных кислот. Значительное действие оказывает ультразвук на некоторые биохимические соединения: от белковых молекул отрываюются молекулы аминокислот, происходит денатурация протеннов и т. п. Все эти реакции стимулируются, очевидно, колоссальными давлениями, возникающими в ударных кавитационных волнах, однако законченной теории звукохимических реакций в настоящее время еще не существует.

Ультразвук вызывает свечение воды и некоторых других жидкостей (УЗ люминесценция). Свечение это очень слабое, и его обычно регистрируют фотоумножителями. Причина свечения в основном заключается в том, что при захлопывании кавитаци-

онных пузырьков происходит сильное адиабатическое нагревание заключенного в них пара. Температура внутри пузырьков может достигать 10^4 К, что приводит к возбуждению атомов газа и излучению ими квантов света. Интенсивность УЗ люминесценции зависит от количества газа в пузырьке, от свойств жидкости и интенсивности ультразвука. Это явление несет с собой информацию о природе и кинетике процессов, происходящих при облучении жидкости ультразвуком. Как было показано В. Б. Акоюном и А. И. Журавлевым, при некоторых заболеваниях УЗ свечение ряда биологических жидкостей меняется, что может лечь в основу диагностики этих заболеваний.

УЛЬТРАЗВУКОВАЯ БИОАКУСТИКА

ДЕЙСТВИЕ УЛЬТРАЗВУКА НА БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОБЪЕКТЫ

На живые организмы ультразвук, как и другие физические факторы, оказывает возмущающее действие, следствием чего являются приспособительные реакции организма. Механизм возмущающего действия ультразвука изучен еще недостаточно, но можно утверждать, что он определяется совокупностью механического, термического и физико-химического действий. Эффективность этих факторов зависит от частоты и интенсивности ультразвука. Выше были вычислены амплитудные значения акустического давления и ускорения частиц среды в УЗ волне, которые оказались очень большими, однако они не дают представления о механических усилиях, приходящихся на одну клетку. Расчет сил, действующих на клетку в УЗ поле, был проведен В. Б. Акоюном, который показал, что если на клетку размером $5 \cdot 10^{-5}$ м действует ультразвук с частотой 1 МГц и интенсивностью $1 \cdot 10^4$ Вт/м², то максимальная разность растягивающих и сжимающих сил в противоположных концах клетки не превышает 10^{-13} Н. Такие силы не могут оказывать на клетку заметного влияния, не говоря уже о ее разрушении. Поэтому растягивающие и сжимающие силы, действующие на клетку в УЗ волне, вряд ли могут приводить к ощутимым биологическим последствиям.

Более эффективны, по-видимому, акустические течения, приводящие к переносу вещества и перемешиванию жидкости. Внутри клетки, обладающей сложной внутренней структурой, микротоки вполне могут менять взаимное расположение клеточных органелл, перемешивать цитоплазму и изменять ее вязкость, отрывать от клеточных мембран биологические макромолекулы (ферменты, гормоны, антигены), изменять поверхностный заряд мембран и их проницаемость, оказывая влияние на жизнедеятельность клетки. Если мембраны не повреждены, то через некоторое время перешедшие во внеклеточную среду или в

цитоплазму макромолекулы возвращаются обратно на поверхность мембран, хотя и неизвестно, попадают ли они именно на те места, с которых были вырваны, а если нет, то ведет ли это к каким-либо нарушениям физиологии клетки.

Разрушение мембран происходит при достаточно больших интенсивностях ультразвука, однако разные клетки обладают различной резистентностью: одни клетки разрушаются уже при интенсивностях порядка $0,1 \cdot 10^4$ Вт/м², тогда как другие выдерживают интенсивность до $25 \cdot 10^4$ Вт/м² и выше. Как правило, более чувствительны клетки животных тканей и менее чувствительны растительные клетки, защищенные прочной оболочкой. О различной ультразвуковой резистентности эритроцитов говорилось в главе I. Облучение ультразвуком с интенсивностью более $0,3 \cdot 10^4$ Вт/м² (т. е. выше порога кавитации) используют для разрушения имеющихся в жидкости бактерий и вирусов. Так разрушают тифозные и туберкулезные палочки, стрептококки и пр. Следует отметить, что облучение ультразвуком с интенсивностью менее кавитационного порога может приводить к повышению жизнедеятельности клеток и к увеличению числа этих микроорганизмов, что вместо положительного эффекта приведет к отрицательному. Ультразвук, применяемый в терапии и диагностике, не вызывает кавитации в тканях. Это обусловлено либо заведомо низкими интенсивностями (от 0,05 до 0,1 Вт/см²), либо использованием интенсивных (до 1 кВт/см²), но коротких импульсов (от 1 до 10 мкс) при эхолокации внутренних органов. Усредненная по времени интенсивность ультразвука оказывается и в этом случае не выше $0,1 \cdot 10^4$ Вт/м², что недостаточно для возникновения кавитации.

Нагревание тканей при их облучении терапевтическим ультразвуком весьма незначительно. Так, при облучении отдельных органов у коров в месте воздействия ультразвука температура кожи повышается не более чем на 1°С при интенсивности $1 \cdot 10^4$ Вт/м². При облучении ультразвуком теплота в основном выделяется не в объеме ткани, а на границах раздела тканей с разными акустическими сопротивлениями, или в одной и той же ткани на неоднородностях ее структуры. Возможно, что именно этим объясняется тот факт, что ткани со сложной структурой (легкие) более чувствительны к ультразвуку, чем однородные ткани (печень и др.). Сравнительно много тепла выделяется на границе мягких тканей и кости.

Не менее существенными могут оказаться и эффекты, связанные с потенциалом Дебая. Импульсы диагностического ультразвука способны обусловить в тканях потенциал Дебая до сотен мВ, что сравнимо по порядку величины с потенциалами клеточных мембран, а это может вызвать деполяризацию мембран и повышение их проницаемости по отношению к ионам, участвующим в клеточном метаболизме. Следует отметить, что

изменение проницаемости клеточных мембран является универсальной реакцией на ультразвуковое воздействие, независимо от того, какой из факторов ультразвука, действующих на клетки, преобладает в том или ином случае.

Таким образом, биологическое действие ультразвука обусловлено многими связанными между собой процессами, некоторые из которых еще недостаточно исследованы до настоящего времени и описание которых не входит в задачу учебного пособия. Согласно В. Б. Акопяну, ультразвук вызывает в биологических объектах следующую цепочку превращений: ультразвуковое воздействие → микропотоки в клетке → повышение проницаемости клеточных мембран → изменение состава внутриклеточной среды → нарушение оптимальных условий для ферментативных процессов → подавление ферментативных реакций в клетке → синтез новых ферментов в клетке и т. д. Пороговым для биологического действия ультразвука будет такое значение его интенсивности, при котором не происходит нарушения проницаемости клеточных мембран, т. е. интенсивность не выше $0,01 \times 10^4 \text{ Вт/м}^2$.

Ультразвук, обладающий сильным биологическим свойством, можно применять в сельском хозяйстве. Опыты последних лет показали перспективность воздействия низкочастотным ультразвуком на семена злаковых и огородных культур, кормовых и декоративных растений.

УЛЬТРАЗВУК В МИРЕ ЖИВОТНЫХ

Некоторые птицы, ведущие ночной образ жизни, используют для эхолокации звуки слышимого диапазона (козодои, стрижи-саланганы). Козодои, например, издают резкие отрывистые крики с частотой 7 кГц. После каждого крика птица улавливает звук, отраженный от препятствия, и узнает местоположение этого препятствия по направлению, откуда пришло эхо. Зная скорость распространения звука и время, прошедшее от его испускания до приема, можно вычислить расстояние до препятствия. Таких вычислений птица, конечно, не делает, но каким-то образом ее мозг позволяет хорошо ориентироваться в пространстве.

Наибольшего совершенства достигли ультразвуковые эхолокационные органы у летучих мышей. Поскольку пищей для них служат насекомые, т. е. предметы малых размеров, то для уменьшения дифракции на подобных объектах необходимо использовать колебания с малой длиной волны. В самом деле, если принять, что размер насекомого 3 мм, то дифракция на нем будет незначительной при длине волны такого же порядка величины, а для этого частота колебаний должна быть, по крайней мере, равной $\nu = c/\lambda = 340/3 \cdot 10^{-3} \approx 10^5 \text{ Гц} = 100 \text{ кГц}$. Отсюда вытекает необходимость использования для эхолокации ультра-

звука, и, действительно, летучие мыши испускают сигналы с частотами порядка 100 кГц. Процесс эхолокации происходит следующим образом. Зверек испускает сигнал длительностью 1—2 мс, причем на это время его чувствительные ушки закрываются специальными мышцами. Затем сигнал прекращается, ушки открываются, и летучая мышь слышит отраженный сигнал. Во время охоты сигналы следуют один за другим до 250 раз в секунду.

Чувствительность эхолокационного аппарата летучих мышей очень высока. Так, например, Гриффин натягивал в темной комнате сетку из металлических проволок диаметром 0,12 мм с расстоянием между проволоками в 30 см, что лишь немного превышало размах крыльев летучих мышей. Тем не менее, зверьки свободно летали по комнате, не задевая за проволоки. Мощность воспринимаемого ими сигнала, отраженного от проволоки, была порядка 10^{-17} Вт. Удивительна также способность летучих мышей выделять нужный сигнал из хаоса звуков. Во время охоты каждая летучая мышь воспринимает только те УЗ сигналы, которые она испускает сама. Очевидно, органы этих животных имеют строгую резонансную настройку на сигналы определенной частоты, и они не реагируют на сигналы, отличающиеся от собственных всего на долю герца. Такой избирательностью и чувствительностью не обладает пока ни одно локационное устройство, созданное человеком. Широко используют УЗ локацию дельфины. Чувствительность их локатора настолько велика, что они могут обнаруживать на расстоянии 20—30 м опущенную в воду дробинку. Диапазон частот, испускаемых дельфинами, составляет от нескольких десятков герц до 250 кГц, но максимум интенсивности приходится на 20—60 кГц. Для внутривидового общения дельфины используют звуки слышимого человеком диапазона, примерно до 400 Гц.

ПРИМЕНЕНИЕ УЛЬТРАЗВУКА В ВЕТЕРИНАРИИ

УЛЬТРАЗВУКОВАЯ ТЕРАПИЯ

Терапевтическое действие ультразвука обусловлено механическим, тепловым и физико-химическим факторами. Их совместное действие увеличивает проницаемость клеточных мембран, расширяет кровеносные сосуды, улучшает обмен веществ, что способствует восстановлению равновесного с точки зрения физиологии состояния организма.

В ветеринарии широко используют ультразвук для лечения заболеваний суставов, сухожильного аппарата, мышечных атрофий, атонии преджелудков крупного рогатого скота и т. п. Применяют в ветеринарии и *фонофорез*, т. е. введение с помощью ультразвука в ткани через поры кожи некоторых лекарств.

венных веществ (гидрокортизона, тетрациклина и др.). Этот метод аналогичен электрофорезу (см. гл. IV), однако если в электрическом поле движутся лишь заряженные частицы, то в ультразвуковом поле перемещаются частицы и незаряженные. Под действием ультразвука увеличивается проницаемость клеточных мембран, что способствует проникновению в клетку лекарственных веществ, тогда как при электрофорезе лекарственные вещества концентрируются в основном между клетками. Иногда применяют совместно электрофорез и фонофорез.

Возможны два способа облучения: прямой и иммерсионный. В первом случае ультразвуковой излучатель устанавливают на поверхности тела, покрытой контактной смазкой для улучшения акустического контакта. Во втором случае облучение проводят в водяной ванне, где контактным веществом служит вода. У животных для осуществления акустического контакта шерсть приходится выстригать. Наиболее удобно проводить облучение вымени, поскольку оно не покрыто шерстью. Ультразвуковое облучение совместно с фонофорезом широко используют при лечении маститов у коров, коз, овец и других животных.

При некоторых заболеваниях бывает полезной аутогемотерапия — внутримышечное или подкожное введение животному его собственной крови, взятой из вены. Такая операция способствует улучшению обменных процессов и стимуляции защитных сил организма. Аутогемотерапия оказывается более эффективной, если взятую кровь перед вливанием облучить ультразвуком низких интенсивностей. Опыты последних лет показали, что такого же эффекта можно достичь без взятия крови, облучением ее через поверхностные ткани непосредственно в кровеносном сосуде в тех местах, где сосуды близко подходят к поверхности тела. Механизм ультразвуковой аутогемотерапии, очевидно, заключается в воздействии ультразвука на форменные элементы крови. Появление в кровяном русле клеток с измененными свойствами вызывает стимуляцию защитных сил организма, стремящихся в силу принципа Ле Шателье — Брауна (см. гл. III) придать крови те свойства, которые присущи ей в норме. Эти процессы стимулируют работу других систем организма и улучшают его общее состояние.

УЛЬТРАЗВУКОВАЯ ХИРУРГИЯ

Для разрушения тканей в ультразвуковой хирургии существуют два метода. Первый из них основан на действии самого ультразвука, а второй — на приведении в ультразвуковые колебания хирургического инструмента.

С 1954 г. проводятся операции по удалению опухолей в мозговой ткани без вскрытия черепной коробки. Несколько излучателей, укрепленных на голове пациента, испускают пучки

ультразвука, фокусирующиеся на опухоли. Интенсивность каждого пучка такова, что он не приводит к повреждению здоровой ткани, но в том месте, где все пучки сходятся, интенсивность возрастает и опухоль разрушается под действием кавитации и выделяющегося тепла. Излучателями служат вогнутые пьезо-керамические пластинки, резонансные частоты которых выбирают в диапазоне от 0,5 до 4 МГц при интенсивности порядка $0,1 \cdot 10^4$ Вт/м². Фокусированный ультразвук применяют также для изучения роли отдельных областей головного мозга. Разрушая у подопытных животных некоторые области мозга, можно выяснить, как они влияют на жизнедеятельность животного.

Ультразвуком можно также рассекают ткани, для чего хирургические инструменты (скальпели, пилки, иглы) соединяют с магнитострикционными преобразователями. Амплитуда колебаний режущего инструмента при частоте от 20 до 50 кГц обычно составляет 10—50 мкм. Преимущества этого метода: снижение усилия резания, уменьшение болевого ощущения при операции, кровоостанавливающий и стерилизующий эффекты ультразвука. Ультразвуковую резку применяют для рассечения любых мягких тканей. Ультразвуковые скальпели различной формы позволяют проводить операции без вскрытия грудной клетки в дыхательных органах, пищеводе, на кровеносных сосудах. Вводя длинный и тонкий ультразвуковой инструмент в вену, можно разрушать холестериновые утолщения в этих сосудах. Ультразвук позволяет не только разрезать, но и «сваривать» мягкие ткани. Если сложить два разрезанных кровеносных сосуда и прижать их друг к другу, то после облучения образуется сварной шов, который не уступает по прочности шву, сделанному нитками.

Ультразвук используют в костной хирургии для сварки костей. Область перелома заполняют костной щебенкой, смешанной с жидкими пластмассами (например, с циакрином), которые под действием ультразвука быстро полимеризуются, создавая прочный сварной шов, который постепенно рассасывается и заменяется костной мозолью.

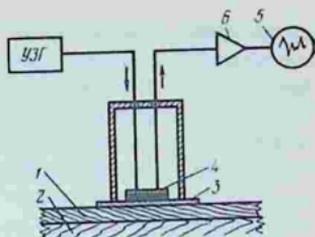
Первые успешные операции с ультразвуком были проведены в 60-х годах. Ультразвуком можно рассекать и соединять почти все живые ткани, причем с большим удобством, стерильностью и с меньшими болевыми ощущениями, чем при обычной хирургии.

УЛЬТРАЗВУКОВАЯ ДИАГНОСТИКА

Ультразвуковые терапевтические и хирургические установки давно уже стали принадлежностью медицинских и ветеринарных клиник, но особое значение имеет использование ультразвука для диагностики ряда заболеваний. Она применяется наряду с рентгеновскими, оптическими и другими диагностическими методами, а в некоторых случаях успешно их заменяет.

Рис. 24. Схема прижизненного определения толщины жирового слоя у свиней ультразвуковым эхо-методом:

1 — жировая ткань; 2 — мышечная ткань; 3 — контактная смазка; 4 — пьезокристалл; 5 — осциллограф; 6 — усилитель; УЗГ — генератор электрических колебаний ультразвуковой частоты



Внедрение в диагностическую практику ультразвука позволило добиться высокой информативности о протекающих в организме патологических процессах, а безопасность и относительная простота по сравнению с рентгенографией способствовали тому, что ультразвуковая диагностика выходит на ведущее место в клинических исследованиях, позволяя определять локализацию опухолей, обнаруживать инородные тела в тканях, визуализировать глубокорасположенные участки организма и т. п.

Ультразвуковой эхо-метод. Диагностический эхо-метод основан на отражении ультразвука на границах между тканями с различными акустическими сопротивлениями. Этот метод сходен с рентгенографией, однако он более чувствителен. Изображения двух тканей на рентгеновском снимке отличаются друг от друга только в том случае, если разница в их плотностях составляет не менее 10%.

Ультразвук позволяет дифференцировать мягкие ткани, различающиеся по плотности всего на 0,1%. Кроме того, ультразвук низких интенсивностей практически безвреден, а ультразвуковая аппаратура компактнее и дешевле рентгеновской. Принцип ультразвукового эхо-метода пояснен на рисунке 24. Ультразвуковой генератор (УЗГ) создает электрические импульсы ультразвуковой частоты, поступающие на пьезокристалл, от которого в тканях распространяется УЗ волна. Если волна встречает на своем пути участок, акустическое сопротивление которого иное, чем у окружающей среды (например, на границе между жировым слоем и мышечной тканью), то она отражается и попадает на приемник ультразвука, в котором возбуждает электрические колебания. Эти колебания затем направляются в усилитель и на регистрирующее устройство, например на электронный осциллограф, на экране которого возникает сигнал, позволяющий судить о размерах, форме и глубине залегания отражающего объекта.

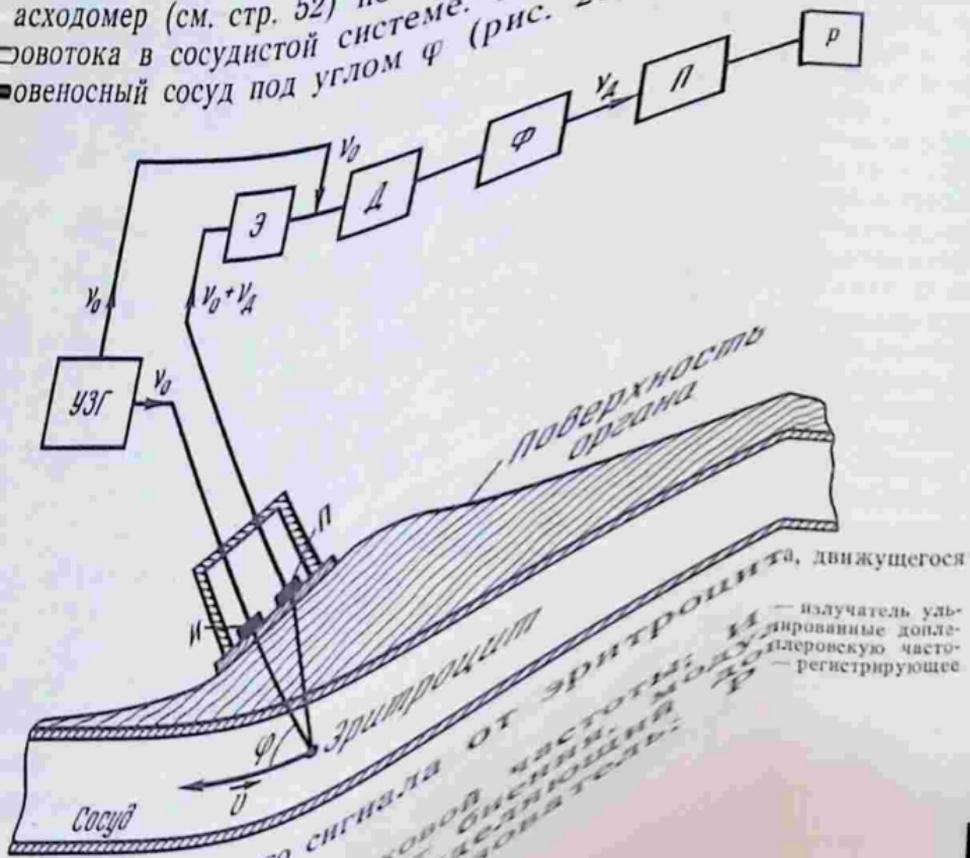
Если скорость ультразвука в ткани 1500 м/с, а его частота 30 кГц, то длина волны $\lambda = 1500/30\ 000 = 0,05\ \text{м} = 5\ \text{см}$. Следовательно, ультразвук такой частоты вследствие дифракции не сможет дать четкого изображения участка ткани размером менее 5 см, что часто бывает недостаточно. Для повышения раз-

решающей способности УЗ диагностики необходимо уменьшать длину волны, а следовательно, повышать частоту. Поэтому в УЗ диагностике используют генераторы, дающие частоты от 1 до 10 МГц, но, поскольку с повышением частоты ультразвук поглощается его поглощением, это приводит к необходимости увеличивать его интенсивность, что не всегда желательно. Обычно в диагностике применяют ультразвук с интенсивностью, не превышающей $0,1 \cdot 10^4$ Вт/м².

Исследование ультразвуком внутренних органов в медицине и ветеринарии получило широкое распространение. В Советском Союзе и за рубежом выпускается ряд аппаратов, хорошо зарекомендовавших себя в клинической практике.

Диагностика на основе эффекта Доплера. Особенно большими возможностями и преимуществами обладает разновидность ультразвукового эхо-метода, основанная на эффекте Доплера, позволяющая не только изучать расположические процессы в их динамике, но и физиологические процессы в их динамике.

Метод Доплера в гемодинамике. Доплеровский асходомер (см. стр. 52) позволяет определять ряд параметров кровотока в сосудистой системе. Пусть ультразвук пересекает поперечный сосуд под углом φ (рис. 25). Если ультразвук от-



получения доплеровского сигнала от эритроцита, движущегося в сосуде; И — излучатель ультразвуковых колебаний; М — модулятор; Д — демодулятор; Ф — фильтр, выделяющий доплеровскую частоту; П — преобразователь; Р — регистрирующее устройство.

ражается от статических объектов, которые встречаются на его пути от источника до сосуда, то частота звука не меняется и остается равной ν_0 . Отражение ультразвука от пульсирующих стенок сосуда и от взвешенных в плазме и движущихся вместе с ней форменных элементов крови (в основном от эритроцитов, акустическое сопротивление которых значительно отличается от акустического сопротивления плазмы) сопровождается эффектом Доплера. Поскольку скорость пульсации стенок сосуда значительно меньше скорости движения эритроцитов, то $\nu_{дс}$ (доплеровская частота от сосудов) значительно меньше, чем $\nu_{дэ}$ (доплеровская частота от эритроцитов), и сигналы эти подаются разделению.

Зная доплеровскую частоту, можно по формуле (2.15) вычислить скорость движения эритроцитов, а следовательно, и скорость кровотока. Поскольку скорость крови неодинакова по сечению сосуда, то на выходе прибора получается спектр доплеровских частот, соответствующих различным скоростям кровотока.

Отраженный сигнал попадает на приемник, в котором возникают электрические колебания с частотой $\nu_0 + \nu_{дс} + \nu_{дэ}$, которые принимает электронная схема Э. В схему подают также колебания от генератора с частотой ν_0 , в результате чего возникают биения, модулированные частотами $\nu_{дс}$ и $\nu_{дэ}$. Эти колебания попадают в демодулятор, который выделяет сигналы с доплеровской частотой. Затем сигналы проходят через фильтр Ф, выделяющий интересующую исследователя частоту $\nu_{дэ}$ и попадают в преобразователь П, который превращает сигнал доплеровской частоты в такой сигнал, напряжение которого пропорционально скорости потока крови. Затем сигнал попадает в регистрирующее устройство (осциллограф, самописец и другие).

Ультразвук подается импульсами длительностью порядка 1 мкс с промежутком между импульсами порядка 1 мс. Помимо того что нагрев ткани при таком облучении становится почти незаметным, по времени между испусканием импульса и его регистрацией можно определить расстояние до отражающего объекта (эхолокация). Таким образом, по доплеровским сигналам, образованным внешней и внутренней стенками сосуда, можно определить диаметр сосуда, а по сигналам от эритроцитов узнать, на каком расстоянии от стенки сосуда находятся эритроциты, обладающие той или иной скоростью. Это позволяет изучать динамику потока крови в различных участках сечения сосуда.

По знаку в формуле (2.15) можно определять направление кровотока. Исследования показали, что в ряде случаев при сердечно-сосудистых заболеваниях в артериях существует такое отрицательное явление, как противоток венозной крови.

Доплеровские сигналы можно регистрировать не только электронными устройствами, но и акустически, так как при гемодинамических исследованиях доплеровские частоты находятся, как правило, в области слышимого звука, и их можно прослушивать наушниками. Такая регистрация похожа на фонендоскопию или аускультацию, только обладает значительно большей информативностью. Опытный клиницист по звукам доплеровских частот может определить нарушения в динамике крови и в сердечной деятельности. Более объективный метод регистрации — запись сигналов на телеэкране.

Исследование кровотока доплеровским методом применяют в настоящее время с самыми различными целями физиологи, медики и ветеринарные врачи. Так, имплантированные на различные отделы аорты и на сонной артерии у некоторых животных УЗ датчики позволили изучать изменения величины кровотока при гипокинезии, физических нагрузках и других отклонениях от нормальной деятельности животного и человека. Аналогичным образом можно изучать мозговую гемодинамику и изменения кровотока при инсультах, что позволяет делать ценные диагностические выводы.

Метод Доплера в кардиологии. Ультразвуковая доплеровская кардиография является наиболее адекватным методом прижизненной оценки сердечной деятельности. Средняя скорость движения стенки желудочка за время изгнания крови может быть вычислена по рентгенограмме. Однако, даже не говоря о нежелательности работы с рентгеновским излучением в области сердца, рентгенограмма дает искажения, вызванные несинхронными записями. Кроме того, следует учитывать, что усреднение скорости такого неравномерного движения, каким является движение стенок сердца, дает малую информацию о его работе. Для диагностических целей важно знать максимальные и мгновенные значения скоростей стенок сердца с разверткой по времени. Именно эти параметры удается получать доплеровским методом, который позволяет регистрировать доплеровские частоты, вызванные отражениями ультразвука от движущихся участков сердца. Существующие установки могут измерять расстояние до участков сердца, их размеры, скорости и ускорения, фиксировать начало и длительность различных фаз сердечного цикла.

Трудности, связанные с этим методом, обусловлены тем, что приходится одновременно регистрировать отражения от передней и задней стенок желудочков, колеблющихся в противоположных направлениях. Кроме того, различная дальность относительно приемника колебаний передней и задней стенок приводит к ошибкам в регистрации моментов начала и конца их движений. Тем не менее эти трудности преодолимы. Применяя уже известную и хорошо разработанную радиолокационную

методику, обеспечивающую временную селекцию информации о параметрах движения целей, находящихся на различном удалении от приемника, удалось создать аппаратуру, которая позволяет определять геометрические и кинематические характеристики элементов сердца.

Исследования этим методом позволили получить интересные результаты. Так, доплеркинеотограмма ускорения миокарда у здоровых людей показала, что в левом желудочке среднее ускорение — $94,36 \text{ см/с}^2$, ускорение при быстром изгнании крови — $78,5$ и ускорение при быстром наполнении — $110,8 \text{ см/с}^2$. Эти величины получить иными способами невозможно. Доплеркинеотограмма при мерцательной аритмии показывает, что это заболевание вызывает изменения значений скорости и ускорения движения миокарда в систоле и диастоле. Поэтому доплеркинеотограммы позволяют осуществлять раннюю диагностику предынфарктного состояния. Опыт, накопленный при использовании доплеровских методов в медицине, делает весьма перспективным их применение в диагностике ряда заболеваний сельскохозяйственных животных.

Метод Доплера в гинекологии и акушерстве. Этот метод позволяет прослушивать сердце плода, устанавливать многоплодие (доплеровские частоты от нескольких сердец), измерять скорость кровотока в маточных артериях, движения жидкости в пуповине, делать заключение о наличии эмболии (т. е. о переносе потоком крови частиц — эмбол, вызывающих закупорку сосудов), контролировать работу мочевого пузыря плода и многое другое. Существующая аппаратура позволяет определять сердечную деятельность плода начиная с 9—10 нед беременности, выясняя, таким образом, наличие возможных патологий. Обычная аускультация дает мало информации о деятельности сердца плода из-за сильного внутриутробного сжатия; ЭКГ тоже недостаточно информативна. Доплеровские сигналы, обладая значительной информативностью, не всегда поддаются простой интерпретации. Ухо очень хорошо выделяет из спектра нужные частоты, и поэтому в клинической практике часто применяют прослушивание доплеровских сигналов через наушники. Метод позволяет четко очерчивать положение плаценты, вести контроль динамики развития плода во время беременности и его состояния в процессе родового акта.

Применение метода Доплера для диагностики беременности крупных животных, таких, как коровы и кобылы, сопряжено с определенными трудностями. Расстояние от поверхности тела до матки у них довольно велико, и ультразвуковая волна на этом пути сильно затухает. Однако затухание можно уменьшить, вводя ультразвуковой зонд в прямую кишку, чтобы он оказался над рогами матки. Сферический неимплантированный зародыш удается зарегистрировать на 24-й день после овуляции,

когда его размеры 12—14 мм. Собственно эмбрион становится различим с 25 дн., а на 65—80-й дн. можно регистрировать сердце плода. Два зародыша хорошо различимы на 20—30-й дн. При введении эхо-зонда в прямую кишку овец удается диагностировать суягность с 65—70 дн. с точностью до 100%. В течение часа можно обследовать на суягность до 200 овец, прикладывая эхо-зонд к брюшной стенке, предварительно смазав ее контактной смазкой. Так же проводится диагностика беременности коз и свиней. Для этого промышленность выпускает специальные портативные установки. Так, в Советском Союзе с 1977 г. выпускается прибор, работающий на частоте 2 МГц с массой 2,1 кг. Прибором легко определяется супоросность с 27 дн. беременности. При исследовании маточного поголовья в 100 тыс. свиней в год экономия от использования прибора составляет 18 тыс. руб.

Глава III. ТЕРМОДИНАМИКА БИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ

ОСНОВНЫЕ ОПРЕДЕЛЕНИЯ И ЗАКОНЫ ТЕРМОДИНАМИКИ

Термодинамикой называют раздел физики, в котором изучают закономерности тепловой формы движения материи и связанных с ней физических явлений. Эта наука возникла в начале XIX в., когда появились практически пригодные тепловые двигатели и потребовалось изучить превращения энергии в этих машинах, а также найти способы повышения их коэффициента полезного действия. Ведущее место в термодинамике занимает изучение взаимопревращений тепловой и других форм энергии. Однако в настоящее время термодинамика исследует гораздо более широкий круг вопросов. Ее законы оказались настолько общими, что их можно применять при исследовании свойств газов, жидкостей и твердых тел, химических реакций, электрических и магнитных явлений; они применяются в космической физике, в атомной физике и в биологии.

Для удобства работы с пособием напомним определения основных понятий и величин, с которыми придется встретиться при изучении термодинамики биологических процессов.

Термодинамической системой называют совокупность макроскопических тел, которые могут обмениваться между собой и с внешней средой веществом и энергией. Если такой обмен существует только между телами, образующими систему, то система называется *изолированной*. При наличии обмена с внешней средой говорят об *открытой* системе. Любой живой

организм, будь он растительного или животного происхождения, представляет собой открытую термодинамическую систему.

Состояние системы определяется совокупностью ее параметров, которые представляют собой поддающиеся измерению макроскопические физические величины. К важнейшим параметрам относятся объем V (или удельный объем), температура T , давление p , а также электрическая поляризация, намагниченность и др. Различают экстенсивные параметры состояния, пропорциональные массе системы (внутренняя энергия, энтропия), и интенсивные, не зависящие от массы (давление, температура, магнитная индукция). При взаимодействии системы с внешними телами ее параметры изменяются. Уравнение, которое связывает между собой объем, температуру и давление в состоянии термодинамического равновесия, называют термическим уравнением состояния. Общий вид уравнения состояния: $f(p, T, V) = 0$. Примером уравнения состояния для идеального газа может служить уравнение Менделеева — Клапейрона

$$pV = \frac{m}{\mu} RT.$$

Равновесным состоянием (или термодинамическим равновесием) называют такое состояние системы, в которое она самопроизвольно приходит через достаточно большой промежуток времени при условии, что эта система изолирована от окружающей среды. В равновесной системе прекращаются все необратимые процессы, связанные с рассеянием энергии (теплопроводность, диффузия, химические реакции и пр.). В состоянии равновесия параметры системы не меняются со временем. Процесс установления термодинамического равновесия носит название *релаксации*. Равновесное состояние можно изобразить точкой на графике с координатными осями $p-V$, $p-T$ и др. Примером неравновесной системы может служить газ в цилиндре при быстром сжатии. Газ, находящийся непосредственно под поршнем, будет иметь большее давление, чем газ в остальных точках системы. Такое состояние нельзя изобразить точкой на графике, поскольку давление газа будет различным в разных точках системы. При отсутствии внешних воздействий изолированная система не может самопроизвольно выйти из равновесного состояния.

Термодинамическим процессом называют переход системы из одного равновесного состояния в другое в результате ее взаимодействия с внешними телами. Всякий процесс связан с нарушением равновесия, однако если параметры системы меняются так медленно, что в течение любого выбранного промежутка времени они остаются практически постоянными, то процесс можно считать состоящим из следующих друг за другом равновесных состояний. Такой процесс называют равновес-

ным. Точка на графике, соответствующая равновесному состоянию, перемещается по координатной плоскости, и линия, по которой она перемещается, представляет собой график процесса. Неравновесный процесс графически изобразить невозможно. Реальные процессы не могут протекать равновесно, однако чем медленнее они протекают, тем более они приближаются к равновесным.

Обратимым называют такой процесс, который может протекать в прямом и обратном направлениях, причем так, что система возвращается в исходное состояние без того, чтобы в окружающих телах происходили какие-либо изменения, а возвращение проходит через ту же последовательность промежуточных состояний, что и в прямом процессе, но в обратном порядке. Процесс обратим, если его можно рассматривать как непрерывный ряд равновесных состояний, т. е. он должен быть медленным по сравнению с временем релаксации данного термодинамического состояния. Реальные процессы в природе протекают с конечной скоростью, и поэтому они *необратимы*, происходят с рассеянием энергии. Любой процесс, при котором энергия, хотя бы частично, превращается в теплоту, необратим, потому что часть энергии, перешедшая в теплоту при прямом процессе, не может вернуться в систему самопроизвольно при обратном процессе, что противоречило бы второму началу термодинамики. Таким образом, любые механические процессы были бы обратимыми, если бы отсутствовало трение. Необратимые процессы могут протекать самопроизвольно только в одном направлении; процессы диффузии, теплопроводности и др.

Внутренняя энергия (U) есть суммарная кинетическая и потенциальная энергия взаимодействия всех частиц системы. В термодинамике представляет интерес не само значение внутренней энергии, а ее изменение ΔU при изменении состояния системы. В идеальных газах изменение внутренней энергии связано с изменением температуры, которая, в свою очередь, определяется изменением средней кинетической энергии хаотического движения частиц системы. В реальных газах и жидкостях, а также в твердых телах внутренняя энергия включает энергию межмолекулярного и внутримолекулярного взаимодействия.

Количеством теплоты (Q) называют часть внутренней энергии, переданной системой (или системе) в процессе теплообмена. Количество теплоты считают положительным, если теплота передается от внешних тел к системе. Отношение количества теплоты, полученного или отданного системой, к температуре, при которой происходит теплообмен (Q/T), называют *приведенным количеством теплоты*.

Энтропия (S) есть мера необратимого рассеяния энергии и представляет собой функцию состояния термодинамической си-

стемы. Для исследования процессов представляет интерес не сама энтропия, а ее изменение (ΔS). Математически энтропия определяется в дифференциальном виде как бесконечно малая приведенная величина

$$dS = \frac{dQ}{T}.$$

В изотермическом процессе изменение энтропии равно отношению сообщенного в этом процессе системе количества теплоты ΔQ к абсолютной температуре T

$$\Delta S = \frac{\Delta Q}{T}.$$

Для обратимых процессов энтропия остается постоянной, а для необратимых процессов энтропия возрастает. Таким образом, для любых процессов можно записать, что $\Delta S \geq 0$. Это неравенство (неравенство Клаузиуса) называют законом необращения энтропии, утверждающим, что *в изолированных системах энтропия не может уменьшаться ни при каких процессах.*

Свободная энергия (F) системы есть та часть ее внутренней энергии, за счет которой система может совершать работу в обратимом изотермическом процессе. Свободная энергия $F = U - TS$. Величину TS иногда называют связанной энергией. Если система достигает равновесного состояния, то свободная энергия становится минимальной, а энтропия — максимальной.

Функция состояния есть функция независимых параметров, определяющих равновесное состояние термодинамической системы. Значение этой функции в данном равновесном состоянии не зависит от того пути, по которому система пришла в это состояние. К функциям состояния относятся, например, внутренняя энергия и энтропия, тогда как работа и количество теплоты не являются функциями состояния, так как их значения определяются характером процесса, в результате которого система изменила свое состояние.

Каково бы ни было начальное состояние изолированной системы, в ней в конце концов установится *термодинамическое равновесие, при котором прекратятся все макроскопические процессы и установится общая для всех тел системы температура.*

Первое начало термодинамики представляет собой закон сохранения энергии для систем, в которых основное значение имеют тепловые процессы. Суть его в том, что *теплота, сообщаемая системе, расходуется на изменение ее внутренней энергии и на работу, совершаемую силами, приложенными со стороны системы к внешним телам:*

$$Q = \Delta U + A. \quad (3.1)$$

Следует обратить внимание, что первое начало термодинамики устанавливает эквивалентность теплоты и работы. Если система совершает цикл и возвращается в исходное состояние с исходной внутренней энергией ($\Delta U=0$), то из (3.1) следует, что $Q=A$. Таким образом, работа может быть совершена системой только за счет переданного ей количества теплоты. Это означает, что невозможно создать механизм, который совершал бы работу, превышающую полученное им количество теплоты (такой механизм условно называют «вечным двигателем первого рода»). Первое начало термодинамики утверждает, таким образом, что создание вечного двигателя первого рода невозможно.

Второе начало термодинамики устанавливает необратимость макроскопических процессов. Первая формулировка этого начала была дана в 1850 г. Клаузиусом: *невозможен процесс, при котором теплота самопроизвольно переходит бы от менее нагретого тела к более нагретым*. Эта и ряд других формулировок не исчерпывают всего содержания второго начала. Наиболее общий смысл его заключается в том, что *энтропия изолированной системы для обратимых процессов остается постоянной, а для необратимых процессов возрастает, достигая максимума в равновесном состоянии системы*, т. е., как говорилось выше, для любых процессов в изолированной системе $\Delta S \geq 0$.

Если бы второе начало термодинамики было неверным, то можно было бы получать и использовать энергию, отбирая ее у менее нагретых тел, например у воды океанов, немного охлаждая их. Энергии, полученной при охлаждении океанов всего лишь на 0,01 К, хватило бы человечеству на сотни лет. Однако механизм, который позволял бы осуществлять процесс (его называют «вечным двигателем второго рода»), невозможен.

Основное содержание второго начала термодинамики заключается в том, что теплота и работа являются неравноценными формами передачи энергии. Совершая работу, мы можем непосредственно увеличить энергию системы в любой ее форме (например, при движении проводника в магнитном поле механическая энергия переходит в электрическую энергию индукционного тока). Теплота же непосредственно, без промежуточного преобразования в другие виды энергии, может быть использована только для нагревания, т. е. для повышения внутренней энергии системы. Обратный процесс самопроизвольного перехода внутренней энергии системы, например, в механическую или электрическую энергию невозможен. Поэтому все процессы в природе могут протекать только в направлении перехода всех видов энергии в теплоту, во внутреннюю энергию тел, а обратный процесс, т. е. реальные процессы, протекающие в обратном направлении, т. е. от теплоты к другим видам энергии, невозможны.

Тепловой двигатель представляет собой систему, работающую за счет внешних источников тепла, которая периодически повторяет тот или иной термодинамический цикл и преобразует теплоту в механическую работу. Тепловой двигатель состоит из нагревателя, сообщаемого ему количество теплоты Q_1 , рабочего тела и охладителя, в который отводится количество теплоты Q_2 . Работа, совершаемая двигателем, равна $A = Q_1 - Q_2$. Из второго начала термодинамики следует, что невозможен процесс, единственным результатом которого было бы превращение всей теплоты, полученной нагревателем, в эквивалентную ей работу. Поэтому не может существовать теплового двигателя, в котором часть тепла Q_2 не отводилась бы в охладитель. Коэффициентом полезного действия теплового двигателя называют величину

$$\eta = \frac{Q_1 - Q_2}{Q_1} . \quad (3.2)$$

Поскольку Q_2 не может быть равно нулю, то *к. п. д. теплового двигателя всегда меньше единицы* ($\eta < 1$). Это утверждение может служить одной из формулировок второго начала термодинамики. Живые организмы — это своеобразные тепловые двигатели, получающие теплоту в результате происходящих в них экзотермических реакций, в которых участвуют биологические макромолекулы. Как и любой тепловой двигатель, живой организм выделяет теплоту и совершает работу.

Особое значение в термодинамике имеет тепловой двигатель, работающий по циклу Карно; этот цикл состоит из последовательно чередующихся двух изотермических и двух адиабатических процессов. Рабочее тело (идеальный газ) совершает работу за счет теплоты, подводимой к нему в изотермическом процессе; при обратном изотермическом процессе часть теплоты уходит от рабочего тела. *К. п. д. такого двигателя*

$$\eta_M = \frac{T_1 - T_2}{T_1} , \quad (3.3)$$

где T_1 и T_2 — соответственно температуры нагревателя и охладителя.

Согласно теореме Карно, *к. п. д. любого реального двигателя (η) не может быть больше к. п. д. двигателя, работающего по циклу Карно в том же интервале температур (т. е. $\eta \leq \eta_M$)*. Это значит, что к. п. д. цикла Карно является максимальным значением для к. п. д. любого реального двигателя, работающего в тех же условиях.

ПЕРВОЕ НАЧАЛО ТЕРМОДИНАМИКИ В БИОЛОГИИ

ТЕПЛОВОЙ БАЛАНС ЖИВОГО ОРГАНИЗМА

Представления о неразрывной связи между теплом и жизнью возникли еще в доисторические времена. Первобытный человек стремился к огню, неосознанно пытаясь пополнить запасы внутренней энергии, уходящей из его тела в холодное время. Нет ни одного народа, который на ранней стадии своего развития не поклонялся бы Огню или Солнцу, справедливо считая их источниками жизни. Как бы ни были наивны представления древних, в них содержится доля истины в отношении роли тепла в жизни человека и животных.

Жизнь может поддерживаться только в сравнительно узких интервалах температур, нижний предел которых — температура кристаллизации водных растворов, а верхний — не более 60—80°C, поскольку при более высоких температурах происходит денатурация белков. Правда, есть и отклонения от этих интервалов. Например, известно, что сперматозоиды для искусственного оплодотворения удается сохранять при температуре жидкого азота, а для уничтожения некоторых вирусов содержащие их растворы приходится нагревать до температуры более 100°C. Однако при столь низких и высоких температурах уже не приходится говорить об активных формах жизни.

Живой организм есть открытая термодинамическая система, и поддержание этой системы при более или менее постоянной температуре возможно лишь при непрерывном обмене тепловой энергией между организмом и внешней средой, а это, в свою очередь, возможно лишь при наличии в организме источников тепла. На один из источников «животного тепла» впервые указал в конце XVIII в. известный французский химик Лавуазье, который установил, что сущность дыхания заключается в экзотермической (т. е. происходящей с выделением энергии) реакции присоединения кислорода воздуха к водороду и углероду, находящимся в молекулах органических веществ. Поэтому жизнь, по образному выражению Лавуазье, представляет собой «замедленное горение». Исключительно большое значение как для физики живого организма, так и для всей физической науки имели исследования немецкого ученого середины XIX в. Роберта Майера. Майер, служивший врачом на корабле, заметил, что при плавании в тропиках цвет венозной крови, которую он видел при кровопусканиях у членов команды корабля, ярче, чем при плавании в холодных морях. Он с удивлением отмечал, что в сильную жару венозная кровь по цвету почти не отличается от артериальной, а это значит, что она сильно насыщена кислородом, который был мало израсходован при движении крови в артериальной системе. Следовательно, предположил

Майер, при наличии большого притока тепла извне в жаркую погоду потребление кислорода организмом уменьшается и внутренние источники тепла работают менее интенсивно. Все это позволило ему сделать вывод (1842), что выделяющаяся в процессе окисления внутри живого организма энергия частично превращается в тепло, а частично расходуется при совершении организмом механической работы. Таким образом, Майер впервые распространил первое начало термодинамики на живой организм и заложил основы биоэнергетики.

Дальнейшие работы Г. Гельмгольца (1847) и Д. Джоуля (1850) и обобщение результатов их исследований позволили сформулировать закон сохранения и превращения энергии, который справедливо считается самым фундаментальным законом природы. Однако многие ученые XIX в. высказывали сомнение, правомочно ли применение законов термодинамики к биологическим объектам. В самом деле, ведь технические системы (паровые машины, турбины, гальванические элементы и пр.) значительно проще живых организмов, состоящих из очень многих компонентов. В них протекают самоподдерживающиеся биохимические реакции и другие процессы, природа которых долгое время не поддавалась объяснению, а также в них происходят различные превращения энергии (см. ниже). Естественно, что применение к ним законов термодинамики, полученных для изолированных систем и простых технических устройств, долгое время подвергалось сомнению. Поэтому опытная проверка первого начала термодинамики (закона сохранения энергии) для биологических объектов имела принципиальное значение, так как необходимо было получить неопровержимые доказательства отсутствия в организме каких-либо нематериальных «жизненных сил».

Превращения энергии в живых организмах

Виды превращений энергии	Участки организма, в которых эти превращения происходят
Химическая энергия в механическую Химическая энергия в электрическую Химическая энергия в световую	Мышечные ткани Во всех клетках Светящиеся ткани у рыб и насекомых
Световая энергия в химическую	Фоторецепторы сетчатки глаза, клетки кожи, бактерии, листья растений (фотосинтез)
Механическая энергия акустических волн в электрическую	В органе Корти во внутреннем ухе
Все виды энергии в тепловую	Во всех клетках и тканях

Поскольку в основе всех жизненных процессов лежит окисление питательных веществ с последующим выделением орга-

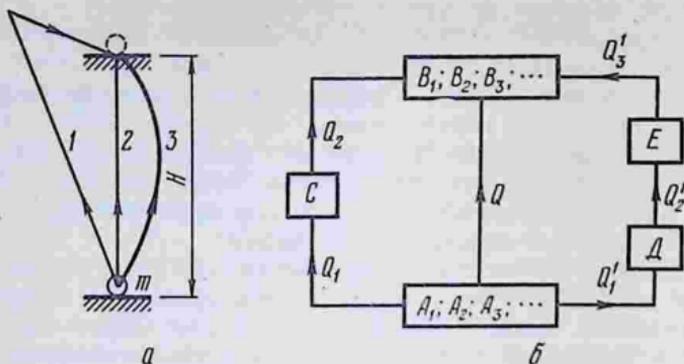


Рис. 26. Изменение энергии при переходе тела или химической системы из одного состояния в другое:

а — работа по перемещению тела в поле силы тяжести не зависит от пути перехода по траекториям 1, 2 и 3 и равна разности потенциальных энергий тела: $A = E_{n2} - E_{n1} = mg H$; *б* — теплота, выделяемая при реакции $A_1, A_2, A_3 \dots$ ($B_1, B_2, B_3 \dots$), где A — исходные компоненты реакции, а B_1 — вещества, получаемые в результате реакции, не зависит от того, через какие промежуточные стадии протекает реакция, т. е. $Q_1 + Q_2 = Q'_1 + Q'_2 + Q'_3$; C, D и E — промежуточные компоненты реакции

низом продуктов метаболизма и теплоты, необходимо было сравнить количество теплоты, выделенной животным, с тем, которое можно получить при непосредственном окислении продуктов питания. Выделяемую организмом теплоту можно определить, помещая животное в адиабатический калориметр. Что же касается теплоты, выделяющейся при окислении пищевых продуктов, то на первый взгляд возникают непреодолимые трудности для ее определения, так как нам неизвестны все биохимические реакции, протекающие в организме животного, а следовательно, их энергетический выход. Эту трудность, однако, можно преодолеть, применяя закон Гесса (1836), согласно которому *тепловой эффект химической реакции, развивающейся через ряд последовательных стадий, зависит лишь от разности энергий исходного и конечного состояний химической системы*. Закон Гесса есть следствие закона сохранения энергии, и поэтому его можно иллюстрировать простой механической аналогией — перемещением тела с одного уровня на другой в поле силы тяжести, в котором работа не зависит от формы пути и равна разности потенциальных энергий тела на исходном и конечном уровнях (рис. 26). Закон Гесса широко используют в биологии для определения теплосодержания (калорийности) продуктов питания. Продукты сжигают в термостате и определяют количество теплоты, образовавшейся при окислении продуктов кислородом*. В соответствии с законом Гесса точно

* Удельная теплота сгорания основных пищевых продуктов: белков — 24,3 МДж/кг, углеводов — 17,6 жиров — 38,9 МДж/кг.

такое же количество теплоты получается при окислении этих продуктов внутри организма, несмотря на то что в этом случае до окончательного образования конечных продуктов происходит много сложных биохимических реакций, некоторые из которых могут быть еще неизвестны.

Одной из основных реакций, происходящих в организме, является реакция окисления глюкозы. Если один моль глюкозы (0,18 кг) соединяется с 6 моль кислорода (134,4 л при нормальных условиях), то при этом выделяется 6 моль CO_2 (0,288 кг) и 2870 кДж теплоты: $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6 \text{O}_2 = 6 \text{CO}_2 + 6 \text{H}_2\text{O} + 2870 \text{ кДж}$.

Это количество теплоты выделяется как при непосредственном сжигании глюкозы, так и при расщеплении равного количества глюкозы в живом организме. Таким образом, потребление 1 л кислорода или выделение 1 л углекислого газа организмом сопровождается выделением $2870/134,4 = 21,35$ кДж теплоты. Следовательно, тепловыделение в организме любого животного легко подсчитать, умножив 21,35 на количество потребленного кислорода или выделенного углекислого газа в литрах. Теплопродукция важная физиологическая характеристика, определяющая интенсивность обмена веществ. В ветеринарии ее определяют методом *непрямой калориметрии*, или масочным методом, при котором на голову животного надевают герметические респираторные камеры, позволяющие измерить количество кислорода, потребленного животным, или выделенного углекислого газа.

Более точные значения дает метод *прямой калориметрии*. Впервые его использовали для проверки применимости первого начала термодинамики к живым организмам в конце XVIII в. французские ученые Лавуазье и Лаплас. Животное (морскую свинку) помещали в ледяной калориметр. По скорости таяния льда определяли количество теплоты, выделяемое свинкой, и это количество теплоты сравнивали с теплосодержанием поглощенных животным продуктов питания, определяемым сжиганием таких же продуктов в термостате («калориметрической бомбе»). Полученные результаты оказались весьма близкими. Более точные опыты были проведены с собаками (Рубнер, 1894) и с человеком (Этуотер, 1904). Человека или животное помещали в большой калориметр с теплоизолирующими стенками, в котором находился источник кислорода для дыхания, резервуар с серной кислотой для поглощения выдыхаемой влаги, натронная известь для поглощения выдыхаемого углекислого газа, термометры и другая аппаратура. Это позволило регистрировать все выделяемое животным тепло (непосредственное тепловыделение, выделение теплоты при дыхании, испарение через кожу, с продуктами метаболизма и т. п.), количество поглощенного кислорода, выделенного углекислого газа, азота, мочевины. Это количество сравнивали с теплосодержа-

7. Тепловой баланс человека при минимальной физической нагрузке

Приход теплоты	Q, кДж	Расход теплоты	Q, кДж
Белок (56,8 г)	993	Выделенная теплота	5757
Жиры (140,0 г)	5476	С выделенными газами	180
Углеводы (79,9 г)	1404	С калом и мочой	96
		Теплота испарения при дыха- нии	758
		Теплота испарения через кожу	951
		Различные поправки	46
Всего	7873		7788

нием продуктов питания, потребленных животным за время эксперимента (табл. 7). Расхождение между числами прихода и расхода тепла было не более 1%, что легко объяснить погрешностями эксперимента. При аналогичных опытах, проведенных в последующие годы, удалось свести расхождение к 0,26%. Таким образом, эксперимент подтвердил, что энергетический баланс организма находится в полном соответствии с законом сохранения энергии и что никаких специфических источников «жизненных сил» в организме не существует. Следует отметить, что опыты проводили в сравнительно небольшие промежутки времени, чтобы изменения биомассы в процессе роста организма за это время не происходило.

ТЕПЛОПРОДУКЦИЯ

В любой тепловой машине часть энергии сгоревшего топлива превращается в теплоту (нагревание парового котла, цилиндра двигателя внутреннего сгорания и т. п.), а часть в другие формы энергии (упругую энергию сжатого пара, электрическую энергию и пр.); после того, как совершается полезная работа, эта часть энергии также переходит в теплоту и рассеивается в окружающем пространстве, в результате чего энтропия всей системы возрастает (рис. 27). Живой организм в какой-то степени сходен с тепловой машиной: он также выделяет теплоту в окружающую среду, т. е. обладает свойством теплопродукции за счет энергии, полученной от продуктов питания или от фотосинтеза, и, кроме этого, выполняет различные виды работы: механическую, электрическую, химическую, осмотическую. При совершении работы могут происходить дальнейшие трансформации энергии, но в конечном счете все виды энергии превращаются в теплоту, которая выводится в окружающее пространство, а энтропия системы возрастает (рис. 28). Химическая работа совершается клеткой при синтезе высокомолекулярных веществ (белков, нуклеиновых кислот и др.) из низкомолекулярных

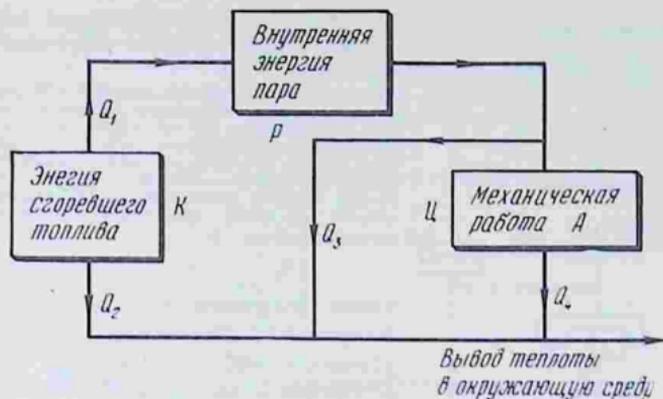


Рис. 27. Схема превращения энергии в тепловом двигателе:

K — паровой котел; P — рабочее тело двигателя (газ или пар); $Ц$ — цилиндр с поршнем; Q_1 — теплота, поступающая от нагревателя к рабочему телу; Q_2 — теплота, идущая на нагревание котла и паропроводов; Q_3 — теплота, идущая на нагревание цилиндра и корпуса машины; Q_4 — теплота, выделяющаяся после совершения механической работы

(жиры, углеводы), которые поступают в организм извне, при воспроизводстве клеток, а также при других происходящих в организме химических реакциях. *Механическая работа* выполняется мышцами при их сокращениях и затрачивается на перемещение всего тела или его отдельных органов против внешних механических сил. *Электрическая работа* имеет место в мембранах клеток и клеточных органелл при генерировании биопотенциалов, при проведении возбуждения в нервных клетках. *Работа по оптическому высвечиванию* расходуется на люминесценцию, т. е. свечение организмов, некоторые из которых могут светиться довольно значительно (светляки, глубоководные рыбы, грибы и др.). Кроме того, многие ткани испускают сверхслабое свечение. *Осмотическая работа* совершается при активном транспорте (см. гл. IV) веществ через клеточные мембраны против направления градиента концентрации этих веществ (из области меньшей концентрации в область большей концентрации).

Так же как в тепловой машине происходит выделение энергии при сгорании, т. е. при окислении топлива, в живом организме энергия выделяется при окислении пищевых продуктов — белков, жиров и углеводов. Кроме того, в растениях первичным источником энергии служит энергия солнечного излучения, благодаря которому из углекислого газа и воды образуются углеводороды, способные к дальнейшему окислению в организме животных. Аккумуляция энергии в живом организме происходит в сложных биохимических соединениях, важнейшим из которых является *аденозинтрифосфорная кислота (АТФ)*; структурная формула ее приведена на рисунке 29. Молекула

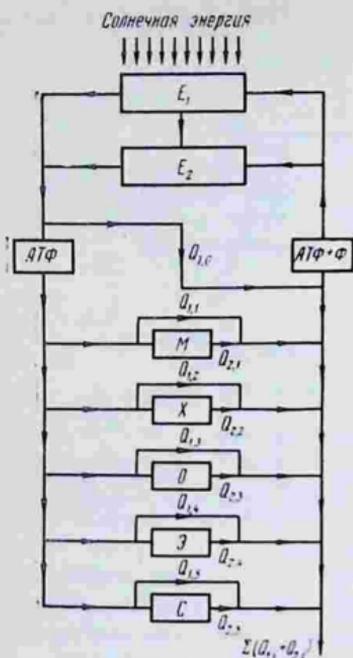


Рис. 28. Схема трансформации энергии в системе «живая клетка» → организм → внешняя среда:

E_1 — энергия, получаемая клеткой при фотосинтезе и E_2 — при окислении пищевых продуктов; M — механическая работа мышц; X — химическая работа; O — осмотическая работа; \mathcal{E} — электрическая работа; C — энергия высвечивания; Φ — фосфатная группа; Q_1 — первичная теплота; Q_2 — вторичная теплота, выделяющаяся в различных процессах; $\Sigma(Q_1 + Q_2)_i$ — суммарная выводимая из организма теплота

этого соединения состоит из органического основания аденина А, углевода рибозы Р и трех остатков фосфорной кислоты Ф, которые заряжены отрицательно и между которыми поэтому действуют электростатические силы отталкивания. Первая фосфатная группа присоединена к пятому углеродному атому рибозы обычной эфирной связью, а два других связаны между собой макроэнергическими связями, которые, в отличие от обычных, изображают волнистой чертой ~.

(Макроэнергический — обладающий большой энергией; греч. макро — большой, эргон — работа.) При гидролизе АТФ отщепление концевой фосфатной группы уменьшает энергию электростатического отталкивания. Образовавшиеся в результате гидролиза отрицательно заряженные радикалы не могут снова самопроизвольно образовать поэтому АТФ, а присоединяя из раствора ионы H^+ и OH^- , образуют ортофосфорную кислоту и аденозиндифосфат (АДФ). Окончательная схема реакции: $ATP + H_2O = ADP + H_3PO_4 + Q$. При повторении образуется аденозинмонофосфат (АМФ).

Разрыв макроэнергической связи в молекуле АТФ приводит к выделению энергии от 25 до 33 кДж/моль, тогда как при гидролизе обычных сложноэфирных связей выделяется энергии значительно меньше — от 8 до 12 кДж/моль. С точки зрения термодинамики молекулу АТФ можно считать богатой энергией системой, а молекулу АДФ — системой с меньшей энергией. Молекулы АТФ сосредоточены внутри животных клеток в митохондриях, которые образно называют энергетическими станциями клетки. Синтез АТФ происходит в мембранах митохондрий и заключается в присоединении к АДФ фосфатной группы при участии фермента за счет энергии окисления органических веществ. Этот процесс носит название окислительного фосфорилирования. В клетках, в зависимости от их типа, находится от

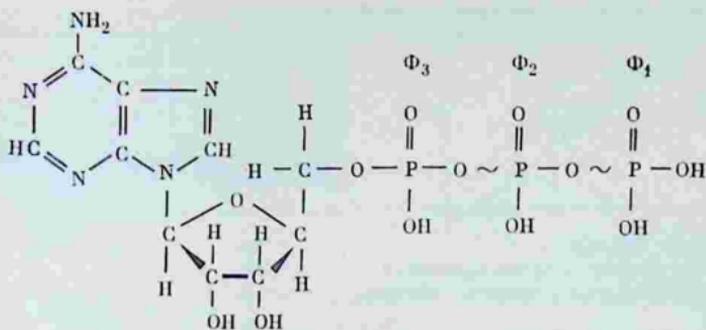


Рис. 29. Структура молекулы аденозинтрифосфата

нескольких десятков до нескольких сотен митохондрий. В растительных клетках синтез АТФ осуществляется под действием энергии света, в результате чего образуется кислород и АТФ. Этот процесс, называемый *фотофосфорилированием*, протекает в мембранных органеллах — хлоропластах, близких по строению с митохондриями. Сопряженный с фотофосфорилированием процесс синтеза органических веществ называется *фотосинтезом*.

Помимо АТФ, макроэргическими связями обладают и некоторые другие соединения, такие, как ацетилфосфат, креатинфосфат и другие, выделяющие свободную энергию от 25 до 46 кДж/моль, однако основное значение в жизни клетки принадлежит АТФ.

Энергия, образующаяся при окислении продуктов питания, выделяется в виде теплоты, которую условно подразделяют на *первичную* (основную) и *вторичную* (активную). Первичная теплота выделяется сразу же после окисления и независимо от того, совершает ли организм какую-либо работу или нет. Эта теплота идет на нагревание организма и рассеивается в окружающем пространстве. Около 50% энергии, полученной при окислении продуктов питания, накапливается в макроэргических связях, из которых организм человека черпает энергию на все основные процессы своей жизнедеятельности (работа сердца, мышц и пр.). Таким образом, свободная энергия окисления пищевых продуктов используется для совершения всех видов работы только после промежуточного сосредоточения ее в макроэргических связях. При необходимости совершения работы связи разрываются, выделяется дополнительная энергия, которая после совершения работы также превращается в теплоту (вторичную теплоту). Основная часть вторичной теплоты образуется в результате мышечной деятельности, и количество этой теплоты пропорционально мышечной активности.

8. Теплопродукция некоторых органов человека

Орган	Доля органа в общей теплопродукции организма, %	
	в состоянии покоя [общая теплопродукция 209 кДж/(м ² ·ч)]	при средней мышечной нагрузке [общая теплопродукция 794 кДж/(м ² ·ч)]
Скелетные мышцы	20	75
Органы дыхания и кровообращения	10	10
Органы брюшной полости (печень и др.)	50	10
Мозг и нервная система	20	5

Одновременно с любой работой происходит выделение некоторого количества первичной теплоты, поэтому на схеме (см. рис. 28) первичная теплота Q_1 изображена параллельно с выделением вторичной теплоты Q_2 .

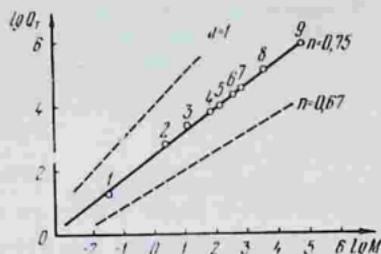
Таким образом, живой организм можно лишь в первом приближении сравнить с обычной тепловой машиной, скорее его можно назвать хемотепловой машиной. Выделяющаяся при окислении продуктов питания теплота, в отличие от теплового двигателя, расходуется не как движущая сила, и, следовательно, для работы живого организма не требуется значительной разности температур. Выделение тепла является побочным процессом, но отнюдь не бесполезным, так как идет на поддержание постоянной температуры тела. По выражению Д. Л. Рубинштейна, живой организм «можно сравнить не с чисто силовой установкой, а скорее с системой теплоэлектроцентрали, использующей тепловые отходы для отопления».

Соотношение между первичной и вторичной теплотой не всегда остается одинаковым. При патологических процессах уменьшается интенсивность образования макроэргических связей, а поэтому увеличивается доля выделяемой организмом первичной теплоты, что сопровождается повышением температуры тела. При увеличении теплоотдачи теплокровным животным возрастает теплопродукция, что необходимо для поддержания температуры тела постоянной. Это происходит за счет увеличения доли вторичной теплоты. Выделение теплоты происходит в значительной степени в скелетных мышцах и в некоторых внутренних органах и зависит от вида животного, от его размера, возраста, питания, пола, степени акклиматизации к внешним условиям и от величины мышечной нагрузки (табл. 8). Общее количество теплоты, выделяемой животным, весьма значительно. Так, человек выделяет за год примерно 4 ГДж.

В 1932 г. М. Клайбер показал, что теплопродукция животного, т. е. количество теплоты, выделяемой им в единицу време-

Рис. 30. Зависимость теплопродукции от массы для гомойотермных животных:

1 — мышь; 2 — кролик; 3 — собака; 4 — человек; 5 — свинья; 6 — лошадь; 7 — корова; 8 — слон; 9 — кит (экспериментальные точки укладываются на прямую $\lg Q = C + n \lg M$, где $n=0,75$; для сравнения пунктиром показаны прямые, соответствующие $n=1$ и $n=0,67$)



ни ($Q_T = Q/t$), зависит от его массы M и может быть выражено следующей эмпирической формулой

$$Q_T = k M^n, \quad (3.4)$$

где k — эмпирический коэффициент. Показатель степени n , по данным Клайбера, равен 0,75. Логарифмируя формулу (3.4), получим: $\lg Q_T = \lg k + n \lg M$. В логарифмических координатах графиком этой зависимости будет прямая, на которую достаточно хорошо ложатся экспериментальные точки, полученные непосредственными измерениями для разных животных (рис. 30). Значение $n=0,75$ долгое время казалось непонятным, так как на первый взгляд значение n должно было быть или 1 (т. е. теплопродукция пропорциональна массе животного: $Q_T = kM$), или $2/3$ (теплопродукция пропорциональна площади его поверхности: $Q_T = kM^{2/3}$)*.

В 1967 г. А. И. Быховский предположил, что теплопродукция организма может быть выражена как сумма двух членов Q_v и Q_c , где Q_v связана с взаимодействием клеток между собой и пропорциональна массе всех клеток организма, т. е. общей его массе M , а Q_c обусловлена взаимодействием организма с окружающей средой, т. е. пропорциональна площади его поверхности или $\sqrt[3]{M^2}$. Таким образом $Q_T = aM + bM^{2/3}$ (3.5).

Это и объясняет отличие реальной зависимости от прямых с $n=1$ и с $n=2/3$ на графике (рис. 30, пунктирные линии).

Назовем удельной теплопродукцией величину, численно равную количеству теплоты, выделяемой единицей массы животного в единицу времени:

$$q = \frac{Q_T}{Mt}. \quad (3.6)$$

Подставляя (3.5) в (3.6), получим

$$q = a + \frac{b}{\sqrt[3]{M}}. \quad (3.7)$$

* Поскольку поверхность тела пропорциональна квадрату его линейных размеров, а масса — кубу линейных размеров, то площадь поверхности $S = \sqrt[3]{M^2}$.

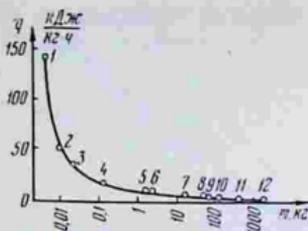


Рис. 31. Зависимость удельной теплопродукции от массы животного. Сплошная кривая соответствует уравнению (3.7). Точки на графике нанесены по экспериментальным данным (Броди, 1934), полученным для взрослых особей в норме и в состоянии покоя:

1 — землеройка; 2 — мышь-малютка; 3 — мышь; 4 — крыса; 5 — кошка; 6 — кролик; 7 — собака; 8 — овца; 9 — человек; 10 — свинья; 11 — корова; 12 — слон

Опытные данные позволили вычислить значения коэффициентов a и b : для гомойотермных животных — $a=41,9$ кДж/(кг \times сут) и $b=244$ кДж/(кг $^{2/3}$ ·сутки); для пойкилотермных — $a=33$ кДж/(кг·сут) и $b=7,97$ кДж/(кг $^{2/3}$ ·сут).

Уравнение (3.7) хорошо согласуется с опытными данными. График этого уравнения и экспериментальные точки для некоторых животных (так называемая кривая «от мыши до слона») приведены на рисунке 31. Как видно из этого рисунка, удельная теплопродукция уменьшается с увеличением массы животного. Такую зависимость можно объяснить тем, что с уменьшением размеров и массы животного увеличивается отношение его поверхности к объему, а чем больше удельная поверхность, тем большее количество теплоты уходит из тела во внешнюю среду. Поэтому для поддержания постоянной температуры тела теплопродукция должна возрастать. Для компенсации большой потери теплоты мелкими животными требуется повышение интенсивности метаболизма и, следовательно, потребление ими относительно большого количества пищи. Этим объясняется необычайная прожорливость грызунов, мелких птиц и пр. Так, многие певчие птицы потребляют за сутки количество пищи, равное их собственной массе, тогда как хищники (лев, тигр) съедают в сутки пищу всего лишь 5—8% от их собственной массы. Уменьшение удельной теплопродукции при возрастании массы животного и уменьшении удельной поверхности его тела позволяет объяснить, почему животные одного и того же вида (волки, зайцы) имеют тем большие размеры, чем севернее их ареал обитания.

Что касается теплопродукции холоднокровных животных, то она в среднем примерно в 25—30 раз меньше, чем у теплокровных, за счет уменьшения теплообмена с внешней средой из-за меньшей разности температур между средой и телом животного.

Поскольку теплопродукция увеличивается с возрастанием доли вторичной теплоты, т. е. активной теплоты, то она должна быть больше в тех случаях, когда в организме происходят активные физиологические процессы. Так, количество тепла, выделяемого 1 м 2 поверхности тела лактирующих коров, тем больше, чем больше их суточный удой [при суточном удое 12 л теплопродукция коровы составляет примерно 380 кДж/(м 2 ·ч),

а при удое 25 л — 520 кДж/(м²·ч)]. По этой же причине в начальной стадии развития животных теплопродукция заметно больше, чем у взрослых животных. Так, удельная теплопродукция у месячного поросенка примерно 120 кДж/(м²·ч), а у взрослой свиньи — около 60 кДж/(м²·ч).

ПЕРЕНОС ТЕПЛОТЫ В ЖИВЫХ ОРГАНИЗМАХ

Благодаря теплопродукции температура тела у теплокровных животных обладает удивительным постоянством и не зависит от температуры внешней среды. Лишь только при длительном и глубоком охлаждении температура тела может понижаться с одновременным значительным ослаблением всех функций организма. На этом явлении основан метод проведения операций на сердце и мозге при глубоком охлаждении оперируемого животного или человека.

Температура тела у холоднокровных животных возрастает линейно с увеличением температуры внешней среды. Интересно, что кривая зависимости температуры тела от температуры среды для одного из самых примитивных млекопитающих — утконоса значительно отличается от подобной кривой для остальных теплокровных животных (рис. 32). Поскольку внешние условия, а также физиологические процессы могут меняться в определенных пределах, то для поддержания стационарного температурного состояния живые организмы в ходе эволюции выработали определенные механизмы, которые могут немного понижать или повышать температуру, увеличивая или уменьшая теплообмен с внешней средой. Так, при охлаждении животного в его клетках увеличивается скорость гидролиза АТФ и в мышцы поступает дополнительная энергия. Возникающее при этом беспорядочное сокращение отдельных групп мышечных волокон мы называем дрожью. Кроме того, у животных взъерошиваются волосы (пилоэрекция), между волосами увеличивается воздушная прослойка, что приводит к уменьшению обмена теплотой между животным и средой (атавистическое явление «гусиной кожи» у человека). При повышении температуры среды в организме возникают процессы, приводящие в действие термopонижающие центры, в результате чего происходит расширение кровеносных сосудов, увеличение потоотделения, учащение дыхания.

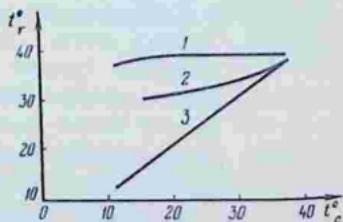


Рис. 32. Графики зависимости температуры тела некоторых животных (t_r) от температуры внешней среды (t_c):

1 — кошка; 2 — утконос; 3 — ящерица

Чувствительным элементом механизма, ответственного за поддержание постоянной температуры тела, служат два центра в гипоталамусе. Один из них реагирует на повышение температуры доходящей до него крови, другой — на ее понижение. В каждом из них изменение температуры крови вызывает нервный импульс, который и приводит в действие указанные выше механизмы выравнивания температуры. Наибольшая роль в этом процессе (до 80%) принадлежит переносу тепла кровью, обладающей большой теплоемкостью. Перенос тепла потоком крови аналогичен процессам в любом теплообменнике. Кровь выталкивается из левого желудочка сердца («двигатель»), проходит через «нагреватель» (ткани), через «радиатор» (поверхностные части тела, легкие), отдающий теплоту во внешнюю среду, и поступает обратно в сердце, в его правый желудочек.

ФИЗИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ТЕРМОРЕГУЛЯЦИИ

Существуют четыре механизма, определяющих тепловое равновесие в организме. Это явления теплопроводности, конвекции, теплового излучения и испарения. Рассмотрим вкратце каждое из этих явлений.

Теплопроводность. Это процесс распространения теплоты от более нагретых частей системы к менее нагретым, не сопровождающийся переносом массы вещества или излучением энергии в виде электромагнитных волн. Теплопроводность обусловлена тем, что частицы вещества (молекулы, атомы и свободные электроны), обладающие большей кинетической энергией, передают ее менее быстрым частицам. Передача теплоты путем теплопроводности может происходить между любыми телами (твердыми, жидкими или газообразными) при непосредственном контакте или через промежуточную среду, но не через вакуум, в котором отсутствуют молекулы вещества (на этом основаны, в частности, теплоизолирующие свойства сосудов Дьюара, между стенками которых воздух находится под сильным разрежением).

Передачу теплоты путем теплопроводности количественно описывают законом Фурье: количество теплоты ΔQ , переносимой через поверхность S , перпендикулярно направлению оси Ox , вдоль которой убывает температура, пропорционально площади этой поверхности, времени переноса Δt и градиенту температуры $\Delta T/\Delta x$:

$$\Delta Q = -\Lambda S \frac{\Delta T}{\Delta x} \Delta t, \quad (3.8)$$

где Λ — коэффициент теплопроводности, зависящий от природы тела и измеряемый в Вт/(м·К). Значения его для некоторых веществ приведены в таблице 9.

9. Коэффициенты теплопроводности некоторых веществ

Вещество	λ , Вт/(м·К)
Сухой воздух	0,024
Ткань шерстяная сухая	0,025
Жировая клетчатка	0,17—0,21
Эпидермис человека	0,25
Мышечная ткань при нормальном кровотоке	0,50
Мышечная ткань при сильном кровотоке	0,58
Вода	0,585
Металлы	От 40 до 400

Назовем *интенсивностью теплового потока* (J_T) количество теплоты, переносимой в единицу времени через единицу площади поверхности перпендикулярно к этой поверхности:

$$J_T = \frac{1}{S} \cdot \frac{\Delta Q}{\Delta t}.$$

Тогда закон Фурье можно записать в виде:

$$J_T = -\lambda \frac{\Delta T}{\Delta x}. \quad (3.9)$$

При неравномерном тепловом потоке отношение конечных приращений $\Delta T/\Delta x$ следует заменить на отношение бесконечно малых приращений, т. е. дифференциалов этих величин dT/dx .

Как видно из таблицы 11, наибольшую теплопроводность имеют металлы, что обусловлено переносом тепла потоком свободных электронов, имеющих значительно большую подвижность, чем молекулы жидкостей. Наименьшую теплопроводность имеют газы. Поэтому пористые вещества из диэлектриков, в которых много воздуха и нет свободных электронов, обладают малой теплопроводностью. В живом организме ткани имеют различные теплопроводности, и это различие весьма существенно для теплового режима организма. Значительная теплопроводность мышечной ткани, в которой находится много кровеносных сосудов, позволяет быстро переносить тепло от внутренних органов к внешним, предохраняя внутренние органы от перегрева. Напротив, при низких температурах внешней среды слой жировой ткани препятствует быстрой утечке тепла. Поэтому животные, живущие в арктических условиях, обладают толстым слоем подкожного жира. Так, жировые запасы императорского пингвина достигают 10—15 кг при общей массе птицы 30—35 кг. Аналогичную роль играет волосяной покров и слой воздуха между волосами и перьями. Поэтому чем севернее ареал обитания животного, тем гуще его волосяной покров.

Конвекция. Передача теплоты в жидких и газообразных телах путем перемешивания нагретых и холодных слоев, и следовательно, в отличие от теплопроводности, связана с перемещением массы вещества. Естественная конвекция обычно обусловлена тем, что нагретые слои газа или жидкости, имея меньшую плотность, поднимаются вверх, а холодные слои опускаются. За счет конвекции, например, происходит выравнивание температуры воздуха в помещении, обогреваемом печами или радиаторами центрального отопления.

Интенсивность теплового потока при конвекции (J_k), передаваемого от нагретой поверхности к окружающей среде, при установившемся процессе пропорциональна разности между температурой T_n поверхности и средней температурой среды T_c

$$J_k = \alpha(T_n - T_c), \quad (3.10)$$

где α — коэффициент теплопередачи при конвекции. Коэффициент конвекции растет с увеличением кривизны поверхности, давления окружающего воздуха и пропорционален корню квадратному из скорости движения воздуха. Поэтому даже небольшой ветер (сквозняк) приводит к относительно большой потере тепла поверхностью тела. В технике и в лабораторной практике часто применяют вынужденную конвекцию, перемешивая газ или жидкость мешалками, насосами и т. п.

Как процесс теплопроводности, так и конвекция происходят только в направлении уменьшения температуры. Если же температура окружающей среды равна или выше температуры тела животного, то теплопроводность и конвекция создают тепловой поток, направленный внутрь тела, что при определенной длительности приводит к перегреву и гибели животного («тепловой удар»), поскольку тепловая машина, именуемая живым организмом, не в состоянии работать без отдачи тепла наружу.

Тепловое излучение. Атомы и молекулы любого тела излучают электромагнитные волны, уносящие с собой часть внутренней энергии тела. Интенсивность излучения повышается при увеличении внутренней энергии, а следовательно, и температуры тела. С другой стороны, падающие на тело электромагнитные волны приносят с собой энергию, которая повышает его температуру. Весьма существенно, что излучение может распространяться как в веществе, так и в вакууме и не связано с переносом частиц вещества. Тепловое излучение свойственно всем без исключения телам при любых температурах, отличных от абсолютного нуля.

Наиболее просты законы теплового излучения для абсолютно черного тела (АЧТ), т. е. такого тела, которое полностью поглощает падающее на него излучение. Интенсивность теплового потока ($J_{из}$), излучаемого абсолютно черным телом, про-

порциональна четвертой степени абсолютной температуры этого тела (закон Стефана — Больцмана)

$$J_{из} = \sigma T^4, \quad (3.11)$$

где σ — постоянная Стефана, $\sigma = 5,669 \cdot 10^{-8}$ Вт/(м²·К⁴).

Для всех остальных тел вводится поправочный коэффициент ϵ , который учитывает отличие данного тела от АЧТ (для АЧТ $\epsilon = 1$). Так, для кожи белого человека в зависимости от ее оттенка $\epsilon = 0,55 \div 0,70$, а для кожи африканца $\epsilon = 0,81 \div 0,84$. Кроме того, показатель степени в формуле (3.11) для реальных тел может несколько отличаться от четырех.

Поскольку каждое тело излучает само и в то же время получает энергию излучения от окружающих тел, то суммарный поток равен разности потоков, излучаемых и поглощаемых данным телом. Так, если температура кожи животного $T_{к}$, а температура окружающего воздуха $T_{в}$, то результирующий поток будет

$$J_{из} = \epsilon \sigma (T_{к}^4 - T_{в}^4). \quad (3.12)$$

Теплоотдача путем излучения у теплокровных животных доходит до 50—60% от общей теплоотдачи. Излучаемые электромагнитные волны находятся в инфракрасной области спектра, причем максимум излучения приходится на длину волны примерно в 9 мкм.

Испарение. Значительное количество теплоты выделяется из организма при испарении. Так, человек с выдыхаемым воздухом выделяет в сутки 0,35 кг влаги, а при нормальном потоотделении при комнатной температуре — примерно 0,5 кг пота в сутки. Поскольку удельная теплота парообразования воды $2,52 \cdot 10^6$ Дж/кг, то потеря тепла в сутки на испарение равна $0,85 \cdot 2,42 \cdot 10^6 \approx 2 \cdot 10^6$ Дж, что составляет около 30% всей теплопродукции организма.

Потоотделение зависит как от температуры внешней среды, так и от ее влажности. Для наземных животных нормальная влажность среды — 40—50%. При большей влажности процесс испарения с поверхности тела замедляется, а следовательно, замедляется тепловыделение, что ведет к перегреву организма. По этой причине человеку трудно жить во влажных субтропиках или работать в цехах с повышенной влажностью. Влажность менее 40% приводит к усилению потери влаги организмом, к его обезвоживанию. Поэтому необходимо поддержание нормальной влажности в вивариях и в животноводческих помещениях.

Потери тепла, связанные с испарением, зависят также от активности физиологических процессов. Так, корова с суточным удоем 12 л выделяет с 1 м² поверхности тела в час 190 г пота

($4,6 \cdot 10^5$ Дж), а при суточном удое 25 л—290 г ($7 \cdot 10^5$ Дж). Скорость испарения регулируется различными способами. Например, верблюда от потери влаги спасает в определенной степени густой волосяной покров на спине (у стриженного верблюда потоотделение возрастает на 50%).

Говоря о постоянстве температуры тела животного, следует иметь в виду, что постоянной является температура внутренних органов, между которыми имеются определенные температурные градиенты. Что касается поверхности тела, кожи, которая контактирует с внешней средой, то ее температура связана с температурой этой среды. Так, известно, что температура кожи здорового обнаженного человека не отличается от температуры воздуха более чем на 6°C . При повышении температуры внешней среды увеличивается приток крови к поверхности тела, что приводит к нагреванию кожи, в результате чего восстанавливается разность температур между кожей и средой и сохраняется постоянная теплоотдача. Однако эта регуляция ограничена небольшим интервалом температур (для человека от 19 до 31°C). В этом температурном интервале теплоотдача определяется в основном излучением и конвекцией. При температуре ниже 19°C сильно сужаются кровеносные сосуды кожи и дальнейшее охлаждение тела происходит так же, как охлаждение неживых предметов. При температуре выше 31°C теплоотдача путем излучения и конвекции становится недостаточной и усиливается роль теплоотдачи с испарением. Однако при высокой влажности и этот механизм становится недостаточным, и температура тела начинает повышаться вместе с температурой среды.

ТЕРМОДИНАМИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ ЛЕЧЕНИЯ В ВЕТЕРИНАРИИ

Поддержание постоянной температуры тела у высших животных связано с наличием у них центра терморегуляции в гипоталамусе. Температурными датчиками системы терморегуляции служат специальные рецепторы, находящиеся в коже и в некоторых слизистых оболочках. В этих рецепторах возникают раздражения, вызываемые повышением или понижением температуры, которые сигнализируют в центральную нервную систему о направлении и интенсивности теплового потока. Если, например, поток теплоты из организма во внешнюю среду увеличивается, то возникает ощущение холода и происходят различные ответные реакции со стороны органов, которые могут быть расположены даже далеко от места раздражения.

Поскольку кожа принимает основное участие в теплообмене и на ее долю приходится более 70% всей теплоотдачи, то воздействием на нее теплом или холодом можно в определенной степени влиять на теплообмен и на общий обмен веществ, что

10. Удельная теплоемкость и коэффициент теплопроводности некоторых веществ, применяемых для тепловых методов лечения в ветеринарии

Вещество	C , кДж/(кг·К)	λ , Вт/(м·К)	Вещество	C , кДж/(кг·К)	λ , Вт/(м·К)
Вода	4,19	0,58	Парафин	3,23	0,23
Иловая грязь	2,09	0,70	Озокерит	3,35	0,15
Торф	3,85	0,42	Церезин	3,27	0,20
Глина	2,10	0,72			

имеет существенное терапевтическое значение. Так, под действием тепла усиливается потоотделение, которое способствует повышению теплоотдачи, а также выведению из организма вредных продуктов метаболизма и некоторых ядов. Местное нагревание в области сердца увеличивает число сердечных сокращений, что тонизирует сердечную мышцу. Хорошо известно обезболивающее действие холода, к которому прибегают при воспалительных процессах. Установлено, что при общих холодовых раздражениях увеличиваются число форменных элементов крови и количество гемоглобина, повышаются плотность и вязкость крови. Поэтому так полезны процедуры с холодным душем. Число подобных примеров можно было бы увеличить, но подробнее эти вопросы рассматриваются в курсах физиологии и терапии. В данном же пособии нас интересует физическая сторона теплового метода лечения, и поэтому мы остановимся лишь на некоторых методах сообщения тепла организму путем теплопроводности. Для этой цели нужно применять вещества, имеющие значительный запас внутренней энергии, которая затем медленно передается телу животного. Поэтому такие вещества должны иметь большую теплоемкость и относительно малую теплопроводность (табл. 10). Воду обычно применяют при тепловых процедурах в виде общих и местных обливаний, ванн, согревающих компрессов и душей. Грязе- и торфолечение связано не только с термическим, но и с механическим воздействием, обусловленным давлением сравнительно тяжелого слоя грязи на тело животного и с трением грязевых частиц, что раздражает рецепторы кожи и в какой-то степени напоминает массаж. Кроме того, содержащиеся в грязи различные химические вещества могут всасываться кожей или слизистыми оболочками и также способствовать терапевтическому эффекту.

Отсутствие конвекции позволяет нагревать грязь до более высокой температуры, чем воду (40—50 °С). Прилегающий к коже слой быстро остывает, и от более удаленных слоев тепло

подводится к коже путем теплопроводности. Грязе- и торфолечение сельскохозяйственных животных широко применяют при лечении хронических воспалительных процессов в мышцах, суставах, сухожилиях, при ревматизме и т. п.

Парафин и озокерит, получаемый из отходов парафинистой нефти, позволяют применять очень высокую температуру (до 85°C) без риска ожога кожи. Это объясняется тем, что непосредственно соприкасающийся с кожей слой парафина быстро остывает до 45°C и вследствие малой теплопроводности защищает кожу от соприкосновения с остальными его слоями. Значительное количество тепла, поглощенное при расплавлении парафина, выделяется при его отвердевании и длительное время передается тканям животного. Вторая особенность парафина — его свойство при отвердевании сжиматься и при этом умеренно и равномерно сдавливать лежащие под ним ткани, устраняя избыточное расширение кровеносных сосудов. Аналогичными свойствами обладает и озокерит. Парафино- и озокеритолечение широко применяют в ветеринарной практике. Им лечат маститы и некоторые гинекологические заболевания наложением озокеритовых аппликаций на пояснично-крестцовую область коровы. В этой области находятся нервные стволы, которые иннервируют вымя, и несколько аппликаций, как правило, достаточны для значительного улучшения состояния животного.

ВТОРОЕ НАЧАЛО ТЕРМОДИНАМИКИ В БИОЛОГИИ

ОСОБЕННОСТИ ТЕРМОДИНАМИКИ ОТКРЫТЫХ СИСТЕМ

Сущность второго начала термодинамики для изолированных систем заключается в том, что все необратимые процессы в этих системах протекают в таком направлении, при котором полная энтропия системы увеличивается. Это означает, что во всех процессах превращения энергии часть ее обязательно переходит в теплоту и рассеивается в окружающем пространстве. Законы классической термодинамики были получены для изолированных систем, которые не обмениваются с окружающей средой ни веществом, ни энергией. Что же представляет собой с точки зрения термодинамики биологическая система, т. е. живой организм? Любой организм, будь он животного или растительного происхождения, не может быть изолирован от окружающей среды. Он поглощает из нее питательные вещества и выводит в нее продукты метаболизма, получает энергию из внешней среды (в процессе простого поглощения тепла или в процессе фотосинтеза) и выделяет в нее теплоту, независимо от того, является ли живой организм теплокровным или холоднокровным. Исследования последних десятилетий показа-

ли, что невозможность изоляции живого организма от внешней среды надо понимать в более широком смысле, чем предполагали раньше. Так, полеты человека и животных в космосе в условиях невесомости свидетельствуют, что на жизнедеятельность организма оказывает значительное влияние гравитационное поле, которое, в частности, определяет динамику кальциевого обмена в костных тканях. Магнитное поле Земли, очень слабое, казалось, никак не влияет на жизненные процессы. Однако животные, изолированные от этого магнитного поля, болеют и погибают.

Деятельность Солнца, проявляющая определенную цикличность, оказывает огромное влияние на биосферу нашей планеты. Возрастание активности Солнца, связанное с увеличением количества солнечных пятен, приводит к увеличению числа сердечно-сосудистых и психических заболеваний, к усиленному размножению некоторых микроорганизмов и появлению эпидемий и эпизоотий. Миграции птиц, причины которых еще до конца не выяснены, говорят о том, что в определенные моменты развития организма птицам необходимы изменения условий внешней среды. Эти примеры убеждают в том, что существование биологических изолированных систем принципиально невозможно. Такие системы могут быть только открытыми, и поэтому законы термодинамики изолированных систем при попытке применения их к биологическим объектам должны быть каким-то образом откорректированы и дополнены.

Другим отличием термодинамики живого организма от классической термодинамики является то, что последняя рассматривает процессы, находящиеся в состоянии равновесия или во всяком случае близком к равновесию. Так, на основе законов термодинамики можно рассчитать давление, температуру и энтропию газа, находящегося в замкнутом цилиндре при различных положениях поршня.

Что же касается неравновесных процессов, например, таких, при которых концентрация молекул вблизи перемещающегося поршня отличается от их концентрации во всем цилиндре, то такие процессы классическая термодинамика не рассматривает. Если в изолированной системе (в газе или в растворе) имеются градиенты давления, концентрации, температуры или иных физических величин, то рано или поздно произойдет выравнивание этих градиентов, вещество, температура или другие параметры системы распределяются равномерно по всему объему и энтропия системы достигает максимума.

Совсем иное положение имеет место в биологических объектах. Характерное свойство живых клеток и тканей — способность совершать работу за счет изменения энергии соответствующих систем, а это связано с наличием градиентов различных физических величин. Например, работа, совершаемая при

перемещении ионов через клеточные мембраны, определяется напряженностью электрического поля, т. е. градиентом потенциала по разные стороны мембраны, а также диффузией, которая возможна лишь до тех пор, пока существует градиент концентрации между внутренней частью клетки и внеклеточной средой. Таким образом, работа, совершаемая биологической системой, а следовательно, и ее свободная энергия определяются градиентами различных величин, которые в конечном счете обусловлены неравновесным распределением вещества в биологической системе и непрерывным его переносом из одной части системы в другую. В замкнутых системах все самопроизвольные процессы идут в направлении уменьшения свободной энергии и увеличения энтропии. Что же касается живых систем, то в них в течение всей жизни поддерживаются температурные, концентрационные, электрические градиенты, и выравнивание этих градиентов означает смерть организма.

Для описания неравновесных процессов вводят понятие термодинамических потоков. С одним из таких потоков мы познакомились, рассматривая явление теплопроводности. Согласно закону Фурье, интенсивность теплового потока пропорциональна градиенту температуры: $J_T = -\Delta T / \Delta x$. Для процесса диффузии характерен поток вещества, переносимого через единицу площади поверхности в единицу времени. Согласно закону Фика, интенсивность диффузионного потока J_d пропорциональна градиенту концентрации вещества

$$J_d = -D \frac{\Delta [c]}{\Delta x},$$

где D — коэффициент диффузии; $[c]$ — концентрация. При прохождении электрического тока по проводнику плотность тока согласно закону Ома прямо пропорциональна напряженности электрического поля; $j = \gamma E$, где γ — удельная электропроводность. Однако напряженность электрического поля есть градиент потенциала ($E = -\Delta \varphi / \Delta x$), а плотность тока численно равна величине заряда Δq , проходящего через единичное поперечное сечение проводника в единицу времени, т. е. плотность тока можно считать интенсивностью потока электрического заряда $j = J_s = \Delta q / \Delta t$. Таким образом, закон Ома можно записать в виде

$$J_s = -\gamma \frac{\Delta \varphi}{\Delta x}.$$

Согласно закону Гагена — Пуазейля (1.7), объемный расход жидкости в трубе

$$Q = -\frac{\pi R^4}{8\eta} \cdot \frac{\Delta p}{\Delta x}.$$

Так как $Q = \Delta V / \Delta t$, то это выражение можно переписать в виде

$$J_v = \frac{\Delta V}{S \Delta t} = - \frac{\pi R^4}{S \cdot 8\eta} \cdot \frac{\Delta p}{\Delta x} = -\beta \frac{\Delta p}{\Delta x}.$$

Могут быть и другие потоки: осмотический, электродиффузионный и другие, которые также определяются градиентами соответствующих величин.

В сложных системах, какими являются, в частности, биологические системы, многие потоки связаны друг с другом. Например, диффузия определяется не только разностью концентраций, но и разностью температур (термодиффузия), разностью потенциалов (электродиффузия), если диффундирующие частицы заряжены и т. п. Поэтому диффузионный поток будет равен алгебраической сумме всех потоков

$$J_d = -D \frac{\Delta [c]}{\Delta x} - \Lambda \frac{\Delta T}{\Delta x} - \gamma \frac{\Delta \varphi}{\Delta x}.$$

Точно так же и остальные потоки связаны с градиентами целого ряда физических величин. Например, если концы проводника поддерживать при разных температурах, то плотность тока в нем будет зависеть не только от приложенной разности потенциалов, но и от термоэлектродвижущей силы, пропорциональной разности температур.

Обозначим термодинамический поток, вызванный i -й причиной (диффузией, теплопроводностью и т. д.), через J_i , а градиенты различных величин назовем обобщенными силами (не смешивать с силами в механике!) и обозначим их через X_k . Соответствующие коэффициенты у термодинамических сил обозначим L_{ik} . Например, если обозначить диффузионный поток $J_d = J_1$ и $X_1 = \Delta [c] / \Delta x$, $X_2 = \Delta T / \Delta x$; $X_3 = \Delta \varphi / \Delta x$, а коэффициенты $L_{11} = -D$; $L_{12} = -\Lambda$; $L_{13} = -\gamma$, то выражение для диффузионного потока будет иметь вид: $J_1 = L_{11}X_1 + L_{12}X_2 + L_{13}X_3$.

Аналогично все потоки, действующие в неравновесной термодинамической системе, можно записать в виде следующей системы уравнений:

$$\begin{aligned} J_1 &= L_{11}X_1 + L_{12}X_2 + \dots + L_{1n}X_n; \\ J_2 &= L_{21}X_1 + L_{22}X_2 + \dots + L_{2n}X_n; \\ J_n &= L_{n1}X_1 + L_{n2}X_2 + \dots + L_{nn}X_n, \end{aligned}$$

или в сокращенном виде

$$J_i = \sum_{k=1}^{k=n} L_{ik} X_k \quad (i, k = 1, 2, 3, \dots). \quad (3.13)$$

Уравнения (3.13) носят название феноменологических уравнений, а L_{ik} называют феноменологическими коэффициентами

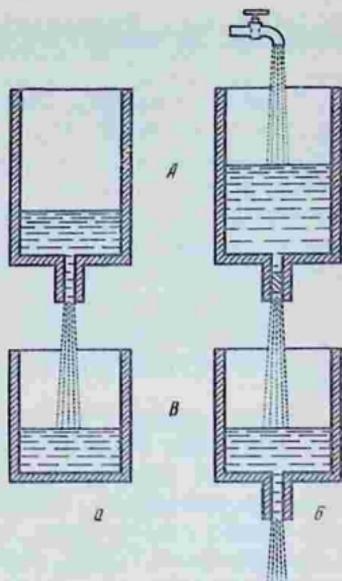
Онса́гера. Смысл этих уравнений в том, что каждый из потоков влияет на величины других потоков. Например, химическая реакция окисления в клетках снижает концентрацию в них кислорода, что создает диффузионный поток кислорода внутрь клетки; одновременно эта же реакция (т. е. соответствующая термодинамическая сила) создает диффузионный поток углекислого газа из клетки наружу, поток тепла, вызванный окислением, и целый ряд других потоков. Коэффициенты L_{ik} находят обычно опытным путем.

СТАЦИОНАРНОЕ СОСТОЯНИЕ В ОТКРЫТОЙ СИСТЕМЕ

Как мы уже выяснили, биологические системы не могут находиться в состоянии термодинамического равновесия, так как при равновесии протекание каких-либо процессов невозможно, а для любого организма отсутствие процессов означает отсутствие жизни. Процессы в живом организме представляют собой совокупность различных неравновесных процессов, которые, однако, таковы, что многие определяющие их параметры в течение длительного времени сохраняют свои величины постоянными. Так, с большим постоянством поддерживается температура отдельных органов и тканей у теплокровных животных, сохраняется неизменным солевой состав и кислотность различных биологических жидкостей, не меняются в ходе нормальной жизнедеятельности величины биопотенциалов покоя, осмотические давления и т. д. *Состояние системы, в котором, несмотря на отсутствие термодинамического равновесия, сохраняются неизменными в течение длительного времени некоторые ее физические и химические свойства, называют стационарным состоянием.* Такое состояние возможно только в открытой системе, в которой происходит непрерывный обмен веществом и энергией с внешней средой. Живые организмы получают из внешней среды питательные вещества и энергию, а выделяют продукты метаболизма и теплоту и, кроме того, совершают работу. Стационарное состояние достигается путем взаимной компенсации всех процессов, связанных с поступлением, удалением и превращением вещества и энергии. Таким образом, если термодинамическое равновесие характеризуется отсутствием каких-либо процессов, то стационарное состояние осуществляется за счет постоянства скоростей физических и химических процессов в живых организмах.

Различие между равновесным и стационарным состояниями можно показать на гидродинамической модели (рис. 33). Пусть вода переливается из сосуда А в сосуд В, находящийся ниже сосуда А. Уровень воды в сосуде А понижается, а в сосуде В повышается; процесс будет неравновесным. Через некоторое время, зависящее от количества воды в сосуде А и от диаметра

Рис. 33. Гидродинамические модели неравновесного (а) и стационарного (б) процессов в термодинамических системах А и В



шланга, вся вода перельется в нижний сосуд и установится в нем на постоянном уровне. Процесс перемещения воды закончится, и система придет в равновесное состояние. Без внешнего воздействия такая система работы совершить не может и никаких изменений в ней не будет. Видоизменим опыт. Пусть вода теперь притекает в сосуд А из крана, а затем из сосуда А в сосуд В она выливается по шлангу Ш₁ и уходит из сосуда В по шлангу Ш₂. При определенном соотношении между скоростями прибывания и убывания воды уровни ее в сосудах А и В будут неизменными. Такую систему нельзя назвать равновесной, так как в ней непрерывно происходит перемещение жидкости, однако уровни в сосудах остаются неизменными, и систему можно назвать стационарной.

Другим примером может служить металлический стержень, нагреваемый с одного конца постоянным источником теплоты. Если потери тепла по длине стержня будут также постоянными, то вдоль стержня установится постоянный градиент температуры. Аналогичная картина будет и в проводнике, по которому течет постоянный ток; разность потенциалов между двумя точками проводника с течением времени меняться не будет.

В биологических системах свободная энергия и энтропия также поддерживаются на постоянных уровнях, что возможно только потому, что система получает свободную энергию из окружающей среды в таких количествах, которые равны уменьшению свободной энергии вследствие совершения работы данной системой и ее теплопродукции.

Как было показано Онсагером, при стационарном состоянии вклад, который дает обобщенная сила X_h в несоответствующий этой силе поток J_i , равен вкладу, который дает обобщенная сила X_i в несоответствующий этой силе поток J_h . Легко видеть из (3.13), что это означает равенство перекрестных феноменологических коэффициентов $L_{ih} = L_{hi}$ (3.14). Это равенство называют соотношением взаимности Онсагера. Смысл его в том, что равное действие вызывает равную ответную реакцию в данной системе (что сходно с третьим законом Ньютона в механике).

ИЗМЕНЕНИЕ ЭНТРОПИИ В БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМАХ

В изолированных системах могут протекать только такие процессы, которые ведут к возрастанию энтропии. Однако любой живой организм, будь то растение или животное, после своего рождения растет, его организация усложняется, в нем непрерывно происходит образование сложных молекул, а такие процессы связаны с уменьшением энтропии. Поэтому долгое время считалось, что второе начало термодинамики к живым организмам неприменимо. Однако такое мнение было обусловлено тем, что законы термодинамики изолированных систем неправомерно распространяли на открытые биологические системы.

Полное изменение энтропии в живых организмах (ΔS) складывается из изменения энтропии в результате ее возрастания при протекании в организме необратимых процессов (ΔS_i) и изменения энтропии, происходящего при взаимодействии между организмом и внешней средой, в результате чего в организм поступает свободная энергия. Обозначим это изменение энтропии ΔS_e . Тогда $\Delta S = \Delta S_i + \Delta S_e$ (3.15).

Приращение энтропии ΔS_i , обусловленное процессами, происходящими внутри организма, и связанное с выделением организмом тепла как при физиологических явлениях, так и при совершении организмом работы, в соответствии со вторым началом термодинамики может иметь только положительное значение. Величина ΔS_e может принимать любые значения — положительные, отрицательные и нулевые. Если это величина положительная, то энтропия организма увеличивается при взаимодействии с внешней средой. Это означает, что сложные биохимические соединения распадаются на более простые, клеточные структуры разрушаются и жизнь в биологической системе прекращается (например, при погружении зеленого листа в кипящую воду). То же самое рано или поздно будет и при $\Delta S_e = 0$. Если же величина ΔS_e отрицательна и по абсолютной величине больше, чем ΔS_i , то общее изменение энтропии в биологической системе становится отрицательным, т. е. общая энтропия организма уменьшается. Это означает усложнение организации системы, создание более сложных биохимических соединений, образование клеток из бесструктурных органических веществ, рост тканей и т. п. Таким образом, в противоположность классической термодинамике изолированных систем, которая определяет энтропию только для равновесных состояний, термодинамика открытых систем определяет энтропию для любого неравновесного состояния и вводит понятие потока энтропии. Из вышесказанного следует, что поток энтропии может быть положительным и отрицательным. Положительная энтропия есть мера превращения упорядоченной фор-

мы движения в неупорядоченную (например, превращение упорядоченного колебательного движения маятника в тепловую форму движения, т. е. в беспорядочное, хаотическое движение молекул при торможении маятника вследствие трения). Отрицательная энтропия является мерой превращения рассеянной, беспорядочной формы движения материи в упорядоченную форму (например, превращение беспорядочного теплового движения молекул в упорядоченную форму движения электронов в проводнике при термоэлектрических явлениях). Неравенство $\Delta S < 0$ можно считать выражением, определяющим отток из организма положительной энтропии или приток извне отрицательной энтропии, и только при этом условии возможно существование и усложнение живых организмов.

Стационарное состояние биологической системы, очевидно, будет поддерживаться при условии $\Delta S = 0$, или $\Delta S_i = \Delta S_e$, т. е. в том случае, когда увеличение энтропии системы за счет происходящих в ней необратимых процессов компенсируется притоком отрицательной энтропии при взаимодействии системы с внешней средой. В процессе роста организма и его старения, при различных отклонениях от физиологической нормы энтропия биологической системы может изменяться в определенных пределах, как могут меняться уровни воды в сосудах А и В гидродинамической модели при небольших изменениях притока воды из крана. Поэтому величиной, характеризующей состояние системы, служит скорость изменения суммарной энтропии

$$\frac{\Delta S}{\Delta t} = \frac{\Delta S_i}{\Delta t} + \frac{\Delta S_e}{\Delta t}. \quad (3.16)$$

Выражение (3.16) есть математическая формулировка второго начала термодинамики для живых организмов, смысл которого в том, что скорость изменения энтропии в организме равна алгебраической сумме скорости возрастания энтропии внутри организма и скорости поступления отрицательной энтропии из внешней среды в организм.

При термодинамическом равновесии, как говорилось выше, энтропия S_i системы достигает максимального значения и скорость ее изменения при этом $\Delta S_i / \Delta t = 0$. В стационарном состоянии энтропия не имеет максимального значения, но постоянна и скорость изменения суммарной энтропии равна нулю, т. е. $\Delta S / \Delta t = 0$. Отсюда следует, что условием стационарного состояния является

$$\frac{\Delta S_i}{\Delta t} = -\frac{\Delta S_e}{\Delta t}. \quad (3.17)$$

Согласно теореме И. Пригожина, в устойчивом стационарном состоянии скорость возрастания энтропии, обусловленная протекающим необратимых процессов, имеет положительное и ми-

нимальное значение (т. е. $\Delta S_i/\Delta t > 0$). Стационарное состояние живого организма характеризуется постоянством параметров системы во времени, которое в биологии называют *гомеостазом*. При этом сохраняются постоянными химический состав внутренней среды, температура, кислотность, осмотическое давление и пр. Однако в организме могут происходить такие процессы, которые нарушают стационарное состояние: повышение концентрации сахара в крови при диабете, повышение температуры тела при воспалительных процессах и т. п. Если эти изменения не превышают определенного предела, то стационарное состояние рано или поздно восстанавливается. Это означает, что небольшие отклонения от стационарного состояния не приводят к необратимым изменениям, а это и служит признаком устойчивости системы.

Таким образом, биологические системы обладают способностью к *аутостабилизации*, т. е. могут самостоятельно возвращаться в исходное состояние при небольших отклонениях от него, вызванных внешними воздействиями. Свойство аутостабилизации определяется *принципом Ле Шателье — Брауна*, согласно которому *внешнее воздействие, выводящее систему из состояния равновесия или из стационарного состояния, вызывает в этой системе процессы, стремящиеся ослабить результат внешнего воздействия*. Этот принцип справедлив для любых физических или химических процессов, поскольку является следствием закона сохранения энергии. Например, согласно правилу Ленца, возникает индукционный ток такого направления, при котором его магнитное поле препятствует изменению магнитного потока, вызывающего этот индукционный ток. Таким образом, правило Ленца есть не что иное, как по-другому сформулированный принцип Ле Шателье — Брауна.

Применяя этот принцип к биологическим системам, можно сказать, что, например, увеличение потока положительной энтропии при отклонении системы от стационарного состояния (при заболевании, при повышении температуры) приводит к появлению в системе таких внутренних изменений, которые ограничивают этот поток (т. е. в организме происходят процессы, способствующие ликвидации причин, вызвавших повышение температуры и пр.), и система автоматически настраивается на наиболее выгодный термодинамический режим функционирования.

Однако в процессе роста и старения организма уровни стационарных состояний меняются (содержание кальция в костях, величины клеточных потенциалов и т. п.). Если эти изменения уровней невелики, то система или возвращается в исходное состояние, или переходит в новое с несколько иными уровнями. Если же изменения уровней велики (например, быстрое и значительное изменение солевого состава костей в условиях

невесомости), то это может привести к выходу из стационарного состояния и гибели организма.

Таким образом, живой организм представляет собой открытую систему, претерпевающую необратимые физиологические изменения, проходящие через ряд состояний, при которых поступающая извне свободная энергия затрачивается на стационарное протекание необходимых процессов, синтез сложных молекул, образование клеточных структур и т. п., следствием чего является увеличение энтропии. Состояние термодинамического равновесия достигается лишь после прекращения жизни организма и распада составляющих его клеточных структур и биологических макромолекул.

Уменьшение энтропии в биологических системах не находится в противоречии с общим законом возрастания энтропии. Если рассматривать систему, состоящую не только из данного организма или даже всех живых организмов и растений нашей планеты, но и из окружающей их внешней среды, то в такой системе энтропия неизменно возрастает. Временное уменьшение энтропии, происходящее в процессе роста и существования живого организма, сопровождается избыточным увеличением энтропии после его отмирания и распада содержащихся в нем высокомолекулярных соединений. Процесс этот может растягиваться на длительное время. Так, например, поглощая свет и питательные вещества из окружающей среды, растения создавали сложные органические соединения, и энтропия при этом уменьшалась. Растения отмирали, и из них на протяжении сотен и тысяч лет образовывался торф или каменный уголь, которые как бы содержали «запасы отрицательной энтропии». Сжигая это топливо, мы получаем запасенную в нем тепловую энергию, но одновременно с этим распадаются сложные органические молекулы, образуя более простые молекулы CO_2 , и энтропия на нашей планете возрастает.

Глава IV. ЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ ЯВЛЕНИЯ В БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМАХ

МЕХАНИЗМ ЭЛЕКТРОГЕНЕЗА В КЛЕТКАХ

СТРУКТУРА И ФУНКЦИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ МЕМБРАН

Клетка — основная биологическая структурная единица, элементарная живая система. Она может существовать как отдельный организм (бактерии, простейшие, некоторые водоросли) или в составе многоклеточных растений и животных. Одноклеточные организмы, например амёбы, могут

двигаться, защищаться от внешних воздействий, в них происходит обмен веществ. Клетки, входящие в состав растений и животных, специализированы, отделены друг от друга и не обладают некоторыми возможностями одноклеточных организмов, но и те и другие клетки представляют собой открытые термодинамические системы. В клетке синтезируются различные низко- и высокомолекулярные соединения вплоть до белков и нуклеиновых кислот. Этот синтез происходит при участии ферментов, которые также образуются внутри клетки. Клетка запасает химическую энергию в молекулах АТФ, за счет которой организм совершает работу (см. гл. III). Все эти процессы связаны с переносом веществ, необходимых для жизнедеятельности, в клетку и выводом из нее продуктов метаболизма через полупроницаемые мембраны, отделяющие саму клетку от внешней среды и субклеточные элементы от внутриклеточного вещества — цитоплазмы. Последняя представляет собой сложный гель, в состав которого входят белки, углеводы, липоиды, органические кислоты, витамины, электролиты. Клетка обладает внешней, или цитоплазматической, мембраной и внутренними мембранами, отделяющими органеллы от цитоплазмы. Общая площадь мембран очень велика. Например, печень крысы имеет массу 6 г, а общая площадь ее мембран достигает сотен квадратных метров.

Мембраны принимают активное участие в жизнедеятельности клетки. Через них происходит перенос (транспорт) вещества, в них локализованы основные биоэлектрические процессы: в мембранах митохондрий синтезируется АТФ — основной источник энергии в живом организме. По всей вероятности, репликация ДНК и хромосом также происходит с участием мембран.

Мембраны в основном состоят из различных липидов, белков, гетерогенных макромолекул (гликопротеиды, гликолипиды) и в зависимости от выполняемой мембраной функции многочисленных, но находящихся в меньших количествах других веществ (коферменты, нуклеиновые кислоты, неорганические ионы и др.). Во внутренних мембранах присутствуют преимущественно фосфолипиды, в плазматических содержатся и нейтральные липиды. На рисунке 34 показана структура молекулы одного из фосфолипидов. Она состоит из двух длинных углеводородных цепей («хвостов») — насыщенной и ненасыщенной жирных кислот. Если бы оба хвоста состояли из двух насыщенных кислот, то при температуре тела млекопитающих мембрана была бы твердой (температура плавления, например, стеариновой кислоты 69°C). Температура плавления углеводородов тем ниже, чем больше в них двойных связей, и поэтому липиды, содержащие в углеводородных цепях ненасыщенные двойные связи, плавятся при температурах, существующих в телах жи-

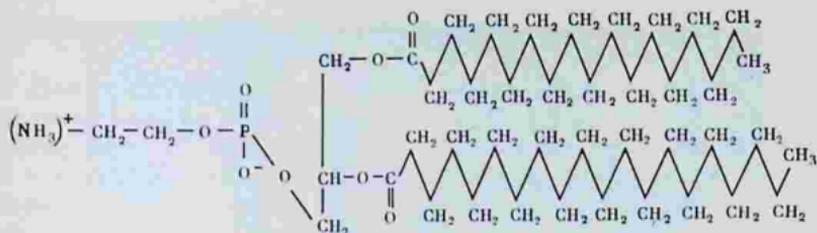


Рис. 34. Структура молекулы одного из фосфолипидов (фосфатидилэтанол-амин). Верхний «хвост» — насыщенная кислота, содержащая 16 радикалов CH_2 , нижний — ненасыщенная кислота, содержащая 18 радикалов CH_2

вотных. В результате липиды в биомембранах находятся в расплавленном состоянии, и свойства мембран сходны со свойствами жидких кристаллов.

Углеводородные хвосты присоединяются к электрически поляризованной «головке», содержащей атомы водорода, углерода, азота и фосфора. Полярная головка гидрофильна, т. е. может притягивать к себе дипольные молекулы воды. Хвосты обладают гидрофобными свойствами. В биомембране молекулы фосфолипидов ориентированы так, что их гидрофильные головки образуют внешнюю и внутреннюю поверхности мембраны, а гидрофобные хвосты обращены к середине бимолекулярного слоя. Гидрофильные головки взаимодействуют с молекулами воды вне и внутри клетки и образуют с ними водородные связи.

Белки, входящие в состав мембран, также весьма разнообразны. В их состав входит от 100 до 500 аминокислот, и относительная молекулярная масса мембранных белков находится в основном в пределах от 10 000 до 50 000, хотя бывают белки и более сложные. Так, около трети белков мембран эритроцитов составляет спектрин, в котором имеются белки с молекулярными массами 220 000 и 255 000. Белки занимают от 75 до 80% поверхности биомембран. Белковые молекулы покрывают мембрану с обеих сторон, придавая ей эластичность и устойчивость к механическим повреждениям. Непосредственно у липидного слоя расположен слой фибриллярного белка, к которому прилегает слой глобулярного белка*. По положению в мембране белки разделяют на интегральные и периферические. Интегральные белки имеют на поверхности большие гидрофобные участки и располагаются внутри мембраны. Периферические белки находятся на ее поверхности**. На рисунке 35 показана схема

* Макромолекулы в полимерах образуют упорядоченные надмолекулярные структуры. Фибриллярные белки образованы линейными пачками макромолекул и имеют продолговатую форму. Глобулярные белки (лат. глоб — шар) образованы макромолекулами, свернутыми в компактные группы.

** Мембранные белки могут менять степень погружения в липидный слой и перемещаться в плоскости мембраны.

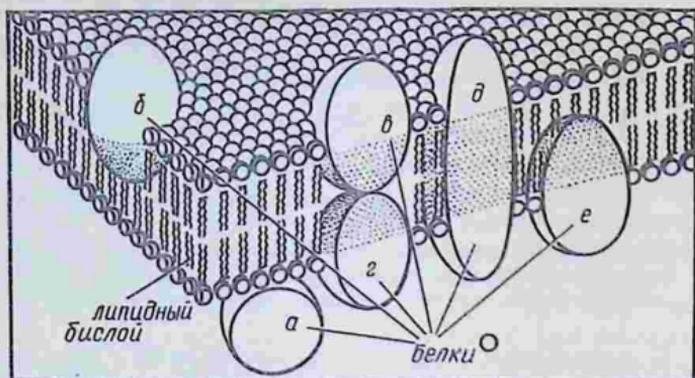


Рис. 35. Схема строения биомембраны (по Г. Малеру и Ю. Кордесу):

a, б — поверхностные белки; *г, д, е* — интегральные белки

строения биомембраны, состоящей из липидного слоя и различного внедренных в него белковых молекул. В тех местах, где интегральные белки пронизывают бислой, могут образовываться каналы (поры). Диаметр каналов 0,35—0,8 нм. Количество их относительно невелико; например, в эритроцитах вся площадь каналов составляет 0,06% от площади поверхности мембраны. Полярные группы молекул белков в каналах направлены в сторону отверстия канала, а неполярные вступают во взаимодействие с молекулами липидов. Таким образом, стенки каналов обладают электрическими зарядами (аминогруппы обычно создают положительный заряд, карбоксильные группы — отрицательный). Это в той или иной мере влияет на проникновение через них ионов.

Длина липидных молекул примерно 3 нм, толщина бислоя около 1 нм. Таким образом, толщина всей мембраны примерно 8 нм. На одну молекулу белка приходится 75—90 молекул липидов. С электрической точки зрения мембрана представляет собой диэлектрик с относительной диэлектрической проницаемостью от 2 до 6. Электросопротивление 1 см² поверхности мембраны составляет около 10²—10⁵ Ом, что в десятки миллионов раз больше сопротивления внеклеточной жидкости или цитоплазмы. Электроизоляционные свойства мембран значительно превосходят свойства технических изоляционных материалов. Например, мембраны митохондрий имеют на своих поверхностях разность потенциалов порядка 200 В. Таким образом, напряженность электрического поля в мембране $E = 200 \cdot 10^{-3} \text{ В} / 8 \cdot 10^{-9} \text{ м} = 25 \text{ МВ/м}$. В обычных диэлектриках искровой пробой происходит при гораздо меньших напряженностях поля.

Для поддержания жизненных процессов в клетке необходимо непрерывное поступление в клетку определенных веществ и одновременное выведение из нее продуктов метаболизма. В клетку поступают вода, соли, неорганические ионы, сахара, аминокислоты и другие низкомолекулярные соединения, а также белки. Таким образом, биомембраны выполняют две прямо противоположные функции: барьерную, благодаря которой клетка защищается от чужеродных веществ, и транспортную, обеспечивающую поступление в нее веществ, необходимых для жизнедеятельности. Исследование проницаемости биомембран имеет большое значение не только для биоэлектрических процессов, но и для физиологии обмена веществ, патологии водного и минерального обмена организма и т. п. Кроме того, исследование проницаемости играет важную роль для фармакологии и токсикологии, т. е. для изучения проникновения в клетку лекарственных веществ и ядов. Многие патологические состояния человека и животных связаны с нарушением проницаемости клеточных мембран. Все клетки обладают совершенной, высокоспецифичной системой переноса веществ, обеспечивающей проникновение определенных типов молекул внутрь клетки или наружу из клетки. Явления переноса изучают как на живых клетках, так и на клеточных моделях, на искусственных мембранах. В значительной степени исследованию явлений клеточного переноса помогает метод радиоактивных индикаторов. Перенос вещества может происходить без затраты энергии клеткой (*пассивный перенос, или транспорт*) и за счет энергии, выделяемой в клетке молекулами АТФ (*активный транспорт*). Рассмотрим каждый из этих процессов.

Пассивный транспорт. Этот процесс обусловлен несколькими качественно различными явлениями.

1. *Осмоз — диффузия растворителя через полупроницаемую мембрану, разделяющую два раствора разной концентрации.* Например, коллоидные или целлофановые мембраны обладают порами, пропускающими молекулы воды, но не пропускающими более крупные молекулы растворенных веществ. На рисунке 36 в открытый сосуд А, заполненный водой, помещен закрытый пробкой П цилиндр Б. Дно цилиндра образовано мембраной М. В цилиндре Б находится водный раствор, например, сахара, молекулы которого не проникают через поры мембраны. В пробку вставлена манометрическая трубка. Вследствие теплового движения молекулы воды и растворенного вещества в обоих сосудах ударяются о мембрану и некоторые молекулы воды, векторы скорости которых параллельны каналам мембраны, проникают из одного сосуда в другой. Число молекул воды, проходящих через мембрану из А в Б, больше,

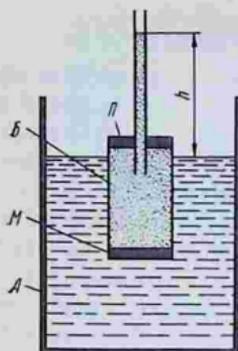


Рис. 36. Схема измерения осмотического давления: А — открытый сосуд; М — мембрана; Б — цилиндр; П — пробка; h — высота столба жидкости

чем из Б в А, так как в цилиндре Б, помимо молекул воды, находятся молекулы растворенного вещества, а число ударов о стенку пропорционально числу соответствующих молекул в единице объема. В результате поток молекул воды из А в Б будет больше, чем в обратном направлении, что вызовет поднятие столба жидкости в манометрической трубке. Процесс продолжается до тех пор, пока гидростатическое давление столба жидкости высотой h не будет препятствовать дальнейшему поступлению воды из цилиндра А. Это давление, обозначаемое π и равное ρgh , носит название *осмотического давления*. Согласно закону Вант-Гоффа, осмотическое давление в разбавленных растворах численно равно давлению, которое оказывало бы растворенное вещество, если бы оно при данной температуре находилось в состоянии идеального газа и занимало объем, равный объему раствора. Поэтому осмотическое давление может быть найдено по закону Менделеева — Клапейрона: $\pi V = \nu RT$, где ν — число молей растворенного вещества в объеме раствора V ; T — температура раствора; R — универсальная газовая постоянная. Для растворов электролитов формулу добавляют множитель i , показывающий, во сколько раз осмотическое давление раствора электролита больше или меньше осмотического давления раствора неэлектролита в тех же условиях. При диссоциации молекул электролитов на ионы $i > 1$, при ассоциации $i < 1$. Так как молярная концентрация $[c] = \nu/V$, то для вычисления осмотического давления получаем формулу

$$\pi = i[c]RT. \quad (4.1)$$

Легко подсчитать, что осмотическое давление раствора, содержащего 1 моль неэлектролита в 22,4 л раствора, равно при 0°C одной атмосфере (0,1 МПа). Поскольку в уравнение (4.1) входит молярная концентрация, то измерение осмотического давления позволяет легко определять молекулярные массы растворенных веществ, что широко применяют для определения молекулярных масс белков, нуклеиновых кислот и пр.

Растворы с одинаковыми осмотическими давлениями называют *изотоническими*. Так, физиологические растворы должны быть изотоническими относительно внутренних жидкостей организма; в противном случае происходит или обезвоживание, или пересыщение организма водой. Если один раствор по срав-

нению с другим имеет более высокое осмотическое давление, его называют *гипертоническим*, а имеющий меньшее давление — *гипотоническим*.

Осмотическое давление крови человека 0,76—0,78 МПа; такое же давление имеет физиологический раствор, т. е. 0,86% раствор NaCl. Осмотическое давление вторичной мочи, для разных животных находится в пределах от 1,348 до 2,769 МПа (13,48—27,69 атм). Осмотическое давление в клетках также велико, и оно создает тургор клетки, придает ей определенную форму. В клетках сельскохозяйственных животных $\pi = (0,68—0,73)$ МПа, или (6,8—7,3) атм. В растительных клетках давление еще выше. Так, в клетках солончаковых растений оно достигает 10 МПа (~ 100 атм).

Основная часть осмотического давления обусловлена растворенными в плазме крови или в цитоплазме солями, но часть его определяется содержащимися в них белками (альбумин, глобулин и др.) и называется *онкотическим* давлением. Оно значительно меньше солевой части осмотического давления и равно (0,03—0,04) атм, но несмотря на малую величину по сравнению с полным осмотическим давлением, оно играет важную роль в распределении воды между тканями и кровью.

Если клетку (проще всего это сделать с эритроцитами) поместить в дистиллированную воду, то вода проникает внутрь клетки, осмотическое давление в ней повышается, клетка набухает, поры ее расширяются (как, например, увеличиваются дырки в резиновой пленке при ее растяжении). Через расширенные поры содержимое эритроцитов выходит наружу, и остается мембранная оболочка эритроцита, заполненная водой («тень» эритроцита). На таких «тенях» удобно исследовать свойства клеточных мембран. Если бы при поступлении воды в клетку клеточное вещество частично не выходило, то клетка разорвалась бы («осмотический шок»). Такой шок происходит при обессоливании организма. Напротив, при обезвоживании вода выходит из клетки, клетка катастрофически сжимается («коллапс»), что приводит к ее гибели. В крови позвоночных животных находится специальный белок — сывороточный альбумин, который поддерживает постоянное осмотическое давление в кровеносной системе. Шок при сильных кровотечениях обусловлен не столько потерей крови, сколько резким падением осмотического давления, ведущим к клеточному коллапсу. Поэтому при больших потерях крови пострадавшим вводят инертные высокомолекулярные заменители крови, благодаря которым восстанавливается осмотическое давление.

Интенсивность потока воды, вызванного градиентом осмотического давления ($J_{ос}$), равна

$$J_{ос} = A(\pi_1 - \pi_2), \quad (4.2)$$

где π_1 и π_2 — осмотические давления по разные стороны мембраны; A — коэффициент пропорциональности. Очевидно, что вода будет проникать через мембрану до тех пор, пока разность осмотических давлений между клеткой и внешней средой не выравняется.

Если противоположные поверхности мембраны обладают разноименными электрическими зарядами, т. е. если в мембране существует градиент электрического поля, то в зависимости от его направления скорость осмотического переноса возрастает или убывает. Если электрический градиент создает поток, превышающий по абсолютной величине поток, вызванный разностью осмотических давлений и направленный в противоположную сторону, то результирующий перенос воды будет происходить по направлению электрического поля. Такое явление называют аномальным осмосом.

2. *Диффузия, т. е. явление самопроизвольного переноса вещества из области с большей концентрацией в область с меньшей концентрацией.* Диффузия происходит, таким образом, в направлении градиента концентрации вещества и приводит к его равномерному распределению по занимаемому объему. Согласно закону Фика (см. гл. III), интенсивность диффузионного потока (J_d) прямо пропорциональна градиенту концентрации

$$J_d = -D \frac{\Delta [c]}{\Delta x}, \quad (4.3)$$

где D — коэффициент диффузии, зависящий от средней скорости теплового потока.

В клеточной мембране градиент концентрации можно считать постоянным

$$\frac{\Delta [c]}{\Delta x} = \frac{[c]_1 - [c]_2}{d},$$

где d — толщина мембраны, а $[c]_1$ и $[c]_2$ — концентрации вещества по разные стороны от поверхности мембраны. Тогда

$$J_d = -\frac{D}{d} ([c]_1 - [c]_2) = -P ([c]_1 - [c]_2),$$

где $P = D/d$ — коэффициент проницаемости. Полученное выражение носит название уравнения Коллендера

$$J_d = -P ([c]_1 - [c]_2). \quad (4.4)$$

В клетках и тканях ускорение свободной диффузии достигается увеличением поверхности переноса и градиента концентрации.

Диффузия заряженных частиц, ионов, через мембраны зависит не только от концентрационного градиента, но и от элект-

рического градиента мембраны, т. е. от напряженности в ней электрического поля ($E = -\Delta\varphi/\Delta x$). В связи с этим перенос ионов может происходить в направлении, противоположном градиенту концентрации. Совокупность концентрационного и электрического градиентов называют *электрохимическим градиентом*. Поток вещества при электродиффузии ($J_{эд}$) равен

$$J_{эд} = -D \frac{\Delta [c]}{\Delta x} - \gamma \frac{\Delta \varphi}{\Delta x}, \quad (4.5)$$

где γ — константа электрического переноса (см. гл. III).

3. *Облегченная диффузия* заключается в следующем. Помимо обычной диффузии, через липидный бислой в мембранах происходит еще и облегченная диффузия, осуществляемая с помощью переносчиков или через каналы. Путем обычной диффузии в клетку поступают немногие вещества (кислород, CO_2). Этот процесс протекает медленно и неспецифично, т. е. он обусловлен лишь разностью концентраций этих веществ. Одна из особенностей биомембран заключается в их избирательности, в высокой селективности по отношению ко многим переносимым веществам, т. е. в значительном различии в проницаемости для разных молекул и ионов в зависимости от их роли в жизнедеятельности клетки. Селективность биомембран обусловлена двумя причинами: наличием в них *переносчиков* и *каналов*.

Пусть во внешней среде имеется нерастворимое в воде вещество А (например, белок), а внутри мембраны находится вещество В, называемое переносчиком. На внешней стороне мембраны в водной фазе образуется комплекс ВА, который может проникать через мембрану (механизм этого переноса еще недостаточно ясен). На внутренней стороне мембраны происходит распад комплекса и высвобождение вещества А, которое переходит внутрь клетки, а переносчик В возвращается к внешней поверхности мембраны. Этот процесс происходит по направлению градиента вещества А. Переносчики, в отличие от ферментов, могут транспортировать вещество как внутрь клетки, так и наружу.

Через каналы в мембране проходят гидрофильные вещества, которые не растворяются в липидах — молекулы воды, и низкомолекулярные соединения. В мембранах существуют особые белки, задача которых — открывать или закрывать каналы в зависимости от того, какие вещества к ним подходят, т. е. обеспечивать селективность транспорта. Так проходят внутрь клетки минеральные кислоты, соли, некоторые органические вещества, сахар, аминокислоты и др. Максимальной проникающей способностью обладает вода и растворенные в ней кислород и азот. Мочевина проникает в клетку в 10^5 раз медленнее, чем вода, а некоторые ионы еще в сотни тысяч раз медленнее, чем мочевины. Скорость проникновения ионов через каналы

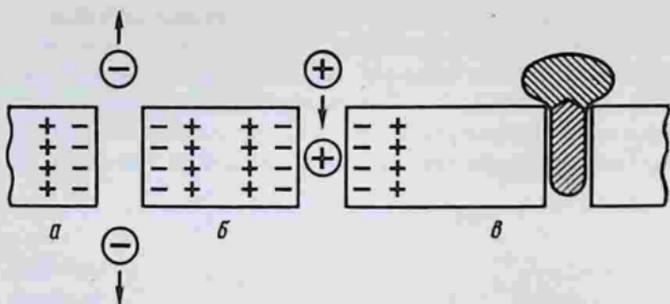


Рис. 37. Прохождение ионов через мембранные каналы: а — канал непроницаем для анионов; б — положительный ион в «потенциальной яме»; в — условное изображение молекулы тетродотоксина, закупоривающей натриевый канал, в который проникает гуанидиновая группировка молекулы тетродотоксина

мембраны в какой-то степени зависит от размеров их гидратной оболочки, увеличивающей эффективный диаметр иона. Для проникновения через канал они должны сбросить свою гидратную оболочку, на что требуется определенная энергия. Поэтому, например, ион калия, имеющий наименьшую гидратную оболочку, проникает в канал значительно быстрее, чем двухзарядный ион кальция. Проницаемость мембраны для катионов и анионов различна; как правило, клетки более проницаемы для катионов. Исключение составляют эритроциты — анионы проникают в них почти в миллион раз быстрее, чем катионы.

Очень существенно, что стенки большинства каналов обладают электрическими зарядами. При попадании в канал иона, заряженного противоположно знаку заряда канала, ион будет втягиваться в него и проникать через мембрану. При совпадении знака заряда частица через канал не проходит (рис. 37). Однако и в первом случае возникают затруднения. Заряженная частица, оказавшись в канале, попадает в потенциальную яму, т. е. застревает в нем и может препятствовать движению других ионов. Каналы могут закупоривать и нейтральные молекулы, обладающие специфической формой (рис. 37, в). Ионы водорода и гидроксиды, несмотря на относительно малые ионные радиусы, практически совсем не проникают в клетку извне, а захватываются поверхностью мембраны.

Схемы различных видов пассивного транспорта приведены на рисунке 38.

Пассивный транспорт, совершающийся по направлению градиентов какой-либо физической величины, определяется алгебраической суммой потоков соответствующих градиентов (электроосмос, электродиффузия), и он стремится выравнять величины осмотических давлений, концентраций, электрических потенциалов по разные стороны мембраны, т. е. свести к нулю

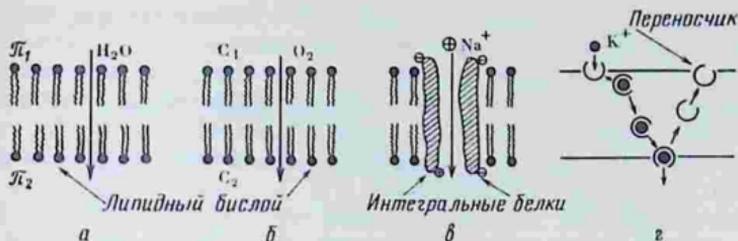


Рис. 38. Схема пассивного транспорта через биомембраны: а — осмос; б — простая диффузия; в — диффузия через канал; г — транспорт с помощью переносчика; π — осмотическое давление; С — концентрация кислорода

величины этих градиентов. Если бы в клетках существовал только пассивный транспорт, то рано или поздно концентрации, давления и другие величины вне и внутри клетки сравнялись бы. Однако, как показывает опыт, внутренний состав живых клеток резко отличается от состава внеклеточной среды. Отсюда следует, что должен существовать еще другой механизм, работающий в направлении против электрохимического градиента, а следовательно, с затратой энергии клеткой. *Перенос молекул и ионов против электрохимического градиента, осуществляемый клеткой за счет энергии метаболических процессов, называют активным транспортом.*

Активный транспорт. Пассивный транспорт может быть осуществлен в любых полупроницаемых мембранах, как биологических, так и искусственных. Активный транспорт присущ только биологическим мембранам, и именно благодаря ему в течение всей жизни организма сохраняется пространственная гетерогенность (отличие внутриклеточной среды от внеклеточной, отличие одних клеток от других). Активный перенос вещества через мембрану против соответствующих градиентов происходит за счет свободной энергии, высвобождающейся в ходе химических реакций внутри клетки.

В соответствии с теорией Вант-Гоффа, применяя к осмосу законы идеального газа, можно вычислить работу, которую необходимо совершить на преодоление осмотического давления, по формуле работы газа в изотермическом процессе

$$A_{ос} = \nu RT \ln \frac{\pi_1}{\pi_2} . \quad (4.6)$$

По аналогичной формуле вычисляют работу, совершаемую по преодолению диффузионных сил, т. е. концентрационного градиента:

$$A_{д} = \nu RT \ln \frac{[c]_1}{[c]_2} . \quad (4.7)$$

Если происходит перенос ионов через электрически поляризованную мембрану, то работа, необходимая на преодоление сил электрического поля, равна $A_э = q(\varphi_1 - \varphi_2)$, где q — величина переносимого заряда между точками с разностью потенциалов $\varphi_1 - \varphi_2$. Если n — число перенесенных ионов ($n = \nu N_A$, где N_A — число Авогадро), z — валентность иона и e — заряд электрона, то $q = N_A \nu z e$. Так как $N_A \nu z e = F$ (F — число Фарадея, т. е. заряд, переносимый 1 г-экв. ионов), то $A_э = \nu z F (\varphi_1 - \varphi_2)$. Поэтому работа в поле электрохимического градиента $A_{эх} = A_д + A_э$ равна

$$A_{эх} = \nu RT \ln \frac{[c]_1}{[c]_2} \pm \nu z F (\varphi_1 - \varphi_2). \quad (4.8)$$

Знаки плюс и минус показывают, что знак заряда ионов определяет направление электрического градиента мембраны, которое может иметь направление, либо совпадающее с направлением концентрационного градиента (+), либо противоположное ему (—).

В качестве примера осмотической работы можно привести работу, производимую клетками почек млекопитающих. В зависимости от количества воды, потребляемой животным, почки выделяют мочу с различным осмотическим давлением. Гипотоническая (по отношению к крови) моча выделяется после приятия воды или жидкой пищи, а гипертоническая — при недостатке воды в пищевом рационе. Как в первом, так и во втором случае осмотическое давление отличается от осмотического давления крови и совершается работа.

КИНЕТИКА АКТИВНОГО ТРАНСПОРТА

В настоящее время более или менее изучены три основные системы активного транспорта, которые обеспечивают перенос ионов натрия, калия, кальция и водорода через биомембраны. Энергия, необходимая для этих процессов, берется за счет гидролиза АТФ, а сам перенос осуществляется с помощью переносчика — фермента *аденозинтрифосфатазы* (сокращенно *АТФ-азы*). Из всех АТФ-аз, имеющих в клетке, наиболее важное значение для транспорта ионов натрия и калия имеет АТФ-аза, активируемая этими же ионами ($\text{Na}^+ - \text{K}^+ - \text{АТФ-аза}$), поскольку генерация биопотенциалов в цитоплазматической мембране связана с переносом ионов натрия и калия. Ионы эти неравномерно распределены по разные стороны мембраны: концентрация ионов натрия снаружи от невозбужденной клетки больше, чем концентрация ионов калия, тогда как внутри клетки концентрация ионов калия больше, чем ионов натрия. И те и другие ионы могут диффундировать через мембрану по направлению электрохимического градиента, что приводит к

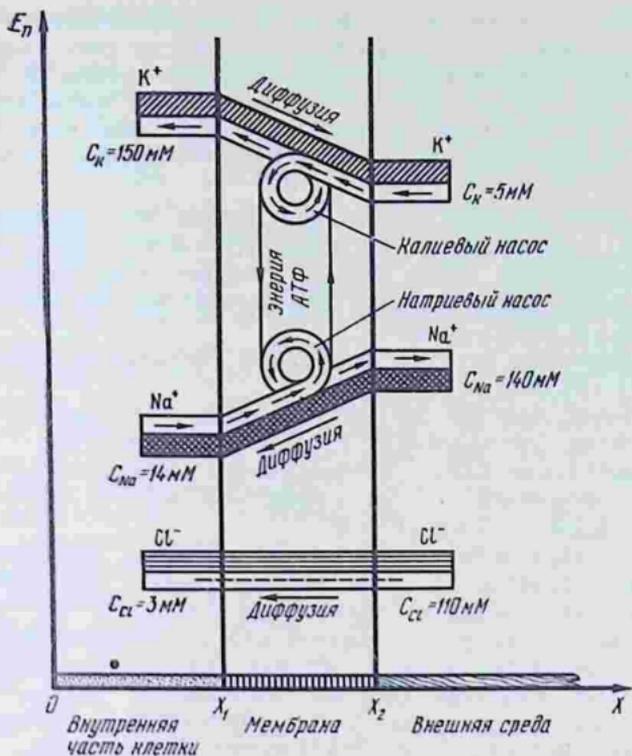


Рис. 39. Энергетическая схема натрий-калиевого насоса при стационарном состоянии клетки. Точка 0 — начало отсчета внутри клетки. Биомембрана находится между координатами x_1 и x_2 . По вертикальной оси отложены значения потенциальной энергии ионов натрия и калия

выравниванию этого градиента. Кроме того, при возбуждении клетки внутрь устремляются ионы натрия, а ионы калия выходят наружу. Очевидно, что если бы не было противодействия этим процессам, то по разные стороны мембраны создалась бы обратная разность концентраций (т. е. ионов калия снаружи было бы больше, чем ионов натрия). Поддержание в течение жизни клетки указанной разности концентраций натрия и калия обеспечивается активным транспортом, который получил название натрий-калиевого насоса, энергетическая схема которого показана на рисунке 39.

Кинетика натрий-калиевого насоса протекает при участии ферментов и ионов магния и состоит из следующих стадий (по Ю. А. Владимирову).

1. Внутри клетки три иона натрия присоединяются к ферменту E, который к тому фосфорилируется за счет комплекса Mg—АТФ. Это значит, что одна фосфатная группа Ф с макроэргической связью ~ (см. гл. III) переходит к ферменту, тогда как от комплекса $[Mg^{2+}-AT\Phi]$ остается комплекс $[Mg^{2+}-AD\Phi]$: $3Na^+ + [Mg^{2+}-AT\Phi] + E \rightarrow [Mg^{2+}-AD\Phi] + (3Na^+)E \sim \sim \Phi$.

2. Перенос центров связывания натрия на внешнюю часть мембраны (транслокация 1): $(3Na^+)E \sim \Phi \rightarrow E \sim \Phi (3Na^+)$.

3. Отсоединение ионов натрия и замена этих ионов двумя ионами калия, находящимися во внешней среде: $E \sim \Phi (3Na^+) + 2K^+ \rightarrow E \sim \Phi (2K^+) + 3Na^+$.

4. Отщепление остатка фосфорной кислоты: $E \sim \Phi (2K^+) \rightarrow \rightarrow E (2K^+) + H_3PO_4$.

5. Перенос центров связывания вместе с ионами калия внутрь клетки (транслокация 2): $E (2K^+) \rightarrow (2K^+) E$.

6. Отщепление калия, присоединение натрия и фосфорилирование фермента: $3Na^+ + [Mg^{2+}-AT\Phi] + (2K^+)E \rightarrow 2K^+ + [Mg^{2+}-AD\Phi] + (3Na^+)E \sim \Phi$.

Перенос двух ионов калия внутрь и выброс трех ионов натрия наружу означает в итоге перенос одного положительного заряда из цитоплазмы во внеклеточную среду, а это приводит к появлению разности потенциалов между внеклеточной средой и внутренней частью клетки, которая оказывается заряженной отрицательно. Непосредственным источником энергии этого процесса является энергия, аккумулированная в макроэргических связях молекул АТФ. Эта энергия при реальных внутриклеточных концентрациях ионов и АТФ имеет величину до 45 кДж/моль.

На кинетику натриевого насоса могут оказывать влияние некоторые факторы. Так, под действием цинистого калия натрий перестает откачиваться из клетки, его концентрация внутри нервных клеток и волокон возрастает, и они перестают проводить нервные импульсы, что приводит к параличу и гибели животного.

Следует отметить, что до настоящего времени неясно, почему на внешней поверхности мембраны фермент-переносчик имеет сродство к калию, а на внутренней — к натрию. Существует также активный перенос ионов кальция, сахаров, аминокислот, нуклеотидов, но кинетика этих процессов (за исключением кальциевого) исследована еще недостаточно, и о них мы упоминать не будем. Неизвестно также, по каким причинам не обнаружено активного переноса анионов, которые, очевидно, попадают внутрь клетки путем пассивного переноса. Тем не менее анионы, в особенности ионы хлора, играют значительную роль в жизни клетки.

Разделим сосуд полупроницаемой мембраной и по обе стороны ее поместим растворы одного и того же электролита разных концентраций. Пусть мембрана пропускает ионы одного знака и не пропускает ионы другого знака. Причиной этого может быть сильное различие в эффективных диаметрах гидратированных ионов, вследствие чего более крупные ионы не проходят через поры мембраны. Возможно также и электрическое отталкивание ионов какого-либо знака заряженными концами дипольных молекул, находящихся на поверхности мембраны, или наличие в ней фиксированных электрически заряженных частиц одного знака. Допустим, в обеих половинах сосуда находятся растворы хлорида калия с концентрациями $[c]_1$ и $[c]_2$, причем $[c]_1 > [c]_2$ (рис. 40). Ионы калия будут диффундировать из левой части сосуда в правую по градиенту концентрации, а ионы хлора, не проходящие через мембрану, будут оставаться в левой части сосуда. Поскольку ионы калия заряжены положительно, то в правой части сосуда возникает избыточный положительный заряд, а жидкость в левой половине сосуда, потерявшая часть ионов калия, зарядится отрицательно. Возникающее при этом электрическое поле препятствует дальнейшей диффузии ионов калия, которая в конце концов прекратится. На противоположных поверхностях мембраны образуется двойной электрический слой, состоящий из ионов калия и хлора и создающий электрический градиент, противоположный концентрационному градиенту. Работа, которую совершают силы электрического поля для того, чтобы прекратить диффузионный поток из левой части сосуда в правую, равна работе диффузионных сил, т. е. $A_3 = A_d$. Из (4.8) получаем

$$vRT \ln \frac{[c]_1}{[c]_2} = vzF(\varphi_1 - \varphi_2).$$

Отсюда легко найти разность потенциалов $\varphi_1 - \varphi_2$, образующуюся по разные стороны мембраны. Эту величину называют мембранной разностью потенциалов, или просто мембранным потенциалом. Обозначив $\varphi_1 - \varphi_2$ через E_m , получим

$$E_m = \frac{RT}{zF} \ln \frac{[c]_1}{[c]_2}. \quad (4.9)$$

Таким образом, мембранный потенциал зависит от температуры и от концентрационного градиента ионов, диффундирующих через мембрану. Величины мембранных потенциалов довольно значительны. Так, если разделить коллоидной мембраной растворы KCl с концентрациями 0,01 М и 0,1 М, то $E_m = 55$ мВ.

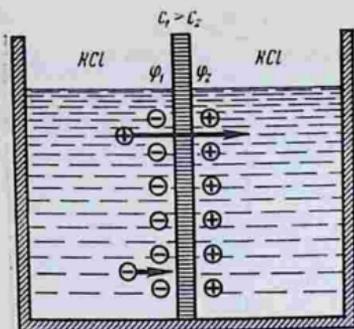


Рис. 40. Схема к выводу величины мембранного потенциала

ионов, теми же уравнениями, которые применяются для растворов невзаимодействующих частиц. Величина активности пропорциональна концентрации, т. е. $a = fc$, где f — коэффициент активности. В разбавленных растворах, где взаимодействие между ионами невелико, коэффициент активности близок к единице, но он возрастает при повышении концентрации. Так, для водных растворов HCl при $[c] = 0,001 \text{ M}$ $f = 0,984$, но при $[c] = 0,1 \text{ M}$ $f = 0,81$.

Биологические жидкости далеко не всегда можно считать разбавленными растворами, однако для упрощения дальнейших рассуждений мы будем говорить лишь о концентрациях растворов.

Если раствор электролита в левой части сосуда (рис. 40) отделен полупроницаемой мембраной, свободно пропускающей катионы и анионы этого электролита, от правой части сосуда, содержащей вещество, диссоциирующее на ионы, не проникающие через мембрану (например, белковый радикал R^-) и ион, общий с одним из ионов электролита (например, K^+), то в результате диффузии ионов через мембрану установится равновесие, называемое *равновесием Доннана*, которое заключается в том, что по обе стороны мембраны произведение концентраций диффундирующих ионов одинаково: $[\text{K}^+]_1[\text{Cl}^-]_1 = [\text{K}^+]_2[\text{Cl}^-]_2$, или

$$\frac{[\text{K}^+]_1}{[\text{K}^+]_2} = \frac{[\text{Cl}^-]_2}{[\text{Cl}^-]_1} \quad (4.10)$$

Величина мембранного потенциала в соответствии с (4.9) может быть вычислена по концентрационному градиенту или калия, или хлора.

Распределение концентраций катионов и анионов по разные стороны клеточных мембран показано на рисунке 41.

Строго говоря, в формуле (4.9) концентрации растворов $[c]$ следует заменить их активностями (а). Дело в том, что в растворах электролитов имеет место взаимодействие между ионами: они отталкиваются друг от друга, соединяются, образуя нейтральные молекулы, что уменьшает число отдельных частиц в растворе, не все они участвуют в электрохимических реакциях. Активность — это величина, равная активно проявляющей себя в электрохимических процессах концентрации ионов. Она позволяет описывать растворы, состоящие из

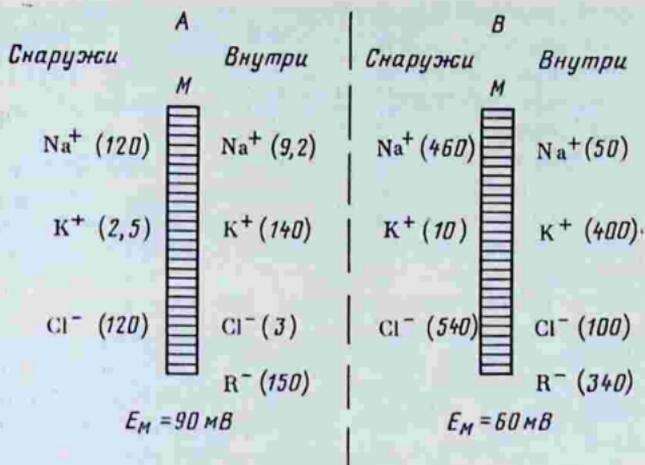


Рис. 41. Распределение ионов в мышечных волокнах лягушки (А) и в аксоне кальмара (В). На схеме в скобках указаны концентрации электролитов в мМ и величины мембранных потенциалов (М — клеточная мембрана)

Структура и функции биологических мембран за последние годы тщательно изучаются. Некоторые их свойства, как видно из вышесказанного, можно считать установленными, однако сложность строения мембран настолько велика, что до настоящего времени многие вопросы еще ждут своего разрешения. Поэтому физика мембран и мембранного транспорта находится только на ранней стадии своего развития.

БИОПОТЕНЦИАЛЫ

Биопотенциалами называют разности электрических потенциалов, существующие между различными частями живого организма.

Поводом к изучению биоэлектрических явлений послужили опыты итальянского врача Луиджи Гальвани, который в 1771 г. заметил, что у препарированной лягушки, подвешенной к железному стержню на медном крюке, воткнутом в ее спинной мозг, происходят сокращения, когда эти металлы соприкасаются. Гальвани предположил, что это явление связано с возникновением электричества в мышечной ткани. Однако его современник Вольта показал, что в этом опыте главную роль играет наличие двух разнородных металлов, погруженных в проводящую жидкость, и впервые получил источник тока, в котором вместо живой ткани между цинковой и медной пластинками находилась кожаная прокладка, смоченная серной кислотой. Успехи Вольта и его последователей, получивших источники тока на ос-

нове неорганических материалов, побудили физиков на долгое время отказаться от мысли о возникновении электричества в живом организме. Гальвани, отстаивая свою точку зрения, вскоре показал, что мышцы лягушки сокращаются и без прикосновения к ним металлом — при контакте между мышечной тканью и нервом. Он установил также, что раздражения вкусовых и зрительных рецепторов возникают под действием электрического тока и что нервы имеют большую электровозбудимость, чем мышцы. Эти исследования Гальвани заложили основу электрофизиологии.

В 1838 г. Маттеучи установил, что наружная поверхность мышцы заряжена положительно, а внутренняя — отрицательно. Разность потенциалов между внешней и внутренней поверхностями невозбужденной мышцы была названа им потенциалом покоя. Потенциалы действия возникают при возбуждении клеток, тканей и органов в результате проведения нервного импульса. В 1875 г. русский физиолог В. Я. Данилевский впервые измерил биопотенциалы головного мозга собаки, а также заметил изменения в характере биотоков под действием звука. В 1912 г. Ю. Бернштейн разработал теорию, согласно которой биопотенциалы обусловлены процессами, протекающими в клеточных мембранах. Следует отметить, что вопрос о происхождении биопотенциалов очень сложен и в настоящее время не существует теории, которая полностью объясняет все известные опытные факты. Одна из наиболее приемлемых теория Ходжкина, Хаксли и Катца (1952), сущность которой мы вкратце рассмотрим.

БИОПОТЕНЦИАЛЫ ПОКОЯ

Основным генератором электрического потенциала в живом организме служит клетка. В результате действия натрий-калиевого насоса два иона калия проходят в клетку и на смену им из клетки выводятся три иона натрия, в результате чего один положительный заряд покидает клетку, что способствует появлению отрицательного потенциала внутриклеточного вещества относительно внеклеточного. Однако концентрация ионов калия внутри клетки очень велика (см. рис. 40), и если бы внутри клетки не было анионов, то одного натрий-калиевого насоса было бы недостаточно для обеспечения отрицательного потенциала внутри клетки. В ней содержатся анионы хлора и многих органических кислот — аспарагиновой, уксусной и др. Согласно теории Ходжкина, биомембрана в состоянии покоя проницаема в основном для ионов калия, которые проникают внутрь клетки по концентрационному градиенту, что же касается органических ионов, то они через мембрану не проходят и остаются внутри клетки.

11. Значения потенциалов покоя, вычисленных по формуле (4.11) и измеренных на опыте для некоторых клеток

Клетки	Отношение концентраций ионов калия $[K^+]_в/[K^+]_н$, мМ	E_m вычисленные, мВ	E_m опытные, мВ
Гигантский аксон каракатицы	340/10,4	-88	-60
Гигантский аксон кальмара	360/10,0	-90	-60
Мышечное волокно лягушки	48/1	-98	-88
Моторный нейрон кошки	150/5,5	-90	-70

Величина мембранного потенциала клетки может быть вычислена по формуле (4.9), где $[c]_1 = [K^+]_в$ и $[c]_2 = [K^+]_н$, т. е. концентрации ионов калия внутри (в) и снаружи (н) клетки. Так как валентность калия $z=1$, то формула (4.9) для мембранного потенциала клетки запишется в виде

$$E_m = -\frac{RT}{F} \ln \frac{[K^+]_в}{[K^+]_н} \quad (4.11)$$

Знак минус показывает, что внутренняя поверхность мембраны заряжена отрицательно. В соответствии с уравнением Доннана (4.10) величину мембранного потенциала клетки можно вычислять по отношению концентраций ионов хлора: $[Cl^-]_н/[Cl^-]_в$. Величины биопотенциалов различных клеток, рассчитанные по (4.11), оказываются довольно близкими к величинам, измеренным на опыте (табл. 11).

Отличие (хотя и небольшое) вычисленных значений биопотенциалов от экспериментальных значений говорит о том, что вычисление потенциалов только по отношению концентраций ионов калия недостаточно точно. Необходимо учитывать вклад в значение биопотенциала также и других ионов. Хорошее совпадение с экспериментом дает уравнение Гольдмана

$$E_m = -\frac{RT}{F} \ln \frac{[K^+]_в + \rho_{Na} [Na^+]_в + \rho_{Cl} [Cl^-]_в}{[K^+]_н + \rho_{Na} [Na^+]_н + \rho_{Cl} [Cl^-]_н} \quad (4.12)$$

где ρ_{Na} и ρ_{Cl} — числа, показывающие, во сколько раз проницаемости (см. формулу 4.4) ионов натрия и хлора больше или меньше проницаемости ионов калия. Например, в аксоне кальмара $\rho_{Na} = P_{Na}/P_K = 0,04$ и $\rho_{Cl} = P_{Cl}/P_K = 0,45$. Уравнение Гольдмана позволяет практически во всех известных в настоящее время случаях получать значения потенциалов покоя, почти в точности совпадающие с экспериментальными. На величины биопотенциалов могут оказывать влияние и другие ионы. Например, разность потенциалов между воспаленными и здоровыми участками ткани обусловлена градиентом концентрации водородных ионов.

При раздражении клетки каким-либо физическим фактором (механическое, тепловое, электрическое воздействие), величина которого превышает определенный порог, проницаемость клеточной мембраны для ионов натрия (P_{Na}) резко возрастает, в то время как проницаемость для ионов калия (P_K) остается прежней. Причина этого в том, что в мембранах этих клеток существуют натриевые каналы, которые открываются лишь при возбуждении мембраны. Количество натриевых каналов в мембране примерно в 10 раз превышает количество калиевых каналов. Поэтому при раздражении внутрь клетки устремляется поток положительно заряженных ионов натрия, что значительно уменьшает разность потенциалов по разные стороны мембраны, и в конце концов внутренняя поверхность мембраны заряжается положительно.

Величину мембранного потенциала, обусловленного ионами натрия, можно найти из (4.12). Принимая в этом уравнении $P_{Na} \gg P_K$ и $P_{Na} \gg P_{Cl}$, мы можем пренебречь всеми членами, кроме членов, содержащих концентрации ионов натрия.

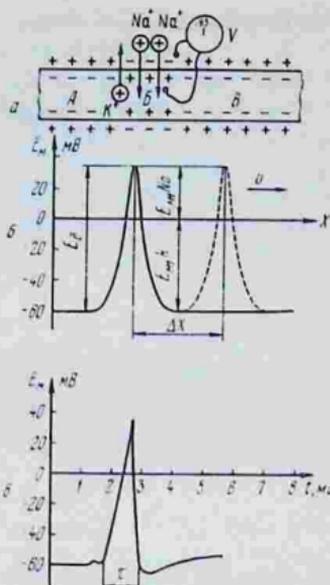
Поскольку $[Na^+]_в < [Na^+]_н$, то, учитывая свойства логарифмов, можно записать

$$E_{м,Na} = -\frac{RT}{F} \ln \frac{[Na^+]_н}{[Na^+]_в} . \quad (4.13)$$

Общее изменение мембранного потенциала при возбуждении дает значение потенциала действия: $E_d = |E_{м,K}| + |E_{м,Na}|$. Например, в гигантском аксоне кальмара потенциал покоя равен -60 мВ. При возбуждении максимум потенциала действия достигает $+35$ мВ. Полное изменение потенциала, или потенциал действия, равно в данном случае $E_d = 95$ мВ. В волокне портняжной мышцы лягушки $E_d = 110$ мВ, в волокне сердечной мышцы собаки $E_d = 120$ мВ и т. п.

Натриевый канал открывается лишь на очень малый промежуток времени от 0,5 до 1 мс, после чего проводимость для ионов натрия снова понижается, что приводит к восстановлению потенциала покоя в данном месте аксона. В то же время потенциал действия вызывает раздражение соседнего участка аксона, в котором описанный процесс повторяется и импульс потенциала действия перемещается по аксону (рис. 42). Правильность этих представлений была проверена методом радиоактивных индикаторов, который показал, что радиоактивные изотопы ^{24}Na и ^{42}K действительно перемещаются через клеточную мембрану при ее возбуждении и что при одном импульсе через 1 мкм^2 поверхности мембраны проходит около 20 000 ионов натрия. Существование ионных каналов подтверждается и другими фактами, например механизмом отравления тетродотокси-

Рис. 42. Схема изменения проницаемости нервного аксона (а) и соответствующее изменение потенциала действия вдоль аксона (б), пунктиром изображен потенциал действия через время Δt на расстоянии Δx от исходной точки; а — зависимость потенциала действия в данной точке от времени (длительность потенциала действия τ 1 мс); А — область восстановления; Б — активная область; В — неактивная область; V — вольт-метр



ном (яд, содержащийся в скалозубых рыбах, обитающих в южных морях). Молекула тетродотоксина имеет большие размеры и не может проникнуть через каналы в мембране, но ее часть, представляющая собой гуанидиновую группировку, проходит в канал и закупоривает его (см. рис. 37, в). Ионы натрия перестают проникать в клетку, нервные импульсы не возникают, и организм погибает. В то же время молекулы этого яда не закупоривают калиевые каналы: очевидно, гуанидиновый хвост молекулы в них не проходит. Таким образом, действие тетродотоксина очень специфично — он отравляет организм, действуя только на натриевые каналы в мембране.

Нервная система состоит из огромного числа нервных клеток с отростками — аксонами, пронизывающими тело животного. Мембрана тела нервной клетки возбуждается под действием внешних факторов или нервных импульсов, приходящих по аксонам от других клеток. Это возбуждение распространяется на аксон, отходящий от клетки, и движется по нему к соседним клеткам, мышцам или органам, передавая информацию, закодированную в величине, форме и частоте следования импульсов. Скорость распространения нервных импульсов — десятки м/с.

Аксон представляет собой цилиндрическое тело, боковая поверхность которого образована мембраной, отделяющей внутриклеточное вещество от внеклеточного. По электрическим свойствам аксон напоминает кабель с проводящей сердцевиной и изолирующей оболочкой. Однако для того чтобы в кабеле не было значительных потерь энергии тока, сопротивление его должно быть малым, а сопротивление изоляции — очень большим. В аксоне проводящим веществом служит аксоплазма, т. е. раствор электролита, удельное сопротивление которого в миллионы раз больше, чем у меди или алюминия, из которых изготавливают обычные кабели. Удельное сопротивление биомемб-

ран достаточно велико, но вследствие их малой толщины ($\sim 10^{-8}$ м) сопротивление изоляции «аксонного кабеля» в сотни тысяч раз меньше, чем у технического кабеля. По этой причине однородное нервное волокно не может проводить электрический сигнал на большое расстояние, интенсивность сигнала быстро затухает. Расчеты показывают, что если в месте возбуждения величина потенциала действия была E_d , то на расстоянии l от места напряжения на мембране будет равно

$$E = E_d e^{-\frac{l}{K}}, \quad (4.14)$$

где K — константа длины нервного волокна, которая определяет степень затухания сигнала в аксоне по экспоненциальному закону. Эта величина может быть вычислена по следующей приближенной формуле

$$K = \sqrt{\frac{dR}{4\rho}}, \quad (4.15)$$

где d — диаметр волокна; R — поверхностное сопротивление мембраны в $\text{Ом} \cdot \text{м}^2$ (т. е. сопротивление 1 м^2 ее поверхности) и ρ — удельное сопротивление аксоплазмы в $\text{Ом} \cdot \text{м}$.

Для аксона кальмара $d=0,1 \text{ мм}=10^{-4} \text{ м}$; $R=0,1 \text{ Ом} \cdot \text{м}^2$ и $\rho=1 \text{ Ом} \cdot \text{м}$. Подставляя эти величины в (4.15), получим $K=1,6 \text{ мм}$. Это значит, что на расстоянии $1,6 \text{ мм}$ от места возбуждения величина нервного импульса уменьшается в 2,7 раза, т. е. в 2,7 раза. Как мы видели, величина потенциала действия в аксоне кальмара 85 мВ . Таким образом, на расстоянии примерно 2 мм от места возбуждения величина напряжения на мембране снизится до 30 мВ . Поскольку длина аксона кальмара достигает нескольких сантиметров, то на конце аксона величина сигнала станет ничтожно малой. Однако сигнал по аксону все же проходит, и причина этого в том, что в месте образования потенциала действия между возбужденным и невозбужденным участками возникает разность потенциалов, под действием которой в аксоплазме начинает протекать ток I_A (см. рис. 42), вызывающий возбуждение соседнего участка мембраны и появление в нем своего потенциала действия.

Чем больше K , тем меньше затухает сигнал и тем больше скорость проведения импульса, что весьма важно для жизнедеятельности любого организма. Величины R и ρ примерно одинаковы для всех животных клеток, и поэтому увеличения K можно добиться путем увеличения диаметра аксона. Именно поэтому у кальмаров аксоны достигают «гигантских» размеров (диаметр до $0,5 \text{ мм}$), что обеспечивает кальмару достаточно быстрое проведение нервного импульса и, следовательно, быстроту реакции на внешние раздражители. Однако такие «гигантские»

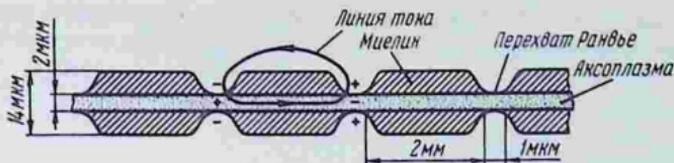


Рис. 43. Разрез миелинизированного нервного волокна лягушки вдоль его оси. Площадь мембраны у узла нервного волокна (перехвата Ранвье) ~ 25 мкм² (по А. Ходжкину)

волокна неэкономичны, они занимают слишком много места, и поэтому у высокоорганизованных животных затухание сигнала предотвращается другим способом. Мембраны аксонов у них покрыты *миелином* — веществом, содержащим много холестерина и мало белка. Удельное сопротивление миелина значительно выше удельного сопротивления других биологических мембран. Помимо этого, толщина миелиновой оболочки во много раз больше толщины обычной мембраны, что приводит к возрастанию диаметра волокна и соответственно величины K . Миелиновая оболочка не полностью покрывает все волокно; оно разделено на сегменты длиной от 1 до 3 мм, а между сегментами на участках длиной около 1 мкм мембрана аксона непосредственно соприкасается с внеклеточным раствором. Области, в которых мембрана контактирует с раствором, называют узлами нервного волокна (до 1980 г. их называли перехватами Ранвье). В связи с большим сопротивлением миелиновой оболочки по поверхности аксона токи протекать не могут, и затухание сигнала резко уменьшается. При возбуждении одного узла возникают токи между ним и другими узлами (рис. 43). Ток, подошедший к другому узлу, возбуждает его, вызывает появление в этом месте потенциала действия, и процесс распространяется по всему волокну. Схема этого процесса сходна с ретрансляцией телевизионных сигналов при передаче их от одного города к другому. Следует добавить, что затраты энергии на распространение сигнала по миелинизированному волокну значительно меньше, чем по немиелинизированному, так как общее количество ионов натрия, проходящих через мембрану в области узлов, значительно меньше, чем если бы они проходили через всю поверхность мембраны. При некоторых заболеваниях структура миелиновых оболочек нарушается, и это приводит к нарушению нервного возбуждения. При блокировании узлов нервного волокна анестезирующими средствами, например кокаином, сопротивление аксона возрастает и прохождение сигнала по нерву замедляется или совсем прекращается.

Поскольку узлы замыкаются через аксоплазму и внеклеточную среду, то можно предположить, что при увеличении сопротивления внешней среды скорость проведения нервного импуль-

са уменьшится. Это предположение было проверено на опыте. Первые волокна сначала помещали в морскую воду, а затем в масло с большим удельным сопротивлением. Скорость проведения импульса во втором случае уменьшалась в 1,5—2 раза (в зависимости от диаметра волокна).

МЕТОДЫ ИЗМЕРЕНИЯ БИОПЕНЦИАЛОВ

Для измерения разности потенциалов между внешней и внутренней частями клетки необходимы тончайшие электроды, которые могут проникать внутрь клетки, причиняя ей минимальные повреждения. Кроме того, электроды должны быть неполяризующимися, так как эдс поляризации, возникающая при взаимодействии металла с электролитом, может быть значительно больше величин биопотенциалов и до неузнаваемости исказить результаты измерений.

Микроэлектроды для измерения биопотенциалов представляют собой стеклянные капилляры, оттянутые концы которых имеют диаметр порядка десятых долей микрометра. Капилляры заполняют 2—3-молярным раствором КСl, т. е. раствором, содержащим именно те ионы, которые преимущественно находятся в клетке, и поэтому поляризация таких электродов сводится к минимуму. В широкую часть капилляра вставляют серебряные или платиновые проволочки, присоединяемые к другим участкам электрической цепи. Поскольку сечение жидкого проводника в оттянутом кончике очень мало, сопротивление электрода достигает (20÷30) МОм, а следовательно, ток в цепях, содержащих микроэлектроды, очень мал. Поэтому измерительные схемы содержат усилители напряжения, к которым предъявляют серьезные требования: они не должны искажать форму усиливаемого сигнала, должны иметь большой коэффициент усиления (10^3 — 10^6) и минимальный уровень собственных шумов.

Введение микроэлектрода в клетку производят специальным манипулятором. Второй микроэлектрод или прижимают к внешней поверхности клетки, или помещают во внеклеточную среду. Поскольку при таких измерениях приходится прокалывать клеточную мембрану, то измеряемый мембранный потенциал покоя называют также потенциалом повреждения. Схемы измерения потенциалов покоя и потенциалов действия показаны на рисунках 44 и 45.

БИОПЕНЦИАЛЫ В БИОЛОГИИ И ВЕТЕРИНАРИИ

Изучение биопотенциалов клеток и тканей исключительно важно для биофизики и клинической ветеринарии. На роль биопотенциалов указывал еще в начале XX в. К. А. Тимирязев, который писал: «...степень жизнедеятельности организма всего

Рис. 44. Схема регистрации потенциала покоя клетки:

1 — клетка; 2 — регистрирующий прибор; 3 — микроэлектрод; 4 — электролит; 5 — индифферентные металлические электроды; 6 — внеклеточная среда

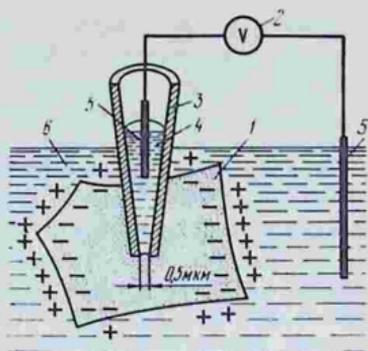
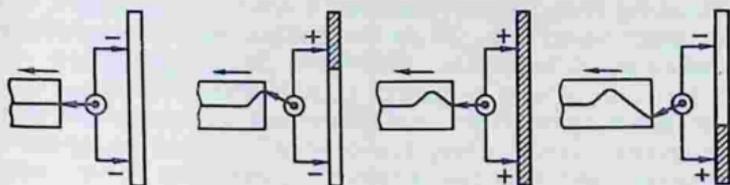


Рис. 45. Схема измерения потенциала действия в нервном волокне, по которому распространяется волна возбуждения (заштрихованная зона). Стрелка прибора вычерчивает на ленте самописца график зависимости потенциала действия от времени



лучше определяется по внутренним электрическим процессам, особенно по определению так называемого колебания тока... При помощи этого приема можно, например, обнаружить самый момент смерти растения, хотя бы она не обнаруживалась еще никакими внешними проявлениями, наблюдаемыми значительно позже».

Величины биопотенциалов обычно невелики, не превышают десятков милливольт, и только у некоторых представителей акул и костистых рыб имеются специальные электрические органы, создающие напряжения до сотен вольт. О существовании электрических рыб (угри, скаты) было известно еще в древности; имеются сведения, что древние римляне применяли электрические разряды скатов для лечения нервных заболеваний. Установлено, что более 300 видов рыб имеют электрические органы. Некоторые виды рыб используют их для поражения своих жертв, другие, число которых значительно больше, испускают слабые импульсы для локации, что особенно необходимо в глубинах океана, куда не проникает солнечный свет, или в мутной воде.

Основной электрический орган рыбы — видоизмененная мышечная ткань, сильно сплюснутая и получившая название электрической пластинки. Так, у угря пластинка имеет толщину 10 мкм и длину до 10 мм. Небольшое напряжение одной пластинки увеличивается путем последовательного соединения их друг с другом в столбики, как в обычной электрической батарее. Большая мощность разряда достигается объединением

столбиков в параллельно соединенные группы. У электрического угря, обитающего в Южной Америке, насчитывают до 8000 пластинок, отделенных друг от друга студенистым веществом. К каждой пластинке подходит нерв от спинного мозга. Угорь накапливает электрический заряд и в нужный момент разряжает батарею через тело жертвы, создавая напряжение до 500 В при пиковой силе тока в сотни миллиампер. Большая электропроводность воды позволяет этим рыбам осуществлять нападение на расстоянии. Например, электрический угорь способен парализовать своим разрядом такое крупное животное, как корова или лошадь. Разряд электрического органа, в некоторых случаях достигающего 40% массы тела рыбы, регулируется центральной нервной системой.

Для измерения биопотенциалов клетки применяют, как мы видели, микроэлектроды. Если все клетки органа возбуждаются одновременно, то возникает некоторое результирующее напряжение, которое можно измерить косвенными методами. Органами, в которых происходит одновременное возбуждение большого количества клеток, являются сердце, мышцы, головной мозг. В медицине и ветеринарии широко применяют с диагностическими целями методы регистрации биопотенциалов сердца (электрокардиография, или ЭКГ), мозга (электроэнцефалография, или ЭЭГ) и мышц (электромиография, или ЭМГ). Биопотенциалы можно измерить непосредственно, вживляя в соответствующие органы электроды, что и делают в ряде лабораторных опытов с животными. Однако в клинической практике измеряют напряжения, которые биопотенциалы создают на поверхности тела человека или животного.

Рассмотрим приближенно некоторые физические основы электрокардиографии. В момент возбуждения клетки сердечной мышцы генерируют биопотенциалы, суммирование которых приводит к тому, что на одном конце сердца преобладает положительный заряд, а на другом — отрицательный. Таким образом, возбужденное сердце можно, хотя и с большим приближением, уподобить электрическому диполю (рис. 46). Изображенные на рисунке линии напряженности и эквипотенциальные линии поля диполя получаются при пересечении поверхностей равной напряженности и равного потенциала с плоскостью чертежа.

Потенциал произвольной точки А на любой из эквипотенциальных поверхностей можно вычислить по известной из электростатики формуле

$$\Phi_A = \frac{q}{4\pi\epsilon\epsilon_0} \left(\frac{1}{r_1} - \frac{1}{r_2} \right), \quad (4.16)$$

где q — величина электрического заряда одного из концов диполя; ϵ_0 — электрическая постоянная; ϵ — относительная диэлект-

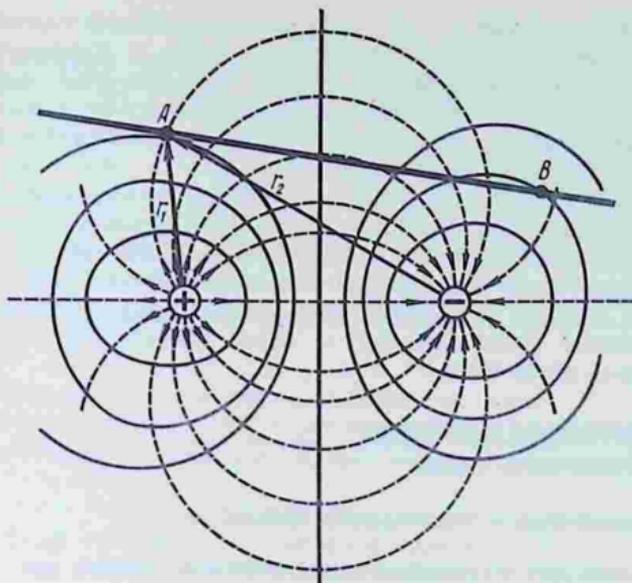


Рис. 46. Электрическое поле диполя:

пунктирные линии — линии напряженности, сплошные — эквипотенциальные линии; А и В — точки; r_1 и r_2 — расстояние точки А от концов диполя

рическая проницаемость окружающего диполь вещества; r_1 и r_2 — расстояния точки А от концов диполя. Если в поле провести плоскость MN , то между любыми ее двумя точками А и В существует разность потенциалов $\varphi_A - \varphi_B$, которую можно вычислить с помощью формулы (4.16). Однако эта формула пригодна лишь в том случае, когда заряды диполя можно считать точечными; кроме того, распределение линий напряженности и эквипотенциальных линий такое, как на рисунке 46, будет лишь в том случае, когда окружающий диполь диэлектрик имеет бесконечно большие размеры. Во всех остальных случаях картина распределения линий поля резко изменяется. Тело животного имеет сложную конфигурацию, и его нельзя считать бесконечно большим по отношению к размерам диполя — сердца. Помимо этого, сердце окружено не только диэлектрической, но и проводящей средой, и поэтому вычислить распределение потенциалов на поверхности тела животного можно только при введении ряда упрощающих предположений. Электрокардиография — исключительно ценный метод изучения работы сердца. Сравнение электрокардиограмм животных в норме и с патологиями позволяет диагностировать многие заболевания.

Измерение суммарного потенциала действия, обусловленного работой нейронов коры головного мозга, называют электроэн-

цефалографией (ЭЭГ). Для получения энцефалограммы электроды накладывают на поверхность черепа, и измеряемые при этом напряжения значительно меньше, чем при ЭКГ, вследствие малой проводимости костной ткани. ЭКГ широко используют в клинической практике для диагностики заболеваний головного мозга (опухолей, энцефалита и пр.).

Не менее важное значение для ветеринарии имеет исследование электрической активности мышц (электромиография, или ЭМГ), желудка, кишечника. Конкретное описание этих методов (расположение электродов на поверхности тела, рисунки ЭКГ, ЭЭГ и других графиков биоэлектрической активности и их расшифровка) рассматривают в курсе физиологии сельскохозяйственных животных.

БИОЛОГИЧЕСКОЕ ДЕЙСТВИЕ ЭЛЕКТРИЧЕСКОГО ТОКА

ПОЛЯРИЗАЦИОННЫЕ И ЭЛЕКТРОДНЫЕ ПРОЦЕССЫ

ПОЛЯРИЗАЦИЯ ДИЭЛЕКТРИКОВ В ЭЛЕКТРИЧЕСКОМ ПОЛЕ

Поляризацией вещества в электрическом поле называют явление, обусловленное упорядочением в этом веществе связанных электрических зарядов, которые ориентируются так, что образуемое ими дополнительное электрическое поле направлено в сторону, противоположную внешнему полю. Поляризация в диэлектриках связана с существованием в диэлектрике или образованием в нем под действием электрического поля электрических диполей, т. е. систем, состоящих из двух равных, но противоположных по знаку зарядов q , находящихся на расстоянии l друг от друга. Основная характеристика диполя — его дипольный момент \vec{p} , т. е. вектор, численно равный произведению величины заряда на длину диполя ($\vec{p} = ql$) и направленный от отрицательного заряда к положительному. Поляризация может быть вызвана несколькими качественно различными причинами.

Ориентационная поляризация. Молекулы некоторых диэлектриков обладают электрической асимметрией даже в отсутствие внешнего электрического поля. Таковы молекулы воды, солей, щелочей и кислот, спиртов, белков и других биополимеров. Вследствие беспорядочного теплового движения дипольные моменты таких молекул ориентированы хаотично и векторная сумма всех дипольных моментов в диэлектрике равна нулю (рис. 47, а). Если поместить диэлектрик в электрическое поле с напряженностью \vec{E}_0 то диполи будут поворачиваться, стремясь установиться вдоль вектора напряженности поля. Однако это-

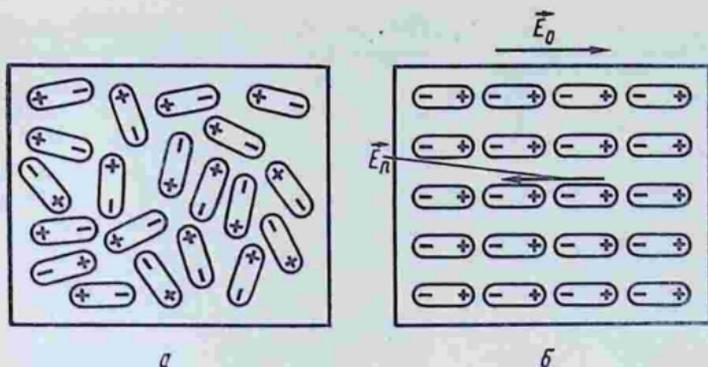


Рис. 47. Поляризация диэлектрика в электрическом поле:

a — при отсутствии внешнего поля; *б* — во внешнем электрическом поле с напряженностью E_0 происходит ориентация дипольных молекул, что приводит к образованию дополнительного поля с напряженностью E_n (резльтирующая напряженность поля в диэлектрике $E = E_0 - E_n$)

му процессу препятствует тепловое движение. Под действием поля и теплового движения устанавливается равновесие, при котором полярные молекулы приобретают в среднем направленную ориентацию (рис. 47, б). Весь же диэлектрик приобретает дипольный момент в направлении поля, что и означает его поляризацию. Для поворота дипольных молекул в направлении вектора напряженности требуется совершить работу, и поэтому часть энергии поля при поляризации теряется, а диэлектрик нагревается.

Степень поляризации диэлектрика характеризуют дипольным моментом единицы объема (или вектором поляризации среды) \vec{P} , который равен произведению дипольного момента каждой молекулы на число молекул N , содержащихся в единице объема ($\vec{P} = \vec{p}N$). Установление поляризации при включении электрического поля и исчезновение поляризации при его выключении происходят по экспоненциальному закону

$$P_{\text{вкл}} = P_{\infty} \left(1 - e^{-\frac{t}{\tau}} \right) \quad \text{и} \quad P_{\text{выкл}} = P_{\infty} e^{-\frac{t}{\tau}}, \quad (4.17)$$

где $P_{\text{вкл}}$ и $P_{\text{выкл}}$ — соответственно дипольные моменты единицы объема при включении и выключении поля; P_{∞} — дипольный момент через бесконечно большое время после включения поля; τ — время релаксации, т. е. время, в течение которого дипольный момент увеличивается или уменьшается в e раз. Процесс установления и исчезновения поляризации показан на рисунке 48. Время релаксации для ориентационной поляризации в различных диэлектриках находится в пределах от 10^{-11} до 10^{-12} с. Есть, однако, материалы, содержащие микронеоднород-

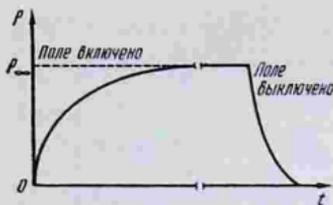


Рис. 48. Процессы установления и исчезновения поляризации в диэлектрике в электрическом поле

ности, для которых время релаксации может достигать минут и даже часов.

Электронная поляризация. Отдельные атомы не обладают дипольными моментами. Отсутствуют они и у некоторых молекул, в которых заряды атомных электронов и ядер расположены так, что «центры тяжести» положительных и отрицательных зарядов совпадают. Диэлектрик, образованный атомами или такими молекулами, называют нейтральным. Если атомы или нейтральные молекулы по-

падают в электрическое поле, то электронные оболочки смещаются в сторону, противоположную направлению вектора напряженности поля, электрическая симметрия нарушается и как сами молекулы, так и образованное ими тело приобретает дипольный момент. Этот процесс носит название электронной поляризации. В связи с ничтожно малой массой электрона время релаксации при этом гораздо меньше, чем при ориентационной поляризации (10^{-16} — 10^{-14} с). Дипольный момент диэлектрика при электронной поляризации, как правило, невелик, и потеря энергии практически не происходит.

Ионная поляризация. Это процесс, происходящий в кристаллических диэлектриках с кубическими ионными решетками (NaCl, CsCl и др.). Под действием электрического поля положительные ионы смещаются в направлении вектора напряженности, а отрицательные — в противоположную сторону. Время релаксации 10^{-13} — 10^{-12} с.

Все виды поляризации приводят к тому, что на поверхности диэлектрика в электрическом поле появляются связанные электрические заряды, создающие дополнительное электрическое поле, напряженность которого \vec{E}_n направлена противоположно вектору напряженности внешнего поля \vec{E}_0 . В результате напряженность поля в диэлектрике равна $\vec{E} = \vec{E}_0 - \vec{E}_n$. Степень уменьшения напряженности поля в диэлектрике по сравнению с напряженностью поля в вакууме определяется относительной диэлектрической проницаемостью вещества $\epsilon = E_0/E_n$ (абсолютная диэлектрическая проницаемость $\epsilon_a = \epsilon \epsilon_0$, где ϵ_0 — электрическая постоянная). Величина ϵ для газов близка к единице (от 1,0001 до 1,01), для неполярных жидкостей она находится в пределах от 2 до 2,5, для жидкостей с полярными молекулами — от 10 до 81 и для твердых диэлектриков — от 2 до 8. Существуют некоторые вещества (сегнетоэлектрики), для которых значения ϵ достигают сотен и тысяч и, кроме того, меняются в зависимости от величины внешнего

электрического поля. Для биологических тканей значения ϵ в постоянном электрическом поле велики по причинам, которые будут указаны ниже.

Величина диэлектрической проницаемости зависит от температуры. На электронную поляризацию температура оказывает очень слабое влияние, но для полярных диэлектриков зависимость ϵ от температуры довольно значительна. При низких температурах вязкость жидкого диэлектрика обычно велика, и полярные молекулы испытывают сопротивление при поворотах вдоль вектора напряженности поля. С увеличением температуры вязкость снижается, сопротивление среды повороту молекул уменьшается, и количество связанных зарядов на поверхностях диэлектрика возрастает, что ведет к увеличению диэлектрической проницаемости. При дальнейшем повышении температуры тепловое движение затрудняет ориентацию молекул и диэлектрическая проницаемость уменьшается.

Когда в диэлектрике происходят процессы поляризации, то через него в течение короткого времени после включения электрического поля проходит ток, поскольку при поляризации происходит смещение электрических зарядов. Ток, соответствующий электронной поляризации, I_3 существует очень малый промежуток времени, сравнимый со временем релаксации ($\sim 10^{-15}$ с). Ориентационная поляризация протекает медленнее, и связанный с ней ток I_{op} существует дольше. Кроме того, в каждом реальном диэлектрике имеется большее или меньшее число свободных электронов или ионов, которые под действием внешнего поля создают ток проводимости $I_{пр}$. Таким образом, в диэлектрике под действием внешнего поля протекает ток $I = I_{пр} + I_{op} + I_3$. Если диэлектрик находится в постоянном электрическом поле, то токи I_3 и I_{op} быстро прекращаются и остается только ток $I_{пр}$, величина которого определяется количеством свободных электронов в диэлектрике.

ЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ ЯВЛЕНИЯ НА ГРАНИЦЕ МЕЖДУ ТВЕРДЫМ ТЕЛОМ И ЖИДКОСТЬЮ

На границе между твердым телом и жидкостью происходит пространственное распределение электрических зарядов, приводящее к возникновению разности потенциалов между соприкасающимися веществами. Наибольшее значение имеют явления, возникающие на поверхности твердых тел, погруженных в растворы электролитов. Пусть металл погружен в водный раствор своей собственной соли $ZnSO_4$. Ионы SO_4 , находящиеся в растворе, вступают в химическую реакцию с ионами цинка, находящимися на поверхности кристаллической решетки металла, образуя $ZnSO_4$, который, растворяясь в воде, вновь диссоциирует на ионы цинка и кислотного остатка. Таким образом, ионы

цинка непрерывно переходят в раствор, который заряжается положительно, а металл заряжается отрицательно. Одновременно происходит и обратный процесс: находящиеся в растворе беспорядочно движущиеся ионы цинка встречаются цинковый электрод и осаждаются на нем, что приводит к уменьшению положительного заряда раствора. Если концентрация ионов цинка в растворе достаточно велика, то поток ионов из раствора в металл станет больше потока ионов из металла в раствор и металл зарядится положительно. Очевидно, что для каждого металла в растворе его соли существует такая концентрация раствора $[c]_0$, при которой ни металл, ни раствор не приобретают электрических зарядов. Величину $[c]_0$ называют концентрацией нулевого заряда.

Чем больше положительный заряд раствора, тем больше кулоновская сила, препятствующая выходу новых положительных ионов из металла в раствор. В конечном счете между металлом и раствором устанавливается динамическое равновесие, при котором число ионов, выходящих в раствор, равно числу ионов, возвращающихся обратно в металл, и между металлом и раствором устанавливается определенная разность потенциалов. Потенциал металла относительно раствора называют *электродным потенциалом*.

Величина электродного потенциала зависит от рода металла, от концентрации его ионов в растворе, от температуры и природы растворителя, и ее можно получить из следующих соображений. Представим себе сосуд, две половины которого разделены полупроницаемой мембраной, пропускающей ионы металла с валентностью z . Пусть в одной половине сосуда находится раствор соли этого металла с концентрацией $[c]$, а в другой половине — такой же раствор, но с концентрацией нулевого заряда $[c]_0$. В результате диффузии ионов через мембрану между растворами установится мембранная разность потенциалов E_M . Но как ясно из сказанного выше, раствор с концентрацией нулевого заряда создает такой же поток ионов, как и металлический электрод. Уподобив поверхность металла полупроницаемой мембране, мы можем по формуле (4.9) вычислить величину электродного потенциала металла $E_{эд}$, считая его равным E_M :

$$E_{эд} = \frac{RT}{zF} \ln \frac{[c]}{[c]_0} = \frac{RT}{zF} \ln [c] - \frac{RT}{zF} \ln [c]_0.$$

В этом равенстве концентрации $[c]$ и $[c]_0$ можно выражать в любых, но одинаковых единицах. Обычно принято использовать молярные концентрации (моль/л). Если раствор обладает нормальной концентрацией ($c=1$ моль/л), то $\ln [c] = 0$ и $E_{эд} = - \frac{RT}{zF} \ln [c]_0$. Эта величина зависит при данной темпера-

12. Нормальные электродные потенциалы некоторых металлов при 25 °С

Элемент	K ⁺	Al ³⁺	Zn ²⁺	Fe ²⁺	H ₂	Cu ²⁺	Hg ²⁺	Ag ⁺	Pt ⁺	Au ⁺
$E_{н}, В$	-2,92	-1,66	-0,763	-0,441	0,00	0,34	0,79	0,80	1,20	1,70

туре только от природы металла и представляет собой *абсолютный нормальный электродный потенциал*. Обозначив его через $E_{ан}$, получим

$$E_{эд} = E_{ан} + \frac{RT}{zF} \ln [c]. \quad (4.18)$$

Это выражение носит название *уравнения Нернста*.

Измерить непосредственно величину $E_{ан}$ невозможно, так как для этого надо было бы один провод от вольтметра подсоединить к металлу, а другой погрузить в раствор, где он сам приобрел бы определенный электродный потенциал. Таким образом, мы измерили бы не электродный потенциал исследуемого металла, а разность потенциалов между ним и проводом. Поэтому условились применять в качестве второго электрода водородный электрод, состоящий из пластины, насыщенной водородом, и находящийся в растворе, содержащем ионы водорода (например, в растворе кислоты) с определенной концентрацией. Электродный потенциал металла в водном растворе его соли с нормальной концентрацией ионов, измеренный относительно водородного электрода, называют *нормальным электродным потенциалом* $E_{н}$. Значения нормальных электродных потенциалов некоторых элементов приведены в таблице 12. Таблица эта представляет известный ряд напряжений, причем каждый элемент, стоящий левее, вытесняет из раствора элемент, стоящий правее.

Электродный потенциал металла относительно водородного электрода вычисляется также по уравнению Нернста

$$E_{эд} = E_{н} + \frac{RT}{zF} \ln [c]. \quad (4.19)$$

Следует, однако, помнить, что так же, как при вычислении мембранных потенциалов, в случае концентрированных растворов в уравнение Нернста вместо концентрации необходимо подставлять значение активности ионов в данном растворе.

Поскольку при выходе ионов металла в раствор сам металл заряжается отрицательно, то вследствие кулоновского притяжения избыточные ионы металла в растворе сосредоточиваются в тонком слое у поверхности металла, образуя *двойной электрический слой* (рис. 49, а). Такие двойные слои возникают не только на границе раздела металл—жидкость, но и на границе раздела между любым твердым телом и жидкостью

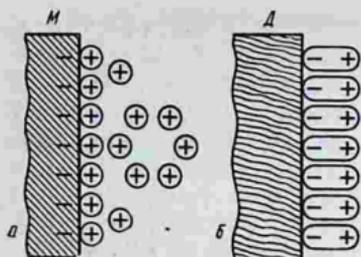
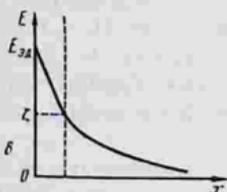


Рис. 49. Двойной электрический слой на границе раздела твердое тело — жидкость:

a — схема двойного слоя на поверхности металла (М) в растворе; *b* — схема двойного слоя, образованного адсорбированными на поверхности диэлектрика (Д) полярными молекулами; ϕ — распределение потенциала по сечению двойного слоя; x — расстояние от поверхности металла



или двумя несмешивающимися жидкостями. Природа двойного слоя, помимо указанной, может быть обусловлена адсорбцией на поверхности ионов одного знака или ориентацией полярных молекул (например, молекул растворителя), в результате чего все молекулы оказываются обращенными одним и тем же концом к поверхности раздела (рис. 49, б). Адсорбироваться могут как катионы, так и анионы, но чаще адсорбируются анионы, так как они имеют меньших размеров гидратную оболочку.

Ионы раствора, образующие внешнюю часть двойного электрического слоя, притягиваются к его внутренней части, находящейся внутри твердого тела. Силы притяжения убывают с расстоянием, и чем дальше от поверхности, тем менее эти силы могут противодействовать тепловому движению. Поэтому двойной слой имеет сложную структуру. У самой поверхности образуется его плотная часть толщиной d , примерно равной диаметру иона (слой Гельмгольца, который впервые ввел представление о двойном электрическом слое), и менее плотная, диффузная часть (слой Гуи). В этой части слоя плотность ионов убывает вследствие их диффузии в объем жидкости (см. рис. 49). Эффективная толщина двойного слоя имеет величину порядка нескольких ионных диаметров (0,1—0,5 нм). При движении частицы основная часть двойного слоя перемещается вместе с ней. Двойной электрический слой представляет собой своеобразный конденсатор. Поскольку расстояние между положительной и отрицательной обкладками его очень мало, то емкость конденсатора весьма значительна, достигая нескольких десятков мкФ на 1 см^2 , и внутри него действует большая напряженность поля (десятки мВ/м). Разность потенциалов между адсорбционным слоем, который может перемещаться вместе с частицей и окружающей средой, носит название электрокинетического, или ζ -потенциала (дзета-потенциала). Величина дзета-потенциала зависит от средней объемной плотности заряда в двойном слое, от его толщины и диэлектрической проницаемости среды, разде-

ляющей поверхности слоя. Что касается знака дзета-потенциала, то он определяется соотношением между величинами диэлектрической проницаемости частицы и жидкости. Обычно из двух соприкасающихся тел положительным будет то, которое имеет бóльшую диэлектрическую проницаемость. Например, стекло ($\epsilon=5$) в воде ($\epsilon=81$) имеет отрицательный дзета-потенциал, а в эфире ($\epsilon=4,3$) приобретает положительный дзета-потенциал. Для частиц кварца, капель масла и пузырьков воздуха в воде дзета-потенциал имеет величину от 30 до 60 мВ.

Строение двойного электрического слоя оказывает очень большое влияние на электрохимические явления на поверхности раздела двух веществ, в частности на поверхности клеточных мембран. Поэтому в биофизике разработаны специальные методы для измерения электроемкости двойного слоя, дзета-потенциала и других его характеристик.

Электрокинетические явления. Электрокинетическими называют явления, происходящие в гетерогенных, дисперсных системах. Суть этих явлений заключается или в движении одной фазы относительно другой под действием внешнего электрического поля, или в появлении разности потенциалов в результате перемещения фаз под действием внешних механических сил. К электрокинетическим явлениям относят: *электрофорез* — движение в жидкости взвешенных в ней твердых частиц, капель инородной жидкости или газовых пузырьков под действием внешнего электрического поля; *электроосмос* — движение жидкости через капилляры или мембраны под действием внешнего электрического поля; *эффект Дорна* — возникновение разности потенциалов в жидкости в направлении оседания в ней взвешенных твердых частичек (в поле силы тяжести или в центрифугах) и возникновение разности потенциалов между концами капилляра или поверхностями пористой мембраны при проталкивании через них жидкости внешним давлением. Легко видеть, что последние два явления противоположны по отношению к электрофорезу и электроосмосу. Все электрокинетические явления обязаны своим происхождением двойному слою. Мы рассмотрим лишь электрофорез.

Внешнее электрическое поле, действуя на частицу, окруженную двойным электрическим слоем, приводит ее в движение (рис. 50, а). Подвижность частицы зависит от величины дзета-потенциала, коэффициента вязкости жидкости и от напряженности поля. Если размер частицы значительно превышает толщину двойного слоя, то подвижность таких частиц не зависит от их формы и величины. К таким частицам относятся, например, эритроциты, лейкоциты, микроорганизмы. Если же размеры частиц сравнимы с диаметром ионов (например, белковые молекулы), то последний влияет на их электрофоретическую подвижность. Измерение электрофоретической подвижности поз-

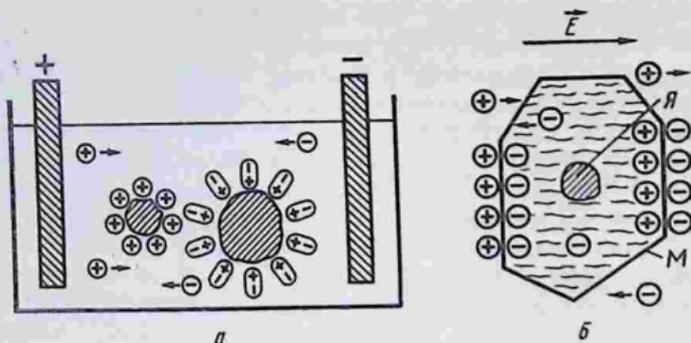


Рис. 50. Перемещение ионов и макроскопических частичек (а) и макроструктурная поляризация на цитоплазматических мембранах (б): М — мембрана; Я — ядро клетки

воляет вычислять дзета-потенциал. Так, было показано, что дзета-потенциал эритроцитов человека равен 16,8 мВ, свиньи — 12,5, кошки — 17,8 мВ и т. д. Интересно отметить, что если для различных видов животных дзета-потенциал различен, то у человека не обнаружено различия в величинах дзета-потенциалов эритроцитов у представителей различных рас.

Электрофорез широко применяют для разделения смесей некоторых веществ, например для разделения белковых фракций сыворотки крови. Пусть имеется смесь двух фракций А и Б. Если частицы этих фракций имеют различную электрофоретическую подвижность, то в электрическом поле одна из фракций, например А, будет обгонять фракцию Б, что и приведет к их разделению. Обычно электрофорез проводят на смоченной исследуемым раствором фильтровальной бумаге. Поскольку подвижность частиц невелика, то электрофорез продолжается длительное время, после чего высушенную бумагу помещают в раствор, который по-разному окрашивает белковые фракции. Полученную электрофореграмму исследуют, например, с помощью спектрофотометра, который позволяет по степени поглощения света вычислить относительное содержание белковых фракций в смеси. Электрофоретическое исследование состава белковых фракций сыворотки крови крупного рогатого скота проводят при диагностике ряда заболеваний.

Проницаемость кожи весьма незначительна, поскольку поры кожи заполнены воздухом, а стенки имеют электрические заряды. Если кожа попадает в электрическое поле, то жидкость из нижележащей ткани под действием поля перемещается наружу (электроосмос), воздух вытесняется из пор, они заполняются жидкостью, и ионы вещества, находящиеся на поверхности кожи, получают возможность перемещаться внутрь. Если прокладки под электродами, наложенными на кожу, смочить рас-

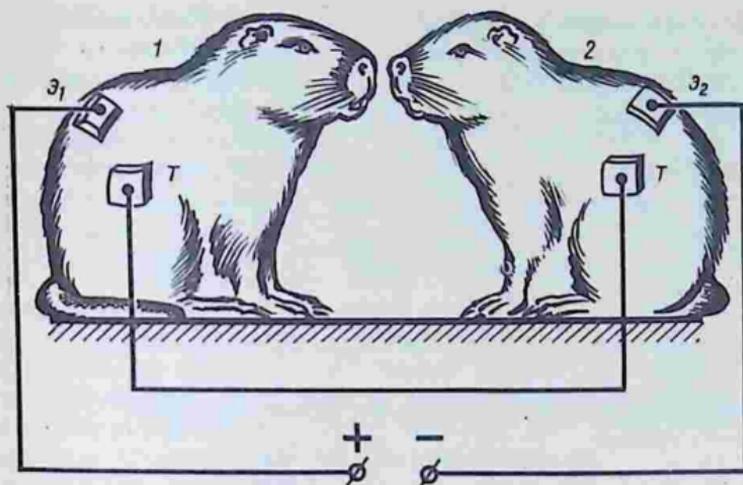


Рис. 51. Схема опыта Ледюка (пояснения в тексте)

твором лекарственных веществ, которые диссоциируют на ионы или содержат коллоидные частицы, заряжающиеся при адсорбции на них ионов из раствора, то при пропускании постоянного тока ионы и частицы будут перемещаться внутрь ткани. Одновременно из ткани в прокладку перемещаются ионы веществ, содержащихся во внеклеточных жидкостях. Возможность введения в организм различных веществ методом электрофореза была доказана опытом Ледюка.

Морским свинкам (рис. 51) удаляли на боках волосяной покров и прикладывали электроды, соединенные с источником тока. Под электродами Э были марлевые тампоны, смоченные физиологическим раствором. Если тампоны под электродами Т смочить раствором цианистого калия, то погибала свинка 1, так как ядовитым был катион CN^+ , который двигался к аноду, т. е. к Э1. Если смочить тампоны под электродами Т раствором сернокислого стрихнина, то ядовитый анион стрихнина направлялся к электроду Э2 и погибала свинка 2.

ПОЛЯРИЗАЦИЯ В РАСТВОРАХ ЭЛЕКТРОЛИТОВ

Электролитическая поляризация. Если в раствор электролита погрузить два электрода из одинакового металла, то каждый из них приобретает электродный потенциал, определяемый по уравнению Нернста (4.18). Это значение потенциала имеет место при электрохимическом равновесии, т. е. при отсутствии тока в цепи между электродами. При подсоединении электродов к внешнему источнику тока потенциал каждого из электродов по отношению к раствору изменяется, что сказывается на дина-

мике перехода ионов из металла в раствор и, следовательно, на структуре приэлектродного двойного слоя: в области катода концентрация положительных ионов в двойном слое увеличится, а в области анода уменьшится и концентрации станут соответственно $[c]_a$ и $[c]_k$. Это приведет к появлению в межэлектродном пространстве электрического поля, напряженность которого будет направлена противоположно напряженности внешнего поля, создаваемого источником тока, т. е. произойдет поляризация вещества между электродами. Потенциалы электродов изменятся и станут равными

$$E_k = E_n + \frac{RT}{zF} \ln [c]_k \quad \text{и} \quad E_a = E_n + \frac{RT}{zF} \ln [c]_a.$$

Между электродами будет разность потенциалов

$$E_n = E_k - E_a = \frac{RT}{zF} \ln \frac{[c]_k}{[c]_a}. \quad (4.20)$$

Величину E_n называют электродвижущей силой (эдс) поляризации. Она направлена против разности потенциалов, создаваемой между электродами внешним источником тока. Величина E_n будет, однако, определяться формулой (4.20) только в начальный момент, так как при прохождении тока в растворе электролита ионы из раствора вступают в электрохимические реакции с материалом электродов, состав которых меняется, что и влечет за собой изменение эдс поляризации. Сила тока, протекающего через раствор электролита, обусловлена разностью между внешним напряжением U и эдс поляризации, и поэтому закон Ома для участка цепи, содержащего электролит, имеет вид

$$I = \frac{U - E_n}{R}. \quad (4.21)$$

Установление эдс поляризации и ее исчезновение характеризуют временем релаксации, которое равно примерно 10^{-4} — 10^{-2} с.

Наличие эдс поляризации приводит к определенным трудностям при измерении сопротивления растворов электролитов, поскольку сила тока в таких цепях, во-первых, меньше той, которую можно было бы ожидать в соответствии с законом Ома для металлов, а во-вторых, она не остается постоянной. Эти трудности отпадают при использовании специальных неполяризующихся электродов, к которым относится, например, часто применяемый при биоэлектрических измерениях хлорсеребряный электрод. Такой электрод представляет собой сосуд А (рис. 52), заполненный раствором хлористого калия, в который погружена серебряная проволока, покрытая тонким слоем AgCl . Электрод соединяют с исследуемым участком цепи посредст-

вом отводной трубки Б, в которой находится раствор хлористого калия, а серебряную проволоку присоединяют к источнику тока или к гальванометру. Если при прохождении тока серебро будет положительным электродом, то на его поверхности из раствора выделяется хлор, который, однако, не приводит к поляризации серебра, так как, соединяясь с ним, образует хлористое серебро, в результате чего лишь увеличивается толщина хлорсеребряного покрытия. Если серебро является отрицательным электродом, то из него выделяются атомы серебра, которые опять-таки не приводят к поляризации электрода. Таким образом, ни при каком направлении тока поляризации электродов не происходит.

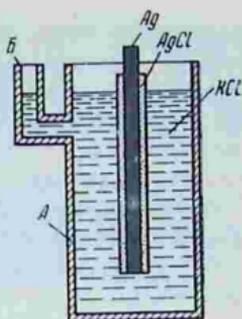


Рис. 52. Устройство неполяризуемого хлорсеребряного электрода (пояснения в тексте)

Помимо электролитической, в биологических объектах имеют место еще некоторые специфические виды поляризации.

Поверхностная поляризация. Этот вид поляризации происходит в растворах электролитов на телах, поверхности которых обладают связанными электрическими зарядами (например, биологические мембраны). К ним притягиваются из раствора ионы, образуя двойной электрический слой. Во внешнем электрическом поле происходит перераспределение ионов в двойном слое, т. е. явление поляризации. Время релаксации этого процесса от 1 мс до 1 с.

Макроструктурная поляризация. Возникает в растворах электролитов на объектах, обладающих значительной электрической неоднородностью (например, на клетках или их оргanelлах). Положительные и отрицательные ионы, перемещаясь под действием внешнего электрического поля в противоположных направлениях, как в цитоплазме, так и во внеклеточной среде, доходят до поверхности мембраны и скапливаются около нее, поскольку мембрана не пропускает многие ионы через себя. В результате клетка и ее органеллы приобретают дипольные моменты. Время релаксации макроструктурной поляризации: 10^{-8} — 10^{-3} с. Этот вид поляризации играет наиболее важную роль в биологических объектах по сравнению с другими видами поляризации, поскольку любая ткань состоит из огромного количества клеток. Поэтому диэлектрическая проницаемость биообъектов, измеренная в постоянном электрическом поле, очень велика.

Клеточная мембрана, разделяющая электрические заряды противоположных знаков, представляет собой конденсатор, емкость которого определяется поляризационными эффектами. Величины поляризационной емкости, измеренные на

постоянном токе, довольно значительны — от 0,1 до 10 мкФ на 1 см² поверхности мембраны. Следует отметить, что большая поляризационная емкость — характерное свойство только живых неповрежденных клеток, и при их отмирании она резко уменьшается. К поляризационной емкости добавляется статическая емкость самой биомембраны, образованной липидными слоями с заряженными головками; она достигает величины порядка 1 мкФ на 1 см². Статическую и поляризационную емкости в биологических объектах можно считать соединенными последовательно.

ПОСТОЯННЫЙ ТОК В БИОЛОГИЧЕСКИХ ОБЪЕКТАХ

Электрический ток представляет собой направленное движение электрически заряженных частиц под действием электрического поля. Такими частицами могут быть электроны или положительные и отрицательные ионы. Электронная проводимость присуща металлам и большинству полупроводников, а ионная — растворам электролитов, расплавам некоторых солей и ионным кристаллам. В реальных телах, как твердых, так и жидких, проводимость, как правило, смешанная, но в большинстве случаев с резким преобладанием электронной или ионной компоненты.

В биологических объектах чисто электронная проводимость отсутствует, так как они в основном представляют собой или диэлектрики, или растворы электролитов; к последним относятся кровь, цитоплазма и различные тканевые жидкости. Так, например, плазма крови содержит 0,32% поваренной соли и небольшое количество других солей, а также 6—7% белков. Можно было бы предположить, что такие системы, содержащие большое количество свободных ионов, будут иметь малое удельное сопротивление. Однако опыты показывают, что удельное сопротивление цитоплазмы постоянному току довольно велико — от 1 до 3 Ом·м, а удельное сопротивление большинства тканей имеет величины от 10 до 100 кОм·м. Это можно объяснить тем, что в состав цитоплазмы входят, помимо электролитов, жиры и белки, а на электрические свойства клеток и тканей оказывают значительное влияние клеточные мембраны. Величины удельных сопротивлений различных тканей довольно сильно отличаются друг от друга. Лучше всего проводят электрический ток спинномозговая жидкость, кровь, лимфа; несколько хуже — мышцы, печень, легочная ткань. Очень большое сопротивление имеют жировая и костная ткани, кожа. Сопротивление ткани зависит от внешних причин. Например, удельное сопротивление влажной кожи значительно меньше, чем сухой; различные повреждения (ссадины, ожоги) понижают сопротивление кожи.

Измерение электросопротивления тканей и органов животных представляет значительную трудность по следующим причинам. Во-первых, простая формула для вычисления сопротивления ($R = \rho l/S$) применима только для проводников, имеющих вид прямоугольных пластин, проволок и т. п. с расположением электродов на их торцах. При этом линии тока параллельны образующим проводника (рис. 53, а). Если это условие не выполнено (рис. 53, б, в, г), то применять указанную формулу нельзя.

Поскольку биологические объекты имеют самую различную конфигурацию, то при вычислении их удельного сопротивления необходимо прибегать к сложным расчетам.

Кроме того, органы и ткани неоднородны по своему составу. Так, при наложении электродов на участок тела животного линии тока проходят через кожу, жировую и мышечную ткани, через кровеносные сосуды, причем ток идет преимущественно по тем участкам, сопротивление которых наименьшее (вдоль потоков тканевой жидкости, по кровеносным сосудам, нервным волокнам и т. п.), и судить по таким измерениям о сопротивлении ткани в целом крайне трудно, а порой невозможно.

Проведение электрических измерений с живыми объектами связано с рядом дополнительных специфических трудностей, суть которых в том, что физические параметры живых существ не остаются постоянными с течением времени. Они изменяются как в связи с физиологическими процессами, протекающими в организме животных, так и под воздействием протекающего через них тока. При проведении опытов необходимо следить за физиологическим состоянием животного, за тем, чтобы проходящий через него ток не оказывал на него не только повреждающего действия, но и сильного раздражения, которое приводит к изменению электрических параметров организма. При измерениях, проводимых на изолированных от организма тканях, необходимо учитывать ионный характер электропроводности тканей и поддерживать в них постоянную влажность. Для этого на время измерений ткани помещают в специальные влажные камеры. Однако образующийся при этом поверхностный слой влаги может шунтировать объемное сопротивление тканей и исказить результаты измерений. Следует помнить, что каждое предыдущее измерение, раздражая объект, может оказывать влияние на результат последующего измерения, и поэтому при повторных измерениях получаются не всегда совпадающие экс-

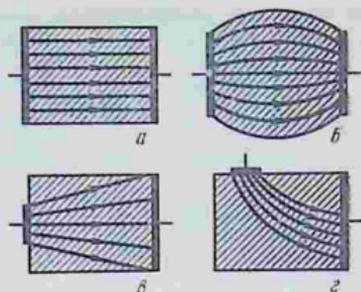


Рис. 53. Распределение линий тока при различных положениях электродов (а, б, в, г)

13. Удельные сопротивления некоторых тканей постоянному току при 20 °С

Вещество		ρ, Ом·м	Вещество		ρ, Ом·м
Спинномозговая жид-		0,55	Жировая ткань		33
кость			Кожа сухая		10 ⁵
Сыворотка крови		0,71	Кость без надкостницы		10 ⁷
Кровь		1,7	Вода химически чистая		10 ⁸
Мышцы		2,0	Серебро		1,6 · 10 ⁻⁸
Печень		3,3	Янтарь		10 ¹⁸
Мозг		14			

периментальные данные. Не менее сложны измерения электрических параметров отдельных клеток. Введение микроэлектродов в клетку не может не оказывать на нее определенного влияния, вследствие чего происходит изменение ее проводимости. Прохождение постоянного тока приводит к диссоциации цитоплазмы, а это ведет к гибели клетки, если диссоциация достаточно велика. Поэтому при измерении электросопротивления клетки, как и вообще живых объектов, необходимо использовать как можно меньшие токи, а это снижает точность измерений.

Если, однако, учесть все вышеуказанные факторы и, соблюдая предосторожности, измерить ток в какой-либо ткани, то окажется, что при постоянном напряжении на электродах сила тока меняется со временем. После присоединения электродов к источнику напряжения сила тока быстро уменьшается в сотни и даже в тысячи раз, и лишь после этого устанавливается какое-то постоянное значение тока. Резкое уменьшение силы тока в биологических объектах, а следовательно, резкое возрастание их электросопротивления через некоторое время после замыкания электрической цепи объясняется поляризационными эффектами, которые были рассмотрены в предыдущем разделе. Приблизительные величины удельных сопротивлений, полученные при измерениях тканей *in vitro* (выделенных из живого организма), приведены в таблице 13.

Для сравнения в этой же таблице даны значения удельных сопротивлений серебра и янтаря — как крайних представителей проводников и диэлектриков. Что же касается удельных сопротивлений этих же органов *in vivo* (в живом организме), то они настолько зависят от метода измерения, что приводить какие-либо значения не имеет смысла.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ДЕЙСТВИЕ ПОСТОЯННОГО ТОКА

Физиологическое действие постоянного тока в значительной степени связано с процессами, происходящими в электролитах, заполняющих клетки и ткани. Если приложить к поверхности

тела два электрода, то даже при слабых токах ощущается жжение, а при увеличении тока на коже появляется ожог. Объясняется это тем, что ионы натрия и хлора, в большом количестве содержащиеся в цитоплазме и в межклеточных жидкостях, в результате вторичных реакций на электродах образуют такие вещества, как HCl и NaOH , действие которых на ткани и приводит к ожогу. Для предупреждения этого явления при лечении электрическим током и при биоэлектрических измерениях используют неполяризующиеся электроды, а также помещают между металлическими электродами и кожей марлевую прокладку, смоченную физиологическим раствором.

В медицинской и ветеринарной практике обычно применяют свинцовые электроды. Пластичные свинцовые пластинки легко принимают форму того органа, к которому их прикладывают. Это существенно, так как если электрод касается тела только в нескольких точках, то плотность тока в этих точках возрастает, что может привести к ожогу. Кроме того, тяжелые ионы свинца обладают малой подвижностью и не проникают в организм при прохождении слабого тока.

Однако и при использовании неполяризующихся электродов увеличение силы тока приводит сначала к слабому, а затем к более сильному раздражению клеток и тканей. Это ведет к болевым ощущениям, шоку и при определенной величине тока — к гибели животного. Причина раздражения клеток сводится к поляризационным эффектам, так как при прохождении тока на противоположных концах клетки накапливаются разноименно заряженные ионы. Возбуждение клетки происходит тогда, когда концентрация ионов на противоположных поверхностях мембраны достигает определенного предельного значения и происходит «пробой» диэлектрической мембраны. Очевидно, этот процесс будет тем более интенсивным, чем больше плотность тока в ткани. При слабых токах «пробой» мембраны вообще не будет, так как накапливающиеся на ее поверхностях в небольших количествах ионы будут разбрасываться в стороны тепловым движением. Таким образом, раздражение ткани электрическим током имеет определенный порог, ниже которого действие тока живым организмом не ощущается. Поскольку для достижения порогового значения необходимо накопление на мембране определенного электрического заряда, величина порогового тока должна быть тем больше, чем меньше время дей-

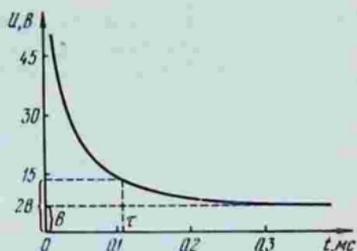


Рис. 54. Зависимость между величиной порогового напряжения и временем действия тока для курицы:

τ — хроаксия; В — реобазис

ствия тока. При малом времени действия тока, т. е. при прохождении через ткань кратковременного импульса, обладающие определенной инерцией ионы практически не успевают прийти в движение, скопление их у мембраны незначительно и раздражение ткани невелико. Зависимость величины порогового тока и напряжения от времени их действия выражается формулами Вейсса

$$I_{п} = \frac{a}{t} + b \quad \text{и} \quad U_{п} = \frac{A}{t} + B, \quad (4.22)$$

где A , B , a , b — эмпирические константы. График одной из таких зависимостей приведен на рисунке 54. Константу B (или b), определяющую минимальную силу порогового тока (или минимальное пороговое напряжение), необходимую для раздражения при длительном воздействии тока, называют *реобазой* (греч. *реос* — течение). Время t , необходимое для раздражения при силе тока, равной двум реобазам, называют *хронаксией* (греч. *хронос* — время, *аксиа* — мера). Величина хронаксии является показателем скорости возникновения возбуждения и говорит об уровне возбудимости ткани. Для скелетных мышц и нервов млекопитающих хронаксия равна примерно десяти-тысячным долям секунды, для гладких мышц — десятым долям секунды. Внешние воздействия могут приводить к изменению хронаксии, что может служить показателем определенных физиологических процессов. Например, действие шумов свыше 70 дБА на кур-несушек ведет к изменению хронаксии и одновременно снижению яйценоскости.

Слабые токи обладают терапевтическим действием. Метод лечения слабым постоянным током называют гальванизацией. Этот метод начали применять еще в начале XIX в., когда постоянный ток называли гальваническим. В зависимости от места приложения электродов раздражение передается от кожи по нервам на тот или иной внутренний орган, в котором происходят изменения его обменных и функциональных свойств. В качестве ответной реакции на раздражение рефлекторно расширяются капилляры, изменяется проницаемость клеточных мембран; электролиз в клетках и тканях приводит к возникновению новых веществ с иной физиологической активностью и т. п. Что касается теплового эффекта, то при гальванизации он ничтожно мал, так как при терапевтических процедурах применяют токи, плотность которых не превышает $0,5 \text{ мА/см}^2$.

ПЕРЕМЕННЫЙ ТОК В БИОЛОГИЧЕСКИХ ОБЪЕКТАХ

Как известно, при прохождении переменного тока в цепи, состоящей из активного, емкостного и индуктивного сопротивлений, сила тока в цепи I и напряжение U связаны обобщен-

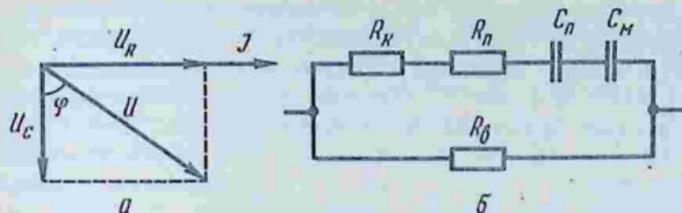


Рис. 55. Переменный ток в цепях, содержащих реактивные сопротивления: *а* — сдвиг фаз между током и напряжением в цепи переменного тока, содержащей активное сопротивление и конденсатор; *б* — эквивалентная электрическая схема биологического объекта, содержащая активные сопротивления и емкости (пояснения в тексте)

ным законом Ома: $I = U/z$, где z — полное сопротивление, т. е. величина, учитывающая все виды сопротивлений цепи переменному току. В биообъектах индуктивность практически отсутствует, и величина полного сопротивления определяется только активным сопротивлением и емкостью, которые образуют более или менее сложные, так называемые эквивалентные цепи. В случае если активное сопротивление R и емкость C соединены последовательно, то величину полного сопротивления вычисляют по формуле:

$$z = \sqrt{R^2 + \frac{1}{\omega^2 C^2}}, \quad (4.23)$$

где $\omega = 2\pi\nu$ — циклическая частота переменного тока, а $R_C = 1/\omega C$ — емкостное сопротивление.

В цепях переменного тока, в которых существуют реактивные, т. е. емкостные и индуктивные сопротивления, сила тока и напряжение сдвинуты по фазе на некоторый угол φ . При последовательном соединении активного и емкостного сопротивлений (рис. 55, *а*) токи I_R и I_C , проходящие через оба сопротивления, равны и тангенс угла сдвига фаз, равный отношению падений напряжений на реактивном и на активном сопротивлениях

$$\operatorname{tg} \varphi = \frac{U_C}{U_R} = \frac{I_C R_C}{I_R R} = \frac{R_C}{R} = \frac{\frac{1}{\omega C}}{R} = \frac{1}{\omega R C}. \quad (4.24)$$

Как было показано, емкость биологических объектов определяется статической емкостью клеточных мембран C_M и поляризационной емкостью C_n , которые можно считать соединенными последовательно. При последовательном соединении результирующая емкость может быть найдена по формуле

$$\frac{1}{C} = \frac{1}{C_M} + \frac{1}{C_n}, \quad \text{или} \quad C = \frac{C_M C_n}{C_M + C_n}. \quad (4.25)$$

Поляризационная емкость зависит от времени, в течение которого действует электрическое поле. При значительном времени, а следовательно, при малой частоте переменного поля ве-

величина поляризационной емкости может быть значительной и даже превышать статическую емкость. При высоких частотах переменного поля величина поляризационной емкости снижается и при частоте более 10 кГц она становится на несколько порядков меньше величины статической емкости, т. е. $C_n \ll C_m$. Из (4.25) видно, что при этом $C \approx C_n$, т. е. результирующая емкость биообъекта почти полностью определяется меньшей по величине поляризационной емкостью.

Эквивалентная электрическая схема биологического объекта показана на рисунке 55, б. На этой схеме R_n — активное сопротивление, обусловленное поляризационными явлениями на клеточных мембранах. Величина поляризационного сопротивления, так же как и поляризационная емкость, зависит от величины результирующих ионных потоков через мембрану, и следовательно, от частоты переменного тока и от проницаемости клеточных мембран. Последовательно с поляризационной емкостью и сопротивлением включено активное сопротивление клеточной цитоплазмы R_k . Помимо клетки, ток проходит и по внеклеточной жидкости, и поэтому все внутриклеточные сопротивления шунтируются сопротивлением внеклеточной среды R_v . Кроме R_n и C_n , все остальные элементы эквивалентной схемы от частоты не зависят.

Рассмотрим, как будет меняться полное сопротивление биообъекта при изменении частоты переменного тока. При низких частотах поляризационные эффекты почти так же велики, как при постоянном токе; соответственно велики R_n и C_n . При больших межклеточных промежутках их сопротивление мало и практически весь ток пойдет по шунтирующему сопротивлению R_v . Если же сечение межклеточных промежутков невелико, то сопротивление R_v возрастает и измеряемое полное сопротивление будет в основном определяться величиной R_n . Поскольку R_n зависит от проницаемости мембран, то величина сопротивления объекта, измеренная на низких частотах, в ряде случаев может служить мерой проницаемости клеточных мембран. При возрастании частоты переменного тока поляризационные эффекты уменьшаются, соответственно уменьшаются величины R_n и C_n . При частотах порядка нескольких МГц поляризация мембран почти исчезает и величинами R_n и C_n при расчете полного сопротивления можно пренебречь. Таким образом, полное сопротивление, измеренное на высоких частотах, будет равно

$$z = \frac{R_k R_v}{R_k + R_v},$$

так как оно будет определяться параллельно соединенными сопротивлениями электролитов внутри и вне клетки. Отсюда следует, что высокочастотное сопротивление биообъектов может служить мерой концентрации в них свободных ионов.

При дальнейшем возрастании частоты (до 1 ГГц и выше) уменьшается поляризация, связанная с ориентацией дипольных молекул воды, что ведет к падению величины диэлектрической проницаемости, которая при измерениях на сверхвысоких частотах значительно меньше, чем на низких частотах, поскольку на высоких частотах она определяется только электронной и ионной поляризациями.

Таким образом, электросопротивление (или электропроводность) тесно связано как со свойствами клеточных мембран, так и со свойствами клеточных и межклеточных жидкостей. Как было показано выше, измерение удельного сопротивления у живых объектов представляет большие трудности, однако для диагностических целей это и не требуется. Получать сведения о явлениях, происходящих в тканях, можно, наблюдая за относительным изменением их электросопротивления между электродами любой формы, что широко применяют в медицине и ветеринарии, например, для диагностики воспалительных процессов. В начальной стадии воспаления структура клеток заметно не меняется и, следовательно, не меняется их электроемкость, однако происходит набухание клеток и тканей, уменьшается сечение межклеточных промежутков, что ведет к возрастанию активного сопротивления. Как говорилось ранее, при измерениях на низких частотах основное сопротивление ткани определяется именно сопротивлением межклеточных промежутков. Поэтому, измеряя сопротивление на низких частотах, по значительному возрастанию сопротивления можно судить о начале воспалительного процесса. При дальнейшем развитии воспаления химический состав и структура клеток изменяются, увеличивается проницаемость мембран для ионов, что ведет к уменьшению электроемкости и сопротивления клеток и в конечном счете к уменьшению их полного сопротивления. Таким образом, сильное уменьшение электросопротивления ткани на низких частотах может свидетельствовать о развитом воспалительном процессе.

Весьма важные сведения о состоянии биологических объектов дают дисперсионные кривые, т. е. графики зависимости полного сопротивления ткани от частоты переменного тока. Такая зависимость присуща только живым тканям; при пропускании переменного тока через обычные растворы электролитов дисперсия электросопротивления не наблюдается. Причина дисперсии заключается в том, что на величину электросопротивления при постоянном токе или при низких частотах значительное влияние оказывает макроструктурная поляризация. Поскольку при увеличении частоты переменного тока уменьшаются пограничные поляризационные эффекты, это ведет к уменьшению полного сопротивления ткани, и дисперсионная кривая обладает значительной крутизной (рис. 56, кривая 1). При повреждении ткани

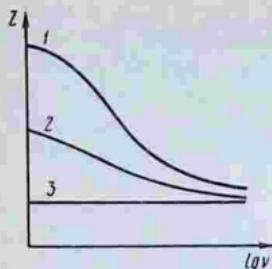


Рис. 56. Зависимость полного сопротивления растительной ткани от частоты переменного тока (кривая дисперсии):

1 — для здоровой ткани; 2 — для ткани после кратковременного нагревания в горячей воде; 3 — для той же ткани после ее кипячения (т. е. для неживой ткани)

возрастает проницаемость клеточных мембран, что приводит к уменьшению R_n и C_n и, следовательно, к уменьшению полного сопротивления на низких частотах. Поэтому кривая 2 на рисунке 56 обладает меньшей крутизной. При отмирании ткани поляризация на границах раздела практически исчезает и зависимость электросопротивления от частоты отсутствует, так как остается лишь активное сопротивление (рис. 56, кривая 3). Таким образом, по крутизне дисперсионной кривой можно судить о жизнеспособности той или иной ткани, что имеет большое значение, когда эта ткань предназначена для трансплантации.

Частотные зависимости электросопротивления сходны для многих тканей, однако величины полного сопротивления разных тканей различны. Так, например, костная ткань, содержащая большое количество кристаллов фосфата кальция, обладает большим удельным сопротивлением, чем мягкие ткани. Зона дисперсии электросопротивления обычно находится в пределах от 0,1 кГц до 100 МГц, однако у некоторых тканей минимальное сопротивление достигается еще на больших частотах (например, у нервной ткани около 1 ГГц). Крутизну кривой дисперсии принято характеризовать отношением величин полных сопротивлений ткани, измеренных на низких и высоких частотах в одинаковых условиях. Наиболее удобны частоты 10^4 Гц, так как при этой частоте обычно наблюдается перелом кривой дисперсии, и 10^6 Гц, так как для большинства тканей при этом достигается минимальное сопротивление. Как показывает опыт, это отношение, называемое коэффициентом поляризации K , для данной ткани в норме есть величина практически постоянная

$$K = \frac{z_{10^4}}{z_{10^6}}. \quad (4.26)$$

Величина K зависит от интенсивности обмена веществ в ткани, а также для тканей одинаковых органов от степени эволюционного развития животного. Например, для печени лягушки $K=2-3$, а для печени млекопитающих $K=9-10$. После отмирания ткани величина K приближается к единице.

Имеет также диагностическое значение измерение угла сдвига фаз между током и напряжением. Этот угол для биообъек-

тов довольно большой, что указывает на значительную долю емкостного сопротивления. Так, измерения $\operatorname{tg} \varphi$ для различных объектов показали, что на частоте 1 МГц у нерва лягушки $\varphi=64^\circ$, у мышцы кролика $\varphi=65^\circ$, у кожи человека $\varphi=55^\circ$ и т. п. Для других частот сдвиг фаз будет иным, хотя он и не столь сильно зависит от частоты, как величина полного сопротивления. При патологии величина φ изменяется, что также может служить для целей диагностики.

Полное сопротивление тканей живого организма в значительной степени зависит от состояния кровообращения, от степени наполнения кровеносных сосудов, проходящих в этих тканях. Кровь имеет меньшее удельное сопротивление, чем стенки сосудов или клетки, и поэтому при наполнении ткани кровью во время систолы полное сопротивление ткани уменьшается, а при диастоле увеличивается. Исследование периферического кровообращения путем измерения электросопротивления тканей называют реографией. Для реографии применяют переменный ток с частотой 20—30 кГц и измеряют полное сопротивление определенного участка тканей в течение цикла сердечной деятельности. Методом реографии исследуют сосуды головного мозга (реоэнцефалография), легких (реопульмонография), глаз (реофтальмография), конечностей (реовазография). Электроды при этом накладывают на соответствующий орган, смазав предварительно специальной пастой для улучшения контакта с кожей. Относительное изменение объема ткани при кровенаполнении $\Delta V/V$ равно относительному изменению величины полного сопротивления $\Delta z/z$:

$$\frac{\Delta V}{V} = - \frac{\Delta z}{z} \quad (4.27)$$

Знак минус означает, что при увеличении кровенаполнения во время систолы сопротивление ткани уменьшается.

Приборы для получения реограмм позволяют вычерчивать пульсовую волну сопротивления, причем каждый орган в отдельности в норме дает вполне определенное значение изменения сопротивления. Так, амплитудные значения Δz для человека: плечо — 0,05 Ом, кисть руки — 0,1, бедро — 0,035 Ом и т. п. Исследование реограмм применяют в диагностике заболеваний периферических кровеносных сосудов, сопровождающихся изменением их эластичности, сужением артерий и прочим, а также при исследовании механизма экстремальных воздействий на организм животного, действия лекарственных веществ и т. п.

МЕТОДЫ ЭЛЕКТРОВВОЗДЕЙСТВИЯ В ВЕТЕРИНАРИИ И ЖИВОТНОВОДСТВЕ

Электрические методы с каждым годом все шире применяют в медицине и ветеринарии для лечения и диагностики, и поэтому крайне важно знать, в каких пределах электрический ток

можно считать безопасным. Поражение животных током в основном связано с двумя причинами: воздействием тока на нервные центры, следствием чего являются остановка дыхания и смерть от асфиксии, и фибрилляцией желудочков сердца; кроме того, у людей поражение током часто связано с серьезными нарушениями мозгового кровообращения.

Ритмичная деятельность сердца управляется синусовым узлом, находящимся в зоне предсердий. Потенциал действия, возникающий в этом узле, вызывает сокращение сначала в области предсердий, а затем (у человека примерно через 0,1 с) в области желудочков. Эта задержка дает возможность предсердиям вытолкнуть кровь в желудочки до начала их сокращения. Импульс потенциала действия возвращается обратно по стенкам желудочков. Прежде чем следующий импульс из синусового узла вновь приводит в сокращение желудочки, проходит примерно 0,8 с. Таким образом, сердце работает в режиме самовозбуждения. Если ток от внешнего источника проходит через сердце, то он может привести в возбуждение мышечные волокна и потенциал действия будет распространяться по сердцу по всем направлениям, что вызовет нескоординированные сокращения желудочков. Это явление носит название желудочковой фибрилляции. Она может возникнуть и под действием других причин (отравление, внезапное охлаждение при прыжке в холодную воду, в ходе хирургической операции и т. п.). Однажды возникнув, фибрилляция самопроизвольно не прекращается, даже если вызвавшие ее причины устранены. В течение 1—2 мин сердечные мышцы, не получающие коронарной крови, слабеют, нормальные сокращения мышц прекращаются, что ведет к летальному исходу. Однако фибрилляцию можно прекратить, если к беспорядочно сокращающимся мышцам направить внешний электрический импульс, кратковременный, но значительной силы тока. Под действием этого импульса мышцы сердца сокращаются одновременно, а после прекращения импульса происходит одновременное расслабление мышц. При этом синусовый узел снова подчиняет себе все волокна сердечной мышцы, и ритмичная деятельность сердца возобновляется. Ток для фибрилляции должен быть не менее 1 А; при токе меньшей силы не все волокна начнут сокращаться ритмично. Именно поэтому поражение током с напряжением 220 В чаще всего приводит к смертельному исходу, так как через сердечную мышцу проходит ток 0,1—0,2 А, который и вызывает фибрилляцию. В отличие от этого, ток большего напряжения вызывает сильные ожоги, но не обязательно вызывает фибрилляцию и моментальную смерть, так как сильный ток производит судорожное сжатие сердечной мышцы, а после кратковременного прохождения тока ее деятельность может восстановиться. В настоящее время электрические дефибрилляторы успешно применяют в клиниче-

ской практике для восстановления сердечной деятельности, а также для дефибрилляции матки при патологических родах. Электроды прикладывают к груди и к спине, причем для создания тока в 1 А через сердце приходится пропускать через тело ток примерно 10 А при напряжении в несколько киловольт. Для предупреждения ожогов дефибрилляция должна проводиться лишь непродолжительное время.

Ритмические сокращения сердца и возникающие при этом потенциалы действия тесно связаны и взаимообусловлены. За последние годы достигнуты значительные успехи в разработке кардиостимуляторов — миниатюрных радиоэлектронных устройств, которые, будучи вживлены в грудную клетку человека или животного, имеющих нарушения сердечной деятельности, навязывают вынужденные электрические колебания в сердечной мышце и обеспечивают тем самым правильный режим ее ритмических сокращений.

Токи, недостаточные для создания фибрилляции, могут парализовать нервные центры, контролирующие органы дыхания, что приводит к асфиксии. Безусловно опасными, с возможным смертельным исходом считают токи, превышающие 100 мА (для человека). Для животных данных об электробезопасности значительно меньше, тем не менее известно, что вызывают фибрилляцию и летальный исход следующие токи: у телят — 200—300 мА, у овец — 150—200, у свиней 170—200, у крупного рогатого скота — 220 мА при температуре окружающей среды более 30 °С и 350 мА при 10 °С.

Сила тока, протекающего через тело животного, зависит от приложенного напряжения и, естественно, от электросопротивления. Сопротивление тела определяется многими причинами: местоположением электродов (ток идет от головы к ногам, от одной ноги к другой и т. п.), состоянием кожи (чистая, грязная, влажная) и нервной системы.

Общей закономерности, какие напряжения следует считать опасными, а какие нет, не существует. Отмечали случаи смертельного поражения людей при напряжении 12 В и случаи выживания людей и животных при поражении током высокого напряжения (например, при казни на электрическом стуле). Часто наблюдают случаи массового поражения животных в производственных комплексах токама, попадающими от плохо изолированных электромоторов на трубы автопоилок. Так, в одном из совхозов из-за замыкания на корпус одной из фаз в магнитном пускателе напряжение попало на автопоилки, что привело к гибели 93 коров. Даже если блуждающие по комплексу напряжения не создают опасности для жизни животных, они тем не менее приводят ко многим отрицательным последствиям. Имеются данные, свидетельствующие о существенном снижении удоев при воздействии на коров тока с напряжением всего 3—

4 В. Незначительные напряжения могут полностью задержать рефлекс выделения молока. Раздражающее действие тока, величина которого не выходит за безопасные пределы, успешно применяют в электронизгородах при выпасе крупного рогатого скота, лошадей, свиней и овец, а также для защиты сельскохозяйственных, лесных и садовых участков от коз, зайцев, гусей и кур. Основные элементы электронизгорода: устройство для генерирования электрических импульсов с напряжением 5—12 кВ, заземлитель и собственно изгородь, состоящая из стальной оцинкованной проволоки и опорных стоек с изоляторами для крепления проволоки. Токонесущую проволоку изолируют от опорных стоек во избежание утечек тока.

Согласно закону Вейсса (4.22), чем короче продолжительность протекания тока, тем выше должно быть максимальное значение силы тока для получения раздражения равной интенсивности. Наиболее существенные изменения возникают при продолжительности протекания тока менее 10 мс. Генераторы изгороди создают импульсы продолжительностью менее 5 мс с промежутком между ними около 1 с с таким напряжением, чтобы амплитуда тока, действующего на животное, была порядка 100 мА. За 10—15 ударов током у животного появляется боязнь к проволоке, переходящая в условный рефлекс.

Весьма перспективно обезболивающее действие переменного синусоидального или импульсного тока различной формой импульсов (электронаркоз). Применяют игольчатые электрода, подводят напряжение от специального аппарата (УЭИ-1 и др.). Эффект у крупного рогатого скота 80—100 мА, а дл. около 5 кГц и силе ток.

Под электронаркозом понимают различные оперативные мероприятия, как которые требуют значительных животных. Преимуществом — быстрота обезболивания, отсутствие то.

На мясопромышленных заводах проводят его электроодевание животного, лишь прикладывают контактные электроды к костям и два в та. оглушения применяют при силе тока от 0,8 до около 5 мин после вык.

БИОЛОГИЧЕСКОЕ ДЕЙСТВИЕ ЭЛЕКТРОМАГНИТНОГО ПОЛЯ

ЖИВОЙ ОРГАНИЗМ В СТАТИЧЕСКИХ ЭЛЕКТРИЧЕСКОМ И МАГНИТНОМ ПОЛЯХ

СТАТИЧЕСКОЕ ЭЛЕКТРИЧЕСКОЕ ПОЛЕ (СЭП)

Все живые существа на Земле находятся под действием слабого СЭП, создаваемого избыточным отрицательным зарядом нашей планеты. Земной шар как проводник и высотные проводящие слои атмосферы образуют сферический конденсатор, линии напряженности которого направлены от ионосферы к поверхности Земли. На электрическое поле Земли влияют атмосферные условия и распределение проводящих масс в ее объеме. В среднем величина напряженности поля у поверхности Земли равна примерно 150 В/м, но при грозах эта величина может быть в сотни раз выше. Таким образом, эволюция живых существ происходила под действием сравнительно слабых геоэлектрических полей. Во второй половине XX в. в связи с введенным в эксплуатацию высоковольтных линий электропередачи (под линией в 750 кВ напряженность СЭП достигает 5—20 кВ/м) и с использованием СЭП в промышленности люди и животные все больше подвергаются воздействию электростатических полей высокой напряженности; и неудивительно, что изучению влияния этих полей на живой организм посвящено в последние годы много исследований.

Опыты по экранированию растений от действия геоэлектрического поля показали, что оно, хотя и незначительно, ускоряет рост растений. Обнаружено влияние на рост и развитие растений предпосевной обработки семян в электростатическом поле с напряженностью порядка 10^5 В/м.

Начало применению статического электричества с лечебной целью (метод франклинизации, или статический душ) относится к XVIII в. Сущность метода в том, что человека или животное помещают на изолирующей подставке между электродами, соединенными с источником постоянного напряжения порядка 50 кВ. Франклинизация находит применение для лечения некоторых нервных и других заболеваний. Однако, несмотря на почти трехвековое применение статического электричества в медицине, до сих пор имеется много неясного в механизме его биологического действия и в том, какие именно биологические эффекты оно вызывает.

Физическая сторона действия СЭП на живой организм своя, очевидно, к взаимодействию с электрическим полем, к поляризации как отдельных молекул, так и тканей, дуцированию на поверхности тела электрических зарядов,

4 В. Незначительные напряжения могут полностью задержать рефлекс выделения молока. Раздражающее действие тока, величина которого не выходит за безопасные пределы, успешно применяют в электронизгородах при выпасе крупного рогатого скота, лошадей, свиней и овец, а также для защиты сельскохозяйственных, лесных и садовых участков от коз, зайцев, гусей и кур. Основные элементы электронизгорода: устройство для генерирования электрических импульсов с напряжением 5—12 кВ, заземлитель и собственно изгородь, состоящая из стальной оцинкованной проволоки и опорных стоек с изоляторами для крепления проволоки. Токонесущую проволоку изолируют от опорных стоек во избежание утечек тока.

Согласно закону Вейсса (4.22), чем короче продолжительность протекания тока, тем выше должно быть максимальное значение силы тока для получения раздражения равной интенсивности. Наиболее существенные изменения возникают при продолжительности протекания тока менее 10 мс. Генераторы изгороди создают импульсы продолжительностью менее 5 мс с промежутком между ними около 1 с с таким напряжением, чтобы амплитуда тока, действующего на животное, была порядка 100 мА. За 10—15 ударов током у животного появляется боязнь к проволоке, переходящая в условный рефлекс.

Весьма перспективно обезболивающее действие переменного синусоидального или импульсного тока различной формой импульсов (электронаркоз). Применяют игольчатые электрода, подводят напряжение от специального аппарата (УЭИ-1 и др.). Эффект у крупного рогатого скота 80—100 мА, а дл. около 5 кГц и силе ток.

Под электронаркозом понимают различные оперативные мероприятия, как которые требуют значительных животных. Преимуществом — быстрота обезболивания, отсутствие то.

На мясопромышленных заводах проводят его электроодевание животного, лишь прикладывают контактные электроды к роговым костям и два в та. оглушения применяют при силе тока от 0,8 до 1,0 А дл. около 5 мин после вык.

БИОЛОГИЧЕСКОЕ ДЕЙСТВИЕ ЭЛЕКТРОМАГНИТНОГО ПОЛЯ

ЖИВОЙ ОРГАНИЗМ В СТАТИЧЕСКИХ ЭЛЕКТРИЧЕСКОМ И МАГНИТНОМ ПОЛЯХ

СТАТИЧЕСКОЕ ЭЛЕКТРИЧЕСКОЕ ПОЛЕ (СЭП)

Все живые существа на Земле находятся под действием слабого СЭП, создаваемого избыточным отрицательным зарядом нашей планеты. Земной шар как проводник и высотные проводящие слои атмосферы образуют сферический конденсатор, линии напряженности которого направлены от ионосферы к поверхности Земли. На электрическое поле Земли влияют атмосферные условия и распределение проводящих масс в ее объеме. В среднем величина напряженности поля у поверхности Земли равна примерно 150 В/м, но при грозах эта величина может быть в сотни раз выше. Таким образом, эволюция живых существ происходила под действием сравнительно слабых геоэлектрических полей. Во второй половине XX в. в связи с введением в эксплуатацию высоковольтных линий электропередачи (под линией в 750 кВ напряженность СЭП достигает 5—20 кВ/м) и с использованием СЭП в промышленности люди и животные все больше подвергаются воздействию электростатических полей высокой напряженности; и неудивительно, что изучению влияния этих полей на живой организм посвящено в последние годы много исследований.

Опыты по экранированию растений от действия геоэлектрического поля показали, что оно, хотя и незначительно, ускоряет рост растений. Обнаружено влияние на рост и развитие растений предпосевной обработки семян в электростатическом поле с напряженностью порядка 10^5 В/м.

Начало применению статического электричества с лечебной целью (метод франклинизации, или статический душ) относится к XVIII в. Сущность метода в том, что человека или животное помещают на изолирующей подставке между электродами, соединенными с источником постоянного напряжения порядка 50 кВ. Франклинизация находит применение для лечения некоторых нервных и других заболеваний. Однако, несмотря на почти трехвековое применение статического электричества в медицине, до сих пор имеется много неясного в механизме его биологического действия и в том, какие именно биологические эффекты оно вызывает.

Физическая сторона действия СЭП на живой организм сводится, очевидно, к взаимодействию с электрическим полем молекул, к поляризации как отдельных молекул, так и тканей, дуцированию на поверхности тела электрических зарядов,

а в проводящих тканях микротоков. Поля высокой напряженности (~ 10 кВ/м и выше) могут приводить к разделению цепей в молекулах ДНК, что вызывает разделение хромосом. Возможны и другие механизмы действия поля, однако их изучение осложняется тем, что электрическое поле создает вокруг находящегося в нем тела поток аэроионов, которые, раздражая нервные окончания в кожных покровах, являются сильным биологическим стимулятором, маскирующим непосредственное действие СЭП. Действие поля зависит от расположения электродов (т. е. от конфигурации поля вокруг животного), от того, заземлено животное или нет, и от ряда других причин.

ПОСТОЯННОЕ МАГНИТНОЕ ПОЛЕ (ПМП)

Так же, как и СЭП, постоянное или почти постоянное магнитное поле является одним из глобальных физических факторов, под действием которых находятся все земные биологические объекты. Происхождение магнитного поля Земли (ГМП) во многом неясно, но характеристики его хорошо известны. Средняя величина магнитной индукции ГМП равна $0,7 \cdot 10^{-4}$ Тл, однако в некоторых районах существуют магнитные аномалии. Например, в районе Курской магнитной аномалии величина магнитной индукции в связи с залежами магнитных руд достигает $2 \cdot 10^{-4}$ Тл. Магнитное поле, обусловленное процессами, происходящими в недрах Земли, почти постоянно и испытывает лишь медленные вековые колебания. Однако существуют другие причины, порождающие ГМП, к которым относятся электрические токи в ионосфере. Особенно сильные изменения ГМП, называемые магнитными бурями, связаны с солнечной активностью, меняющейся циклически. Наиболее известен 11-летний цикл, максимум которого связан с выбросом Солнцем заряженных частиц во время мощных хромосферных вспышек. Наблюдают также 27-дневную повторяемость магнитных бурь, связанную с 27-дневным периодом вращения Солнца вокруг своей оси, а также ряд других циклов ГМП.

Как и гравитационное поле, геомагнитное поле — всепроникающий физический фактор, и можно предположить, что оно должно оказывать влияние на биосферу. На существование такого влияния впервые обратил внимание советский ученый А. Л. Чижевский в 20-х годах. Он заметил, что многие биологические процессы имеют повторяемость, совпадающую с циклами солнечной активности. Дальнейшие многолетние исследования подтвердили существование синхронности между циклами солнечной активности и численностью популяций животных и насекомых, повторяемостью эпидемий и эпизоотий, массовыми миграциями животных вне сезонов, изменениями клеточного состава крови животных и человека, рождаемостью, смертностью

и даже травматизмом на производстве и числом автомобильных катастроф. Интересно, что многие совершенно различные процессы в местах, удаленных друг от друга на тысячи километров, происходят синфазно. Синхронность и синфазность самых различных проявлений жизнедеятельности в биосфере не может быть случайной, и универсальность обнаруженных связей, охватывающих как молекулярные группы, так и целые организмы и даже огромные популяции, свидетельствуют о том, что ответственным за эти связи может быть магнитное поле Земли, хотя, быть может, и опосредованно через другие физические факторы (изменение степени ионизации атмосферы, температуры и пр.). Так, было обнаружено, что в помещениях, экранированных от ГМП железными клетками, изменяется скорость роста некоторых растений и прорастания семян, образуются новые формы микроорганизмов, нарушается пространственная ориентация насекомых. Например, термиты спят, ориентируя свое тело поперек силовых линий магнитного поля. Отсутствие ГМП влияет и на высших животных, у которых длительное пребывание в условиях экранирования приводит к необратимым изменениям в организме.

Еще в глубокой древности врачи пытались использовать магниты в терапевтических целях. Во многих документах средних веков описаны случаи остановки кровотечений, удаления ядов из организма, лечения нервных заболеваний с помощью магнитов. Интерес к магнитотерапии возобновился лишь в середине XIX в., чему способствовало появление сильных электромагнитов. Однако в начале XX в. в связи с появлением таких активных физиотерапевтических методов, как рентгенотерапия, УВЧ, ультрафиолетовое облучение, о магнитотерапии снова забыли до недавнего времени.

Исследования последних десятилетий показали перспективность некоторых терапевтических применений магнитного поля. С 1976 г. в Советском Союзе медицинская промышленность выпускает аппарат «Полюс-1», предназначенный для магнитотерапии постоянным и низкочастотным магнитным полем. Промышленность выпускает также магнитофорные аппликаторы (греч. *форос* — несущий), изготовленные из смеси полимерных веществ (каучук, смолы) и намагниченных порошкообразных ферромагнитных наполнителей. Из этой смеси литьем или штамповкой получают листы необходимой формы с магнитной индукцией на поверхности $(150-400) \cdot 10^{-4}$ Тл. Аппликаторы эластичны, их можно накладывать на любой участок тела и они удобны в гигиеническом отношении. Магнитофорные аппликаторы оказывают некоторое обезболивающее, противовоспалительное действие и способствуют улучшению кровообращения.

Последние годы характеризуются повышенным интересом к биологическому действию магнитного поля. Во-первых, необхо-

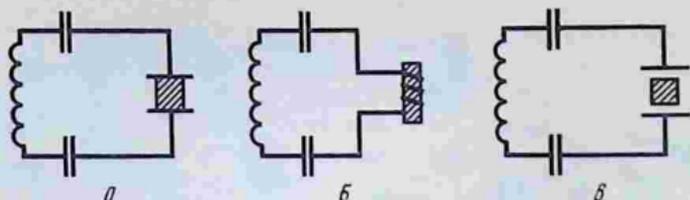


Рис. 58. Различные способы высокочастотного нагрева проводников и диэлектриков в терапевтическом контуре (нагреваемое тело заштриховано):

a — высокочастотным током; *б* — в переменном магнитном поле; *в* — в переменном электрическом поле

Нагревание проводников высокочастотным током. Пусть к торцевым поверхностям проводящего цилиндра с удельным сопротивлением ρ , длиной l и площадью поперечного сечения S приложены электроды, соединенные с генератором переменного напряжения (рис. 58, *a*). В соответствии с законом Джоуля — Ленца количество теплоты Q , выделяемой при прохождении по проводнику с сопротивлением R силы тока I за время t будет

$$Q = I^2 R t = I^2 \rho \frac{l}{S} t = \left(\frac{I}{S} \right)^2 \rho l S t = j^2 \rho V t, \quad (4.28)$$

где j — плотность тока; V — объем проводника.

Назовем *интенсивностью нагрева* величину, численно равную количеству теплоты, выделяемой в единицу времени в единице объема вещества, т. е. $q = Q/Vt$. Тогда из (4.28) следует, что интенсивность нагрева проводника $q_{\text{пр}} = j^2 \rho$ (4.29).

Таким образом, *интенсивность нагрева проводника электрическим током пропорциональна его удельному сопротивлению и квадрату плотности тока*. Следует иметь в виду, что для синусоидального переменного тока величина j представляет собой эффективное значение плотности тока, т. е. $j = j_m / \sqrt{2}$, где j_m — амплитудное значение плотности тока.

Нагревание проводника в переменном электрическом поле. Пусть теперь проводящий цилиндр находится в колебательном контуре между пластинами конденсатора, в котором существует переменное электрическое поле, приводящее в движение электроны проводника (рис. 58, *в*). Согласно закону Ома, плотность тока связана с напряженностью электрического поля в проводнике соотношением $j = E/\rho$. Поэтому выражение (4.29) можно переписать, заменив $q_{\text{пр}}$ на q_E , т. е. на интенсивность нагрева в электрическом поле:

$$q_E = j^2 \rho = \frac{E^2}{\rho^2} \rho = \frac{E^2}{\rho}. \quad (4.30)$$

Здесь под E также понимается эффективное значение напряженности поля, т. е. $E = E_m / \sqrt{2}$, где E_m — амплитудное значение напряженности.

Таким образом, интенсивность нагрева в электрическом поле пропорциональна квадрату напряженности поля и обратно пропорциональна удельному сопротивлению проводника.

Нагревание проводника в переменном магнитном поле. Поместим теперь проводящий цилиндр в катушку колебательного контура (рис. 58, б). Переменное магнитное поле создает в проводнике вихревой индукционный ток, который и нагревает проводник. Проводя соответствующие расчеты, можно показать, что интенсивность нагрева в переменном магнитном поле с индукцией B (q_B) пропорциональна квадрату величины магнитной индукции, квадрату частоты магнитного поля и обратно пропорциональна удельному сопротивлению проводника

$$q_B = K \frac{\omega^2}{\rho} B^2, \quad (4.31)$$

где B — эффективное значение индукции магнитного поля и K — коэффициент пропорциональности.

Как видно из (4.30) и (4.31), интенсивность нагрева в переменных электрическом и магнитном полях обратно пропорциональна удельному сопротивлению вещества. На этом основаны применяемые в терапии и в сельском хозяйстве методы борьбы с грибковыми заболеваниями и дезинфекции зерна. При облучении высокочастотным ЭМП зерна, в котором находятся жучки-вредители, в теле жучков, обладающих меньшим удельным сопротивлением, чем зерно, выделяется больше тепла. Жучки нагреваются и погибают, а зерно всхожести не теряет.

Нагревание диэлектриков в высокочастотном электрическом поле. В диэлектриках переменное электрическое поле вызывает электронную и дипольную поляризацию. Время релаксации электронной поляризации $\sim 10^{-15}$ с. Поэтому при частотах ЭМП, создаваемых радиотехническими устройствами и применяемых в биологических исследованиях и физиотерапии (до 10^{10} Гц), электроны успевают следовать за изменениями напряженности ЭМП, и электронная поляризация происходит так же, как и при постоянном поле, с той лишь разницей, что знаки электрических зарядов на противоположных поверхностях диэлектрика изменяются с частотой ЭМП. Поэтому диэлектрическая проницаемость веществ с электронной поляризацией не зависит от частоты ЭМП (рис. 59, а). Поскольку ориентационная поляризация обусловлена поворотом тяжелых дипольных молекул, то при больших частотах инерция их приводит к тому, что они не успевают следовать за изменениями вектора напряженности электрического поля, а при очень больших частотах они практически остаются на месте. На рисунке 59, б показана зависимость относительной диэлектрической проницаемости от частоты для полярной диэлектрической жидкости. Пока частота

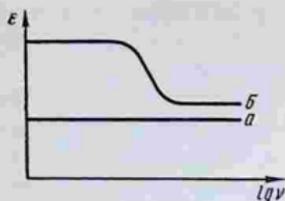


Рис. 59. Зависимость диэлектрической проницаемости от частоты переменного ЭМП:

а — для диэлектриков с электронной поляризацией;
 б — для диэлектриков с ориентационной поляризацией

ЭМП мала, диполи успевают следовать за изменениями поля, значение ϵ велико и близко к значению при постоянном поле. При больших частотах диэлектрическая проницаемость резко уменьшается и ее значение приближается к величине, соответствующей электронной поляризации.

Рассмотрим, какова интенсивность нагрева диэлектрика в переменном электрическом поле (рис. 58, в). Если поляризация диэлектрика между пластинами конденсатора носит электронный характер, то перезарядка конденсатора происходит без потерь энергии. Такие участки цепи переменного тока, в которых не происходит выделения энергии, носят название реактивных.

В реальном диэлектрике, в котором существует, хотя бы и малый, ток проводимости и поляризация обусловлена поворотом дипольных молекул, как уже говорилось, протекает ток $I = I_{пр} + I_{ор} + I_э$. Ток $I_э$, обусловленный электронной поляризацией, чисто реактивный. Ток проводимости $I_{пр}$, обусловленный движением имеющихся в диэлектрике свободных ионов или электронов, — ток активный, т. е. такой, при прохождении которого выделяется джоулево тепло. Активный ток не отстает по фазе от напряжения и на векторной диаграмме направлен в ту же сторону, что и вектор напряжения. Что касается тока $I_{ор}$, то он частично активный и частично реактивный. Сам по себе поворот диполей, если бы он происходил в вакууме, не требовал бы затраты энергии. Однако сопротивление среды приводит к нагреву диэлектрика. Поэтому на векторной диаграмме должны быть отложены и активная составляющая $I_{а,ор}$, и реактивная $I_{р,ор}$ ориентационного тока (рис. 60). В результате векторного сложения получается вектор общего тока, который сдвинут по отношению к вектору реактивного тока на угол δ , называемый *углом диэлектрических потерь*. Как видно из рис. 60, б,

$$\operatorname{tg} \delta = \frac{I_a}{I_p} . \quad (4.32)$$

Тангенс угла диэлектрических потерь характеризует долю энергии ЭМП, расходуемой в диэлектрике на его нагревание. Если $\delta = 0$, то ток реактивный и потери энергии отсутствуют. Если $\delta = \pi/2$, то реактивной составляющей нет и вся энергия расходуется на нагревание тела. Можно показать, что интен-

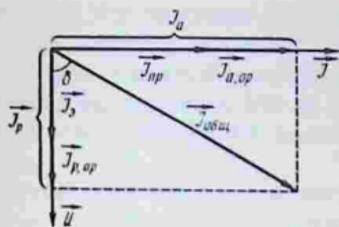


Рис. 60. Векторная диаграмма токов и напряжений в диэлектрике (пояснения в тексте)

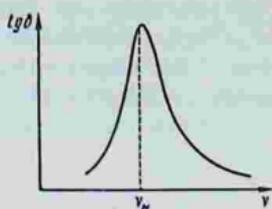


Рис. 61. Зависимость тангенса угла диэлектрических потерь от частоты переменного электромагнитного поля

сивность нагрева диэлектрика $q_d = E^2 \omega^2 \epsilon \epsilon_0 \operatorname{tg} \delta$ (4.33), где под E , как и в предыдущих формулах, надо понимать эффективное значение напряженности переменного электрического поля.

Таким образом, $\operatorname{tg} \delta$ определяет долю энергии электромагнитного поля, теряемой им на нагревание диэлектрика. Для современных электронизоляционных материалов величина $\operatorname{tg} \delta$ находится в пределах от 0,0001 до 0,05. Чем меньше тангенс угла потерь, тем лучше диэлектрические свойства материала, так как в нем меньше потери энергии, вызывающие нагрев диэлектрика и приводящие к его разрушению. Тангенс угла потерь зависит от частоты ЭМП (рис. 61). С увеличением частоты $\operatorname{tg} \delta$ потери энергии возрастают в результате того, что диполи вынуждены чаще переориентироваться в электрическом поле, на что будет затрачиваться все большая энергия. Но так происходит только до определенной частоты. При очень больших частотах диполи не успевают следовать за изменением переменного поля, и потери энергии уменьшаются. В диэлектриках с чисто электронной поляризацией (чистые неполярные жидкости, фторопласт, полистирол) диэлектрические потери очень малы ($\operatorname{tg} \delta \approx 10^{-5} - 10^{-4}$) и не зависят от частоты вплоть до 1 ГГц.

Значение $\operatorname{tg} \delta$ можно выразить через параметры диэлектрика Из (4.24) следует

$$\operatorname{tg} \delta = \frac{S}{\rho l \omega \frac{\epsilon \epsilon_0 S}{l}} = \frac{1}{\rho \omega \epsilon \epsilon_0}.$$

Таким образом,

$$\operatorname{tg} \delta = \frac{1}{\rho \omega \epsilon \epsilon_0}. \quad (4.34)$$

Среду считают проводящей, если потери проводимости в ней значительно больше диэлектрических потерь, т. е. если $\operatorname{tg} \delta \gg 1$, полупроводящей, если $\operatorname{tg} \delta \approx 1$, и диэлектрической при $\operatorname{tg} \delta \ll 1$.

Так как тангенс угла потерь зависит от частоты, то одна и та же среда может проявлять то диэлектрические, то проводящие свойства. Так, морская вода (по свойствам близкая к физиологическому раствору) при частоте до 10 МГц ведет себя как проводник ($\operatorname{tg} \delta = 100$), а при частоте более 10 ГГц — как диэлектрик ($\operatorname{tg} \delta = 0,01$).

ЖИВОЙ ОРГАНИЗМ В ЭЛЕКТРОМАГНИТНОМ ПОЛЕ

Наша планета и обитающие на ней живые существа постоянно находятся в поле действия электромагнитных волн, излучаемых Солнцем и галактиками. Диапазон частот этих волн от 10 МГц до 10 ГГц, однако интенсивность их незначительная и обычно не превышает 10^{-9} Вт/м², хотя при солнечных вспышках она может возрасти в сотни раз. В последние 40—50 лет в связи с развитием электроэнергетики, радио и телевидения интенсивность ЭМП на планете значительно возросла. Радио- и телевизионные станции создают «радиофон», интенсивность которого хотя и не слишком велика, но для обеспечения уверенного приема радиопередач она должна быть по крайней мере в 10 раз выше интенсивности природных ЭМП. Вблизи же радио- и телевизионных станций напряженность поля должна быть еще больше и может достигать величины порядка 0,1 В/м, тогда как средняя напряженность поля «атмосфериков», т. е. электрических разрядов в атмосфере, не превышает 10^{-3} В/м. Вблизи линий электропередач, высоковольтных трансформаторов возникают ЭМП промышленной частоты (50 Гц). Они быстро уменьшаются с расстоянием, но вблизи от источников могут быть довольно значительными. Высокочастотные (ВЧ) поля с частотой от 10 до 100 МГц, создаваемые, например, генераторами для сушки древесины, также дают достаточную вблизи напряженность поля. Сверхвысокочастотные (СВЧ) поля с частотами до 1000 МГц возникают вблизи радиолокационных и подобных им установок и оцениваются уже по величине потока энергии.

Эксперименты над животными и наблюдения за людьми показывают, что электромагнитные поля оказывают несомненное влияние на многие функции живых организмов и практически все живые существа (по тем или иным показателям) чувствительны к действию ЭМП. При взаимодействии поля с биообъектами энергия поля в основном затрачивается на нагревание этих объектов. В низкочастотном диапазоне (до 10 МГц) почти все ткани можно рассматривать как проводящие вещества ($\operatorname{tg} \delta \gg 1$), и превращение энергии ЭМП в теплоту связано преимущественно с потерями проводимости. При более высоких частотах, т. е. в диапазонах УВЧ и СВЧ, тангенс угла потерь уменьшается, и ткани уже нельзя рассматривать как проводни-

ки. Даже нагревание крови при СВЧ обусловлено диэлектрическими потерями. Глубина проникновения ЭМП в ткани зависит от частоты: чем больше частота, тем меньше проникающая способность электромагнитных волн. Ориентировочно можно считать, что глубина проникновения ЭМП в ткани равна 0,1 длины волны.

Количество теплоты, выделяемой в тканях, зависит от электрических параметров ткани, от частоты и, естественно, от интенсивности облучения. Поскольку ионный состав и количество полярных молекул в разных тканях различно, то при одном и том же ЭМП в разных тканях выделяется разное количество теплоты. Степень нагрева зависит еще и от терморегуляционных свойств ткани. Органы с относительно малым количеством кровеносных сосудов (глаза, семенники) нагреваются сильнее, так как кровь, обладающая большой теплоемкостью, хорошо отводит тепло. Расчеты показывают, что сколько-нибудь значительных изменений в тканях, связанных с их нагревом, можно ожидать лишь в очень сильных ЭМП, в которых величины напряженности электрического поля достигают значений порядка 100 В/м для СВЧ и порядка 10^6 В/м для ВЧ. Интенсивности таких полей на много порядков превышают интенсивности естественных ЭМП, и, как правило, они применяются в терапевтической практике.

При высоких интенсивностях ЭМП нагрев может быть настолько значительным, что возникают ожоги, некроз тканей, дегенеративные изменения в клетках. Чисто физические соображения говорят о том, что реакция организма возможна только на поля больших интенсивностей, вызывающих недопустимый нагрев тканей. Поэтому долгое время считалось, что природные ЭМП, а также радифон не оказывают влияния на биосферу, и изучение этого влияния почти не проводилось. Однако за последние десятилетия было обнаружено, что самые различные организмы — от одноклеточных до млекопитающих — обладают высокой чувствительностью к ЭМП, интенсивности которых близки к природным, т. е. в тысячи и миллионы раз более слабым, чем те, которые вызывают заметные тепловые эффекты, причем чувствительность к ЭМП повышается при переходе от менее организованных к более высокоорганизованным системам. К эффектам нетеплового характера относится в основном действие на центральную и вегетативную нервную систему, что, в свою очередь, приводит к функциональным сдвигам других физиологических систем организма. К таким сдвигам относятся нарушения ритма сердца, кровяного давления, обменных процессов и т. п. У человека могут нарушаться зрительные, звуковые, осязательные ощущения. У животных происходит изменение эмоционального состояния: от угнетенного до возбужденного.

Живые организмы получают посредством природных ЭМП информацию о состоянии внешней среды в дополнение к информации, доставляемой обычными органами чувств. Кроме того, создаваемые самими организмами слабые ЭМП используются ими для внутривидовой и межвидовой сигнализации. Такие собственные ЭМП удалось зарегистрировать у человека, лягушки и насекомых на расстоянии от нескольких сантиметров до нескольких метров от поверхности тела. Например, пчела создает импульсы с частотой 300 Гц, напряженность электрического поля которых на расстоянии 10 см от нее равна примерно 10 мВ/м. Не исключено, что взаимодействием собственного магнитного поля с геомагнитным объясняются навигации рыб, птиц и насекомых, а также причины их миграций.

Человек, находящийся в ЭМП с частотами 425, 1310 и 2982 МГц, слышит жужжание, свист, шелканье. Это экссенсорное восприятие (т. е. восприятие, осуществляемое помимо известных органов чувств) объясняют тем, что ЭМП оказывает непосредственное действие на электрическое поле нейронов мозга, в результате чего и возникает ощущение звука.

Многое в действии высокочастотных ЭМП на живой организм остается еще неясным, в частности его влияние на генетический код. В связи с ежегодным возрастанием высокочастотного радиополоса на нашей планете ряд ученых считают его столь же опасным, как и загрязнение окружающей среды продуктами промышленного производства и шумом.

ФИЗИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ВЕТЕРИНАРНОЙ ВЫСОКОЧАСТОТНОЙ ЭЛЕКТРОТЕРАПИИ И ЭЛЕКТРОХИРУРГИИ

ЭЛЕКТРОТЕРАПИЯ

Эффективность и методики терапевтического и хирургического использования высокочастотных токов и электромагнитных полей определяются их частотными характеристиками и интенсивностями. Ниже мы рассмотрим физические основы некоторых методов, применяемых в ветеринарной клинической практике.

Дарсонвализация. Дарсонвализацией называют метод лечения импульсными токами с частотой от 200 до 500 кГц при напряжении до 20 кВ; токи в тканях не превышают 15—20 мА. Метод получил название в честь предложившего его в 1892 г. французского физика и физиолога Ж. А. Д'Арсонваля. В ветеринарной практике используют аппараты «Искра-1» и «Ультратон», создающие импульсы длительностью 100 мкс с промежутками между ними 0,02 с. Форма импульсов показана на рис. 62, а. Для передачи тока от генератора к животному служит набор стеклянных вакуумных трубок различной формы, в кото-

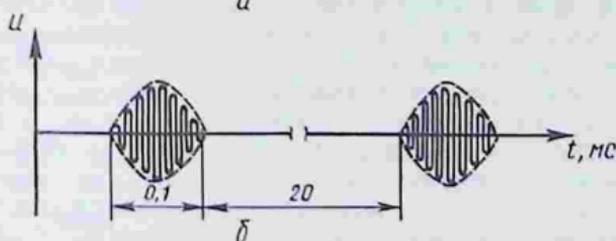
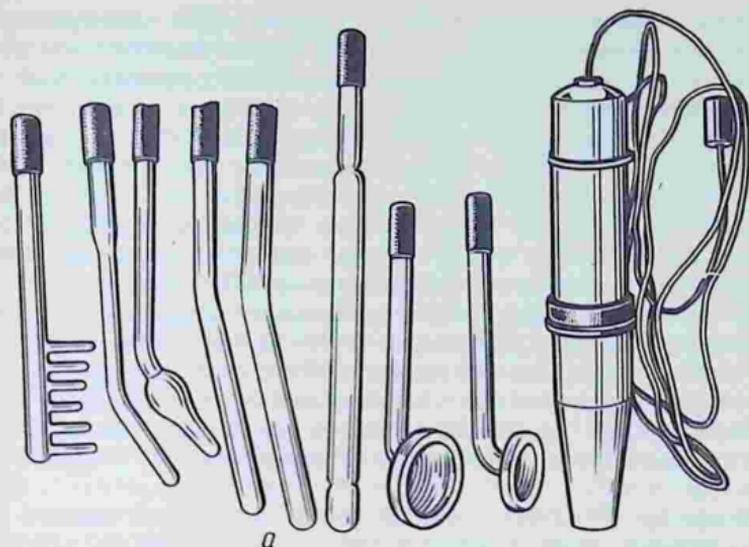


Рис. 62. Дарсонвализация:

а — стеклянные вакуумные электроды для дарсонвализации (справа ручка-резонатор); *б* — форма импульсов напряжения, создаваемых ВЧ генератором

рых воздух откачан до давления 2 мм рт. ст. (рис. 62, б). На концах трубок находятся металлические цилиндрические контакты, которые вводят в ручку-резонатор, соединенный кабелем с ВЧ генератором. Поскольку цепи переменного тока могут быть замкнуты через емкостное сопротивление, то при поднесении стеклянного электрода цепь замыкается через конденсатор, обкладками которого служат тело животного и газовая плазма трубки, а диэлектриком — стекло и воздушная прослойка между телом и трубкой. При прохождении тока в трубке возникает розовато-фиолетовое свечение разреженного воздуха.

Нагрев тканей при дарсонвализации практически незаметен, так как сила тока очень мала. Более существенное действие оказывают поляризационные эффекты на клеточных мембранах. В основе физиологического действия токов Д'Арсонваля лежат в основном рефлекторные явления. При местной дарсонвализации

с помощью стеклянных электродов происходит раздражение кожных рецепторов мелкими искрами, проскакивающими между телом и электродом. Это влечет за собой рефлекторные ответные реакции со стороны внутренних органов: расширяются артериолы и капилляры в зоне действия электродов, повышается тонус венозных стенок, усиливается циркуляция крови. Местная дарсонвализация стимулирует заживление ран и язв, оказывает болеутоляющий эффект. При общей дарсонвализации животное помещают в клетку, вокруг которой намотаны витки изолированной проволоки, соединенной в ВЧ генератором. Такая клетка представляет собой соленоид, в котором генерируется импульсное магнитное поле. В теле животного, помещенного в клетку-соленоид, наводятся слабые вихревые индукционные токи, влияющие на протекание обменных процессов. Общую дарсонвализацию применяют как укрепляющее средство при диатезах, после чумы у собак, при экзематозных поражениях кожи и пр.

Диатермия. Тепловые методы лечения с давних времен широко используют в медицине и ветеринарии, однако все они имеют общий недостаток: внутрь тела поступает энергия теплопередачи от внешнего источника тепла, например от грелки (*экзогенное тепло*). В результате получается неравномерное распределение тепла между тканями: согреваются главным образом кожа, жировой подкожный слой и мышцы, расположенные близко от поверхности тела. Температура внутренних органов почти не меняется. Например, для прогрева печени на 1°C следовало бы на поверхность тела поместить грелку, нагретую до $70\text{--}80^{\circ}\text{C}$, что привело бы к ожогу кожи. Гораздо более эффективны методы, основанные на прогревании тканей высокочастотными токами, которые создают тепло внутри самого организма (*эндогенное тепло*). В зависимости от частоты тока эти методы имеют различные области применения. Весьма существенно, что высокочастотные токи не оказывают раздражающего действия на животное в отличие от постоянного тока или тока промышленной частоты. Как было показано, раздражающее действие тока обусловлено поляризационными явлениями. При больших частотах электрического поля поляризационные эффекты отсутствуют, чем и объясняется отсутствие раздражающего действия. Однако поскольку тепловой эффект пропорционален квадрату плотности тока, то сравнительно небольшое увеличение тока приводит к значительному возрастанию температуры тканей, и в особенности в коже, что может привести к ожогам. Поэтому дозировка тока при высокочастотной терапии должна быть очень тщательной.

Диатермией (греч. *диа* — через + *терме* — жар, т. е. сквозное прогревание) называют метод прогревания глуболежащих тканей эндогенным теплом, создаваемым токами от 1 до 3 А

при напряжении 200—250 В и при частоте от 1 до 1,5 МГц. Диатермия позволяет повысить локальную температуру тканей на 2—5 °С, причем незначительно повышается и температура всего тела. Электрическая схема диатермии соответствует схеме на рисунке 58, а. На поверхность тела животного накладывают металлические электроды, размер и форма которых соответствуют прогреваемому органу. Сами электроды при прохождении тока практически не нагреваются. Количество теплоты, выделяющееся при прохождении тока, в соответствии с формулой (4.28) пропорционально квадрату плотности тока и удельному сопротивлению ткани. По возрастанию удельного сопротивления ткани можно расположить примерно в следующем порядке: кровь, мышцы, печень, сухая кожа, легкие, жировые ткани, кости. В таком же порядке происходит и выделение теплоты. В частности, кожа и подкожная клетчатка нагреваются сильнее, чем глуболежащие ткани, в этом заключается один из недостатков диатермии. Кожа нагревается сильнее еще и потому, что плотность тока непосредственно под электродом больше, чем в глубине тела, так как при прохождении внутрь тела ток разветвляется и плотность тока уменьшается. Поскольку внутри тела много участков, различных по своим удельным сопротивлениям, то распределение линий тока внутри тела неоднородно. Ток распространяется по участкам с наименьшим сопротивлением, в частности по кровеносным сосудам. Поэтому при диатермии желательно располагать электроды поперек направления крупных кровеносных сосудов.

Физиологический эффект диатермии заключается во внутритканевом повышении температуры, которое, как показывает опыт, может сохраняться даже в течение нескольких часов после окончания процедуры, очевидно, за счет усиления обменных процессов в тканях под действием тока. Диатермическое повышение температуры приводит к расширению кровеносных сосудов, т. е. к увеличению кровоснабжения, а также к активизации ряда биохимических процессов. Под влиянием прогрева повышаются также фагоцитарные и бактерицидные свойства тканей. В ветеринарии диатермию применяют при болезнях органов дыхания, нефритах, артритах и др.

Индуктотермия. К недостаткам диатермии относится еще и то, что электроды непосредственно контактируют с телом животного и при достаточно большой плотности тока возникают ожоги. Если же между электродом и телом имеется воздушная прослойка, то в ней проскакивают искры, вызывающие нежелательные физиологические эффекты. Более удобен и безопасен метод индуктотермии, в основе которого лежит индуктирование высокочастотным электромагнитным полем вихревых токов в теле животного (рис. 58, б). Количество выделяемой при этом теплоты, согласно (4.31), обратно пропорционально удельному

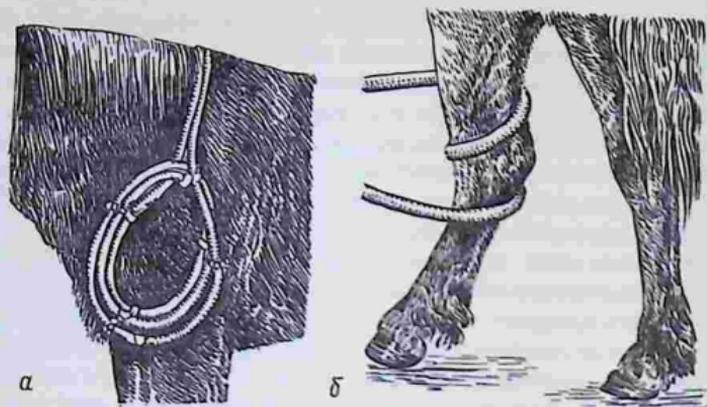


Рис. 63. Индуктотермия плечевого (а) и скакательного (б) суставов лошади (по И. Д. Медведеву)

сопротивлению ткани. Следовательно, при индуктотермии больше нагреваются ткани с меньшим удельным сопротивлением (кровь, печень). Физиологическое действие индуктотермии в основном мало отличается от действия диатермии, но она дает более глубокое и равномерное прогревание, поскольку проводится на более высоких частотах (10—15 МГц). Частота ν колебательного контура тем больше, чем меньше его индуктивность L и емкость C , что следует из формулы Томсона

$$\nu = \frac{1}{2\pi\sqrt{LC}}$$

Поэтому катушки для индуктотермии содержат всего несколько витков. Для прогревания внутренних органов катушки имеют вид плоской спирали; если же требуется прогревание конечностей, то вокруг них обматывают 1—2 витка изолированного кабеля, соединенного с ВЧ генератором (рис. 63).

УВЧ терапия. При УВЧ терапии используют электрическое поле с частотой от 30 до 300 МГц. В Советском Союзе выпускают аппарат УВЧ терапии с частотой 40,68 МГц, что соответствует длине волны 7,37 м, на которой не проводятся никакие радиопередачи. Электрическая схема соответствует рисунку 58, а. Животное или отдельный его орган помещают в конденсаторное поле колебательного контура. Тепловыделение при этом определяется формулой (4.30). Как уже говорилось, тангенс угла потерь зависит от частоты, и поэтому одна и та же ткань при разных частотах может считаться или проводником, или диэлектриком. При УВЧ терапии нагрев костной, мышечной и жировой тканей происходит интенсивнее, чем нагрев кровеносных сосудов, лимфатических узлов и пр. Кожа относительно «прозрачна» для УВЧ поля, и его действие сильнее выражено в

глубоколежащих тканях. Следует, однако, отметить, что тепловой эффект при терапевтическом УВЧ сравнительно невелик и, по-видимому, не является основным для терапевтического действия. Электрическое поле УВЧ оказывает ряд физико-химических воздействий, к которым относят усиление активизации ферментов, превращение грубодисперсных белковых молекул в менее крупные с соответствующим изменением рН цитоплазмы и т. п. Эти явления, а также нагрев при больших интенсивностях электрического поля УВЧ могут быть настолько значительными, что приводят к необратимым исходам. Так, у крыс, подвергавшихся действию мощного УВЧ поля, появлялись отеки слизистых оболочек, набухание носа, губ. При еще больших интенсивностях наступал паралич конечностей и крысы погибали.

В ветеринарии УВЧ терапию применяют при острых воспалительных процессах в суставах, при маститах, гайморитах, фурункулезе и многих других заболеваниях.

Микроволновая терапия. При микроволновой терапии используют сверхвысокочастотные электромагнитные колебания (СВЧ), которым соответствуют дециметровые и сантиметровые волны. В Советском Союзе для этого вида высокочастотной терапии выделены волны 6,5 дм (дециметровая, или ДМВ терапия) и 12,6 см (сантиметровая, или СМВ терапия). Электромагнитные колебания создают магнетронный генератор (магнетрон — устройство, сочетающее в себе функции электронной лампы и колебательного контура). Электромагнитные волны направляют на соответствующий участок тела специальными излучателями, имеющими вид полых цилиндров (рис. 64). Ци-

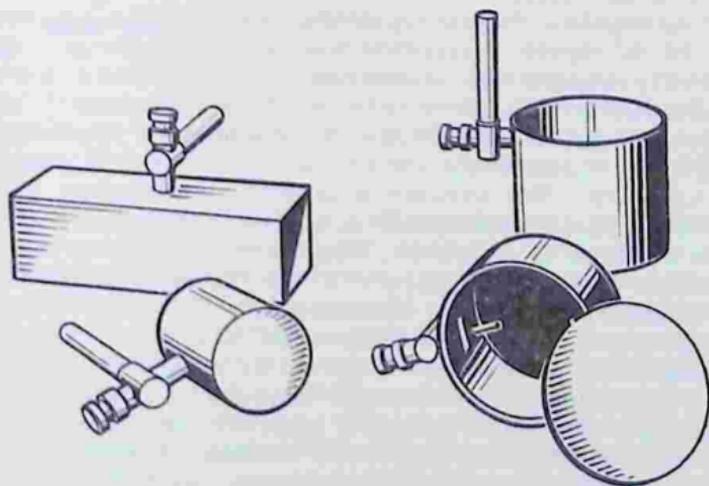


Рис. 64. Набор излучателей-волноводов к аппарату микроволновой терапии (по И. Д. Медведеву)

линдр является волноводом, в котором вследствие многократного отражения от стенок и интерференции электромагнитных волн образуется результирующая волна, распространяющаяся по оси волновода и выходящая из него наружу. Волновод может также иметь форму конического рефлектора, в фокусе которого находится излучатель.

Сантиметровые волны проникают в организм на глубину 2—6 см, а дециметровые — на глубину 7—9 см. Энергия волн в основном расходуется на диэлектрические потери, так как даже вода при столь высоких частотах обнаруживает диэлектрические свойства ($\operatorname{tg} \delta \ll 1$). Поэтому наибольшее поглощение энергии и выделение эндогенного тепла происходит в тканях, богатых водой (мышцы, кровь). Кости и жировые ткани нагреваются меньше. Интенсивность облучения измеряется в Вт/м². Пороговая чувствительность жвачных животных при СВЧ примерно 10 мВт/см², а при ДМВ — 40 мВт/см². Механизм физиологического действия микроволновой терапии, как и механизм любого другого метода электровоздействия, состоит из первичного и вторичного действий. Первичное действие — это непосредственное влияние микроволн на ткани, а вторичное — возникающее в ответ на первичное действие, т. е. ответ на него нейрорефлекторных и нейрогуморальных реакций организма. Первичное действие имеет место непосредственно в облучаемом участке тела и состоит из теплового и нетеплового компонентов.

Наибольшее выделение теплоты в водосодержащих тканях происходит еще и потому, что частота собственных колебаний молекул воды находится в СВЧ диапазоне. Что касается нетеплового механизма (экстратермический или осцилляторный эффект), то он изучен меньше теплового. Он сводится к различным электрохимическим изменениям и структурным перестройкам, которые возникают в сложных биокolloидных системах (изменение осмотического давления в клетках, проницаемости биомембран, коллоидного состояния цитоплазмы и межклеточных жидкостей). Эти изменения влияют на обменные процессы в клетках и при определенной дозировке оказывают положительное влияние на организм. При малой мощности излучения превалирует нетепловой эффект, а при большой мощности тепловой механизм становится основным.

Что касается вторичного механизма, то он сводится в основном к влиянию поглощенной энергии на рецепторы. Раздражение от рецепторов поступает через нервные каналы в центральную нервную систему, что создает рефлекторные реакции. Весьма существенно, что под действием микроволн образуются биологически активные вещества (гистамин, ацетилхолин и др.), которые, проникая вне зоны облучения с потоками крови и лимфы, вызывают раздражение рецепторов далеко от места облу-

чения. Таким образом, локальное облучение приводит к общему физиологическому эффекту.

В ветеринарии микроволновое облучение применяют при заболеваниях периферической нервной системы, гинекологических заболеваниях и др.

ЭЛЕКТРОХИРУРГИЯ

Под высокочастотной электрохирургией понимают метод хирургического воздействия высокочастотным током на ткани животного с целью их рассечения или коагуляции. Этот метод называют еще хирургической диатермией, так как электрические схемы в обоих случаях сходны (рис. 58, а), только для хирургических целей используют гораздо большие плотности тока.

При электрорезании, или электротомии, рассечение тканей осуществляют не за счет механического воздействия режущего инструмента, а в результате интенсивного парообразования тканевой жидкости в области, прилегающей к электроду. Плотность тока при электротомии доходит до 40 кА/м^2 . Тепло, возникающее при прохождении тока через ткань, приводит к коагуляции белков, в результате чего происходит «оплавление» рассекаемой поверхности и «сваривание» кровеносных сосудов. Операционное поле при электротомии, если не задеты крупные кровеносные сосуды, бескровное. Большая плотность тока достигается тем, что площадь контакта скальпеля или иглы с поверхностью тела очень мала.

Разновидность электрохирургии — электрокоагуляция, при которой коагуляционный эффект используют для сварки кровеносных сосудов и альвеол, для крепления сетчатки к сосудистой оболочке глаза при ее отслоении и пр. Электрокоагуляцию применяют также для выжигания злокачественных опухолей и в ряде других случаев. Плотность тока при коагуляции от 5 до 10 кА/м^2 . Общая сила тока при электрохирургии не превышает 1 А.

Электроды для электрохирургии имеют вид скальпелей, игл, петьель или дисков, соединенных кабелем с одним из выходов ВЧ генератора. За исключением рабочей части, поверхность электродов покрыта изоляционным слоем для предупреждения ожога рук хирурга. Эти электроды называют активными. Пассивный электрод предназначен для создания надежного электрического соединения другого выхода генератора с телом животного. Площадь поверхности пассивного электрода большая, обычно несколько квадратных дециметров, тогда как площадь активного электрода не превышает нескольких квадратных миллиметров. Плотности тока вблизи пассивного электрода малы, и нагрев тела практически неощутим.

Электрохирургия имеет перед обычной хирургией следующие преимущества: малая потеря крови вследствие коагуляции стенок кровеносных сосудов; малые послеоперационные боли вследствие сваривания нервных окончаний; бактерицидное действие, обусловленное закупоркой кровеносных сосудов, куда не могут проникать бактерии, а также гибелью бактерий под действием тока; меньшая реакция организма на подлежащие высасыванию инородные вещества. Кроме того, легкость, с которой ее можно приспособлять к решению различных задач простой сменой электродов или изменением силы тока, делает ее более удобной, чем другие современные методы: лазерная, ультразвуковая или криохирургия.

В заключение следует еще раз подчеркнуть, что, несмотря на более чем полувековое применение электрических методов в медицине и ветеринарии, не говоря уже о многочисленных опытах, имеющих почти двухвековую историю, а также на огромное количество исследований, посвященных биологическому действию постоянных и переменных электрических и магнитных полей, вопрос о механизме этого действия до сего времени во многом остается открытым. Причина этого, возможно, в том, что большинство магнитобиологических исследований долгое время проводилось разобщенно физиками, биологами и клиницистами, что совершенно недопустимо. Физики недостаточно знакомы со спецификой биологического эксперимента, тогда как биологи, как правило, не в состоянии разобраться в механизме биологических процессов на молекулярном уровне. Поэтому лишь дальнейшее развитие биофизики сможет разрешить самый сложный вопрос о механизме биологического действия электромагнитных полей, об их роли в жизнедеятельности организмов и эволюции биосферы.

Глава V. ОПТИЧЕСКИЕ ИЗЛУЧЕНИЯ В БИОЛОГИИ

СВЕТ И ЕГО ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ

ПРИРОДА СВЕТА

Оптикой (греч. *оптос* — видимый, зримый) называют раздел физики, в котором изучают природу света, процессы его распространения и явления, происходящие при взаимодействии света с веществом. Первоначально оптика ограничивалась изучением видимого света, но в настоящее время она рассматривает также свойства невидимых ультрафиолетовых и инфракрасных излучений.

В 60-х годах XIX в. английский ученый Д. К. Максвелл разработал теорию электромагнитного поля, из которой следовало, что оптическое излучение имеет электромагнитную природу. Экспериментальная проверка подтвердила теорию Максвелла. Оказалось, например, что скорость электромагнитных волн совпадает со скоростью света (по современным данным скорость света в вакууме $c = 299\,792\,456,2 \text{ м/с} \approx 3 \cdot 10^8 \text{ м/с}$), показатель преломления вещества для световых и электромагнитных волн определяется величинами его электрических и магнитных проницаемостей ($n = \sqrt{\mu\epsilon}$) и т. п. Особое значение для подтверждения электромагнитной теории света имели опыты П. Н. Лебедева (1899), который показал, что измеренное им световое давление на вещество совпадает с вычисленным по теории Максвелла. Электромагнитная теория света подтверждает диалектическое единство между электромагнитными излучениями с разными длинами волн и убедительно демонстрирует один из основных законов диалектики, утверждающий, что количественные изменения ведут к коренным, качественным, изменениям, поскольку при переходе от длинных электромагнитных волн к коротким существенно изменяются их свойства. В соответствии со свойствами, а также с методами получения (электромагнитные генераторы, нагретые тела, рентгеновские трубки и пр.) электромагнитные излучения подразделяют на несколько диапазонов (рис. 65), границы которых условны и перекрываются. *Диапазон с длинами волн от 10 нм до 400 мкм называют оптическим.* Он граничит с одной стороны с рентгеновскими лучами, а с другой стороны с микроволновым радиоизлучением. *Ощущение света вызывает излучение с длинами волн от 380 до 760 нм.* Свет называют монохроматическим (греч. *хрома* — цвет), т. е. одноцветным, если в нем присутствует только одна длина волны (практически, если длины волн в нем различаются не более чем на десятые доли нанометра). Монохроматический свет видимого диапазона вызывает ощущение определенного цвета, однако при соблюдении вышеуказанного условия можно говорить о монохроматическом ультрафиолетовом или инфракрасном свете. Особое значение для человека и животных имеет белый свет, содержащий все длины волн видимого диапазона в таком соотношении по интенсивностям, в каком они присутствуют в солнечном свете, достигающем поверхности Земли.

Источники света создают излучения, в которых интенсивности разных длин волн, как правило, неодинаковы. Распределение интенсивности света по длинам волн называют спектром излучения; визуально их можно наблюдать в спектроскопе. Виды спектров, испускаемых нагретыми телами, зависят от природы тела и его температуры, и они могут быть *сплошными, линейчатыми* или *полосатыми*. В сплошном спектре переход от одного цвета к другому совершается постепенно, тогда как линейча-

Шкала
электромагнитных
волн

Шкала
акустических
волн.

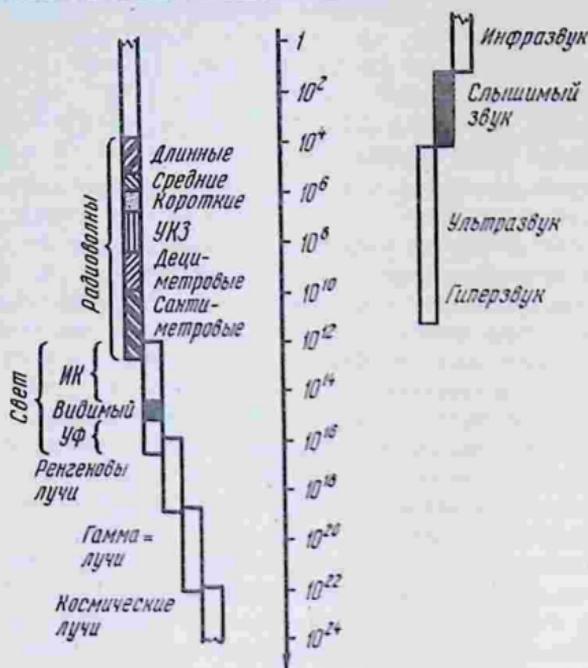


Рис. 65. Шкала электромагнитных волн. Для сравнения рядом с ней приведена шкала акустических волн

тый спектр состоит из отдельных цветных линий на темном фоне. Каждой линии соответствует очень узкий интервал длин волн. Полосатый спектр состоит из полос, образованных большим числом линий, расположенных очень близко друг от друга.

Несмотря на огромные успехи, электромагнитная теория оказалась не в состоянии объяснить ряд явлений, касающихся взаимодействия света с веществом, а также вопрос о распределении энергии в спектре излучения нагретых тел. Для выхода из этих затруднений немецкий ученый Макс Планк в 1900 г. выдвинул гипотезу о *дискретном* (прерывистом) характере излучения электромагнитных волн и ввел в физику понятие кванта энергии (лат. quantum — количество), величина которого W зависит только от частоты излучения ν

$$W = h\nu = h \frac{c}{\lambda}, \quad (5.1)$$

где λ — длина волны и h — универсальная константа, называемая постоянной Планка ($h = 6,62 \cdot 10^{-34}$ Дж·с).

В настоящее время квантовый характер электромагнитного излучения установлен для всего электромагнитного спектра от длинных радиоволн до гамма-лучей. Кванты электромагнитного поля получили название *фотонов*. Энергия квантов увеличивается с уменьшением длины волны. Так, квант, соответствующий радиоволнам длиной 1 км, имеет энергию $2 \cdot 10^{-28}$ Дж, квант видимого света с длиной волны 500 нм имеет энергию $3,9 \cdot 10^{-19}$ Дж, а гамма-квант с длиной волны 10^{-12} м — $2 \cdot 10^{-13}$ Дж. Эти энергии можно сравнить со средней энергией тепловой движения одноатомных молекул идеального газа при комнатной температуре ($6,2 \cdot 10^{-21}$ Дж). Из этого сравнения видно, что квантовый характер длинноволнового излучения мало заметен и начинает проявлять себя лишь в оптическом, а в особенности в гамма-диапазоне электромагнитного спектра. Особенно ярко проявляются квантовые свойства света в явлении фотоэффекта, т. е. в эмиссии электронов из вещества под действием электромагнитного излучения. При взаимодействии фотона с электроном энергия фотона расходуется на работу ионизации $A_{и}$, которую надо совершить, чтобы вырвать электрон из атома или из тела в целом, а также на сообщение электрону кинетической энергии

$$h\nu = A_{и} + \frac{mv^2}{2}. \quad (5.2)$$

Это равенство, называемое *уравнением Эйнштейна*, объясняет законы фотоэффекта. Сила фототока, определяемая числом вылетевших из тела электронов, пропорциональна интенсивности света, которая тем больше, чем больше число фотонов, падающих на тело. Скорость же фотоэлектронов и их энергия, согласно (5.2), от интенсивности света не зависят и определяются только частотой света и работой выхода.

Излучение и поглощение света веществом связаны с квантовыми свойствами его атомов и молекул, внутренняя энергия которых меняется не непрерывно, а может принимать лишь определенные дискретные значения. Переход атомного электрона из одного энергетического состояния в другое происходит скачкообразно путем испускания (или поглощения) фотона, энергия которого $h\nu_{ij}$ равна разности энергий начального W_i и конечного W_j состояний, т. е. $h\nu_{ij} = W_i - W_j$ (*постулат Бора*). Отсюда частота света, испускаемого атомами или молекулами:

$$\nu_{ij} = \frac{W_i - W_j}{h}. \quad (5.3)$$

Формула Бора объясняет вид оптических спектров, так как каждая линия спектра соответствует одному из квантовых пе-

переходов между энергетическими уровнями в данном веществе. Разреженные одноатомные газы, пары металлов, состоящие из отдельных, не взаимодействующих друг с другом атомов, дают при свечении линейчатые спектры. Более сложны молекулярные спектры, испускаемые парами многоатомных газов (CO_2 , H_2O), поскольку в молекулах, состоящих из взаимодействующих атомов, появляются дополнительные энергетические уровни, вызванные колебаниями атомов в молекуле и вращением их относительно общего центра масс. Излучение, обусловленное переходами электронов как между атомными, так и между колебательными и вращательными энергетическими уровнями в молекулах, приводит к образованию полосатых спектров. Сплошные спектры излучения от раскаленных твердых и жидких тел обусловлены переходами электронов между энергетическими уровнями, образованными совокупностью множества взаимодействующих между собой молекул и ионов, например, в кристаллической решетке твердого тела.

Для того чтобы квантовая система (атом, молекула) могла излучать фотоны, необходимо привести ее в возбужденное состояние, т. е. сообщить ей дополнительную энергию извне, например, путем нагревания вещества. При высоких температурах кинетическая энергия атомов может быть настолько велика, что при столкновениях валентные, или, как их называют, оптические, электроны получают энергию, достаточную для перехода на более высокие энергетические уровни. Перевести атомы в возбужденное состояние можно также, создавая в веществе электрический разряд, облучая его светом, ионизирующими излучениями. В возбужденном состоянии атомы и молекулы находятся очень короткое время (10^{-15} — 10^{-10} с), после чего переходят на нижележащие энергетические уровни, испуская фотоны. Отдельные атомы или молекулы совершают эти переходы независимо друг от друга, и поэтому испускание фотонов происходит беспорядочно. При спонтанном (самопроизвольном) излучении свет пространственно некогерентен. Это означает, что он представляет собой беспорядочную смесь отдельных волн, которые усиливают или ослабляют друг друга случайным образом. Световой фронт от такого источника напоминает волну на поверхности воды, в которую бросили горсть песчинок, тогда как когерентная волна напоминает волну, полученную на воде при бросании одного камня.

Другое свойство температурного излучения, вызванного нагревом вещества, — его широкий спектральный состав. Объясняется это тем, что хотя средняя квадратичная скорость атомов при данной температуре одинакова, истинные скорости у каждого атома различны, и распределение числа атомов по скоростям определяется законом Максвелла. Поэтому при столкновениях оптические электроны переходят на тем более высокие

энергетические уровни, чем больше относительная скорость атомов или молекул при их столкновениях. Отсюда следует, что электроны, переходя с возбужденных уровней на основные, испускают фотоны различных энергий, которым соответствуют разные длины волн, в результате чего распределение интенсивности света, излучаемого нагретыми телами, зависит от температуры. Мощность такого излучения также распределена в широком диапазоне длин волн, и на узкий спектральный участок, например, зеленый, приходится небольшая мощность. Так, мощность излучения Солнца во всем диапазоне длин волн равна 7 кВт с 1 см² его поверхности. Если же отфильтровать узкую полосу зеленого цвета шириной $\Delta\lambda = 1$ нм, то каждый квадратный сантиметр солнечной поверхности излучает в этом интервале всего 10 мкВт. Таким образом, температурные источники света испускают *спонтанное, некогерентное и монохроматические излучения* с малой мощностью при расчете на конкретную узкую область длин волн.

В 1916 г. А. Эйнштейн показал, что, кроме спонтанного излучения света, существует возможность *вынужденного излучения*. Если частота фотона, падающего на возбужденный атом, совпадает с одной из частот, которые этот атом может испускать в соответствии с (5.3), то атом испускает фотон с такой же частотой, как и частота падающего фотона, т. е. происходит резонансное излучение. По своим свойствам вынужденное резонансное излучение резко отличается от спонтанного. Испущенный фотон совпадает с падающим не только по частоте, но и по направлению излучения и оказывается поляризованным в той же плоскости, что и падающий фотон. Для реализации вынужденного излучения необходимо, чтобы отсутствовало спонтанное излучение, т. е. чтобы электроны, попав на возбужденные уровни, оставались там достаточно долго, дожидаясь того момента, когда к ним подлетит резонансный фотон. В некоторых так называемых активных средах можно создать подобную инверсную населенность уровней, иными словами, такое распределение электронов по энергетическим уровням, при котором в одном из возбужденных состояний находится больше атомов, чем в других состояниях с меньшей энергией. Резонансные фотоны вызывают испускание фотонов, в свою очередь, играющих роль резонансных, вследствие чего число излучаемых фотонов лавинообразно нарастает, и интенсивность излучения будет очень велика. Таким образом, *вынужденное излучение обладает большой интенсивностью, монохроматичностью и когерентностью*. На этом явлении основано действие оптических квантовых генераторов или лазеров, подробное рассмотрение устройства которых не входит в задачу данного пособия.

ФОТОМЕТРИЯ

Фотометрией называют раздел оптики, посвященный энергетическим характеристикам оптического излучения в процессах его испускания и взаимодействия с веществом (греч. фотос — свет, метрео — измеряю). Оптические излучения в зависимости от энергии и от спектрального состава вызывают в разных телах различные физические (нагрев, фотоэффект) и биологические действия (зрительное ощущение, ожог, гибель микробов). Поэтому фотометрические величины и единицы их измерения подразделяют на энергетические и эффективные, т. е. такие, которые связаны с определенным биологическим эффектом. Последние, в свою очередь, состоят из величин, используемых в видимом и ультрафиолетовом участках оптического спектра. Фотометрия, разумеется, не является частью биофизики, однако знание ее крайне важно для ветеринарного врача, так как биофизические и физиологические эффекты при облучении животных видимым и невидимым светом теснейшим образом связаны с энергетическими характеристиками света.

ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ ФОТОМЕТРИЧЕСКИЕ ВЕЛИЧИНЫ

Эти величины определяют энергетические характеристики излучения безотносительно к тому действию, которое оно оказывает на вещество; их обозначают с индексом e .

Поток излучения (Φ_e). Пусть в точке M находится источник света столь малых размеров, что на некотором расстоянии от него можно считать испускаемую им световую волну сферической (точечный источник). Поместим на расстоянии r от источника маленькую пластинку с площадью dS (рис. 66, а). Количество энергии, протекающей за время dt через поверхность dS , можно определить, например, покрыв пластинку черной краской и измерив поглощенную в ней энергию по повышению температуры пластинки.

Потоком излучения называют величину, характеризующую мощность излучения и равную энергии электромагнитной волны dW , протекающей в единицу времени через данную поверхность. Поток излучения измеряют в ваттах

$$\Phi_e = \frac{dW}{dt}. \quad (5.4)$$

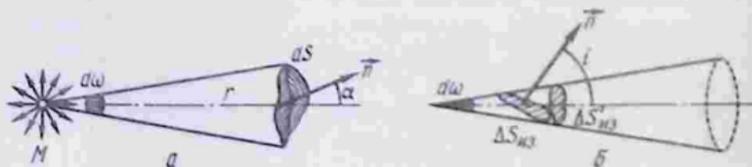


Рис. 66. Схемы к определению понятий:
а — потока излучения; б — яркости

Сила излучения (I_e). Множество световых лучей, опирающихся на контур площадки dS (рис. 66, а), образуют конус, ограничивающий часть пространства, называемую телесным углом ($d\omega$), в котором распространяется поток излучения. Если нормаль к площадке \vec{n} составляет угол α с направлением оси конуса, то величина телесного угла

$$d\omega = \frac{dS}{r^2} \cos \alpha. \quad (5.5)$$

Телесный угол измеряют в *стерадианах* (ср). Стерadianом называют телесный угол с вершиной в центре сферы, вырезающий на поверхности сферы площадь, равную квадрату радиуса сферы. Поскольку поверхность сферы равна $4\pi r^2$, то максимальный телесный угол равен 4π ср.

Силой излучения называют величину, численно равную потоку излучения, приходящемуся на единицу телесного угла:

$$I_e = \frac{d\Phi_e}{d\omega}. \quad (5.6)$$

Единица измерения силы излучения — ватт на стерадиан (Вт/ср). Если поток излучения распространяется равномерно по всем направлениям, то и сила излучения одинакова по всем направлениям и равна $I_e = \Phi_e/4\pi$. Величина потока излучения постоянна для данного источника света, и ее нельзя увеличить никакими приспособлениями (линзами, зеркалами). Однако поток можно направить в малый телесный угол и получить большую силу излучения в желаемом направлении (например, прожектор позволяет увеличивать силу света во много раз в направлении его оси).

Облученность (E_e). Облученностью называют величину, численно равную потоку излучения, падающему на единицу площади облучаемой поверхности $dS_{об}$:

$$E_e = \frac{d\Phi_e}{dS_{об}}. \quad (5.7)$$

Измеряется облученность в ваттах на квадратный метр (Вт/м²).

Так как из (5.5) и (5.6)

$$d\Phi_e = I_e d\omega = I_e \frac{dS_{об}}{r^2} \cos \alpha,$$

то

$$E_e = \frac{I_e}{r^2} \cos \alpha. \quad (5.8)$$

Таким образом, облученность поверхности от точечного источника света обратно пропорциональна квадрату расстояния

поверхности от этого источника, прямо пропорциональна косинусу угла между направлением лучей света и нормалью к поверхности и пропорциональна силе излучения.

Энергетическая светимость (или излучательность) (M_e) в точке светящейся поверхности численно равна величине потока излучения, который испускает элемент поверхности, содержащий данную точку, к площади этого элемента поверхности $dS_{из}$:

$$M_e = \frac{d\Phi_e}{dS_{из}}. \quad (5.9)$$

Единица измерения этой величины — ватт с квадратного метра ($Вт/м^2$). Излучение элемента поверхности происходит в телесный угол 2π ср.

Энергетическая яркость (L_e). Излучение в заданном направлении характеризуют энергетической яркостью — величиной, численно равной силе излучения, создаваемой в заданном направлении единицей видимой поверхности. Пусть $\Delta S_{из}$ — излучающая поверхность (рис. 66, б), а П — приемник излучения (зрачок глаза, отверстие фотоэлемента), $d\omega$ — заполненный излучением телесный угол. Видимой поверхностью будет $\Delta S'_{из} = \Delta S_{из} \cos i$, где i — угол между нормалью к поверхности $\Delta S_{из}$ и осью телесного угла. Видимая приемником П яркость поверхности $\Delta S_{из}$ будет равна

$$L_e = \frac{I_e}{\Delta S_{из} \cos i} = \frac{d\Phi_e}{d\omega \Delta S_{из} \cos i}. \quad (5.10)$$

Единица измерения энергетической яркости — $Вт/(м^2 \cdot ср)$.

При наблюдении светящегося тела под разными глазами его яркость может меняться, однако для некоторых источников она не зависит от направления. О таких источниках говорят, что они подчиняются закону Ламберта. Для них между светимостью и яркостью существует простое соотношение: $M = \pi L$. Закону Ламберта подчиняются светящиеся поверхности, рассеивающие свет диффузно, т. е. различные матовые поверхности (молочное стекло, гипс, поверхности, покрытые окисью магния и др.).

Доза, или экспозиция (H_e). Это величина энергии, приносимой потоком излучения на единицу поверхности облучаемого тела за промежутки времени Δt : $H_e = E \Delta t$ (5.11). Доза измеряется в Дж/м².

Спектральная плотность энергетической светимости (r). Все вышеприведенные определения относятся к монохроматическому потоку излучения. Интенсивности света, создаваемого нагретыми телами, в различных участках спектра неодинаковы. В связи с этим для немонахроматического потока введено понятие спектральной плотности энергетической светимости, т. е.

светимости, приходящейся на диапазон длин волн от λ до $\lambda + d\lambda$:

$$r(\lambda, T) = \frac{dM_e}{d\lambda} \quad (5.12)$$

Иными словами, величина r численно равна энергетической светимости тела, приходящейся на единичный интервал длин волн. Измеряется эта величина в Вт/м³. Обозначение $r(\lambda, T)$ указывает, что r зависит как от длины волны данного участка спектра, так и от температуры излучающего тела.

Зная вид функции $r(\lambda, T)$, можно вычислить величину потока энергии, переносимой электромагнитной волной в конечном интервале длин волн от λ_1 до λ_2 , путем интегрирования

$$\Phi_e = S_{\text{изл}} \int_{\lambda_1}^{\lambda_2} r(\lambda, T) d\lambda \quad (5.13)$$

СВЕТОВЫЕ ФОТОМЕТРИЧЕСКИЕ ВЕЛИЧИНЫ

Световые фотометрические величины характеризуют не просто восприятие энергии, а именно ее световое восприятие так называемым средним светоадаптированным человеческим глазом, выделяющим из всего электромагнитного спектра узкий участок длин волн от 380 до 760 нм. Чувствительность глаза к различным участкам спектра характеризуют величиной *относительной спектральной световой эффективности* $V(\lambda)$ (устаревшее, но встречающееся в ветеринарной литературе название — относительная видность). На основании многочисленных измерений получены значения функции $V(\lambda)$ (см. приложение 6). Длине волны в 555 нм соответствует максимальная чувствительность глаза, и значение V для этой длины волны принимают равным единице: $V(555) = 1$.

Остальные значения функции $V(\lambda)$ показывают, во сколько раз чувствительность глаза для данной длины волны меньше его максимальной чувствительности. Значения V для длин волн более 760 нм и менее 380 нм принимаются равными нулю. Лишь для немногих людей кривая $V(\lambda)$ отклоняется от нормальной. Зависимость $V(\lambda)$ лежит в основе построения системы световых фотометрических величин и их единиц.

Эти величины, в отличие от энергетических, обозначают с индексом v (англ. vision — зрение).

Световой поток (Φ_v). Световым потоком называют *поток излучения, оцениваемый по зрительному ощущению*. Его можно измерять в ваттах. Единицы фотометрических величин были в прошлом веке определены независимо от энергетических единиц, и поэтому световой поток измеряют в люме-

нах (лат. lumen — свет). Установлено, что один ватт излучения зеленого цвета с длиной волны 555 нм соответствует 683 лм. Световой поток, создаваемый излучением с другой длиной волны λ_i , будет равен $683 \cdot V(\lambda_i)$ лм. Например, 1 Вт излучения синего цвета с длиной волны $\lambda_i = 480$ нм соответствует $V(480) = 0,14$ [см. приложение 6]. Поэтому $\Phi_v = 683 \cdot 0,14 = 95,62$ лм. Очевидно, что световые потоки, создаваемые ультрафиолетовыми или инфракрасными излучениями, равны нулю при любом значении их потока излучения.

Если излучения немонахроматические, то с учетом (5.13) световой поток в интервале длин волн от λ_1 до λ_2 равен

$$\Phi_v = 683 \int_{\lambda_1}^{\lambda_2} V(\lambda) r(\lambda, T) d\lambda. \quad (5.14)$$

Остальные световые величины определяют аналогично энергетическим, но некоторые из них имеют иные названия. Так, величину $I_v = d\Phi_v/d\omega$ называют силой света и измеряют в канделах (англ. candela — свеча). Из практических соображений оказалось удобным в качестве основной светотехнической единицы принять не люмен, а канделу. Международный эталон канделы представляет собой устройство, в котором созданы условия излучения, аналогичные с излучением абсолютно черного тела. В этом устройстве находится образец платины при температуре затвердевания (2046,6 К). Принято, что такой эталон излучает по нормали к своей поверхности с 1 см^2 силу света в 60 кд. Люмен определяют как световой поток, испускаемый точечным источником света в 1 кд в телесный угол 1 ср при условии, что источник находится в вершине этого телесного угла ($\text{лм} = \text{кд} \cdot \text{ср}$). Очевидно, что полный световой поток, создаваемый точечным источником света в 1 кд , равен $\Phi_v = 4\pi I = 12,56$ лм.

Энергетической величине облученности соответствует световая величина — освещенность: $E_v = d\Phi_v/dS$, измеряемая в люксах ($\text{лк} = \text{лм}/\text{м}^2$). Светимость и яркость определяются формулами (5.9) и (5.10), но измеряется светимость в $\text{лм}/\text{м}^2$, а яркость в нитах ($\text{нт} = \text{кд}/\text{м}^2$).

Для измерения освещенности используют люксметры, основной частью которых служит фотоэлемент, создающий фототок, пропорциональный освещенности окна прибора. Миллиамперметр, регистрирующий фототок, проградуирован в люксах.

Физиологическое действие света на человека и животных в значительной степени зависит от освещенности. При малых освещенностях глаз с трудом различает мелкие предметы и быстро устаёт, если приходится читать, рисовать и пр. При больших освещенностях свет оказывает вредное действие на сетчатку и возбуждающее действие на нервную систему. Раци-

ональное распределение освещенности в производственных помещениях играет большую роль в повышении производительности труда и в увеличении продуктивности сельскохозяйственных животных. Поэтому установлены гигиенические нормы освещенности жилых и производственных помещений, обеспечивающие наилучшие условия быта, работы и содержания животных. Соблюдение норм освещенности обязательно для всех руководителей предприятий в нашей стране. Некоторые данные об источниках света и нормах освещенности приведены в таблице 14 и выводе.

14. Сила света и яркость некоторых светящихся тел

Источник света	Сила света I_v , кд	Источник света	Яркость L_v , нт
Лампочка карманного фонаря	0,5	Ночное безлунное небо	10^{-4}
Фара велосипеда	60	Полная луна	$2,5 \cdot 10^3$
Лампа накаливания мощностью 60 Вт	50	Пламя свечи	10^3
Солнце	$3 \cdot 10^{27}$	Ясное дневное небо	$1,5 \cdot 10^4$
		Солнце в зените	$5 \cdot 10^8$

Нормы освещенности от ламп накаливания

Наименование помещений	Наименьшая освещенность E_v , лк
Аудитории, лаборатории (на уровне поверхности стола)	150
Читальные залы »	100
Комнаты и общежитиях »	50
Классная доска (на уровне пола)	150
Доильный зал коровника (на полу)	30
Вымя коровы при доении	75
Помещения для содержания молодняка	
проходы и секции	10
все остальные площади	5
Помещения для птиц при клеточном кормлении	
по фронту кормушек	20
Помещения для кормления свиней	10

ФОТОМЕТРИЧЕСКИЕ ВЕЛИЧИНЫ

ДЛЯ УЛЬТРАФИОЛЕТОВОЙ ЧАСТИ СПЕКТРА

Ультрафиолетовое излучение не вызывает светового ощущения у человека и многих животных, и его действие сводится к двум эффектам: эритемному и бактерицидному. Эритемой называют покраснение кожи или слизистых оболочек за счет гиперемии, т. е. увеличения кровенаполнения тканей в результате

расширения артериол у поверхности кожи. Считают, что основная роль в этом явлении принадлежит образуемому при ультрафиолетовом облучении *гистамину*, обладающему сильным сосудорасширяющим действием. Однако возможно, что в создании эритемы играют роль и другие факторы, механизм которых еще недостаточно ясен. Относительная спектральная эритемная чувствительность кожи определяется зависимостью относительной эритемной чувствительности $V_3(\lambda)$ от длины волны. Максимальное значение $V_3(\lambda)$, принятое за единицу, соответствует длине волны 296,7 нм, т. е. $V_3(296,7) = 1$. Вторым максимумом, послабее, приходится на длину волны 253,7 нм. Следует отметить, что форма кривых и значение V_3 для второго максимума несколько различаются у разных исследователей.

Эритемным потоком называют поток ультрафиолетового излучения, оцениваемый по его эритемному действию. Измеряют его в эрах. Принято считать, что 1 Вт излучения с длиной волны 296,7 нм создает поток в 1 эр. Излучение мощностью 1 Вт с другой длиной волны создает поток $V_3(\lambda)$ эр. Для немонахроматического излучения суммарный поток:

$$\Phi_3 = \int_{\lambda_1=200 \text{ нм}}^{\lambda_2=380 \text{ нм}} V_3(\lambda) r(\lambda, T) d\lambda. \quad (5.15)$$

Аналогично (5.5) — (5.11) определяются и остальные эритемные величины: *сила эритемного облучения* (эр/ср), *эритемная облученность* (эр/м²) и др.

Бактерицидность называют свойство ультрафиолетового излучения вызывать в диапазоне 200—320 нм необратимые процессы коагуляции белковых веществ у многих бактерий, ведущей к их гибели. Бактерицидность проявляется также и в повышении иммунобиологических свойств организма. Эффективность бактерицидного действия определяется зависимостью $V_6(\lambda)$. Максимальная бактерицидность приходится на длину волны 254 нм. Бактерицидность за пределами диапазона 200—320 нм пренебрежимо мала.

Бактерицидным потоком называют поток излучений, оцениваемый по его бактерицидному действию. Измеряют его в бактах. Принято, что 1 Вт монохроматического излучения с длиной волны 254 нм соответствует бактерицидному потоку в 1 бакт. Излучение с другой длиной волны создает поток в $V_6(\lambda)$ бакт. Например, излучение мощностью 1 Вт с длиной волны 280 нм создает поток в 0,6 бакт. Суммарный бактерицидный поток равен $\lambda_2 = 320$ нм. Отсюда

$$\Phi_6 = \int_{\lambda_1=200 \text{ нм}}^{\lambda_2=320 \text{ нм}} V_6(\lambda) r(\lambda, T) d\lambda. \quad (5.16)$$

Остальные бактерицидные величины определяются аналогично энергетическим: сила бактерицидного излучения (бакт/ср), бактерицидная облученность (бакт/м²) и т. п.

Ультрафиолетовое излучение с длиной волны менее 200 нм также оказывает биологическое воздействие, но оно настолько сильно поглощается воздухом, что его интенсивность уже на расстоянии нескольких сантиметров от источника излучения можно считать пренебрежимо малой, и в физиотерапевтической и зоогигиенической практике оно не применяется.

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ СВЕТА С ВЕЩЕСТВОМ

ПОГЛОЩЕНИЕ СВЕТА

При прохождении света через вещество часть фотонов захватывается атомами вещества и световой поток ослабляется. Захват фотона может происходить вследствие фотоэффекта или вследствие возбуждения атома, при котором фотон переводит оптические электроны атома на более высокие энергетические уровни. Чем больше атомов и молекул встретится на пути светового потока, тем больше вероятность захвата фотона и тем больше поглощение света. Направим на плоскую поверхность цилиндра параллельный пучок света вдоль оси цилиндра ОХ (рис. 67). Пусть I_0 — интенсивность падающего света. На расстоянии x от поверхности мысленно выделим бесконечно тонкий слой вещества dx . Интенсивность света dI , поглощенного этим слоем, пропорциональна интенсивности падающего на него света I и количеству атомов, находящихся в этом слое, которое пропорционально толщине слоя dx : $dI = -\kappa I dx$. Знак минус означает, что интенсивность света в направлении оси ОХ уменьшается. Коэффициент пропорциональности κ характеризует поглощение света в слое единичной толщины и называется показателем поглощения.

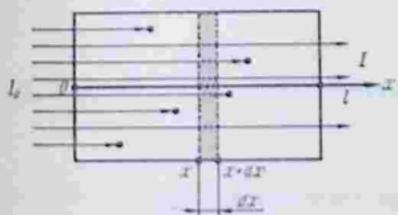


Рис. 67. Схема к выводу закона поглощения света (черными точками обозначены атомы, в которых фотоны были захвачены электронами)

Перепишем равенство в виде: $dI/I = -\kappa dx$ и проинтегрируем его от одной поверхности до другой, т. е. левую часть от I_0 до I , а правую — от 0 до l , где l — толщина цилиндра:

$$\int_{I_0}^I \frac{dI}{I} = - \int_0^l \kappa dx.$$

Считая показатель поглощения не зависящим от расстояния и от интенсивности света, после интегрирования получим: $\ln I =$

$-\ln I_0 = -\chi l$. Отсюда

$$I = I_0 e^{-\chi l}. \quad (5.17)$$

Из этой формулы видно, что *показатель поглощения есть величина обратная толщине такого слоя вещества, который ослабляет интенсивность света в e раз* (т. е. примерно в 2,3 раза). Размерность показателя поглощения — м^{-1} .

Уравнение (5.20) носит название *закона Бугера* (по имени французского ученого Пьера Бугера, который установил этот закон опытным путем в 1729 г.).

Опыт показывает, что во многих случаях, когда свет поглощается молекулами вещества, растворенного в прозрачном растворителе, показатель поглощения пропорционален числу поглощающих свет молекул на единицу длины светового пучка, или, что то же, на единицу объема, т. е. пропорционален концентрации раствора: $\chi = \alpha C$, где α — показатель поглощения света на единицу концентрации вещества. Эта зависимость была установлена в 1852 г. немецким ученым А. Бером. Подставляя значение в (5.17), получим закон Бугера — Бера

$$I = I_0 e^{-\alpha Cl}. \quad (5.18)$$

Следует, однако, отметить, что такая простая зависимость показателя поглощения от концентрации раствора наблюдается далеко не всегда.

Прологарифмировав равенство (5.21) и перейдя от натуральных логарифмов к десятичным, найдем значение показателя поглощения

$$\alpha = \frac{1}{Cl} \ln \frac{I_0}{I} = \frac{2,3}{Cl} \lg \frac{I_0}{I}.$$

Десятичный логарифм отношения интенсивности падающего на вещество света к интенсивности света, прошедшего через это вещество, называют оптической плотностью вещества: $D = \lg(I_0/I)$.

Таким образом,

$$D = \frac{1}{2,3} \alpha Cl = \epsilon Cl, \quad (5.19)$$

где мы обозначили $\alpha/2,3 = \epsilon$.

Оптическая плотность раствора пропорциональна концентрации вещества в растворе и толщине слоя, в котором происходит поглощение. Оптическая плотность характеризует поглощающую способность вещества. Если свет поглощается сложной системой (например, биологической тканью), то общая величина оптической плотности такой системы равна сумме оптических плотностей составляющих ее компонентов, что объ-

ясняется независимостью акта поглощения фотонов одним компонентом от свойств другого компонента.

Отношение $T=I/I_0$ называют коэффициентом пропускания. Очевидно, что $D=\lg(1/T)$. Измерение коэффициента пропускания сводится к измерению интенсивностей света, падающего на измерительный прибор (фотоэлемент или фотоумножитель — ФЭУ), без исследуемого объекта (I_0) и после прохождения через объект (I).

Оптическая плотность, равная 1, соответствует пропусканию 0,1 или 10%. Оптическая плотность, равная 2, соответствует 1% пропускания и т. д.

Показатель поглощения и оптическая плотность зависят от длины волны. Зависимость оптической плотности от длины волны называют спектром поглощения. График этой зависимости представляет собой кривую с максимумами в определенных интервалах длин волн, в которых происходит сильное поглощение света данным веществом. Эти интервалы называют полосами поглощения. У прозрачных тел (вода, стекло) полосы поглощения находятся в инфракрасной или в ультрафиолетовой части спектра. У белков максимум поглощения соответствует 250 нм, у нуклеиновых кислот — 60 нм и т. п. У окрашенных тел полосы поглощения лежат (хотя бы частично) в видимой части спектра. Так, зеленое тело поглощает свет во всех участках видимого спектра, кроме зеленого. Если же зеленое тело осветить, например, красным светом, то тело будет казаться «черным», так как красная часть спектра этим телом поглощается.

Если свет от источника, дающего сплошной спектр, пропустить через разреженный газ или пар, то на спектре появятся черные линии или полосы, соответствующие линиям или полосам спектра излучения данного газа или пара. Спектры поглощения объясняются *законом Кирхгофа*, согласно которому испускательная способность вещества при данной температуре и длине волны пропорциональна его поглощательной способности.

Многие растения имеют зеленую окраску, обусловленную хлорофиллом (точнее, несколькими видами хлорофилла — *a*, *b* и др.). Так, у хлорофилла *a* имеются две полосы поглощения в интервалах 400—440 нм и 600—630 нм, т. е. почти во всех участках видимого спектра, кроме зеленого и немного красного. Поэтому листья растений имеют зеленую окраску, слегка подкрашенную красным цветом, что хорошо известно художникам и было доказано К. А. Тимирязевым. Остальные участки спектра листья поглощают, и энергия поглощенного света расходуется на фотосинтез и частично на их нагревание.

Степень поглощения света веществом определяется его мо-

лекулярным составом. Иногда достаточно небольшого отличия в строении молекул двух веществ, чтобы вызвать существенные различия в степени поглощения ими света. Так, строение молекулы *гема* (красящего вещества гемоглобина) весьма сходно со строением молекулы хлорофилла *а*. Активные центры обеих молекул, захватывающие фотоны, состоят из порфириновых колец, однако в центре активной группы хлорофилла находится атом магния, а в молекуле гема — атом железа, который и определяет красную окраску крови вместо зеленой окраски листьев. Окраска минералов, а следовательно, и поглощение ими света зависят иногда от очень малых количеств примесей металлов железной группы (марганец, железо, хром). Особенно сильное влияние оказывает хром, который в связи с этим и получил свое название (греч. *хрома* — цвет). Так, при небольших примесях ионов Cr^{3+} к окиси алюминия Al_2O_3 получается красноватый минерал рубин, используемый в качестве активного вещества в лазерах. Интересно, что большие количества того же хрома вызывают окраску этого минерала в зеленый цвет (изумруд). Расположение полос поглощения и окраска вещества зависят также и от валентности входящих в него ионов примесей. Например, железо, входящее в состав минерала в виде Fe^{2+} , окрашивает его в зеленый цвет, а железо в виде Fe^{3+} — в красный цвет.

ФИЗИЧЕСКИЕ ЯВЛЕНИЯ, СОПРОВОЖДАЮЩИЕ ПОГЛОЩЕНИЕ СВЕТА ВЕЩЕСТВОМ

В начале любого процесса взаимодействия света с веществом находится акт поглощения фотона электроном. Если энергия фотона больше работы выхода электрона из атома, то происходит фотоэффект, который приводит к ионизации атомов и разрывам химических связей между атомами в молекулах. Фотоны с меньшей энергией переводят атомные электроны из основного состояния на более высокие энергетические уровни, что приводит к возбуждению атомов и молекул. Однако атомы и молекулы, как правило, не могут долго находиться в возбужденном состоянии и передают избыточную энергию окружающей среде в одном из следующих процессов.

1. Безызлучательный переход в основное состояние, при котором энергия возбуждения передается окружающим молекулам и в конечном счете переходит в теплоту. Точно так же переходит в теплоту и энергия электронов, переведенных в основное состояние в результате фотоэффекта, если эти электроны остаются внутри облучаемого тела.

2. Фотохимическая реакция, т. е. реакция, обусловленная возбуждением молекулы фотоном или ионизацией молекулы при вылете из нее фотоэлектрона.

3. Люминесценция — переход электронов в основное состояние в молекуле с испусканием одного или последовательно нескольких фотонов.

Последние два процесса играют особенно важную роль в биофизике, и мы рассмотрим их более подробно.

ФОТОХИМИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ И ФОТОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ

Фотохимическими называют реакции, протекающие под действием света. Поскольку любые химические реакции обусловлены процессами, происходящими с валентными электронами, то очевидно, что химическое действие света определяется его взаимодействием с электронами, находящимися на внешних слоях электронных оболочек атомов. Поскольку количество поглощенной энергии пропорционально произведению потока излучения Φ_e на время, в течение которого тело подвергается освещению (т. е. доза излучения), то очевидно, что *различные световые потоки производят одинаковое фотохимическое действие, если $\Phi_1 \Delta t_1 = \Phi_2 \Delta t_2$.* Это положение представляет собой основной закон фотохимии и называется *законом Бунзена и Роско*.

Число φ , показывающее, какая часть фотонов N из общего числа фотонов, поглощенных телом N_n , вызвала фотохимические процессы, называют квантовым выходом реакции $\varphi = N/N_n$. Если каждый поглощенный фотон вызывает реакцию, то квантовый выход равен 100%. Однако обычно он не превышает нескольких процентов или долей процента. Например, квантовый выход реакции инактивации ферментов составляет примерно 0,1—0,01%.

Следует различать первичные и вторичные фотохимические реакции, так как многие из прореагировавших с фотонами молекул дают начало другим реакциям, происходящим с соседними молекулами. Эйнштейн показал, что *каждой прореагировавшей молекуле соответствует только один поглощенный фотон*, а следовательно, *число прореагировавших молекул в первичной фотохимической реакции пропорционально числу поглощенных фотонов*.

ТИПЫ ФОТОХИМИЧЕСКИХ РЕАКЦИЙ

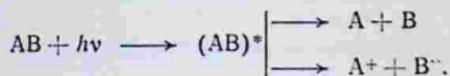
Фотоприсоединение. К возбужденному атому или молекуле присоединяются нейтральные молекулы. Обозначим вступающие в реакцию молекулы А и В, а возбужденные молекулы соответственно A^* и B^* .

К этому типу реакций относятся:

а) фотодимеризация или фотополимеризация, протекающие по схеме $A + A + h\nu \rightarrow A + A^* \rightarrow AA^*$;

- б) фотоокисдирование $A + O_2 + h\nu \rightarrow A^* + O_2 \rightarrow OAO$;
 в) фотогидратация $A + H_2O + h\nu \rightarrow A^* + H_2O \rightarrow HAOH$ и др.

Фотораспад. Он происходит с разрывом химических связей на радикалы, ионы или нейтральные молекулы



Подобные реакции наблюдают при облучении большими дозами ультрафиолета аминокислот, белков, нуклеиновых кислот, и обычно за ними следуют различные вторичные реакции. Примером фотораспада могут служить очень важные для жизни на Земле кислородно-озонные реакции. Под действием ультрафиолетового излучения Солнца в стратосфере происходит диссоциация молекул кислорода: $O_2 + h\nu \rightarrow 2O$. Образовавшиеся активные атомы кислорода присоединяются к молекулам кислорода и образуют озон: $O + O_2 \rightarrow O_3$. Разложение озона происходит также путем фотохимической реакции: $O_3 + h\nu \rightarrow O_2 + O$. Оба этих процесса приводят в конечном счете к образованию на высоте около 25 км слоя озона толщиной 2—3 км. На больших высотах озона образуется мало из-за незначительной концентрации кислорода в стратосфере, а до нижележащих слоев атмосферы доходит гораздо меньше ультрафиолетового излучения, способного вызвать вышеприведенные реакции. Слой озона в стратосфере почти полностью поглощает ультрафиолетовое излучение Солнца с длинами волны менее 290 нм, которое привело бы к гибели живых существ на нашей планете (во всяком случае, на ее поверхности). Кроме того, озон имеет еще полосу поглощения в инфракрасной области с длиной волны около 10 мкм, а именно на эту часть спектра приходится максимум теплового излучения Земли. Таким образом, озон задерживает 20% теплового излучения планеты и служит своего рода тепловым экраном, уменьшающим тепловые потери Земли в космическое пространство. К сожалению, следует отметить, что в последние десятилетия происходит частичное разрушение озонного слоя за счет промышленного производства и высотной авиации, выбрасывающих в атмосферу окислы азота и другие химические соединения. Над Антарктидой за последние годы образовалась «озонная дыра» площадью до 5 млн км². Если «дыра» будет расширяться в сторону населенных территорий, то это может привести к росту различных заболеваний среди людей и животных и к другим, пока еще непредсказуемым экологическим последствиям.

К числу широко известных реакций фотораспада относится реакция разложения бромистого серебра в фоточувствительных материалах. Под действием фотона из молекулы бромистого

серебра удаляется электрон, и соединяющая молекулу ионная связь разрывается, в результате чего образуются мельчайшие частички металлического серебра, создающие так называемое скрытое изображение. Видимое изображение получается после обработки фотоматериала в проявителе, который вызывает усиленное выделение металлического серебра в местах скрытого изображения.

Фотосинтез. Это фотохимическая реакция синтеза органических веществ из углерода неорганических соединений и воды с образованием свободного молекулярного кислорода, протекающая в растениях и бактериях с участием хлорофиллов и некоторых других пигментов (каротиноиды, каротинолы и др.), которые играют роль катализаторов. В растениях углерод поглощается в виде CO_2 . Фотоны разрывают прочную связь между кислородом и углеродом в молекуле CO_2 , и при этом образуются углеводороды, способные к дальнейшему окислению в организме животных. В простейшем случае, когда в растениях конечными продуктами фотосинтеза являются углеводороды, этот процесс, минуя промежуточные стадии, можно представить следующей реакцией: $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} + h\nu \xrightarrow{\text{хлорофилл}} \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + \text{O}_2 + 469 \text{ кДж/моль}$.

Продукты этой реакции — кислород и углевод, из которого образуется глюкоза ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$). Реакция фотосинтеза обратна реакции, происходящей при дыхании, т. е. образованию CO_2 и H_2O из органических соединений и кислорода.

Фотосинтез отличается от остальных фотохимических процессов тем, что он приводит к аккумуляции энергии света в виде свободной энергии химических связей в $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ и в дальнейшем в глюкозе, так как свободная энергия $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ больше свободной энергии CO_2 и H_2O на 469 кДж/моль. Фотосинтез поэтому является единственным процессом, посредством которого органический мир пополняет свои запасы свободной энергии за счет энергии солнечного излучения, в то время как в процессах жизнедеятельности эта свободная энергия непрерывно растрачивается. Существенное отличие фотосинтеза от других биохимических реакций, происходящих в темноте (например, от синтеза белка в клетках животных), заключается в том, что только при фотосинтезе сложные вещества получают непосредственно из таких простых веществ, как вода и CO_2 . Во всех других процессах в клетке синтез одних веществ связан с распадом других, поскольку необходимая для синтеза энергия черпается за счет энергии распада этих веществ.

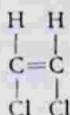
Механизм фотосинтеза достаточно сложен и рассматривается в специальных курсах. Вкратце суть его сводится к тому, что пигменты в хлоропластах растений поглощают фотоны и их молекулы переходят в возбужденное состояние; при этом часть энергии излучается в актах люминесценции и часть пере-

ходит в теплоту. Вслед за этим происходит ряд процессов, в которых энергия возбужденных молекул пигментов расходуется на переносы электронов, окисление молекул воды с выделением свободного молекулярного кислорода и накоплением восстановленных пиридиннуклеотидов и АТФ. Эти богатые энергией соединения вступают в ряд темновых реакций, приводящих к связыванию и восстановлению CO_2 . Считается, что на образование одной молекулы O_2 , т. е. на протекание вышеприведенной суммарной реакции, расходуется 8 фотонов, т. е. квантовый выход реакции $\varphi = 1/8$.

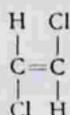
Существуют реакции фотосинтеза, протекающие и без выделения O_2 , например у некоторых микроорганизмов: $2\text{H}_2\text{S} + \text{CO}_2 + h\nu \rightarrow \text{CH}_2\text{O} + \text{H}_2\text{O} + 2\text{S}$. Эта реакция характерна для пурпурных и зеленых серобактерий.

Фотосинтез имеет исключительно важное значение для жизни на нашей планете. В одну минуту солнечный свет приносит на поверхность Земли $2 \cdot 10^{24}$ Дж энергии. Около 2%, т. е. $4 \cdot 10^{22}$ этой энергии, поглощается фотосинтезирующими веществами. При этом поглощается $2 \cdot 10^{12}$ т CO_2 и выделяется $1,3 \cdot 10^{11}$ т кислорода ежегодно. Этот кислород — основной, если не единственный источник, поддерживающий кислородный баланс земной атмосферы. За счет фотосинтеза ежегодно на Земле в пересчете на углерод синтезируется $\sim 10^{11}$ т органических веществ. До 80% этого количества приходится на долю фотосинтеза в фитопланктоне в морях и океанах. О роли фотосинтеза писал еще в 1879 г. великий русский ученый К. А. Тимирязев: «Едва ли какой процесс, совершающийся на поверхности Земли, заслуживает в такой степени всеобщего внимания, как тот далеко еще не разгаданный процесс, который происходит в зеленом листе, когда на него попадает луч Солнца. Рассматриваемый с химической точки зрения — это процесс, в котором неорганическое вещество, углекислота и вода превращаются в органическое. Рассматриваемый с физической точки зрения — это тот процесс, в котором живая сила солнечного луча превращается в химическое напряжение, в запас работы. Рассматриваемый с той или с другой стороны — это процесс, от которого в конечной инстанции зависят все проявления жизни на нашей планете, а следовательно, и благосостояние всего человечества». Эти замечательные слова К. А. Тимирязева особенно актуальны в наше время, когда вырубаются леса, зеленые листья которых питают кислородом нашу планету, и когда загрязняются океаны и гибнет фитопланктон — основной потребитель солнечной энергии в океанах и источник питания, лежащий в основе океанского экологического цикла. Без активной борьбы за охрану окружающей среды может нарушиться экологическое равновесие, важнейший элемент которого — фотосинтез.

Фотоизомеризация и некоторые другие реакции. Напомним, что изомерами называют химические соединения, обладающие одинаковым составом, но различающиеся по расположению в них атомов или групп атомов в пространстве. Изомеры могут быть разных видов. В частности, в геометрических изомерах группы атомов по-разному расположены относительно двойной связи $C=C$. Таковы, например, изомеры 1,2-дихлорэтилена.



цис-конфигурация



транс-конфигурация

Обе изомерные формы различаются некоторыми физическими и химическими свойствами. Например, температуры кипения цис- и транс-изомеров 1,2-дихлорэтилена равны соответственно 60,1 и 48,4 °С. Обычно один из изомеров менее устойчив и переходит в другой изомер под действием определенных физических факторов: нагревания, освещения и др. Одна из важных фотобиологических реакций изомеризации происходит в сетчатке глаза.

Фотохимические реакции лежат в основе многих фотобиологических процессов, первичным актом в которых является поглощение фотона, за которым следует длинная цепочка превращений примерно в следующей последовательности: переход хромофорных молекулярных групп в возбужденное состояние → миграция энергии возбужденного состояния от одной группы молекул к другой → первичный фотофизический процесс и появление первичных фотопродуктов → промежуточные процессы → образование первичных стабильных химических продуктов → биохимические процессы → конечный фотобиологический эффект. Рассмотрение всех этих сложнейших процессов составляет предмет одного из разделов биофизики — фотобиологии.

ЛЮМИНЕСЦЕНЦИЯ

КВАНТОВЫЙ МЕХАНИЗМ ЛЮМИНЕСЦЕНЦИИ

Как было показано выше, излучение фотона происходит при переходе атомного электрона с более высокого на низшие энергетические уровни. Перевести атомы в возбужденное состояние, при котором оптические электроны находятся на более высоких энергетических уровнях, можно, нагревая тело до высокой температуры. Кинетическая энергия беспорядочного теплового движения атомов увеличивается, и при столкновениях они переводят друг друга в возбужденное состояние. Одна-

ко сообщить дополнительную энергию электронам в атомах можно и другими способами, например облучением светом, рентгеновскими лучами, элементарными частицами. Если электроны задерживаются на более высоких энергетических уровнях и испускание фотона происходит через промежуток времени, значительно превышающий период излучаемых световых волн ($\sim 10^{-14}$ с), то явление излучения света носит название люминесценции (лат. *luminus* — свет, *escent* — суффикс, означающий слабое действие). *Люминесценцией называют излучение, представляющее собой избыток над тепловым излучением тела при данной температуре при условии, если это излучение обладает длительностью послесвечения от 10^{-10} с и больше.* Временем послесвечения считают промежуток времени между моментом перевода атома или молекулы в возбужденное состояние и моментом испускания ими фотона.

Люминесценция — довольно широко распространенное явление, наблюдаемое в газах, жидкостях и твердых телах. К люминофорам, т. е. к люминесцирующим телам, относят газы, светящиеся в разрядных трубках, пары серы, йода, натрия, соли ряда элементов, соединения бензольного ряда, ароматические соединения (нафталин, антрацен и др.), разные виды красителей, неорганические кристаллы с примесями тяжелых металлов (сернистый цинк с примесями меди или марганца и т. п.) и многие другие вещества.

По длительности свечения люминесценцию подразделяют на *флуоресценцию* (кратковременное свечение) и *фосфоресценцию* (длительное послесвечение), однако границы между этими видами свечений условны, так как не существует строгого разделения понятий кратковременное и длительное свечение, которые связаны с видами регистрирующих приборов.

В соответствии с типом возбуждения различают несколько типов люминесценции.

Фотолюминесценция возникает при освещении видимым или ультрафиолетовым светом. Наблюдается во всех агрегатных состояниях вещества.

Хемилюминесценция — свечение, сопровождающее экзотермические химические реакции. К этому типу относится, например, уже упоминавшееся свечение фосфора при окислении. Частным случаем хемилюминесценции является *биохемилюминесценция*, т. е. свечение в живых организмах в результате происходящих в них химических реакций.

Катодолюминесценция, вызываемая действием катодных лучей, т. е. потоком электронов, ускоренных электрическим полем. Этот вид люминесценции наблюдается в газоразрядных трубках, в которых быстрые электроны возбуждают атомы газа, а также в кристаллах и кристаллических порошках, которыми покрывают электронно-лучевые трубки.

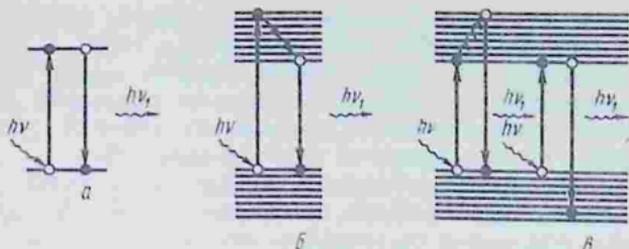


Рис. 68. Энергетические диаграммы люминесценции:
a — резонансная люминесценция ($\nu_1 = \nu$, $\lambda_1 = \lambda$); *б* — стоксова люминесценция ($\nu_1 < \nu$, $\lambda_1 > \lambda$); *в* — антистоксова люминесценция ($\nu_1 > \nu$, $\lambda_1 < \lambda$)

Рентгенолюминесценция и радиоломинесценция, вызываемые рентгеновскими лучами и ионизирующими излучениями.

Триболюминесценция, возникающая при трении или при раскалывании некоторых веществ (например, кристаллов сахара). Имеются и другие виды люминесценции.

Фотолюминесценция начинается с акта поглощения фотона с энергией $h\nu$ атомом или молекулой, которые переходят в возбужденное состояние. В простейшем случае, когда вещество состоит из практически не взаимодействующих атомов (атомные пары Na, Hg и др.), возбужденный атом возвращается в основное состояние и излучает фотон с той же энергией. Это явление происходит с длительностью послесвечения порядка 10 нс, и его называют резонансной флуоресценцией (резонансной потому, что частоты падающего и испускаемого света одинаковы, как, например, при механическом резонансе, когда частоты вынуждающей силы и собственных колебаний системы совпадают). Схема этого процесса показана на рисунке 68.

На энергию электрона в молекуле оказывают влияние вращательное движение молекулы и колебания атомов в молекуле; поэтому энергетические диаграммы молекул состоят не из отдельных уровней, а из полос, в каждой из которых имеется много близко расположенных друг от друга подуровней. Если падающий фотон поднимает электрон на один из верхних подуровней, то переход электрона в исходное состояние обычно начинается с перехода на один из низших возбужденных подуровней (рис. 68, б). Фотоны при этом не излучаются, и энергия электронов в молекуле переходит безызлучательно в тепловую энергию жидкости или кристаллической решетки. При переходе с нижнего возбужденного подуровня на основной излучается фотон с энергией, меньшей энергии падающего фотона: $h\nu_{\text{люм}} = h\nu_{\text{погл}} - E_{\text{тепл}}$. Поэтому длина волны света, испускаемого при люминесценции, больше длины волны падающего света. Это положение, называемое правилом Стокса (1852 г.), выполняется достаточно часто, но не всегда. При антистоксо-

вой люминесценции длина волны испускаемого света короче длины волны поглощенного света. Причина этого в том, что электроны, переходя на возбужденные уровни, могут получить дополнительную энергию от колебательного движения молекулы. Возможны также переходы на один из уровней, имеющих энергию, меньшую, чем основной уровень (рис. 68, в).

Поскольку электроны совершают переходы не между двумя уровнями, как это имеет место при резонансной флуоресценции, а между полосами, состоящими из многих подуровней, свет, испускаемый при стоксовой и антистоксовой люминесценции, имеет не одну частоту, а более или менее сложный спектр (рис. 69). Поскольку такие спектры могут перекрываться со спектром поглощенного света, то правило Стокса имеет более общую формулировку: *максимум спектра люминесценции сдвигнут по отношению к максимуму спектра поглощения в сторону более длинных волн.*

Интенсивность света, излучаемого при люминесценции, зависит от числа электронов, совершающих переходы между возбужденными и основными уровнями. Поскольку при спонтанной (самопроизвольной) люминесценции переходы носят случайный характер, то интенсивность света I уменьшается со временем по экспоненциальному закону

$$I = I_0 e^{-\frac{t}{\tau}}, \quad (5.20)$$

где I_0 — начальная интенсивность; τ — величина, характеризующая время жизни электрона на возбужденных уровнях.

Характерное отличие света, возникающего при люминесценции, от света, просто отраженного от поверхности тела, не только в длительности послесвечения, а также и в том, что люминесцентный свет некогерентен падающему. Причина этого в том, что атом или молекула за время жизни в возбужденном состоянии не могут «сохранить в памяти», какая фаза была у падающего фотона, и они испускают фотон с фазой, совершенно не зависящей от фазы фотонов поглощенного света.

Особенно длительное послесвечение наблюдается у кристаллофосфоров, кристаллические решетки которых таковы, что на возбужденных уровнях электроны могут задерживаться иногда до нескольких часов. Экспериментальные данные показывают,

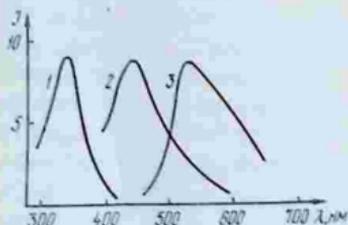


Рис. 69. Спектры люминесценции некоторых биологических веществ:

1 — сывороточный альбумин человека ($\lambda_m = 335$ мкм); 2 — восстановленные пиридиннуклеотиды в культуре дрожжей ($\lambda_m = 443$ мкм); 3 — водный раствор рибофлавина ($\lambda_m = 535$ мкм). На вертикальной оси отложена интенсивность света в условных единицах

что вещества с идеальной кристаллической решеткой почти не люминесцируют. Для получения люминесценции необходимо ввести в решетку небольшие количества чужеродных атомов (обычно тяжелых металлов — серебра, меди, марганца). Такие атомы называют активаторами. Спектр люминесценции зависит как от строения решетки, так и от природы активатора. Например, сернистый цинк, активированный серебром, дает синее свечение, медью — зеленое, марганцем — оранжевое. В настоящее время таким образом получают большое количество самых разнообразных по цвету люминофоров, светящихся как под действием электронных пучков (экраны цветных телевизоров и осциллографов), так и под действием ультрафиолетового облучения, которое в соответствии с правилом Стокса дает люминесценцию в видимой части спектра (светящиеся краски), а также под действием видимого света или включенных в состав люминофоров примесей радиоактивных веществ (светящиеся стрелки приборов).

Введение некоторых примесей в люминофоры может приводить к тушению люминесценции, что происходит за счет возрастания вероятности безызлучательных переходов. К тушению люминесценции иногда могут приводить повышение температуры, электрическое поле и некоторые другие физические факторы. Очевидно, энергия возбуждения люминесцирующих молекул передается при столкновениях молекулам тушителя и переходит безызлучательно в теплоту.

ЛЮМИНЕСЦЕНТНЫЙ АНАЛИЗ

Люминесцентным анализом называют метод исследования различных объектов под действием ультрафиолетового облучения, вызывающего люминесценцию этих объектов. При люминесцентном анализе наблюдают или собственное свечение исследуемых тел, или свечение люминофоров, которые вводят в эти тела. Такой анализ позволяет исследовать вещество без его разрушения и при чрезвычайно малых количествах люминесцирующих примесей. Например, содержание флуоресцина, светящегося под действием УФ облучения зеленоватым светом, можно обнаружить, когда в 1 мл воды находится 10^{-10} г этого вещества! Для люминесцентного анализа используют источники УФ излучения, не содержащие видимого света. Газоразрядные лампы в таких источниках содержат ртутные пары, спектр излучения которых лежит частично в видимой и частично в ультрафиолетовой области. Светофильтры из «черного» увиолевого стекла задерживают практически все видимое излучение и пропускают лишь ртутную линию спектра с длиной волны 370 нм.

Люминесцентный анализ применяют в самых различных областях науки и практики. Так, в криминалистике облучение ультрафиолетом позволяет обнаружить невидимые следы крови, причем свечение крови человека отличается от свечения крови животных и птиц. По-разному люминесцируют настоящие и фальшивые деньги, подписи, сделанные разными, но неразличимыми на глаз чернилами. Люминесцентный анализ позволяет устанавливать подлинность картин или позднейших наслоений на них, так как краски разных сортов, хотя и неразличимые глазом, светятся при ультрафиолетовом облучении по-разному.

Широкое применение нашел люминесцентный анализ в ветеринарно-санитарной экспертизе, которую проводят для контроля продуктов питания на мясо-молочных контрольных станциях, в пищевых ветеринарных лабораториях и на колхозных рынках. Визуальная экспертиза позволяет проводить экспресс-анализ качества продуктов. Так, цвет мяса при облучении его ультрафиолетом по мере его постепенной порчи изменяется от красно-фиолетового до зеленовато-голубоватого, рыбы — от серого до желто-зеленого, молока — от зеленовато-желтого до синего и т. п. Весьма существенно, что люминесцентный анализ позволяет в считанные минуты определить начальную стадию порчи продуктов питания.

Помимо визуального метода используют и люминесцентную микроскопию. Обычный биологический микроскоп снабжают источником УФ освещения и соответствующими светофильтрами. По виду свечения микропрепаратов, приготовленных из продуктов питания, можно распознавать виды возбудителей инфекционных заболеваний: туберкулеза, сибирской язвы, сальмонеллеза и пр. Метод иммунофлуоресценции в последнее время широко используют для ранней диагностики инфекционных заболеваний животных. Визуальный метод также позволяет проводить диагностику некоторых заболеваний. Например, если стригущий лишай у животных вызван грибами типа *Microsporum* (микроспория), то волосы животного при УФ облучении светятся ярко-зеленым светом, причем по внешнему виду могут не отличаться от здоровых волос. Люминесцентный анализ позволяет также определять наличие подкожных кровозлияний (по тушению люминесценции гемоглобином), аномалии в пигментации (по отсутствию свечения пигментированной кожи) и многое другое.

БИОХЕМИЛЮМИНЕСЦЕНЦИЯ

Биохемилюминесценцию можно подразделить на биолюминесценцию и на сверхслабое свечение живых тканей.

Биолюминесценция представляет собой свечение в видимой области оптического спектра, свойственное некоторым живым

организмам, испускаемое обычно специализированными органами. Этому виду люминесценции характерна высокая эффективность превращения химической энергии в световую. Механизм биолюминесценции очень сложен и изучен еще недостаточно. Ясно, однако, что он определяется реакциями окисления. Связь биолюминесценции с окислением была показана еще Р. Бойлем в XVIII в., поместившим кусок светящегося гнилого пня под колпак воздушного насоса. При откачивании воздуха свечение прекращалось, но возобновлялось после впуска воздуха под колпак воздуха.

В организмах многих живых существ происходит ферментативное окисление богатых водородом органических соединений *люцифериноз* (греч. *люцифер* — светоносный). Ферменты, катализирующие окисление, называются *люциферазами*. Скорости окисления и свечение отдельно взятого люциферина невелики, но под действием люциферазы интенсивность люминесценции повышается в некоторых случаях до 10 000 раз. Иногда для возникновения биолюминесценции необходимо присутствие еще одного компонента, а именно молекул АТФ. Достаточно 10^{-9} г этого вещества в растворе люциферина с люциферазой, чтобы возникла вспышка свечения. В некоторых случаях, однако, возможно свечение и без участия ферментов. Например, у медузы свечение возникает при контакте особого белка экварина с ионами кальция.

Биолюминесценция присуща самым разнообразным видам живых существ — бактериям, насекомым, рыбам, моллюскам. Всего насчитывают около 250 видов живых организмов, в той или иной степени создающих свечение. Некоторые из них используют свечение для приманивания жертв на охоте (глубоководные рыбы), другие для отпугивания хищников (светляки, глубоководные креветки). Свечение бывает иногда весьма интенсивным; у некоторых светляков в начале вспышки сила света от одного насекомого достигает 0,02 кд. Известен случай, когда во время войны в Южной Америке в конце прошлого столетия хирурги оперировали в полевых условиях по ночам при свете банок, наполненных тропическими светляками. Однако у многих животных свечение, видимо, не связано с какими-либо полезными для них функциями. Во всяком случае, мы о них пока что не знаем. Таково, например, свечение кольчатых червей, мелких ракообразных и светящихся бактерий, скопления которых в огромных количествах вызывают «свечение моря».

Сверхслабое свечение (ССС) растительных и животных тканей представляет собой свечение чрезвычайно низкой интенсивности (10—100 фотонов на 1 см^2 поверхности ткани), которое можно регистрировать лишь фотоэлектронными умножителями (ФЭУ), имеющими коэффициент усиления 10^5 — 10^9 . Су-

ществование этого свечения было доказано в 1959 г. Ю. А. Владимировым и в дальнейшем исследовано Б. Н. Тарусовым, А. И. Журавлевым и др. Максимумы его интенсивности приходятся на видимый и инфракрасный участки спектра (от 360 до 800 нм). ССС, в отличие от биолюминесценции, обусловлено неферментативными процессами и сопровождается цепью реакции окисления липидных структур клетки с образованием перекисных радикалов. Эта реакция могла бы нарастать лавнообразно, однако в таком случае все клеточные липиды рано или поздно были бы уничтожены. Поэтому в состав всех жиров живых тканей входят антиокислители (токоферол и др.), которые нейтрализуют возникающие при окислении липидов радикалы и постоянно удерживают процессы окисления, а значит, и количество испускаемого при этом света на стабильном уровне.

Само по себе ССС не оказывает прямого влияния на скорость клеточного деления, но поскольку интенсивность свечения связана с процессами, происходящими в клеточных мембранах, и с образованием свободных радикалов, оказывающих существенное влияние на все системы и структуры клетки и, следовательно, на скорость клеточного деления, то интенсивность ССС дает дополнительную информацию о первичных физико-химических явлениях в живом организме на клеточном уровне, что особенно важно для диагностики ряда заболеваний. Как было показано А. И. Журавлевым и др. в 1975 г., ССС может быть использовано в диагностических целях, так как интенсивность свечения сыворотки крови изменяется при злокачественных новообразованиях, отравлениях, воспалительных процессах. Например, в начальной стадии роста злокачественной опухоли в ней увеличивается концентрация антиокислителей, которые приносят кровь из других тканей. Повышение концентрации антиокислителей, видимо, приводит к снижению интенсивности свечения сыворотки крови. Напротив, при распаде опухоли концентрация антиокислителей в сыворотке уменьшается и интенсивность свечения возрастает.

Таким образом, сверхслабое свечение, т. е. метаболическая люминесценция, представляет собой характерный признак живого организма. Что касается ферментативной биолюминесценции, то она присуща лишь некоторым представителям животного мира и ее физиологическая роль во многих случаях неясна. Существует предположение, что она возникла на ранней стадии развития жизни на Земле. Первые живые существа на земной суше были, очевидно, анаэробными, так как первичная атмосфера нашей планеты не содержала кислорода, который появился позднее в результате деятельности зеленых растений. По мере накопления кислорода в атмосфере из живших тогда существ выживали лишь те, которые вырабатывали какие-то

способы удаления кислорода из своего организма, а это было возможно, например, путем связывания кислорода вырабатываемыми для этой цели органическими соединениями, отдававшими избыточную энергию в виде света. Таким образом, можно предположить, что биолюминесценция есть рудиментарное явление, которое потеряло в наше время биологическое значение и лишь у некоторых живых существ нашло новое применение (для охоты, маскировки и пр.).

БИОЛОГИЧЕСКОЕ ДЕЙСТВИЕ ОПТИЧЕСКИХ ИЗЛУЧЕНИЙ

ВИДИМОЕ ОПТИЧЕСКОЕ ИЗЛУЧЕНИЕ

Основным источником теплового излучения и видимого света в природе является Солнце. Поток солнечной энергии на границе земной атмосферы составляет 1382 Вт/м^2 . Эта величина называется *солнечной постоянной*. Общее количество энергии, получаемой нашей планетой от Солнца за год, равно $3,84 \cdot 10^{24}$ Дж, что во много раз больше энергии, получаемой человечеством от всех других источников (по данным ООН, в 1975 г. потребление энергии во всем мире было $2,1 \cdot 10^{20}$ Дж). Все виды энергии, используемые человеком, кроме ядерной (энергия органического топлива, ветра, рек), обязаны своим происхождением Солнцу. Максимум энергии солнечного излучения приходится на видимый свет с длиной волны 470 нм. Однако вследствие селективного поглощения света в земной атмосфере максимум энергии излучения, достигающего земной поверхности, соответствует длине волны 555 нм, и на эту же длину волны приходится максимум чувствительности человеческого глаза.

Свет — важнейший регулятор жизненно важных функций организма, таких, как обмен веществ, размножение, активность защитных механизмов и др. Видимый свет значительно влияет на железы внутренней секреции (половые, щитовидные), но действие это происходит не непосредственно, а от сетчатки через зрительный нерв, головной мозг и гипофиз. Свет, попадая на кожу, нагревает ее и раздражает кожные рецепторы, которые вызывают рефлекторное действие многих других органов. Солнечный свет — это сильнодействующий биологический фактор, более эффективный, чем свет, создаваемый искусственными источниками, так как он содержит ИК и УФ излучения.

В зимний период и при содержании в закрытых помещениях сельскохозяйственные животные испытывают так называемый световой голод, что приводит к снижению их продуктивности и устойчивости к инфекционным заболеваниям. Искусственное

освещение при правильной дозировке и подборе спектрального состава устраняет неблагоприятные последствия недостатка естественного света.

ИНФРАКРАСНОЕ ИЗЛУЧЕНИЕ

Инфракрасным (ИК) называют электромагнитное излучение, занимающее область между красной границей видимого света (760 нм) и коротковолновым радиоизлучением ($\lambda = 1—2$ мм). ИК излучение обычно условно разделяют на ближнюю (0,76—2,5 мкм), среднюю (2,5—50 мкм) и дальнюю (50—2000 мкм) области. В соответствии с законом Вина, чем меньше температура нагретого тела, тем на большую длину волны приходится максимум его излучения и тем большая часть спектра находится в инфракрасной области. Так, в спектре излучения Солнца (температура его поверхности ~ 6000 К) на долю ИК излучения приходится около 50% общей энергии, а в спектре излучения ламп накаливания (температура вольфрамовой спирали ~ 2800 К) — около 90%. При еще меньших температурах видимое излучение вообще отсутствует, и все свечение приходится на ИК область. Например, ИК лучи испускают горячий утюг, тела человека и животных и т. п. Пользуясь законом Вина, можно вычислить температуры, при которых максимум излучения приходится на ИК область: $T = l/\lambda_m$, где $l = 0,289 \cdot 10^{-2}$ м·К — постоянная Вина. Подставляя сюда значения граничных волн ИК спектра, т. е. $\lambda_{1m} = 760$ нм и $\lambda_{2m} = 2$ мм, получаем: $T_1 = 3800$ К и $T_2 = 1,45$ К.

Для регистрации и измерения ИК излучения используют приемники двух типов: тепловые и фотоэлектрические (см. гл. II), а также специальные фотоэмульсии. В различных областях науки и народного хозяйства широко применяют инфракрасную фотографию.

В зависимости от типа излучателя ИК спектр может быть сплошным или линейчатым. Непрерывный спектр излучают нагретые твердые тела, а линейчатые образуются возбужденными атомами газа. Инфракрасную спектроскопию используют для исследования биологических объектов, в частности живых клеток. Поглощение и отражение ИК излучения различными веществами иные, чем видимого излучения. Вода, прозрачная для видимого света, хорошо поглощает инфракрасные лучи, особенно если в ней растворить немного медного купороса. Поэтому, когда необходимо предупредить нагрев какого-нибудь освещаемого предмета, между ним и источником света помещают кювету с водой. Напротив, если нужно поглотить видимый свет, а инфракрасный пропустить, то берут черные растворы йода в сероуглероде. Обычное стекло не пропускает ИК лучи с длиной волны более 1,5—2 мкм. Непрозрачные для ви-

димого света полупроводники прозрачны для ИК лучей. Так, кремний прозрачен для длин волн более 1 мкм. Излучение с длинами волн от 100 мкм до 1 мм хорошо проходит через полиэтилен, полистирол, парафин, и из этих веществ изготавливают приборы для инфракрасной оптики — призмы, линзы и пр.

Значительное поглощение ИК излучения водой и ее парами имеет важное значение для теплового баланса нашей планеты. Благодаря сильному поглощению водяными парами земной атмосферы лишь небольшая часть теплового излучения Земли уходит в космическое пространство, и поэтому атмосфера представляет собой своеобразную теплоизолирующую оболочку, препятствующую охлаждению Земли за счет излучения.

Аналогичное явление лежит в основе парникового эффекта. Внутренний объем парника и грунт нагреваются светом, проникающим через стеклянные рамы, специальными нагревателями, а также теплом, выделяющимся в результате происходящих в почве биопроцессов. Нагретый грунт испускает ИК излучение, которое поглощается стеклом, превращается опять в тепло и возвращается в парник. Таким образом, стеклянные рамы предотвращают потери тепла с ИК излучением. В последнее время на смену стеклу приходят полиамидные пленки, которые в отличие от стекла пропускают внутрь парника не только видимый свет, но и ультрафиолетовое излучение, поглощая вместе с тем ИК лучи. Легкие полиамидные пленки удобнее в применении, чем стекло, и парниковый эффект проявляется сильнее.

Большое применение нашли инфракрасные лучи для промышленной сушки разнообразных изделий: свежепокрашенных автомобилей, мебели, пороха, а также фруктов, овощей, влажного зерна. При сушке предметов, пропитанных влагой, ИК лучи поглощаются водой и мало поглощаются самими предметами. Вода испаряется, а предметы почти не нагреваются, а следовательно, не испытывают механических деформаций или химических превращений.

БИОЛОГИЧЕСКОЕ ДЕЙСТВИЕ ИК ИЗЛУЧЕНИЯ И ПРИМЕНЕНИЕ ЕГО В ВЕТЕРИНАРИИ

Биологическое действие ИК излучения в основном определяется производимым им нагревом тканей. Повышение температуры активизирует деятельность клеток, ускоряет их размножение и обменные процессы.

Растения в процессе эволюции выработали способность поглощать лишь необходимые для фотосинтеза участки видимого спектра, и если они живут в условиях солнечного освещения, то не нуждаются в тепловом излучении, которое приводило бы

к избыточному нагреву. Поэтому такие растения обладают способностью отражать ИК часть спектра. Живущие в темноте мхи и водоросли, наоборот, поглощают ИК лучи. Мало того, листья, растущие на свету, отражают гораздо больше ИК излучения, чем листья того же растения, находящиеся в затененных местах. Таким образом, степень поглощения и отражения ИК излучения растения регулируют в определенных пределах свою температуру.

Первичное действие ИК излучения на животное начинается с эффектов, происходящих в коже. Волосяной покров, роговой слой кожи, весь эпидермис прозрачны для ИК излучения, и оно поглощается преимущественно в дерме, но некоторая его часть (25—30%) проникает на глубину до 2,5—4 см, достигая подкожного жирового слоя и даже расположенных под ним органов. Температура тех слоев кожи, в которых излучение поглощается, повышается, что приводит к раздражению содержащихся в коже рецепторов. В последних возникают потенциалы действия, поступающие в центральную нервную систему, которая управляет механизмом терморегуляции. В результате в месте облучения количество циркулирующей крови возрастает, увеличивается снабжение ткани кислородом, что и ведет к активизации ее биологических функций. Поэтому действие облучения не ограничивается только тем местом, которое подвергалось облучению. Длинноволновое излучение поглощается в верхних слоях тканей и вызывает в них гиперемия, тогда как более коротковолновое излучение проникает в ткани на глубину до 6—8 см, вызывая прогревание внутренних органов.

ИК облучение широко применяют в медицинской и ветеринарной физиотерапии. Его используют при лечении заболеваний кожи, лимфатической системы, суставов (артриты, ревматизм), плевритов, маститов и пр. ИК излучение, сильно поглощаясь водой, усиливает испарение и тем самым оказывает высушивающее действие на влажные поверхности. Это свойство находит применение при лечении мокнувших экзем, отморожений и т. п. Преимущество ИК терапии перед другими тепловыми методами лечения в более глубоком прогревании. Кроме того, отсутствует контакт между источником тепла и органом, чем устраняется раздражение тканей и их загрязнение, что особенно важно при открытых повреждениях. Возможно также ИК облучение через тонкие повязки, так как оно проникает через обычные перевязочные материалы.

Большое распространение получили установки для инфракрасного обогрева помещений, в которых находятся сельскохозяйственные животные, особенно молодняк. В ранний постнатальный период у молодняка еще не стабилизирована физиологическая терморегуляция, и, кроме того, для обсыхания и эндогенного поддержания теплового баланса молодняк должен

поглощать больше энергии на единицу массы, чем взрослые животные. Искусственный обогрев тела помогает молодяку быстрее адаптироваться к условиям внешней среды.

В промышленных производственных комплексах используют выпускаемые отечественной промышленностью лампы ИКЗК, ИКЗС и др., дающие излучение с длиной волны 1 мкм. В последние годы стали применять галогенные лампы КГД, КГТ, КГО и некоторые другие, обладающие более стабильным световым потоком и повышенной светоотдачей. Используют также «темные» источники длинноволнового ИК излучения, представляющие собой металлические трубки, внутри которых находится нагреваемая током проволока, запрессованная в огнеупорное вещество. Такие тепловые электронагреватели (ТЭН) при температуре поверхности около 450 К создают излучение с длинами волн $\lambda_m = 4-5$ мкм. Обычная тепловая обработка молока при пастеризации несколько влияет на его химический состав, снижая его вкусовую и биологическую ценность, требует громоздкого оборудования, значительных затрат и времени. Обработка молока от ИК источников быстро и практически полностью уничтожает в молоке микрофлору с очень незначительным изменением его вкусовых и пищевых качеств.

Следует помнить, что ИК излучение оказывает вредное действие на глаза, поскольку сильно поглощается хрусталиком и стекловидным телом. Оно может приводить к катаракте, отслоению сетчатки и другим заболеваниям глаз, которые наблюдаются у пекарей, литейщиков, кузнецов и работников других профессий, имеющих дело с раскаленными телами, испускающими значительное ИК излучение. Поэтому при работе с такими источниками необходимо надевать защитные очки.

Исключительно важное значение приобретает в последнее время термография, основанная на регистрации с помощью электронно-оптических преобразователей ИК излучения, испускаемого тканями человека и животных. Поскольку ИК излучение поглощается тканями значительно слабее, чем видимый свет, то оно несет с собой информацию о находящихся под кожей тканях и позволяет видеть детали, неразличимые в видимом свете. Хорошо видны на ИК снимках или на телеэкранах находящиеся близко под кожей вены, так как температура крови немного выше температуры окружающих сосудов тканей, и они создают более интенсивное ИК излучение. Снимки вен позволяют обнаруживать места закупорки сосудов, поскольку очаги воспаления имеют температуру более высокую, чем окружающие ткани. Современные методы регистрации ИК излучения позволяют обнаруживать места локализации тромбов или злокачественных опухолей, даже если их температура превышает окружающую температуру на сотые доли градуса. Вывод информации на ЭВМ дает возможность за считанные

секунды получить своеобразную термограмму — силуэт исследуемого участка органа, «нарисованный» цифрами, соответствующими температурам внутри ткани. Информация при этом получается не от 5—10 точек ткани, как при обычной термографии, а от нескольких тысяч точек, что резко повышает достоверность диагностики.

Своеобразными термолокаторами, регистрирующими ИК излучение, обладают змеи. Уже давно биологи нащупали у гремучей змеи между носом и глазами два конических углубления, покрытых тонкой мембраной, в которой находится большое количество нервных окончаний. Долгое время роль этих мембран оставалась загадочной, и только в 1937 г. выяснилось, что это не что иное, как «тепловые глаза» — термолокаторы, способные улавливать ИК излучение и определять по его направлению местонахождение нагретого объекта. Чувствительность термолокатора змеи очень велика. Она может обнаружить в полной темноте мышь, находящуюся от нее на расстоянии 20 см, за счет того, что температура воздуха, нагретого телом мыши, на этом расстоянии больше температуры окружающего воздуха на $0,01^{\circ}\text{C}$. Точно так же змея обнаруживает лягушек, понижающих температуру окружающего воздуха за счет испарения влаги с их кожи на еще меньшую величину. Чувствительность «теплого глаза» змеи составляет примерно миллионные доли ватта. Изучение этого удивительного органа позволило бионикам создать термолокаторы, обладающие почти такой же чувствительностью, но значительно превышающие термолокаторы змей по габаритам.

УЛЬТРАФИОЛЕТОВОЕ ИЗЛУЧЕНИЕ

Ультрафиолетовым называют электромагнитное излучение с длинами волн от 400 до 10 нм, находящееся между видимым фиолетовым и мягким рентгеновскими частями спектра. Однако коротковолновое излучение с длинами волн до 100 нм сильно поглощается даже тонкими слоями воздуха, поэтому оно составляет предмет специального раздела оптики. Практический интерес представляет остальная часть УФ спектра, которую в соответствии с рекомендациями Международного конгресса по физиотерапии и фотобиологии условно разделяют на три области: УФЛ-А (от 400 до 315 нм), УФЛ-В (от 315 до 280 нм) и УФЛ-С (от 280 до 100 нм).

Ультрафиолетовая радиация в значительном количестве имеется в солнечном спектре (до 9% солнечного светового потока), однако у поверхности Земли в нем отсутствует излучение с длинами волн менее 290 нм, и от всей УФЛ-В радиации до поверхности Земли доходит не более 0,1%. Причина этого в том, что оно сильно поглощается азотом в атмосфере и слоем

озона в стратосфере на высоте 20—25 км. Если бы радиация УФЛ-В и УФЛ-С не поглощалась, то она привела бы к гибели всего живого на Земле.

От искусственных источников света удается получать гораздо более широкий спектр. Нагретые твердые тела в соответствии с законом Вина при температуре более 3000 К испускают заметную долю ультрафиолета. Однако получить от них интенсивное коротковолновое излучение практически невозможно. В самом деле, чтобы максимум излучения приходился на длину волны 100 нм, необходимо нагреть тело до температуры $T = \frac{b}{\lambda_m} = 2,9 \cdot 10^{-3} / 100 \cdot 10^{-9} = 29\,000$ К. Такие температуры существуют только в центре ядерного взрыва. Поэтому коротковолновое излучение получают от возбужденных в электрическом разряде паров металлов или газов, испускающих линейчатые УФ спектры. Из газоразрядных источников наиболее распространены ртутные лампы с колбами из кварца или увиолевого стекла, которые, в отличие от обычного стекла, прозрачны для ультрафиолета. В зависимости от конструкции и от давления паров ртути эти лампы дают свечение различного спектрального состава и мощности. В ветеринарной практике обычно используют лампы типа ЭУВ (эритемные увиолевые), создающие излучение с длинами волн от 280 до 380 нм, и БУВ (бактерицидные увиолевые) с излучением от 253 до 265 нм. Для регистрации УФ излучения применяют чувствительные к этой области спектра фотоэлементы, а также фотопленки и люминесцирующие вещества.

Кванты УФ излучения обладают большей энергией, чем кванты видимого света, и поэтому более активны при взаимодействии с веществом. Они в большей степени, чем видимый свет, вызывают фотоэффект, фотохимические реакции, люминесценцию, и поэтому практическое применение ультрафиолетовых лучей связано именно с этими явлениями.

БИОЛОГИЧЕСКОЕ ДЕЙСТВИЕ УФ ИЗЛУЧЕНИЯ И ПРИМЕНЕНИЕ ЕГО В ВЕТЕРИНАРИИ

Механизм биологического действия УФ лучей очень сложен, неоднозначен и не выяснен до конца. В основе этого механизма лежат не тепловые эффекты, как при инфракрасном облучении, а фотохимические реакции, происходящие с биополимерами — белками и нуклеиновыми кислотами. Под действием фотонов, выбивающих из молекул электроны, заряд белковых молекул изменяется, что в конечном счете обуславливает денатурацию белков. Облучение приводит также к фотолизу, т. е. образованию «осколков» крупных молекул, обладающих высокой биологической активностью (гистамин, ацетилхолин и др.). Фотолиз вызывают фотоны с длинами волн преимущественно

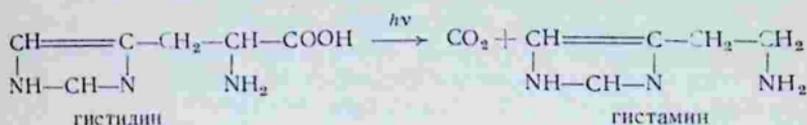
в эритемной зоне, а денатурацию — с длинами волн в бактерицидной зоне.

Изменения, происходящие с нуклеиновыми кислотами, с молекулами ДНК, влияют на процессы жизнедеятельности клеток, на их рост и деление, и могут приводить к гибели клеток и одноклеточных организмов — бактерий. В зависимости от длины волны и от своей структуры, разные бактерии обладают различной чувствительностью к облучению. Так, гибель наибольшего количества стафилококков происходит при длинах волн порядка 265 нм, *E. coli* — при 251 нм и т. п. Ультрафиолетовые лучи вызывают также разрушение вирусов и бактериофагов, они обезвреживают некоторые бактериальные токсины (например, яд кобры) и ряд других токсичных веществ. Однако для гибели клеток требуется довольно большая доза облучения. Так, для гибели одной клетки *E. coli* нужно в среднем $2 \cdot 10^6$ фотонов.

Бактерицидное действие УФ облучения используют для обеззараживания воздуха в закрытых помещениях. Такую санацию воздушной среды применяют в операционных и перевязочных, что резко повышает хирургическую асептику. Бактерицидный эффект УФ облучения широко используют в промышленном птицеводстве, так как из-за высокой концентрации поголовья создается опасность аэрогенных инфекций вследствие микробной загрязненности воздуха в птичниках. Бактерицидное облучение для санации воздушной среды при выращивании цыплят показало, что облучение воздуха 3 раза в день по 5—25 мин приводит к значительному повышению сохранности цыплят и увеличению живой массы по сравнению с цыплятами в контрольных помещениях. Ультрафиолетовому облучению в целях дезинфекции подвергают приточный и вытяжной воздух изоляторов, карантинных и других помещений в животноводческих комплексах. Помимо дезинфицирующего действия, УФ облучение способствует улучшению ионного состава воздуха (увеличивает концентрацию легких аэроионов), снижению количества сероводорода и двуокиси углерода. При работе источников УФ излучения образуется озон, действующий в качестве окислителя газовых составляющих вытяжного воздуха животноводческих помещений, обладающих дурным запахом.

Действие ультрафиолета на животных начинается с его поглощения в коже. Для того чтобы облучение могло вызвать биологические эффекты, необходимо проникновение его глубже рогового слоя кожи, в зародышевый слой эпидермиса, прилегающий собственно к коже (дерме), в которой проходят кровеносные сосуды и нервы. У человека лучи с длиной волны менее 300 нм не проникают глубже эпидермиса (~0,5 мм). У животных с более толстым роговым слоем излучение может и не доходить до эпидермиса, кроме того, ему мешает и воло-

сяной покров. Именно в зародышевом слое эпидермиса начинается сложная цепь биохимических реакций и физиологических процессов, вызываемых ультрафиолетом. Одна из наиболее важных реакций — образование *гистамина* при декарбоксилировании гетероциклической аминокислоты *гистидина*.



Гистамин вместе с другими «осколками» молекул разносится по кровеносным и лимфатическим сосудам. Гистамин — вещество, расширяющее кровеносные сосуды, в результате чего возникает гиперемия, т. е. увеличение кровонаполнения облученного участка органа. При активной гиперемии возникает эритема, для образования которой необходима определенная интенсивность облучения. Так, пороговое значение интенсивности ультрафиолета с длиной волны 296,7 нм составляет 335 Вт/м².

Ответная реакция кожи на облучение — пигментация (загар). Кожный пигмент меланин сосредоточен в самых нижних слоях эпидермиса. Проникающие в роговой слой лучи с длиной волны 200—250 нм вызывают только эритему; излучение с длиной волны 250—270 нм проходит через роговой слой, обуславливая пигментацию и эритему; еще более обильную пигментацию и эритему вызывает излучение с длиной волны 270—320 нм, которое проникает до сосудистого слоя и стимулирует работу жировых желез и нервных окончаний. Наконец, излучение с длиной волны 320—390 нм проходит через дерму, приводя к пигментации, чаще без предварительной эритемы. Роль пигментации, как впрочем и механизм пигментации, изучена еще недостаточно. Возможно, что меланин задерживает активные осколки разрушенных молекул, не допуская их попадания в кровь. Действие ультрафиолетового облучения не ограничивается кожей, несмотря на то что оно само в глубь организма не попадает. Продукты фотолиза, распространяясь по капиллярам, раздражают нервные окончания кожи и через центральную нервную систему воздействуют на все органы в той или иной степени. Установлено, что в нервах, отходящих от облученных участков кожи, частота электрических импульсов повышается. Действие облучения усиливается, если кожу предварительно смочить водой, облучить высокочастотным электрическим полем или ультразвуком. Это лишний раз указывает на то, что первичное действие ультрафиолетового облучения начинается в коже и сопровождается общим усилением обмена веществ и повышением иммунобиологического состояния организ-

ма, а это, в свою очередь, ведет к ускорению процессов рассасывания патологических продуктов и регенерации тканей. Поэтому ультрафиолетовое облучение в ветеринарии применяют при лечении маститов и некоторых других воспалительных процессов.

Из других биологических эффектов ультрафиолетового облучения следует отметить образование витамина D, который способствует всасыванию из кишечника и усвоению кальция, входящего в состав костей и выполняющего ряд существенных физиологических функций. При недостатке витамина D кальций, входящий в состав пищи, не усваивается и потребность в нем восполняется за счет кальция костей, а это ведет к рахиту. У больных рахитом детей и молодняка сельскохозяйственных животных нарушается формирование скелета, кости становятся гибкими, дети перестают ходить и расти. Витамин D содержится в мясе и жире животных, однако он может образовываться и в самом организме под действием ультрафиолета с длинами волн от 280 до 315 нм. Облучение молодняка животных и птицы находит широкое применение в промышленном животноводстве. Наиболее эффективно комбинированное облучение ультрафиолетом, инфракрасными лучами и видимым светом.

Исследования последних лет показали перспективность ультрафиолетовой аутогемотерапии, т. е. облучения крови с целью стимуляции защитных свойств организма животных при различных внутренних болезнях, а также при симптоматическом бесплодии. Кровь для облучения берут из яремной вены, смешивают с антикоагулянтном, облучают в кварцевых кюветках и вводят обратно в кровеносный сосуд этого же животного. Количество облученной крови рекомендуется брать из расчета 1—2 мл на 1 кг массы животного.

Следует отметить и вредное действие УФ облучения, особенно на глаза, поскольку слизистая оболочка глаза (конъюнктив) не имеет защитного рогового слоя, и поэтому глаз более чувствителен к ультрафиолету, чем кожа. Ультрафиолетовые лучи, достигая хрусталика, при определенных дозах вызывают его помутнение — катаракту. Поэтому все работы с ультрафиолетом необходимо проводить в защитных очках.

ЛАЗЕРНОЕ ИЗЛУЧЕНИЕ

Оптическими квантовыми генераторами, или лазерами, называют устройства, создающие когерентные электромагнитные волны в оптическом диапазоне на основе вынужденного излучения. Слово «лазер» образовано из первых букв английской фразы Light Amplification by Stimulated Emission of Radiation, что означает усиление света вынужденным излучением.

Мощность. В первых лазерах с активным веществом из рубина энергия светового импульса была примерно 0,1 Дж. В настоящее время энергия излучения некоторых твердотельных лазеров достигает тысяч джоулей. При малом времени действия светового импульса можно получать огромные мощности. Так, неодимовый лазер генерирует импульсы длительностью $3 \cdot 10^{-12}$ с, и при энергии импульса 75 Дж мощность его достигает $2,5 \cdot 10^{13}$ Вт! (Для сравнения — мощность Красноярской ГЭС равна $6 \cdot 10^9$ Вт.) Мощность газовых лазеров значительно ниже (до 50 кВт), однако их преимущество в том, что их излучение происходит непрерывно, хотя среди газовых имеются и импульсные лазеры.

Угол расходимости лазерного пучка очень мал, и поэтому интенсивность светового потока почти не убывает с расстоянием. Импульсные лазеры могут создавать интенсивности света до 10^{14} Вт/м². Мощные лазерные системы могут давать интенсивности до 10^{20} Вт/м². Для сравнения заметим, что среднее значение интенсивности солнечного света вблизи земной поверхности всего лишь 10^3 Вт/м². Следовательно, яркость даже относительно слабых лазеров в миллионы раз превышает яркость Солнца.

Когерентность. Согласованное протекание во времени и в пространстве нескольких волновых процессов, проявляющееся при их сложении. Колебания называют когерентными, если разность фаз между ними остается постоянной во времени. При сложении двух гармонических колебаний с одинаковой частотой, но с разными амплитудами A_1 и A_2 и разными фазами образуется гармоническое колебание той же частоты, амплитуда которого в зависимости от разности фаз может меняться в пределах от $A_1 - A_2$ до $A_1 + A_2$, причем эта амплитуда в данной точке пространства остается постоянной. Световые волны, испускаемые нагретыми телами или при люминесценции, создаются при спонтанных переходах электронов между различными энергетическими уровнями в независимых друг от друга атомах. Каждый атом испускает электромагнитную волну в течение времени $\tau \approx 10^{-8}$ с, которое называется временем когерентности. За это время свет распространяется на расстояние $l = c\tau$, где c — скорость света. Легко вычислить, что $l = 3 \cdot 10^8$ м/с $\cdot 10^{-8}$ с = 3 м. Расстояние l называют длиной когерентности, или длиной цуга*. Волны, находящиеся за пределами длины цуга, будут уже некогерентными. Излучение, создаваемое множеством независимых друг от друга атомов, состоит из

*Нем. Zug — поезд.

множества цугов, фазы которых хаотически изменяются в пределах от 0 до 2π . Для выделения когерентной части из общего некогерентного светового потока естественного света применяют специальные устройства (зеркала Френеля, бипризмы Френеля и др.), которые создают световые пучки очень малой интенсивности, тогда как лазерное излучение при всей его огромной интенсивности целиком когерентно.

Некогерентный световой пучок в принципе нельзя сфокусировать в пятно очень малых размеров, поскольку этому препятствует различие в фазах составляющих его цугов. Когерентное лазерное излучение можно сфокусировать в пятно диаметром, равным длине волны этого излучения, что позволяет увеличивать и без того большую интенсивность лазерного пучка света.

Монохроматичность. Монохроматическим называют излучение со строго одинаковой длиной волны, однако его может создать только гармоническое колебание, происходящее с неизменной частотой и амплитудой в течение бесконечно долгого времени. Реальное излучение не может быть монохроматическим уже потому, что оно состоит из множества цугов, и практически монохроматическим считают излучение с узким спектральным интервалом, который можно приближенно характеризовать средней длиной волны. До появления лазеров излучение с определенной степенью монохроматичности удавалось получать с помощью призмных монохроматоров, выделяющих из сплошного спектра узкую полосу длин волн, однако мощность света в такой полосе очень мала. Лазерное излучение обладает высокой степенью монохроматичности. Ширина спектральных линий, создаваемых некоторыми лазерами, достигает 10^{-7} нм, т. е. в тысячи раз уже, чем у обычного света.

Поляризация. Электромагнитное излучение в пределах одного цуга поляризовано, но поскольку световые пучки состоят из множества цугов, независимых друг от друга, то естественный свет неполяризован и для получения поляризованного света применяют специальные устройства — призмы Николя, поляриды и т. п. В отличие от естественного света лазерное излучение полностью поляризовано.

Направленность излучения. Важным свойством лазерного излучения является его строгая направленность, характеризующая очень малой расходимостью светового луча, что является следствием высокой степени когерентности. Угол расходимости у многих лазеров доведен примерно до 10^{-3} рад, что соответствует одной угловой минуте. Такая направленность, совершенно недостижимая в обычных источниках света, позволяет передавать световые сигналы на огромные расстояния при очень малом ослаблении их интенсивности, что крайне важно при использовании лазеров в системах передачи информации или в космосе.

Напряженность электрического поля. Еще одно свойство, отличающее лазерное излучение от обычного света, — высокая напряженность электрического поля в нем. Интенсивность потока электромагнитной энергии $I = EN$ (формула Умова — Пойнтинга), где E и H — соответственно напряженности электрического и магнитного полей в электромагнитной волне. Отсюда можно подсчитать, что напряженность электрического поля в световой волне с интенсивностью 10^{18} Вт/м² равна $3 \cdot 10^{10}$ В/м, что превышает напряженность поля внутри атома. Напряженность поля в световых волнах, создаваемых обычными источниками света, не превышает 10^4 В/м.

При падении на тело электромагнитная волна оказывает механическое давление на это тело, пропорциональное интенсивности потока энергии волны. Световое давление, создаваемое в летний день ярким солнечным светом, равно примерно $4 \cdot 10^{-6}$ Па (напомним, что атмосферное давление 10^5 Па). Для лазерного излучения величина светового давления достигает 10^{12} Па. Такое давление позволяет обрабатывать (пробивать, резать отверстия и пр.) самые твердые материалы — алмаз и сверхтвердые сплавы.

Взаимодействие света с веществом (отражение, поглощение, дисперсия) обусловлено взаимодействием электрического поля световой волны с оптическими электронами вещества. Атомы диэлектриков в электрическом поле поляризуются. При небольшой напряженности дипольный момент единицы объема вещества (или вектор поляризации) пропорционален напряженности поля, т. е. $P = \chi E$, где χ — диэлектрическая восприимчивость вещества, величина постоянная для данного диэлектрика. Все оптические характеристики вещества, такие, как показатель преломления, показатель поглощения и другие, так или иначе связаны со степенью поляризации, которая определяется напряженностью электрического поля световой волны. Поскольку эта связь линейная, т. е. величина P пропорциональна E , что дает основание называть оптику, имеющую дело с излучением сравнительно небольших интенсивностей, линейной оптикой.

В лазерном излучении напряженность электрического поля волны сравнима с напряженностью поля в атомах и молекулах и может изменять их в ощутимых пределах. Это приводит к тому, что диэлектрическая восприимчивость перестает быть постоянной величиной и становится некоторой функцией напряженности поля, т. е. $\chi = \chi(E)$. Следовательно, зависимость вектора поляризации от напряженности поля $P = \chi E$ уже не будет линейной функцией. Поэтому говорят о нелинейной поляризации среды и соответственно о нелинейной оптике, в которой диэлектрическая проницаемость вещества, показатель преломления, показатель поглощения и другие оптические величин-

ны будут уже не постоянными, а зависящими от интенсивности падающего света. Более подробные сведения о нелинейной оптике можно найти в специальной литературе.

БИОЛОГИЧЕСКОЕ ДЕЙСТВИЕ ЛАЗЕРНОГО ИЗЛУЧЕНИЯ

При взаимодействии лазерного излучения с веществом и с биологическими объектами возникают эффекты, обусловленные характерными свойствами этого излучения. Рассмотрим каждый из них в отдельности.

Термический эффект. При поглощении лазерного излучения веществом значительная часть энергии электромагнитного поля переходит в теплоту. В биологической ткани поглощение происходит избирательно, так как входящие в состав тканей клетки, ферменты, гормоны и пигменты имеют различные показатели поглощения и отражения света. Так, хрусталик почти совсем не поглощает свет в видимой области, а максимум поглощения света меланином в пигменте кожи приходится на красный диапазон спектра (0,65—0,75 мкм), т. е. на диапазон излучения наиболее распространенных лазеров. Коэффициент отражения светлой кожи человека — примерно 35—40%, а у темной кожи африканцев значительно меньше. Термический эффект лазерного излучения зависит как от интенсивности светового потока, так и от степени его поглощения тканью.

Поражение ткани при мощном лазерном облучении сходно с ожогом, возникающим под действием токов высокой частоты, но только с более резкой границей пораженного участка. Это объясняется направленностью светового пучка и кратковременностью лазерного импульса, под действием которого тепло не успевает распространиться за пределы пораженного участка. Наиболее чувствительны к повышению температуры ферменты, которые при термическом ударе разрушаются первыми. Поскольку они служат ускорителями биохимических реакций, то при разрушении ферментов эти реакции затормаживаются, а это может приводить к гибели клеток. Вследствие термического эффекта происходит коагуляция белков, образование тромбов в венах, а при достаточной интенсивности облучения ткани разрушаются, что используют в лазерной хирургии.

Ударный эффект. В месте падения лазерного луча в ткани возникает тепловое объемное расширение, вследствие чего появляются механические напряжения. Кроме того, испарение частиц ткани в облучаемой области по закону сохранения импульса приводит к появлению импульса, направленного противоположно скорости испаряемых частиц, т. е. по ходу лазерного луча, а следовательно, к возникновению давления. В жидких компонентах клеток и тканей под действием резко

возрастающего давления образуется ударная волна, распространяющаяся со сверхзвуковой скоростью. При попадании лазерного луча на кожный покров ткани оно не обязательно вызывает повреждение кожи, если мощность излучения и его термический эффект не слишком велики, но ударная волна, распространяясь во внутренних тканях, может повреждать их без каких-либо внешних проявлений. Так, наблюдалась гибель морских свинок при облучении головы излучением с энергией 100 Дж. Было обнаружено, что внутри черепа в объеме примерно 1 мм³ вещество мозга нагревалось примерно до 500 °С, ткань переходила в газообразное состояние, и внутри черепа развивалось давление до 20 атм, что и приводило к гибели животного.

Электрические явления. При попадании атомов и молекул в электромагнитное поле под действием электрической составляющей волны образуются электрические диполи, это приводит к изменению электрических параметров вещества, а также к деформации тел пропорционально квадрату напряженности поля E^2 . Это явление называют электрострикцией. Например, при облучении печени хомяков и морских свинок лазерным излучением с энергией 250 Дж удельное сопротивление печени вблизи от места облучения снижалось в 4 раза, а диэлектрическая проницаемость увеличивалась в 8 раз. Уменьшение электросопротивления можно объяснить тем, что при достаточно больших напряженностях электрического поля происходит ионизация атомов и валентные электроны переходят в свободное состояние. Ионизация нарушает также химические связи в молекулах, что приводит к изменению хода биологических процессов в связи с образованием свободных радикалов. Так, под действием лазерного излучения в водных растворах, всегда имеющихся в биологических тканях, образуются радикалы $OH\cdot$ и $HO_2\cdot$, обладающие высокой реакционной способностью. Свободные радикалы образуются не только при лазерном облучении, но и при естественном обмене веществ, и, по представлениям ряда ученых, с ним связаны различные патологические процессы в организме животных. Предполагается, что они обуславливают химические мутации, возникновение некоторых форм рака, биологическое старение. Поэтому появление дополнительных свободных радикалов при лазерном облучении считается нежелательным эффектом.

ПРИМЕНЕНИЕ ЛАЗЕРОВ В БИОЛОГИИ И МЕДИЦИНЕ

За четверть века, прошедшую со времени изобретения лазера, были выявлены уникальные возможности его применения в экспериментальной биологии, терапии и хирургии.

Тончайший лазерный луч диаметром всего в несколько микрометров, обладающий большой интенсивностью, дает возможность неосуществимого ранее вмешательства в клеточные и субклеточные процессы. Избирательно облучая участки яйцеклетки, можно изменять направление развития зародыша. Облучая определенные участки хромосом, можно управлять наследственностью. Лазерное излучение вызывает мутации, причем оно более удобно, чем рентгеновское, применяемое в тех же целях, поскольку рентгеновское излучение часто приводит к гибели окружающей хромосомы клеточной среды. Не исключено, что лазеры смогут найти применение в геной инженерии, цель которой — получение организмов с новыми свойствами, не встречающимися в природе, за счет преодоления межвидовых барьеров скрещивания. Суть метода геной инженерии заключается в конструировании из различных фрагментов нуклеиновых кислот нового генетического материала. Отщепление от биологических макромолекул отдельных фрагментов и сшивание их с другими фрагментами нуклеиновых кислот представляет собой исключительно тонкую операцию, при осуществлении которой может оказаться полезным луч лазера.

Лазер является также уникальным инструментом для микрондирования клетки с целью изучения ее жизненных функций. Он позволяет исследовать внутриклеточную локализацию биохимических соединений, распределение поглощенных клеткой веществ, сравнение клеток, находящихся в различных физиологических состояниях, а также изучать особенности патологических изменений в клетках, например злокачественных опухолей. Таким образом, использование лазера сделало технически возможным решение ряда сложных задач цитологии, цитогенетики, эмбриологии и других областей биологической науки, которые раньше считались технически неразрешимыми.

С каждым годом лазеры находят все большее применение в медицинской и ветеринарной клинической практике. Уже через несколько лет после изобретения этого прибора в хирургии начали применять лазерный скальпель, для которого обычно используют непрерывного действия лазер на CO_2 с мощностью несколько десятков ватт. Скальпель представляет собой заключенный в гибкую трубку световод, позволяющий направлять лазерный луч в любом направлении. Луч быстро нагревает и испаряет участок ткани, на котором он сфокусирован. Глубина разреза зависит от вида ткани, но в среднем она равна 2—3 мм. Для более глубокого разреза его проводят в несколько приемов. Лазерный скальпель, так же как и высокочастотный, обладает перед механическим рядом преимуществ. Он по линии разреза заваривает кровеносные сосуды, что делает операционное поле почти бескровным, обеспечивает стерильность, так как не касается ткани и приводит к гибели микроорганиз-

мы в области разреза. Существенно, что лазерный скальпель не оказывает на ткань механического давления, а это уменьшает болезненность операции. Лазерный скальпель используют также для сшивания тканей. Таким образом, одним и тем же скальпелем можно сначала рассечь участок ткани, а затем, расфокусировав луч, заварить края раневого отверстия. Гибкие световоды, по которым луч света передается от генератора к оперируемому органу, позволяют иногда проводить операции без вскрытия брюшной полости или грудной клетки, вводя скальпель, например, через пищевод. Лазерные операции стали широко применять на желудочно-кишечном тракте, на сердце, при нейрохирургии и иссечении некоторых злокачественных опухолей. В онкологии существуют и другие способы использования лазерного излучения. Дело в том, что некоторые пигментированные опухоли (меланома, гемангиома) поглощают лазерное излучение гораздо интенсивнее, чем окружающие ткани. При определенном подборе дозы облучения происходит некротизация опухолевой ткани, тогда как окружающая ее здоровая ткань остается неповрежденной. Особенно хорошо поддаются этому методу кожные опухоли; рак кожи излечивается лазером в 97% случаев.

Хирургическое применение лазера впервые получило применение в офтальмологии для внутриглазных операций, поскольку хрусталик и стекловидное тело почти прозрачны для красного света, тогда как пигментированная сетчатка хорошо поглощает его. Особенно эффективным оказалось использование лазера при отслоении сетчатки от глазного дна. Обычное хирургическое лечение этого заболевания весьма болезненно и приводит к госпитализации больного на 2—3 мес. Лазерный луч, сфокусированный в определенном месте сетчатки, вызывает точечный ожог, в результате чего сетчатка «приваривается» к главному дну. Лазерную микрохирургию используют также для лечения глаукомы, сущность которой заключается в том, что внутриглазная жидкость перестает выводиться из глаза. Это приводит к возрастанию внутриглазного давления, болям, ухудшению зрения и слепоте. Лечение глаукомы возможно путем создания отверстий в радужной оболочке, однако обычные хирургические методы здесь почти бессильны, и поэтому глаукома до последнего времени считалась практически неизлечимой. Лазер легко прожигает отверстие в радужной оболочке, однако прожигание оказалось неэффективным, потому что оно вызывает воспалительный процесс, который затем приводит к спайке образовавшегося канала. Гораздо больший эффект дает не прожигание, а пробивание отверстий за счет механического давления, для чего интенсивность луча должна быть больше, чем для прожигания, а время действия значительно меньше — до 10^{-7} с.

БИОФИЗИКА ЗРИТЕЛЬНОГО ВОСПРИЯТИЯ

Зрительный аппарат представляет собой устройство, в котором световая энергия, получаемая светочувствительными элементами (фоторецепторными клетками), преобразуется в энергию электрических импульсов, распространяющихся по зрительному нерву от органа зрения к центральной нервной системе. Чувствительность фоторецепторных клеток настолько велика, что энергия воспринимаемого ими света оказывается значительно меньше энергии потенциала действия в нервном аксоне. Это говорит о том, что между поглощением света и образованием нервного импульса происходят процессы, которые усиливают световую энергию наподобие релейных систем в электрических цепях.

Исследование энергетики зрительного восприятия показало, что свет как бы включает определенную цепь биохимических реакций, энергия которых обеспечивает образование потенциала действия в рецепторных клетках (рецепторного потенциала).

Глаза позвоночных и в особенности глаз человека — вершина эволюционного развития органа зрения. Глаз не только позволяет воспринимать электромагнитные волны как свет, но и различать отдельные длины волн как мельчайшие оттенки цветов, получать изображения предметов, удаленных на разные расстояния, может адаптироваться к меняющимся в широких пределах интенсивностям света, создавать объемное изображение.

Однако всего этого природа достигла не сразу. Даже у простейших одноклеточных, например у жгутиковых (рис. 70, а),

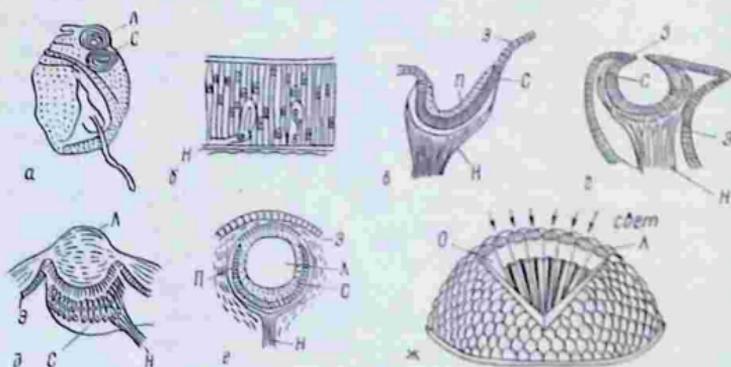


Рис. 70. Разновидности светочувствительных органов у некоторых представителей животного мира:

а — одноклеточный организм *Pouchetia cornuta*; б — дождевой червь; в — моллюск *Raflesia*; г — кольчатый червь; д — скорпион; е — клещ *Murex* (по С. И. Вавилову); ж — фасеточный глаз насекомых и ракообразных; С — светочувствительный слой; Л — линза; П — прозрачная среда; Н — нервные волокна; Э — эпителии; З — зрачок; О — омматидий

имеется капля светочувствительного пигмента С и концентрирующая на них свет линза Л — крупинка крахмала или жировая капля. Поскольку размеры линзы в данном случае составляют доли микрона, то на ней происходит сильная дифракция, и изображение получиться не может. Такое устройство в состоянии лишь определять направление, откуда действует источник света, и вызывать реакцию на изменение освещенности (фототаксис).

У дождевого червя (рис. 70, б) уже имеются специализированные светочувствительные клетки, разбросанные по его наружным покровам, но отсутствуют какие-либо фокусирующие приспособления. Поэтому дождевой червь, так же как и одноклеточные, может лишь отличать свет от темноты. Более совершенным устройством обладают некоторые моллюски (рис. 70, в), у которых на поверхности тела в эпидермисе имеются углубления, позволяющие в какой-то степени определять направление падающего света. Расширение внутренней полости и сужение входного отверстия привело к образованию своеобразной камеры — обскуры, примитивного «глаза» (рис. 70, г), в котором на светочувствительном слое С получается, хотя и грубое, но все же изображение предмета. Такие глаза имеются у некоторых моллюсков и кольчатых червей. У скорпиона (рис. 70, д) комбинация углубления в эпидермисе с линзой уже представляет собой прообраз глаза позвоночных. Линза, однако, слишком близко подходит к сетчатке и не может образовывать четкого изображения. В глазу улитки расстояние между линзой и светочувствительным слоем увеличено и заполнено прозрачной жидкостью, способствующей фокусировке изображения (рис. 70, е).

Особняком стоит фасеточный глаз насекомых и ракообразных (рис. 70, ж). Фасеточный глаз (фр. *facette* — грань) состоит из большого количества тесно прилегающих друг к другу боковыми гранями пустотелых пирамидок — *омматидиев* (греч. *омма* — глаз), в вершине которых находятся светочувствительные элементы, 8—9 зрительных палочек, а в основании расположена двояковыпуклая роговичная линза, фокусирующая свет на зрительные палочки. Иногда одна линза приходится на несколько омматидиев, число которых в глазу различно: от 100 у рабочего муравья до 28 000 у стрекозы. Стенки омматидиев покрыты темным эпителиальным слоем для предотвращения многократного отражения света внутри пирамидки. В каждый омматидий попадает узкий пучок света, и в результате на сетчатке от нескольких омматидиев формируется мозаичное изображение предмета, по которому насекомое может оценить форму предмета, хотя и очень приблизительно, так как оптические оси омматидиев расходятся под углами от 1 до 8°. Преимущество фасеточного глаза в том, что два таких

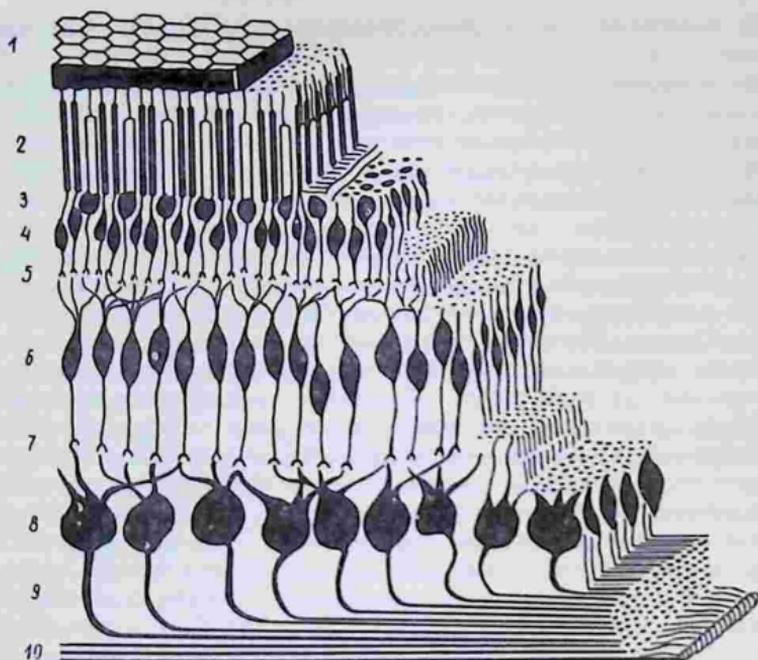


Рис. 71. Упрощенная схема строения сетчатки.

1 — пигментный эпителий; 2 — фоторецепторы (палочки и колбочки); 3—7 — нервные клетки, биполярные, горизонтальные и амакриновые клетки, осуществляющие первичную переработку информации, поступающей от фоторецепторов; 8 — ганглиозные клетки, являющиеся источником закодированных импульсов, поступающих в аксоны зрительного нерва (слой 9); 10 — зрительный нерв (стрелкой указано направление света)

глаза обеспечивают практически круговой обзор, который не может осуществлять зрительная система других животных и птиц. Кроме того, такой глаз позволяет определять направление движения и оценивать скорость перемещения наблюдаемого предмета.

Анатомические подробности строения глаза позвоночных и геометрическая оптика глаза в данном пособии не приводятся, так как эти вопросы достаточно подробно рассматриваются в учебниках физики и физиологии.

Свет, попадающий в глаз, фокусируется оптической системой глаза на сетчатке, покрывающей внутреннюю полусферу глазного яблока. Поглощение света и образование первых импульсов, формирующих в ЦНС ощущение света, происходит в сетчатке, представляющей собой многослойную клеточную систему (рис. 71), светочувствительные элементы которой — палочки и колбочки — получили название в связи с их специфической формой. Палочки находятся на всей поверхности сетчатки и служат рецепторами черно-белого зрения, а колбочки

в основном сконцентрированы в центральной части сетчатки в области желтого пятна и ответственны за цветное зрение. Колбочки сосредоточены в центре сетчатки потому, что цветное зрение осуществляется в условиях яркого освещения при суженном зрачке, пропускающем пучок света в основном на центральную часть сетчатки. Наличие их на периферии сетчатки было бы нецелесообразным.

Чувствительность палочек значительно выше, чем колбочек, которые функционируют лишь при освещенностях выше 10^{-2} лк, тогда как палочки реагируют на свет даже при освещенности до 10^{-6} лк. В этом легко убедиться в сумерках, когда нам кажется, что все предметы теряют свою окраску. Восприятие света, так же как и восприятие звука, подчиняется закону Вебера — Фехнера, согласно которому при не очень малых и не слишком сильных интенсивностях света прирост силы светового ощущения пропорционален логарифму отношения интенсивностей двух сравниваемых световых потоков.

Строение палочек и колбочек у всех позвоночных сходно, и они различаются в основном размерами. Так, диаметр и длина палочек у человека 2 и 60 мкм, у лягушки — 6 и 60 мкм, у быка — 2 и 10 мкм. Диаметр и длина колбочек у человека 6 и 30 мкм. Количество палочек в сетчатке человека 125—130 млн, колбочек — 6—7 млн. К сетчатке подходит зрительный нерв сечением примерно 4 мм², который разветвляется приблизительно на миллион нервных волокон. Импульсы, генерируемые некоторым количеством фоторецепторных клеток, суммируются ганглиозными клетками, которые служат непосредственным источником импульсов, поступающих в аксоны зрительного нерва, передающими их в закодированном виде в ЦНС. Таким образом, в сетчатке происходит интегрирующее взаимодействие огромного количества импульсов, сходное с тем, что имеет место в ЭВМ, однако механизм этого процесса пока что неизвестен.

Всего в сетчатке человеческого глаза 10 слоев. Фоторецепторные клетки находятся в заднем слое сетчатки, упираясь своими светочувствительными сегментами в поглощающий фотоны слой окрашенных темным пигментом эпителиальных клеток, примыкающих к сосудистой оболочке. Именно на поверхности эпителиального слоя формируется оптическое изображение. Казалось бы более естественным направление палочек и колбочек к источнику света, т. е. к зрачку, однако подобное их расположение, очевидно, лучше охраняет самые чувствительные в организме клетки от возможных внешних воздействий и, кроме того, предотвращает попадание в них фотонов, отраженных и рассеянных другими участками глаза, а это улучшает остроту зрения. Для того чтобы попасть в фоторецепторы, свету приходится предварительно проходить через слои нервных кле-

ток, что, однако, не снижает чувствительности глаза, так как эти клетки прозрачны для видимого света. Подробности строения сетчатки рассматривают в учебниках физиологии.

Фоторецепторы представляют собой своеобразные трансформаторы, преобразующие световую энергию в электрическую с коэффициентом усиления 10^5 — 10^6 . Такое большое усиление позволяет даже единичным фотонам создавать нервный импульс и соответственно световое ощущение. Возможность восприятия глазом квантовых флуктуаций при очень малых (пороговых) интенсивностях света была продемонстрирована в 1933 г. С. И. Вавиловым. Последующие исследования показали, что минимальное количество света, которое должно падать на поверхность глаза для создания светового ощущения, составляет от 60 до 150 фотонов сине-зеленого света. До сетчатки доходит еще меньше фотонов. Примерно 4% их отражается от роговицы, около 50% поглощается хрусталиком, стекловидным телом, слоями нервных клеток в сетчатке, еще около 40% проходит сквозь сетчатку и поглощается в пигментном эпителии. Таким образом, на долю фоторецепторов остается всего несколько процентов от числа фотонов, падающих на роговицу. Сравнительно недавние измерения показали, что порог чувствительности глаза, адаптированного к темноте, для длины волны 491 нм составляет всего 2—3 фотона. Таким образом, глаз можно считать одним из чувствительнейших приборов, работающих вблизи физического предела измерений.

На рис. 72 показаны в разрезе схемы палочки и колбочки. Внешняя часть их, или внешний сегмент, содержит стопку плавающих в цитоплазме внутриклеточных органелл — светочувствительных дисков, в которых локализованы зрительные пигменты. Поскольку фотохимическая реакция начинается с поглощения света, очевидно, что эти диски должны быть непрозрачными для света. Молекулы зрительных пигментов имеют такое строение и такое расположение энергетических уровней, которые позволяют им наиболее эффективно поглощать фотоны в видимом участке спектра. В то же время молекулы пигментов входят в состав мембран палочек и колбочек, что обеспечивает превращение энергии света в энергию рецепторного потенциала, возникающего в этих клетках.

Каждый диск толщиной примерно 20 нм состоит из бислоевных липидных мембран с пронизывающими их молекулами белков (рис. 73). Например, мембраны палочек коровы содержат 60% белка и 40% липидов, причем на долю зрительного пигмента приходится около 80% от общего количества белка. Белки в фоторецепторах непрерывно обновляются, испытывают конформационные перестройки и могут легко диффундировать в липидном слое мембраны, вязкость которого очень мала (менее 0,1 Па·с). Имеется несколько моделей строения фо-

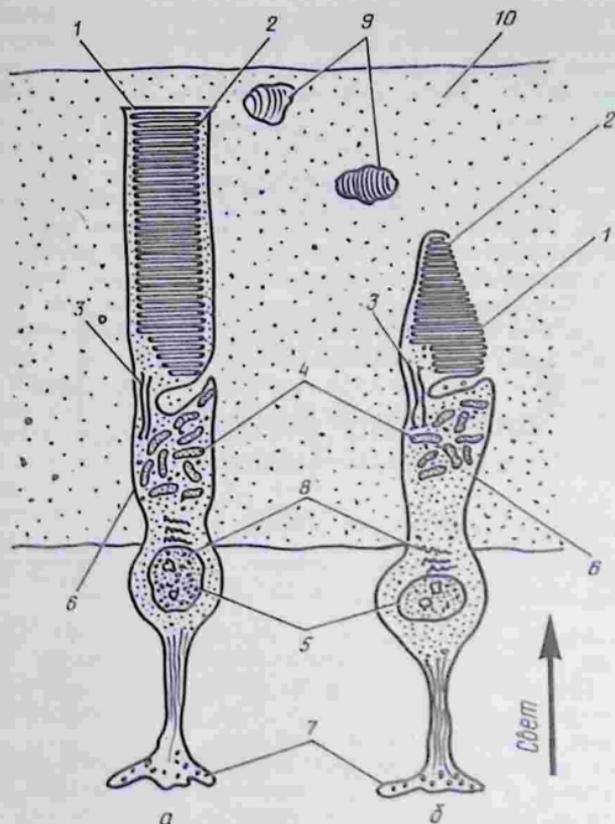


Рис. 72. Схема строения фоторецепторов:

a — разрез палочки; *б* — разрез колбочки; 1 — внешние сегменты палочки и колбочки; 2 — светочувствительные диски; 3 — соединительные жгутики; 4 — митохондрии; 5 — ядро; 6 — основное тело клетки; 7 — синаптическое тело; 8 — аппарат Гольджи; 9 — диски, отделившиеся от палочки и колбочки и разрушающиеся в пигментном эпителии 10.

торецепторных мембран, детали которых мы не рассматриваем. Количество дисков в каждом фоторецепторе различно (у быка — 200, у лягушки — 1000—1500), и располагаются они во внешнем сегменте клетки, а в основном ее теле находятся остальные органеллы — ядро, митохондрии и др. Внешний сегмент соединен с основным телом клетки тонкой перемычкой: внутри нее проходят соединительные жгутики, по которым осуществляется обмен веществ между сегментом и основной частью клетки. Большое количество дисков в стопке увеличивает общую светочувствительную поверхность фоторецепторной клетки, что повышает вероятность поглощения ею фотона.

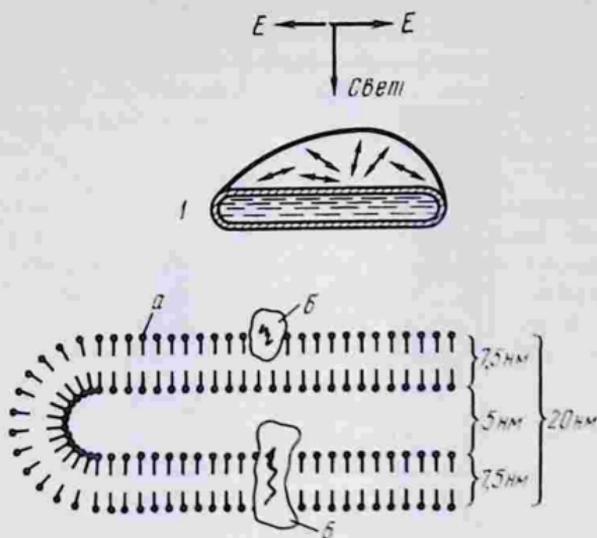


Рис. 73. Строение светочувствительных дисков:

1 — форма зрительного диска (стрелки на поверхности диска указывают направление электрических осей молекул зрительного пигмента); 2 — разрез зрительного диска; а — липидный бислой; б — молекулы родопсина; ЕЕ — направление колебаний вектора напряженности электрического поля в падающей на диск световой волне

Зрительные диски образуются на протяжении всей жизни организма. Они постепенно перемещаются по сегменту и на самом конце отделяются, после чего поглощаются клетками пигментного эпителия и разрушаются. Так, у крыс вся стопка дисков полностью обновляется за 2—3 нед.

Механизм возникновения фоторецепторного потенциала сходен с описанным в главе IV механизмом образования потенциала действия в нервном аксоне, однако в данном случае роль ионов, участвующих в образовании потенциала действия, несколько иная. В отсутствие светового раздражителя проницаемость мембраны для ионов натрия значительно превышает величины проницаемости для других ионов, а концентрация ионов натрия внутри диска выше, чем его концентрация в окружающей диски цитоплазме. Причина этого в том, что диски образованы вдавливанием внутрь внешнего сегмента его клеточной мембраны, в результате чего внутренние объемы дисков являются как бы замкнутыми и отделенными от нее участками внешней среды с большой концентрацией ионов натрия. Напротив, внешней по отношению к внутридисковой среде оказывается цитоплазма клетки, богатая калием. И иными словами, в зрительном диске имеет место обратное по сравнению с аксонами соотношение между концентрациями ионов калия и натрия. Поскольку проницаемость для ионов натрия дисковой мембраны мала, то из диска в цитоплазму клетки по электро-

химическому градиенту идет поток ионов натрия, которые затем пассивно диффундируют через соединительную перемычку в основное тело клетки. Отсюда ионы натрия перекачиваются во внешнюю среду с помощью фермента АТФ-азы за счет энергии АТФ, вырабатываемой митохондриями, скопление которых имеется как раз рядом с перемычкой.

Когда под действием света происходит распад светочувствительных пигментов, проницаемость дисковой мембраны для натрия резко падает, тогда как проницаемость ее для других ионов остается прежней. В этих условиях основную роль начинают играть ионы калия, полярность цитоплазмы меняется и возникает потенциал действия. Опыты показывают, что палочка может быть возбуждена одним единственным фотоном. Согласно законам фотохимии, один фотон может вызвать энергетический переход только одного электрона и соответственно перестройку только одной молекулы (в данном случае, молекулы светочувствительного пигмента), а таких молекул в палочке находится около 10^9 . Таким образом, светочувствительность палочки необычайно велика.

В зрительных дисках позвоночных обнаружены четыре светочувствительных пигмента: родопсин (у человека, сухопутных и морских животных) и порфиросин (у пресноводных позвоночных) — в палочках; йодопсин и цианопсин — в колбочках. В настоящее время наиболее изучен *родопсин*. Это белковый комплекс с относительной молекулярной массой около 40 000, красного цвета, выцветающий при освещении. *Йодопсин* — аналогичный комплекс, имеющий фиолетовую окраску. Скорость распада йодопсина на свету значительно меньше, чем скорость распада родопсина, в связи с чем чувствительность колбочек к свету меньше, чем у палочек. Максимум поглощения света родопсином приходится на длину волны 500 нм, а йодопсина — на 562 нм. Все светочувствительные пигменты являются хромопротеидами, состоят из хромофора *ретинала* и одной из разновидностей белка *опсина*, содержащего от 235 до 400 аминокислот; отличаются они друг от друга своей белковой частью.

В 1933 г. Уолд обнаружил в зрительном пигменте витамин A_1 , или ретинол₁, который имеет следующую структурную формулу (рис. 74).

Эта молекула представляет собой почти неизменную половину молекулы каротина, а каротиноиды служат источником витамина А. Если с пищей в организм поступает недостаточное количество витамина А, то нарушается процесс синтеза зрительных пигментов, что проявляется ухудшением зрения, сумеречной, так называемой «куриной слепотой».

Как видно из формулы, ретинол — это спирт. В фоторецепторах на ретинол действует алкогольдегидрогеназа (АДГ), в результате чего ретинол₁ превращается в ретинальальдегид.

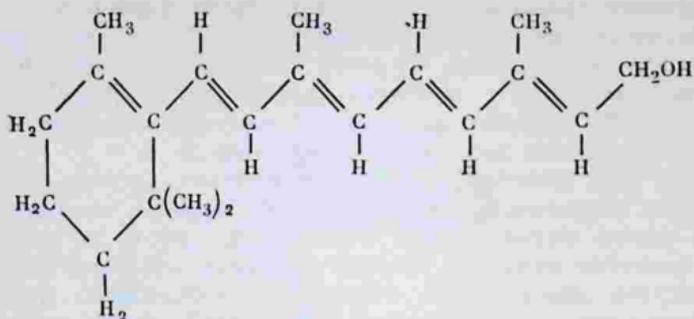


Рис. 74. Структурная формула витамина А₁

или ретиналь₁, в котором молекула заканчивается не группой —СН₂ОН, а группой —СН=О (рис. 75).

Ретиналь может находиться в двух изомерных конфигурациях: цис- или транс-конфигурации. Поворот группы атомов происходит относительно оси молекулы и начинается с 11-го атома углерода, поэтому изомер называют 11-цис-ретиналем. Изомер, изображенный в предыдущей формуле, называют транс-ретиналем. Структурная формула 11-цис-ретиналя имеет следующий вид (рис. 76). В темноте 11-цис-ретиналь образует комплекс с опсином, однако при освещении он переходит в более устойчивую транс-форму, которая отщепляется от опсина. Разрыв связи между опсином и ретиналем в молекуле родопсина и приводит к его обесцвечиванию.

Изогнутая молекула 11-цис-ретиналя плотно входит в соответствующее углубление в молекуле опсина. Когда же образуется выпрямленная молекула транс-ретиналя, то она уже не помещается в углублении, выходит из него, что, в свою очередь, ведет к объемным перестройкам в молекуле белка с соответствующими изменениями в спектре поглощения (рис. 77). Детальный механизм процесса изомеризации ретиналя и конформационных перестроек опсина мы не рассматриваем. Обратный процесс превращения транс-ретиналя в цис-ретиналь происходит под действием фермента ретинальизомеразы, после чего цис-ретиналь присоединяется к опсину и вновь образуется родопсин. О ретинальизомеразе известно очень мало. Предполагается, что главным местом образования цис-изомера под действием этого фермента служит печень, откуда она в виде комплекса с ретинолсвязывающим белком плазмы транспортируется в пигментный эпителий. В сетчатке при постоянном освещении имеет место устойчивое равновесие, при котором скорость распада родопсина равна скорости его восстановления. В темноте скорость регенерации родопсина достигает миниму-

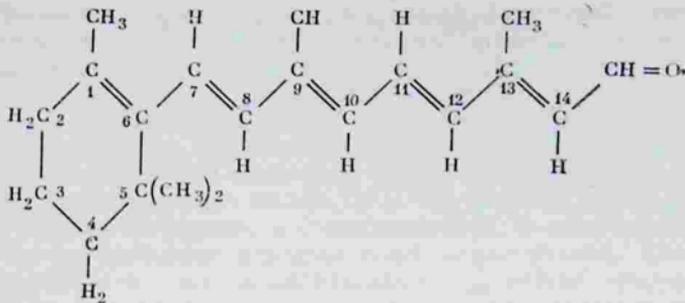
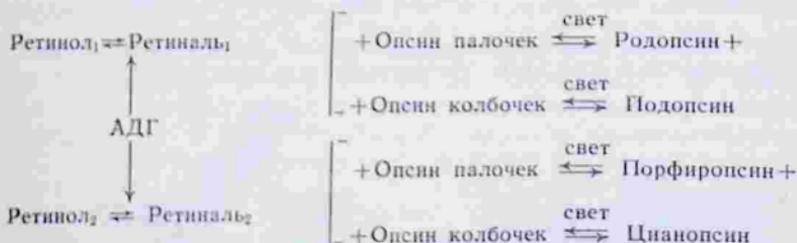


Рис. 75. Структурная формула транс-ретиноля

ма и глаз приобретает максимальную чувствительность. Все эти превращения можно изобразить следующей схемой.



Структурные перестройки, происходящие с родопсином, были впервые исследованы Уолдом, которому за эти исследования в 1966 г. была присуждена Нобелевская премия. Аналогичные превращения происходят и с другими зрительными пигментами. Все они показаны на следующей схеме.



Как было показано выше, молекулы зрительных пигментов вкраплены в липидный слой мембраны зрительных дисков. На поверхности каждого диска в зрительной палочке содержится до 30 000 молекул родопсина. Вероятность поглощения фотона молекулой родопсина пропорциональна косинусу угла между вектором напряженности электрического поля фотона \vec{E} и

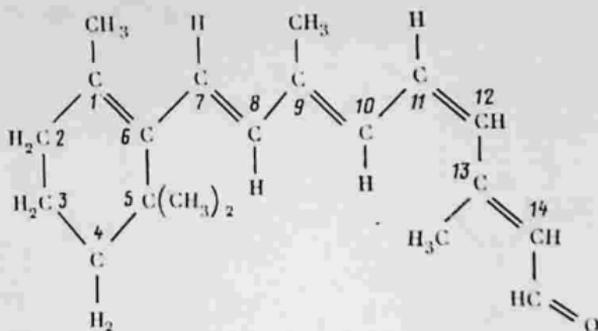


Рис. 76. Структурная формула 11-цис-ретиная

электрической осью молекулы. Вероятность поглощения максимальна в том случае, когда вектор напряженности \vec{E} совпадает по направлению с электрической осью родопсина. Напротив, если они взаимно перпендикулярны, то фотон не поглощается молекулой даже при прямом их соударении. Поскольку естественный свет неполяризован, т. е. электрические векторы падающих на диск фотонов имеют любые направления, то для восприятия света необходимо, чтобы молекулы родопсина были разбросаны по поверхности диска так, чтобы их электрические оси находились друг по отношению к другу под любыми углами в пределах от 0 до 2π . Если бы электрические оси молекул были параллельны друг другу, то они, наподобие поляроида, выделяли бы из естественного света в соответствии с законом Малюса лишь половину интенсивности падающего света. Кроме того, электрические оси молекул родопсина, расположенных на поверхности зрительного диска, находятся всегда в плоскости, перпендикулярной направлению света, падающего от зрачка на сетчатку, т. е. в плоскости, в которой колеблется вектор \vec{E} (см. рис. 73, б), а это также увеличивает вероятность поглощения фотонов. Интересно, что некоторые люди мо-

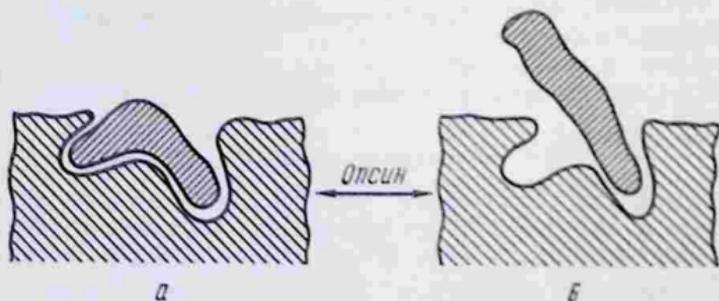


Рис. 77. Взаимопревращение цис-ретиная (а) в транс-ретиная (б) в молекуле родопсина, пронизывающей липидный бислой

гут в небольшой степени отличать поляризованный свет от неполяризованного. Возможно, у них на поверхности зрительных дисков имеется некоторая упорядоченность молекул родопсина.

Каким же образом распад молекул родопсина и других зрительных пигментов приводит к появлению рецепторного потенциала? К сожалению, механизм этого явления в настоящее время еще не выяснен до конца, и в частности, потому, что структура молекулы опсина, а следовательно, и всех хромопротеидов и их превращения изучены пока недостаточно. Одна из теорий предполагает, что отщепившийся от опсина транс-ретиналь вступает в реакцию с положительно заряженными аминогруппами фосфолипидов мембраны зрительных дисков, что и приводит к изменению их проницаемости для ионов натрия и калия. Переход ретиналя в цисформу и воссоединение его с опсином приводит к восстановлению бывших до освещения ионных градиентов. Не исключено, что изменение проницаемости мембраны может быть обусловлено конформационными изменениями вкрапленных в нее молекул опсина после отщепления от них ретиналя. Все эти вопросы, возможно, найдут свое разрешение, когда будет разработана квантовая химия хромопротеидов. Механизм возникновения рецепторных потенциалов является в настоящее время предметом тщательного изучения в биофизике органов чувств.

Полихроматическое зрение обусловлено деятельностью колбочек. Согласно теории цветного зрения Юнга — Гельмгольца, существуют три типа колбочек с различными кривыми спектральной чувствительности. Каждый тип колбочек создает ощущение только одного цвета — красного, зеленого или синего. При одновременном возбуждении рецепторов в мозг поступают сигналы различной интенсивности, которые создают ощущение промежуточных цветов. Все многообразие цветовых ощущений определяется соотношением между числом импульсов, посылаемых возбужденными колбочками. Морфологических различий между тремя видами колбочек не обнаружено, но наличие в одной сетчатке разных по цветочувствительности колбочек у позвоночных, птиц и насекомых было экспериментально доказано. Поскольку структура и свойства ретиналя остаются неизменными, очевидно, что цветочувствительность разных пигментов связана с изменениями структуры опсина. Родопсины человека имеют максимумы чувствительности для длин волны 440, 540 и 590 нм.

Помимо человека, цветным зрением обладают и другие позвоночные, но спектральные характеристики глаз животных и человека, как правило, не совпадают. Так, лошади, овцы и свиньи различают лишь красный и зеленый цвета. Животные, ведущие сумеречный и ночной образ жизни (волки, кошки),

не нуждаются в аппарате цветного зрения, и поэтому в их глазах колбочки отсутствуют.

Рассмотрим причины, по которым большинство животных не воспринимают ультрафиолетовый и инфракрасный участки спектра. Солнечное ультрафиолетовое излучение с длиной волны менее 290 нм поглощается верхними слоями атмосферы и до поверхности Земли не доходит. Следовательно, существование глаза, чувствительного к коротким ультрафиолетовым лучам, было бы биологически неоправданным. Однако и более длинноволновое ультрафиолетовое излучение также не воспринимается глазом, очевидно в связи с тем, что кванты этого излучения, обладая большой энергией, разрушают светочувствительные пигменты. Поэтому хрусталик и стекловидное тело почти полностью поглощают не только ультрафиолет, но даже частично фиолетовые и синие лучи с длинами волн менее 400 нм. Если же интенсивность этого излучения велика и оно не поглощается полностью внутри глаза, то оно вызывает ожог сетчатки.

Что касается инфракрасного излучения, то оно испускается телами самих животных. При 37°C максимум излучения приходится на область длин волн от 9 до 10 мкм. При этом 1 см² поверхности тела животного, в том числе и внутренней поверхности глаза, излучает примерно 50 мВт, что значительно превышает энергию, которая попадает в глаз при ярком солнечном свете. Поэтому, как писал С. И. Вавилов, «если бы инфракрасное излучение воспринималось сетчаткой, то глаз внутри засветился бы миллионами свечей. По сравнению с этим внутренним светом потухло бы Солнце и все окружающее. Человек видел бы только внутренность своего глаза и ничего больше, а это равносильно слепоте».

Не следует, однако, думать, что глаз абсолютно нечувствителен к излучениям, лежащим за пределами диапазона 380—760 нм. Так, показано, что человек может воспринимать ультрафиолетовое излучение с длинами волн до 300 нм и инфракрасное излучение до 950 нм, но чувствительность глаза к этим граничным длинам волн в миллиарды раз меньше, чем для длины волны 555 нм. Интересно отметить, что при удалении хрусталика чувствительность глаза к ультрафиолетовым лучам значительно возрастает.

Видимый участок спектра позвоночных примерно тот же, что и у человека, хотя у отдельных групп (птицы, рептилии) он сдвинут на несколько десятков нанометров в область более длинных волн. Напротив, у большинства насекомых видимый диапазон захватывает ультрафиолетовую часть спектра до 300 нм.

Основная роль глаза, как и остальных органов чувств — доставлять мозгу информацию об окружающем нас мире. По

количеству воспринимаемой информации около 90% приходится на долю зрения, примерно 9% — на долю слуха, тогда как на остальные органы чувств остается не более 1%. Таким образом, значение зрения в жизни человека исключительно велико. Попробуем ориентировочно оценить *пропускную способность глаза*, т. е. количество воспринимаемой им информации за единицу времени.

Наличие или отсутствие импульса от фоторецепторной клетки соответствует одному биту информации. В сетчатке, как было показано выше, находится примерно 130 млн палочек и колбочек, однако они, очевидно, не рассчитаны на одновременную работу, так как число волокон в зрительном нерве значительно меньше, т. е. около 1 млн. Таким образом, один аксон принимает сигналы от 130 фоторецепторов. Каждый аксон может передавать в секунду до 300 импульсов. Поэтому общее количество информации, передаваемой зрительным нервом в секунду, может достигать $3 \cdot 10^8$ бит. Для сравнения можно указать, что телевизионные каналы могут переносить информационные потоки $\sim 10^7$ бит/с, т. е. в 30 раз меньше. В слуховом нерве содержится 30 000 аксонов, и поэтому его пропускная способность примерно в 30 раз меньше пропускной способности зрительного нерва. Этот расчет более чем приблизителен, так как мы почти ничего не знаем о свойствах таких кабельных систем, как зрительный или слуховой нерв, и поэтому реальные пропускные способности могут быть на один или даже на несколько порядков иными. Однако ясно, что эти потоки очень велики и во много раз превышают предел информационной восприимчивости человеческого мозга, равный примерно 50 бит/с от всех органов чувств.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

К ВВЕДЕНИЮ

1. Дайте определение физики как науки. Почему понятия и законы физики лежат в основе всех естественных наук? 2. Какое определение материи было дано В. И. Лениным? Прокомментируйте каждую часть этого определения. 3. Дайте определение биофизики как науки. 4. Поясните, почему согласно схеме рисунка 1 биофизика обладает наибольшим числом связей с другими науками? 5. Из каких разделов состоит биофизика? Каковы предметы исследования и задачи каждого из ее разделов? 6. Из схемы на рисунке 1 видно, что математика связана с сельскохозяйственными науками как прямо, так и через посредство других наук. Поясните это известными вам примерами. 7. Приведите примеры связей между ветеринарией, зоотехнией и агрономией. 8. Перечислите известные вам физические и биофизические методы, применяемые в настоящее время в ветеринарии, зоотехнии и агрономии.

К ГЛАВЕ I

1. Запишите уравнение Бернулли. Каков физический смысл этого уравнения? Каждого члена этого уравнения? 2. Объясните принцип действия приборов, применяемых в ветеринарии и основанных на законе Бернулли. 3. Какие жидкости называют ньютоновскими? Можно ли считать кровь ньютоновской жидкостью? Обоснуйте ответ. 4. Сформулируйте закон Стокса. Как определяют вязкость жидкости на основе закона Стокса? 5. Сформулируйте закон Пуазейля. Объясните принцип действия вискозиметра, основанного на этом законе. 6. От чего зависит скорость оседания эритроцитов? Каким методом ее определяют? 7. Расскажите о движении жидкости в разветвленных трубах. Как зависит гидравлическое сопротивление системы разветвленных труб от их сечения и количества разветвлений? 8. Объясните, почему скорость крови в капиллярах значительно меньше скорости крови в артериях. 9. Какую форму имеют эритроциты? Почему сферическая форма эритроцита была бы нецелесообразной? Встречаются ли эритроциты сферической формы? 10. Какими методами можно определить прочность мембран эритроцитов? Какие причины определяют прочность этих мембран? 11. Как зависит частота сердечных сокращений от массы животного? Объясните физическую причину такой зависимости. 12. Выведите формулу для вычисления работы сердца на основе уравнения Бернулли. Почему этот расчет носит приближенный характер? 13. Объясните механизм образования пульсовой волны. Почему в венах пульсовая волна отсутствует? 14. От каких физических величин зависит скорость пульсовой волны? Попробуйте качественно объяснить зависимость, приведенную в формуле (1.14). 15. На чем основаны методы измерения артериального давления (прямой и метод Короткова)? 16. В каких случаях поток крови в артериях становится турбулентным? С чем связаны шумы (тоны Короткова), прослушивающиеся при измерении артериального давления?

К ГЛАВЕ II

1. Дайте определения интенсивности звука, акустического давления и удельного акустического сопротивления. В каких единицах измеряют эти величины? 2. От чего зависит коэффициент отражения звука на границе раздела между двумя средами? Что надо сделать, чтобы добиться максимального проникновения звука из одной среды в другую? 3. С какой целью при ультразвуковой терапии облучаемую поверхность тела покрывают контактной смазкой? Какими свойствами должна обладать такая смазка? 4. Перечислите основные типы источников звука и их особенности. С какими аналогами этих источников приходится встречаться в животном мире? 5. Объясните сущность эффекта Доплера. Выведите формулу (2.15) для доплеровской частоты при отражении звука от движущегося предмета. 6. На сколько децибел возрастет уровень интенсивности звука, если его интенсивность увеличится в 100 раз, 1000 раз? 7. Сформулируйте закон Вебера—Фехнера. Приведите примеры его применения для слуха и для других органов чувств. 8. Рассмотрите внимательно рисунок 17, на котором приведена область слышимости человеческого уха. Почему эта область отличается от прямоугольника? Как формируется эта область с возрастом? 9. Что называют уровнем громкости? По графику рисунка 19 найдите уровень громкости, если шумомер зарегистрировал уровень интенсивности звука 75 дБ при частоте 300 Гц; 90 дБ при частоте 3 кГц. 10. По схеме рисунка 20 объясните физический механизм восприятия звука млекопитающими. Почему теория звукового восприятия Гельмгольца получила название резонансной? 11. Какие вопросы теории звукового восприятия еще не нашли решения в современной биофизике? 12. Что называют акустическим шумом? К каким физиологическим нарушениям приводит действие шума на животных? 13. Что относится к основным источникам шумов при стойловом содержании крупного рогатого скота? Какие меры борьбы с шумом проводят в настоящее время в сельскохозяйственном производстве? 14. Каковы методы получения ультразвука? Расскажите о преимуществах и недостатках каждого из перечисленных вами методов. 15. Каков механизм взаимодействия ультразвука с веществом? Что представляет собой явление кавитации? 16. Каковы современные представления о действии ультразвука на биологические объекты? 17. Расскажите о применении ультразвука в ветеринарной терапевтической практике. Какой интенсивности ультразвук следует применять в терапии? Обоснуйте ответ. 18. Расскажите о методах ультразвуковой хирургии, об их преимуществах и недостатках перед обычными методами. 19. Расскажите о диагностике на основе эффекта Доплера. В чем преимущества доплеровского метода перед другими диагностическими методами?

К ГЛАВЕ III

1. Сформулируйте первое начало термодинамики. Приведите иллюстрирующие его примеры. 2. Что называют термодинамическим процессом? Какие процессы называют обратимыми и какие необратимыми? Приведите примеры. 3. В чем сущность второго начала термодинамики? Дайте определение энтропии. В каких процессах энтропия остается постоянной и в каких она возрастает? 4. Какие превращения энергии происходят в живом организме? 5. Сформулируйте закон Гесса и приведите примеры его применения в биологии. 6. Что представляет собой АТФ и какова ее роль в живом организме? Какие связи называют макроэнергетическими? 7. От чего зависит теплопродукция живого организма? Как объяснить график, приведенный на рисунке 30? 8. Как изменяется удельная теплопродукция с увеличением массы животного? Дайте физическое объяснение этой зависимости. 9. Каковы физические механизмы терморегуляции живого организма? 10. Напишите уравнение теплопроводности. Какие биологические ткани обладают большой и какие малой теплопроводностью? Каков биологический смысл этого различия?

11. От чего зависит интенсивность теплового потока при конвекции? Почему конвекция не происходит в твердых телах? 12. Какими физическими свойствами должны обладать вещества, применяемые в тепловой ветеринарной физиотерапии? 13. Что называют термодинамическим потоком? С какими термодинамическими потоками приходится встречаться в живом организме? 14. Запишите общий вид феноменологических уравнений для открытых термодинамических систем. Объясните их физический смысл. 15. Какое состояние открытой термодинамической системы называют стационарным? Чем оно отличается от равновесного? Приведите примеры. 16. Почему живые организмы являются открытыми термодинамическими системами? Из чего складывается полное изменение энтропии в биологических системах? 17. Запишите уравнение Пригожина и объясните его физический смысл. 18. Сформулируйте принцип Ле Шателье — Брауна. Следствием какого закона является этот принцип? 19. Дайте объяснение гомеостаза живого организма на основе принципа Ле Шателье — Брауна.

К ГЛАВЕ IV

1. Каковы структура и физические свойства биологических мембран? 2. Какие функции выполняют клеточные мембраны? 3. Что представляет собой явление осмоса? Сформулируйте закон Вант-Гоффа. 4. Какие растворы называют изотоническими, гипертоническими, гипотоническими? Какова роль осмоса в биологических явлениях? 5. При каких условиях происходит диффузия? Приведите примеры диффузии в живом организме. Запишите законы Фика и Коллендера. 6. Как происходит «облегченная» диффузия в клеточной мембране? Чем обусловлена селективность переноса вещества через биомембраны? 7. Что называют электрохимическим градиентом в клетке? Приведите примеры. 8. Какими процессами определяется активный транспорт веществ через биомембраны? 9. Выведите формулу для вычисления работы в поле электрохимического градиента. 10. Какова кинетика активного транспорта? 11. Объясните, как возникает мембранная разность потенциалов. Выведите формулу для величины мембранного потенциала. 12. Что представляет собой равновесие Доннана? Запишите уравнение Доннана. 13. Какие причины вызывают появление потенциала покоя клетки? Запишите формулу для вычисления потенциала покоя. 14. Во сколько раз изменится мембранный потенциал, если концентрация ионов калия вне клетки увеличится в 2 раза? 15. Объясните механизм образования потенциала действия. 16. Как распространяется потенциал действия по нервному волокну? Можно ли считать аксон подобным электрическому кабелю? 17. С какими видами поляризации вещества в электрическом поле приходится иметь дело в биологических объектах? 18. Расскажите об электрических явлениях, происходящих на границе между твердым телом и жидкостью. Запишите уравнение Нернста. 19. Что представляет собой двойной электрический слой? Какую роль играет двойной электрический слой в электрокинетических явлениях? 20. Какие трудности возникают при измерении электросопротивления биологических объектов? 21. Какое физиологическое действие оказывает постоянный электрический ток? От чего зависит величина порогового тока в живых организмах? 22. Каковы особенности прохождения переменного тока в органах и тканях? 23. Объясните явление дисперсии полного сопротивления биологической ткани. От чего зависит величина дисперсии? Какое практическое применение находит это явление? 24. Что называют реографией? Расскажите о применении этого метода в ветеринарии. 25. Как применяют методы электровоздействия в ветеринарии и животноводстве? 26. Какие вы можете привести примеры, касающиеся влияния статических электрических и магнитных полей на живые организмы? Какие существуют мнения по поводу механизмов этого влияния? 27. Расскажите о применении постоянных магнитов в ветеринарии. 28. Дайте объяснение физического механизма нагревания проводников и диэлектриков в электромагнитном поле. 29. Расскажите о биологическом дей-

вию электромагнитного поля. 30. Каковы физические основы ветеринарной высокочастотной электротерапии и электрохирургии? Чем отличается диатермия от индуктотермии и УВЧ терапии? Начертите принципиальные электрические схемы, соответствующие этим методам. 31. Изучив главу «Электрические явления в биологических системах», постарайтесь ответить на вопрос, какие из этих явлений не находят еще однозначного объяснения в современной биофизике.

К ГЛАВЕ V

1. Дайте определения энергетических фотометрических величин и единиц их измерения. 2. Дайте определения эффективных фотометрических величин и единиц их измерения в видимой и ультрафиолетовой частях спектра. 3. Каково значение фотометрических измерений в ветеринарии и зоотехнии? Каково влияние оказывает видимый свет на сельскохозяйственных животных и птиц? 4. Какие физические явления определяют взаимодействие света с веществом? Выведите закон поглощения света и объясните физический смысл показателя поглощения. 5. Перечислите типы фотохимических реакций. Расскажите о некоторых наиболее важных фотохимических реакциях, протекающих в биологических системах. 6. Дайте определение люминесценции. Какие причины ее вызывают? Сформулируйте правило Стокса и объясните его. 7. Каковы физические основы люминесцентного анализа? Расскажите о применении люминесцентного анализа в ветеринарной диагностике и санитарной экспертизе. 8. Что представляет собой сверхслабое свечение биологических тканей? Каковы перспективы использования его в диагностических целях? 9. Каковы источники и свойства инфракрасного излучения? 10. Расскажите о биологическом действии ИК излучения и о применении его в ветеринарии и зоотехнии. 11. Каковы источники и свойства ультрафиолетового излучения? 12. Расскажите о биологическом действии УФ излучения и о применении его в ветеринарии и зоотехнии. 13. Опишите физические свойства лазерного излучения. 14. Как действует лазерное излучение на биологические объекты и каковы возможные причины этого действия? 15. Расскажите о применении лазеров в биологии. 16. Каково строение сетчатки глаза позвоночных? 17. Опишите структуру фоторецепторных клеток сетчатки. 18. В чем сходство и в чем различие в образовании потенциала действия в фоторецепторных клетках по сравнению с нервными клетками? 19. Каков механизм действия светочувствительных пигментов? 20. Каковы физические причины того, что большинство представителей животного мира не воспринимает инфракрасное и ультрафиолетовое излучения? Какие имеются исключения из этого правила?

ПРИЛОЖЕНИЯ

1. Фундаментальные физические константы

Название	Символ	Числовое значение
Скорость света в вакууме	c	$2,99792458 \cdot 10^8$ м·с ⁻¹
Постоянная Авогадро	N_A	$6,022045 \cdot 10^{23}$ моль ⁻¹
Молярная газовая постоянная	R	$8,31441$ Дж·К ⁻¹ моль ⁻¹
Постоянная Больцмана	k	$1,38062 \cdot 10^{-23}$ Дж·К ⁻¹
Постоянная Фарадея	F	$9,648456 \cdot 10^4$ Кл·моль ⁻¹
Постоянная Планка	h	$6,626176 \cdot 10^{-34}$ Дж·с
Постоянная Стефана — Больцмана	σ	$5,67032 \cdot 10^{-8}$ Вт·м ⁻² ·К ⁻⁴
Постоянная Вина	b	$2,8979 \cdot 10^{-3}$ м·К
Заряд электрона	e	$1,6021892 \cdot 10^{-19}$ Кл
Электрическая постоянная	ϵ_0	$8,85418782 \cdot 10^{-12}$ Ф·м ⁻¹
Магнитная постоянная	μ_0	$1,25663706144 \cdot 10^{-6}$ Гн·м ⁻¹

2. Множители и приставки для образования десятичных кратных и дольных единиц и их наименования

Наименование приставки	Множитель	Обозначение	Наименование приставки	Множитель	Обозначение
Кратные единицы			Дольные единицы		
Тера	10^{12}	Т	Деци	10^{-1}	д
Гига	10^9	Г	Санти	10^{-2}	с
Мега	10^6	М	Милли	10^{-3}	м
Кило	10^3	к	Микро	10^{-6}	мк
Гекто	10^2	г	Нано	10^{-9}	н
Дека	10^1	да	Пико	10^{-12}	п

Примеры. 1 мм = 10^{-3} м; 1 мкм = 10^{-6} м; 1 нм = 10^{-9} м; 1 пФ = 10^{-12} Ф; 1 МОм = 10^6 Ом; 1 кВ = 10^3 В; 1 ГГц = 10^9 Гц.

3. Греческий и латинский алфавиты

Греческий алфавит	Латинский алфавит
Α α — альфа	A a — а
Β β — бета	B b — бе
Γ γ — гамма	C c — це
Δ δ — дельта	D d — де
Ε ε — эпсилон	E e — е
Ζ ζ — дзета	F f — эф
Η η — эта	G g — ге (же)
Θ θ — тэта	H h — аш
Ι ι — йота	I i — и
Κ κ — каппа	J j — йот
Λ λ — ламбда	K k — ка
Μ μ — мю	L l — эль
Ν ν — ню	M m — эм
Ξ ξ — кси	N n — эн
Ο ο — Омикрон	O o — о
Π π — пи	P p — пэ
Ρ ρ — ро	Q q — ку
Σ σ — сигма	R r — эр
Τ τ — тау	S s — эс
Υ υ — ипсилон	T t — тэ
Φ φ — фи	U u — у
Χ χ — хи	V v — вэ
Ψ ψ — пси	W w — дубль вэ
Ω ω — омега	X x — нкс
	Y y — игрек
	Z z — зет

4. Некоторые сведения о голосе человека

Мощность голоса:			
тихий шепот		~1 нВт	
речь обычной громкости		~7 мкВт	
предельная громкость		~2 мВт	
Частотный диапазон при обычном разговоре, Гц:			
у мужчин		85—200	
у женщины		160—340	
Рекордная высота женского голоса при пении, Гц:		2350	
Примерное число колебаний голосовых связок при пении, Гц:			
бас	80—350	сопрано	260—1050
баритон	110—400	детский голос	260—1050
тенор	130—520	колоратурное сопрано	330—1400

5. Некоторые сведения о глазе человека

Диаметр глазного яблока у взрослого человека,		
мм		24—25
Толщина склеры, мм		0,4—1,0
Толщина сосудистой оболочки, мм		До 0,35
Толщина сетчатки, мм		0,1—0,4
Диаметр хрусталика, мм		8—10
Наибольшая толщина хрусталика, мм		3,7—4,0
Показатель преломления хрусталика		~1,4

Оптическая сила хрусталика (у молодых людей), дптр	~19—33
Оптическая сила всего глаза	~60
Диаметр зрачка, мм	
при больших освещенностях	2—3
при малых освещенностях (0,01 лк)	6—8
Внутриглазное давление, кПа (мм рт. ст.)	~104 (~780)
Число палочек в сетчатке, млн	~130
Число колбочек в сетчатке, млн	~7
Минимальный размер изображения предмета на сетчатке, при котором две точки предмета воспринимаются раздельно, мм	0,002
Длительность сохранения глазом возникшего зрительного ощущения, с	0,14

6. Относительные спектральные эффективности

Для вычисления фотометрических величин необходимо знать аналитические выражения функций $r(\lambda, T)$ и $V(\lambda)$, которые далеко не всегда бывают известны. Для абсолютно черного тела спектральная плотность энергетической светимости согласно закону Планка

$$r(\lambda, T) = \frac{2c^2 \pi^5 h}{\lambda^5} \frac{1}{e^{\frac{hc}{\lambda kT}} - 1}, \quad (1)$$

где c — скорость света; h — постоянная Планка; k — постоянная Больцмана. Вид этой функции для других светящихся тел отличается от (1) и находится по экспериментальным кривым. Что касается функций $V(\lambda)$, $V_v(\lambda)$ и $V_b(\lambda)$, то их также находят по результатам измерений. Например, кривую относительной спектральной световой эффективности можно приблизительно описать следующей функцией:

$$V(\lambda) = e^{-72 \left(\frac{\lambda}{\lambda_m} - 1 \right)^2}, \quad (2)$$

где $\lambda_m = 555$ нм [т. е. длина волны, на которую приходится максимальная чувствительность глаза и при которой $V(\lambda) = 1$].

Тогда в видимом диапазоне светимость, создаваемая абсолютно черным телом, может быть найдена по следующей формуле:

$$M_v = 683 \int_{380\text{ нм}}^{760\text{ нм}} \frac{2c^2 \pi^5 h}{\lambda^5} \frac{1}{e^{\frac{hc}{\lambda kT}} - 1} e^{-72 \left(\frac{\lambda}{\lambda_m} - 1 \right)^2} d\lambda. \quad (3)$$

Этот интеграл может быть вычислен методами численного интегрирования или с помощью ЭВМ. Аналогичные выражения можно получить и для ультрафиолетовой области, находя вид функций $V_v(\lambda)$ и $V_b(\lambda)$ по экспериментальным кривым. Однако

на практике к подобным вычислениям обычно не прибегают и для измерения фотометрических величин используют фотометры, устройство которых в настоящем пособии не рассматривается. Ниже приводятся некоторые числовые значения функций (табл. 1, 2, 3).

1. Зависимость относительной спектральной световой эффективности от длины волны

λ , нм	V	λ , нм	V
400	0,0004	560	0,995
430	0,0116	590	0,757
460	0,060	620	0,381
490	0,208	650	0,107
520	0,710	680	0,017
550	0,995	710	0,0021
555	1,000	760	0,00006

2. Зависимость относительной эритемной чувствительности кожи от длины волны

λ , нм	V_s	λ , нм	V_s
240	0,550	290	0,252
250	0,570	296,7	1,000
260	0,425	300	0,833
270	0,142	310	0,115
280	0,008	315	0,003

3. Зависимость относительной эффективности и бактерицидного действия от длины волны

λ , нм	V_b	λ , нм	V_b
220	0,250	270	0,869
230	0,395	280	0,582
240	0,627	290	0,253
250	0,912	300	0,059
254	1,00	310	0,015
260	0,992	315	0,004

УКАЗАТЕЛЬ РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Учебники, учебные пособия и монографии

- Александровская О. В., Радостина Т. Н., Козлов Н. А. Цитология, гистология и эмбриология. — М.: Агропромиздат, 1987.
- Белов А. Д., Беляков И. М., Лукьяновский В. А. Физиотерапия и физиопротекция болезней животных. — М.: Колос, 1983.
- Биоакустика/Под ред. В. Д. Ильичева. — М.: Высшая школа, 1975.
- Ветеринарная энциклопедия. — Советская энциклопедия, 1969.
- Волькенштейн М. В. Биофизика. — М.: Наука, 1988.
- Гравовский Р. И. Курс физики (для сельскохозяйственных институтов). — М.: Высшая школа, 1980.
- Губанов Н. И., Утепбергенов А. А. Медицинская биофизика. — М.: Медицина, 1978.
- Долецкий С. Я., Дробкин Р. Л., Ленюшкин А. И. Высокочастотная электрохирургия. — М.: Медицина, 1980.
- Журавлев А. И., Аюбян В. Б. Ультразвуковое свечение. — М.: Наука, 1977.
- Малахов А. Г., Вишняков С. И. Биохимия сельскохозяйственных животных. — М.: Колос, 1984.
- Ремизов А. Н. Медицинская и биологическая физика. — М.: Высшая школа, 1987.
- Рубин А. Б. Биофизика в 2 т. — М.: Высшая школа, 1987.
- Физиология сельскохозяйственных животных/Под ред. А. Н. Годикова и Г. В. Паршутина. — М.: Колос, 1980.
- Физический энциклопедический словарь. — М.: Советская энциклопедия, 1983.
- Шишков В. П., Беляков И. М., Кунаков А. А. Введение в ветеринарию. — М.: Агропромиздат, 1986.

Научно-популярная литература

- Аюбян В. Б. Лечит ультразвук. — М.: Колос, 1983.
- Барабой В. А. Солнечный луч. — М.: Наука, 1976.
- Богданов К. Ю. Физик в гостях у биолога. — М.: Наука, 1986.
- Вавилов С. И. Глаз и Солнце. — М.: Наука, 1981.
- Вартанян И. А. Звук — слух — мозг. — М.: Наука, 1981.
- Глазер Р. Биология в новом свете/Пер. с нем. — М.: Мир, 1978.
- Иваницкий Г. Р. Мир глазами биофизика. — М.: Педагогика, 1985.
- Клюкин И. И. Удивительный мир звука. — Л.: Судостроение, 1986.
- Либерман Е. А. Живая клетка. — М.: Наука, 1982.
- Расторгуев Б. П. Хирургия без ножа. — М.: Знание, 1975.
- Тэйлор Р. Шум/Пер. с англ. — М.: Мир, 1978.

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

- АДФ 100
- Акустика 37
- АТФ 24, 100, 105, 122, 125, 247
- Аутостабилизация 120
- Бакт 206
- Бактерицидность 206
- Бел 53
- Биохемилюминесценция 220
- Биопотенциалы 137
 - покоя 138
 - действия 140, 247
- Биофизика 4, 6
- Вискозиметры 18
- Вязкости коэффициент 13
- Вязкость 9, 13
- Гематокритное число 21
- Гемодинамика 8
- Гидродинамика 8
- Гиперавук 71
- Гистамин 231
- Гистидин 231
- Гомеостаз 120
- Градиент 13, 16, 113, 115, 128
 - электрохимический 129, 131
- Громкость 56
- Давление
 - динамическое 11
 - акустическое 39, 53, 74
 - артериальное 34
 - собственного веса крови 35
 - осмотическое 126
- Дарсоиализация 186
- Двойной электрический слой 154, 155
- Децибел 53
- Децибел-А 56, 66, 164
- Дзета-потенциал 199
- Диастола 25
- Диатермия 188
- Диффузия 114, 128
 - облегченная 129
- Диэлектрическая проницаемость относительная 150
- Доннана равновесие 136
- Доплера метод в диагностике 35, 85, 86, 87
 - эффект 35, 49
- Доплеровская частота 52

Закон Бернулли 11
— Бугера 208
— Бугера — Бера 208
— Буэнзена и Роско 211
— Вант Гоффа 126
— Вебера — Фехнера 54, 56, 243
— Гагена и Пуазейля 16, 18, 28
— Гесса 96
— Ламберта 202
— Кирхгофа 209
— Ньютона 9
— Ома обобщенный 164
— Стокса для жидкости 19
— Фика 114, 128
— Фурье 106, 114
Затухание звука 41
Звук 37
Зонд магнитный 179
Излучение вынужденное 199
— инфракрасное 224, 225
— лазерное 233, 236
— спонтанное 199
— тепловое 108
— ультрафиолетовое 228, 229
Индуктотермия 189
Интенсивность волны 39
— теплового потока 107
Инфразвук 65, 67
Испарение 109
Кавитация 75
Калориметрия непрямая 97
— прямая 97
Каналы в мембране 124, 130
Кандела 204
Капилляры 32
Квант 196
Квантовый выход реакции 211
Когерентность 198, 233
Конвекция 108
Корти орган 61, 64
Коэффициент поглощения звука 41
Лазер 199, 232
Липиды 123, 124, 246
Люкс 204
Люмен 204
Люминесценция 215
Люминесцентный анализ 219
Магнитофорные аппликаторы 175
Макроэргическая связь 100
Мембрана акустическая 45
— основная 63
— Рейснера 64
— клеточная 122, 129, 135
Мембранный потенциал 135, 139
Микроволновая терапия 191
Модуль Юнга 38

Натрий-калиевый насос 133
Необратимый процесс 90
Нит 204

Облученность 201
Обратимый процесс 90
Омматидий 241
Овсагера коэффициенты 115
Оптическая плотность 208
Опсин 247, 250
Освещенность 204
Осмоз 125
Осмотический шок 127

Перехват Ранвье 143
Пигменты светочувствительные 247
Пито трубка 11
Поглощение звука 41
— света 208
Поле акустическое 39
Поляризации коэффициент 168
Поляризация диэлектриков 148
— ионная 150
— макроструктурная 159
— ориентационная 148
— поверхностная 159
— света 234
— электролитическая 157
— электронная 150
Потенциал действия 140
— дзета 154
— нормальный электродный 153
— покоя 138, 139
— электродный 152
Поток бактерицидный 206
— излучения 200
— ламинарный 15
— турбулентный 15
— световой 203
Пуаз 13
Правило Стокса 218
Принцип ле Шателье-Брауна 120
Пульсовая волна 29

Работа диффузионная 174
— механическая 99
— осмотическая 99, 131
— оптическая 99
— сердца 26
— электрическая 99, 131
Расход жидкости 10
Раствор гипотонический 127
— гипертонический 127
Рейнольдса число 15, 28
Реобазз 163
Реография 169
Ретиналь 248
Ретиналь 11-цик 248
Ретинол 247

- Родопсин 247, 249
- Рэля формула 40
- Сверхслабое свечение 221
- Светимость 204
 - энергетическая 202
- Свечение ультразвуковое 76
- Сила излучения 201
- Систола 25
- Скорость звука 38
- Слой двойной электрический 153
 - Гельмгольца 154
 - Гуи 154
- Солнечная постоянная 223
- Сопротивление акустическое 39
 - гидравлическое 16
- Состояние равновесное 89
 - стационарное 116, 117
- СОЭ 22
- Спектр акустический 43, 44
 - оптический 195

- Теорема Пригожина 119
 - Фурье 114
- Теплопроводность 106
- Теплопроводности коэффициент 106
- Теплопродукция 98, 102
- Теплота вторичная 101
 - первичная 101
 - экзогенная 188
 - эндогенная 188
- Термодинамика 88
- Термодинамики первое начало 91
 - первое начало 91
 - в биологии 94
 - второе начало 92
 - в биологии 112
- Термодинамическая система 88
 - открытая 112
- Терморегуляция организма 106
- Титанат бария 73
- Транспорт вещества активный 125
 - пассивный 131

- УВЧ терапия 190
- Угол диэлектрических потерь 182
- Ультразвук 71
- Ультразвуковая диагностика 82
 - терапия 80
 - хирургия 81
- Ультразвука излучатели
 - газоструйные 72
 - магнитострикционные 74
 - пьезоэлектрические 73
- Уравнение Гольдмана 139
 - Нернста 153
 - Эйнштейна 197
- Уровень интенсивности звука 53
- Ухо млекопитающих 61

Фасеточный глаз 241
Фибрилляция сердца 170
Флуоресценция 216
Фон 56
Фонофорез 80
Фосфоресценция 216
Фотометрия 200
Фотосинтез 213
Фотохимические реакции 211
— изомеризации 215
— присоединения 211
— распада 212

Хемилюминесценция 216
Хлорофилл 209
Хронаксия 163

Центрифугирование крови 20

Шум 65

Шумолактограмма 68

Шумомер 56

Эластичные стенки сосудов 29

Электрокардиография 146

Электронаркоз 172

Электроосмос 155

Электрофорез 155

Электрохирургия 193

Энергия внутренняя 90

— свободная 91

Энтропия 90, 118

Эр 206

Эритема 206, 231

Эритроциты 21

Эритроцитов гемолиз 23

Яркость 204

— энергетическая 202

ИМЕННОЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Акопян В. Б. 6, 23, 77
- Бекеша Г. 64
- Бернулли Д. 11
- Блюменфельд Л. А. 5, 6
- Быховский А. И. 103
- Бернштейн Д. 138
- Вавилов С. И. 240
- Владимиров Ю. А. 6, 133
- Волькенштейн М. В. 5, 6
- Гальвани Л. 137
- Гельмгольц Г. 64, 251
- Гесс Г. И. 96
- Данилевский В. Я. 138
- Д'Арсонваль Ж. 186
- Джоуль Д. 95
- Доплер Х. 35, 49
- Журавлев А. И. 6, 77, 222
- Кирхгоф Г. Р. 209
- Клайбер М. 103
- Коротков Н. С. 34
- Лавуазье А. Л. 94, 97
- Лазарев П. П. 6
- Лебедев П. Н. 195
- Майер Р. 94
- Максвелл Д. К. 195
- Ньютон И. 9
- Онсагер Л. 116, 117
- Пито А. 11
- Планк М. 196
- Пригожин И. 119
- Пуазейль Ж. 16
- Рейнольдс О. 15, 28
- Рэлей Д. 40
- Рубнер М. 97
- Стокс Д. Г. 19, 218
- Тарусов Б. Н. 5, 6
- Тимирязев К. А. 144, 214
- Фик А. 114, 128
- Франк Г. М. 6
- Фурье Ж. Б. 43, 106, 114
- Ходжкин А. 138
- Чижевский А. Л. 174
- Эйлер Л. 9
- Эйнштейн А. 197
- Этуотер У. 97

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Введение	4
Глава I. Гемодинамика	8
Физические основы гемодинамики	8
Гидродинамика идеальной жидкости	8
Гидродинамика вязкой жидкости	13
Течение вязкой жидкости по трубам	15
Методы измерения коэффициента вязкости	18
Физические свойства крови	20
Сердце как механическая система	24
Физические закономерности движения крови в сосудистой системе	27
Методы измерения давления крови	34
Глава II. Биоакустика	37
Физические основы акустики	37
Звук как физическое явление	37
Источники и приемники звука	44
Эффект Доплера	49
Биологическая акустика	52
Звук как психофизическое явление	52
Звукоизлучение и звуковосприятие в животном мире	58
Звукоизлучение в животном мире	58
Слуховой аппарат человека и животных	60
Шум и его значение в биологии и ветеринарии	65
Биофизика инфразвука	68
Биофизика ультразвука	71
Физические характеристики, свойства и источники ультразвука	71
Получение и регистрация ультразвука	72
Взаимодействие ультразвука с веществом	74
Ультразвуковая биоакустика	77
Действие ультразвука на биологические объекты	77
Ультразвук в мире животных	79
Применение ультразвука в ветеринарии	80
Ультразвуковая терапия	80
Ультразвуковая хирургия	81
Ультразвуковая диагностика	82
Глава III. Термодинамика биологических процессов	88
Основные определения и законы термодинамики	88
Первое начало термодинамики в биологии	94
Тепловой баланс живого организма	94
Теплопродукция	98
Перенос теплоты в живых организмах	105
Физические механизмы терморегуляции	106
Термодинамические методы лечения в ветеринарии	110

Второе начало термодинамики в биологии	112
Особенности термодинамики открытых систем	112
Стационарное состояние в открытой системе	116
Изменение энтропии в биологических системах	118
Глава IV. Электрические явления в биологических системах	121
Механизм электрогенеза в клетках	121
Структура и функции биологических мембран	121
Транспорт веществ через биомембраны	125
Кинетика активного транспорта	132
Мембранная разность потенциалов	135
Биопотенциалы	137
Биопотенциалы покоя	138
Биопотенциалы действия	140
Методы измерения биопотенциалов	144
Биопотенциалы в биологии и ветеринарии	144
Биологическое действие электрического тока	148
Поляризационные и электродные процессы	148
Поляризация диэлектриков в электрическом поле	148
Электрические явления на границе между твердым телом и жидкостью	151
Поляризация в растворах электролитов	157
Постоянный ток в биологических объектах	160
Физиологическое действие постоянного тока	162
Переменный ток в биологических объектах	164
Методы электровоздействия в ветеринарии и животноводстве	169
Биологическое действие электромагнитного поля	173
Живой организм в статических электрическом и магнитном полях	173
Статическое электрическое поле (СЭП)	173
Постоянное магнитное поле (ПМП)	174
Применение постоянных магнитов в ветеринарии	178
Взаимодействие электромагнитного поля с веществом	179
Живой организм в электромагнитном поле	184
Физические основы ветеринарной высокочастотной электротерапии и электрохирургии	186
Электротерапия	186
Электрохирургия	193
Глава V. Оптические излучения в биологии	194
Свет и его энергетические характеристики	194
Природа света	194
Фотометрия	200
Энергетические фотометрические величины	200
Световые фотометрические величины	203
Фотометрические величины для ультрафиолетовой части спектра	205
Взаимодействие света с веществом	207
Поглощение света	207
Физические явления, сопровождающие поглощение света веществом	210
Фотохимические реакции и фотобиологические процессы	211
Типы фотохимических реакций	211
Люминесценция	215
Квантовый механизм люминесценции	215
Люминесцентный анализ	219
Биохемилюминесценция	220
Биологическое действие оптических излучений	223
Видимое оптическое излучение	223
Инфракрасное излучение	224
Биологическое действие ИК излучения и применение его в ветеринарии	225

Ультрафиолетовое излучение	228
Биологическое действие УФ излучения и применение его в ветеринарии	232
Лазерное излучение	233
Физические свойства лазерного излучения	233
Биологическое действие лазерного излучения	236
Применение лазеров в биологии и медицине	237
Биофизика зрительного восприятия	240
Контрольные вопросы	254
К введению	254
К главе I	254
К главе II	255
К главе III	255
К главе IV	256
К главе V	257
Приложения	258
Указатель рекомендуемой литературы	262
Предметный указатель	263
Именной указатель	268

Белановский Александр Сергеевич

ОСНОВЫ БИОФИЗИКИ В ВЕТЕРИНАРИИ

Зав. редакцией В. Г. Федотов
Художественный редактор М. Д. Северина
Технический редактор С. В. Фельдман
Корректор Г. В. Абатурова

ИБ № 6175. УЧЕБНОЕ ИЗДАНИЕ

Сдано в набор 28.09.88. Подписано к печати 22.11.88. Т-18358. Формат 60×88^{1/16}. Бумага кн.-журнальная. Гарнитура Литературная. Печать офсетная. Усл. печ. л. 16,66. Усл. кр.-отт. 16,66. Уч.-изд. л. 17,36. Изд. № 049. Тираж 16 500 экз. Заказ № 553. Цена 90 коп.

Ордена Трудового Красного Знамени ВО «Агропромиздат», 107807, ГСП-6, Москва, Б-78, ул. Садовая-Спасская, 18.

Московская типография № 11 Союзполиграфпрома при Государственном комитете СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли, 113105, Москва, Нагатинская ул., д. 1.

10840.

