

## НЕКОТОРЫЕ ЗАДАЧИ ВОЛНОВОЙ БИОМЕХАНИКИ

Доклад ориентирован на глобальный эволюционный анализ координационного управления локомоторными движениями животных, использующих волновые синергии.

Эволюция биосистем претерпела по меньшей мере 4 макро этапа своего развития, два из которых зафиксированы в одноклеточных формах — прокариоты и эукариоты, а последующие два — в многоклеточных формах; беспозвоночные и позвоночные, включая человека. Уже на уровне простейших «перепробованы» разные варианты локомоторных реализаций — плавание посредством бегущей изгибающей волны (жгутиковые), ползание как форма перемещения по твердому субстрату (амебы и другие одноклеточные), плавание посредством большого числа гребных элементов (реснитчатые). Следующий раз задачи волновой координации заново решаются на уровне беспозвоночных, у которых кроме ползающих и плавающих форм появляются ходячие и летающие. Наконец, в последний раз почти весь спектр волновых схем воспроизводится у позвоночных.

Задача выявления количественных законов локомоторных движений впервые была поставлена французским биомехаником Э. Мареем в середине 19 века. Ради решения этих задач Марей проявил чудеса изобретательности, создав впервые в биомеханических исследованиях многоканальные регистрирующие приборы, датчики и др., а также разработал методологию сравнения движений, осознавая трудность поставленной задачи:

«Самая характеристическая форма движений, свойственных животным, есть, без сомнения, локомоция. Следовало бы указать на те законы, которые обнаруживаются во всех видах и проявлениях локомоции. Но мы не знаем труднее задачи, чем сближение актов, столь различных, как летание и ползание, бег лошади и плавание рыбы.»

Позже Марей (в 1894 году) на основе собственных и пионерских кинорегистраций впервые предложил гипотезу волнового движителя, образуемого всем телом рыбы, при этом он полагал, что бегущая *изгибающая локомоторная волна* (ИЛВ) формируется соответствующей волной сокращений туловищной мускулатуры. Альтернативная динамическая гипотеза плавания рыб была сформулирована на основе визуальных наблюдений еще Борелли в 1680 году: хвостовая часть тела рыбы при плавании «отталкивается от воды» подобно «кормовому веслу». Общую схему классификации разных типов плавания рыб предложил Бредер в 1926 году, который постулировал разную степень участия хвостового плавника и тела в формировании движущей силы локомоции: один предельный случай — используется только хвостовой плавник, другой — все тело, включая хвостовой плавник.

Мой собственный интерес к волновым формам управления локомоторными движениями возник в 1967 году, когда во время отдыха в Крыму я обратил внимание на «метахрональные волны» многоножки Юлус, бегущие при локомоции по ряду из более чем 100 пар ног. Так в моих исследованиях возник первый объект для развития концепции волнового управления, к которому позже добавились рыбы, черви, гусеницы и другие организмы с распределенными двигательными системами. Что касается гипотезы Марея, то специальные эксперименты, с использованием синхронной регистрации ИЛВ и электромиограммы туловищной мускулатуры, были выполнены мной в 1982 году.

Ниже я ограничусь описанием двух вариантов собственных модельных исследований, относящихся к локомоциям плавания рыб и ползания червей.

### Поперечные локомоторные волны

Задача определения движущей силы, формируемой локомоторным органом плавающего организма, является прямой задачей биогидродинамики. Решение этой задачи в каждом конкретном случае начинается с кинематической идентификации локомоторных движений и сводится к выбору математической модели формы бегущей изгибающей волны тела,

например рыбы или других водоплавающих организмов. Первичным экспериментальным материалом для кинематического моделирования служат фотографии мгновенных колебательных форм, представляющие последовательные кадры кинорегистраций волновых движений, которые используются для получения математических аппроксимаций формы бегущей волны. Для создания замкнутой гидродинамической теории плавательных движений организмов необходимо выяснить динамическую обусловленность кинематических форм изгибных волн.

Графические сравнения изгибных волн разных рыб, выполненные мною в 70-х годах на основе литературных данных и собственных кинорегистраций, способствовали выявлению общих свойств формы этих волн. Графический метод совмещенных циклограмм позволил наглядно продемонстрировать общий для разных рыб «клинообразный» характер формы бегущей изгибной волны, но гидродинамическая причина удивительного «однообразия» формы волны осталась тогда не раскрытой. Недавно я повторил сравнительный анализ форм локомоторных волн разных водоплавающих организмов, используя компьютерные средства для выполнения аналитических аппроксимаций. При этом удалось сформулировать «принцип оптимальности» волновой локомоции плавания, а также получить его предварительное кинематическое обоснование с помощью «фокально фазовых портретов» изгибных колебаний. В фокальном представлении суммарное движение произвольного малого элемента ИЛВ складывается из колебательных движений двух звеньев (типа двойного маятника), а гидродинамическая эффективность определяется относительной фазировкой двух колебаний — фиктивного и эффективного звеньев. В исследованиях фазировок гармонических сигналов такого типа фазовые портреты называются фигурами Лиссажу, которые для одночастотных сигналов, как в нашем случае, имеют в общем случае разных амплитуд форму эллипса. Тогда случаю четверть фазного сдвига, характерного для ИЛВ, отвечают эллипсы, оси которых совпадают с осями углов.

Из прямых гидродинамических экспериментов, выполненных Хертелем в 60-х годах, известно, что максимальная движительная эффективность малого звена, колеблющегося в воде или в воздухе по схеме двойного маятника, достигается тогда, когда фазовый сдвиг между колебаниями двух звеньев — «четверть фазный», т.е. равен  $\pi/2$ . Ранее «принцип четверть фазного максимума» рассматривался для дискретных моделей махания крыльев или плавников, но для объяснения формы ИЛВ этот принцип не использовался. Выполненный мной сравнительный анализ фазовых портретов ИЛВ свидетельствует о том, что «принцип четверть фазного сдвига» является характеристическим свойством поперечной локомоторной волны и жгутиков, и рыб (в широком диапазоне чисел Рейнольдса).

Для решения обратной гидродинамической задачи синтеза ИЛВ рассматривалась цепная многозвенная модель изгибных колебаний и определялись оптимальные фазировки поперечно-поворотных колебаний звеньев, обеспечивающие максимум движущей силы каждого звена для двух случаев гидродинамического взаимодействия звеньев с водой: сила вязкого сопротивления для продольных и поперечных компонент вектора перемещений сегмента пропорциональна 1) скорости движения (линейное трение), 2) квадрату скорости (квадратичное трение). Проведенные, согласно этой модели, компьютерные исследования дали следующие результаты: оптимальные фазировки мод поперечных и поворотных сегментных колебаний являются строго ортогональными для варианта линейного трения, либо близки к ортогональным в случае квадратичного трения. Теоретические формы изгибной волны, удовлетворяющие динамической оптимизации, оказались близкими к экспериментальным формам, полученным на основе кинорегистраций. Основные различия для двух типов трения проявляются в динамических характеристиках: в случае квадратичного трения кинематико-динамическая эффективность возрастает примерно в 3 раза.

### Продольные локомоторные волны

Эволюция локомоции ползания связана с решением принципиально новых проблем организации эффективных взаимодействий организмов с твердым субстратом. Если использовать критерий Борелли — делить движущие силы на силы отталкивания и подтягивания,

то можно сказать, что все плавательные движения организуются по принципу отталкивания, а все движения ползания — по принципу подтягивания. Но для практического осуществления подтягиваний необходимо было отработать средства и способы прикрепления к субстрату, а также открепления. В простейших вариантах на уровне клеточных локомотивов задача открепления решается простым отрывом прикрепленных мест, но, например, пиявки умеют и прикрепляться, и открепляться. У гастропод и у морских звезд для решения таких задач сформировались специальные амбулокральные ножки, имеющие на концах присоски. Хотя способ взаимодействия «движителей» с внешней средой при ползании отличается от взаимодействий при плавании, сами двигательные системы большинства ползающих являются распределенными, поэтому потребность в волновых координациях локомоторных движений сохраняется.

Ползающие животные, например дождевые черви, осуществляют свои пространственные перемещения, т.е. локомоцию, посредством продольных волн, пробегающих вдоль тела. При этом интегральная движущая сила, обеспечивающая локомоцию, формируется благодаря асимметрии вязкого трения стенки тела с внешней средой (грунтом). Простейшая динамическая модель такой локомоции сводится, без учета масс сегментов, в системе нелинейных дифференциальных уравнений 1-го порядка, число которых равно числу сегментов. Динамические уравнения кроме линейных членов вязкоупругих компонент сегментов содержат нелинейные члены вязкого трения, а также члены импульсных источников сил, обеспечивающие последовательные сокращения сегментов. Из-за невозможности получения аналитических решений, проводилось численное исследование разных локомоторных режимов с помощью компьютерной многосегментной модели.

Для фиксированного набора вязкоупругих параметров, а также параметров силовых импульсов сегментарных сокращений, решалась задача Коши — от начального неподвижного состояния всех сегментов, до достижения режима стационарной локомоции, когда перемещения всех сегментов за локомоторный цикл становятся одинаковыми. Особое внимание уделено построению зависимостей скорости стационарной локомоции  $v$  от скорости продольной волны  $w$ , которая определяется отношением длины сегмента к временной задержке последовательных сегментарных сокращений. Для разных вариаций фиксированных функциональных параметров выявлены условия существования оптимальных фазировок, т.е. существования такой скорости волны, при которой достигается максимальная скорость локомоции.

### Волновое управление

Простейшие движения и волновые координации, возможно, тем и замечательны, что не требуют особых вычислений и могут обеспечиваться аналоговыми формами управления, которые в другом функциональном варианте характерны для моторных систем миокарда, желудка и кишечника. Если так, то, с одной стороны, вполне понятна живучесть на разных этапах эволюции волновых решений, а с другой же стороны, можно полагать, и простейшие нейронные системы — нейронные сети, обслуживающие простейшие многоклеточные организмы (кишечно-полостных, червей и др.) и, возможно, двигательную систему рыб, являются тоже аналоговыми вычислителями. По-видимому, аналоговые технологии и процедуры готовят оперативную базу данных для функций интеллекта, элементарная задача которого сводится к задаче принятия решения.

В свою очередь, задача принятия решения — это уже логико-вычислительный процесс, невозможный без процедур сравнений и оценок альтернатив. Вне задач принятия решения, т.е. без определенным образом организованного интеллекта, невозможна, на мой взгляд, эффективная работа такого сложного молекулярного уровня сложных вычислений как геном, следовательно и следующих уровней надгеномной организации. Интеллектуальные процессы принятия решений пронизывают все уровни биоорганизации и представляют следующие — «надволновые» и «наданалоговые», уровни тактического и стратегического биоуправления, включающие «целеполагание» и «целедостижение».