

В.Ф. Гнубкин, канд. биол. наук  
**ДВИЖЕНИЯ СТВОРОК ЧЕРНОМОРСКОЙ МИДИИ  
(MYTILUS GALLOPROVINCIALIS LAM.)  
КАК ДВИЖЕНИЯ СИЛЬНО ДЕМПФИРОВАННОГО МАЯТНИКА**

---

Представлены основные стереотипные последовательности движений створок, совершаемые мидиями в различных обстоятельствах: при удалении продуктов жизнедеятельности, при теновом рефлексе, при механическом раздражении. Створки раковины мидии описаны как рычажная конструкция, по движениям близкая к локтевому суставу руки человека. Установлено, что эластичная связка створок, лигамент, обладает квазиупругими свойствами – в рабочем диапазоне раскрытий створок его сила упругости пропорциональна деформации. Сформулирована минимальная математическая модель движений створок мидии. Движения створок рассматриваются как движения сильно демпфированного пружинного маятника под действием сил сокращения мускулов-замыкателей. Проведено сравнение модельных и реальных движений створок, установлены черты их сходства и различия, определены параметры движения модели и мидии, что позволяет судить о механизмах движения реальных мидий. В большинстве случаев быстрые рефлекторные закрывания створок протекают с заметно большей скоростью, чем медленные и ступенчатые («интеллектуальные») открывания створок. Это требует вводить для закрывания и открывания створок различные коэффициенты демпфирования, что, вероятно, отражает, во-первых, значительную роль мускулов-замыкателей как движителя створок, а во-вторых, различия физиологических механизмов движения мускулов-замыкателей при закрывании, удержании и открывании створок, которые, совместно с действующими силами упругости лигамента, и определяют различные скорости движения створок.

**Ключевые слова:** мидия, движения створок, лигамент, математическая модель, маятник.

Макроморфология мидии, *Mytilus galloprovincialis* Lam., изучена достаточно детально (Зацепин, Филатова, 1968; Иванов, 1983; Супрунович, Макаров, 1990; Холодов и др., 2010). Также достаточно детально исследованы движения изолированной мышцы под действием прилагаемых сил (Hill, 1938, 1953; Хилл, 1972; обзор: Рубин, 2004), рассмотрены микроморфология (Крюкова, 1968, 1972) и механизмы сокращения мышц мидии (в основном, на ретракторе биссуса) при обычном и catch-сокращении (обзоры: Hooper et al., 2008; Butler, Siegman, 2010). Однако движения створок целого моллюска как единой механической конструкции не рассматривались. В то же время известны исследования движения конечностей животных и человека, в частности, исследования движения руки в локтевом суставе (Akazawa, 1974). Движения руки в локтевом суставе обеспечиваются сокращением-расслаблением, как минимум, двух мускулов-антагонистов: – бицепса и трицепса, каждый из которых выполняет свое движение: мускулатура бицепса – сгибание, мускулатура трицепса – разгибание локтевого сустава. В отличие от локтевого сустава человека у мидии и закрывание, и открывание створок раковины производятся только мускулами-замыкателями, без участия мускулов-антагонистов. Роль антагониста, «разгибателя» створок, выполняет упругий лигамент, который постоянно стремится поддерживать створки в раскрытом состоянии, заставляя мускулы-замыкатели работать и при закрывании, и

при удержании, и при открывании створок. Такая конструкция сустава и организация движений без мускулов-антагонистов может представлять как академический, так и прикладной интерес, в частности, для инженеров-конструкторов сервоприводов, манипуляторов и/или конструкторов искусственных конечностей. Поэтому задачами данной работы являются выделение основных стереотипных последовательностей движения створок мидий – при удалении продуктов жизнедеятельности, теновом рефлексе, реакции на механическое раздражение; рассмотрение створок мидии как рычажной конструкции; изучение механических свойств лигамента; создание минимальной математической модели движений створок; оценка параметров уравнения движения и сравнение смоделированных движений с реальными движениями створок живых животных. Краткие результаты работы были представлены на VII Международном междисциплинарном конгрессе «Нейронаука для медицины и психологии» в Судаке (Крым, Украина) 3 – 13 июня 2011 г. (Гнубкин, 2011).

### Материал и методы

Движения створок раковины черноморской (чёрной) мидии (*Mytilus galloprovincialis Lamarck, 1819*) исследованы в лабораторных условиях в Карадагском природном заповеднике Национальной академии наук Украины (юго-восток Крыма близ Феодосии). Мидий с длиной створок около 60 мм собирали на глубине 0,2–0,5 м и помещали на 1–2 и более суток на акклиматизацию, после чего проводили эксперименты. Во время акклиматизации и экспериментов температуру воды не регулировали – она следовала за ходом температуры воды в прибрежных водах – 10–24°C. Также не проводили дополнительную подкормку мидий – они питались тем, что поступало с протекающей водой. Во время эксперимента мидии находились в общем для всех 25 л аквариуме с проточной водой. Скорость протока около 2,5–3 л/час на 1 мидию, что близко к скорости фильтрации воды у мидий (напр.: Зацепин, Филатова, 1968). Движения створок мидий, а именно, расстояния между створками в точках, наиболее удалённых от оси вращения створок, определяли по напряжению датчика Холла, реагирующего на движение постоянного магнита. Датчик Холла и постоянный магнит были установлены на створках раковины друг напротив друга (рис. 1). Их помещали (см. рис. 5) примерно на линии CD, параллельной оси вращения АВ створки и проходящей через область створки (E), наиболее удалённую от оси вращения створок. Одновременно с помощью фотоэлемента на уровне аквариумов измеряли освещённость в относительных единицах. Напряжения датчиков Холла и фотоэлемента регистрировали в бинарном формате с помощью многоканального аналого-цифрового преобразователя (АЦП) LA50-USB фирмы «Руднев-Шиляев» с дискретностью 0,02 и 0,1 с в программе Viewer.exe, прилагаемой фирмой к АЦП. Прореживание, выделение необходимых каналов и участков записей, а также преобразование бинарного формата в текст производили в программе Decimate.exe, разработанной автором на языке Delphi. Последующая обработка данных и визуализация, в частности расчёт и сравнение скоростей движения створок (первые производные по 3 и 5 точкам – Дьяконов, 1985, 1997), проводились в среде MathCAD по разработанным автором программам обсчета и визуализации данных.

Расстояния между створками были зарегистрированы в разных обстоятельствах: без воздействий (длительные открытое или закрытое состояние и спонтанные движения при «нормальных» условиях) и при целенаправленных воздействиях. Выделены основные стереотипные движения, отличающиеся зна-



Рис. 1. Реальное положение датчика Холла и магнита на створках черноморской мидии при регистрации расстояния между створками

чительной повторяемостью – спонтанные схлопывания (терминология по: Curtis et al., 2000; Гудимов, 2003), происходящие обычно при выделении продуктов жизнедеятельности, а также реакции на конкретные воздействия: на затемнение света – реакция на уменьшение освещённости, «теневого рефлекс» (по Kennedy, 1960; Braun, Jobs, 1965; Кеннеди, 1974); на прикосновение к раковине – реакция закрытием створок на механическое воздействие (Гнубкин, 2009).

### Результаты и обсуждение

Движения створок черноморской мидии. Мидии, как известно (Зацепин, Филатова, 1968; Супрунович, Макаров, 1990; Холодов и др., 2010), ведут прикрепленный образ жизни. Они прикрепляются биссусом к субстрату (соседним мидиям, скалам и т.п.), образуя скопления – друзы, состоящие из многих животных. Питание они осуществляют, фильтруя воду, для чего открывают створки. При ухудшении условий существования створки закрываются, иногда на длительный период. Большую часть времени створки прикрыты на 1 – 6 мм (до 10 – 11 мм) или полностью закрыты, следуя за суточными изменениями освещённости и демонстрируя околосуточный ритм активности (Гнубкин, 2010). Такие состояния принято считать нормальными открытыми или закрытыми (Kramer et al., 1989; Гудимов, 2003) в отличие от полностью раскрытых примерно до 16–21 мм створок у мёртвых мидий. При отсутствии явных воздействий наблюдается большое разнообразие раскрытия створок, как например, на рис. 9, где представлены состояния створок 6 мидий в течение 1,5 ч до выключения света и 1,5 ч после его выключения. Активные изменения раскрытия створок происходят относительно редко и независимо для каждого моллюска. Это – либо спонтанные закрывания и открывания створок (большая часть времени на рис. 9); либо вызванные воздействиями закрывания створок – как на рис. 9 синхронное закрытие створок 6 мидий на 1 – 5 мин при выключении света. Особенно длительное синхронное закрытие створок мидий наблюдается при неблагоприятных условиях, когда моллюски, закрывая створки, надолго изолируют себя от окружения (Kramer et al., 1989).

Спонтанные относительно кратковременные закрывания-открывания створок (flapping-схлопывания, в терминологии: Гудимов, 2003; Curtis et al., 2000) наблюдаются без внешних причин и, очевидно, представляют собой удаление из раковины продуктов жизнедеятельности – фекалий и псевдофекалий. Схлопывания обычно имеют место при нормальном открытом состоянии ство-

рок и представляют быстрое в течение одной-двух-нескольких секунд закрывание створок, закрытое в течение секунд состояние, и открывание в течение секунд, как правило, до исходного уровня (рис. 2). При этом наблюдается довольно большое разнообразие скоростей закрывания-открывания и их «рисунка» со ступеньками, переходами на больший уровень с возвратом к предыдущему (см. на рис. 2, внизу первую реакцию).

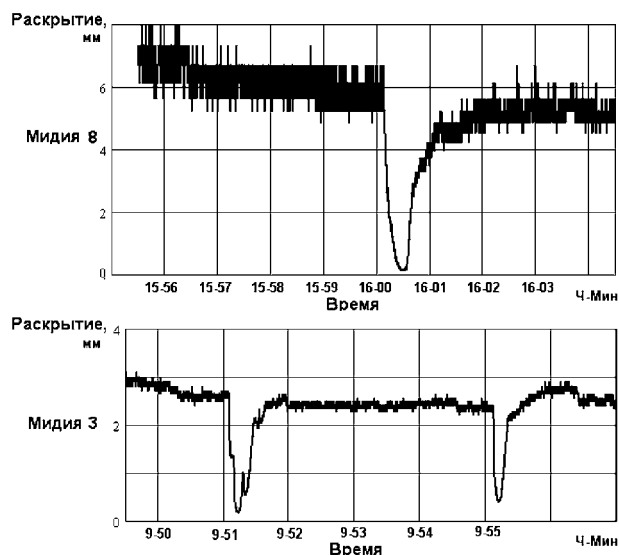


Рис. 2\*. Движения створок мидии при спонтанных закрываниях-открываниях створок. Вверху – пример относительно простого, медленного закрывания-открывания в течение около 1,5 мин; внизу – относительно быстрые закрывания-открывания в течение 15–30 с, либо ступенчатые (первое движение), либо простые (второе движение). Оси абсцисс – время, мин; оси ординат – расстояния между створками в точке, наиболее удалённой от оси вращения створок, мм

Более предсказуемое, в общем виде, поведение мидий отмечается при физических воздействиях, если животные их воспринимают как опасность и демонстрируют реакцию избегания – закрывание створок. Как правило, если створки раковины закрыты, то внешнее воздействие не сопровождается открыванием створок (в редких случаях при включении освещения у некоторых животных наблюдалось открывание створок). Если же створки находятся в нормальном приоткрытом состоянии, то активные реакции избегания наблюдаются при изменении-уменьшении освещённости (затенении, в основном) – «теневого рефлекс» (терминология по: Kennedy, 1960; Braun, Job, 1965; Кеннеди, 1974), при механическом раздражении (контактом или вибрацией) от соседей по друзе или приблизившимся врагом – реакция «на контакт».

На рис. 3 представлены детали реакции мидий на уменьшение освещённости – «теневого рефлекс» – с одновременной регистрацией освещённости. В ответ на уменьшение освещённости мидии быстро (1–2 с) закрывают створки, удерживают их некоторое время (в течение от единиц секунд до минут) в закрытом состоянии, после чего открывают их до исходного до реакции уровня, или близкого к нему (рис. 3, см. также рис. 9). Причём, если закрывание створок происходит, как правило, в виде быстрого с большой скоростью порядка 2–3 мм/с закрывания, то характер («рисунок») открывания более разнообразен как по скорости, так и по наличию остановок, возвратов и т.п. «интеллектуальных» движений.

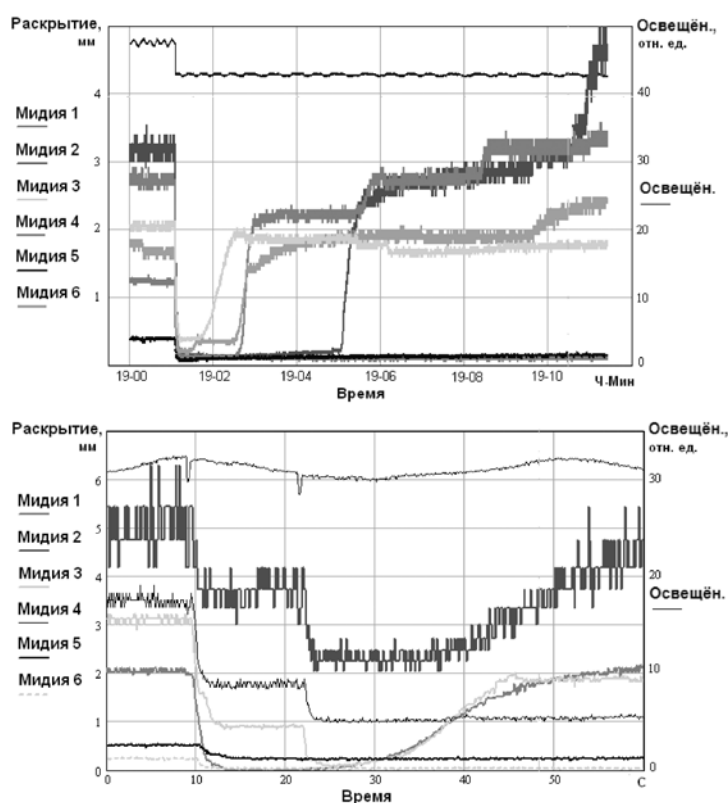


Рис. 3\*. Движения створок мидии в ответ на уменьшение освещённости – «теневого рефлекс». Вверху – реакции 6 мидий на выключение света; внизу – реакции 6 мидий на два кратковременных затенения. Отметка освещённости – черная тонкая линия над реакциями животных, где отклонение вниз – уменьшение освещённости. Оси абсцисс: время, мин (вверху), с (внизу); оси ординат: расстояния между створками мидий, мм; освещённость, относительные ед.

Теневой рефлекс наблюдается как на полное длительное выключение света, так и на кратковременные (доли секунды) выключения и уменьшения освещённости – затенение. Латентный период запуска «теневого рефлекса» относительно большой – 0,6 – 1,2 с. Как следствие, начало реакции на кратковременное затенение регулярно наблюдается уже тогда, когда свет вернулся к исходному уровню (см. рис. 3, внизу).

Механическое раздражение, постукивание по раковине, касания биссусных нитей или мантии также вызывают реакцию избегания (Гнубкин, 2009). Мидии закрывают створки, причём общий рисунок движений в ответ на воздействие практически не отличается от движений створок при «теновом рефлексе»: это – быстрое закрывание створок, кратковременное или длительное закрыто-полузакрытое состояние и относительно медленное плавное или ступенчатое открывание створок до первоначального или иного уровня раскрытия (рис. 4). Можно отметить высокую чувствительность мидий к механическим воздействиям – большинство мидий небольшим прикрыванием створок отвечают не только на контакт с ними, но и на прикосновение к соседним мидиям, что приводит к появлению на графике движений каскада реакций – ступенек, синхронных с реакциями соседей (см. рис. 4, внизу – шкала времени «растянута» примерно в 10 раз). Такие же каскады ответов наблюдаются, если мидии объединены в дружки: движение одной мидии приводит к закрыванию створок соседних мидий.

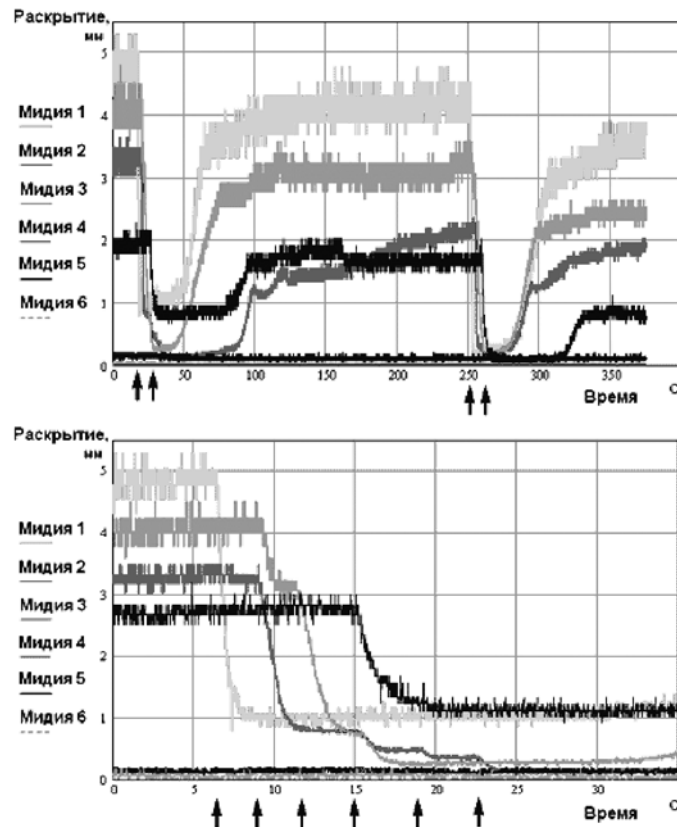


Рис. 4\*. Движения створок мидий в ответ на последовательные механические контакты с каждой мидией (прикосновение к каждой мидии металлической проволоочкой). Вверху – реакции 6 мидий на 2 серии прикосновений к раковинам каждой мидии в порядке 1, 2, ... 5, 6; внизу – развернутые во времени реакции 6 мидий из первой серии верхнего рисунка. Наблюдается каскад малых прикрываний створок, синхронных с контактами не только с мидией, принимающей воздействие, но и с соседями (реакции мидий 5 и 6 не видны, так как они закрыты). Оси абсцисс: Время, с; оси ординат: расстояния между створками мидий – Раскрытие, мм. Моменты воздействия отмечены стрелками под графиками: вверху – только первое и последнее прикосновения каждой серии; внизу – каждое прикосновение первой серии

Особняком стоят сложные спонтанные движения створок, наблюдаемые чаще всего на записях ночной активности, когда совершаются сложные многоступенчатые последовательности закрываний-открываний, не доходящие до полного закрывания. Это может быть прикрывание створок с плавным возвращением почти к исходному раскрытию, потом более глубокое прикрывание створок почти до закрытого состояния, плавное возвращение к полуприкрытому состоянию-положению, открывание до исходного или близкого к нему уровня с некоторой остановкой в полуприкрытом состоянии и т.п. Такие движения, вероятнее всего, связаны с выделением биссуса, его креплением к субстрату, манипуляциями ноги (см.: Martella, 1974). Они носят явные признаки «интеллектуальности», т.е. непрерывного контроля со стороны центральной нервной системы мидии. Их описание требует выхода на зыбкую почву трактовки помыслов мидии, что явно находится за рамками рационального подхода. Поэтому здесь такие сложные движения не рассматриваются.

Таким образом, в нормальных условиях створки раковины мидии находятся, в основном, либо в закрытом, либо в приоткрытом состоянии. Обычно

приоткрытое состояние створок в зависимости от физиологического состояния мидий составляет 1–6 мм, иногда более, и в таком состоянии животные могут находиться длительное время, его принято считать нормальным открытым (в отличие от полностью раскрытых примерно до 16–21 мм створок у мёртвых мидий). Изменения раскрытия створок вызываются внутренними или внешними «командами» в зависимости от выполняемых мидиями задач, связанных с обеспечением жизнедеятельности (питание, размножение, перемещение), избеганием врагов или неблагоприятных условий окружающей среды. Иными словами, в нормальных условиях наблюдается огромное разнообразие движений створок мидий, у каждой мидии свое.

Однако в движениях всегда есть нечто общее, повторяющееся, что и видно на рис. 2–4, 9 и далее. Например, на рис. 9 это – (а) стабильное раскрытое (закрытое) состояние створок (например, мидия 1 первые 36 мин закрыта, потом до выключения света приоткрыта; мидии 2, 4 и 6 до выключения света практически все время приоткрыты, у мидий 3 и 5 до выключения света на фоне приоткрытого состояния наблюдается более сложная активность); (б) относительно быстрое закрывание створок как реакция на воздействие (при выключении света все моллюски закрылись, даже практически закрытая мидия 5 еще плотнее закрыла створки); (в) более медленное, отсроченное на разное время их открывание после воздействия (выключения света); (г) повышенная ночная активность и, в среднем, большее раскрытие створок; (д) приблизительно экспоненциальный характер переходов из одного раскрытия в другое. Эти движения достаточно воспроизводимы и поддаются математическому описанию, которое приводится на последующих страницах.

Створки раковины мидии как рычажная конструкция. Остановимся на некоторых особенностях внешнего и внутреннего строения мидий, существенных для дальнейшего описания мидии как рычажной конструкции. Мидии – двусторонне-симметричные животные с раковиной, которая образована двумя клиновидными створками (Иванов, 1983). С механической точки зрения раковина мидии представляет собой два рычага-створки, соединённых подвижно в спинной части, и способных приближаться – удаляться относительно друг друга (рис. 5). Близ оси вращения рычагов-створок находится эластичная связка створок, лигамент (L, рис. 5), который раздвигает, как пружина, створки. Впереди близ оси вращения находится передний, малый мускул-замыкатель (Ad1, рис. 5), а далее от оси вращения (примерно в 2/3 длины рычагов) находится задний, основной, мускул-замы-

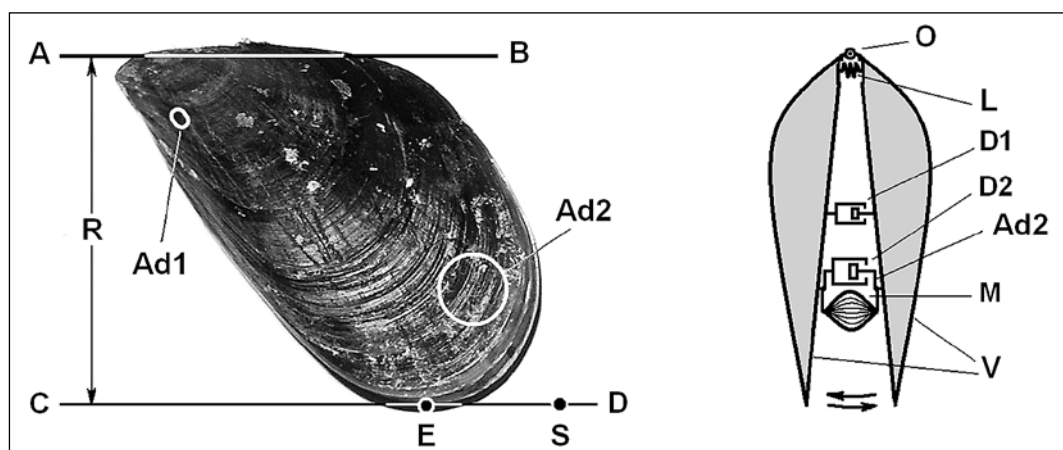


Рис. 5. Мидия как рычажная конструкция

катель (аддуктор), который противодействует лигаменту и поддерживает створки в закрытом или полуоткрытом состоянии (см. рис. 5). Задний мускул-замыкатель примерно в 50 раз сильнее переднего (Дехта, 2004), поэтому далее будем рассматривать в качестве движителя створок только задний мускул-замыкатель.

Лигамент заполняет место соединения створок изнутри (рис. 6, А) и состоит из не менее двух упругих слоёв с различной толщиной и цветом среза. Слой, который находится под местом соединения, для мидий средних размеров (длина 60 мм) составляет около 0,5 мм в толщину, он тёмно-коричневый. Толщина следующего слоя, расположенного глубже и внутри раковины, составляет около 0,7 мм, он почти белый, но при высыхании становится светло-коричневым (рис. 6, Б). При открывании-закрывании створок лигамент подвергается деформации изгиба и, вероятно, локального сжатия.

Слева показана одна створка реальной мидии, где: Ad1 – место прикрепления переднего аддуктора; Ad2 – место прикрепления заднего аддуктора; АВ – ось вращения створок относительно друг друга; Е – область створки, наиболее удалённая от оси вращения и, соответственно, при раскрытии максимально удалённая от створки-антипода; R – расстояние от оси вращения до точки Е; CD – линия равного удаления от оси вращения; S – рекомендуемое место размещения датчика Холла и магнита, прикрепленных к противоположным створкам и вынесенных за их пределы.

Справа – кинематическая схема строения мидии, где: O – ось вращения створок относительно друг друга; V – створки раковины; L – лигамент; D1 – демпфер, представляющий вязкие свойства мягких тканей мидии и перетекающей воды; Ad2 – задний, основной мускул-замыкатель (аддуктор) створок, который при движении можно представить состоящим из двух параллельно соединённых составляющих: M – активной составляющей сокращающегося-расслабляющегося аддуктора и D2 – демпфирующей составляющей, отражающей вязкие свойства аддуктора (Гнубкин, 2010, с изменениями).

Закрывание-открывание створок, как отмечалось выше, происходит в результате динамического противодействия лигамента и мускулов-замыкателей створок. При этом лигамент, как пружина, пассивно стремится удержать створки в полностью раскрытом (нулевом) состоянии, а мускулы-замыкатели все время преодолевают его сопротивление и создают ту или иную силу сокращения (см. схему на рис. 5). В результате баланса сил в конкретный момент створки живых животных устанавливаются в закрытое или полузакрытое положение на некоторую величину (угол, расстояние).

Каждой величине раскрытия створок соответствует определённая величина упругого сопротивления лигамента, равная силе сокращения аддукторов. Если известны упругие свойства лигамента как пружины, с одной стороны, и величина раскрытия створок, с другой, то при установившемся раскрытии створок такое взаимнооднозначное соответствие легко измерить и рассчитать. Конкретные измерения на черноморской мидии средних размеров показывают, что диапазон действующих сил довольно большой. Так, у мёртвых мидий при полностью раскрытых створках и расслабленном лигаменте сила, которую должны преодолевать мускулы-замыкатели при сокращении, составляет 0 Н, при плотно закрытых створках и полностью деформированном лигаменте у живых мидий – более 4 Н (на уровне аддуктора). В то же время силы и процессы при переходах из одного состояния раскрытия в другое, при поддержании створок в полуоткрытом или закрытом состоянии *a priori* остаются неизвестными – на них на последующих страницах в основном и будет сконцентрировано наше внимание.



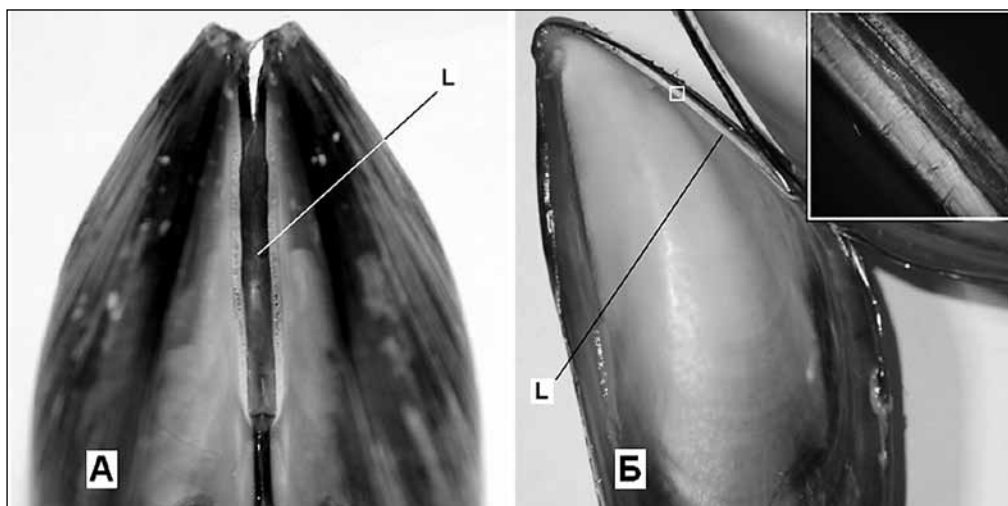


Рис. 6\*. Вид на лигамент и раковину мидии.

**А.** Вид на лигамент и раковину мидии изнутри раковины (мягкие ткани удалены): L – лигамент.  
**Б.** Разрез по соединению створок раковины и лигаменту: L – лигамент. Вверху справа представлена увеличенная область среза, выделенная малым белым квадратом

Движения створок как движения пружинного маятника. Раковина мидии, как уже отмечалось, представляет собой два рычага-створки, соединённые подвижно по оси вращения (рис. 5). Формально они подобны рычагам, например, локтевого сустава руки человека, работа которого детально исследована и описывается системой дифференциальных уравнений (Akazawa, 1974). Однако движения створок мидии радикально отличаются от движений руки. Движения руки обслуживаются, как минимум, двумя мускулами-антагонистами, бицепсом, отвечающим за сгибание, и трицепсом, отвечающим за разгибание. Движение же створок раковины осуществляется без мускулов антагонистов, оно обслуживается по сути одним сокращающимся мускулом-замыкателем, задним аддуктором. При большем сокращении аддуктор закрывает створки, при меньшем – створки раскрываются под действием лигамента. Так что в качестве антагониста аддуктору выступает лигамент, который все время стремится раскрыть створки. Он-то и обеспечивает открывание створок при уменьшении сокращения аддуктора и, соответственно, фактически выполняет очень важную функцию мышцы-открывателя створок, как если бы она у мидии была.

Так что кинематическая схема раковины двустворчатого моллюска, скорее, подобна не локтевому суставу, а пинцету и/или камертону: и створки раковины моллюска, и пинцет, и камертон представляют собой два соединённых рычага, в месте соединения которых имеется упругая связка, а далее – некоторый источник движущей силы. Если закрепить один рычаг, временно приложить силу к другому рычагу, вывести его из состояния равновесия и отпустить, то он, подобно маятнику, будет совершать колебания, которые описываются известными уравнениями. Любая система, как считается (Савельев, 1970), имеет свойства маятника, если она обладает следующими двумя ключевыми свойствами: (а) существует возвращающая сила, стремящаяся вернуть систему в равновесие, если система выведена из состояния равновесия; и (б) эта возвращающая сила в точности или приближённо пропорциональна перемещению (подчиняется закону Гука). Такими свойствами обладают и пинцет, и камертон, в чем легко можно убедиться, измерив их параметры и наблюдая за их колебаниями.

Измерения параметров лигамента мидий показывают, что створки их раковины также имеют необходимые свойства маятника: во-первых, лигамент стремится вернуть створки в полностью раскрытое (нулевое) состояние, и, во-вторых, деформация лигамента, как показывают приведённые ниже измерения, пропорциональна прилагаемой силе, т.е. лигамент обладает квазиупругими свойствами (подчиняется закону Гука). Механические свойства лигамента измерены экспериментально на прооперированном моллюске с помощью простого приспособления, состоящего из весов и вертикальной измерительной линейки. У мидии удаляли все мягкие ткани, оставив только лигамент. Далее одну (нижнюю) створку закрепляли горизонтально клеем на платформе весов. В области обеих створок, наиболее удалённой от оси вращения, располагали вертикальную линейку. Далее сверху вниз прикладывали усилие на верхнюю створку в области, наиболее удалённой от оси вращения. После чего одновременно регистрировали создаваемое вертикальное усилие и расстояние между створками.

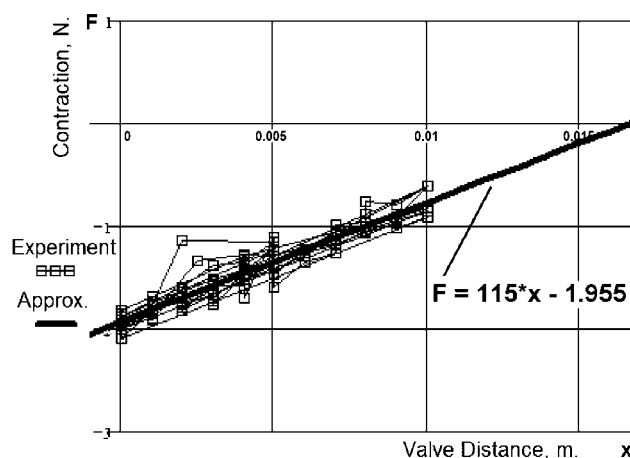


Рис. 7. Натурные измерения квазиупругих свойств лигамента мидии. Ось абсцисс – расстояние между створками в точке E, м (см. рис. 5); ось ординат – упругая сила лигамента, в Н. Experiment – измеренные значения силы упругости лигамента при различных расстояниях между створками; Approx. – линейная аппроксимация зависимости упругой силы лигамента от величины раскрытия створок. Детали – в тексте

Получен ряд измерений силы упругости лигамента при различных расстояниях между створками (Experiment), а также встроенными средствами MathCAD определена линейная аппроксимация (Approx) зависимости упругой силы лигамента от величины раскрытия створок (рис. 7). Хорошо видно, что в исследуемом диапазоне раскрытия створок упругая сила лигамента пропорциональна расстоянию между створками, что хорошо описывается линейной аппроксимацией:

$$F = k \cdot x + F_0;$$

где  $F$  – упругая сила лигамента, в Н;

$k$  – коэффициент упругости лигамента, в дальнейших расчётах принято  $k=115$  Н/м;

$x$  – расстояние между створками (в м) в области, наиболее удалённой от оси вращения (область E, рис. 5);

$F_0$  – сила упругости лигамента полностью закрытых створок мидии в области, наиболее удалённой от оси вращения (область E, рис. 5). В дальнейших расчётах принято,  $F_0=1,955$  Н.

Это даёт все основания рассматривать створки мидии, соединённые упругим лигаментом, как систему, способную совершать колебания, а именно, как торсионный (крутильный) физический маятник, центр масс которого смещён относительно оси вращения. Его движения можно описать соответствующим уравнением, близким к уравнению В. Дещеревского (1977), предложенному для сокращающейся мышцы, и/или К. Аказавы (Akazawa, 1974), принятому для описания движений руки в локтевом суставе. Однако, в отличие от локтевого сустава руки человека, все активные движения створок мидии осуществляются только аддукторами, а пассивные – противодействующим лигаментом, поэтому требуется несколько иное решение. Кроме того, необходимо подчеркнуть следующее:

– сила сокращения аддукторов приложена между створками по хорде, а не по касательной к дуге движения;

– в экспериментах традиционно измеряется расстояние между створками (по хорде) в точках створок, наиболее удалённых от оси вращения (см. рис. 1, рис. 5), но не угол между створками (по дуге);

– для малых углов (до 20°) разница между хордой и дугой не превышает 2%;

– расчёт момента инерции для неравномерно распределённых тканей мидии и раковины створок, масс перетекающей воды практически невозможен.

Как следствие, далее будут рассматриваться движения створок раковины как движения некоего пружинного маятника (рис. 8), испытывающего при движении влияние вязких сред, обладающих демпфирующими свойствами (демпферы D1, D2 на рис. 5). При этом (рис. 8) груз маятника на подвижном конце пружины находится в начале координат  $X_0$ , он представляет конец (точка E, рис. 5) подвижной створки реальной мидии. Закреплённый конец пружины, который представляет конец неподвижной створки, зафиксирован на расстоянии максимального раскрытия створок. На линию OX, то есть на линию действия сил, переносятся с соответствующими коэффициентами все составляющие маятника: колеблющаяся масса ( $m$ ) подвижной створки, вязкое сопротивление (демпфер) движению, упругая сила связки-лигамента, сила сокращения аддукторов. При движениях груз «колеблется» вдоль линии OX (рис. 8) – у мидии она как бы проходит через точки створок, наиболее удалённые от оси вращения (рис. 5, E; рис. 8,  $m$ ), перпендикулярно к оси вращения створок (рис. 5, AB).

В этом случае движение массы ( $m$ ) подвижной створки по отношению к другой, фиксированной створке, может быть описано «дифференциальным уравнением второго порядка с правой частью» (терминология по: Выгодский, 1966) как движение сильно демпфированного пружинного маятника под действием внешней силы:

$$m \cdot \frac{d^2 x}{dt^2} + c \cdot \frac{dx}{dt} + k \cdot x = P(t);$$

где:  $x$  – расстояние между концами пружины (между створками), м;

$t$  – время, с;

$m$  – масса груза (масса одной створки вместе с внутренними тканями, перенесённая в точку створки, наиболее удалённую от оси вращения), кг;

$c$  – коэффициент вязкого сопротивления движению груза (отражает присутствие интегрального демпфера, который включает в себя неизвестные вязкие свойства: (1) мягких тканей животных (мантии, сифонов) и перетекающей внутри и снаружи раковины воды (D1, рис. 5), а также (2) мускулов-замыкателей (аддукторов) (D2, рис. 5), Н\*с/м;

$k$  – коэффициент упругости пружины (т.е. коэффициент упругости лигамента, измеренный в эксперименте), Н/м;

$P(t)$  – внешняя сила, приводящая маятник в движение (сила сокращения аддукторов, которые закрывают-открывают и/или удерживают створки в стационарном положении), Н.

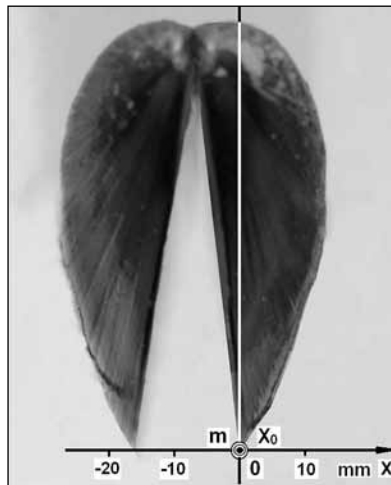


Рис. 8. Мидия (вид спереди) как пружинный маятник: одна створка (СЛЕВА) закреплена неподвижно, в точку второй створки  $X_0$ , соответствующую полному раскрытию и наиболее удалённую от оси вращения (см. также рис. 5), с поправками перенесены все действующие силы и масса створки ( $m$ ). Эта точка совершает «колебания» вдоль оси  $OX$ . Створки показаны в полностью раскрытом состоянии, когда сила упругости лигамента и сила сокращения аддукторов равны 0, что наблюдается только у мёртвых мидий

Общее решение уравнения (по: Выгодский, 1966) получено для сильно демпфированного маятника (при положительном дискриминанте), при  $P(t) = P1 - \text{Const}$ , где  $P1$  – разность между предыдущей и текущей внешними силами (у мидии разность между предыдущей силой сокращения аддукторов и текущей силой), причём переход от одной к другой происходит скачкообразно. Коэффициент упругости лигамента ( $k$ ), так как лигамент обладает квазиупругими свойствами (см. рис. 7), принят не изменяющимся при движении створок. Также в первом приближении  $m$ , и  $c$  (у мидии масса створки, коэффициент вязкости) приняты не изменяющимися при движении, т.е. константами. Тогда решение:

$$x(t) = C1 \cdot e^{r1t} + C2 \cdot e^{r2t} + \frac{P1}{k}.$$

После определения корней ( $r1$  и  $r2$ ), задания начальных условий ( $x0$ ,  $x0'$  и  $P1$ ) и «постоянных» уравнения ( $C1$  и  $C2$ ) можно легко рассчитать и представить графически идеальные (модельные) движения рычагов-створок для установившихся раскрытий рычагов-створок, а также во время переходов от одного раскрытия к другому.

В качестве примера на рис. 9 приведён (внизу) расчётный график движения «рычага-створки» маятника с параметрами, близкими к некоторой идеальной мидии, при ступенчатых изменениях сил сокращения «аддукторов», перенесённых в точку  $E$ . Также (вверху) приведены для сравнения графики изменения освещённости и движений створок 6 реальных мидий в течение 1,5 ч до выключения света и 1,5 ч после выключения света. Можно отметить определённое сходство характера движения живых мидий и модели, хотя у модели движения явно проще реальных.

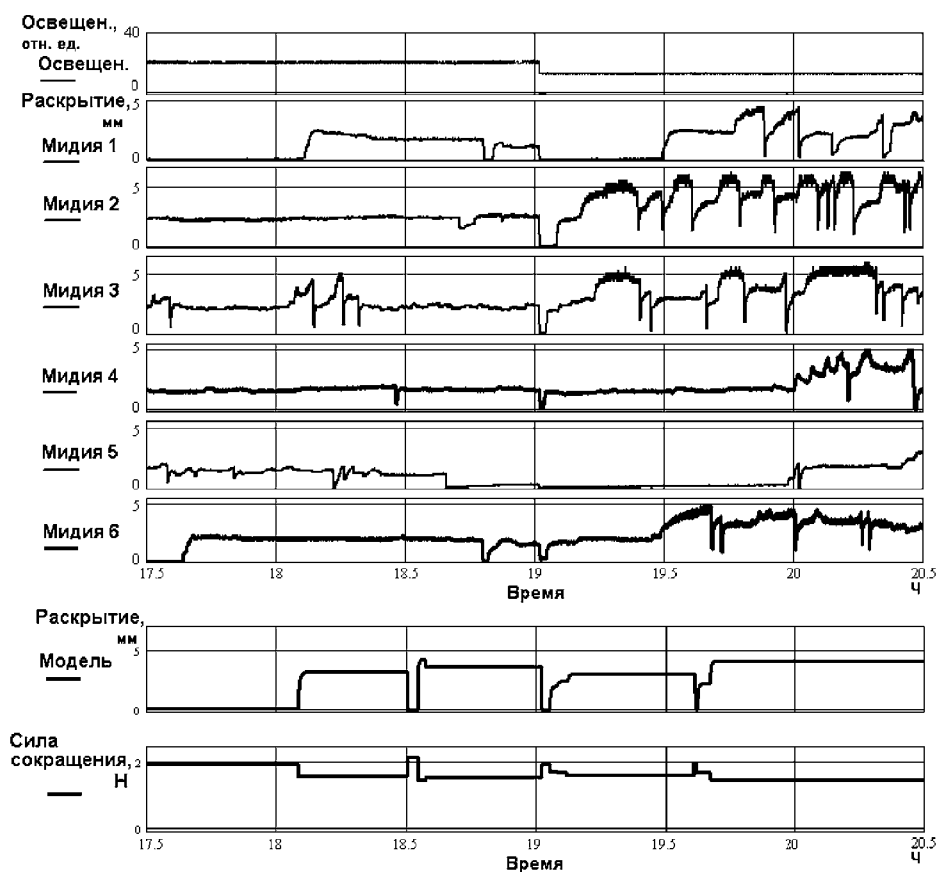


Рис. 9. Движения реальных мидий и модели.

Вверху – освещённость и движения створок 6 мидий в нормальных условиях: 1,5 ч на свету, выключение света, 1,5 ч в темноте.

Внизу – динамика движений сильно демпфированного пружинного маятника (имитация движений створки мидии). Оси абсцисс – время, ч; оси ординат: верхний график – освещённость, отн.ед; 6 графиков ниже – раскрытие створок 6 мидий, мм; ниже – расчётное расстояние между положениями концов «створок» модели, мм; внизу – сила сокращения «аддукторов» модели, Н, приведённая к концам рычагов. Детали в тексте

Важно также отметить, что движущие силы маятника (у мидии мускулы-замыкатели), противодействуя упругому лигаменту, всегда находятся в сокращенном состоянии – им требуется прикладывать заметные силы сокращения для поддержания «створок» модели и в закрытом, и в «открытом» состоянии. На примере рис. 9 эти силы всегда более 1,48 Н (раскрытие 4,2 мм и менее), или даже при экстренном закрывании створок больше силы упругости лигамента полностью закрытых створок (более 1,955 Н). Только при полном раскрытии рычагов-створок около 17 мм (подобно полному расслаблению аддукторов при гибели моллюска) сила сокращения «аддукторов» была бы равна 0.

Таким образом, задав силы и моменты их приложения, удаётся рассчитать и представить графически движения рычагов-«створок» модели мидии, причём можно отметить определённое сходство смоделированных движений и движений реальных животных (см. рис. 2 – 4, 9). Важно подчеркнуть, что, благодаря квазиупругим свойствам лигамента легко решается и обратная задача: по движению реальных животных (по известным в конкретные моменты расстояниям между

створками) можно рассчитать силы сокращения лигамента, а по ним и силы сокращения аддукторов, которые равны с обратным знаком силам сокращения лигамента. Далее такой подход будет использован для непосредственного сравнения движений реальных животных и модели. Более того, знание сил упругости лигамента (рассчитанных по расстояниям между створками) и определённых по ним сил сокращения аддукторов можно использовать для оценки энергетических затрат мидий на механическую работу при переходах от одного раскрытия створок к другому и при поддержании створок в соответствующем адекватном раскрытии. Для этого достаточно знать величину раскрытия створок, рассчитанные силы сокращения аддукторов, КПД работы мускулов при обычном и catch-состоянии (защелкнутом состоянии) створок, а также соответствующее время совершаемых действий. Такой анализ, однако, выходит за рамки данной работы.

Сравнение модельных и реальных движений створок мидии. Параметры уравнения движения модели, с какими ее движения близки к движениям реальных животных, получены непосредственными измерениями на условно средней мидии (масса –  $m$ , коэффициент упругости лигамента –  $k$ ) и опосредованно путем подбора значений, дающих близкую картину движений модели и реальной мидии (коэффициент вязкости (демпфирования) –  $c$ ). Масса условно средней мидии длиной около 60 мм, приведённая к точке створки, наиболее удалённой от оси вращения, принята равной  $m=0,013$  кг, коэффициент упругости лигамента –  $k=115$  Н/м (см. рис. 7). Величина демпфирования (коэффициента вязкости) реальных мидий, вероятно, варьирует, так как условия внутри раковины при закрывании створок (выталкивание воды и сжатие тканей и лигамента) и их открывании (всасывание воды, расправление тканей, расправление лигамента) различны. Демпфирование также может зависеть от состояния животных и совершаемой реакции, большой вклад в демпфирование вносят параметры сокращения мускулов-замыкателей. Так что в наших условиях непосредственными измерениями параметры демпфера определить невозможно, поэтому коэффициенты вязкости (демпфирования) определены косвенно, в основном визуальным сравнением кривых движения модели и створок реальных животных, а именно, расстояний между створками и скоростей закрывания-открывания в различных условиях.

Процедура сравнения модельных и реальных движений створок состояла из нескольких этапов. Прежде всего, из сплошной записи реальных движений створок мидий выделяли представляющую интерес характерную стереотипную последовательность движений створок (паттерн, рисунок реакции); далее в выбранной записи реальных движений, которые предполагается имитировать (моделировать), выделяли ключевые моменты времени и расстояния между створками и по расстояниям определяли цифровые значения сил сокращения аддукторов; после чего производили расчёт движений маятника, изменяя ступенчато в ключевые моменты времени «силы сокращения аддукторов» модели; и, наконец, проводили визуальное и параметрическое сравнение модельных и реальных движений створок с выделением черт сходства и различий. При необходимости вносили коррективы в моменты приложения, значения коэффициента демпфирования и перепады сил аддукторов при закрывании (открывании) створок таким образом, чтобы скорости переходных процессов были более близки, заново рассчитывали движения створок модели и заново сравнивали кривые движения створок модели и реальных мидий. Такая коррекция может продолжаться до бесконечности, так как реальные движения всегда сложнее движений модели. Но если кривые визуально достаточно близки, то считали, что в данной форме поведения параметры модели отражают параметры мидии, в частности, значение коэффициента вязкости (демпфирования) модели отражает вязкие

свойства реальной мидии. Его вариации при разных состояниях мускулов-замыкателей и разных формах поведения позволяли судить о механизмах работы как мышечной системы мидии, так и мидии в целом как рычажной конструкции.

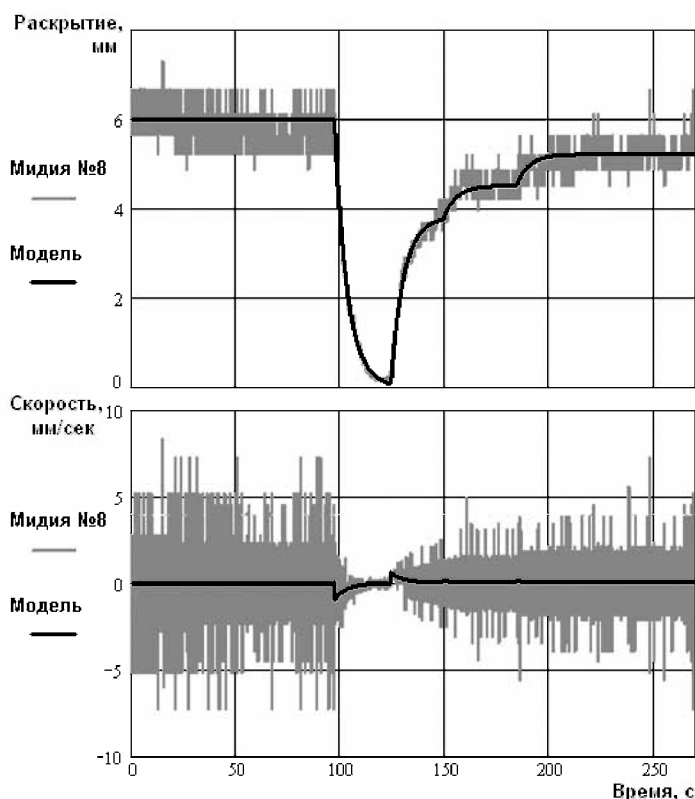


Рис. 10. Динамика движений створки модели и реальной мидии №8 (канал 6) при медленном спонтанном закрывании-открывании, представленном в верхней части рис. 2: сверху – расстояния между створками модели и мидии, мм; внизу – скорости движения, мм/с. Подробности – в тексте

На рис. 10 – 13 детально представлены движения модели и движения реальных мидий при некоторых стереотипных формах поведения – спонтанных закрываниях-открываниях створок и теновом рефлексе, которые кратко описаны ранее (рис. 2 – 3). Проиллюстрированы изменения расстояний между створками и соответствующие им скорости движения (первые производные). Скорости не всегда удаётся определить адекватно из-за значительного шума аналого-цифрового преобразователя (АЦП) при больших расстояниях между датчиком Холла и магнитом (см. рис. 2, 10 – 13). При больших раскрытиях створок расчёт первой производной даже после сглаживания исходных данных даёт значения скоростей, которые превышают реальные, т.е. даёт значения «скоростей» шума АЦП, а не скорости створок. Это хорошо видно далее на некоторых рисунках (например, рис. 10), и это учтено при анализе движений.

Для простого медленного спонтанного закрывания-открывания створок (рис. 10) легко удаётся найти движения модели, которые близки к движениям мидии. Динамика закрывания и открывания створок модели и «натуры» различаются незначительно при едином для закрывания и ступенчатого открывания коэффициенте вязкости (демпфирования)  $c=700 \text{ Н*с/м}$ .

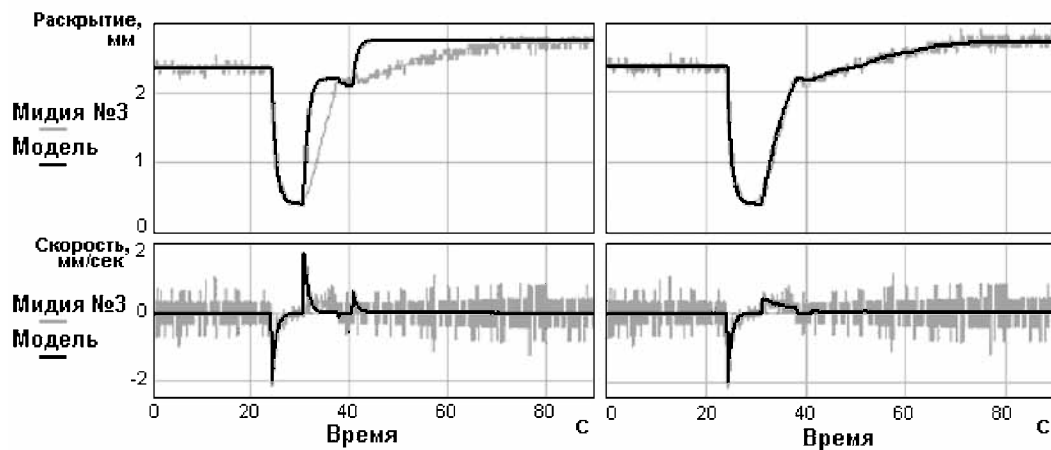


Рис. 11. Динамика движений створки модели и реальной мидии №3 при быстром и сложном спонтанном закрывании-открывании: сверху – расстояния между створками модели и мидии; внизу – скорости движения створок. Слева – коэффициенты демпфирования при открывании и закрывании створок одинаковые –  $c=100 \text{ Н}^*\text{с/м}$ . Справа – коэффициенты демпфирования различны: при закрывании  $c=100 \text{ Н}^*\text{с/м}$ ; при открывании  $c=700 \text{ Н}^*\text{с/м}$ . Подробности – в тексте

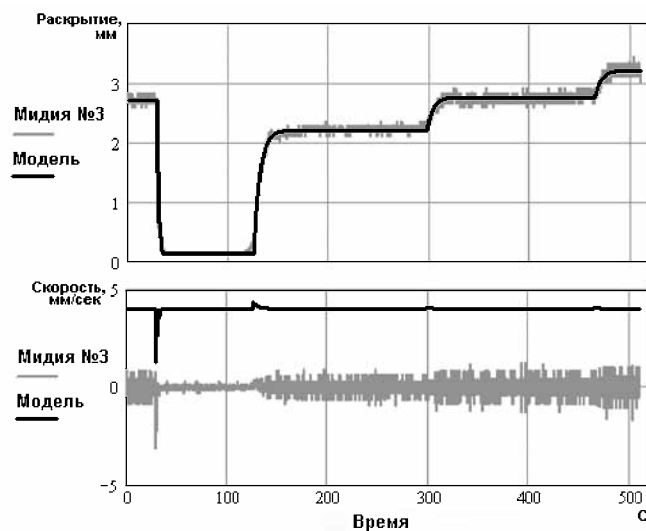


Рис. 12. Динамика движений створки модели и реальной мидии №3 при «теновом рефлекс», также представленная на рис. 4: сверху – расстояния между створками модели и мидии, мм; внизу – скорости движения створок, мм/с; график скорости модели поднят на 4 единицы. Коэффициенты демпфирования различны: при закрывании  $c=80 \text{ Н}^*\text{с/м}$ ; при открывании  $c=700 \text{ Н}^*\text{с/м}$ . Подробности – в тексте

Для большинства других спонтанных движений, которые обычно осуществляются с различающимися скоростями открывания и закрывания – с большей скоростью закрывания и с меньшей скоростью открывания створок, – требуется принимать коэффициенты вязкости (демпфирования) для каждого действия различными (рис. 11). Если принять их одинаковыми – например, демпфирование при закрывании и открывании  $c=100 \text{ Н}^*\text{с/м}$ , хорошо подходящее для моделирования закрывания створок, – то наблюдается значительное расхождение движений модели и реальной мидии (рис. 11, слева). Если же принять коэффи-



циенты демпфирования различными для закрывания и открывания – демпфирование при закрывании  $c=100 \text{ Н*с/м}$ ; демпфирование при открывании  $c=700 \text{ Н*с/м}$ , – то модель и реальность практически не отличаются (рис. 11, справа). Сложные движения реальных мидий, например, при сложном ответе на затенение (рис. 12), также удаётся хорошо имитировать, если коэффициенты демпфирования принимать различными для закрывания створок и их открывания – демпфирование при закрывании  $c=80 \text{ Н*с/м}$ , при открывании –  $c=700 \text{ Н*с/м}$ .

Как представленные на рисунках, так и не представленные результаты сравнения движений мидий и модели после подбора параметров показывают, что в большинстве случаев закрывание створок происходит с большей скоростью (коэффициент демпфирования малый), чем их открывание (коэффициент демпфирования большой). В то же время следует отметить, что, хотя условия открывания и закрывания створок различаются, маловероятно, что реально у мидии при сжатии и расслаблении мягкие ткани так сильно меняют свойства (в 8–10 раз); условия перетекания воды также вряд ли меняются так сильно. Поэтому следует более пристально рассмотреть вклады в демпферные свойства и других составляющих. Ведь сопротивление движению створок оказывают все движущиеся составляющие – и ткани, и вода, и мускулы-замыкатели, – все они, естественно, не могут перейти в другое положение мгновенно.

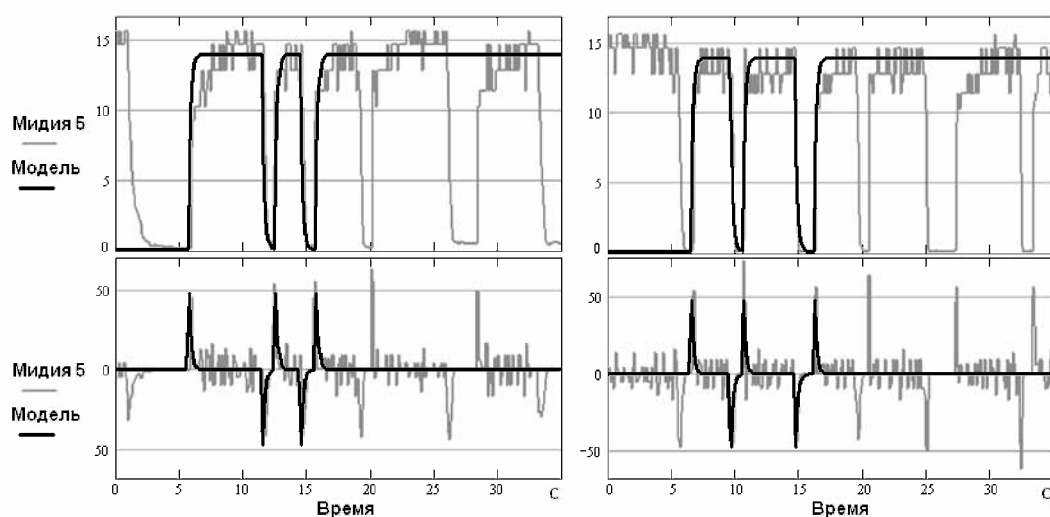


Рис. 13. Динамика реальных движений створок мидии №5 с перерезанными мускулами-замыкателями и движений модели. Оси абсцисс – время, с; оси ординат: вверху – расстояния между реальными створками и «створками» модели, мм; внизу – их скорости движения, мм/с. Слева – эксперимент на воздухе, справа – в воде. Подробности – в тексте

Иными словами, на динамику переходов от одного раскрытия к другому, кроме демпфирующего воздействия пассивных мягких тканей и воды, влияют мускулы-замыкатели, которые создают и испытывают силы сжатия-расслабления. Мускулы-замыкатели, по данным А. Хилла (Hill, 1938), К. Аказавы (Akazawa, 1974) и других исследователей, сами обладают значительными демпфирующими (вязкими) свойствами. Поэтому в отдельной серии экспериментов, проведенных на мидиях, подвергнутых хирургическому вмешательству, исследованы движения створок без активного участия мускулов-замыкателей (рис. 13). Так сделана попытка измерить демпфирующие свойства (коэффициент вязкости) только

мягких тканей и перетекающей воды, т.е. установить вклад в сопротивление движению только одного демпфера, D1 (см. рис. 5), без участия аддуктора.

Измерение (точнее, подбор) коэффициентов вязкости только мягких тканей и перетекающей воды проводили на оперированных животных – мидиях, у которых мускулы-замыкатели дезактивированы перерезкой, так называемых «чистых» мидиях, имеющих створки, мягкие ткани, перетекающую воду, пассивные мускулы-замыкатели как ткани, но без их мышечной силы. Мягкие ткани аддукторов сохраняли, чтобы размерно-массовые параметры мидии в результате операции изменялись минимально.

На рис. 13 представлены записи движений створок такой мидии под действием внешней закрывающей силы и лигамента, открывающего створки. Закрывающее усилие (примерно 2–3 Н) создавали, быстро сжимая створки пальцами руки; открывание створок происходило пассивно только под действием силы упругости лигамента после освобождения створок. Эксперимент проводился в воздухе, и для сравнения сразу же после этого в воде, чтобы также оценить вклад в демпфирование перетекающей воды.

Кривые движения модели и створок прооперированной мидии (рис. 13) близки при коэффициенте вязкости (демпфере) при закрывании и открывании створок –  $c=20 \text{ Н*с/м}$ . Различия движений модели и прооперированной мидии на воздухе и в воде практически не заметны (см. рис. 13, слева и справа). Поэтому приходится констатировать, что при нашей точности измерения и только визуальной оценке различий установить явный вклад перетекающей воды в демпфирование движения створок не удаётся. Таким образом, для мягких тканей, включая ткани аддукторов, и перетекающей воды принят коэффициент вязкости  $c=20 \text{ Н*с/м}$ , скорость раскрытия – порядка 5 см/с.

Полученные значения демпфирования оперированных (без участия аддукторов) мидий заметно отличаются от коэффициентов демпфирования и скоростей движения створок мидий с интактной мускулатурой (см. рис. 10–12). Коэффициенты демпфирования мидии без вклада аддукторов ( $c=20 \text{ Н*с/м}$ ) отличаются в 4–50 раз от таковых коэффициентов реальных мидий (для закрывания  $c=80–100 \text{ Н*с/м}$ ; для открывания  $c=700–1000 \text{ Н*с/м}$ ), а скорость открывания створок (около 50 мм/с) без аддукторов примерно в 15 раз больше самой большой представленной скорости закрывания реальных створок (3,2 мм/с – на рис. 12). Так как основные параметры (масса, упругость, силы сокращения) у интактных мидий примерно такие же, как у мидии с дезактивированной мускулатурой, то это означает, что у интактных животных при закрывании и открывании створок различия кривых движения и скоростей закрывания и открывания определяются мускулами-замыкателями. Это подтверждает интуитивное представление, что именно мускулы-замыкатели в основном определяют наблюдаемую динамику движений створок при переходах от одного раскрытия к другому.

Можно считать установленным, что коэффициенты вязкости (параметры демпфирования) модели варьируют в широком диапазоне от 20 Н\*с/м для пассивных мягких тканей препарата мидии без участия аддукторов, через 80–100 Н\*с/м для активно сокращающихся аддукторов при закрывании створок, до 1000 Н\*с/м и более для расслабляющихся аддукторов. И это настораживает.

Тем не менее, однако, значения коэффициентов вязкости даже такого диапазона находят свое подтверждение в значениях, известных для скелетно-мышечной системы животных и человека (Akazawa, 1974). Прежде всего, для пассивных тканей локтевого сустава человека известны значения, которые после пересчета и введения поправки на различия массы и линейных размеров мидии и сустава человека, дают очень близкие значения. Так, по Л. Водовнику (Vodovnik et al., 1967,

цит. по Akazawa, 1974) коэффициент вязкости (демпфер) локтевого сустава –  $1,2 \cdot 10^7$  дин\*см/(Рад/с). Это 480 Н\*с/м, если принять плечо крутящего момента 5 см, и, соответственно, скорость 1 Рад/с принять 5 см/с. То есть, при близких плече и скорости, примерно в 25 раз больше, чем у мягких тканей мидии. Однако здесь следует учитывать, что массы тканей локтевого сустава и тканей мидии различаются более чем на порядок, скажем, в 10–20, может, в 30 раз: если у мидии это 20–30 г, то локоть человека без мышц – примерно 150–200 г, а по сечению различаются примерно в 30 раз. Иными словами, с оговорками можно принять, что для тканей без активного участия мускулов имеется довольно хорошее согласие коэффициентов вязкости мягких тканей руки человека (локтевого сустава) и тканей мидии, хотя «сустав» мидии и сустав человека очень сильно различаются.

Далее, даже более примечательна близость параметров вязких свойств активно сокращающихся и пассивно расслабляющихся мышц мидии и других животных. Для мускулов-замыкателей интактных мидий мы определили (рис. 10–12), что при быстром закрывании створок мидий коэффициент вязкости 80–100 Н\*с/м, а при раскрывании – 700–1000 Н\*с/м и более. Эти значения в 4–50 раз больше коэффициентов вязкости мягких тканей, перетекающей воды и пассивных мускулов-замыкателей (у оперированной мидии  $c=20$  Н\*с/м, см. рис. 13), поэтому можно считать, что большие значения, в основном, характеризуют вязкость мышц мидии. Причём вязкость сокращающейся мышцы мидии примерно в 10 раз меньше вязкости расслабляющейся мышцы. Точно такое же соотношение вязкостей сокращающейся и расслабляющейся мышцы свойственно мышцам лягушки. К. Аказава (Akazawa, 1974, стр. 134. Table VI–1) приводит нормированные значения для коэффициента вязкости мышцы лягушки, которые для сокращения в 10 раз меньше, чем для расслабления – 0,35 против 3,48  $P_0^*c/L_0$ . Если принять  $P_0=2$  Н (максимальная сила упругости лигамента для закрытых створок), а  $L_0=10$  мм (максимальное раскрытие створок живых мидий), то получим абсолютные значения коэффициентов вязкости для закрывания створок (сокращения аддукторов) – 70 Н\*с/м, а для раскрывания – около 700 Н\*с/м. Это удивительно близко к полученным нами значениям для спонтанных движений и теневого рефлекса (см. рис. 10–12). Кроме того, во второй части книги К. Аказава (Akazawa, 1974, стр. 262. Table VI–1) приводит абсолютные значения коэффициента вязкости при максимальном сокращении руки –  $2,58 \cdot 10^6$  дин/(см/с). Это примерно 2600 Н\*с/м. В таком значении не учтены размеры мышц. Если же учесть соотношения поперечного сечения среднего бицепса человека и мускулов-замыкателей мидии (примерно 25/1), то также наблюдается очень хорошее совпадение коэффициентов вязкости – около 100 Н\*с/м для бицепса и 80–100 Н\*с/м для мускула-замыкателя.

Вероятно, различия параметров движения для закрывания створок и их открывания в значительной мере определяются тем, что физиологические процессы сокращения и расслабления мышцы асимметричны. Если сокращение мышцы (закрывание створок – переход от более открытого к менее открытому или полностью закрытому состоянию) происходит активно под действием сил сокращения мышц, которые иногда могут быть больше силы упругости лигамента полностью закрытых створок, то расслабление – пассивно под действием внешних сил (напр., Akazawa, 1974). Соответственно, динамика раскрытия створок должна определяться особенностями движения этих внешних сил (главным образом, силы упругости лигамента). Это находится в согласии с известными данными о работе мускулов при активном сокращении и пассивном расслаблении.

Физиологические механизмы работы мышц двусторчатых моллюсков довольно сложны и изучаются больше века (обзоры: Hooper et al., 2008; Butler, Siegmán, 2010). Сокращение мускулов-замыкателей происходит активно посредством

общего для мышц животных актин-миозинового взаимодействия – головки миозина «шагают» по актину. Закрытое и полузакрытое состояние створок, т.е. их поддержание в «замкнутом» состоянии – catch-состоянии (в котором створки живых мидий находятся почти всегда, всю «сознательную» жизнь), осуществляется посредством специального механизма (Hooper et al., 2008), снижающего, как известно, в 10 и более раз энергетические затраты на сокращение (Baguet, Gillis, 1968). Catch-состояние поддерживается при дефосфорилировании специального длинного белка, твитчина, который разгружает актин-миозиновые связи, принимая на себя эти связи, буквально оплетая актиновые и миозиновые нити (Siegman et al., 1998; Shelud'ko et al., 2007; Galler et al., 2009). Расслабление аддукторов происходит снятием твитчиновой связи и переводом сокращения на пассивное снятие напряжения и обычное актин-миозиновое поддержание сокращения во время перехода на новый уровень. Возможно, именно поэтому в записи открывания створок живых мидий часто, заметно чаще, чем при закрывании, наблюдаются сложные ступеньки (см. рис. 9, 11, 12), которые можно объяснить тем, что именно на «ступеньках» происходят переходы от одного механизма сокращения к другому.

**Заключение.** Движения створок мидий представляют собой ограниченный круг стереотипных последовательностей движений в ответ на изменения внутреннего состояния и окружающей среды. Хотя на рис. 2–4 представлены только основные стереотипные последовательности движений при спонтанных схлопываниях и избегании опасности, они, однако, представляют большинство исследованных движений. Динамика движений створок при переходах от одного уровня раскрытия створок к другому, стационарные закрытое и полуоткрытое состояния имеют много повторяющихся особенностей и характерную форму. Это – быстрое закрывание створок, поддержание в закрытом состоянии, быстрое или медленное открывание створок, наличие ступенек и т.п.

Раковина мидии представляет собой механическую конструкцию из двух подвижно соединённых рычагов-створок, совершающих друг относительно друга сближение-удаление. Движения рычагов-створок близки к движениям суставов конечностей, например, локтевого сустава руки человека. Однако в отличие от локтевого сустава, который совершает движения под действием, как минимум, двух мускулов-антагонистов, бицепса и трицепса, движения створок мидии осуществляются только одним сокращающимся элементом, аддуктором. В качестве антагониста аддукторам выступает лигамент, который непрерывно стремится раскрыть створки. В результате их противодействия створки устанавливаются в конкретное положение.

Существенно, что в рабочем диапазоне движений створок лигамент створок раковины обладает квазиупругими свойствами: его упругая сила пропорциональна деформации (подчиняется закону Гука). Это даёт основания создать математическую модель движений створок мидии как движений сильно демпфированного маятника и описать их дифференциальным уравнением второго порядка с правой частью.

Принятая модель движения створок, установленные экспериментально квазиупругие свойства лигамента, движущаяся масса, коэффициенты демпфирования позволяют по записи движений створок, если фиксируются именно расстояния между створками, рассчитать установившиеся силы упругости лигамента, соответствующие конкретному раскрытию створок, а по ним силы сокращения мускулов-замыкателей, которые равны с обратным знаком силам упругости лигамента. Такие сведения можно использовать для анализа динамики переходных процессов при закрывании-открывании створок мидий и модели, а также для независимого способа оценки энергетических затрат мидий на движения створок.

Модель даёт удовлетворительное совпадение движения модели с реальными движениями мидий не только при установившихся, стационарных поло-

жениях створок, но и при переходных процессах. Совпадение наблюдается при ступенчатом изменении силы сокращения – внешней силы в уравнении, близкой к реально развиваемой силе сокращения аддукторов мидии; и при выбранных соответствующим образом параметрах модели: массе движущихся створок, коэффициенте упругости лигамента, демпфирующих свойствах тканей и воды. Особенно хорошее совпадение наблюдается в движениях модели и животных при сравнении быстрых закрываний створок. Открывания, однако, обычно проходят более разнообразно и в большинстве случаев (см. рис. 11, 12) коэффициент демпфирования при открывании створок больше такового при закрывании.

Наилучшее совпадение наблюдается при коэффициентах демпфирования движения створок, определяемых тормозящим действием мягких тканей, воды, мускулов-замыкателей, для закрывания створок – 80–100, для открывания – 700–1000 Н\*с/м. Наблюдаемые скорости движения створок – от десятых долей мм/с при медленном открывании створок до 2–4 мм/с при быстром закрывании створок при опасности. Максимальные скорости, около 50 мм/с (и минимальный коэффициент демпфирования, 20 Н\*с/м), зарегистрированы только у мидии с перерезанными мускулами-замыкателями, в условиях, которые в природе не реализуются.

Эксперименты с перерезанными мускулами-замыкателями позволили исключить вклад в движения створок мидии мускулов-замыкателей как движителей и формальных демпферов. Причём без мускулов демпфирующее воздействие тканей мидии ( $c=20$  Н\*с/м) оказалось в 4–50 раз меньше, чем с интактными мускулами-замыкателями. Это можно считать экспериментальным доказательством значительной роли мускулов-замыкателей в обеспечении движений как формальных демпферов, тормозящих движения и створок (левая часть уравнения движения мидии как маятника), и движущей силы (правая часть уравнения). Причём движущая сила, очевидно, ведет себя асимметрично – сокращение и расслабление мускулов (закрывание и открывание створок) обслуживаются различными физиологическими механизмами и проходят с различными скоростями.

Можно констатировать, что в большинстве случаев мидии совершают относительно простые, быстрые движения створок при удалении отходов жизнедеятельности, теновом рефлексе, оперативных реакциях на механические воздействия. И эти движения створок реальных мидий довольно близки к их имитации с помощью модели движений створок как маятника. Это позволяет создать некоторую библиотеку модельных стереотипных последовательностей движений створок и использовать ее для «узнавания» движений реальных животных при анализе их поведения в ответ на изменения / не изменения состояния окружающей среды. Для этого может понадобиться умение моделировать не только отдельные формы поведения, какие представлены на рис. 10–13, но и поведение целой мидии со всеми формами поведения, некоторые из которых, по сути, и представлены в качестве примера на рис. 9–12.

Важно отметить, что представленная модель движения створок мидии – это только первое приближение. Все параметры модели движения мидии как маятника – масса, вязкость тканей, упругие свойства лигамента, считались при каждом переходе от одного раскрытия створок к другому константами. Силы сокращения аддукторов при переходе от одного уровня раскрытия створок к другому изменялись скачком, после чего сила сокращения также считалась константой. В реальности, естественно, ни масса и вязкость, ни силы сокращения таковыми не являются – они изменяются. Так, движущаяся масса створок вместе с вовлеченной в движение водой явно зависит от величины раскрытия створок, вязкость также может зависеть от расстояния между створками, просто потому, что изменяется соотношение между мягкими тканями и перетекающей водой.

Однако для мидий, у которых относительное раскрытие створок невелико (максимум 10/50–10/45), эти различия определить не удалось, поэтому их можно не учитывать. У других *Bivalvia*, с другой геометрией и большими массами перетекающей воды, например, у гребешков, особенно, крупных, зависимость параметров от раскрытия створок будет больше, что понадобится измерять и учитывать.

**Благодарности.** Автор благодарит директора Карадагского природного заповедника А.Л. Морозову, а также инженера М.А. Цаца (Белецкую) за помощь в анализе решений дифференциальных уравнений второй степени.

### Литература

- Выгодский М.Я. Справочник по высшей математике. – М.: Наука, 1966. – 872 с.
- Гнюбкин В.Ф. К вопросу о реакциях черноморской мидии на механические раздражители и изменения освещения // Летопись природы. Том XXIV, 2007 год. – Симферополь: Н.Орианда, 2009. – С. 253–264.
- Гнюбкин В.Ф. Циркадный ритм движений створок черноморской мидии, *Mytilus galloprovincialis* // Биология моря. – 2010. – 36, № 6. – С. 415–423.
- Гнюбкин В.Ф. Створки мидии как торсионный маятник // Нейронаука для медицины и психологии: VII Международный междисциплинарный конгресс. Судак, Крым, Украина, 3–13 июня 2011 г. / Труды / Под ред. Лосевой Е.В., Логиновой Н.А. – М.: МАКС Пресс, 2011. – С. 130–131.
- Гудимов А.В. Элементарные поведенческие акты движения створок мидий (*Mytilus edulis* L.) // ДАН. – 2003. – 391, №3. – С. 422–425.
- Дехта В.А. Типология и некоторые экологические закономерности изменчивости формы раковины мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam. // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна (2002–2003 гг.) / Сборник научных трудов. АзНИИРХ. – Ростов-на-Дону: Эверест, 2004. – С. 230–241.
- Дещереvский В.И. Математические модели мышечного сокращения – М.: Наука, 1977. – 160 с.
- Дьяконов В.П. Справочник по расчётам на микрокалькуляторах – М.: Наука. Главная редакция физико-математической литературы, 1985. – 224 с.
- Дьяконов В.П. Справочник по MathCAD PLUS 6.0 PRO – М.: СК Пресс, 1997. – 336 с.
- Зацепин В.И., Филатова З.А. Класс Двустворчатые (*Bivalvia*) // Моллюски (Mollusca) / «Жизнь животных в 6-ти томах». Том 2. Беспозвоночные / Ред.: Зенкевич Л.А. и др. – М.: Просвещение, 1968. – С. 95–155.
- Иванов А.В. Морфология мидии Грея // Биология мидии Грея. – М.: Наука, 1983. – С. 7–15.
- Кеннеди Д. Торможение в зрительных системах // Восприятие. Механизмы и модели / Сборник переводов. – М.: Мир, 1974. – С. 159–168.
- Крюкова М.Е. Сравнительное исследование сократительной способности глицеринизированных аддукторов двустворчатых моллюсков // Биофизика, 1968. – 13. – С. 886–889.
- Крюкова М.Е. Сравнительное исследование структуры и функции запирающих мышц двустворчатых моллюсков // Механизмы мышечного сокращения / Отв. ред. академик Г.М.Франк. – М.: Наука, 1972 (1971). – С. 119–129.
- Рубин А.Б. Биофизика, в 2-х томах. М.: 2004.
- Савельев И.В. Курс общей физики, том 1. Механика, колебания и волны, молекулярная физика. – М.: Наука, Главная редакция физико-математической литературы, 1970. – С. 220.
- Супрунович А.В., Макаров Ю.Н. Культивируемые беспозвоночные. Пищевые беспозвоночные: мидии, устрицы, гребешки, раки, креветки. – Киев.: Наукова думка, 1990. – С. 264.
- Хилл А. Механика мышечного сокращения. – М.: 1972.
- Холодов В.И., Пиркова А.В., Ладыгина Л.В. Выращивание мидий и устриц в Черном море / под ред. В.Н.Еремеева; НАН Украины, ИнБЮМ. – Севастополь, 2010. – С. 424.

*Akazawa K.* Mathematical and physiological study on the contractile mechanism of muscle and the neuromuscular control system. – Osaka University, 1974. – 289 p.

*Baguet F., Gillis J.M.* Energy cost of tonic contraction in a Lamellibranch catch muscle // J. Physiol. – 1968. – **198**. – P. 127–143.

*Braun R., Job W.* Neues zum Lichtsinn augenloser Muscheln // Naturwissenschaften. – 1965. – **52**, No 16. – S. 482.

*Butler T.M., Siegman M.J.* Mechanism of Catch Force: Tethering of Thick and Thin Filaments by Twitchin // J. Biomedicine and Biotechnology. – 2010. – P. 20.

*Curtis T.M., Williamson R., Depledge M.H.* Simultaneous, long-term monitoring of valve and cardiac activity in the blue mussel *Mytilus edulis* exposed to copper // Marine Biology. – 2000. – **136**, No 5. – P. 837–846.

*Galler S., Litzlbauer J., Kross M., Grassberger H.* The highly efficient holding function of the mollusc 'catch' muscle is not based on decelerated myosin head cross-bridge cycles // Proc. R. Soc. Lond. B. – 2009. Published online (doi:10.1098/rspb.2009.1618).

*Hill A.V.* The heat of shortening and the dynamic constants of muscle. // Proc. R. Soc. Lond. B. – 1938. – **126**. – P. 136–195.

*Hill A.V.* The Mechanics of Active Muscle // Proc. R. Soc. Lond. B – 1953. – **141**. – P. 104–117.

*Hooper S.L., Hobbs K.H., Thuma J.B.* Invertebrate muscles: thin and thick filament structure; molecular basis of contraction and its regulation, catch and asynchronous muscle // Prog. Neurobiol. – 2008. – **86**. – P. 72–127

*Kennedy D.* Neural photoreception in a Lamellibranch mollusc // J. Gen. Physiol. – 1960. – **44**. – P. 277–299.

*Kramer K.J.M., Jenner H.A., de Zwart D.* The valve movement response of mussels: a tool in biological monitoring // Hydrobiologia. – 1989. – **188/189**. – P. 433–443.

*Martella T.* Some factors influencing byssus thread production in *Mytilus edulis* (Mollusca: Bivalvia) Linnaeus, 1758 // Water, Air and Soil Pollution. – 1974. – **3**, No. 2. – P. 171–177.

*Shelud'ko N.S., Matusovsky O.S., Permyakova T.V., Matusovskaya G.G.* 'Twitchin-actin linkage hypothesis' for the catch mechanism in molluscan muscles: evidence that twitchin interacts with myosin, myosin, and paramyosin core and affects properties of actomyosin // Arch. Biochem. Biophys. – 2007. – **466**. – P. 125–135.

*Siegman M.J., Funabara D., Kinoshita S., Watabe S., Hartshorne D.J., Butler T.M.* Phosphorylation of a twitchin-related protein controls catch and calcium sensitivity of force production in invertebrate smooth muscle // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. – 1998. – **95**. – P. 5383–5388.

*Vodovnik L., Crochetire W.J., Reswick J.B.* Control of a skeletal joint by electrical stimulation of antagonist // Med. and Biol. Engng. – 1967. – **5**. – P. 97–109.

**Valves movements of Black Sea mussel (*Mytilus galloprovincialis* Lam.) as movements of strongly damped pendulum. V.F. Gnyubkin.** The basic stereotyped movements of the mussels' valves committed in a variety of circumstances: when removing waste products, at the shadow reflex, at the reactions on mechanical stimulation, are described. The valves of mussel are described as levers which are similar to human arm in the elbow joint. The valves' elastic ligament is found to have a quasi-elastic property – in the working range of valves' closings elastic force of the ligament is proportional to the deformation. A minimal mathematical model of the mussels' valve movements is formulated. Movements of the valves are considered as movements of strongly damped spring pendulum under the forces of contraction of the muscles-contractors (adductors). A comparison of the simulated and real motions of valves gives features of their similarities and differences, the parameters of motion of the model and mussels, which gives an idea of the mechanisms of motion of real mussels. Thus, it was found that in most cases quick reflex closing of the valves takes place with a markedly higher speed than the slow and stepped opening of the valves. This requires to establish the different damping (viscous) coefficients for closing and opening of valves, which probably reflects, first of all, the important role of muscle-contractors as an engine of valves, and the second, the differences of the physiological mechanisms of muscle movement – at valves closing, at its holding in the closed state, and at valves opening, those, together with the acting forces of the elastic ligament, define the variable speeds of the valves.

**Keywords:** the Mussel, Valve Movements, Ligament, a Mathematical Model, a Pendulum.