

**ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«ОРЕНБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»**

**МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ ДЛЯ ОБУЧАЮЩИХСЯ
ПО ОСВОЕНИЮ ДИСЦИПЛИНЫ**

Б1.В.ДВ.2 Экологическая физиология

Направление подготовки (специальность) 06.06.01 Биологические науки

Профиль подготовки (специализация) 03.03.01 Физиология

Квалификация (степень) Исследователь. Преподаватель-исследователь

Нормативный срок обучения 4 года

Форма обучения очная

СОДЕРЖАНИЕ

- 1. Конспект лекций**
 - 1.1 Лекция № 1** Содержание и предмет физиологической экологии
 - 1.2 Лекция № 2** Определение, приемы изучения и классификация физиологических адаптаций
 - 1.3 Лекция № 3** Факторы среды и адаптация к ним организмов
 - 1.4 Лекция № 4** Газообмен организма и условия среды
 - 1.5 Лекция № 5** Водно-солевой обмен и условия среды
 - 1.6 Лекция № 6** Окружающее организм пространство как фактор среды.
 - 1.7 Лекция № 7** Биотические факторы и их влияние на биологические объекты
 - 1.8 Лекция № 8** Трофическая структура биоценозов
 - 1.9 Лекция № 9** Экологические аспекты хронобиологии
 - 1.10 Лекция № 10** Сезонные изменения физиологических функций

- 2. Методические указания по выполнению практических занятий.....**
 - 2.1 Практическое занятие № ЛР-1** Предмет и методы изучения экологической физиологии
 - 2.2 Практическое занятие № ЛР-2** Общие принципы адаптаций на уровне организма
 - 2.3 Практическое занятие № ЛР-3** Врожденное и приобретенное в поведении животных
 - 2.4 Практическое занятие № ЛР-4** Влияние недостатка влаги на физиологические функции организма
 - 2.5 Практическое занятие № ЛР-5** Повышенное и пониженное барометрическое давление и их действие на организм
 - 2.6 Практическое занятие № ЛР-6** Водно-солевой обмен у водных и наземных животных
 - 2.7 Практическое занятие № ЛР-7** Адаптация к передвижениям и мышечной деятельности
 - 2.8 Практическое занятие № ЛР-8** Пищевые адаптации
 - 2.9 Практическое занятие № ЛР-9** Биологические ритмы и их влияние на организм животных
 - 2.10 Практическое занятие № ЛР-10** Сезонные изменения физиологических функций

1. КОНСПЕКТ ЛЕКЦИЙ

1. 1 Лекция № 1 (2 часа).

Тема: «Содержание и предмет физиологической экологии.»

1.1.1 Вопросы лекции:

1. Введение в экологическую патологию
2. Проблемы современной экологии и физиологии
3. Практическое значение эколого-физиологических исследований

1.1.2 Краткое содержание вопросов:

1. Введение в экологическую патологию

Под экологической физиологией понимают совокупность знаний о физиологических основах приспособлений (адаптации) к природным факторам среды и к сложному сочетанию их в различных физико-географических условиях. При этом особое значение приобретают сведения о влиянии упомянутых выше факторов как на видовые особенности физиологических функций и поведения животных, так и на особенности отдельных популяций видов в связи с особенностями их существования в разных ареалах, в разные сезоны года, в зависимости от тех или других изменений условий среды.

Как физиологическая дисциплина экологическая физиология представляет ветвь эволюционной физиологии— предмета, ставящего своей задачей изучение происхождения физиологических функций, их эволюцию в связи с общей эволюцией органического мира. Экологическая физиология пользуется физиологическими методиками исследования и физиологическим экспериментом. Задачей экологической физиологии (в отличие от проблем эволюционной физиологии) является исследование адаптации — совокупности физиологических явлений в их взаимной связи, суммирующей, замещающей (викарирующей) или еще более сложно интегрирующей взаимоотношения отдельных органов и систем, отдельных более или менее сложных элементов поведения и регуляций физиологических функций.

Экологическая физиология тесно связана с проблемами экологии как самостоятельной науки о приспособлении видов и популяций в широком биологическом плане, — науки, опирающейся на данные генетики, зоогеографии, климатологии, не говоря уже о морфологии и систематике животных.

2. Проблемы современной экологии и физиологии

Проблемы эволюционной физиологии, так же как и проблемы экологической физиологии, были четко декларированы в нашей стране на основе материалистического учения И. М. Сеченова, И. П. Павлова, являющегося дальнейшим развитием эволюционного учения Ч. Дарвина. Принципиальные положения этого учения служат основой как при собирании материала, так и его обобщении в плане решения многих теоретических и практических задач. Исследование влияния природных факторов среды

на протекание физиологических функций получило широкое распространение и за рубежом, особенно в плане изучения отдельных физико-географических и ландшафтных зон. Это направление получило право гражданства как «физиология внешней среды» (environmental physiology), — термин, прямо не переводимый на русский язык, но часто употребляемый в английской и американской литературе.

В связи с задачами изучения природы отдельных физико-географических зон в зарубежной литературе появились такие главы физиологии, как «пустынная физиология» (desert physiology), «горная физиология» (mountain physiology), «арктическая физиология» (arctic physiology) и т. п. Все эти разделы науки являются частными проблемами экологической физиологии, использующими для исследований ее приемы и методы.

Первые попытки специальных эколого-физиологических сопоставлений в отечественной литературе принадлежат Е. М. Крепсу (1936). Эколого-физиологические исследования терморегуляции были выполнены А. Д. Слонимом и О. П. Щербаковой (1935, а, б, в; 1940). Затем физиологические методы в экологических исследованиях были применены А. С. Шаталиной (1935), Д. Н. Кашкаровым и Е. П. Коровиным (1936), Н. И. Калабуховым (1933, а, б), А. И. Израэлем (1936). А. И. Израэль (1936) опубликовал первый обзор как собственных и отечественных, так и иностранных исследований. Эти работы в основном преследовали цели изучения изменений физиологических функций под влиянием определенных факторов среды.

Экологическая физиология животных получила особое развитие при изучении водных организмов. Достижения ее в этой области широко используются гидробиологами. Экологическая физиология занимается изучением и млекопитающих, в том числе сельскохозяйственных животных. Эколого-физиологические исследования проводятся на любых уровнях филогенетического развития животных.

Если физиолог может использовать разных животных, например крысу, кошку, черепаху, с целью получения представлений о развитии тех или иных функций на разных этапах эволюции, то в экологической физиологии для сопоставления необходимо иметь, по возможности, близкие между собой виды, но живущие в разных условиях, историю отпочкования которых от эволюционного древа можно было бы проследить. Сопоставление физиологических особенностей у одних и тех же животных, которые закрепились на разных территориях и существуют в разных условиях, позволяет глубоко проникнуть в закономерности формирования рефлекторной деятельности, понять особенности биохимических процессов, т. е. дать анализ глубокого воздействия определенного комплекса факторов среды на организм в процессе эволюции.

В СССР развитие как экологической, так и эволюционной физиологии неразрывно связано с исследованиями школы И. П. Павлова.

Л. А. Орбели создал предпосылки для изучения эволюции физиологических процессов не только на основе сопоставления их у видов, находящихся на разных ступенях эволюционной лестницы, но и используя физиологический эксперимент и данные патологии человека. Им обоснованы приемы выявления более древних и более новых элементов в деятельности центральной нервной системы (например, мозжечка, лимбической коры) в регуляции функций организма современных животных.

Учение о кортикальных регуляциях физиологических функций, разработанное К. М. Быковым и его сотрудниками, открыло широкие перспективы анализа взаимоотношений сложного поведения и регуляций физиологических функций животных и человека. Само понятие о среде обитания значительно усложнилось благодаря выделению как физических, так и сигнальных ее факторов, действующих на организм.

Возможность образования условных рефлексов, изменяющих как функцию отдельных органов и систем (железы пищеварительного тракта, гладкая мускулатура, почка и др., а также система крови, сердечно-сосудистая система, дыхание), так и общую жизнедеятельность организма и ее проявление — общий обмен веществ, азотистый и

углеводный обмен, открыли совершенно новые пути в изучении взаимоотношений между организмом и внешней средой.

Этот путь исследования позволил понять и многие стороны происхождения патологических явлений, вызванных нарушениями деятельности головного мозга.

Наконец, Д. А. Бирюковым (1948, 1960) разработано представление о значении адекватности раздражителя (в том числе и природного) как для выявления врожденной — безусловнорефлекторной деятельности, так и образования условных рефлексов. По представлениям Д. А. Бирюкова и его сотрудников, нервная система животного отражает не только уровень развития на филогенетической лестнице животного мира, но и весьма тонко экологические условия существования данного вида. Это выражается как в особенностях сложнорефлекторной деятельности, так и в свойствах нервной системы, ее возбудимости, силе и подвижности нервных процессов.

Все эти исследования намечают основные пути познания реакции животного на внешнюю среду в связи с уровнем его организации и условиями существования в природе. Открылись возможности выделения генетически обусловленных (врожденных) адаптации организмов и адаптации, приобретаемых в процессе индивидуального развития в различных условиях.

Эколого-физиологическое исследование очень редко может ограничиться изучением только одного какого-либо органа или системы. Как правило, приспособление (адаптация) какой-либо системы к условиям существования сопровождается изменениями и сопряженными функциями. Так, например, адаптации организма к недостатку кислорода обязательно охватывают систему легочного, или внешнего дыхания, сердечно-сосудистую систему и систему крови. Очень часто системные адаптации дублируются или замещают друг друга. Только сопоставление функций отдельных систем и их реакций на изменение во внешней среде может пролить свет на действительные механизмы, которые обеспечивают животному существование в необычных, измененных, а иногда и крайних условиях среды.

В работе по экологической физиологии практика выявила два основных приема. Первый из них — использование массового полевого (обычно экспедиционного) материала — животных, отлавливаемых непосредственно перед постановкой опытов. Физиолог в этом случае получает животных непосредственно из природы и одновременно использует большое количество сведений об их жизни в природе, обрабатывая их сообразно поставленной задаче, и ставит опыт в соответствии с этими природными условиями.

Приближение условий экспериментирования к естественным (например, создание нор, укрытий, соответствующего освещения, изоляции и т. д.) устраняет многие трудности и в сочетании с полевыми наблюдениями обещает много существенного в понимании физиологических реакций животного. Эти приемы особенно часто применяются при изучении поведения.

Особое значение в полевой работе физиологов приобретают дистантные методы исследования. Сейчас в экологии и физиологии применяется метод меченых атомов, позволяющий точно исследовать расселение организмов на данной территории. Большое значение приобретают исследования с помощью регистрации по радио физиологических функций (пульса, дыхания, электрических явлений в тканях и органах, движений и т. п.).

Другой важнейший прием работы — содержание животных в неволе, в лаборатории. При этом открываются возможности использовать животных, история которых известна по возможности полнее (сроки и место вылова, условия содержания и т. д.).

В последнее время все чаще и чаще стараются пользоваться животными, родившимися и выросшими в лаборатории. Это очень важно для исследования происхождения физиологических особенностей, так как здесь физиолог знает всю историю данного организма и может создать те или иные условия воздействия на него.

Специальным и очень важным разделом экологической физиологии является экологическая физиология человека. Необходимость хозяйственного освоения новых территорий часто заставляет человека заселять ранее безлюдные территории. Плотность населения зависит от социально-экономических условий, но заболеваемость и физиологическое состояние человека определяется часто природными неблагоприятными факторами среды. Полностью изолировать от них человека, в том числе детей, нет никакой возможности, а частичная и посильная борьба с влиянием этих неблагоприятных факторов может вестись только на основе знания механизмов их сложного и длительного воздействия. Следовательно, экологическая физиология человека является основой для разработки гигиенических мероприятий, методов физического воспитания человека, широкого планирования оздоровительных мероприятий, строительства новых городов и их планировки и т. д.

Такие проблемы, как физиолого-гигиеническое обеспечение жизни человека в условиях Крайнего Севера, жаркого и пустынного климата, в условиях высокогорья и т. д., имеют в своей основе глубокое изучение общебиологических закономерностей влияния среды на организмы. Неудивительно поэтому, что многие вопросы экологической физиологии, например проблема суточного ритма, некоторых сезонных изменений, лучше всего разрабатываются на человеке, хотя, разумеется, физиологические особенности этих реакций у человека имеют свою очень сложную специфику. Особые условия среды, создаваемые человеком в культурных условиях жизни, сильно осложняют многие вопросы приспособления к природным факторам, но вместе с тем позволяют путем выбора соответствующих объектов исследования решать многие общие для человека и животных вопросы. Например, такие исследования, как влияние климата на людей, работающих на открытом воздухе или в закрытых помещениях, влияние переездов из одних климатических зон в другие в различные сезоны — все это вопросы, близкие гигиенисту, врачу-курортному и вместе с тем дающие большой материал для эколого-физиологических сопоставлений.

В последние годы экологическая физиология человека получила широкое развитие во всем мире благодаря деятельности международной организации — Интернациональной Биологической программы (International Biological Programme), поставившей задачей всестороннее изучение здоровья и деятельности человека в различных природно-климатических районах земного шара. Программа предусматривает проведение исследований по единой методике, с тем чтобы результаты, полученные в разных странах различными исследователями, могли быть сопоставлены и позволили обосновать как научные, так и практические выводы. Специальный симпозиум в Киото (Япония) в 1965 г. подробно обсуждал эти вопросы. Следует отметить весьма важные способы регистрации двигательного поведения, способы разложения суточной деятельности человека на отдельные элементы, определения энергетических затрат, кожной температуры, температуры разных областей тела, определения потоотделения и водного баланса, разработку систем специальных климатических камер, позволяющих унифицировать метеорологические условия исследования человека, адаптированного к разным климатическим зонам.

С другой стороны, эколого-физиологическая характеристика многих видов животных, например наиболее близких к человеку обезьян, позволяет решить ряд вопросов терморегуляции человека, особенностей приспособления к интенсивной мышечной деятельности и т. д. Можно поэтому говорить и об эколого-физиологических аспектах исследования и в области физиологии человека, в особенности когда речь идет о воздействии природных физических агентов или более сложных факторов среды.

3. Практическое значение эколого-физиологических исследований

Практическое значение эколого-физиологических исследований очень велико. Кроме фактических данных, важных для гигиенических мероприятий, касающихся жизни и деятельности человека, огромное значение они приобретают для сельскохозяйственной физиологии, физиологии полезных и вредных для сельского хозяйства животных. Вопросы породного районирования и увеличения продуктивности животных, научное обоснование норм кормления в разных условиях и условий содержания, специальные приемы по выращиванию молодняка и т. д.— вот далеко неполный список вопросов, непосредственно опирающихся на данные эколого-физиологических исследований. Не менее важна и борьба с вредными для сельского хозяйства и здоровья, человека животными. Практической проблемой является, например, научное обоснование приманочного метода борьбы с вредными грызунами, прогнозирование их размножения и планирование мероприятий по борьбе с вредными животными, защита посевов от повреждений и т. п.

Важное значение имеют эколого-физиологические исследования и для разведения полезных представителей дикой фауны, для восстановления и увеличения численности охотничье-промысловых животных. В то же время эколого-физиологическое исследование требует анализа наблюдаемых в природной обстановке явлений на всех уровнях физиологической интеграции, на уровне целостного организма, на органном и системном, на тканевом и клеточном, и наконец, молекулярном.

При изучении любого животного объекта исследователь сталкивается, во-первых, с элементами, генетически обусловленными филогенезом вида, во-вторых, с элементами, приобретенными в разные периоды индивидуального развития. Последние охватывают натуральные условные рефлексы различной сложности и прочности (элементы запечатлевания — импринтинга), более глубокие изменения гормональных отношений и тканевых процессов и, наконец, некоторые результаты естественного (а у домашних животных и искусственного) отбора.

Экологи под популяцией понимают совокупность животных, принадлежащих к определенному виду и населяющих территорию с однородными условиями существования. Морфологические и физиологические особенности популяции зависят от целого ряда внешних воздействий на организм и от того, в какой мере данный вид обладает большей или меньшей вариабельностью своих признаков, определяющих существование животных на данной территории. Физиологический анализ особенностей популяции чрезвычайно важен для решения ряда практических вопросов, так как популяция характеризует и представляет данный вид в его естественных отношениях к другим видам, к тем или другим факторам среды. Поэтому интересен анализ тех факторов, которые определяют те или другие особенности популяции. Изучение этих особенностей заставляет обратиться к формированию рефлекторной деятельности в разные периоды онтогенеза. Безусловные и образующиеся на их основе условные рефлексы возникают в разные периоды постнатального развития. Поэтому чрезвычайно важно установить, в какой мере формирование тех и других зависит от факторов среды и насколько прочными будут вновь образованные условные рефлексы или сформулированные безусловные, насколько определяющими—факторы среды, действующие на разных этапах постнатального развития, для всего последующего развития отдельных особей, популяции в целом.

1. 2 Лекция №2 (2 часа).

Тема: «Определение, приемы изучения и классификация физиологических адаптаций»

1.2.1 Вопросы лекции:

1. Классификация физиологических адаптаций

2. Приемы изучения физиологических адаптаций

1.2.2 Краткое содержание вопросов:

1. Классификация физиологических адаптаций

Одной из важнейших проблем современной физиологии является выявление физиологических механизмов, лежащих в основе приспособления — адаптации организма к воздействующим на него агентам внешней среды или к изменениям физиологического состояния.

Под физиологической адаптацией следует понимать совокупность физиологических особенностей, обуславливающих уравнивание организма с постоянными или изменяющимися условиями среды. В зависимости от длительности и повторяемости этих изменений адаптации могут носить циклический характер и быть более или менее стойкими. Самый термин «адаптация» характеризует только феноменологию явления и не предполагает какого-либо объяснения механизмов, лежащих в его основе.

За последние годы предложено несколько классификаций физиологических адаптаций. Эти классификации обычно учитывают стадии развития процесса и в зависимости от этого включают вопрос о его обратимости.

Хензель и Хильдебрандт (Hensel a. Hildebrandt, 1964) предлагают классификацию адаптации, основанную на времени воздействия на организм. Они выделяют три типа адаптации:

1. Острые изменения регуляций функций, возникающие в ответ на внешние или внутренние сдвиги, продолжительностью от нескольких секунд до нескольких минут, а иногда и часов.

2. Слабые адаптивные ответы организма на изменения во внешней среде; они включают понятия акклимации и акклиматизации. Продолжительность этих сдвигов — от часов или месяцев до нескольких лет.

3. Адаптации в эволюционном аспекте — превращение и селекция генетически адаптированных типов — чрезвычайно медленный процесс, вовлекающий ряд поколений и во времени растянутый на миллионы лет.

Этой классификацией авторы пытались заменить классификацию канадского физиолога Харта (Hart, 1955), также подразделяющую (по отношению к воздействию холода) все явления на акклимацию — острый и обратимый процесс; акклиматизацию — процесс, протекающий в течение всей индивидуальной жизни; и адаптацию — процесс, длящийся на протяжении многих поколений.

Однако эти классификации не дают анализа происхождения адаптации в онто- и филогенезе, а главное — не предлагают отделить врожденные их элементы от приобретенных в течение индивидуальной жизни.

С целью изучения природных адаптации (Слоним, 1962) была предложена классификация адаптации в зависимости от их происхождения в онто- и филогенезе и от их значимости для жизни отдельной особи, популяции или вида в целом. Исходя из наличия в адаптации врожденных и наследственно закрепленных элементов, а также элементов, приобретенных в процессе индивидуального развития, все адаптационные явления было предложено разделить на три группы.

Первая группа явлений включает индивидуальные адаптации, возникающие на протяжении постнатального развития. Сюда относится формирование условных рефлексов и более сложных стереотипов, возникающих при воздействии факторов среды на взрослый организм. Эти явления могут носить несколько иной характер при воздействии в определенные, главным образом ранние этапы постэмбрионального развития (см. стр. 74). К группе индивидуальных адаптации нужно также отнести изменения гормональных отношений (типа стресс, неспецифических явлений адаптации) и тканевых процессов. Все эти изменения в организме (особенно при относительно

коротких воздействиях) практически обратимы и сравнительно легко обнаруживаются в эксперименте.

Вторая группа явлений включает видовые, наследственно закрепленные адаптации. Они обусловлены наследственно закрепленными особенностями нервной системы и гормональными и тканевыми регуляциями и в значительной мере всей динамикой морфологических изменений, возникших в процессе онтогенеза особи данного вида. Эти адаптации охватывают отдельные системы органов с характерным для каждого типа адаптации замещением одного органа и системы другой.

Адаптивные особенности врожденных актов поведения обеспечивают у высших организмов контакт с кормящей самкой в гнездовой период развития, закономерности расселения молодняка (распад гнезда и гнездовых отношений) и т. д. Эти наследственно запрограммированные рефлекторные акты и сложные гормональные отношения весьма специализированы и очень различаются даже у близких в таксономическом отношении видов. Адаптивное значение таких физиологических реакций при сопоставлении их с факторами среды обитания обычно не вызывает сомнений. Они составляют основной фонд знаний в области экологической физиологии.

Третья группа — популяционные адаптации возникают в процессе формирования популяции в данных конкретных условиях ее существования. Исследование этих адаптации и динамики их образования представляет наибольший интерес для экологии в целом, так как характеризует поведение вида в разных условиях существования. Популяционные адаптации по своей генетической структуре очень сложны. Они отражают наследственные формы адаптации и накладываются на них влияния среды на всех этапах как пренатального, так и постнатального развития, включая явления импринтинга (см. гл. III). Кроме того, они включают, разумеется, и все строго генетические отношения, связанные с естественным (а иногда и искусственным) отбором.

Приспособительные изменения физиологических реакций, возникающие в ответ на воздействие различных факторов среды, могут зависеть от особенностей структуры и функции клеток организма, целых систем органов и, наконец, регуляций, связанных с поддержанием общего уровня физиологических реакций животного.

Одной из основных особенностей адаптации как процесса, позволяющего организму продолжать существование в измененной среде, является поддержание жизнедеятельности и некоторых сторон гомеостазиса, свойственных организмам данного вида, данного уровня развития нервных и гормональных его механизмов. В соответствии с эволюционным уровнем развития животного можно говорить о разных типах адаптации, охватывающих различные уровни регулируемых систем — клеточный, тканевой, органнй и уровень целостного организма. В последнем случае в процесс адаптации вовлекаются, кроме изменений собственно вегетативных функций, и изменения двигательного поведения.

Важнейшими адаптациями организмов к условиям среды являются термическая, осмотическая, окислительно-восстановительная и пищевая (ферментативная). Они свойственны, по существу, всем без исключения живым существам, включая и растительные организмы.

Однако по своим механизмам адаптивные изменения физиологических функций могут быть достаточно четко разграничены в зависимости от наличия у них тех или других гомеостатических механизмов. Это позволяет разделить особенности адаптации гомойо- и пойкилотермных организмов, гомойо- и пойкилоосмотических организмов, водных и наземных организмов и т. д.

Процесс эволюции живых существ на протяжении нескольких миллионов лет включал в себя «химическую эволюцию» (Prosser, 1964). За этот период организмы приобрели способность использовать высокую потенциальную энергию фосфатов в процессе обмена веществ, генетическое кодирование при помощи нуклеиновых кислот, специфические протеины в качестве катализаторов (ферментные системы),

избирательную проницаемость клеточных мембран, избирательную способность к удержанию отдельных ионов (калий). Именно эти тканевые механизмы поддержания жизнедеятельности на клеточном уровне и легли в основу адаптивной эволюции организмов.

Однако уровни, на которых используются эти элементарные химические механизмы, могут быть совершенно различными. Кроме организменных уровней регуляции существуют и «надорганизменные».

В соответствии с зависимостью жизнедеятельности организма от данного фактора внешней среды можно различать организмы «зависимые» (conforming organisms) и «регулирующие» (regulating organisms). Лучше всего различие между «зависимыми» и «регулирующими» организмами может быть обнаружено при сопоставлении зависимости интенсивности общего обмена веществ от окружающей организм температуры. Чем выше температура среды (до известного критического предела), тем интенсивнее протекает обмен веществ у пойкилотермного организма. Вместе с температурой среды нарастает и температура тела. Вместе с тем, при длительном воздействии высокой температуры наступает адаптация. Обмен веществ нарастает уже несколько меньше. У гомойотермных организмов на фоне постоянного, но сниженного обмена веществ наблюдается и постоянная температура тела.

Адаптация имеет место в обоих случаях, но у гомойотермов она проявляется на уровне целостного организма (терморегуляция), а у пойкилотермных организмов — на уровне клеточных систем.

Тканевые адаптации у млекопитающих и птиц обнаруживаются по отношению к колебаниям температуры тканей, снабжению их кислородом, содержанию воды и ионного состава, содержанию углекислоты. Кроме того, несомненно, клеточную природу имеет устойчивость определенных организмов к ядам (например, устойчивость насекомых к змеиному яду и др.).

Наиболее ярко выражены тканевые адаптации к понижению температуры. До настоящего времени остается загадкой, каким образом лишенные какой-либо теплоизоляции конечности морских птиц (чаек, бакланов, пингвинов и др.) не замерзают при очень низких температурах воздуха. Каким образом осуществляется тканевой обмен веществ, отдача кислорода кровью в тканевых капиллярах при температуре, близкой к 0°C, а иногда и ниже 0°C, когда все тканевые ферментативные системы оказываются неактивными, а оксигемоглобин гомойотермных организмов не способен к отщеплению кислорода даже при высоких напряжениях CO₂. На многие из этих вопросов нельзя в настоящее время дать достаточно убедительный ответ, однако само исследование адаптационных изменений клеточных систем открывает широкие перспективы для понимания физиологического механизма экологических адаптаций животных.

2. Приемы изучения физиологических адаптаций

Метод наблюдения – самый древний, зародился в Др. Греции, хорошо развит был в Египте, на Др. Востоке, в Тибете, в Китае. Суть этого метода заключается в длительном наблюдении изменений функций и состояний организма, фиксирование этих наблюдений и по возможности сопоставление визуальных наблюдений с изменениями организма после вскрытия. В Египте при мумифицировании трупы вскрывались, наблюдения жреца за больным: изменения кожных покровов, глубина и частота дыхания, характер и интенсивность выделений из носа, ротовой полости, а также объем и цвет мочи, ее прозрачность, количество и характер выделяемого кала, его цвет, частота пульса и другие показатели, которые сопоставлялись с изменениями во внутренних органах, фиксировались на папирусе. Таким образом уже по изменению выделяемых организмом кала, мочи, мокроты и т.д. можно было судить о нарушении функций того или иного органа, например, если кал белого цвета допустимо предполагать нарушение функций печени, если кал черного или темного цвета, то возможно предположить желудочного или

кишечное кровотечение. Дополнительным критерием служили изменения цвета и тургора кожи, отечность кожи, ее характер, окраска склера, потливость, дрожь и т.д.

Гиппократ к наблюдаемым признакам относил характер поведения. Благодаря своим тщательным наблюдениям им было сформулировано учение о темпераменте, согласно которому все человечество по особенностям поведения делится на 4 типа: холерики, сангвиники, флегматики, меланхолики, однако Гиппократ ошибся в физиологическом обосновании типов. В основу каждого типа им было положено соотношение основных жидкостей организма: сангви – кровь, флегма – тканевая жидкость, холеа – желчь, меланхолеа – черная желчь. Научное теоретическое обоснование темпераментов было дано Павловым в результате длительных экспериментальных исследований и оказалось, что в основе темперамента лежит не соотношение жидкостей, а соотношение нервных процессов возбуждения и торможения, степень их выраженности и преобладание одного процесса над другим, а также скорость смены одного процесса другими.

Метод наблюдения широко используется в физиологии (особенно в психофизиологии) и в настоящее время метод наблюдения сочетается с методом хронического эксперимента.

Метод эксперимента. Физиологический эксперимент в отличие от простого наблюдения – это целенаправленное вмешательство в текущее отправление организма, рассчитанное на выяснение природы и свойств его функций, их взаимосвязей с другими функциями и с факторами внешней среды. Также вмешательство часто требует хирургической подготовки животного, которое может носить: 1) острую (вивисекционную, от слова *vivo* – живое, *seksia* – секу, т.е. секу по живому), 2) хроническую (экспериментально-хирургическую) формы.

В связи с этим эксперимент подразделяют на 2 вида: острый (вивисекция) и хронический. Физиологический эксперимент позволяет ответить на вопросы: что происходит в организме и как происходит.

Вивисекция представляет собой форму эксперимента, проводимую на обездвиженном животном. Впервые вивисекция начала применяться в средние века, но широко стала внедряться в физиологическую науку в эпоху Возрождения (XV-XVII вв). Наркоз в то время не был известен и животное жестко фиксировалось за 4 конечности, при этом оно испытывало мучения и издавало душераздирающие крики. Эксперименты проводились в специальных комнатах, которые народ окрестил «дьявольскими». Это послужило причиной появления философских групп и течений. Анимализм (течения, пропагандирование гуманного отношения к животным и выступление за прекращение издевательств над животными, анимализм пропагандируется в настоящее время), витализм (ратовало за то, не проводились эксперименты на ненаркотизированных животных и волонтерах), механицизм (отожествляли правильно протекающие в животном с процессами в неживой природе, ярким представителем механицизма был французский физик, механик и физиолог Рене Декарт), антропоцентризм.

Начиная с XIX века в остром эксперименте стали применять наркоз. Это привело к нарушению процессов регуляции со стороны высших отделов ЦНС, в результате нарушается целостность реагирования организма и его связь с внешней средой. Такое применение наркоза и хирургическая травма при вивисекции вносит в острый эксперимент неконтролируемые параметры, которые трудно учесть и предвидеть. Острый эксперимент, как и любой экспериментальный метод, имеет свои достоинства: 1) вивисекция – один из аналитических методов, дает возможность моделировать разные ситуации, 2) вивисекция дает возможность получать результаты в относительно короткий срок; и недостатки: 1) в остром эксперименте отключается сознание при применении наркоза и соответственно нарушается целостность реагирования организма, 2) нарушается связь организма с окружающей средой в случае применения наркоза, 3) при отсутствии наркоза идет неадекватный нормальному физиологическому состоянию выброс

стрессорных гормонов и эндогенных (вырабатываемых внутри организма) морфиноподобных веществ эндорфинов, оказывающих обезболивающий эффект.

3.

1.3 Лекция №3 (2 часа).

Тема: «Факторы среды и адаптация к ним организмов»

1.3.1 Вопросы лекции:

1. Среда обитания и факторы среды
2. Некоторые общие закономерности действия факторов среды на организмы
3. Среда жизни и адаптации к ним организмов

1.3.2 Краткое содержание вопросов:

1. Среда обитания и факторы среды

Под средой обитания обычно понимают природные тела и явления, с которыми организм (организмы) находятся в прямых или косвенных взаимоотношениях. Отдельные элементы среды, на которые организмы реагируют приспособительными реакциями (адаптациями), носят название факторов.

Наряду с термином «среда обитания» используются также понятия «экологическая среда», «местообитание», «окружающая среда», «окружающая природная среда», «окружающая природа» и др. Четких различий между этими терминами нет, но на некоторых из них следует остановиться. В частности, под популярным в последнее время термином «окружающая среда» понимается, как правило, среда, в той или иной (в большинстве случаев в значительной) мере измененная человеком. К ней близки по смыслу «техногенная среда», «антропогенная среда», «промышленная среда».

Природная среда, окружающая природа - это среда, не измененная человеком или измененная в малой степени. С термином «местообитание» обычно связывается та среда жизни организма или вида, в которой осуществляется весь цикл его развития.

В «Общей экологии» речь обычно идет о природной среде, окружающей природе, местообитаниях; в «Прикладной и социальной экологии» - об окружающей среде. Этот термин часто считают неудачным переводом с английского *environment*, поскольку отсутствует указание на объект, который окружает среда.

Влияние среды на организмы обычно оценивают через отдельные факторы (лат. *делаящий, производящий*). Под экологическими факторами понимается любой элемент или условие среды, на которые организмы реагируют приспособительными реакциями, или адаптациями. За пределами приспособительных реакций лежат летальные (гибельные для организмов) значения факторов.

Классификация факторов:

Чаще всего факторы делят на три группы.

1. Факторы неживой природы (абиотические, или физико-химические). К ним относятся климатические, атмосферные, почвенные (эдафические), геоморфологические (оротографические), гидрологические и другие.

2. Факторы живой природы (биотические) - влияние одних организмов или их сообществ на другие. Эти влияния могут быть со стороны растений (фитогенные), животных (зоогенные), микроорганизмов, грибов и т. п.

3. Факторы человеческой деятельности (антропогенные). В их числе различают прямое влияние на организмы (например, промысел) и косвенное - влияние на местообитание (например, загрязнение среды, уничтожение кормовых угодий, строительство плотин на реках и т. п.).

Современные экологические проблемы и возрастающий интерес к экологии связан с действием антропогенных факторов.

Интересна классификация факторов по периодичности и направленности действия, степени адаптации к ним организмов. В этом отношении выделяют факторы, действующие строго периодически (смены времени суток, сезонов года, приливно-отливные явления и т. п.), действующие без строгой периодичности, но повторяющиеся время от времени. Сюда относятся погодные явления, наводнения, ураганы, землетрясения и т. п. Следующая группа - факторы направленного действия, они обычно изменяются в одном направлении (потепление или похолодание климата, зарастание водоемов, заболачивание территорий и т. п.). И последняя группа - факторы неопределенного действия. Сюда относятся антропогенные факторы, наиболее опасные для организмов и их сообществ.

Из перечисленных групп факторов организмы легче всего адаптируются или адаптированы к тем, которые четко изменяются (строго периодические, направленные). Адаптация к ним такова, что часто становится наследственно обусловленной. И если фактор меняет периодичность, то организм продолжает в течение некоторого времени сохранять адаптации к нему, т. е. действовать в ритме так называемых «биологических часов». Такое явление, в частности, имеет место при смене часовых поясов.

Некоторые трудности характерны для адаптации к нерегулярно-периодическим факторам, но организмы нередко имеют механизмы предчувствия их возможности (землетрясения, ураганы, наводнения и т. п.) и в какой-то мере могут смягчать их отрицательные последствия.

Наибольшие трудности для адаптации представляют факторы, природа которых неопределенна, к ним организм, как правило, не готов, вид не встречался с такими явлениями и в процессе эволюции. Сюда, как отмечалось, относится группа антропогенных факторов. В этом их основная специфика и антиэкологичность. Многие из этих факторов, кроме того, выступают как вредные. Их относят к группе ксенобиотиков (греч. ксенокс - чужой). К последним относятся практически все загрязняющие вещества. В числе быстроизменяющихся факторов большое беспокойство в настоящее время вызывают изменение климата, обуславливаемое так называемым «тепличным, или парниковым, эффектом», изменение водных экосистем в результате преобразования рек, мелиорации и т. п. Только в отдельных случаях по отношению к таким факторам организмы могут использовать механизмы так называемых преадаптаций, т. е. те адаптации, которые выработались по отношению к другим факторам. Так, например, устойчивости растений к загрязнению воздуха в какой-то мере способствуют те структуры, которые благоприятны для повышения засухоустойчивости: плотные покровные ткани листьев, наличие на них воскового налета, опушенноеTM, меньшее количество устьиц и другие структуры, замедляющие процессы поглощения веществ, а следовательно, и отравление организма. Это необходимо учитывать, в частности, при подборе ассортимента видов для выращивания в районах с высокой промышленной нагрузкой, для озеленения городов, промышленных и т.п.

2. Некоторые общие закономерности действия факторов среды на организмы

В комплексе действия факторов можно выделить некоторые закономерности, которые являются в значительной мере универсальными (общими) по отношению к организмам. К таким закономерностям относятся правило оптимума, правило взаимодействия факторов, правило лимитирующих факторов и некоторые другие.

Правило оптимума. В соответствии с этим правилом для экосистемы, организма или определенной стадии его развития имеется диапазон наиболее благоприятного (оптимального) значения фактора. За пределами зоны оптимума лежат зоны угнетения, переходящие в критические точки, за которыми существование невозможно (рис. 1). К зоне оптимума обычно приурочена максимальная плотность популяции. Зоны оптимума для различных организмов неодинаковы. Для одних они имеют значительный диапазон. Такие организмы относятся к группе эврибионтов (греч. эури - широкий; биос - жизнь). Организмы с узким диапазоном адаптации к факторам называются стенобион-тами (греч. стенос - узкий). Важно подчеркнуть, что зоны оптимума по отношению к различным факторам различаются, и поэтому организмы полностью проявляют свои потенциальные возможности в том случае, если весь спектр факторов имеет для них оптимальные значения.

Диапазон значений факторов (между критическими точками) называют экологической валентностью. Синонимом термина валентность является толерантность (лат. толеранция - терпение), или пластичность (изменчивость). Эти характеристики зависят в значительной мере от среды, в которой обитают организмы. Если она относительно стабильна по своим свойствам (малы амплитуды колебаний отдельных факторов), в ней больше стено-бионтов (например, в водной среде), если динамична, например, наземно-воздушная - в ней больше шансов на выживание имеют эврибионты.

Зона оптимума и экологическая валентность обычно шире у теплокровных организмов, чем у холоднокровных. Надо также иметь в виду, что экологическая валентность для одного и того же вида не остается одинаковой в различных условиях (например, в северных и южных районах в отдельные периоды жизни и т.п.). Молодые и старческие организмы, как правило, требуют более кондиционированных (однородных) условий. Иногда эти требования весьма неоднозначны. Например, по отношению к температуре личинки насекомых

Правило взаимодействия факторов. Сущность его заключается в том, что одни факторы могут усиливать или смягчать силу действия других факторов. Например, избыток тепла может в какой-то мере смягчаться пониженной влажностью воздуха, недостаток света для фотосинтеза растений - компенсироваться повышенным содержанием углекислого газа в воздухе и т. п. Из этого, однако, не следует, что факторы могут взаимозаменяться. Они не взаимозаменяемы.

Правило лимитирующих факторов. Сущность этого правила заключается в том, что фактор, находящийся в недостатке или избытке (вблизи критических точек) отрицательно влияет на организмы и, кроме того, ограничивает возможность проявления силы действия других факторов, в том числе и находящихся в оптимуме. Например, если в почве имеются в достатке все, кроме одного, необходимые для растения химические элементы, то рост и развитие растения будет обуславливаться тем из них, который находится в недостатке. Все другие элементы при этом не проявляют своего действия. Лимитирующие факторы обычно обуславливают границы распространения видов (популяций), их ареалы. От них зависит продуктивность организмов и сообществ. Поэтому крайне важно своевременно выявлять факторы минимального и избыточного значения, исключать

возможности их проявления (например, для растений - сбалансированным внесением удобрений).

Человек своей деятельностью часто нарушает практически все из перечисленных закономерностей действия факторов. Особенно это относится к лимитирующим факторам (разрушение местообитаний, нарушение режима водного и минерального питания растений и т. п.).

Фотопериодизм. Под фотопериодизмом понимают реакцию организма на длину дня (светлого времени суток). При этом длина светового дня выступает и как условие роста и развития, и как фактор-сигнал для наступления каких-то фаз развития или поведения организмов. Применительно к растениям обычно выделяют организмы короткого и длинного дня. Растения короткого дня существуют в низких (южных) широтах, где при длинном периоде вегетации день остается относительно коротким. Растения длинного дня характерны для высоких (северных) широт, где при коротком вегетационном периоде день длиннее, чем в южных широтах, вплоть до круглосуточного. Перемещение растений из одних широт в другие без учета данного явления обычно заканчивается неудачей: растения ненормально развиваются, не вызревают.

Сигнальное свойство фотопериодизма выражается в том, что растительные и животные организмы обычно реагируют на длину дня своим поведением, физиологическими процессами. Например, сокращение продолжительности дня является сигналом для подготовки организмов к зиме. Для растений это повышение концентрации клеточного сока и т. п. Для животных - накопление жиров, смена накожных покровов, подготовка птиц к перелетам и т. п.

Другие факторы обычно в меньшей мере используются как сигнал (например, температура), поскольку они изменяются не с такой строгой закономерностью, как фотопериод, и могут провоцировать наступление у организмов каких-то фаз или явлений преждевременно или с запозданием. Хотя определенную корректировку в действие фотопериодизма они вносят.

Адаптации к ритмичности природных явлений. Наряду с длиной дня организмы эволюционно адаптировались к другим видам периодических явлений в природе. Прежде всего это относится к суточной и сезонной ритмике, приливно-отливным явлениям, ритмам, обусловливаемым солнечной активностью, лунными фазами и другими явлениями, повторяющимися со строгой периодичностью. Человек может нарушать эту ритмику через изменение среды, перемещением организмов в новые условия и другими действиями.

Ритмичность действия факторов среды, подверженная строгой периодичности, стала физиологически и наследственно обусловленной для многих организмов. Например, к суточной ритмике адаптирована активность многих животных организмов (интенсивность дыхания, частота сердцебиений, деятельность желез внутренней секреции и т. п.). Одни организмы очень стойко сохраняют эту ритмику, другие более пластичны. Например, отмечается, что черные крысы более стойки к суточной (или околосоточной) ритмике и поэтому меньше склонны к расселению, держатся в определенных местообитаниях; серые крысы более лобильны по ритмике, легче осваивают новые условия и поэтому являются практически космополитами.

Индивидуальные реакции отдельных людей на изменение суточной ритмики. Например, одни лица относительно легко переносят смену часовых поясов, и для их адаптации в новых условиях требуется непродолжительное время. Другие - переносят такие смены болезненно и приспосабливаются к ним в течение более длительных периодов. Это явление представляет серьезную проблему с физиологической и

медицинской точек зрения. В частности, при решении проблем ночных гмен работы, пребывания в космосе, перелетах на значительные расстояния и т. п.

Поразительна высокая и разнообразная адаптивность некоторых организмов к подобным природным ритмам. Например, приливно-отливные ритмы морей связаны с солнечными сутками (24 часа), лунными сутками (24 часа 50 минут). Кроме этого, в течение последних имеют место два прилива и два отлива, которые ежедневно смещаются на 50 минут. Сила приливов изменяется также в течение лунного месяца, равного 29,5 солнечным суткам, а приливы дважды в месяц (при новолунии и полнолунии) достигают максимальной величины. Некоторые организмы, обитающие в приливно-отливной зоне (литораль), адаптируются ко всем изменениям водной среды. Например, отдельные рыбы (атерина в Калифорнии) откладывают икринки на границе максимального прилива. К этому же периоду приурочен и выход мальков из икринок.

Многие из ритмов становятся наследственно обусловленными.

Например, при перемещении некоторых животных в более северные районы они (животные) продолжают сохранять свою ритмику. В таких случаях нарушается правило приуроченности наиболее ответственных периодов в жизни (размножения) к более благоприятному времени. Так, австралийские страусы в условиях Аскании Нова (Украина) могут откладывать яйца на снег.

Нет оснований доказывать, что ритмичность деятельности организмов должна учитываться человеком при тех или иных изменениях среды и особенно при перемещениях или переселениях организмов, например, при интродукции (перемещении вида в новые условия за пределы его ареала).

3. Среда жизни и адаптации к ним организмов

Наряду с понятиями «среда», «местообитание», «природная среда», «окружающая среда» широко используется термин «среда жизни». Все разнообразие условий на Земле объединяют в четыре среды жизни: водную, наземно-воздушную, почвенную и организменную (в последнем случае одни организмы являются средой для других).

Среды жизни выделяются обычно по фактору или комплексу факторов, которые никогда не бывают в недостатке. Эти факторы являются средообразующими и обуславливают свойства сред. Рассмотрим кратко присущие названным средам жизни свойства, лимитирующие факторы и адаптации организмов.

Водная среда. Эта среда наиболее однородна среди других. Она мало изменяется в пространстве, здесь нет четких границ между отдельными экосистемами. Амплитуды значений факторов также невелики. Разница между максимальными и минимальными значениями температуры здесь обычно не превышает 50°C (в на-земно-воздушной среде - до 100°C). Среде присуща высокая плотность. Для океанических вод она равна 1,3 г/см³, для пресных - близка к единице. Давление изменяется только в зависимости от глубины: каждый 10-метровый слой воды увеличивает давление на 1 атмосферу.

Лимитирующим фактором часто бывает кислород. Содержание его обычно не превышает 1% от объема. При повышении температуры, обогащении органическим веществом и слабом перемешивании содержание кислорода в воде уменьшается. Малая доступность кислорода для организмов связана также с его слабой диффузией (в воде она в тысячи раз меньше, чем в воздухе). Второй лимитирующий фактор - свет. Освещенность быстро уменьшается с глубиной. В идеально чистых водах свет может проникать до глубины 50-60 м, в сильно загрязненных - только на несколько сантиметров.

В воде мало теплокровных, или гомойотермных (греч. хомой -одинаковый, термо - тепло), организмов. Это результат двух причин: малое колебание температур и недостаток кислорода. Основной адаптационный механизм гомойотермии - противостояние

неблагоприятным температурам. В воде такие температуры маловероятны, а в глубинных слоях температура практически постоянна (+4°C). Поддержание постоянной температуры тела обязательно связано с интенсивными процессами обмена веществ, что возможно только при хорошей обеспеченности кислородом. В воде таких условий нет. Теплокровные животные водной среды (киты, тюлени, морские котики и др.) - это бывшие обитатели суши. Их существование невозможно без периодической связи с воздушной средой.

Типичные обитатели водной среды имеют переменную температуру тела и относятся к группе пойкилотермных (греч. пойкиос - разнообразный). Недостаток кислорода они в какой-то мере компенсируют увеличением соприкосновения органов дыхания с водой. Многие обитатели вод (гидробионты) потребляют кислород через все покровы тела. Часто дыхание сочетается с фильтрационным типом питания, при котором через организм пропускается большое количество воды. Некоторые организмы в периоды острого недостатка кислорода способны резко замедлять жизнедеятельность, вплоть до состояния анабиоза (почти полное прекращение обмена веществ).

К высокой плотности воды организмы адаптируются в основном двумя путями. Одни используют ее как опору и находятся в состоянии свободного парения. Плотность (удельный вес) таких организмов обычно мало отличается от плотности воды. Этому способствует полное или почти полное отсутствие скелета, наличие выростов, капелек жира в теле или воздушных полостей. Такие организмы объединяются в группу планктона (греч. планктос - блуждающий). Различают растительный (фито-) и животный (зоо-) планктон. Размеры планктонных организмов обычно невелики. Но на их долю приходится основная масса водных обитателей.

Активно передвигающиеся организмы (пловцы) адаптируются к преодолению высокой плотности воды. Для них характерна продолговатая форма тела, хорошо развитая мускулатура, наличие структур, уменьшающих трение (слизь, чешуя). В целом же высокая плотность воды имеет следствием уменьшение доли скелета в общей массе тела гидробионтов по сравнению с наземными организмами.

В условиях недостатка света или его отсутствия организмы для ориентации используют звук. Он в воде распространяется намного быстрее, чем в воздухе. Для обнаружения различных препятствий используется отраженный звук по типу эхолокации. Для ориентации используются также запаховые явления (в воде запахи ощущаются намного лучше, чем в воздухе). В глубинах вод многие организмы обладают свойством самосвечения (биолюминесценции).

Растения, обитающие в толще воды, используют в процессе фотосинтеза наиболее глубоко проникающие в воду голубые, синие и сине-фиолетовые лучи. Соответственно и цвет растений меняется с глубиной от зеленого к бурому и красному.

Адекватно адаптационным механизмам выделяются следующие группы гидробионтов: отмеченный выше планктон - свободноплавающие, нектон (греч. нектос - плавающий) - активно передвигающиеся, бентос (греч. бентос - глубина) - обитатели дна, пелагос (греч. пелагос - открытое море) - обитатели водной толщи, иейстои - обитатели верхней пленки воды (часть тела может быть в воде, часть - в воздухе).

Воздействие человека на водную среду проявляется в уменьшении прозрачности, изменении химического состава (загрязнении) и температуры (тепловое загрязнение). Следствием этих и других воздействий является обеднение кислородом, снижение продуктивности, смены видового состава и другие отклонения от нормы. .

Наземно-воздушная среда. Эта среда относится к наиболее сложной как по свойствам, так и по разнообразию в пространстве. Для нее характерна низкая плотность воздуха, большие колебания температуры (годовые амплитуды до 100°C), высокая

подвижность атмосферы. Лимитирующими факторами чаще всего являются недостаток или избыток тепла и влаги. В отдельных случаях, например под пологом леса, недостаток света.

Большие колебания температуры во времени и ее значительная изменчивость в пространстве, а также хорошая обеспеченность кислородом явились побудительными мотивами для появления организмов с постоянной температурой тела (гомойотермных). Гомойотермия позволила обитателям суши существенно расширить место обитания (ареалы видов), но это неизбежно связано с повышенными энергетическими тратами.

Для организмов наземно-воздушной среды типичны три механизма адаптации к температурному фактору: физический, химический, поведенческий. Физический осуществляется регулированием теплоотдачи. Факторами ее являются кожные покровы, жировые отложения, испарение воды (потовыделение у животных, транспирация у растений). Этот путь характерен для пойкило-термных и гомойотермных организмов. Химические адаптации базируются на поддержании определенной температуры тела. Это требует интенсивного обмена веществ. Такие адаптации свойственны гомойотермным и лишь частично пойкилотермным организмам. Поведенческий путь осуществляется посредством выбора организмами предпочтительных положений (открытые солнцу или затененные места, разного вида укрытия и т. п.). Он свойственен обеим группам организмов, но пойкилотермным в большей степени. Растения приспособляются к температурному фактору в основном через физические механизмы (покровы, испарение воды) и лишь частично - поведенчески (повороты пластинок листьев относительно солнечных лучей, использование тепла земли и утепляющей роли снежного покрова).

Адаптации к температуре осуществляются также через размеры и форму тела организмов. Для уменьшения теплоотдачи выгоднее крупные размеры (чем крупнее тело, тем меньше его поверхность на единицу массы, а следовательно, и теплоотдача, и наоборот). По этой причине одни и те же виды, обитающие в более холодных условиях (на севере), как правило, крупнее тех, которые обитают в более теплом климате. Эта закономерность называется правилом Бергмана. Регулирование температуры осуществляется также через выступающие части тела (ушные раковины, конечности, органы обоняния). В холодных районах они, как правило, меньше по размерам, чем в более теплых (правило Аллея).

О зависимости теплоотдачи от размеров тела можно судить по количеству кислорода, расходуемого при дыхании на единицу массы различными организмами. Оно тем больше, чем меньше размеры животных. Так, на 1 кг массы потребление кислорода (см³/час) составило: лошадь - 220, кролик - 480, крыса - 1800, мышь - 4100.

Регулирование водного баланса организмами. У животных различают три механизма: морфологический - через форму тела, покровы; физиологический - посредством высвобождения воды из жиров, белков и углеводов (метаболическая вода), через испарение и органы выделения; поведенческий - выбор предпочтительного расположения в пространстве.

Растения избегают обезвоживания либо посредством запасаания воды в теле и защиты ее от испарения (суккуленты), либо через увеличение доли подземных органов (корневых систем) в общем объеме тела. Уменьшению испарения способствуют также различного рода покровы (волоски, плотная кутикула, восковой налет и др.). При избытке воды механизмы ее экономии слабо выражены. Наоборот, некоторые растения способны выделять избыточную воду через листья, в капельно-жидком виде («плач растений»).

Воздействия человека на наземно-воздушную среду и ее обитателей многообразны. Они рассматриваются во второй части работы.

Почвенная среда. Эта среда имеет свойства, сближающие ее с водной и наземно-воздушной средами.

Многие мелкие организмы живут здесь как гидробионты - в поровых скоплениях свободной воды. Как и в водной среде, в почвах невелики колебания температур. Амплитуды их быстро затухают с глубиной. Существенна вероятность дефицита кислорода, особенно при избытке влаги или углекислоты. Сходство с наземно-воздушной средой проявляется через наличие пор, заполненных воздухом.

К специфическим свойствам, присущим только почве, относится плотное сложение (твердая часть или скелет). В почвах обычно выделяют три фазы (части): твердую, жидкую и газообразную. В. И. Вернадский почву отнес к биокосным телам, подчеркивая этим большую роль в ее образовании и жизни организмов и продуктов их жизнедеятельности. Почва - наиболее насыщенная живыми организмами часть биосферы (почвенная пленка жизни). Поэтому в ней иногда выделяют четвертую фазу - живую.

Есть основание рассматривать почву как среду, которая играла промежуточную роль при выходе организмов из воды на сушу (М. С. Гиляров). Кроме перечисленных выше свойств, сближающих эти среды, в почве организмы находили защиту от жесткого космического излучения (при отсутствии озонового экрана).

В качестве лимитирующих факторов в почве чаще всего выступает недостаток тепла (особенно при вечной мерзлоте), а также недостаток (засушливые условия) или избыток (болота) влаги. Реже лимитирующими бывают недостаток кислорода или избыток углекислоты.

Жизнь многих почвенных организмов тесно связана с порами и их размером. Одни организмы в порах свободно передвигаются. Другие (более крупные организмы) при передвижении в порах изменяют форму тела по принципу перетекания, например дождевой червь, или уплотняют стенки пор. Третьи могут передвигаться только разрыхляя почву или выбрасывая на поверхность образующий ее материал (землерои). Из-за отсутствия света многие почвенные организмы лишены органов зрения. Ориентация осуществляется с помощью обоняния или других рецепторов.

Воздействия человека проявляются в разрушении почв (эрозии), загрязнении, изменении химических и физических свойств. Эти вопросы рассматриваются в ч. II работы.

Организмы как среда обитания. С данной средой связан паразитический и полупаразитический образ жизни. Организмы этих групп получают кондиционированную среду (по температуре, влажности и другим параметрам) и готовую легкоусвояемую пищу. Результатом этого является упрощение всех систем и органов, а также потеря некоторых из них. Наиболее слабое (лимитирующее) звено в жизни паразитов - возможность потери хозяина. Это неизбежно при его смерти. По этой причине паразиты, как правило, не убивают своего хозяина («разумный паразитизм») и имеют приспособления, увеличивающие вероятность выживания в случае потери хозяина. Основной путь сохранения вида (популяции) в таких условиях - большое число зачатков («закон большого числа яиц») в виде долгосохраняющихся цист, спор и т. п. Это увеличивает вероятность встречи с хозяином. Часто используются промежуточные хозяины.

Человек может как увеличивать, так и уменьшать численность паразитов, воздействуя как на среду для организмов-хозяинов, так и непосредственно на последних. Используются различные методы прямого уничтожения или ограничения численности паразитов.

1. 4 Лекция № 4 (2 часа).

Тема: «Газообмен организма и условия среды»

1.4.1 Вопросы лекции:

1. Типы гипоксий
2. Условия существования животного организма в горах и типы адаптации к горным условиям
3. Физиологические особенности ныряющих организмов

1.4.2 Краткое содержание вопросов:

1. Типы гипоксий

Протекание окислительных процессов связано с непрерывным поступлением кислорода в организм — процессом, который обеспечивается легочным, жаберным, кожным, трахейным и другими видами внешнего дыхания. Внешнее дыхание на разных этапах эволюции в разной мере непосредственно обеспечивает тканевое при разном участии циркуляторного аппарата (кровообращения или лимфообращения). Все эти процессы обеспечивают кислородный запрос организма, т. е. такое поступление кислорода в организм, которое отвечает затрачиваемой организмом энергии. Всякое усиление жизнедеятельности связано с увеличением кислородного запроса и наоборот. Поэтому в природных условиях состояние гипоксии, т. е. несоответствие между доставкой кислорода и кислородным запросом, часто наступает не только при изменении содержания кислорода в окружающей среде, но и при изменении деятельности организма. Наиболее простым примером может здесь служить мышечная деятельность, резко повышающая интенсивность обмена веществ, а отсюда и кислородный запрос организма.

Известная классификация гипоксии, предложенная английским физиологом Баркрофтом, включала: гипоксическую гипоксию, связанную с нарушением поступления кислорода в организм, циркуляторную — с нарушением кровообращения, гистотоксическую — с нарушением тканевого дыхания при выключении дыхательных ферментов, анемическую — при недостатке крови, застойную — при нарушениях кровообращения.

В плане эколого-физиологического сопоставления можно выделить следующие типы гипоксии, связанные с особенностями среды обитания организма или с его деятельностью. Эти формы гипоксии в различной мере компенсируются животным организмом и поэтому адаптивные сдвиги оказываются у разных видов выражены в различной степени: при недостатке кислорода в горах и на высотах; при мышечной деятельности; при нырянии; при оборонительных реакциях (скручивание тела).

Следует заметить, что различные организмы в разной степени компенсируют во времени недостаток кислорода и образующийся при неполностью удовлетворенном кислородном запросе так называемый кислородный долг. Адаптивные реакции в организме в связи с этим могут занимать большее или меньшее место в регуляции жизнедеятельности и поведения животного и быть в различной степени выражены.

2. Условия существования животного организма в горах и типы адаптации к горным условиям

Физические факторы, действующие на животный организм в горах, не ограничиваются пониженным парциальным давлением кислорода, пониженным общим

атмосферным давлением, а включают также пониженную температуру воздуха и почвы, повышенную солнечную радиацию, значительные суточные колебания относительной влажности воздуха и, наконец, особенности минерального питания, связанного с малым содержанием солей в воде и почве. Все эти факторы и их сочетание отличаются значительным разнообразием, зависящим от рельефа местности и ориентировки отдельных склонов и долин в отношении стран света. К этому разнообразию собственно физических и химических параметров среды следует добавить еще и значение собственно рельефа местности, передвижение по которой представляет для одних и тех же видов (например, для пасущихся животных) разную по интенсивности мышечную работу.

Животное население горных районов, а отчасти и человек не остаются постоянно в течение разных сезонов года. Изменение температуры, глубина снежного покрова в горных условиях столь значительны, что многие организмы лишь периодически в весенне-летние месяцы мигрируют в горы, спускаясь в предгорья и долины в зимнее время. Все животное население гор можно разделить (Насонов, 1923) на несколько групп в зависимости от степени их вертикальной «оседлости». Животные, постоянно обитающие в горах на одних и тех же высотах и не мигрирующие в долины, были названы стеногипсохтонными. В противоположность им мигрирующие организмы — эвригипсохтонными. Эта классификация, забытая экологами, однако, совершенно необходима, когда делается попытка эколого-физиологических сопоставлений отдельных видов и изучения формирования адаптации животных к горам в процессе эволюции отдельных видов. В известной мере эти отношения касаются и физиологических изменений у человека в горах, так как вертикальные миграции человека известны с незапамятных времен и связаны с отгоном скота на различные высоты в связи с высыханием растительности в предгорьях и долинах.

По мнению Н. В. Насонова, собственно стеногипсохтонными животными являются некоторые виды моллюсков (главным образом голые слизни), населяющих отдельные высокогорные долины и образующих большое количество эндемичных видов. Более подвижными в этом отношении являются насекомые, расселение которых (например, жуужелиц) охватывает значительно большие области по вертикали. Это касается также и птиц. Значительно меньшие передвижения по вертикали проделывают довольно многочисленные в горах виды грызунов, из которых некоторые (пищухи, сурки) представляют типичные для данной горной системы высокогорные или среднегорные виды. Наконец, наибольшие миграции (да и лучше всего изученные) можно наблюдать у копытных. В этом отношении дикие копытные в известной мере предвосхитили режим выпаса домашних, отгоняемых человеком в горы на летнее время (так называемая летовка овец и крупного рогатого скота).

Исходя из этих особенностей распространения животных и человека в горах можно выделить три случая физиологических адаптации к горным условиям: адаптация равнинных организмов, в своей эволюции не мигрировавших в горы; адаптации мигрирующих организмов и, наконец, адаптации организмов, постоянно обитающих на высотах. К сожалению, не все эти группы изучены в одинаковой степени физиологами, но и имеющийся материал уже позволяет наметить ряд важных сопоставлений.

3. Физиологические особенности ныряющих организмов

Физиологические исследования ныряющих организмов, в частности млекопитающих, касаются главным образом особенностей их легочного дыхания, естественно прекращающегося на продолжительное время во время ныряния. Способность нырять довольно характерна для различных видов млекопитающих. Продолжительность пребывания млекопитающих под водой колеблется от 50 сек по 2 ч.

Сравнение приведенных величин показывает, что наибольшей устойчивостью к прекращению дыхания обладают китообразные: некоторые из них способны находиться

под водой от одного до двух часов. Насекомоядные (выхухоль), грызуны (ондатра), а также ластоногие (тюлени) способны оставаться под водой очень ограниченное время.

Среди водных млекопитающих, способных к нырянию, т. е. обладающих повышенной устойчивостью к гипоксии, можно встретить представителей многих отрядов. Так, из низших млекопитающих ныряет утконос, из насекомоядных — выхухоль, из грызунов — водяная крыса, ондатра, нутрия, бобр, из наземных хищных — выдра, из нежвачных парнокопытных — бегемот. Ныряют, разумеется, все ластоногие и китообразные и ныне почти вымершие сиреновые.

Физиологические особенности ныряющих животных касаются изменений дыхательного аппарата, изменений дыхательной функции крови, содержания миогемоглобина, а также некоторых особенностей регуляции дыхания и кровообращения в условиях гипоксии.

Морфологические отличия легких заключаются в том, что объем их у ныряющих организмов значительно превосходит объем легких у наземных форм. Например, у дельфинов легкие составляют по весу 27% веса тела, тогда как у наземных млекопитающих только около 12% (Клейненберг, 1956). Количество легочных альвеол почти в три раза превосходит таковое у человека (150 млн. у человека и 437 у морской свиньи). Сильно развита у дельфинов хрящевая ткань, окружающая не только трахею, но и бронхи и бронхиолы и не позволяющая легким спадаться. Такая структура легких в условиях ныряния и повышения давления предохраняет животное от кессонной болезни (Scholander, 1940). Вес сердца дельфина несколько меньше, чем у волка того же веса (около 30 кг) (Клейненберг, 1956). Скорость кровотока у ныряющих организмов понижена. Дыхательная функция крови некоторых ныряющих животных отличается несколько повышенной кислородной емкостью.

С уверенностью можно говорить о большой кислородной емкости крови только у некоторых ныряющих форм. У многих она несколько не выше, чем у наземных организмов. Одно увеличение дыхательной функции крови не может обеспечить возможности ныряния. Содержание миогемоглобина в мышцах типичных ныряющих животных, особенно китов, резко повышено. У тюленя количество его в 7 раз выше, чем у быка (Robinson, 1939). Это же обнаружено и в сердечной мышце (Theorell, 1934). Эти факты были затем подтверждены для китов и тюленей (Scholander, 1940; Коржуев, 1949). Таким образом, огромные массы мышц крупных морских млекопитающих во время ныряния оказываются снабженными кислородом за счет восстановления мышечного гемоглобина. Есть предположение, что у китообразных мышечный аппарат снабжается кислородом во время ныряния именно за счет миогемоглобина.

Регуляция дыхания и кровообращения у ныряющих форм отличается исключительно малой чувствительностью дыхательного центра к накоплению CO_2 . Это было установлено еще в прошлом столетии (Bert, 1878; Richet, 1898) и подтверждено многочисленными современными исследователями. Отсутствие реакции на накопление CO_2 характерно и для таких ныряющих форм, как тюлени, бобры, ондатры, т. е. животных, далеко отстоящих в систематическом ряду друг от друга (Irving, 1939). Напряжение CO_2 в альвеолярном воздухе во время ныряния резко возрастает, но это не служит раздражителем для дыхательного центра. Следовательно, кислород, имеющийся в легких, может быть использован в большей мере, чем у не ныряющих организмов. Однако в последнее время прямая нечувствительность дыхательного центра к накоплению углекислоты подвергается сомнению. У уток при децеребрации и трахеотомии (т. е. при выключении влияний с высших отделов центральной нервной системы и назофарингеальных рецепторов) наблюдается ярко выраженная реакция при вдыхании воздуха с 6—10% CO_2 . Следовательно, имеет место постоянное торможение дыхательного центра, возрастающее при раздражении интраторакальных рецепторов (Jukes, Jukes a. Banihfa, 1968).

У ныряющих животных во время ныряния постоянно наблюдается уменьшение частоты пульса. По-видимому, это связано с уменьшением кровоснабжения мускулатуры, которая у всех ныряющих животных (кроме китообразных) во время ныряния расслабляется.

Вопрос об изменениях сердечной деятельности при нырянии на разных глубинах был изучен детально (Harrison, 1960). При небольших погружениях длительностью не более 15 мин у тюленей наблюдалась лишь скоропроходящая брадикардия, сменявшаяся тахикардией. Если период брадикардии продолжался 3 мин, то «восстановительная» тахикардия — до 5—10 мин. Обнаруживается и связь брадикардии с возрастом животного. У старых тюленей эти явления развиваются медленнее, чем у молодых. Более глубокие погружения (от 24 до 91 м) осуществлялись в специальной камере, наполненной водой, где повышалось давление. При этом у всех животных (как старых, так и молодых) наступает сразу брадикардия (пульс от 4 до 15 в минуту), сменяющаяся через 2—3 мин тахикардией, достигающей до 30 пульсовых ударов в минуту. Интересно, что в воздушной среде аналогичные повышения давления вызывают лишь очень слабый эффект со стороны сердца. Только при очень больших повышениях давления в воздушной среде (соответствующих глубине погружения 60 м) наблюдались брадикардия и одновременное урежение дыхания.

Минутный и систолический объем сердца у тюленей сразу после 10-минутного пребывания под водой оказывается резко повышенным (минутный с 5,5 л до 14,7 л и систолический с 38 мл до 100 мл) (Давыдов и Макарова, 1964). Столь значительное повышение систолического объема сердца свидетельствует об особенностях сердечной мышцы. Расширение сердечной мышцы у человека и у наземных животных не превышает двукратного объема систолы во время работы по сравнению с покоем.

Регуляция щелочно-кислотного равновесия у ныряющих животных отличается, кроме особенностей невозбудимости дыхательного центра к накоплению CO_2 , повышенными щелочными резервами крови. Суммарный запас кислорода к моменту ныряния складывается из содержания его в легких, крови и мускулатуре. Кроме того, имеется некоторое количество его в подкожном жире, где может раствориться кислорода в 5 раз больше, нежели в воде (Irving, 1939). Полное использование кислорода из легких благодаря отсутствию реакции на накопление CO_2 , использование запасов кислорода из миогемоглобина и, наконец, значительные изменения кровообращения с преимущественным снабжением мозга обуславливают способность животного к существованию в условиях длительного выключения акта дыхания. По-видимому, раздражителем дыхательного центра этих животных служит недостаток кислорода, оказывающий влияние на рецепторы каротидного синуса.

В конечном счете, продолжительность ныряния определяется запасами кислорода в организме и способностью тканей, в том числе и нервной системы, функционировать в условиях резкой гипоксемии. У ныряющих животных содержание кислорода в тканях и крови значительно.

Совершенно особое значение в физиологии ныряющих животных имеют сетевидные сосудистые сплетения, так называемая чудесная сеть. Эти образования встречаются у китообразных в грудной клетке вдоль сонной и позвоночной артерий. По мнению некоторых исследователей, чудесная сеть обеспечивает кровоснабжение мозга во время ныряния. При этом резко сокращается кровообращение в мускулатуре и возрастает в центральной нервной системе. Эти явления, возникающие при нырянии, в последнее время стали характеризоваться как своеобразный «рефлекс ныряния». Последний предполагает трансформацию кровообращения в «сердечно-мозговую цепь», направляющую все резервы O_2 к сердцу и мозгу, почти полностью приостанавливая кровообращение даже в интенсивно работающих мышцах.

Рефлекс начинается с раздражения рецепторных окончаний носа и через бульбарные механизмы резко усиливает реакцию, возбуждаемую через хеморецепторы

сосудов. Кожные артериовенозные анастомозы обеспечивают быстрое возвращение крови к сердцу без потерь O_2 в тканях. Такой кругооборот дает возможность полностью использовать резервы O_2 мозгом и сердцем в период ныряния. При всплытии наблюдается быстрое увеличение минутного объема сердца (до 50 раз против уровня покоя) (Folkow, 1968).

Развитие ныряния в онтогенезе совершенно не изучено. Известно, что молодняк тюленей — бельки, остается длительное время (до 1 месяца) после рождения на льду. Однако наблюдалось нормальное плавание белька гренландского тюленя, непосредственно перед этим извлеченного оперативным путем из матки (В. К. Шепелева). Неизвестно, в какой мере это относится также и к грызунам — бобрам, ондатрам.

Известно также непродолжительное произвольное ныряние у детеныша тюленя, извлеченного из матки (Уждавини, Шепелева, 1966). Время ныряния не превышало 1 мин. Детеныши гренландского тюленя сразу после рождения способны оставаться под водой (при насильственном погружении) лишь самое минимальное время (2—5 мин). В более старших возрастах (стадии «хохлаша» и «серка») возможность погружения возрастает до 10 мин\ отдельные животные оставались неподвижно под водой до 7,5 мин (Давыдов и Макарова, 1964).

Нервные регуляции ныряния следует рассматривать как систему рефлекторных актов, связанных с раздражением определенных рецепторных образований на поверхности кожи. Можно полагать, что большое значение в этих актах имеет терморцепция, так как благодаря значительной теплопроводности воды раздражения возникают при каждом погружении. У лягушек, как было показано выше, имеет преимущественное значение специальная хеморцепция.

Особенности центральной нервной регуляции у ныряющих животных проявляются в описанном виде расслабления мускулатуры. Это установлено для утки (Bert, 1878), ондатры, бобра и тюленя (Irving, 1938). Утки при однократном погружении в воду способны выживать в течение 5—15 мин (Richet, 1898). После многократных погружений способность выживать под водой возрастает до 12—17 мин. Децеребрация утки (Nuxly, 1913) не устраняет типичной задержки дыхания при погружении головы и клюва в воду, как не устраняет общего для ныряющих форм замедления пульса. Экстирпация лабиринтов снижает этот эффект, но не устраняет его. По-видимому, он осуществляется в этом случае с рецепторов шейных мышц.

Есть основания полагать, что у ныряющих и наземных млекопитающих и у птиц нет принципиальной разницы в реакциях при нырянии. Эти различия носят количественный характер и зависят от особенностей как рецепторов, так и центров, регулирующих дыхание. Ваготомированный утенок становится таким же чувствительным к асфиксии, как цыпленок (Richet, 1899). Ритм дыхания у ныряющих организмов отличается прерывистостью. Тип периодического дыхания (Чейн-Стокса) характерен в норме для таких организмов, как бегемот, но не встречается у тюленей.

Изменения мышечного тонуса во время ныряния были установлены электромиографическими исследованиями, проведенными над молодняком гренландского тюленя (А. Ф. Давыдов и А. Р. Макарова). Погружение в воду (без погружения головы) вызывает очень небольшое снижение электрической активности скелетной мускулатуры. Погружение тела с головой вызывает резкое ограничение электрической активности, сопровождающееся, как уже указывалось выше, урежением пульса. Так как понижение тонуса возникает сразу же после погружения, нет оснований думать, что это следствие накопления CO_2 , как это имело место в исследованиях И. С. Репина (1959а), и недостатка кислорода, как в опытах К. П. Иванова (1959б). Можно думать о существовании специального механизма, снижающего мышечный тонус у ныряющих животных (тюленей), обуславливающий сниженный кислородный запрос в период ныряния (рис. 61).

Исследование потребления кислорода во время ныряния (А. Ф. Давыдов и А. Р. Макарова) обнаружило повышение газообмена только в первую минуту после 10—15-минутного погружения в воду. Затем наступает довольно длительное (в пределах до 10—25 мин) снижение потребления кислорода ниже исходного уровня. В результате этого снижения суммарное потребление С_В за период восстановления может быть более низким, чем до погружения. Таким образом, выключение легочного

1.5 Лекция № 5 (2 часа).

Тема: «Водно-солевой обмен и условия среды»

1.5.1 Вопросы лекции:

1. Водно-солевой обмен
2. Водно-солевой обмен у водных организмов

1.5.2 Краткое содержание вопросов:

1. Водно-солевой обмен

Водно-солевым обменом называют совокупность процессов поступления воды и электролитов в организм, распределения их во внутренней среде и выделения из организма.

У здорового человека поддерживается равенство объемов выделяющейся из организма и поступившей в него за сутки воды, что называют *водным балансом* организма. Можно рассматривать также и баланс электролитов — натрия, калия, кальция и т.п.

Вода является важнейшим неорганическим компонентом организма, обеспечивающим связь внешней и внутренней среды, транспорт веществ между клетками и органами. Являясь растворителем органических и неорганических веществ, вода представляет собой основную среду разворачивания метаболических процессов. Она входит в состав различных систем органических веществ. Каждый грамм гликогена, например, содержит 1,5 мл воды, каждый грамм белка — 3 мл воды.

При ее участии формируются такие структуры как клеточные мембраны, транспортные частицы крови, макромолекулярные и надмолекулярные образования.

В процессе обмена веществ и окислении водорода, отделенного от субстрата, образуется **эндогенная «вода окисления»**, причем ее количество зависит от вида распадающихся субстратов и уровня обмена веществ.

Так,	в	покое	при	окислении
100 г жира	образуется	более	100 мл	воды,
100 г белка	—	около	40 мл	воды,
100 г углеводов	—		55 мл	воды.

Повышение катаболизма и энергетического обмена ведет к резкому увеличению образуемой эндогенной воды.

Однако, эндогенной воды у человека недостаточно для обеспечения водной среды метаболических процессов, особенно выведения в растворенном виде продуктов метаболизма. В частности, повышение потребления белков и, соответственно, конечное превращение их в мочевину, удаляемую из организма с мочой, ведет к абсолютной необходимости возрастания потерь воды в почках, что требует повышенного ее поступления в организм. При питании преимущественно углеводной, жировой пищей и

небольшом поступлении в организм NaCl потребность организма в поступлении воды меньше.

2. ВОДНО-СОЛЕВОЙ ОБМЕН У ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ

По степени солености водоемы условно подразделяются на пресные с соленостью менее 0,5 ‰, солоноватоводные – соленость 0,516 и соленые – больше 16‰. Соленость океана 3238‰. По характеру водносолевого обмена гидробионты делятся на пресноводных и морских.

У большинства морских обитателей концентрация солей в организме близка к морской воде – такие живые организмы называются изотоничными. Абсолютная изотоничность свойственна кишечнотелостным и иглокожим. У большинства беспозвоночных наблюдается некоторое повышение осмотического давления внутренней среды организма (гипертоничность), это обеспечивает постоянный приток в организм воды для уравнивания процессов выделения. Если осмотическое давление внутренней среды организма ниже, чем в морской воде, то это гипотоничность.

Механизмы осморегуляции: Многие водные организмы, живущие в гипертрофированной среде (морская вода). Теряют воду путем осмоса и поглощают растворенные вещества путем диффузии. Потеря воды возмещается питьем, приемом пищи. При этом повышается концентрация солей, их избыток удаляется путем активного транспорта. Организмы, живущие в гипотонической среде, поглощают воду путем осмоса и теряют растворимые вещества путем диффузии. Потеря солей возмещается путем активного поглощения.

1. Пресноводная осморегуляция

Среди пресноводных нет изотоничных форм, концентрация жидкости в их клетках и тканях выше, чем в окружающей среде. Пресноводные гидробионты гипертоничны, они должны постоянно поддерживать осмотическое давление внутренней среды организма. Они гомойосмотичны.

Механизмом поддержания постоянства осмотического давления является активное выделение избытка воды через почки. Вода поступает в организм пресноводных гидробионтов осмотическим путем через жабры и слизистую пищеварительного тракта. Потери солей с мочой и экскрементами компенсируются активным переносом ионов из окружающей среды против градиента концентрации. Процесс поступления солей идет через всю поверхность тела, жабры и с пищей. Почки и жабры представляют собой осморегуляторный механизм.

2. Осморегуляция в море

2.1 Костные рыбы

Задачи осморегуляции в море обратны пресноводному типу: в море концентрация солей несколько выше, чем в организме. В результате осмоса организм постоянно обезвоживается. Фильтрационная функция почек, направленная на усиленное выведение воды, у морских костных рыб ослаблена. Но снижение уровня почечной фильтрации не компенсирует потери воды, поэтому морские рыбы постоянно пьют воду, получая при этом избыток солей. Реабсорбция ионов в почечных канальцах морских костных рыб резко снижена, но зато здесь происходит интенсивное обратное всасывание воды из состава первичной мочи. Избыток солей выводится через почки с мочой, кишечник с фекалиями, жабры. Через почки и кишечник выводятся двухвалентные ионы, через жабры – одновалентные.

2.2 Хрящевые рыбы

Концентрация солей в крови хрящевых рыб, также как и у костных рыб, ниже, чем в морской воде. Но осмотическое давление жидкостей тела у этих рыб слегка превышает осмотическое давление морской воды, т.е. они гипертоничны по отношению к среде обитания. Достигается это тем, что, во-первых, в почечных канальцах хрящевых рыб идет активная реабсорбция мочевины и до 70-99% мочевины возвращается из первичной мочи в кровь, повышая ее суммарное осмотическое давление; во-вторых, в крови хрящевых рыб накапливается триметиламиноксид (ТМАО), обладающий высокой осмотической активностью. Хрящевых рыб называют метизотоническими животными, т.е. промежуточными между гомойо и пойкилоосмотическими формами.

1. 6 Лекция № 6 (2 часа).

Тема: «Окружающее организм пространство как фактор среды»

1.6.1 Вопросы лекции:

1. Факторы среды и законы экологии
2. Физические факторы и их влияние на организм животных

1.6.2 Краткое содержание вопросов:

1. Факторы среды и законы экологии

Современная экология - самостоятельная научная отрасль, включающая в себя большое число разделов и подразделов и изучающая широкий спектр вопросов. При этом одной из основных задач экологии, начиная с ее становления как науки, является изучение взаимоотношений между живыми организмами и окружающей средой.

Живые организмы образуют живое вещество биосферы или биоту Земли. В настоящее время описано около 2 млн видов организмов, при этом фактическое многообразие жизни на планете оценивается в 10-20 млн видов.

Живые организмы и их объединения - открытые системы. Организмы постоянно создают из беспорядка упорядоченность. В них создается и поддерживается физическое и химическое неравновесие, на котором основана работоспособность живых систем. В процессе индивидуального развития (онтогенеза), так же как и в процессе эволюционного развития (филогенеза), все время образуются новые структуры, т. е. достигается состояние более высокой упорядоченности. Это кажущееся противоречие с законом возрастания энтропии (вторым законом термодинамики) объясняется тем, что организмы - не изолированные, а открытые системы (биосистемы), непрерывно обменивающиеся веществом и энергией с окружающей средой. Обмен веществ, с точки зрения термодинамики необходим для того, чтобы препятствовать увеличению энтропии, обусловленному необратимыми процессами в системе. Живые организмы питаются "отрицательной энтропией", т. е. переносят упорядоченность (отрицательную энтропию) из питательных веществ в самих себя. Таким образом, живые организмы могут создавать внутри себя упорядоченность только за счет того, что они уменьшают упорядоченность в окружающей их среде.

На протяжении всей жизни (онтогенеза) и эволюции (филогенеза) биосистемы находятся в постоянном взаимодействии со средой обитания, образуя систему "организм - среда".

Среда - это часть природы, окружающая живые организмы и оказывающая на них прямое или косвенное воздействие. Из среды организмы получают все необходимое для

жизни и в нее выделяют продукты метаболизма. Среда каждого организма складывается из элементов неорганической и органической природы.

Выделяют абиотическую среду, биотическую, биогенную, биологическую, географическую, геологическую, антропогенную, техногенную, культурную и др. Так, биологическая среда - совокупность живых организмов, в системе которых находится рассматриваемый организм; биотическая среда - силы и явления природы, обязанные своим происхождением жизнедеятельности ныне живущих организмов; биогенная среда - совокупность биологической и биотической сред.

На Земле живые организмы освоили четыре основные среды обитания: водную, в которой возникла и распространилась жизнь, наземно-воздушную, почву и сами живые организмы, каждый из которых представляет место обитания населяющих его паразитов или симбионтов.

Приспособление организмов к среде называется адаптацией. Адаптации возникают в процессе эволюции видов и проявляются на всех уровнях организации. Степень адаптации, или уровень приспособленности организмов к определенным условиям среды, контролируется естественным отбором.

В понятие "**среда обитания**" входит совокупность абиотических и биотических условий жизни организмов. Отдельные элементы среды, воздействующие на организмы, называются **экологическими факторами**, среди которых выделяют абиотические, биотические и антропогенные факторы.

Абиотические факторы - это все свойства неживой природы (температура, свет, давление, влажность, радиоактивное излучение, ветер, течения, рельеф местности), которые прямо или косвенно влияют на живые организмы. Выделяют следующие группы абиотических факторов: климатические (свет, температура, влага, воздух, ветер), эдафогенные (почва и рельеф) и химические (газовый состав, солевой состав воды).

Биотические факторы - это различные формы воздействия живых организмов друг на друга. Окружающий органический мир - обязательная составляющая часть среды каждого живого организма. Среди биотических факторов выделяют фитогенные (растительные), зоогенные (животные) и др. Типы исторически сложившихся взаимоотношений между организмами разнообразны (см. главу "**Биоценозы. Межвидовые взаимоотношения в биоценозах**").

Антропогенные факторы - это различные формы деятельности человеческого общества, которые приводят к изменению природы как среды обитания других видов или непосредственно воздействуют на живые организмы. В настоящее время практически не осталось природных систем, не затронутых хозяйственной деятельностью человека. В связи с техническим прогрессом и ростом народонаселения воздействие антропогенного фактора на природу будет в дальнейшем катастрофически усиливаться. Среди видов антропогенного воздействия на биоту можно выделить загрязнение, прямое истребление организмов, урбанизацию, рекреацию, общую трансформацию среды обитания организмов и др. (см. главу "**Человек и окружающая среда. Антропогенное воздействие на природу**").

Влияние факторов среды определяется прежде всего их воздействием на обмен веществ организмов. Поэтому все экологические факторы по их действию можно разделить на прямодействующие и косвеннодействующие. Так, химическое воздействие хлорфторуглеродов на озоновый слой приводит к его ослаблению (истощению), что, в свою очередь, ведет к губительному воздействию коротковолнового ультрафиолетового излучения на живые организмы. Другой пример - действие пестицидов на хищников через пищевые цепи.

Растения, с одной стороны, могут использоваться другими организмами (в том числе и человеком в пищу, с другой стороны, в процессе фотосинтеза выделяют кислород и влияют на процесс дыхания других организмов. Организмы могут косвенно влиять на другие организмы через продукты метаболизма, удобряя почву.

Каждый экологический фактор характеризуется определенными количественными показателями, например силой и диапазоном действия.

Большинство экологических факторов, например температура или влажность, изменчиво в пространстве и времени, при этом степень изменчивости какого-либо фактора зависит от особенностей среды обитания. Так, температура той или иной местности зависит от господствующих ветров, особенностей топографии, высоты над уровнем моря, близости водоемов, облачного покрова. Среднесуточная температура на экваторе меняется в зависимости от сезона очень слабо, тогда как в более высоких широтах она колеблется в значительно большей степени.

С течением времени любые условия существования, или экологические факторы, изменяются, но в одних случаях они подвержены более сильным изменениям, в других - менее сильным. Выделяют три основных типа изменений среды обитания:

циклические (регулярно-периодические) - повторяющиеся периодически: при смене времен года, при приливах и отливах, при поочередном наступлении светлого и темного времени суток;

направленные, при которых направление изменения остается стабильным в течение продолжительного периода времени: прогрессирующая эрозия берегов, накопление донных осадков в эстуариях рек, похолодание или потепление климата и др.;

хаотические (нерегулярные) - без определенного направления и периодичности (аритмия): непредсказуемые изменения времени возникновения и траекторий циклонов и ураганов, пожары и др.

В природе наблюдается соответствие между организмами и изменяющейся средой, в том числе. Во взаимоотношениях организмов и среды, включая ответные реакции организмов на воздействие различных экологических факторов, можно выделить ряд общих закономерностей.

Закон Рулье (1845). Животные живут только потому, что находятся во взаимном действии или общении с внешним для них миром (первый генетический закон).

Закон Вернадского, или Закон единства "организм - среда". Жизнь развивается в результате постоянного обмена веществом и информацией на базе потока энергии в совокупном единстве среды и населяющих ее организмов, т. е. отношения организма и его среды системны.

Принцип экологического соответствия. Форма существования организма всегда соответствует условиям его жизни. При этом вид может существовать до тех пор, пока окружающая его среда соответствует генетическим возможностям приспособления этого вида к ее колебаниям и изменениям.

Закон совместного (совокупного) действия факторов. Экологические факторы, составляющие среду обитания организмов, действуют на них совместно. Взаимосвязь экологических факторов и их взаимное усиление и ослабление определяют их воздействие на организм и успешность его жизни.

Закон оптимума. Живые организмы имеют определенный набор потребностей в отношении условий обитания. Для каждого вида существует так называемый **экологический преферендум** к различным экологическим факторам. Например, термопреферендум - предпочитаемая температура, биотопический преферендум - предпочитаемые биотопы.

Выделяют **зону оптимума** экологического фактора, или экологический оптимум для организмов данного вида, - наиболее благоприятное воздействие какого-либо фактора (определенный диапазон температуры, влажности, характер биотопа и т. д.).

Также выделяют **зону пессимума** экологического фактора, или экологический пессимум, - отклонение от оптимума (зона угнетения).

Максимально и минимально переносимые значения экологического фактора - это критические точки, за пределами которых наступает смерть. Пределы выносимости между критическими точками называют **экологической валентностью** вида по

отношению к конкретному фактору среды. Иногда употребляют термин "**экологическая толерантность**", обозначающий устойчивость вида (предел выносливости) к определенному экологическому фактору.

Каждый вид имеет определенную экологическую валентность, зону оптимума и пессимума к различным факторам среды. Так, например некоторые рыбы обитают в полярных водах при температурах между -1 и -2°C , тогда как другие населяют тропические мелководья, прогретые до 40°C . Существуют водоросли, которые живут и размножаются при температурах выше 70°C , но существуют также мхи и лишайники, которые в состоянии выдержать охлаждение до -70°C . Даже среди близкородственных видов существуют значительные различия в экопреферендуме. Так из трех видов бокоплавов, живущих в британских реках, один встречается в местах (эстуариях), где соленость не падает ниже 25%, другой - с соленостью от 10 до 20%, третий - обитатель пресных вод.

Широкие диапазоны толерантности, или широкую экологическую валентность к абиотическим факторам обычно обозначают приставкой "**эври-**". Эвритермные виды - выносящие значительные колебания температуры, эврибатные - широкий диапазон давления, эвригалинные - разную степень засоления среды, эвритопные - встречающиеся в различных типах местообитаний.

Узкие диапазоны толерантности, или узкую экологическую валентность обозначают приставкой "**стено-**" (стенотермные, стенобатные, стеногалинные, стенотопные виды). Виды со средними диапазонами толерантности обозначают приставкой "**олиго-**".

В широком смысле слова виды, для существования которых необходимы строго определенные экологические условия, называют **стенобионтными**, а виды с широким диапазоном толерантности - **эврибионтными**. Последние также называются видами с широкой экологической пластичностью, или экологически пластичными видами.

6. Законы лимитирующих факторов. Среди различных условий обитания выделяются факторы, которые сильнее всего ограничивают успешность жизни организма. В наиболее общем виде эту закономерность формулируют: закон минимума Ю.Либиха (1840), закон лимитирующих (ограничивающих) факторов Ф. Блэкмана (1909), и закон толерантности В. Шелфорда (1913).

Закон минимума был сформулирован еще в 1840 г., задолго до возникновения экологии Ю. Либихом. В простейшем виде этот закон касается успешности роста и величины урожая сельскохозяйственного растения, зависящих от вещества, находящегося в почве в минимуме по сравнению с другими необходимыми веществами. Позже закон минимума был истолкован как действие любого экологического фактора, находящегося в минимуме по сравнению с другими экологическими воздействиями.

Согласно закону лимитирующих факторов Ф. Блэкмана, факторы среды, имеющие в конкретных условиях пессимальное значение, особенно затрудняют возможность существования вида в данных условиях, даже несмотря на оптимальное сочетание других условий. Среди многих факторов, которые могут быть лимитирующими, часто наиболее важными оказываются различные биогенные элементы, вода и температура.

Сходная концепция, развитая В. Шелфордом, известна как закон толерантности. Лимитирующим фактором процветания организма (вида) может быть как минимум, так и максимум экологического воздействия, диапазон между которыми определяет величину толерантности (выносливости) организма к данному фактору. Так, например, ящерицам, живущим в пустыне, ранним утром слишком холодно, а днем в этой же среде им слишком жарко. Отчасти ящерицы компенсируют указанные особенности местообитания, проводя большую часть времени утром на солнце, а днем, укрываясь в тени.

7. Закон равнозначности всех условий жизни. В целом, поскольку любой фактор может оказаться в минимуме, лишь их оптимальная совокупность обеспечивает

процветание видов. Согласно закону равнозначности всех условий жизни, все условия среды, или экологические факторы, необходимые для жизни, играют равнозначную роль.

8. Закон компенсации (взаимозаменяемости) факторов. Этот закон сформулировал в 1930 г. Э. Рюбель: отсутствие или недостаток некоторых экологических факторов может быть компенсирован другим близким (аналогичным) фактором. Например, недостаток света может быть компенсирован для растений обилием углекислого газа.

В.В. Алехин сформулировал близкое к данному закону правило замещения экологических условий: любое условие внешней среды в некоторой степени может замещаться другим. Например, макроклиматические воздействия могут быть компенсированы биоклиматическими - вечнозеленые виды растут под защитой верхних ярусов растительности, многие виды животных находят микроусловия для существования.

9. Правило взаимодействия факторов. Это правило тесно связано с предыдущим законом. Один и тот же фактор в сочетании с другим оказывает неодинаковое экологическое воздействие. Жару легче переносить в сухом, а не во влажном воздухе. Угроза замерзания значительно выше при морозе с сильным ветром, чем в безветренную погоду.

10. Закон неоднозначного действия фактора на различные функции организма. Согласно этому закону, любой экологический фактор неодинаково влияет на функции организма: оптимум для одних процессов, например, дыхания, не есть оптимум для других, например, пищеварения, и наоборот. Оптимум для одних процессов может являться пессимумом для других. Так, температура воздуха от 40 до 45°C у холонокровных животных увеличивает скорость обменных процессов, но тормозит двигательную активность, и животные впадают в тепловое оцепенение. Для многих рыб температура воды, оптимальная для созревания половых продуктов, неблагоприятна для икреметания, которое происходит при другом температурном интервале.

11. Закон относительной независимости адаптаций. Экологические валентности вида по отношению к разным факторам среды могут быть очень разнообразными. По отношению к одним экологическим факторам валентность вида может широкой, по отношению к другим - узкой. Высокая адаптированность к одному из экологических факторов не дает такой же степени приспособления к другим условиям жизни. Набор экологических валентностей по отношению к разным факторам среды составляет экологический спектр вида.

12. Правило экологической индивидуальности. В вечно меняющейся среде жизни каждый вид организмов по своему адаптирован. Это выражается правилом экологической индивидуальности: каждый вид специфичен по экологическим возможностям адаптации, двух идентичных видов не существует.

13. Правило соответствия условий среды жизни генетической предопределенности организма. Вид существует до тех пор (может существовать до тех пор) и постольку, поскольку окружающая его среда соответствует генетическим возможностям приспособления этого вида к ее колебаниям и изменениям.

14. Разнообразие ответных реакций на действие факторов среды у отдельных особей вида. Степень толерантности, экологическая валентность, зоны оптимума и пессимума отдельных особей в пределах вида часто не совпадают. Эта изменчивость определяется в первую очередь генетическими различиями, а также половыми и возрастными особенностями. Для различных стадий развития насекомых, часто различающихся по средам обитания, существуют различные экопреферендумы в отношении температуры, влажности, освещенности, кислотности почвы и т.д. Особи разного пола одного вида часто обладают различной степенью толерантности к различным экологическим факторам, например антропогенным. У видов с широкими

ареалами экологические различия между особями носят популяционно-географический характер.

15. Закон максимума биогенной энергии (энтропии) Вернадского-Бауэра. Любая биологическая или биокосная система, находясь в динамическом равновесии с окружающей средой и эволюционно развиваясь, увеличивает свое воздействие на среду. Давление растет до тех пор, пока не будет строго ограничено внешними факторами, либо не наступит эволюционно-экологическая катастрофа.

Живые организмы, обитающие на Земле, адаптированы к специфическим влияниям важнейших экологических факторов - свету, температуре, влажности, воздуху, эдафическим и климатическим факторам.

2. Физические факторы и их влияние на организм животных

Свет является одним из важнейших экологических факторов, особенно в наземно-воздушной среде. Во-первых, свет - это первичный источник энергии для всего живого; во-вторых, это фактор ограничивающий, т.к. слишком мало или слишком много света одинаково может привести к гибели организма; в третьих, свет является исключительно важным регулятором дневной или сезонной активности огромного количества организмов, как растительных, так и животных.

На солнечную радиацию, как основной источник энергии для живых организмов, приходится около 99,9% в общем балансе энергии Земли. Если принять солнечную энергию, достигающую Земли, за 100%, то примерно 19% ее поглощается при прохождении через атмосферу, 34% отражается обратно в космическое пространство и 47% достигает земной поверхности в виде прямой и рассеянной радиации. На ультрафиолетовую часть спектра приходится от 1 до 5%, на видимую - от 16 до 45% и на инфракрасную - от 49 до 84% потока радиации, падающего на Землю.

Среди ультрафиолетовых лучей до поверхности Земли доходят только длинноволновые, а коротковолновые, губительные для всего живого, практически полностью поглощаются на высоте около 25 км озоновым экраном (в настоящее время, правда, необходимо учитывать процесс разрушения озонового слоя). Длинноволновые ультрафиолетовые лучи, вредны для организмов в больших дозах, а небольшие дозы необходимы многим (оказывают мощное бактерицидное действие и вызывают образование витамина D у животных). Инфракрасные лучи оказывают тепловое действие.

Видимая радиация несет приблизительно 50% суммарной энергии. Видимый свет для фототрофных и гетеротрофных организмов имеет разное экологическое значение.

Для фотоавтотрофов солнечное излучение является единственным источником энергии. В результате фотосинтеза зеленые растения, а также водоросли и некоторые бактерии преобразуют энергию Солнца в химическую энергию органических соединений. Пурпурные и зеленые бактерии, имеющие бактериохлорофиллы, способны поглощать свет в длинноволновой части. Это позволяет им существовать даже при наличии только невидимых инфракрасных лучей.

На суше для высших автотрофных растений условия освещения практически везде благоприятны, и они растут повсюду, где позволяют климатические и почвенные условия. Водоросли обитают главным образом в водоемах, но встречаются и на суше - на скалах, на стволах деревьев, на поверхности почвы и др.

В водной среде света гораздо меньше, чем в наземно-воздушной. С глубиной быстрое убывание количества света связано с поглощением его водой. При этом лучи света с разной длиной волны поглощаются неодинаково. Соответственно сменяют друг друга с глубиной разные группы водорослей - зеленые, бурые и красные - специализированные на улавливании света с разной длиной волны.

Поглощение света зависит от степени прозрачности воды. Поэтому граница зоны фотосинтеза еще определяется чистотой водоема. В самых чистых водах зона фотосинтеза простирается до глубины 200 м, сумеречная зона - до 1500 м, глубже солнечный свет не проникает.

Помимо источника энергии, свет используется растениями и для других жизненных процессов - газообмене, размножении, обмене веществ, формообразовании. Свет вызывает в органах растений, например, движения типа искривлений, направленные на оптимальное использование света листьями (фототропизм).

Световой режим любого местообитания характеризуется интенсивностью прямого и рассеянного света, количеством света (годовой суммарной радиацией), его спектральным составом, а также альбедо - отражательной способностью поверхности, на которую падает свет.

Перечисленные элементы светового режима зависят от географического положения, высоты над уровнем моря, от рельефа, состояния атмосферы, характера земной поверхности, растительности, от времени суток, сезона года, солнечной активности и глобальных изменений в атмосфере.

По требованию к условиям освещения растения принято делить на экологические группы:

светолюбивые, или **гелиофиты** (от греч. "гелиос" - солнце, "фитон" - растение) - растения открытых, постоянно хорошо освещаемых местообитаний; таковы растения пустынь, степей, тундр, безлесных горных вершин;

тенелюбивые, или **сциофиты** /сциофиты/ (от греч. "сциа" - тень) - растения, которые в природе никогда не растут на открытых местах; это растения нижних ярусов тенистых лесов, пещер и глубоководные растения; они плохо переносят сильное освещение прямыми солнечными лучами (примеры - ветреница дубравная, майник двулистный, сочевичник весенний и др.);

теневыносливые, или **факультативные гелиофиты**, - растения, которые могут жить при полном солнечном освещении, но переносят и некоторое затенение; они легче других растений перестраиваются под влиянием изменяющихся условий освещения; к этой группе относятся многие растения, обычно произрастающие на лугах, лесных полянах, вырубках, ряд опушечных и даже некоторые типичные степные растения.

Для растений каждой экологической группы, особенно для гелиофитов и сциофитов, характерны общие приспособительные особенности (строение, форма и интенсивность окраски листьев, содержание в них хлорофилла, длина междоузлий и др.).

Наиболее общая адаптация растений к максимальному использованию фотосинтетически активной солнечной радиации - пространственная ориентация листьев. Различают три способа расположения листьев: вертикальное, горизонтальное и диффузное. При вертикальном расположении листьев, как, например, у многих злаков и осок, солнечный свет полнее поглощается в утренние и вечерние часы - при более низком стоянии солнца; при горизонтальной ориентации листьев полнее используются лучи полуденного солнца; при диффузном расположении листьев в разных плоскостях солнечная радиация в течение дня утилизируется наиболее полно. На севере, где высота стояния солнца меньше, больше встречается растений с вертикальным расположением листьев, на юге - с горизонтальным.

Свет в жизни гетеротрофов не является столь необходимым фактором, как для фотоавтотрофов. Однако в жизни животных световая часть спектра солнечного излучения играет важную роль.

Среди животных различают светолюбивые виды, или **фотофилы**, и тенелюбивые виды, или **фотофобы**; а также **эврифотные**, выносящие широкий диапазон освещенности, и **стенофотные**, переносящие узкоограниченные условия освещенности.

Свет для животных, в первую очередь, необходимое условие зрительной ориентации в пространстве. Рассеянные, отраженные от предметов лучи, воспринимаемые

органами зрения животных, дают им значительную часть информации о внешнем мире. Человек получает более 90% информации о внешнем мире через зрительный анализатор.

В процессе эволюции происходило постепенное усложнение зрительных анализаторов. Наиболее совершенные органы зрения - глаза позвоночных, головоногих моллюсков и насекомых. Они позволяют воспринимать форму и размеры предметов, их цвет, определять расстояние.

Отдельные виды животных могут сильно различаться по способности воспринимать разные лучи солнечного спектра. Для человека область видимых лучей - от фиолетовых до темно-красных. Некоторые животные, например гремучие змеи, видят инфракрасную часть спектра и ловят добычу в темноте.

Цветовое зрение широко распространено у позвоночных, ракообразных, насекомых и паукообразных. Способность к различению цвета, помимо наличия специальных фоторецепторов (колбочек), в значительной мере зависит от того, при каком спектральном составе излучения существует или активен вид. Большинство млекопитающих, ведущих происхождение от предков с сумеречной и ночной активностью, плохо различают цвета и видят все в черно-белом изображении.

Особенности зрения животных зависят от характера местообитания и образа жизни. У постоянных обитателей пещер (троглобионтов) или почвенных животных (педобионтов) глаза могут быть полностью или частично редуцированы (жуелицы, протеи, крот, слепыш и др.). Многие глубоководные животные лишены глаз. В ряде случаев у глубоководных организмов выработалась способность **кбиолуминесценции** (холодное свечение) за счет окисления сложных органических соединений (ночесветки, глубоководные рыбы, головоногие моллюски и др.). Биолуминесценция используется как средство для коммуникаций, а также хищниками для привлечения жертв и жертвами для отпугивания хищников.

Важное значение для животных и для растений играет продолжительность освещения и ритм чередования темного и светлого периодов суток. Реакция организмов на сезонные изменения длины дня называется **фотопериодизмом**.

ТЕМПЕРАТУРА

Температура - одно из важнейшее средовых условий, влияющих на жизнедеятельность организмов. Температура влияет на энергетику всех жизненных процессов. Так как в основе всех реакций живого организма, зависящих от температуры, в конечном счете лежат биохимические процессы, для них применимо правило зависимости скорости реакции от температуры - закон Вант-Гоффа, согласно которому при повышении температуры на 10°C реакция ускоряется в 2-3 раза.

Температура определяет границы существования жизни, при этом нормальное функционирование белков, как основных составляющих жизни, возможно в среднем от 0 до 50°C. При этом ряд организмов за счет биохимических и физиологических адаптаций сохраняют активное существование при температуре, выходящей за указанные пределы. Среди них - сине-зеленые водоросли, которые существуют даже при +85,2°C в Северной Америке и при +77°C в горячих ключах на Камчатке. Клетки дрожжевых грибов не теряют жизнеспособности при +90°C. В латентном состоянии температурные границы существования еще более расширяются. Так, споры некоторых бактерий выдерживают в течение нескольких минут нагревание до +180°C. В лабораторных условиях семена, пыльца и споры растений, нематоды, коловратки, цисты простейших, личинки насекомых и некоторые другие организмы после обезвоживания переносят температуры, близкие к абсолютному нулю - до -271,16°C, возвращаясь затем к активной жизни. Также в обезвоженном состоянии личинки насекомых в течение нескольких минут выдерживали температуру +102-104°C, сухие мхи могли существовать при температуре +100°C, а обезвоженные тихоходки и коловратки в течение 15 минут жили при температуре +151°C.

Таких экстремальные температурные условия перечисленные организмы выдерживают в состоянии анабиоза, при котором приостанавливаются все жизненные процессы.

В ходе эволюции у живых организмов выработались разнообразные приспособления, позволяющие регулировать метаболизм при изменениях температуры окружающей среды. Это достигается несколькими путями:

различными биохимическими и физиологическими перестройками (понижение точки замерзания растворов тела за счет биоантифризов; изменение набора, концентрации и активности ферментов и др.)

поддержанием температуры тела на более стабильном уровне, независимо от температуры среды, за счет высокого уровня метаболизма; тепло, вырабатываемое живыми организмами как побочный продукт биохимических реакций, может служить существенным источником повышения температуры их тела.

По отношению к температуре живые организмы делятся на несколько экологических групп.

Виды, предпочитающие холод, относятся к экологической группе **криофилов**. Они могут сохранять активность при температуре клеток в их организме до $-8-10^{\circ}\text{C}$. Кримофилия характерна для различных наземных организмов: бактерий, грибов, лишайников, мхов, членистоногих и других организмов, обитающих в условиях низких температур: в Арктике и Антарктике, в тундре, высокогорьях.

Виды, которые имеют оптимум жизнедеятельности в области высоких температур, относятся к группе **термофилов**. Термофилия характерна для многих групп микроорганизмов, нематод, личинок насекомых, клещей и других организмов, обитающих в аридных областях, в разлагающихся органических остатках и т.д.

Хорошо известна классификация организмов на гомойотермных и пойкилотермных. **Гомойотермные** - организмы, поддерживающие внутреннюю температуру тела на относительно постоянном уровне, при изменении температуры окружающей среды. **Пойкилотермные** - организмы, у которых температура тела широко варьирует в зависимости от температуры среды.

Существует также деление организмов на эндотермов и эктотермов. **Эктотермные** - организмы, получающие свое тепло из окружающей среды. **Эндотермные** - организмы, производящие большую часть собственного тепла в результате протекающего в его теле окислительного метаболизма. Все растения и подавляющее большинство животных относятся к эктотермным организмам, а настоящие эндотермные организмы - только птицы и млекопитающие.

Существуют примеры, несколько нарушающие подобные классификации. Многие организмы, относимые к пойкилотермным, наделены определенной способностью к регулированию температуры тела. Например, насекомые (пчелы, шмели) перед полетом разогревают тело до $35-40^{\circ}\text{C}$ благодаря незаметным мышечным сокращениям; у ночных бабочек перед полетом начинают дрожать крылья, что приводит к повышению температуры тела до $37-39^{\circ}\text{C}$. У акул и тунцов во время быстрого крейсерского плавания температура тела на $5-10^{\circ}\text{C}$ выше, чем температура воды. В то же время некоторые птицы и млекопитающие, т.е. гомойотермные животные, при необычно низких температурах ослабляют или приостанавливают эндотермическую регуляцию температуры тела. Во время зимней спячки или оцепенения (в неблагоприятный период) у гомойотермных животных температура тела понижается. Этот особый случай гомойотермии получил название - **гетеротермия**, при которой животные могут значительно изменять интенсивность метаболизма и активность в зависимости от климатических условий. К гетеротермным животным относятся некоторые птицы - колибри, стрижи, и млекопитающие - сурки, суслики, ежи, летучие мыши и др.

В любом случае, эктотермные организмы, в отличие от эндотермных, более зависимы от температуры внешней среды. У эктотермов, для каждого отдельного вида, после холодного угнетения нормальный обмен веществ восстанавливается при

определенной температуре, которая называется **температурным порогом развития**. Чем больше температура среды превышает пороговую, тем интенсивнее протекает развитие и, следовательно, тем скорее завершается прохождение отдельных стадий и всего жизненного цикла организма.

Устойчивость к температурным изменениям среды у наземных организмов очень различна и во многом зависит от того, в каком конкретном местообитании они существуют. Однако в целом наземные организмы значительно более эвритермны по сравнению с водными.

Температурный режим водоемов более стабилен, чем на суше, что связано с высокой теплоемкостью воды. Амплитуда годовых колебаний температуры в верхних слоях океана не более 10-15°C, в континентальных водоемах - 30-35°C. Для глубоких слоев воды характерно постоянство температуры. Нижний предел температуры воды даже в сильно соленых частях океанов (полярные воды, глубоководные слои) не опускается ниже -2°C. В связи с более устойчивым температурным режимом воды среди гидробионтов (обитателей водной среды), по сравнению с обитателями суши, чаще встречается stenothermность. Эвритермные виды встречаются в основном в мелких континентальных водоемах и на литорали морей. Понижение температуры воды вызывает у ряда пресноводных рыб спячку (карась, осетровые).

Живые организмы имеют различные адаптации к температурному режиму, отражающие уровень организации, характер местообитаний и образ жизни.

Растения, будучи неподвижными организмами, вынуждены существовать при тепловом режиме тех местообитаний, в которых они произрастают.

Растения умеренно холодного и умеренно теплого поясов эвритермны. Они переносят в активном состоянии колебания температур до 60°C. В латентном состоянии эта амплитуда может достигать 90°C и более. Растения дождевых тропических лесов stenothermны. Они не переносят ухудшения теплового режима и даже положительные температуры +5-+8°C для них губительны. Еще более stenothermны некоторые криофильные зеленые и диатомовые водоросли, а также цианобактерии, живущие на поверхности снегов высокогорий и арктических широт. Активная жизнь, в том числе размножение этих организмов, происходит при температуре, близкой к 0°C, когда поверхность снега оттаивает, чему способствует окраска водорослей (красная, зеленая, синяя, желтая, бурая), поглощающих солнечные лучи.

Растения отличаются очень слабыми возможностями регуляции собственной температуры. К ним относятся: биохимические, физиологические и некоторые морфологические перестройки. Тепло, образующееся в процессе метаболизма, быстро отдается растениями окружающей среде благодаря большой излучающей поверхности и трате на транспирацию. Основное значение в жизни растений имеет тепло, получаемое извне.

Температура растения вследствие нагревания солнечными лучами может быть выше температуры окружающего воздуха и почвы. У многих растений пустынь в полдень перегрев листьев достигает до 10-12°C по сравнению с окружающим воздухом. У подушковидного кактуса эта разница достигает 24°C.

Для высокогорных, тундровых и арктических растений характерна приземистость, подушковидные формы, прижатость листьев розеточных и полурозеточных побегов к субстрату, что является адаптациями к лучшему использованию тепла в условиях его недостатка.

К основным адаптациям растений против перегрева относятся - транспирация, охлаждающее тело; отражение и рассеивание лучей густым опушением или глянцевиной поверхностью листьев; положение листьев по отношению к полуденным лучам; мелкие размеры листьев, их слабая окраска; повышение термоустойчивости протоплазмы в результате закаливания.

В отличие от растений животные, обладающие мускулатурой, производят гораздо больше тепла. При сокращении мышц освобождается значительно больше тепловой энергии, чем при функционировании любых других органов и тканей. По сравнению с растениями животные обладают более разнообразными возможностями регулировать температуру тела.

К основным способам температурных адаптаций у животных относятся:

химическая терморегуляция - активное увеличение теплопродукции в ответ на понижение температуры среды;

физическая терморегуляция - изменение уровня теплоотдачи, способность удерживать тепло или рассеивать его избыток с помощью различных морфологических приспособлений (волосистой и перьевой покровы, распределение жировых запасов, строение кровеносной системы, испарение);

поведение животных - активное избегание крайних температур за счет перемещений в пространстве.

Способность к терморегуляции различна у гомойотермных и пойкилотермных животных. Последние отличаются более низким уровнем метаболизма и, следовательно, незначительной возможностью химической терморегуляции. Правда некоторые пойкилотермные животные способны поддерживать оптимальную температуру тела за счет работы мышц. У некоторых видов змей температура тела выше температуры среды на 5-7°C, за счет спазматических сокращений мускулатуры, что приводит к усилению энергетического обмена и в конечном счете к разогреванию тела этих животных. Однако у пойкилотермных животных с прекращением двигательной активности тепло перестает вырабатываться и быстро рассеивается по причине несовершенства механизмов физической терморегуляции.

Основные способы регуляции температуры у пойкилотермных животных - поведенческие. К ним относятся: перемена позы, активный поиск благоприятных микроклиматических условий, смена мест обитания, различные формы поведения, направленные создание нужного микроклимата (рытье нор, сооружение гнезд и т.д.). Так, например, сложное поведение общественных насекомых, строящих гнезда, обеспечивает им надежную терморегуляцию в их жилищах в течение нескольких поколений. Рыжие лесные муравьи за счет мышечной активности и скопления в ранневесенний период при внешней температуре от 0 до 13°C поддерживают температуру в гнезде на уровне 26-30°C, что требуется для развития расплода. Когда температура в месте скопления муравьев превосходит оптимальный уровень они рассредотачиваются.

Выживать при низких температурах пойкилотермным животным помогают биологические антифризы, которые понижают точку замерзания плазмы крови. У насекомых, например, при низких температурах роль антифриза играет глицерин. Содержание глицерина в тканях насекомых меняется в зависимости от сезона: зимой его концентрация возрастает, а летом падает. Так у гусениц одной из галлообразующих бабочек в середине зимы концентрация глицерина в жидкостях организма достигает 40%, что составляет 19% всего веса тела; это позволяет им переохлаждаться до -38°C.

У гомойотермных животных очень высокая способность к химической терморегуляции. Они отличаются высокой интенсивностью метаболизма и выработкой большого количества тепла. Постоянная температура тела у теплокровных поддерживается в результате усиления продукции тепла при понижении температуры окружающей среды и увеличения теплоотдачи организма при увеличении внешней температуры.

Физическая терморегуляция экологически более выгодна, поскольку осуществляется не за счет дополнительной выработки тепла, а за счет сохранения его в теле животного. Этот способ терморегуляции осуществляется при помощи рефлекторного сужения и расширения кровеносных сосудов кожи, противоточного теплообмена при кровоснабжении отдельных органов, теплоизолирующих покровов (волос, перьев),

испарительной теплоотдачи. У животных холодного климата теплоизолирующие свойства также выполняет слой подкожного жира (жировая клетчатка).

В жизни некоторых теплокровных животных имеет большое значение спячка - состояние пониженной биологической активности в неблагоприятных условиях, в частности температурных. При этом температура тела животного снижается до уровня температуры окружающей среды. В этот период температура влияет на метаболизм гомойотермных животных таким же образом, как и на пойкилотермных.

Большое значение в терморегуляции животных имеют размеры тела. Несмотря на то, что температура тела животных в принципе не зависит от их размеров, относительная теплопродукция у мелких животных выше. Это связано с тем, что с уменьшением размеров возрастает отношение поверхности тела к его объему, или массе (правило поверхности). Потери тепла происходят через поверхность, и для того чтобы не снизилась температура тела, животное должно производить тепло со скоростью, равной скорости его потери.

Для гомойотермных животных, также как и для пойкилотермных, важное значение имеют поведенческие способы регуляции теплообмена, которые очень разнообразны - изменение позы, поиск укрытий, сооружение нор и гнезд, миграции и др.

ВЛАЖНОСТЬ

Вода - необходимое условие жизни на Земле. Жизнь возникла в море и биохимические и физиологические процессы жизнедеятельности всех организмов в конечном счете протекают в воде, содержащейся в их органах, тканях и клетках. У наземных животных содержание воды в организме составляет от 45 до 95%.

Наземные животные окружены воздухом, содержание воды в котором ниже, чем в их собственном теле; поэтому все они обычно теряют воду путем испарения, а также при выведении с водой конечных продуктов метаболизма. Дефицит влаги - одна из существенных особенностей наземно-воздушной среды. Вся эволюция наземных организмов происходила в условиях приспособления к добычанию и сохранению влаги.

Режимы влажности воздуха на суше очень разнообразны - от полного и постоянного насыщения воздуха водяными парами в некоторых районах тропиков до практически полного их отсутствия в сухом воздухе пустынь. Велика также суточная и сезонная изменчивость содержания водяных паров в атмосфере. Водообеспечение наземных организмов зависит также от режима выпадения осадков, наличия водоемов, запасов почвенной влаги и т.п. Все это привело к развитию у наземных организмов множества различных адаптаций к различным режимам водообеспечения.

Наземные растения отличаются от наземных животных в двух существенных отношениях. Во-первых, надземные части растений испытывают такие же потери воды, как и животные, зато их подземные части (корни) непосредственно соприкасаются со средой, из которой с большей или меньшей легкостью (в зависимости от содержания воды в почве) они могут сразу же получить воду. Во-вторых, вода для растений в равной мере является и условием, и ресурсом, поскольку в основе питания растений лежит реакция между водой и двуокисью углерода в процессе фотосинтеза.

Наземные растения поглощают воду из почвы специализированными органами - корнями или ризоидами (мхи). Когда в непосредственной близости от корней запасы воды в почве истощаются, корни увеличивают активную поверхность путем роста, так что корневая система растений постоянно находится в движении.

У высших растений есть дополнительные пути поступления воды. Мхи, как и лишайники, могут поглощать воду всей поверхностью. Семена поглощают воду из почвы. Многие эпифиты (растения, живущие на поверхности других растений) поглощают воду из воздуха, насыщенного водяными парами (листьями, воздушными корнями). Поступившая в растение вода, расходуется на жизненные процессы.

По отношению к воде (влажности) выделяют ряд экологических групп. **Гидатофиты** - водные растения, целиком или почти целиком погруженные в воду (элодея, водяные лютики, валлиснерия и др.). **Гидрофиты** - наземно-водные растения, частично погруженные в воду. Растут по берегам водоемов, на болотах (тростник, калужница, частуха и др.). **Гигрофиты** - наземные растения, живущие в условиях повышенной влажности воздуха, часто на влажных почвах (бодяк, недотрога, рис, росянка и др.). **Мезофиты** - растения, живущие в условиях среднего увлажнения (различные древесные виды, кустарники, травянистые растения). **Ксерофиты** - растения, произрастающие в местах с недостаточным увлажнением (растения пустынь, степей, кустарниковых зарослей).

Среди основных адаптаций растений в отношении к водному фактору можно выделить следующие: 1) уменьшение потери воды (толстая восковая кутикула, опушенные листья, листья превращены в колючки или иглы, погруженные устьица, сбрасывание листьев); 2) увеличение поглощения воды (длинные корни, обширная корневая система); 3) запасание воды; 4) переживание неблагоприятного периода (в виде семян, луковиц или клубней).

Животные получают воду тремя основными путями: через питье, вместе с сочной пищей и в результате метаболизма (окисление и расщепление жиров, белков и углеводов). Некоторые животные (главным образом почвенные) могут впитывать воду через покровы (личинки насекомых). Удаление (потери) воды происходят путем испарения также через покровы или со слизистых оболочек дыхательных путей, а также путем выведения с продуктами метаболизма. Величина испарения воды зависит от влажности воздуха.

Многие животные могут совершенно обходиться без питьевой воды, получая влагу другими способами. К этой группе относятся, например, многие пустынные животные: антилопы, суслики, тушканчики, черепахи, различные насекомые - воду им заменяют зеленые растения.

Выделяют несколько экологических групп животных по отношению к влаге - **гигрофилы, ксерофилы и мезофилы**.

Гигрофилы - влаголюбивые виды (многие лесные, околотовные); ксерофилы - сухолюбивые виды (открытых пространств, главным образом пустынные); мезофилы - виды, занимающие промежуточное положение по отношению к влажности между гигро- и ксерофилами.

Регулирование водного баланса осуществляется поведенческими, морфологическими и физиологическими адаптациями.

К числу поведенческих приспособлений относятся: поиски водоемов, рытье нор и зарывание в грунт (почва, песок), выбор благоприятных местообитаний. К морфологическим адаптациям относятся особенности строения наружных покровов: ороговевшие покровы рептилий, раковины наземных моллюсков, эпикутикула у насекомых. Степень развития эпикутикулы зависит от режима влажности местообитаний насекомых и определяет их способность противостоять иссушению. Личинки, живущие в воде, почве, древесине и других влажных субстратах, как правило, полностью или частично лишены эпикутикулы. Возникновение ороговевшего эпидермиса у рептилий способствовало завоеванию ими суши. К физиологическим адаптациям относятся - образование метаболической воды, экономия воды при выделении продуктов метаболизма, выносливость к обезвоживанию, потоотделение и удаление воды со слизистых оболочек.

В условиях недостатка влаги большое значение у животных имеет использование метаболической воды, образующейся в результате окисления жиров и некоторых других веществ. При полном "сгорании" 1 г жира образуется 1,07 г воды. Жир откладывается у животных в специально предназначенных местах: у верблюда - в горбах; у тушканчиков, песчанок, мышиных лемурусов - в основании хвоста; у варана в хвосте. Запасы жира иногда значительны (у верблюда - до 110-120 кг). Верблюд может прожить без воды 45 дней.

Экономия воды при выведении продуктов метаболизма достигается за счет всасывания как можно большего количества воды в пищеварительной и выделительной системах (в зависимости от условий среды). Испарение воды (потоотделение через потовые железы или через слизистую), связанное с терморегуляцией, также обеспечивает регулирование водного обмена, но может быть причиной истощения водных ресурсов организма. Выносливость к обезвоживанию, как правило, выше у животных, подвергающихся тепловым перегрузкам. Для человека потеря воды, превышающая 10% массы тела, смертельна. Верблюды переносят потери воды до 27, овцы - до 23, собаки - до 17%.

ВОЗДУХ

Атмосферный воздух имеет важнейшее значение для живых организмов, в первую очередь, как источник кислорода для дыхания и углекислого газа для фотосинтеза. Озоновый слой атмосферы защищает живые организмы от вредного космического излучения.

Для существования наземных организмов особую важность имеют физические (плотность) и химические (газовый состав) особенности воздушной среды.



Газовый состав воздуха в приземном слое довольно однороден (азот - 78,1%, кислород - 21,0%, аргон - 0,9%, углекислый газ - 0,03% по объему).

Потребность в кислороде считается фундаментальным свойством всего живого. Он поглощается через дыхательные поверхности (жабры, легкие, трахеи, поверхность тела) и в организме используется для окисления органических субстратов с выделением энергии, необходимой для обеспечения процессов метаболизма и терморегуляции. Однако жизнь зародилась в бескислородной среде и некоторые организмы и сейчас функционируют по анаэробному типу. Эволюция автотрофов способствовала повышению содержания кислорода в атмосфере и стимулировало развитие более эффективной (с точки зрения скорости метаболизма) аэробной жизни. Образовавшийся озоновый экран обеспечил выход организмов на сушу.

В ряде случаев возникает недостаток свободного кислорода или даже его отсутствие (апоксия). Дефицит кислорода (гипоксия - низкая доступность кислорода) характерен для сильно загрязненных водоемов, скоплений разлагающихся растительных остатков и др. Некоторые животные реагируют на это перестройкой вентиляции и кровообращения.

Обитатели водной среды используют для дыхания кислород, поступающий в воду путем диффузии из атмосферного воздуха и за счет фотосинтетической деятельности водорослей. В насыщенной кислородом воде содержание кислорода примерно в 21 раз ниже, чем в воздухе. Растворимость кислорода в воде - 34,1 мл на 1 мл воды (при 15°C и давлении 1 атм). Растворимость кислорода в воде повышается при понижении температуры и солёности, и повышении давления.

Высокое содержание углекислого газа является условием нормального протекания фотосинтеза. В природе основным источником углекислого газа является почвенное дыхание, связанное с интенсивным дыханием почвенных микроорганизмов и животных. В современных условиях дополнительным источником углекислого газа является хозяйственная деятельность человека.

Азот для большинства наземных организмов представляет инертный газ, но некоторые прокариоты - азотфиксирующие бактерии и сине-зеленые водоросли используют азот для синтеза аммиака и затем аминокислот, а денитрифицирующие бактерии возвращают азот из нитратов почвы в атмосферу.

Низкая плотность воздуха определяет его малую подъемную силу и незначительную опорность, поэтому обитатели наземно-воздушной среды обладают собственной опорной системой, поддерживающей тело: растения - механическими

тканями, животные - твердым или гидростатическим скелетом. В качестве опоры служит и поверхность земли.

Малая плотность воздуха определяет низкую сопротивляемость перемещению, что способствовало развитию полета в некоторых группах животных. К активному полету способны 75% видов всех наземных животных.

ПОЧВА И РЕЛЬЕФ

Свойства грунта и рельеф местности влияют на условия жизни наземных организмов, в первую очередь растений. Свойства земной поверхности, оказывающие воздействие на ее обитателей, объединяют названием эдафические факторы среды (от греч. эдафос - основание, почва). Среди свойств почвы, влияющих на существование наземных организмов, важнейшее значение имеют: кислотность, структура, соленость, количество зольных элементов.

Рельеф местности, или топография, влияет на горизонтальное и вертикальное распределение живых организмов. Важнейшим топографическим фактором является высота с изменением которой меняются физические условия обитания организмов (температура, давление, концентрация газов и др.).

ПОГОДА И КЛИМАТ

Живые организмы находятся в значительной зависимости от погоды. Погода - состояние атмосферы в определенном месте в определенный момент или в ограниченный промежуток времени (сутки, месяц). Характеризуется метеорологическими элементами и их изменением. К метеорологическим элементам относятся: температура, давление, влажность воздуха, ветер, облачность и осадки, продолжительность солнечного сияния и т.д. Погодные условия оказывают влияние на суточную активность животных, фотосинтетическую активность растений, размножение, рост и др.

Многолетний режим погоды называется климатом. Климат определяется географическими условиями района. Разнообразие климатических условий создает необычайное разнообразие условий жизни на суше.

Локальные особенности климата в приземном слое воздуха называются микроклиматом. Выделяют микроклимат цветков, лесов, полей, опушек, полей и др. Различия в микроклимате между разными типами местообитаний определяют различия в фауне и флоре. Например между лесными и открытыми экосистемами в одной местности. Кроме того, в пределах одной экосистемы, например леса, микроклимат также неоднороден (опушка, центр леса, просека, вырубка, поляна, овраг, характер древесной растительности).

1. 7 Лекция № 7 (2 часа).

Тема: «Биотические факторы и их влияние на биологические объекты»

1.7.1 Вопросы лекции:

1.7.2 Краткое содержание вопросов:

1.

Биотические факторы (от греч. *Biotikos* — жизненный) — формы воздействия организмов друг на друга как внутри вида, так и между различными видами.

Беклемишев В. Н. разделил биотические факторы на 4 группы (виды взаимодействия):

- топические — по изменению среды (разрывание почвы)

- трофические — пищевые отношения (продуценты, консументы, редуценты)
- фабрические — по жилищу (паразитические черви используют организм как среду обитания)
- форические — по переносу (рак-отшельник переносит актинию)

Действие биотических факторов выражается в форме взаимовлияний одних организмов на жизнедеятельность других организмов и всех вместе на среду обитания. Различают прямые и косвенные взаимоотношения между организмами.

Внутривидовые взаимодействия между особями одного и того же вида складываются из группового и массового эффектов и внутривидовой конкуренции.

Межвидовые взаимоотношения значительно более разнообразны. Возможные типы комбинации отражают различные типы взаимоотношений:

1. нейтраллизм (0;0) — взаимоотношения между организмами не приносят друг другу ни вреда, ни пользы

2. комменсализм (0;+) — совместное сожительство организмов разных видов, при котором один организм использует другой как жилище и источник питания, но не причиняет вреда партнеру. Например, некоторые морские полипы, поселяясь на крупных рыбах, в качестве пищи используют их испражнения. В желудочно-кишечном тракте человека находится большое количество бактерий и простейших, питающихся остатками пищи и не причиняющих вреда хозяину.

- синойкия (квартиранство) — сожительство, при котором особь одного вида использует особь другого вида только как жилище, не принося своему «живому дому» ни пользы, ни вреда. Например, пресноводная рыбка горчак откладывает икринки в мантийную полость двухстворчатых моллюсков. Развивающиеся икринки надежно защищены раковиной моллюска, но они безразличны для хозяина и не питаются за его счет.

3. аменсализм (0;-) — это взаимоотношения между организмами, при которых один несет ущерб, а другому они безразличны. Например, грибок пеницилл выделяет антибиотик, убивающий бактерий, но вторые на грибок никак не влияют.

4. мутуализм (взаимовыгодный симбиоз +;+) — совместное сожительство организмов разных видов, приносящее взаимную пользу. Например, лишайники являются симбиотическими организмами, тело которых построено из водорослей и грибов. Нити гриба снабжают клетки водоросли водой и минеральными веществами, а клетки водорослей осуществляют фотосинтез и, следовательно, снабжают гифы грибов органическими веществами.

- протокооперация (кооперация) — это полезные взаимоотношения организмов, когда они могут существовать друг без друга, но вместе им лучше. Например, рак-отшельник и актиния, акулы и рыбы-прилипалы.

5. ресурс-эксплуататор (+;-).

- паразитизм — это форма антагонистического сожительства организмов, относящихся к разным видам, при котором один организм (паразит), поселяясь на теле или в теле другого организма (хозяина), питается за его счет и причиняет вред. Безвредное действие паразитов складывается из механического повреждения тканей хозяина, отравления его продуктами обмена, питания за его счет. Паразитами являются все вирусы, многие бактерии, грибы, простейшие, некоторые черви и членистоногие. В отличие от хищника паразит использует свою жертву длительно и далеко не всегда приводит её к смерти. Нередко вместе со смертью хозяина погибает и паразит. Связь паразита с внешней средой осуществляется опосредованно через организм хозяина.

- хищничество — антагонистические взаимоотношения паразитов и хищников со своими жертвами поддерживают численность популяции одних и других на определенном относительно постоянном уровне, что имеет большое значение в выживании видов.

6. Антибиоз (-;-). Например, конкуренция — антагонистические отношения между организмами (видами), связанные борьбой за пищу, самку, место обитания и другие ресурсы

1. 8 Лекция № 8 (2 часа).

Тема: «Трофическая структура биоценозов»

1.8.1 Вопросы лекции:

1. Понятие биоценоза
2. Видовая структура биоценоза
3. Пространственная и пищевая структура биоценоза

1.8.2 Краткое содержание вопросов:

1. ПОНЯТИЕ БИОЦЕНОЗА

Организмы не обитают на Земле как независимые особи. Они образуют в природе закономерные комплексы. Немецкий гидробиолог К. Мёбиус в конце 70-х гг. XIX в. изучал комплексы донных животных — скопления устриц (устричные банки). Он наблюдал, что вместе с устрицами здесь встречались и такие животные, как морские звезды, иглокожие, мшанки, черви, асцидии, губки и др. Ученый сделал вывод, что эти животные живут совместно, в одном местообитании, не случайно. Они нуждаются в тех же условиях, что и устрицы. Такие группировки появляются благодаря сходным требованиям к факторам окружающей среды. Комплексы живых организмов, постоянно встречающихся вместе в различных пунктах одного и того же водного бассейна при наличии одинаковых условий существования, Мёбиус назвал биоценозами. Термин «биоценоз» (от греч. *bios* — жизнь и *koinos* — общий) был введен им в научную литературу в 1877 г.

Заслуга Мёбиуса в том, что он не только установил наличие органических сообществ и предложил для них название, но и сумел раскрыть многие закономерности их формирования и развития. Тем самым были заложены основы важного направления в экологии — биоценологии (экология сообществ).

Биоценотический уровень — второй (после популяции) над- организменный уровень организации живых систем. Биоценоз — это довольно устойчивое биологическое образование, обладающее способностью к самоподдержанию своих природных свойств и видового состава при внешних воздействиях, вызываемых изменениями климатических и других факторов. Устойчивость биоценоза определяется не только устойчивостью входящих в него популяций, но и особенностями взаимодействия между ними.

Биоценоз — это исторически сложившиеся группировки растений, животных, грибов и микроорганизмов, населяющие относительно однородное жизненное пространство (участок суши или водоема).

Итак, каждый биоценоз состоит из определенной совокупности живых организмов, относящихся к разным видам. Но известно, что особи одного вида объединяются в

природные системы, которые называются популяциями. Поэтому биоценоз может быть определен также и как совокупность популяций всех видов живых организмов, заселяющих общие места обитания.

Следует отметить, что термин «биоценоз» получил распространение в научной литературе на немецком и русском языках, а в англоязычных странах ему соответствует термин «сообщество» (community). Однако, строго говоря, термин «сообщество» не является синонимом термину «биоценоз». Если биоценоз можно назвать многовидовым сообществом, то популяция (составная часть биоценоза) — это одновидовое сообщество.

В состав биоценоза входят совокупность растений на определенной территории - **фитоценоз** (от греч. phyton — растение); совокупность животных, проживающих в пределах фитоценоза, — **зооценоз** (от греч. zoon — животное); **микробиоценоз** (от греч. mikros — малый + bios — жизнь) — совокупность микроорганизмов, населяющих почву. Иногда в качестве отдельного составляющего элемента в биоценоз включают **микоценоз** (от греч. mykes — гриб) — совокупность грибов. Примерами биоценозов являются лиственный, еловый, сосновый или смешанный лес, луг, болото и т.д.

Однородное природное жизненное пространство (часть абиотической среды), занимаемое биоценозом, называется **биотоп**. Это может быть участок суши или водоема, берег моря или склон горы. Биотоп — неорганическая среда, которая является необходимым условием существования биоценоза. Биоценоз и биотоп тесно взаимодействуют между собой.

Масштабы биоценозов могут быть различными — от сообществ лишайников на стволах деревьев, моховых кочек на болоте или разлагающегося пня до населения целых ландшафтов. Так, на суше можно выделить биоценоз суходольного (незаливаемого водой) луга, биоценоз сосняка-беломошника, биоценоз ковыльной степи, биоценоз пшеничного поля и т.д.

В конкретный биоценоз включаются не только организмы, постоянно обитающие на определенной территории, но и те, которые оказывают существенное воздействие на него. Например, многие насекомые размножаются в водоемах, где служат важным источником питания рыб и некоторых других животных. В молодом возрасте они входят в состав водного биоценоза, а во взрослом состоянии ведут наземный образ жизни, т.е. выступают как элементы сухопутных биоценозов. Зайцы могут питаться на лугу, а обитать в лесу. То же касается многих видов лесных птиц, которые ищут себе пропитание не только в лесу, но и на прилегающих лугах или болотах.

2. ВИДОВАЯ СТРУКТУРА БИОЦЕНОЗА

Видовая структура биоценоза — это совокупность составляющих его видов. В одних биоценозах могут преобладать животные виды (например, биоценоз кораллового рифа), в других биоценозах главную роль играют растения: биоценоз пойменного луга, ковыльной степи, елового, березового, дубового леса. Количество видов (видовое разнообразие) в различных биоценозах разное и зависит от их географического положения. Самая известная закономерность изменения видового разнообразия — его уменьшение от тропиков в сторону высоких широт. Чем ближе к экватору, тем богаче и разнообразнее флора и фауна. Это относится ко всем формам жизни, от водорослей и лишайников до цветковых растений, от насекомых до птиц и млекопитающих.

В дождевых лесах бассейна Амазонки на площади около 1 га можно насчитать до 400 деревьев более чем 90 видов. Кроме этого, многие деревья служат опорой для других

растений. На ветвях и стволе каждого дерева произрастают до 80 видов эпифитных растений.

Примером видового разнообразия может служить один из вулканов на Филиппинах. На его склонах произрастает больше древесных видов, чем на всей территории США!

В отличие от тропиков биоценоз соснового леса в условиях умеренной зоны Европы может включать максимум 8-10 видов деревьев на 1 га, а на севере таежной области на такой же площади присутствуют 2-5 видов.

Наиболее бедными по набору видов биоценозами являются альпийские и арктические пустыни, самыми богатыми — тропические леса. В тропических лесах Панамы обитает в три раза больше видов млекопитающих и птиц, чем на Аляске.

Простым показателем разнообразия биоценоза является общее число видов, или видовое богатство. Если какой-либо вид растения (или животного) количественно преобладает в сообществе (имеет большую биомассу, продуктивность, численность или обилие), то такой вид называется **доминантом**, или **доминирующим видом** (от лат. *dominans* — господствующий). Доминантные виды есть в любом биоценозе. Например, в ельнике ели, используя основную долю солнечной энергии, наращивают наибольшую биомассу, затеняют почву, ослабляют движение воздуха и создают массу неудобств для жизни других обитателей леса.

3. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА БИОЦЕНОЗА

Виды могут по-разному распределяться в пространстве в соответствии с их потребностями и условиями местообитания. Такое распределение видов, составляющих биоценоз, в пространстве называется **пространственной структурой биоценоза**. Различают его вертикальную и горизонтальную структуры.

Вертикальная структура биоценоза образована отдельными его элементами, особыми слоями, которые называются ярусами. **Ярус** - совместно произрастающие группы видов растений, различающиеся по высоте и положению в биоценозе ассимилирующих органов (листья, стебли, подземные органы — клубни, корневища, луковицы и т.п.). Как правило, разные ярусы образованы разными жизненными формами (деревьями, кустарниками, кустарничками, травами, мхами). Наиболее четко ярусность выражена в лесных биоценозах.

Первый, **древесный, ярус** обычно состоит из высоких деревьев с высоко расположенной листвой, которая хорошо освещается солнцем. Неиспользованный свет может поглощаться деревьями, образующими второй, **подпологовый, ярус**.

Ярус подлеска составляют кустарники и кустарниковые формы древесных пород, например орешник, рябина, крушина, ива, яблоня лесная и т.п. На открытых местах в нормальных экологических условиях многие кустарниковые формы таких пород, как рябина, яблоня, груша, имели бы вид деревьев первой величины. Однако под пологом леса, в условиях затенения и нехватки элементов питания, они обречены на существование в виде низкорослых, зачастую не лающих семян и плодов деревьев. По мере развития лесного биоценоза такие породы никогда не выйдут в первый ярус. Этим они отличаются от следующего яруса лесного биоценоза.

К **ярусу подроста** относятся молодые невысокие (от 1 до 5 м) деревца, которые в перспективе смогут выйти в первый ярус. Это так называемые лесообразующие породы — ель, сосна, дуб, граб, береза, осина, ясень, ольха черная и др. Данные породы могут достичь первого яруса и образовать биоценозы со своим господством (лесные массивы).

Под пологом древесных и кустарниковых пород располагается **травяно-кустарничковый ярус**. Сюда относятся лесные травы и кустарнички: ландыш, кислица, земляника, брусника, черника, папоротники.

Напочвенный слой мхов и лишайников формирует **мохово-лишайниковый ярус**.

Итак, в лесном биоценозе выделяются древостой, подлесок, подрост, травяной покров и мохово-лишайниковый ярус.

В состав ярусов не включают лианы, эпифиты (растения, проживающие на других растениях, но не являющиеся паразитами, например мхи и лишайники на стволах деревьев), а также растения-паразиты, которые выделяются в группу **внеярусной растительности**, поскольку отнести их к какому-либо конкретному ярусу затруднительно. В лесах умеренного пояса можно выделить 2-3 (реже больше) яруса. В тропических лесах ярусы выделить довольно сложно, хотя разные виды деревьев характеризуются разной высотой.

Подобно распределению растительности по ярусам, в биоценозах разные виды животных также занимают определенные уровни. В почве живут почвенные черви, микроорганизмы, землеройные животные. В листовом опаде, на поверхности почвы обитают различные многоножки, жуки, клещи и другие мелкие животные. В верхнем пологом леса гнездятся птицы, причем одни могут питаться и гнездиться ниже верхнего яруса, другие — в кустарниках, а третьи — возле самой земли. Крупные млекопитающие обитают в нижних ярусах.

Ярусность присуща биоценозам океанов и морей. Разные виды планктона держатся различной глубины в зависимости от освещения. Разные виды рыб обитают на разной глубине в зависимости от того, где они находят себе пропитание.

Особи живых организмов распределены в пространстве неравномерно. Обычно они составляют группировки организмов, что является приспособительным фактором в их жизни. Такие группировки организмов определяют **горизонтальную структуру биоценоза** — горизонтальное распределение особей, образующих различного рода узорчатость, пятнистость каждого вида.

Примеров такого распределения можно привести множество: это многочисленные стада зебр, антилоп, слонов в саванне, колонии кораллов на морском дне, косяки морских рыб, стаи перелетных птиц; заросли тростников и водных растений, скопления мхов и лишайников на почве в лесном биоценозе, пятна вереска или брусники в лесу.

К элементарным (структурным) единицам горизонтального строения растительных сообществ относятся микроценоз и микрогруппировка.

Микроценоз (от греч. *micros* — малый) — наименьшая по размерам структурная единица горизонтального расчленения сообщества, в которую входят все ярусы. Почти каждое сообщество включает комплекс микросообществ или микроценозов.

Микрогруппировка - сгущение особей одного или нескольких видов в пределах яруса, внутриярусные мозаичные пятна. Например, в моховом ярусе можно выделить различные пятна мхов с доминированием одного или нескольких видов. В травяно-кустарничковом ярусе встречаются черничные, чернично-кисличные, голубично-сфагновые микрогруппировки.

Наличие мозаичности имеет важное значение для жизни сообщества. Мозаичность позволяет более полно использовать различные типы микроместообитаний. Особям, образующим группировки, свойственна высокая выживаемость, они наиболее эффективно используют пищевые ресурсы. Это ведет к увеличению и разнообразию видов в биоценозе, способствует его устойчивости и жизнеспособности.

ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА БИОЦЕНОЗА

Взаимодействие организмов, занимающих определенное место в биологическом круговороте, называется **трофической структурой биоценоза**.

В биоценозе различают три группы организмов.

1. **Продуценты** (от лат. *producens* — производящий) — организмы, синтезирующие из неорганических веществ (главным образом воды и двуокиси углерода) все необходимые для жизни органические вещества, используя солнечную энергию (зеленые растения, цианобактерии и некоторые другие бактерии) или энергию окисления неорганических веществ (серобактерии, железобактерии и др.). Обычно под продуцентами понимают зеленые хлорофиллоносные растения (автотрофы), дающие первичную продукцию. Общий вес сухого вещества фитомассы (массы растений) оценивается в $2,42 \times 10^{12}$ т. Это составляет 99 % всего живого вещества земной поверхности. И лишь 1 % приходится на долю гетеротрофных организмов. Поэтому только растительности планета Земля обязана существованию на ней жизни. Именно зеленые растения создали необходимые условия для появления и существования вначале разнообразных доисторических животных, а затем и человека. Погибая, растения аккумулировали энергию в отложениях каменного угля, торфе и даже нефти.

Растения-продуценты дают человеку пищу, сырье для промышленности, лекарства. Они очищают воздух, задерживают пыль, смягчают температурный режим воздуха, приглушают шумы. Благодаря растительности существует то огромное разнообразие животных организмов, которыми населена Земля. Продуценты составляют первое звено в пищевой цепи и лежат в основе экологических пирамид.

2. **Консументы** (от лат. *consumo* — потребляю), или потребители, — гетеротрофные организмы, которые питаются готовым органическим веществом. Консументы сами не могут строить органическое вещество из неорганического и получают его в готовом виде, питаясь другими организмами. В своих организмах они преобразуют органику в специфические формы белков и других веществ, а в окружающую среду выделяют образующиеся в процессе их жизнедеятельности отходы.

К консументам (потребителям) относятся животные и человек, а также растения-паразиты, которые в своих клетках не имеют хлорофилла и не могут самостоятельно образовывать органические вещества.

Кузнечик, заяц, антилопа, олень, слон, т.е. травоядные животные, — это консументы первого порядка. Жаба, схватившая стрекозу, божья коровка, питающаяся тлей, волк, охотящийся за зайцем, — все это консументы второго порядка. Аист, поедающий лягушку, коршун, уносящий в небо цыпленка, змея, заглатывающая ласточку, — консументы третьего порядка.

3. **Редуценты** (от лат. *reducens, reducentis* — возвращающий, восстанавливающий) — организмы, разрушающие мертвое органическое вещество и превращающие его в неорганические вещества, а их, в свою очередь, усваивают другие организмы (продуценты).

Основными редуцентами являются бактерии, грибы, простейшие, т.е. находящиеся в почве гетеротрофные микроорганизмы. Если снижается их активность (например, при использовании человеком пестицидов), ухудшаются условия для продукционного процесса растений и консументов. Мертвые органические остатки, будь то древесный пень или труп какого-либо животного, не исчезают в никуда. Они подвергаются гниению. Но мертвая органика не может перегнить сама по себе. В качестве «могильщиков» выступают редуценты (деструкторы, разрушители). Они окисляют мертвые органические остатки до CO_2 , H_2O и простых солей, т.е. до неорганических составляющих, которые снова могут быть вовлечены в круговорот веществ, тем самым замыкая его.

1. 9 Лекция № 9 (2 часа).

Тема: «Экологические аспекты хронобиологии»

1.9.1 Вопросы лекции:

1. Отсчет времени в организме (физиологические часы)
2. Экспериментальное изучение суточных (циркадных) ритмов

1.9.2 Краткое содержание вопросов

1. Отсчет времени в организме (физиологические часы)

Одним из самых существенных факторов, оказывающих влияние на организм, является время; физиологический механизм отсчета времени чрезвычайно сложен. Этот отсчет осуществляется деятельностью каждого отдельного органа, его обменом веществ, элементами движения, секреторными циклами и т. д. По существу, каждая отдельная физиологическая система, каждый орган имеют свой отсчет времени, который может быть охарактеризован периодами покоя и деятельности.

Однако при изучении жизни целого ряда животных исследователь встречается с отсчетом времени целым организмом, причем этот отсчет может регистрировать микро- и макроинтервалы. Можно различать отсчеты времени в организме длительные, протяженные и короткие, в течение которых часто периоды покоя и деятельности чередуются.

Отсчет длительных периодов времени связан прежде всего с суточными и сезонными циклами, которые накладываются на явления индивидуального развития животных, протекающие, как было показано выше, по собственным закономерностям, также связанным подчас с еще более значительными периодами времени. Сложные или более простые комбинации этих факторов, их сочетание и определяют протекание повторяющихся физиологических реакций животных во времени и ритмику физиологического состояния организма — физиологические «часы».

Постоянно повторяющиеся физиологические изменения, протекающие во времени, можно наблюдать на любых отрезках его, начиная от микроинтервалов, связанных с элементарными процессами возбуждения живых клеток и тканей, и кончая такими большими интервалами, как суточная и сезонная периодика. Для физиологии целого организма в экологическом аспекте наибольшее значение имеют макроинтервалы времени. Хорошо известно, что многие физиологические функции и поведение организма претерпевают строго циклические изменения, приуроченные к таким же циклическим изменениям во внешней среде. Наиболее ярко проявляется в этом смысле суточный ритм, происхождение которого несомненно связано с суточным космическим циклом, с суточными циклическими изменениями освещения, температуры, отчасти влажности и с суточными циклическими изменениями поведения других организмов. Суточный ритм широко распространен не только у высших млекопитающих, но и у беспозвоночных. Широко известно, что отсчет времени на протяжении суток имеет место у насекомых (часы лета и активности у комаров), актиний, где эта активность выражается в раскрывании щупалец во время приливов и свертывании при отливах. Последнее наблюдается даже у актиний, помещенных в аквариум с постоянным уровнем воды.

Отсчет времени представляет собой широко распространенное общее физиологическое явление. У млекопитающих и птиц оно получает яркое выражение не только в двигательном поведении, но и в глубоких изменениях физиологических функций, в частичных изменениях гомеостаза. Так, у дневных птиц в течение суток можно

наблюдать характерные фазы перехода от покоя к деятельности на рассвете и от деятельности к покою с наступлением сумерек (большая синица). Одновременно резко изменяются температура тела (на 1-3—4°C), дыхание, частота сердечных сокращений. Изменения вегетативных функций наблюдаются даже тогда, когда животное остается в полное покое. Эти факты представляют наибольший интерес для исследования, так как позволяют выявить циклические и закономерные изменения центральной регуляции физиологических функций животных в состоянии покоя.

Суточные циклы у млекопитающих протекают очень различно и в значительной мере соответствуют поведению животных, образу их жизни (дневные, ночные, сумеречные животные). Однако соотношение между двигательной активностью — поведением и циклическими изменениями физиологических функций у разных видов резко отличается.

Наиболее ярко выражена зависимость между двигательной активностью и состоянием вегетативных функций у представителей отряда летучих мышей (*Chiroptera*). Многие виды палеарктических видов летучих мышей в период дневного покоя (летом в сезон активности) являются пойкилотермными организмами с температурой тела, почти равной температуре окружающей среды, с редким пульсом, редким дыханием и с очень низкой возбудимостью отдельных анализаторов. Такое животное не в состоянии быстро реагировать. Например, в ответ на раздражение пучком света, направленным на нее, летучая мышь улетает не сразу, а после длительного периода разогревания, во время которого резко увеличивается обмен веществ — теплопродукция, повышается температура тела, учащается дыхание, возрастает частота пульса и повышается возбудимость нервного и мышечного аппаратов. Только по окончании периода разогревания летучая мышь может взлететь.

Очень глубокие различия в физиологическом состоянии наблюдаются и в разные часы суток; у летучих мышей они связаны с периодом их суточной активности. Многие виды летучих мышей летают только в течение нескольких вечерних или ночных часов, когда вертикальные токи воздуха поднимают с земли огромное количество насекомых, которыми эти животные питаются.

Для летучих мышей, обитающих в наших широтах, характерна вечерняя и ночная гомойотермия и утренняя и дневная пойкилотермия. В основе этих изменений физиологического состояния лежит так называемый циркадный ритм, т. е. врожденные периодические колебания центральных и периферических аппаратов, обеспечивающих гомеостазис.

Циркадные ритмы могут возникать и поддерживаться непосредственно без периодического влияния на организм факторов внешней среды. Это можно показать на следующем примере. Так, если отделить летучую мышь от стада и поместить в изолированную камеру, то в часы активности всего стада в пещере у нее можно наблюдать описанные выше явления разогревания — калорификации. Последние наблюдаются даже во время зимней спячки, и хотя колебания температуры и обмена веществ при этом очень невелики, они все же отмечают периоды ночной активности и дневного покоя, имевшие место в летний период. Эти явления продолжаются месяцами во время всей зимней спячки и свидетельствуют об отсчете времени организмом, его центральной нервной системой.

Физиологические сдвиги в организме летучих мышей — это наиболее яркий пример суточных изменений у высших организмов.

Циркадные ритмы представляют огромную область явлений в живой природе. Они охватывают как растительный, так и животный мир, но физиологические изменения, наблюдающиеся при этом, различны у животных различных систематических групп. Если у растительных организмов циркадные ритмы охватывают главным образом процессы фотосинтеза (фотопериодизм), то у животных они включают изменение обмена веществ и двигательной активности. Особенно большое значение имеет исследование зависимости

между природными суточными циклами (освещения, температуры среды, условий питания и т. д.) и суточными циклическими изменениями физиологических процессов в организме.

Механизмы физиологических часов можно наблюдать на всех уровнях физиологической интеграции — клеточном, органном, уровне целого организма. Как общее правило, клеточные ритмы в значительной мере находятся в большей зависимости от циклических факторов внешней среды, чем ритмы целого организма, особенно высшего. У человека образование множественных суточных ритмов практически невозможно.

Клеточные процессы во многом протекают ритмично. Такие явления, как синтез нуклеиновых кислот, объединение молекул РНК и белка в рибосомы, синтез белка на рибосомах повторяются в клетках ритмически. Существует и циркадный суточный ритм в образовании нуклеиновых кислот в печени мышей (Halberg, Halberg, Barnum, Bittner, 1959). Имеются данные о суточном ритме синтеза некоторых ферментов в крови. Можно предполагать, что регулирование во времени происходит с участием обратной связи. Накопление продуктов обмена ведет к торможению процесса. Время от начала до конца цикла является своеобразным маятником, регулирующим весь ход процесса. Наконец, хорошо выражен суточный ритм митотической активности клеток.

Большое значение в формировании физиологических часов имеют гормоны. У насекомых здесь большую роль играет нейросекреторная система, в частности подглоточного ганглия. Инерция суточного ритма черного таракана связана с инерцией выделения нейросекрета (Нагкег, 1960). Здесь выделение гормона под влиянием темноты поддерживает ночную активность и связано с активностью многих внутрисекреторных образований (прилежащих тел, околосердечной железы).

У высших животных и у человека механизм отсчета времени связывается с гипоталамусом. Это влияние гипоталамуса гуморально распространяется на кору надпочечников, что приводит к суточному циклу образования кортикостероидов. Значительную роль в суточном цикле играет кора головного мозга, или высшие отделы центральной нервной системы, связанные с образованием условных рефлексов на время. Последние могут быть образованы на разные интервалы времени у всех высших организмов, но только у обезьян и человека (кроме летучих мышей, о которых речь была выше) включают кроме элементов двигательной активности сосудистых реакций и значительные сдвиги температуры тела, обмена веществ и т. д. Однако эти изменения сложнорефлекторные, т. е. они включают как условные рефлексы на время, так и непосредственное влияние режима освещения на возбудимость гипоталамической области.

2. Экспериментальное изучение суточных (циркадных) ритмов

Исследованиями последних лет установлено, что суточный ритм физиологических процессов, в особенности двигательной активности, является одной из основных особенностей жизнедеятельности всех живых существ. Лучше всего дневная суточная активность выражена у большинства видов воробьиных птиц, а из млекопитающих — у обезьян и человека. Столь же ярко выражена суточная ночная активность у летучих мышей и ночных птиц.

Если исключить летучих мышей, о которых подробно речь шла выше, то наиболее яркие и столь же хорошо выраженные сдвиги имеют место у обезьян, суточные колебания температуры тела которых составляют 4 — 5° С. У человека суточные изменения температуры тела достигают 1°С.

В течение суток претерпевают закономерные колебания также частота дыхания, состав альвеолярного воздуха, состав крови, мочи, потоотделение, работа сердца (резко меняется характер электрокардиограммы), мышечная и умственная работоспособность, отделение желудочного сока и т. д. Сейчас уже собрано большое количество фактов, касающихся этой стороны динамики физиологических функций человека.

У ряда животных почти не удастся наблюдать суточные изменения физиологических функций (хищные, собаки), у грызунов резко изменяется периодика двигательной активности, но это не сопровождается значительными изменениями физиологических функций, как у обезьяны, человека и особенно у летучих мышей.

Каков механизм образования и поддержания суточной периодики? Как формируются эти суточные циклы физиологического состояния, представляющие собой фон, на который воздействуют все раздражители и который определяет в значительной мере ответы организма на эти раздражители? Самые старые и достаточно научно аргументированные теории считали суточный ритм врожденной реакцией; суточную активность, изменения физиологических функций — отражением космического цикла на животный организм. Опыты на человеке и отчасти на животных подтверждали это положение. У человека в условиях эксперимента практически невозможно изменить суточный ритм. Даже переход на работу в ночные часы не изменяет обычного суточного ритма. Данные, полученные при изучении таких постоянных представителей ночного труда, как сторожа, показали, что иногда наблюдаются какие-то элементы нарушения суточного ритма, но далеко не у всех и не всегда. Было, например, показано, что напряженный труд ответственных работников на железнодорожном транспорте в течение всей Великой Отечественной войны, т. е. в условиях совершенно нерегулярного режима сна и бодрствования, не изменил суточных колебаний температуры тела; они остались в пределах нормы.

Между тем имеются уже довольно старые данные (Osborne, 1909) и более новые (Кандрор, 1954) о том, что при переезде в экваториальном направлении (из Лондона в Мельбурн и из Владивостока в Москву) суточный ритм человека постепенно перестраивается в соответствии с географической долготой места.

При изменении режима сна и бодрствования в условиях полярной ночи датский физиолог Линдхардт (Lindhardt, 1907) наблюдал полное извращение суточной кривой температуры тела и ритма дыхания. Однако это происходит лишь при полном изменении всей окружающей человека обстановки.

Опыты с изоляцией человека от окружающей среды и изменением продолжительности суток путем изменения скорости движения стрелок часов были поставлены американским исследователем Клейтманом (Kleitman, 1939). Оказалось, что 21-часовые сутки для человека являются пределом укорочения естественных суток, создающих часть функций (температуры тела и др.). Предел удлинения суток — 28-часовой ритм. У разных людей наблюдаются большие различия в пределах суточного ритма. Это выявилось в исследованиях Лоббана (Lobban, 1957), когда члены семьи, выехавшей в условия полярного дня в Гренландию, совершенно неодинаково реагировали на искусственно созданное извращение суточного режима сна и бодрствования. По-видимому, для человека большое значение имеют типологические особенности нервной системы, подобно тому, как это выявлено в эксперименте у обезьян (см. также Кандрор, 1968).

Наиболее обстоятельные исследования суточного ритма и прежде всего поддерживающих его факторов были проведены в эксперименте на обезьянах (Simpson a. Galbraith, 1905a; 1905; Щербакова, 1949) и на птицах (Hilden a. Stenback, 1917). При этом выяснилось, что извращение суточного режима питания и освещения приводит к полному изменению суточной кривой температуры тела, дыхания, pH мочи, не говоря уже о двигательной активности животных. На рисунке 21 представлены примеры извращения суточного режима у низших обезьян — павианов-гамадриллов и макаков-резусов.

Специальными опытами было выяснено, что ведущим рецептором, при раздражении которого происходит извращение суточного ритма, является зрительный, а ведущим фактором — освещение. В тех же исследованиях О. П. Щербаковой (1949) удалось с применением двухфазового суточного режима смены освещения и питания получить двухфазовую суточную кривую температуры тела. Удалось получить и измененные соответствующим образом кривые при 36-часовых «сутках» с периодами освещения и затемнения по 18 ч. Изменение только режима питания (кормушки в этом случае подсвечивались, а помещения для обезьян затемнялись) не приводило к заметным изменениям суточной температурной кривой.

В то же время американские ученые Гриффин и Уэлш (Griffin a. Welsh, 1937) нашли возможность изменить суточную кривую активности у летучих мышей *Myotis lucifugus* при искусственном освещении и подкармливании в неволе в дневные часы.

Для формирования суточного ритма имеют значение и некоторые специфические для данного вида животных раздражители. Так, например, у обезьян-гамадрилов суточный ритм температуры тела можно изменить в зависимости от распределения стадных звуков во время суток. Если обезьяну поместить в изолированном домике внутри большой вольеры, то можно получить изменение суточного ритма, не связанное с освещением в домике, а в зависимости от стадных звуков животных, находящихся в вольере. В этом случае суточный ритм поддерживается, благодаря контакту между изолированным животным и стадом, раздражением слухового анализатора (Черкович, 1953).

У большинства сельскохозяйственных животных (коров, лошадей, овец, коз) суточный ритм обеспечивает периодическое изменение двигательной активности. Суточные изменения температуры тела, дыхания, кровообращения этих животных крайне невелики, хотя, как показывают специальные исследования, вполне достаточны для того, чтобы оказать влияние на продуктивность животных, в частности на молочную продуктивность в связи с режимом содержания животных.

Следовательно, суточный ритм образуется у разных животных при раздражении различных анализаторов.

Как же формируется суточный ритм в онтогенезе? Об этом сравнительно мало данных. У детенышей обезьян двигательная активность приурочивается ко времени кормления. Врожденным признаком здесь является способность к концентрации периода возбуждения и торможения, характерная для обезьян. Молодая обезьянка после каждого кормления обязательно длительное время активна и длительное время остается в покое. В процессе развития после рождения это проявляется в период, когда начинает формироваться нормальный суточный ритм. На определенном этапе онтогенеза способность к концентрации возбуждательного и тормозного процесса во времени формируется как безусловная реакция, как врожденное свойство нервной системы, а факторы внешней среды являются теми условиями, которые и определяют образование суточного ритма как условного рефлекса на время.

Все факты, которыми в настоящее время мы располагаем для доказательства того положения, что суточный ритм есть очень сложный динамический стереотип, концентрируются вокруг вопроса о возможности изменения суточного ритма в зависимости от условий среды. Установлено, что у обезьян с сильным, уравновешенным типом нервной системы полное извращение суточного ритма в связи с изменением условий кормления и освещения происходит на 3—4-й день, т. е. чрезвычайно быстро. Для обезьян со слабым типом нервной системы, с большей инерцией нервных процессов характерно затяжное извращение суточного ритма. Встречаются обезьяны, у которых невозможно извратить суточный ритм даже после 25—30 дней. Типологические особенности играют ведущую, очень важную роль при изменениях суточного ритма — суточного динамического стереотипа (Слоним и Черкович, 1959).

Можно образовать суточный ритм и при различных формах деятельности животного. Так, если обезьяну кормить в определенные часы три раза в день, то можно наблюдать повышение обмена веществ, приуроченное к этим часам кормления, даже при отсутствии каких-либо пищевых раздражителей (Черкович, 1958).

Между прочностью суточного (циркадного) ритма и расселением организмов можно наблюдать интересные взаимоотношения. Так, например, существуют виды крыс, населяющие определенные области (туркестанская крыса, черная крыса) — они не способны так легко менять вновь образованный стереотип. По-видимому, в законах расселения организмов эта пластичность и подвижность нервной системы играют исключительную роль. Переделка суточного стереотипа практически не удается ни у туркестанских, ни у черных крыс (видов с ограниченным распространением); у серых крыс она происходит легко. Здесь четко выступают глубоко закрепленные видовые особенности нервной системы. Они определяют и определяют законы расселения, ареал этих видов, с ними связан и целый ряд других физиологических особенностей каждого вида.

Знания об особенностях происхождения и влияния на организм суточного ритма получили довольно широкое практическое применение в зоотехнии, прикладной физиологии и в клинике. Создание путем изменения режима освещения двухфазового суточного ритма повышает яйценоскость у кур, увеличивает отложение жира при откорме свиней. Есть основания думать, что и молочная продуктивность крупного рогатого скота повышается при создании двухфазовых суток с дробными периодами отдыха.

Многое объясняет ритм и при изучении режима рабочего дня человека, при изучении явления утомления. Оказывается, что режим труда, в частности режим труда студентов с огромной перегрузкой во время экзаменов, сопровождается значительным нарушением суточного ритма. В поздние ночные часы, когда должно было наступить разлитое сонное торможение, сопровождающееся снижением температуры тела, температура держится еще на очень высоком уровне (до 12—14 °C), т. е. имеется длительный застойный процесс возбуждения, не сменяющийся постепенно тормозным процессом, как это имеет место в норме. Соответствующий отдых и отчасти медикаментозная терапия позволяют устранить эти нарушения суточного ритма и вернуть его к норме.

Это доказано и для процесса сна. Между сном и суточным ритмом существуют известные соотношения. Сон наступает в определенные фазы суточного ритма при известной сниженной возбудимости центральной нервной системы. По этому поводу можно привести некоторые любопытные факты. Для людей, работающих с постоянным многофазным рабочим днем, например на железнодорожном транспорте, где работа протекает в любые часы дня и ночи, где отсутствует нормальный суточный режим, характерен нормальный физиологический ритм (кривая температуры тела, частота пульса, дыхания и т. д.), но в то же время образуется удивительная способность засыпать в любое время суток. Такой рабочий, приходя на работу из дома, где он провел перед этим 36 ч, получает наряд вести паровоз точно через 3 ч. У него образован условный рефлекс засыпать в любое время, как только он ляжет в постель. Рабочий ложится спать в специальной комнате отдыха, через 3 ч поднимается, едет, потом опять идет в комнату отдыха и опять засыпает до следующей поездки. Физиологические исследования показывают, что такой сон не сопровождается значительным понижением физиологических функций; это не тот сон, который имеет место ночью, однако он наступает в любое время. Сопоставляя сон и явления суточного ритма, можно отметить, что сон представляет торможение в первую очередь всей двигательной активности, тогда как суточный ритм охватывает все без исключения физиологические функции: изменение дыхания, температуры тела, кровяного давления и т. д.

1. 10 Лекция № 10 (2 часа).

Тема: «Сезонные изменения физиологических функций»

1.10.1 Вопросы лекции:

1. Сезонные изменения физиологических функций
2. Физиологические изменения при зимней спячке
3. Холодовое оцепенение у птиц (торпидное состояние)

1.10.2 Краткое содержание вопросов:

1. Сезонные изменения физиологических функций

Сезонные изменения включают глубокие сдвиги в организме под влиянием изменений питания, температуры окружающей среды, лучистого солнечного режима и под влиянием периодических изменений эндокринных желез, связанных главным образом с размножением животных. Сам вопрос о факторах внешней среды, определяющих сезонную периодику, чрезвычайно сложен и до настоящего времени полного разрешения не получил; в формировании сезонных циклов приобретают большое значение сдвиги в функциях половых желез, щитовидной железы и др., имеющие очень устойчивый характер. Изменения эти, хорошо устанавливаемые морфологически, очень устойчивы в своем последовательном развитии для разных видов и сильно усложняют анализ влияния физических факторов, вызывающих сезонную периодику.

Сезонные изменения в организме включают и реакции поведения. Они заключаются либо в явлениях миграций и кочевок (см. ниже), либо в явлениях зимней и летней спячки, либо, наконец, в разнообразной деятельности по постройке нор и убежищ. Между глубиной нор некоторых грызунов и зимним понижением температуры существует прямая зависимость.

Огромное значение для суммарной суточной активности животного имеет режим освещения. Поэтому сезонную периодику невозможно рассматривать вне широтного распространения организмов. На рисунке 22 приведены сезоны размножения у птиц в разных широтах северного и южного полушарий. Видны четко сдвинутые на более ранние месяцы сроки размножения при передвижении с севера на юг в Северном полушарии и почти зеркальное отображение этих отношений в Южном. Подобные же зависимости известны и для млекопитающих, например для овец. Здесь рассматриваются в основном физиологические изменения в организме, происходящие в умеренном климате средних широт Северного полушария. Наибольшие изменения в организме в течение сезонов года касаются системы крови, общего обмена веществ, терморегуляции и отчасти пищеварения. Исключительное значение для бореальных организмов имеет накопление жира как энергетического потенциала, расходуемого на поддержание температуры тела и мышечную деятельность.

Наиболее заметные изменения двигательной активности в разные сезоны можно наблюдать у дневных животных, что несомненно связано с режимом освещения. Лучше всего эти отношения изучены у обезьян (Щербакова, 1949). При содержании обезьян в течение круглого года при постоянной температуре среды суммарная суточная активность зависела от продолжительности светового дня: возрастание активности имело место в мае и июне. Повышение суммарной суточной активности наблюдалось еще в декабре и январе. Последнее никак нельзя отнести за счет влияния светового дня и связано, вероятно, с весенними проявлениями в природе в условиях Сухуми (рис.23).

В этих исследованиях обнаружилась также значительная сезонная периодика температуры тела у обезьян. Наиболее высокая температура в прямой кишке наблюдалась в июне, наиболее низкая — в январе. Эти сдвиги не могут объясняться изменениями температуры во внешней среде, так как температура помещения оставалась постоянной.

Очень вероятно, что здесь имело место влияние радиационного охлаждения, благодаря сниженной температуре стен помещения.

В естественных условиях (Хрущелевский и Копылова, 1957) яркую сезонную динамику двигательной активности проявляют полевки Брандта в Юго-восточном Забайкалье. У них наблюдается резкое сокращение активности — выхода из нор в январе, марте, ноябре и декабре. Причины такой картины поведения довольно сложны. Они связаны с характером протекания беременности обычно весьма активных самок, со сроками восхода и захода солнца, высокими температурами летом и низкими зимой. Суточная активность, изученная в условиях природы, много сложнее и не всегда отражает картину, получаемую исследователем с помощью актографической методики.

Столь же сложные отношения обнаружены (Леонтьев, 1957) для полевки Брандта и монгольской песчанки в Амурской области.

У норок (Терновский, 1958) наблюдаются значительные изменения двигательной активности в зависимости от сезонов года. Наибольшая активность имеет место весной и летом, что, по-видимому, связано с длительностью светового дня. Однако при понижении температуры активность снижается, равно как и при осадках. У всех без исключения стадных копытных наблюдаются сезонные изменения стадности, что ярко выражено у лосей. У северного оленя стадные отношения (группирование, следование друг за другом) более заметны осенью, нежели летом или весной (Салганский, 1952).

Лучше всего изучены сезонные изменения обмена веществ (основного обмена). Еще в 1930 г. японский исследователь Ишида (Ishida, 1930) обнаружил значительное повышение основного обмена у крыс в весенний период. Эти факты были затем подтверждены многочисленными исследованиями (Kayser, 1939; Sellers, Scott a. Thomas, 1954; Kocarev, 1957; Gelineo a. Heroux, 1962). Установлено также, что зимой основной обмен у крыс гораздо ниже, чем летом.

Очень яркие сезонные изменения основного обмена обнаруживаются у пушных зверей. Так, основной обмен у песцов летом по сравнению с зимой повышен на 34%, а у серебристо-черных лисиц — на 50% (Фирстов, 1952). Эти явления несомненно связаны не только с сезонным Циклом, но и с имеющим место в летнее время перегреванием (см. гл. V) и отмечены разными исследователями у песцов, енотовидных собак (Слоним, 1961). У серых крыс в условиях Заполярья также обнаружено повышение обмена веществ весной и понижение осенью.

Изучение химической терморегуляции у полярных видов (песцы, лисицы, зайцы), зимующих в условиях Ленинградского зоологического сада (Исаакян и Акчури, 1953), показало при одних и тех же условиях содержания резкие сезонные изменения химической терморегуляции у лисиц и енотовидных собак и отсутствие сезонных изменений у песца. Особенно ярко это выражено в осенние месяцы, когда животные в летнем мехе. Авторы объясняют эти различия специфическими для арктических обитателей — песцов реакциями на смену освещения. Именно у песцов в осенний период практически отсутствует химическая терморегуляция, хотя изолирующий слой шерсти к этому времени еще не стал зимним. Очевидно, эти специфические для полярных животных реакции не могут объясняться только физическими свойствами кожных покровов: они результат сложных видовых особенностей нервного и гормонального механизмов терморегуляции. Эти реакции у полярных форм сочетаются с теплоизоляцией (Шоландер и сотрудники, см. стр. 208).

Большой материал по сезонным изменениям газообмена у различных видов грызунов (Калабухов, Ладыгина, Майзелис и Шилова, 1951; Калабухов, 1956, 1957; Михайлов, 1956; Скворцов, 1956; Чугунов, Кудряшов и Чугунова, 1956 и др.) показал, что у незимоспящих грызунов можно наблюдать повышение обмена веществ осенью и понижение зимой. Весенние месяцы характеризуются повышением обмена веществ, а летние относительным понижением. Такие же данные на очень большом материале были получены для обыкновенной полевки и рыжей полевки в Московской области.

Схематически можно представить сезонную кривую изменений обмена веществ у не впадающих в зимнюю спячку млекопитающих следующим образом. Самый высокий уровень обмена веществ наблюдается в весеннее время в период половой активности, когда животные после зимнего ограничения питания приступают к активной пищедобывательной деятельности. Летом уровень обмена вновь несколько снижается в связи с высокой температурой, а осенью несколько повышается или держится на летнем уровне, постепенно понижаясь к зиме. Зимой наступает некоторое понижение основного обмена, а к весне он опять резко повышается. Эта общая схема изменений уровня газообмена на протяжении всего года для отдельных видов и в отдельных условиях может значительно варьировать. Это особенно относится к сельскохозяйственным животным. Так, основной обмен у нелактующих коров (Ritzman a. Benedict, 1938) в летние месяцы даже на 4—5-й день голодания оказался выше, чем зимой и осенью. Кроме того, очень важно отметить, что весеннее повышение обмена веществ у коров не связано с беременностью и лактацией, с условиями содержания в стойле или на пастбище. При стойловом содержании газообмен весной оказывается выше, чем при пастбищном осенью, хотя пастбищное содержание само по себе повышает газообмен в покое в течение всего пастбищного сезона (Калитаев, 1941).

В летний период газообмен у лошадей (в покое) возрастает почти на 40% по сравнению с зимним. Одновременно возрастает и содержание эритроцитов в крови (Магидов, 1959).

Очень большие различия (30—50%) в энергетическом обмене зимой и летом отмечаются у северного оленя (Сегаль, 1959). У каракульской овцы, несмотря на протекание беременности в зимний период, имеет место значительное снижение газообмена. Случаи снижения обмена веществ зимой у северного оленя и у каракульской овцы несомненно связаны с ограничением питания в зимний период.

Изменению основного обмена сопутствуют и сдвиги в химической и физической терморегуляции. Последнее связано с повышением теплоизоляции (insulation) шерстного и перьевого покровов в зимнее время. Снижение теплоизоляции летом сказывается как на уровне критической точки (см. гл. V), так и на интенсивности химической терморегуляции. Так, например, величины теплоотдачи в летнее и зимнее время у разных животных относятся: у белки, как 1 : 1; у собаки 1 : 1,5; у зайца 1 : 1,7. В зависимости от сезонов года теплоотдача с поверхности тела значительно изменяется в связи с процессами линьки и обрастания зимней шерстью. У птиц электрическая активность скелетной мускулатуры (благодаря отсутствию несократительного термогенеза) зимой и летом не изменяется; у млекопитающих, например серой крысы, эти различия очень значительны (рис. 25).

Сезонные изменения критической точки обмена веществ обнаружены в последнее время у полярных животных в условиях Аляски (Irving, Krogh a. Monson, 1955) — у красной лисицы они составляют летом +8°, зимой —13°; у белки — летом и зимой +20°C; у дикобраза (*Erethizon dorsatum*) летом +7°, а зимой —12°C. Эти изменения авторы также связывают с сезонными изменениями теплоизоляции меха.

Обмен веществ у полярных животных в зимний период даже при температуре —40° C повышается сравнительно незначительно: у лисицы и полярного дикобраза — не более 200% от уровня обмена при критической точке, у белки — около 450—500%. Подобные же данные были получены в условиях Ленинградского зоосада на песках и лисицах (Ольнянская и Слоним, 1947). Смещение критической точки обмена веществ от температуры +30°C до +20° C наблюдалось у серой крысы зимой (Синичкина, 1959).

Изучение сезонных изменений газообмена у степных пеструшек (*Lagurus lagurus*) показало (Башенина, 1957), что зимой критическая точка у них, в отличие от других видов полевок, необычайно низка — около 23° C. Критическая точка обмена веществ у полуденных песчанок смещается в разные сезоны, а у гребенщиковой остается постоянной (Мокриевич, 1957).

2. Физиологические изменения при зимней спячке

Зимнее угнетение жизнедеятельности организма, носящее сезонный циклический характер, особенно ярко выражено у млекопитающих, впадающих в зимнюю и летнюю спячку. Под спячкой понимают состояние резко пониженной жизнедеятельности животного, сопровождающееся изменением поведения: оно перестает двигаться и принимает обычно характерную позу, соответствующую позе сна. Наиболее ярким проявлением спячки является снижение температуры тела. Многие исследователи считают, что в основе физиологического механизма спячки лежит временное нарушение или выключение терморегуляции, так называемое состояние гетеротермии. Тщательное сопоставление уровня температуры тела у зимоспящих и незимоспящих млекопитающих по возможности близких в систематическом отношении видов обнаруживает у зимоспящих более низкий уровень температуры тела.

Многие исследователи указывают, что температура тела млекопитающих, впадающих в спячку, отличается большим непостоянством даже в период бодрствования, например у ежей, сонь, сусликов. Так, суточные колебания температуры тела ежа могут достигать около $2,5^{\circ}\text{C}$ (Herter, 1933), хомяка — от $2,1$ до $7,0^{\circ}\text{C}$ (Horwath, 1878; Kayser, 1939a, 1939b, 1940a, 1940b). Таким образом, у зимоспящих форм и в период бодрствования наблюдается более низкая температура тела, подверженная более значительным колебаниям под влиянием изменяющихся температур среды. У бодрствующих сусликов при круглогодичном содержании при комнатной температуре можно было наблюдать закономерные снижения уровня обмена веществ и температуры тела в месяцы, соответствующие периоду спячки в природе (рис. 32). У наземных хищных (см. табл. 4) — барсука, медведя, енотовидной собаки, для которых характерен лишь продолжительный зимний сон, температура тела также несколько снижена по сравнению с другими хищными млекопитающими (Слоним, 1952).

В период зимней спячки температура тела снижается, как правило, до уровня температуры окружающей среды, лишь на доли градуса превышая ее. Другим не менее характерным проявлением спячки является резкое снижение обмена веществ (потребления кислорода, выделения углекислоты) в 10 и более раз по сравнению с состоянием бодрствования. Уровень обмена зависит от температуры среды, глубины спячки, но вообще он остается довольно постоянным на протяжении многих месяцев.

О величинах снижения теплопродукции во время зимней спячки у разных млекопитающих можно судить по таблице 5.

По-видимому, понижение обмена наступает в одинаковой мере у всех видов вне зависимости от величины поверхности тела. Следовательно, в состоянии зимней спячки закон поверхности тела теряет свое значение.

Наблюдается резкое замедление частоты дыхания, а иногда и прекращение его. В этом случае обмен газов осуществляется благодаря так называемым кардиопневматическим движениям, когда сердечные сокращения, также редкие, вызывают толчок, который способствует перемешиванию воздуха в воздухоносных путях, достаточный для того, чтобы удовлетворить резко сниженный кислородный запрос. Так, например, у ежа частота дыхания в бодрствующем состоянии достигает 40—50 в минуту, а при впадении в спячку падает до 6—8 и даже до 1 в минуту (Suomalainen, 1944). У сурка частота дыхания понижается с 25 до 4—5 в 1 мин (Benedict a. Lee, 1938). Подобные же данные имеются для зимоспящих сусликов, летучих мышей и т. д. Во время зимнего сна у хищных (барсука, медведя) частота дыхания заметно не снижается.

3. Холодовое оцепенение у птиц (торпидное состояние)

Некоторые птицы — колибри, стрижи, козодои характеризуются удивительной способностью к впадению в снопоподобное — торпидное, состояние с понижением температуры тела и резким ограничением жизненных процессов, напоминающих зимнюю спячку млекопитающих. Это состояние было впервые описано Егером (Yaeger, 1949) под названием зимней спячки стрижей и в последние годы подверглось многочисленным исследованиям (Cowles a. Dawson, 1951; Howell a. Bartholomew, 1959, Lasiewski a. Dawson, 1964).

Эта группа птиц обладает низким основным обменом по сравнению с другими видами того же веса, большой устойчивостью к высоким температурам среды. Такая своеобразная гетеротермия лучше выражена у колибри — самых мелких птиц, у которых состояние гомойотермии и пойкилотермии носит характер закономерных суточных колебаний. При помещении в темноту у колибри шести видов наблюдалась полная зависимость интенсивности газообмена от температуры среды в пределах от 0 до 20° С и значительное повышение обмена при более высоких температурах, когда птицы переходили в гомойотермное состояние. В торпидном состоянии Q_{10} у колибри приближается к 4,1, а уровень обмена — к таковому у спящих летучих мышей или рептилий. Частота сокращений сердца в активном состоянии колеблется между 600 и 1000 в минуту в покое. В торпидном состоянии эти величины не превышают 100 в минуту. Частота дыхания в активном состоянии колеблется между 400 и 180 и зависит от температуры среды. Дыхание имеет большое значение для терморегуляции: с повышением температуры среды отдача воды испарением возрастает. Даже при температуре среды 26° С суточные колебания температуры тела у колибри (*Amazilia*) достигают 8° С (от 32 до 40° С). Переход от покоя к активности и полету сопровождается повышением температуры тела на 5—6° С со скоростью повышения температуры 0,5° С в минуту (Morrison, 1962).

Разогревание колибри происходит за счет больших грудных мышц, в которых обнаружено множество крупных митохондрий, тесно связанных с узкими миофибриллами. Величина миофибрилл возрастает с уменьшением веса тела птицы (диаметр до 18 мк). Мышечные волокна содержат огромное количество сукциндегидрогеназы; содержание фермента выше, чем у всех изученных крупных птиц. Все эти особенности связаны с крайне малым размером тела и особенностями разогревания (Lasiewski, Galey, Vasquez, 1965).

Значительно устойчивее температура тела у более крупных птиц — козодоев и стрижей. Однако обнаружена значительная гетеротермия у птенцов стрижей и у молодых летающих птиц (Кескпайк и Давыдов, 1967). Еще более резко выражена такая гетеротермия у козодоев. У малого козодоя (*Chordeiles minor*) в активном состоянии наблюдается слабо выраженная химическая терморегуляция, однако в темноте даже при температуре среды 15—20° С уровень газообмена в 3 раза меньше, чем в состоянии гомойотермии; частота сердечных сокращений снижается с 250 до 50—60 в минуту (Lasiewski a. Dawson, 1964).

Важнейшее условие самостоятельного выхода птиц из торпидного состояния — степень их упитанности. При длительном голодании птицы из состояния холодового оцепенения не выходят. Все имеющиеся до сих пор факты позволяют думать, что холодовое оцепенение (торпидное состояние) у птиц имеет биологическое значение, предохраняя их от излишних потерь тепла (у колибри). Однако детально роль этих физиологических особенностей некоторых видов птиц представляется еще неясной.

2. МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ ПО ВЫПОЛНЕНИЮ ЛАБОРАТОРНЫХ РАБОТ

Лабораторные работы не предусмотрены учебным планом

3. МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ ПО ПРОВЕДЕНИЮ ПРАКТИЧЕСКИХ ЗАНЯТИЙ

3.1 Практическое занятие № 1 (2 часа).

Тема: «Предмет и методы изучения экологической физиологии»

3.1.1 Краткое описание проводимого занятия:

Под экологической физиологией понимают совокупность знаний о физиологических основах приспособлений (адаптации) к природным факторам среды и к сложному сочетанию их в различных физико-географических условиях. При этом особое значение приобретают сведения о влиянии упомянутых выше факторов как на видовые особенности физиологических функций и поведения животных, так и на особенности отдельных популяций видов в связи с особенностями их существования в разных ареалах, в разные сезоны года, в зависимости от тех или других изменений условий среды.

Как физиологическая дисциплина экологическая физиология представляет ветвь эволюционной физиологии— предмета, ставящего своей задачей изучение происхождения физиологических функций, их эволюцию в связи с общей эволюцией органического мира. Экологическая физиология пользуется физиологическими методиками исследования и физиологическим экспериментом. Задачей экологической физиологии (в отличие от проблем эволюционной физиологии) является исследование адаптации — совокупности физиологических явлений в их взаимной связи, суммирующей, замещающей (викарирующей) или еще более сложно интегрирующей взаимоотношения отдельных органов и систем, отдельных более или менее сложных элементов поведения и регуляций физиологических функций.

Экологическая физиология тесно связана с проблемами экологии как самостоятельной науки о приспособлении видов и популяций в широком биологическом плане, — науки, опирающейся на данные генетики, зоогеографии, климатологии, не говоря уже о морфологии и систематике животных.

Проблемы эволюционной физиологии, так же как и проблемы экологической физиологии, были четко декларированы в нашей стране на основе материалистического учения И. М. Сеченова, И. П. Павлова, являющегося дальнейшим развитием эволюционного учения Ч. Дарвина. Принципиальные положения этого учения служат основой как при собирании материала, так и его обобщении в плане решения многих теоретических и практических задач. Исследование влияния природных факторов среды на протекание физиологических функций получило широкое распространение и за рубежом, особенно в плане изучения отдельных физико-географических и ландшафтных зон. Это направление получило право гражданства как «физиология внешней среды» (environmental physiology),— термин, прямо не переводимый на русский язык, но часто употребляемый в английской и американской литературе.

В связи с задачами изучения природы отдельных физико-географических зон в зарубежной литературе появились такие главы физиологии, как «пустынная физиология» (desert physiology), «горная физиология» (mountain physiology), «арктическая физиология» (arctic physiology) и т. п. Все эти разделы науки являются частными проблемами экологической физиологии, использующими для исследований ее приемы и методы.

Экологическая физиология животных получила особое развитие при изучении водных организмов. Достижения ее в этой области широко используются гидробиологами. Экологическая физиология занимается изучением и млекопитающих, в том числе сельскохозяйственных животных. Эколого-физиологические исследования проводятся на любых уровнях филогенетического развития животных.

В работе по экологической физиологии практика выявила два основных приема. Первый из них — использование массового полевого (обычно экспедиционного) материала — животных, отлавливаемых непосредственно перед постановкой опытов. Физиолог в этом случае получает животных непосредственно из природы и одновременно использует большое количество сведений об их жизни в природе, обрабатывая их сообразно поставленной задаче, и ставит опыт в соответствии с этими природными условиями.

Приближение условий экспериментирования к естественным (например, создание нор, укрытий, соответствующего освещения, изоляции и т. д.) устраняет многие трудности и в сочетании с полевыми наблюдениями обещает много существенного в понимании физиологических реакций животного. Эти приемы особенно часто применяются при изучении поведения.

Особое значение в полевой работе физиологов приобретают дистантные методы исследования. Сейчас в экологии и физиологии применяется метод меченых атомов, позволяющий точно исследовать расселение организмов на данной территории. Большое значение приобретают исследования с помощью регистрации по радио физиологических функций (пульса, дыхания, электрических явлений в тканях и органах, движений и т. п.).

Другой важнейший прием работы — содержание животных в неволе, в лаборатории. При этом открываются возможности использовать животных, история которых известна по возможности полнее (сроки и место вылова, условия содержания и т. д.).

Специальным и очень важным разделом экологической физиологии является экологическая физиология человека. Необходимость хозяйственного освоения новых территорий часто заставляет человека заселять ранее безлюдные территории. Плотность населения зависит от социально-экономических условий, но заболеваемость и физиологическое состояние человека определяется часто природными неблагоприятными факторами среды. Полностью изолировать от них человека, в том числе детей, нет никакой возможности, а частичная и посильная борьба с влиянием этих неблагоприятных факторов может вестись только на основе знания механизмов их сложного и длительного воздействия. Следовательно, экологическая физиология человека является основой для разработки гигиенических мероприятий, методов физического воспитания человека, широкого планирования оздоровительных мероприятий, строительства новых городов и их планировки и т. д.

С другой стороны, эколого-физиологическая характеристика многих видов животных, например наиболее близких к человеку обезьян, позволяет решить ряд вопросов терморегуляции человека, особенностей приспособления к интенсивной мышечной деятельности и т. д. Можно поэтому говорить и об эколого-физиологических аспектах исследования и в области физиологии человека, в особенности когда речь идет о воздействии природных физических агентов или более сложных факторов среды.

Практическое значение эколого-физиологических исследований очень велико. Кроме фактических данных, важных для гигиенических мероприятий, касающихся жизни и деятельности человека, огромное значение они приобретают для сельскохозяйственной физиологии, физиологии полезных и вредных для сельского хозяйства животных. Вопросы породного районирования и увеличения продуктивности животных, научное обоснование норм кормления в разных условиях и условий содержания, специальные приемы по выращиванию молодняка и т. д. — вот далеко неполный список вопросов, непосредственно опирающихся на данные эколого-физиологических исследований. Не менее важна и борьба с вредными для сельского хозяйства и здоровья человека животными. Практической проблемой является, например, научное обоснование приманочного метода борьбы с вредными грызунами, прогнозирование их размножения и планирование мероприятий по борьбе с вредными животными, защита посевов от повреждений и т. п.

Важное значение имеют эколого-физиологические исследования и для разведения полезных представителей дикой фауны, для восстановления и увеличения численности охотничье-промысловых животных. В то же время эколого-физиологическое исследование требует анализа наблюдаемых в природной обстановке явлений на всех уровнях физиологической интеграции, на уровне целостного организма, на органном и системном, на тканевом и клеточном, и наконец, молекулярном.

При изучении любого животного объекта исследователь сталкивается, во-первых, с элементами, генетически обусловленными филогенезом вида, во-вторых, с элементами, приобретенными в разные периоды индивидуального развития. Последние охватывают натуральные условные рефлексы различной сложности и прочности (элементы запечатлевания — импринтинга), более глубокие изменения гормональных отношений и тканевых процессов и, наконец, некоторые результаты естественного (а у домашних животных и искусственного) отбора.

Экологи под популяцией понимают совокупность животных, принадлежащих к определенному виду и населяющих территорию с однородными условиями существования. Морфологические и физиологические особенности популяции зависят от целого ряда внешних воздействий на организм и от того, в какой мере данный вид обладает большей или меньшей вариабельностью своих признаков, определяющих существование животных на данной территории. Физиологический анализ особенностей популяции чрезвычайно важен для решения ряда практических вопросов, так как популяция характеризует и представляет данный вид в его естественных отношениях к другим видам, к тем или другим факторам среды. Поэтому интересен анализ тех факторов, которые определяют те или другие особенности популяции. Изучение этих особенностей заставляет обратиться к формированию рефлекторной деятельности в разные периоды онтогенеза. Безусловные и образующиеся на их основе условные рефлексы возникают в разные периоды постнатального развития. Поэтому чрезвычайно важно установить, в какой мере формирование тех и других зависит от факторов среды и насколько прочными будут вновь образованные условные рефлексы или сформулированные безусловные, насколько определяющими—факторы среды, действующие на разных этапах постнатального развития, для всего последующего развития отдельных особей, популяции в целом.

3.1.2 Результаты и выводы:

Результаты и выводы оформить в виде протоколов

3.2 Практическое занятие № 2 (2 часа).

Тема: «Общие принципы адаптаций на уровне организма»

3.2.1 Краткое описание проводимого занятия:

Все воздействующие на организм факторы среды подразделяются на три группы: абиотические, биотические и антропогенные. К абиотическим относят элементы неживой природы – температура, влажность, химизм среды и т.п. Биотические факторы включают все воздействия со стороны живых организмов (как активные, так и пассивные), антропогенные – формы деятельности человека, которые приводят к изменению среды обитания других видов.

По характеру воздействия и по приспособительным реакциям эти группы факторов принципиально различны. Абиотические факторы прямо или косвенно (изменяя действие других факторов) воздействуют на организм посредством изменения обмена веществ. Они могут играть сигнальную роль: не влияя непосредственно на обмен, закономерно

сочетаются с другими воздействиями. Поэтому восприятие сигнальных факторов может заранее подготовить организм к изменению состояния среды. Существует два типа приспособления к внешним факторам. Первый заключается в возникновении определенной степени устойчивости к данному фактору, способности сохранять функции при изменении силы его воздействия. Это пассивный путь – адаптация по принципу толерантности. Такой тип формируется как видоспецифическое свойство и реализуется на клеточно-тканевом уровне. Второй тип приспособления – активный. В этом случае организм с помощью адаптивных механизмов компенсирует изменения таким образом, что внутренняя среда остается относительно постоянной. Такая адаптация по резистентному типу поддерживает гомеостаз внутренней среды организма. К толерантному типу приспособления, в частности, относятся пойкилоосмотические животные, к резистентному – гомойоосмотические.

Биотические факторы (пища, хищники, конкуренты, возбудители болезней) оказывают другой эффект: действуя на организмы других видов, они в то же время являются объектом воздействия с их стороны. При этом длительные устойчивые взаимосвязи происходят не между отдельными организмами, а между популяциями видов. Антропогенные факторы иногда воздействуют как биотические, но чаще они косвенно влияют на изменение среды обитания организмов.

Для организмов можно установить ряд общих закономерностей, представляющих адаптивный ответ на влияние внешних, в частности, абиотических факторов среды.

1. Правило оптимума.

Характер воздействия и реакция на фактор среды со стороны организма определяется интенсивностью воздействия этого фактора, его дозировкой. Количественное влияние условий среды определяется тем, что естественные факторы (температура, соленость, влажность, кислород и др.) в определенной дозе необходимы для нормального функционирования, тогда как недостаток или избыток этого фактора угнетает жизнедеятельность. Количественное выражение фактора, соответствующее потребностям организма и обеспечивающее наиболее благоприятные условия для жизни, рассматривают как оптимальное. Этот диапазон колебаний составляет зону оптимума (от лат. *optimum* – лучший, благороднейший). Адаптивные механизмы позволяют организму переносить определенные отклонения фактора от оптимальных значений без нарушения функций организма. Такие условия определяются как зоны нормы. Сдвиг в сторону недостатка или избытка фактора снижает эффективность адаптаций и нарушает развитие (замедление или приостановка роста, нарушение цикла размножения и линьки и т.д.). Этому состоянию соответствуют зоны пессимума (от лат. *pessimum* – причинять вред, терпеть ущерб). Наконец, за пределами этих зон действие фактора таково, что любые адаптации неэффективны. Эти крайние значения ограничивают диапазон количественных изменений фактора, за пределами которых жизнь невозможна. Адаптация к любому фактору связана с затратами энергии. В зоне оптимума адаптивные механизмы отключены, и энергия расходуется только на основные жизненные процессы. За пределами оптимума включаются адаптивные механизмы. Их действие сопряжено с затратами энергии: чем дальше от оптимума находится количественное выражение фактора, тем больше энергии расходуется на адаптацию и тем меньше возможностей в проявлении других форм деятельности. В результате нарушения энергетического баланса организма ограничивается диапазон переносимых его изменений. Размах изменений количественного выражения фактора, в пределах которого существует вид, называется экологической валентностью. Ее величина различна у разных видов.

Виды, переносящие большие отклонения фактора от оптимума, обозначаются термином "эври-" (от греч. euris – широкий). Виды, малоустойчивые к изменениям фактора, обозначаются термином "стено-" (от греч. stenos – узкий). Так, эври- и стенотермные организмы – это виды, соответственно устойчивые и неустойчивые к колебаниям температуры; эври- и стеногалинные виды реагируют на колебания солености воды; эври- и стенооксибионтные формы отличаются реакцией на содержание кислорода в воде. Если рассматривается устойчивость к изменениям комплекса факторов, говорят об эври- и стенобионтных формах.

Экологическая валентность формируется как приспособление к тем колебаниям фактора, которые свойственны естественным местам обитания вида. Поэтому, как правило, переносимый видом диапазон колебаний фактора соответствует его естественной динамике. Обитатели континентального климата выдерживают большую амплитуду колебания температуры, чем экваториальные виды. Рыбы из заморных водоемов переносят существенное снижение растворенного в воде кислорода, а виды из быстрых порожистых рек к этому не способны. Сходные отличия обнаруживаются и на уровне различных популяций одного вида, если они занимают отличающиеся по условиям места обитания.

Помимо величины экологической валентности виды могут отличаться и местоположением оптимума. Приспособленные к высоким дозам фактора организмы обозначаются окончанием "фил" (от греч. phileo – люблю): термофилы, оксифилы, гигрофилы и т. д. Виды, обитающие при низких значениях фактора, имеют окончание "фоб" (от греч. phobos – страх): галофобы – обитатели пресных водоемов, не переносящие осолонения, хионофобы – виды, избегающие глубокого снега и др.

Информация об оптимальных значениях факторов и о диапазоне переносимых их колебаний полно характеризует отношение вида к каждому фактору.

2. Комплексное воздействие факторов

В природе не бывает влияния только одного фактора. Организм всегда подвержен воздействию их сложного комплекса, где каждый из факторов неодинаково выражен относительно своего оптимального значения. Сочетание всех факторов в их оптимальном выражении практически в природе невозможно. В силу этого в естественных условиях обитания не реализуется чисто физиологическое понимание правила оптимума. Экологический оптимум не представляет собой сочетания всех факторов в оптимальном выражении. Это наиболее благоприятное сочетание всех или хотя бы ведущих факторов, каждый из которых несколько отклоняется от физиологического оптимума. Пессимум ареала (пессимальные станции) определяется как территория с наименее благоприятным сочетанием факторов, хотя некоторые из них могут быть выражены в оптимальных дозах.

Совокупное действие на организм нескольких факторов среды обозначают термином «конstellация». Экологически важно то обстоятельство, что она не является простой суммой влияния факторов. При комплексном воздействии между факторами устанавливаются такие отношения, когда влияние одного фактора изменяет характер воздействия другого. Известно, например, что реакции газообмена у рыб существенно различаются в условиях разной солености воды. Хорошо изучено также влияние влажности в реакциях животных на температуру. Так, в сухом воздухе воздействие высоких температур переносится животными легче, чем при высокой влажности. Причина в том, что высокая влажность воздуха ограничивает испарение и этим исключает этот механизм приспособления. Некоторые факторы среды, не воздействуя прямо, изменяют

действие других факторов. Так, ветер помимо механического действия изменяет водный и энергетический обмен, способствуя охлаждению и усилению испарения. В северных регионах он определяет суровость погоды. Течение в водотоках определяет кислородный режим, условия накопления органических осадков, возможность закрепления растений и т. д. Такой характер воздействия называется косвенным (или опосредованным). Изменяя воздействие основных экологических факторов, модифицирующие факторы влияют на условия жизни организмов и порой оказываются не менее важными, чем основные. Важным модифицирующим фактором является снежный покров. Он затрудняет передвижение и ухудшает условия добычи корма. Но снежный покров создает и благоприятные условия: при его достаточной высоте и сильном морозе температура на почве может быть на 15-30°C выше, что позволяет мелким млекопитающим вести активный образ жизни.

1. Правило минимума

В природе все факторы имеют неодинаковую значимость. Еще в 1840 г. немецкий химик Юстус Либих, разрабатывая систему применения минеральных удобрений, сформулировал правило минимума: возможность существования вида в определенном регионе и степень его процветания зависят от факторов, представленных в наименьшем количестве. Лимитирующие экологические факторы определяют ареал вида. Напр., распространение на север лимитируется глубиной снежного покрова, а недостаток влаги ограничивает возможность заселения аридных зон. Как адаптация к лимитирующим факторам у животных сформировались некоторые формы поведения (солонцевание, водопойные миграции, кочевки вследствие многоснежья), возникли экологические конвергенции, когда в разных группах возникают однотипные адаптации (напр., дефицит влаги в почве сформировал группу растений-суккулентов из представителей разных таксонов). Адаптация к лимитирующим факторам определяет перестройки морфологии и физиологии. Так, выход позвоночных животных на сушу был невозможен без адаптаций к малой плотности среды и низкой ее влажности.

2. Правило двух уровней адаптации

Организм обитает в сложных и изменчивых условиях среды, с которой поддерживает взаимосвязи, основанные на обменных процессах. Система устойчива в зависимости от того, насколько структура и физиологические свойства организма сохраняют свои особенности на фоне меняющихся внешних условий. В этом заключается принцип гомеостаза на уровне организма. Гомеостаз – это состояние динамического равновесия организма со средой, при котором он сохраняет свои свойства и способность к осуществлению жизненных функций на фоне меняющихся внешних условий. Это состояние достигается в результате функционирования двух адаптивных механизмов, действующих на основе различных принципов. Если внешние условия в течение достаточно длительного времени сохраняются более или менее постоянными, то в организме функции стабилизируются на уровне, адаптированном по отношению к этому среднему состоянию среды. Смена средних условий во времени или в пространстве влечет за собой переход на другой уровень стабилизации (сезонные температурные адаптации, смена типов осморегуляции при миграциях рыб и т. п.). Но полной сходимости условий, их абсолютной повторяемости не бывает. В этом случае отклонениям конкретных условий от среднего уровня будут соответствовать адаптации, отвечающие на эти отклонения и направленные на обеспечение максимальной эффективности жизнедеятельности организма в пределах данного состояния. Способность к адаптациям тем выше, чем более лабилен данный фактор в естественных условиях обитания вида. Это отражается на величине диапазона переносимых изменений фактора, т. е. на его экологической

валентности. По экологическому значению адаптивные механизмы можно разделить на две группы: 1) механизмы, обеспечивающие адаптивный характер уровня стабилизации по отношению к наиболее устойчивым параметрам среды; 2) лабильные реакции, поддерживающие относительное постоянство общего уровня стабилизации путем включения адаптивных реакций при отклонении условий среды от средних значений. Эти две системы, два уровня адаптации действуют совместно. Их взаимодействие обеспечивает точную подгонку функций организма к состоянию факторов и в конечном счете – устойчивое его существование в динамичных условиях среды. Напр., густота, толщина и структура покровов, толщина жировой прослойки обеспечивают адаптацию организма к температурным условиям.

Эти два пути отражают стратегию и тактику адаптивного процесса и соответствуют масштабам колебаний внешних условий. Условия среды, вызывающие необходимость адаптивного ответа, могут быть выражены либо непродолжительными отклонениями параметров от их средних значений, либо устойчивыми изменениями среднего уровня воздействующих условий.

3.2.2 Результаты и выводы:

Результаты и выводы оформить в виде протоколов

3.3 Практическое занятие № 3 (2 часа).

Тема: «Врожденное и приобретенное в поведении животных»

3.3.1 Краткое описание проводимого занятия:

Поведение – это направленные вовне действия организма в ответ на внешние или внутренние стимулы. Эти действия изменяют взаимоотношения организма с окружающей средой и способствуют, в конечном итоге, сохранению вида. Реакции могут быть самыми различными: от простейших движений на свет до брачных игр и защиты территории. Изучают поведение **этология**, **зоопсихология** и другие науки. В настоящее время для этого нередко используются современные технические средства: видео- и звукозаписывающие устройства, миниатюрные датчики, имплантированные в тело животного, и т. п.

Поведение можно условно разделить на врождённое и приобретённое. У растений все формы поведения являются врождёнными, в то время как у животных (особенно у высокоорганизованных) просматриваются оба типа поведения.

Врождённое поведение наследуется организмом от предков; простейшими формами врождённого поведения являются ориентация, таксис и кинез. **Ориентация** – это изменение положения отдельных частей организма по отношению к опоре или друг к другу. **Таксис** – это направленное движение всего организма в целом, вызванное внешним стимулом. **Кинез**, в отличие от таксиса, – реакция ненаправленная, зависящая от интенсивности стимула, но не от его направления. В качестве примера можно привести поведение мокриц в камере, разделённой на сухую и влажную половины. Мокрицы скапливаются во влажной половине, проявляя тем самым положительный гидротаксис. С другой стороны, если сравнить скорость беспорядочного движения мокриц в сухой и влажной камере, то выяснится, что на сухой половине, пытаясь найти более подходящие для себя условия, они двигаются быстрее – это пример кинеза.

Более сложной формой поведения является **рефлекс**. Безусловный рефлекс – это произвольная стереотипная реакция организма на внешний стимул, передающаяся по наследству. Это, например, отдергивание конечности от причиняющего боль раздражителя или реакция, направленная на поддержание равновесия. Безусловные рефлексы, как правило, не требуют координации со стороны головного мозга, однако могут видоизменяться под его влиянием; в этом случае рефлекс будет называться условным.

Инстинкт – это стереотипная форма поведения, возникающая в ответ на определённые изменения окружающей среды. Инстинкты специфичны для каждого вида. У животных, которым отпущен короткий срок жизни, они зачастую имеют преобладающее значение, но и у долгоживущих видов они не менее важны. Вот некоторые формы инстинктивного поведения:

- **Защита занимаемой территории** от других особей вида. Поисками территории обычно занимается самец; нередко он метит границы своей территории, оставляя пахучий след. При движении посторонних вглубь его участка самец использует для отпугивания угрожающие звуки, позы и телодвижения; иногда могут происходить и драки. Наиболее слабые особи часто не получают своей территории, что способствует выживанию сильнейших.

- **Ритуальное поведение, связанное с ухаживанием** или спариванием. Большую роль при этом имеют зрительные (изменение окраски, вторичные половые признаки, увеличение размеров некоторых частей тела, демонстрационные позы и телодвижения), звуковые (пение птиц, стрекотание кузнечиков) и обонятельные (выделение **феромонов** – особых веществ, привлекательных для индивидуумов противоположного пола). Самка может «отвергнуть» ухаживания партнера, если половое созревание ещё не наступило.

- **Агрессия** – комплекс реакций, направленных против другого индивидуума, обычно для защиты территории, партнёра или потомства или установления социальной иерархии. Как правило, агрессивность находит выход в ритуальных поединках и не приводит к настоящим дракам.

- **Смещённая активность.** Нередко во время стресса животное начинает осуществлять деятельность, никак не связанную с данной ситуацией. Так, человек может кусать ногти или барабанить пальцами по столу во время нервных стрессов. Сходная форма поведения существует и при переносе активности на другой объект, который не может быть пусковым стимулом (например, раздражение против кого-то, кто не является виновником произошедших событий).

- **Социальная иерархия** – расположение животных в постоянных или временных сообществах по рангам. Положение в иерархии зависит от размеров, силы, выносливости и агрессивности животного и обычно устанавливается при помощи каких-то агрессивных форм поведения. Социальная иерархия уменьшает агрессивность особей, связанную с питанием и размножением, избавляет животных от лишних драк и повышает жизнеспособность вида в целом. Термин «социальная иерархия» можно применить и к человеческим сообществам.

- **Общественная организация** – явление, когда животные образуют прочные сообщества (стая, улей, муравейник), внутри которого члены сообщества играют разные роли. Общественная организация может быть необходима для добывания пищи, размножения или, например, защиты от врагов и повышает жизнеспособность сообщества в целом. Подобная форма поведения свойственна некоторым позвоночным (как правило, у них отдельные члены сообщества могут меняться ролями) и общественным насекомым – пчёлам, муравьям и термитам, у которых роль индивидуума определяется строением тела и «закреплена» за ним наследственно (генетически). У этих насекомых имеется плодовитая самка, несколько сот плодовитых самцов и тысячи стерильных самок (рабочих особей).

- Многие формы поведения повторяются регулярно с той или иной периодичностью (от нескольких минут до нескольких лет). В этом случае говорят о **биологических ритмах**. Частота может задаваться как какими-то внутренними причинами («биологические часы»), так и внешними стимулами (смена дня и ночи, лунные фазы, времена года).

Реакция животных на стимулы в значительной мере зависит от множества внешних или внутренних факторов. Так, реакция на пищу у животного, испытывающего голод, будет другой, нежели у сытого животного. В свою очередь, внешняя опасность может заставить животное подождать с едой до тех пор, пока опасность не минует. Совокупность подобных факторов называется **мотивацией**.

У большинства животных (за исключением примитивных форм, у которых отсутствует нервная система) возможно поведение, связанное с научением. Оно не передаётся по наследству. **Научение** – это адаптивное изменение индивидуального поведения в результате предшествующего опыта. Оно осуществляется у разных видов и в разных обстоятельствах по-разному. Научение может быть как кратковременным, так и постоянным, а его устойчивость зависит от **памяти** – способности хранить и извлекать информацию из предыдущего опыта. Без памяти научение невозможно.

Природа памяти не раскрыта до сих пор. Возможно, к ней имеет отношение существование замкнутых цепей нейронов, в которых возбуждение может циркулировать по кругу, сохраняя таким образом информацию. Однако большинство исследователей склоняется к тому, что в таких системах информация может храниться только небольшое время. Нарушения кратковременной памяти могут происходить в процессе старения или при сотрясении головного мозга. По другой гипотезе, память, особенно её долговременная составляющая, связаны с устойчивыми биохимическими изменениями в головном мозге, что подтверждается введением нервной ткани обученных животных в мозг необученным (при этом сокращается время научения). По-видимому, память – совокупность как перечисленных механизмов, так и других, о которых мы имеем весьма смутное представление.

Можно выделить следующие формы научения:

- **привыкание** – угасание реакции на повторяющийся стимул, не подкрепляемый поощрением или наказанием;

- **условный рефлекс** (классическое обуславливание) – выработка реакции не только на безусловный раздражитель, но и на появляющийся в сочетании с ним условный;

- **научение путём проб и ошибок** – научение животных, когда после какого-то определённого действия им предлагается награда либо наказание; сочетание такого действия с «оценкой» увеличивает или уменьшает его вероятность в дальнейшем;

- **импринтинг** (запечатление) – запоминание животным в отдельные периоды своей жизни (как правило, в детстве) поведения других индивидуумов (чаще – родителей) с последующим выполнением этих действий самостоятельно;

- **латентное научение** – исследование новой обстановки, которое не имеет непосредственной необходимости сейчас, но будет иметь жизненно важное значение в дальнейшем;

- **инсайт** (постижение) – высшая форма научения, основанная не на методе проб и ошибок, а на информации, полученной ранее. Возможна лишь при высоком уровне развития умственных способностей. Примером среди животных может служить использование обезьянами предметов для доставания еды (обычно этому предшествует некоторый период «размышления»).

3.3.2 Результаты и выводы:

Результаты и выводы оформить в виде протоколов

3.4 Практическое занятие № 4 (2 часа).

Тема: «Влияние недостатка влаги на физиологические функции организма»

3.4.1 Краткое описание проводимого занятия:

Способы регуляции водного баланса у животных разнообразнее, чем у растений. Их можно разделить на поведенческие, морфологические и физиологические.

К числу *поведенческих приспособлений* относятся поиски водоемов, выбор мест обитания, рытье нор и т. д. В норах влажность воздуха приближается к 100%, что снижает испарение через покровы, экономит влагу в организме.

К *морфологическим способам* поддержания нормального водного баланса относятся образования, способствующие задержанию воды в теле; это раковины наземных моллюсков, отсутствие кожных желез и ороговение покровов пресмыкающихся, хитинизированная кутикула насекомых и др.

Физиологические приспособления регуляции водного обмена можно разделить на три группы: 1) способность ряда видов к образованию метаболической воды и довольствованию влагой, поступающей с пищей (многие насекомые, мелкие пустынные грызуны); 2) способность к экономии влаги в пищеварительном тракте за счет всасывания воды стенками кишечника, а также образования высококонцентрированной мочи (овцы, тушканчики); 3) развитие выносливости к обезвоживанию организма благодаря особенностям кровеносной системы, эффективной терморегуляции потоотделением и отдачей воды со слизистых оболочек ротовой полости (верблюды, овцы, собаки).

Вместе с тем даже пойкилотермные животные не могут избежать потерь воды, связанных с испарением, поэтому основной путь сохранения водного баланса при жизни в пустыне — это избегание излишних тепловых нагрузок.

3.4.2 Результаты и выводы:

Результаты и выводы оформить в виде протоколов

3.5 Практическое занятие № 5 (2 часа).

Тема: «Повышенное и пониженное барометрическое давление и их действие на организм»

3.5.1 Краткое описание проводимого занятия:

Человек подвергается действию пониженного барометрического давления (гипобарии) при полетах в негерметических летательных аппаратах, при восхождении в горы, в специальных барокамерах. Незначительное снижение барометрического давления обычно не сказывается на состоянии человека, хотя при этом возможны некоторые колебания давления газов в замкнутых и полужамкнутых полостях тела (барабанной полости, придаточных полостях носа и лобных пазухах, в желудке и кишечнике). Степень расширения газов и относительное увеличение давления их в полостях тела значительно возрастают с подъемом на высоту. Так, на высоте 6 км объем газов увеличивается в 2,15 раза, а на высоте 10 км - в 3,85 раза. Давление газов на рецепторы соответствующих полостей вызывает ощущение боли, которая в тяжелых случаях приводит к утрате трудоспособности и даже к потере сознания.

При значительной степени гипобарии на высоте более 9000 м (барометрическое давление 225 мм рт. ст) возможна газовая эмболия пузырьками газа (преимущественно азота), выходящими из тканей в результате понижения растворимости газов при понижении давления. Пузырьки газа проникают в капилляры и разносятся с кровью по организму, вызывая эмболию сосудов. Особенно опасна эмболия коронарных и мозговых сосудов. На высоте 19 000 м и выше (барометрическое давление 47 мм рт. ст.) образование пузырьков газа столь интенсивно, что они не успевают уноситься кровью и накапливаются в тканях, возникает тканевая и подкожная эмфизема. Накопление газов в моче, слюне создает впечатление "закипания" их. Подкожная эмфизема и "закипание" особенно резко выражены при взрывной декомпрессии, когда гипобария наступает очень резко, например в экспериментах при "подъеме" животных в барокамере на высоту более 20 км в течение нескольких секунд. Если произвести быструю компрессию, т. е. "опускание" животных на исходный уровень, пузырьки газа рассасываются, подкожная эмфизема проходит.

Понижение барометрического давления сопровождается падением парциального напряжения кислорода в атмосферном и альвеолярном воздухе, соответственно снижается и процент насыщения гемоглобина крови кислородом, уменьшение содержания O_2 в крови (гипоксемия) приводит к последующей гипоксии - кислородному голоданию тканей. К гипоксии особенно чувствительны нервные клетки и хеморецепторы сосудов - каротидного клубочка и дуги аорты. Раздражение этих рецепторов гипоксической кровью стимулирует дыхательный центр, сосудодвигательный и другие вегетативные центры. Возникают одышка, некоторое повышение артериального давления, относительный эритроцитоз, возбуждение корковых клеток (эйфория и пр.). Однако гипервентиляция легких способствует выведению из организма CO_2 - гипокапнии и возникновению газового алкалоза. Гипокапния и алкалоз являются факторами, снижающими возбудимость дыхательного центра, дыхание урежается, может появиться периодическое дыхание типа Чейна - Стокса и Биота. Угнетаются функции и других центров продолговатого мозга и высших отделов мозга - эйфория и возбуждение заменяются угнетением, быстрой утомляемостью, нарушением ассоциативных связей и пр. Прогрессирующие гипокапния и алкалоз завершаются параличом дыхательного центра.

Непосредственной причиной изменений, возникающих на высоте (горная или высотная болезнь), является падение pO_2 во вдыхаемом воздухе. Впервые это было доказано в классических опытах Поля Бера (1878): понижение давления в барокамере до 210 мм рт. ст. вызывало у животных симптомы "горной болезни" и агонию. Если же камеру заполнить чистым кислородом или карбогеном (95% O_2 и 5% CO_2) и довести разрежение в барокамере до 200 мм рт. ст. и ниже, горная болезнь у животных не возникает, так как pO_2 во втором опыте примерно в 5 раз больше, чем в обычном атмосферном воздухе. Это положение подтверждается и практической возможностью значительного повышения потолков переносимости или "критических" зон высоты при пользовании кислородными приборами.

Олезнетворному действию повышенного барометрического давления (гипербарии) человек подвергается при водолазных и кессонных работах, в практике подводного флота и в специальных барокамерах. При погружении в воду на каждые 10,3 м давление увеличивается на 1 атм, так что человек на глубине 10 м подвергается действию 2 атм (или одной избыточной атмосферы).

Повреждающее действие гипербарии проявляется прежде всего при переходе из нормального к повышенному давлению - компрессии. При быстрой компрессии может возникнуть вдавление барабанной перепонки, что при непроходимости евстахиевой трубы становится причиной сильных болей в ушах, возможны даже разрывы барабанной перепонки. Гипербария вызывает сжатие кишечных газов. В результате сдавления кожных и других периферических сосудов увеличивается кровенаполнение внутренних органов.

Наиболее важным последствием гипербарии является повышение растворимости газов в крови и тканях. Растворимость азота зависит от свойств тканей: жировая ткань, белое вещество мозга, желтый костный мозг растворяют в 5 раз больше азота, чем кровь. Растворенный в нервной ткани азот вызывает вначале наркотический, затем токсический эффект - появляются головные боли, головокружение, галлюцинации, нарушения координации движений. Во избежание подобных осложнений в водолазной практике в газовых смесях азот заменяют инертным газом гелием. Растворимость гелия в нервной ткани значительно меньше и он не оказывает какого-либо эффекта на живые ткани. Возможностью увеличивать растворенную фракцию кислорода в крови пользуются в клинической практике с терапевтической целью при необходимости повышения кислородной емкости крови.

Гипербарическая оксигенация - вдыхание кислорода под повышенным давлением - создает перенасыщение организма кислородом - гипероксию. В норме кислородная емкость крови составляет 20,3 об.%. из которых 20 об.% кислорода связаны с гемоглобином, 0,3% кислорода находится в растворенном состоянии.

При дыхании чистым кислородом из альвеол вытесняется азот и pO_2 в альвеолярном воздухе достигает 670 мм рт. ст. вместо 100 мм рт. ст. в норме (при дыхании воздухом). Вдыхание чистого кислорода под давлением в 2, 3 и 4 атм дает повышение pO_2 в альвеолах соответственно до 1433, 2193 и 2953 мм рт. ст.

Количество кислорода, растворенного в плазме крови, прямо пропорционально pO_2 в альвеолах. Повышение давления вдыхаемого O_2 на 1 атм приводит к дополнительному растворению в 100 мл крови еще 2,3 мл O_2 . Вдыхание кислорода под давлением в 3 атм приводит к дополнительному растворению 6 об.% кислорода, что соответствует артериовенозной разнице в покое. При дыхании кислородом под давлением в 3 атм оксигемоглобин почти не диссоциирует, так как даже без участия гемоглобина

кислородная емкость крови является вполне достаточной для поддержания жизни. Поэтому при давлении O_2 в 3 атм большинство тканей может целиком удовлетворить свою потребность в кислороде только за счет его физически растворенной фракции. Исключение представляет только миокард, где артериовенозная разница составляет 12 об. %.

Гипербарическую оксигенацию используют с терапевтической целью при патологических состояниях, когда гемоглобин в значительной степени исключен из процесса дыхания, например при массивных крово-потерях, отравлениях с образованием карбогемоглобина, метгемоглобина и сульфгемоглобина, при уменьшении объема циркулирующей крови, уменьшении скорости кровотока и т. п.

Однако избыток O_2 в тканях может оказать и токсическое действие, на что указывал еще В. В. Пашутин. Токсическое действие O_2 зависит не только от избыточного давления, но и от индивидуальной чувствительности человека к гипероксии. Поэтому назначая больному гипербарическую окситерапию, нужно помнить о возможном токсическом эффекте.

Механизм действия гипероксии. Начальные реакции организма в гипероксической среде имеют приспособительное значение. К ним относятся: повышение pO_2 в артериальной крови приводит к уменьшению возбуждения хеморецепторов сосудов, ослаблению импульсации с них в вегетативные центры ствола мозга. По этой причине замедляется дыхание и сердечный ритм, уменьшается объем легочной вентиляции, систолический и минутный объем сердца, кровь депонируется в паренхиматозных органах, объем циркулирующей крови уменьшается. Приспособительные реакции направлены на предотвращение возможного токсического действия избыточного растворенного кислорода.

Кислородное отравление, если оно возникает, проявляется в основном в двух формах-легочной и судорожной. Легочная форма характеризуется раздражением верхних дыхательных путей - возникает гиперемия, набухание слизистых оболочек дыхательных путей, ощущение жжения и сухости во рту, боль за грудиной, сухой кашель, трахеобронхит.

Судорожная форма может начинаться вегетативными нарушениями (тахикардия, тошнота, головокружение), могут быть парестезии, локальные мышечные подергивания, затем возникают генерализованные тонические и клонические судороги, протекающие как эпилептический приступ.

Токсическое действие кислорода на клетку, по-видимому, связано с угнетением дыхательных ферментов, в частности содержащих SH-группы, и с накоплением перекисей липидов, вызывающих повреждение клеточных структур. Чрезмерное повышение pO_2 в клетке приводит к нарушению синтеза макроэргических фосфорных соединений и даже к образованию свободных радикалов, наподобие действия ионизирующей радиации.

При переходе из области повышенного барометрического давления в область нормального атмосферного давления при декомпрессии растворимость газов в крови уменьшается, в тканях и кровеносных сосудах накапливаются пузыри газа. Если диаметр образующихся газовых пузырьков меньше 8 мкм, т. е. меньше просвета капилляров, они легко транспортируются и избыток азота, отчасти и кислорода, удаляется через легкие. При ускоренной декомпрессии из больших глубин образуются более крупные пузырьки, превышающие диаметр капилляров, и тогда возникает газовая эмболия. Эмболы

скапливаются также в полостях, содержащих жидкости - перитонеальной, суставной и т. п., а также в тканях с высоким коэффициентом растворения азота - белом веществе мозга, костном мозге, жире. Эмболия азотом обуславливает характерные для декомпрессионной болезни симптомы - мышечные и суставные боли, судороги и другие нарушения функции нервной системы.

Накопления пузырьков кислорода в тканях и жидкостях почти не происходит, так как O_2 быстро связывается гемоглобином крови и потребляется организмом. Не образуются также и пузырьки CO_2 , так как содержание его в воздухе мало (0,03-0,05%), а содержание в крови регулируется буферными системами организма и остается очень постоянным.

3.5.2 Результаты и выводы:

Результаты и выводы оформить в виде протоколов

3.6 Практическое занятие № 6 (2 часа).

Тема: «Водно-солевой обмен у водных и наземных животных»

3.6.1 Краткое описание проводимого занятия:

3.6.2 Результаты и выводы:

Результаты и выводы оформить в виде протоколов

3.7 Практическое занятие № 7 (2 часа).

Тема: «Адаптация к передвижениям и мышечной деятельности»

3.7.1 Задание для работы:

- 1.
- 2.
- 3.

3.7.2 Краткое описание проводимого занятия:

3.7.3 Результаты и выводы:

Результаты и выводы оформить в виде протоколов

3.8 Практическое занятие № 8 (2 часа).

Тема: «Пищевые адаптации»

3.8.1 Задание для работы:

- 1.
- 2.

3.

3.8.2 Краткое описание проводимого занятия:

3.8.3 Результаты и выводы:

Результаты и выводы оформить в виде протоколов

3.9 Практическое занятие № 9 (2 часа).

Тема: «Биологические ритмы и их влияние на организм животных»

3.9.1 Задание для работы:

1.

2.

3.

3.9.2 Краткое описание проводимого занятия:

3.9.3 Результаты и выводы:

Результаты и выводы оформить в виде протоколов

3.10 Практическое занятие № 10 (2 часа).

Тема: «Сезонные изменения физиологических функций»

3.10.1 Задание для работы:

1.

2.

3.

3.10.2 Краткое описание проводимого занятия:

3.10.3 Результаты и выводы:

Результаты и выводы оформить в виде протоколов

4. МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ

ПО ПРОВЕДЕНИЮ СЕМИНАРСКИХ ЗАНЯТИЙ

Семинарские занятия не предусмотрены учебным планом

