

Министерство образования Республики Беларусь

**Учреждение образования
«Гомельский государственный университет
имени Франциска Скорины»**

Г.Л. Осипенко

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ

КУРС ЛЕКЦИЙ

Гомель 2006

Министерство образования Республики Беларусь

**Учреждение образования
«Гомельский государственный университет
имени Франциска Скорины»**

Г.Л. Осипенко

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ

КУРС ЛЕКЦИЙ

для студентов специальности

1 -33 01 02 «Геоэкология»

Гомель 2006

УДК 502:613:55:574(075.8)
ББК 26.82+28.081+20.1 я73
О - 74

Рецензенты:

А.С. Калугин, профессор, доктор медицинских наук;
кафедра экологии учреждения образования «Гомельский государственный университет имени Франциска Скорины»

Рекомендовано к изданию научно-методическим советом учреждения образования «Гомельский государственный университет имени Франциска Скорины»

Осипенко, Г.Л.

О-74 Физиологическая экология [Текст]: [курс лекций для студентов вузов специальности 1- 33 01 02 «Геоэкология»]/ Г.Л.Осипенко; М-во образов. РБ, Гомельский государственный университет им. Ф. Скорины. – Гомель: УО «ГГУ им. Ф. Скорины», 2006. – 98 с.

Целью подготовки к изданию курса лекций является оказание помощи студентам в овладении основами физиологических приспособлений организмов к природным факторам среды.

Курс лекций адресован студентам специальности 1 -33 01 02 «Геоэкология»

УДК 502:613:55:574(075.8)
ББК 26.82+28.081+20.1 я73

©Г.Л. Осипенко, 2006
© УО «ГГУ им. Ф.Скорины», 2006

Содержание

Введение	4
Лекция 1 Биосфера, уровни организации жизни и задачи физиологической экологии	7
Лекция 2 Организм	12
Лекция 3 Биологические ритмы и адаптации у животных организмов	21
Лекция 4 Популяция	30
Лекция 5 Биоценоз	44
Лекция 6 Взаимоотношения видовых популяций в биоценозах	54
Лекция 7 Природные, социально-экономические и геофизические факторы в физиологической экологии человека	65
Лекция 8 Метеорологические и геохимические факторы	70
Лекция 9 Адаптация и влияние социально-экономических факторов на организм человека	77
Лекция 10 Понятие о природном очаге болезни и природной очаговости	90

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф.СКОРИНЫ

Введение

Физиологическая экология — раздел физиологии, изучающий особенности жизнедеятельности организма в зависимости от климатогеографических условий и конкретной среды обитания. Основная причина возрастания интереса к физиологической экологии — ее тесная связь с важнейшими проблемами современного мира: угрозой истощения природных ресурсов, загрязнения и отравления среды промышленными отходами и разрушения естественных сообществ. Под физиологической экологией 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 физиологическая экология представляет ветвь эволюционной физиологии — предмета, ставящего своей задачей изучение происхождения физиологических функций, их эволюцию в связи с общей эволюцией органического мира. Физиологическая экология пользуется физиологическими методиками исследования и физиологическим экспериментом. Задачей физиологической экологии является изучение 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. Наряду с термином «адаптация» широкое распространение приобрел термин «акклиматизация», обычно применяемый для обозначения процессов приспособления организмов к различным климатическим условиям природной среды. Акклиматизация — частный случай адаптации. Понимание сущности адаптационного процесса во многом зависит от условий, в которых возникают эти процессы. Среди многочисленных факторов окружающей среды принято различать факторы, адекватные врожденным и приобретенным (генофенотипическим) свойствам организма, и факторы, неадекватные этим свойствам.

Физиологическая экология 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.

Курс лекций включает два раздела: «Физиологическая экология животных» и «Физиологическая экология человека», состоящих из 10 взаимосвязанных тем.

Физиологическая экология животных получила особое развитие при изучении водных организмов. Достижения ее в этой области широко используются гидробиологами, а также при изучении млекопитающих, в том числе сельскохозяйственных животных. Эколого-физиологические исследования проводятся на любых уровнях филогенетического развития животных. 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. Специальным и очень важным разделом является «Физиологическая экология 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 не-

благоприятными 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, физиологическая экология человека является основой для разработки гигиенических мероприятий, методов физического воспитания человека, широкого планирования оздоровительных мероприятий, строительства новых городов и их планировки и т. д.

Целью курса лекций является оказание помощи студентам в овладении основами физиологических приспособлений организмов к природным факторам среды.

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф.СКОРИНЫ

Раздел 1 Физиологическая экология животных

Лекция 1

Биосфера, уровни организации жизни и задачи физиологической экологии

1.1 Водная среда, воздушная среда, почва – основные среды жизни.

1.2 Уровни организации экосистем.

1.3 Задачи физиологической экологии.

1.1 Водная среда, воздушная среда, почва – основные среды жизни. Активная деятельность живых организмов охватывает относительно небольшой слой поверхностных оболочек нашей планеты: толщина биосферы составляет всего около $1/320$ радиуса Земли. По В. И. Вернадскому, биосфера представляет собой часть наружных оболочек Земли, измененную совокупной деятельностью населяющих ее живых организмов. В состав биосферы входят три геологические оболочки планеты: газовая (атмосфера), твердая (литосфера) и жидкая (гидросфера). Они же рассматриваются как основные среды жизни. Физико-химические свойства жизненных сред определяют собой принципиальные морфофизиологические особенности населяющих их живых организмов.

Водная среда. В понятие гидросферы входят все типы водоемов. Данные таблицы 1 дают представление о том, что основная масса воды на планете сосредоточена в водоемах океанического типа. Океан - колыбель жизни; свойства водной среды в морских водоемах во многом определили химико-физическую эволюцию всех форм жизни, в том числе эволюцию животных. В частности, большое значение имеет химический состав воды, который обуславливает осмотические отношения живых организмов со средой разной солености. У первичноводных позвоночных, в частности, эти условия предопределили принципиальные пути эволюции органов выделения, а у вторичноводных - серию адаптаций, направленных на ограничение осмотического обмена с окружающей средой.

Таблица 1 - Распределение запасов воды в гидросфере (по Львовичу, 1967)

Части гидросферы	Объем, тыс. км ³	% от общего объема
Океан	1 370 322	93, 93
Подземные воды	60 000	4, 12
Ледники	24 000	1,65
Озера	230	0, 016
Почвенная влага	75	0, 005
Пары атмосферы	14	0,001
Речные воды	1,2	0,0001
Вся гидросфера	1458642, 2	100

Не менее важное свойство водной среды — ее высокая плотность. Близость плотности воды и плотности тела животных открыла возможность появления и закрепления в эволюции форм, «парящих» в водной среде и не имеющих необходимой связи с субстратом. Это относится не только к животным; в толще воды сложились целые сообщества живых организмов, вполне самостоятельно поддерживающие круговорот веществ. Благодаря этому современная гидросфера «пронизана жизнью» на всю ее толщу: живые формы находят в самых глубоких океанических впадинах (порядка 11 000м). Специфическая черта биогенного круговорота веществ в гидросфере состоит в том, что деятельность фотосинтезирующих растений определяется глубиной проникновения солнечного света достаточной интенсивности (примерно 1% полуденного освещения над поверхностью воды). Зона проникновения света носит

название эуфотической, глубина ее в среднем составляет около 200 м. Вся масса живых организмов, обитающих в более глубоких слоях, прямо или опосредованно использует органические вещества, синтезированные в этой зоне. Таким образом, все население толщи океанических вод от поверхности до самых глубоких участков дна представляет собой единую трофическую систему. Вода отличается относительно низким содержанием растворенного в ней кислорода. Для крупных животных, размеры, тела которых не позволяют осуществлять дыхание путем прямого проникновения кислорода через поверхность тела, это обстоятельство послужило условием формирования особых органов дыхания, часто отличающихся высокой эффективностью утилизации растворенного в воде кислорода.

Воздушная среда. Газовая оболочка Земли – атмосфера – характеризуется гораздо менее равномерным распределением жизни по вертикали. В первую очередь это определяется малой плотностью воздуха. Все живые организмы воздушной среды неизбежно привязаны к субстрату; форм, «взвешенных» в атмосфере на протяжении всей жизни или хотя бы в течение значительной ее части, нет. В силу этого основная масса жизни в воздушной среде сосредоточена у поверхности земли, не проникая в атмосферу выше нескольких десятков метров (высота крон деревьев, имеющих постоянных обитателей в виде эпифитов и некоторых видов животных). В ряде случаев живые организмы встречаются и на большей высоте (американский гриф—12 150 м, бородач — 7900 м, пролетные стаи гусей — 9500 м). Все это, однако, исключительные явления. Особый случай проникновения живых организмов в высокие слои атмосферы — обитание их в высокогорных районах. Для животных такие условия, прежде всего, связаны с ухудшением условий дыхания в разреженной атмосфере. Видимо, это главная причина заметного уменьшения числа видов животных в высокогорных районах. Среди позвоночных в наименьшей степени от этого страдают птицы, дыхательная система которых позволяет эффективно извлекать кислород из воздуха даже при низком парциальном давлении. Высокое и относительно постоянное содержание кислорода в воздухе направляет эволюцию на путь резкой интенсификации метаболизма. Именно в воздушной среде появились и достигли расцвета гомойотермные животные, отличающиеся наиболее высоким уровнем энергетики. Наряду с этим воздушной среде свойственна низкая и неустойчивая влажность — особенность, которая заметно лимитирует возможности водного обмена животных, и послужила причиной сходных комплексов адаптации, возникавших параллельно в разных группах животных при освоении ими наземной среды.

Почва. Поверхность литосферы, измененная в результате процессов выветривания и деятельности живых организмов, образует почву — среду жизни многих живых организмов. Почва — сложная среда, состоящая из твердой, жидкой и газообразной фаз. Твердая фаза представлена минеральными частицами, обычно образующими более или менее крупные агрегации. Пространство между минеральными частицами заполнено водой или воздухом. Структура почвы определяется величиной минеральных частиц (или их агрегатов) и промежутков между ними. Механический состав и структура почв — важные факторы, определившие эволюционное формирование роющих животных, приспособленных к передвижению и разных типах почв. Для распределения животных в толще почв существенное значение имеет содержание органического вещества, составляющего основу питания многих почвенных животных. Происхождение органического вещества в почве связано в первую очередь с обитателями наземной среды: в почву попадает много растительного опада, трупов и экскрементов животных; большое количество органики дают корни наземных растений. Поэтому органического вещества особенно много сосредоточено в верхнем горизонте почвы (горизонт a_1 , или перегнойно-аккумулятивный). Здесь начинается разложение и минерализация органики и вымывание растворенных веществ просачивающимися в почву водами. В следующем горизонте (A_2 , или элювиальный) органики мало — почва здесь постоянно дренируется. В этом горизонте находится основная масса корней растений, так как здесь много доступных растворенных минеральных веществ. Переотложение органического вещества иногда происходит в нижнем почвенном горизонте (горизонт B , или иллювиальный), граничащем с почвообразующими геологическими породами (горизонт C). Наибольшая биомасса

животных сосредоточена в верхних горизонтах почвы. Это определяется, с одной стороны, высоким содержанием органического вещества, с другой — проникновением достаточного количества кислорода. С увеличением глубины количество кислорода в почве убывает, соответственно уменьшается и количество животных. В целом глубина проникновения живых организмов в почву обычно не превышает нескольких метров. В подземных водоемах, расположенных на глубине 100 м и более, находили рыб; еще глубже в водоносных слоях обнаруживали бактерий. Однако в обоих случаях это не почвенные организмы, а обитатели водной среды. Как среда обитания почва обладает свойствами переходными между водной и воздушной средами, что особенно относится к режиму влажности. Относительная устойчивость температурного режима в глубине почвы создает равномерно благоприятные условия даже в областях с существенными сезонными перепадами температуры. Поэтому, помимо постоянных обитателей, почва используется для устройства убежищ и переживания неблагоприятных сезонов года многими наземными животными.

Таким образом, каждая среда жизни обладает специфическими свойствами, комплекс которых определяет генеральные пути эволюции обитающих в них животных и формирование эколого-физиологических и морфологических особенностей, которые в сумме можно охарактеризовать как жизненные формы водных, наземных и почвенных животных. Но живые организмы не только приспосабливаются к особенностям среды их обитания. Их совокупная деятельность оказывает свое влияние на среды жизни. Накапливаясь на протяжении геологической истории развития жизни, эти влияния во многом определили современный химический состав, структуру и ряд свойств биосферы. Так, происхождение и свойства почвы обусловлены деятельностью живых организмов.

Классик почвоведения В. В. Докучаев (1954) прямо определял почву, как «...дневные или наружные горизонты горных пород (все равно каких), естественно измененные совместным влиянием воды, воздуха и различного рода организмов, живых и мертвых». В водной среде многовековые накопления отмерших частей живых организмов образовали специфические формы морских отложений (органогенные илы, известняки, диатомиты и др.). Возникновение этих осадочных пород связано со способностью животных избирательно извлекать из воды, и накапливать в организме определенные вещества (соли кальция, кремния и др.). Отложения органогенных пород не только формировали рельеф дна, химизм вод, но, оказываясь при морских регрессиях на суше, составили геологическую основу многих ее областей и участвовали в образовании различных типов почв.

Принято считать, что современный газовый состав атмосферы целиком определяется деятельностью живых организмов, главным образом через фотосинтез и дыхание. Это справедливо, хотя история формирования атмосферы достаточно сложна. Свободный молекулярный кислород, возможно, выделялся и в добиологический период путем фотодиссоциации паров воды. Не исключено, что и с появлением первых фотосинтезирующих организмов (по-видимому, водорослей, сходных с современными синезелеными, обитавших в водоемах докембрийского периода) этот процесс в атмосфере продолжался, тогда, как выделенный водорослями кислород растворялся в воде и не попадал в атмосферу. Но накопления кислорода в атмосфере в это время не происходило: он немедленно вступал в соединение с другими веществами либо формировал озоновый экран, который в свою очередь препятствовал нарастанию фотолиза паров. Только с появлением зеленой наземной растительности кислород стал накапливаться в атмосфере; одновременно озоновый экран и сосредоточение в верхних частях атмосферы диоксида углерода и паров воды устранили возможность дальнейшего поступления кислорода путем фотолиза водяных паров. Современное соотношение кислорода и диоксида углерода в атмосфере целиком зависит от сбалансированной функции живого населения биосферы. То же, по В. И. Вернадскому, относится и к свободному азоту атмосферы. «Будет правильно заключить - писал он, — что газовая оболочка... есть создание жизни».

1.2 Уровни организации экосистем. Планетарные масштабы деятельности живых организмов определяются их высокой химической активностью и основываются на непрерывных процессах обмена веществ, протекающих с большой скоростью под действием ферментов. В поддержании жизни как устойчивого планетарного явления важнейшее значение имеет разнообразие форм живых организмов, отличающихся набором потребляемых веществ и выделяемых в окружающую среду продуктов жизнедеятельности. Это важное обстоятельство также специально подчеркивалось основателем учения о биосфере акад. В. И. Вернадским. Говоря о «живом веществе», он имел в виду именно совокупность разнокачественных форм жизни, осуществляющих геохимические функции жизни в биосфере. В наиболее общем виде такая совокупность должна включать три крупные экологические категории организмов: продуцентов, синтезирующих органические вещества из неорганических с использованием внешних источников энергии, консументов, потребляющих готовое органическое вещество, и редуцентов, разлагающих мертвые органические остатки до неорганических продуктов.

В природных сообществах, осуществляющих полный цикл биогенного круговорота веществ, — биогеоценозах — необходимо присутствие всех перечисленных групп живых организмов, представленных популяциями конкретных видов. Биогеоценоз, таким образом, представляет собой систему взаимодействующих популяций ряда видов продуцентов, консументов и редуцентов (биоценоз), функционирующую в определенной географической среде (биотоп) и устойчиво осуществляющую биогенный круговорот веществ. Биологическая система, рассматриваемая в ее функциональных взаимоотношениях с внешней средой, представляет собой экологическую систему в широком смысле этого термина. Легко видеть, что биогеоценоз, представляющий собой функциональное единство биоценоза и неорганической среды, выступает как экологическая система. В современной литературе термин «экосистема» нередко используется именно в этом частном значении как синоним биогеоценоза. Любая экологическая система характеризуется специфической функцией, упорядоченными взаимодействиями составляющих ее частей (субсистем) и основывающимися на этих взаимодействиях механизмами, обеспечивающими целостность и устойчивость системы во времени и в пространстве на фоне колеблющихся внешних условий.

Как уже отмечено, основная функция биогеоценоза — поддержание круговорота веществ. Она осуществляется на основе закономерных взаимоотношений видовых популяций. Многочисленность и экологическое разнообразие входящих в биоценоз видов, сложность взаимодействия между ними лежат в основе способности биогеоценоза самоподдерживаться на фоне меняющихся внешних условий и приспособительно перестраиваться при направленном их изменении. Видовые популяции выступают в составе биоценоза в качестве субсистем, функция которых — обеспечение определенного звена в биогенном круговороте веществ. Эта функция определяется видовыми свойствами обмена веществ. Но популяция — не просто скопление особей одного вида. Каждая популяция представляет собой форму существования вида в конкретных условиях среды и в этом качестве выступает как самостоятельная биологическая система, функция которой — сохранение и воспроизведение вида в данных условиях. Эта функция осуществляется на основе закономерных взаимоотношений между составляющими популяцию особями и их группировками. На базе этих взаимоотношений возникает сложная структура популяций, происходит размножение, а также функционируют сложные эколого-физиологические механизмы, позволяющие популяции в целом поддерживать оптимальную численность и плотность населения и приспосабливаться к изменениям окружающих условий. Внешними по отношению к популяции условиями оказываются не только неорганическая среда, но и популяции других видов живых организмов в составе биоценоза. Непрерывные закономерные взаимодействия популяции с внешними условиями позволяют и популяцию рассматривать как экологическую систему. Адаптивные механизмы популяционных систем складываются как интегрированный результат поведения и физиологических реакций отдельных особей на основе непрерывного потока информации о состоянии внешней среды и самой популяции. Отдельный организм входит в состав популяции как структурно-функциональная субсистема, занимающая определенное

положение в популяционных взаимосвязях и выполняющая соответствующие ей функции в общепопуляционных процессах. Однако только организм представляет собой конкретную единицу обмена веществ и в этой своей функции выступает как самостоятельная биологическая система, более того — экологическая система, поскольку осуществление обмена веществ немислимо без устойчивых взаимосвязей организма с внешней средой. При этом в сложных формах деятельности организма внешними по отношению к нему оказываются и другие организмы как своего, так и других видов.

1.3 Задачи физиологической экологии. Иерархическая соподчиненность и тесная функциональная сопряженность биологических систем разных уровней организации определяет интегрированный характер жизни в биосфере Земли. Выявление закономерностей формирования и устойчивого существования биосистем разных уровней — предмет экологии. Распространенное прежде представление об экологии как о науке, изучающей взаимоотношения организма со средой, с современных позиций недостаточно полно. Неполно и распространенное в современной литературе мнение об экологии как науке, о надорганизменных системах (популяция, вид, биогеоценоз, биосфера в целом). Тем более неприемлем подход, который сводит задачи экологии к охране среды. Неразрывная связь в функционировании организмов, популяций и биоценозов, на основе, которой формируются целостные проявления жизни в масштабе планеты, определяют и генеральную задачу экологии: изучение всех уровней организации экосистем. Если, как определено выше, под экосистемой рассматривать любую биологическую систему в ее взаимодействии с внешними условиями, то в наиболее обобщенной форме можно назвать экологию наукой об экосистемах. Эта или близкие к ней точки зрения и последнее время становятся общепринятыми. При таком подходе основные проблемы экологии определяются принципиальными уровнями организации экосистем: экология особей, экология популяций и экология сообществ. Традиционное подразделение экологии на аутэкологию (экология видов; включает организменный и популяционный уровни) и синэкологию (экология сообществ) отражает лишь реальные пути исследования, определяющиеся удобством их организации и чаще всего практическими запросами.

Общие задачи экологии весьма широки и многообразны; подходы к изучению столь сложных явлений, как экологические системы, многочисленны и захватывают различные области смежных наук. Одно из наиболее ранних и традиционных направлений — изучение приспособления организмов к различной географической среде, формирования биоценологических комплексов различных ландшафтных зон и их подразделений, биологических особенностей этих комплексов и их обратного влияния на среду обитания. Это направление можно назвать ландшафтной экологией.

В наши дни широко используются количественные оценки различных экологических процессов и их математическое моделирование. Это — количественная экология; в этой области особенно выделяются исследования продуктивности экосистем, их энергетики, а также моделирование некоторых форм взаимоотношений (конкуренция, хищничество, паразитарные связи и т. д.). Это прогрессивное направление зародилось в гидробиологии, где уже давно стали применяться количественные методы и математические модели. Но лишь в последние годы этот аспект экологии включил изучение наземных сообществ и приобрел общеэкологическое звучание. Количественная экология использует данные разнообразных полевых исследований и лабораторных экспериментов; развитие ее может иметь большое практическое значение. Еще одно «молодое» направление в экологии — эволюционная экология, задачи которой заключаются в выявлении экологических механизмов эволюционного процесса, путей и форм эволюционного возникновения индивидуальных и видовых адаптации и эволюции биоценологических систем. Одна из ведущих школ эволюционной экологии была создана под руководством акад. С. С. Шварца. Наконец, можно выделить направление в экологии, специфическая задача которого заключается в исследовании тех механизмов, которые определяют приспособление биологических систем разного уровня к динамичным условиям их жизни, их устойчивость во времени и в пространстве, целостность и бесперебойное осу-

ствление свойственных им функций. Это направление функциональной экологии; поскольку абсолютное большинство адаптивных механизмов и функциональных реакций организмов, популяций и биоценозов имеет физиологическую природу, этот раздел экологии еще называют физиологической экологией и рассматривают его как «пограничную» область соответствующих наук.

Живые организмы — реальные носители жизни, дискретные единицы обмена веществ; деятельность отдельных организмов лежит в основе проявления жизни на всех уровнях ее организации. В процессе обмена организм животных потребляет из окружающей среды вещества, необходимые для построения его тела и получения энергии на различные формы деятельности. Выделяя продукты обмена, организм, с одной стороны, освобождается от непригодных для дальнейшего использования (подчас токсичных) веществ, а с другой — предоставляет исходный пищевой субстрат для других видов организмов. Умирая, организм также становится источником питания определенных видов живых существ, и химические вещества его тела вовлекаются в общий биогенный круговорот. Изучение обмена веществ и фундаментальных процессов, обеспечивающих его осуществление в животном организме, составляет предмет физиологии. Однако эти процессы протекают в сложной и динамичной обстановке естественной среды обитания, находятся под постоянным воздействием комплекса ее факторов. Поддержание устойчивого обмена веществ в постоянно колеблющихся условиях внешней среды невозможно без специальных адаптации. Изучение этих адаптации — задача экологии. Таким образом, в области изучения организменных систем экология приходит в наиболее тесное взаимодействие с физиологией.

В экологических исследованиях часто, используются те же методические приемы, которыми пользуются физиологи. Физиологический и экологический аспекты исследования функций организма животных подчас настолько близки, что трудно с уверенностью сказать, к какой из этих двух наук относится то или иное конкретное исследование — естественный результат комплексного подхода к сложным жизненным явлениям. Это не означает, что экология и физиология дублируют друг друга. Применяя ряд физиологических методик, экологи используют их для решения своих специфических задач. При экологическом подходе исследователя в первую очередь интересует конечный результат физиологических процессов и их изменения под влиянием определенных факторов внешней среды. Иными словами, физиологические показатели используются в экологии как критерии реакции организма на меняющиеся условия. Изменение физиологических функций рассматривается в экологии, прежде всего с точки зрения приспособительной роли этих явлений, их биологического значения в природной обстановке. Лабораторные исследования с использованием физиологического эксперимента приобретают в экологии глубокий смысл и специфический интерес лишь в общем, плане экологических исследований в сочетании с материалами, полученными непосредственно, в природной обстановке, в которой организм подвержен естественному воздействию факторов среды. На организменном уровне наиболее важное значение имеют абиотические факторы среды, поскольку взаимодействие с другими живыми организмами осуществляется главным образом между популяциями или в их составе. Специфика абиотических факторов; состоит в том, что, воздействуя на определенные стороны обмена веществ организма, они не испытывают обратного влияния со стороны каждой отдельной особи. Таким образом, отдельный организм может только приспособливаться к воздействию этих факторов, будучи в состоянии изменить эти воздействия.

Физиологическая экология — давнее направление науки, в котором работают как экологи (зоологи и ботаники), так и физиологи. В течение длительного времени это направление охватывало лишь организменный уровень организации, и только относительно недавно сфера его деятельности расширилась, включив физиологические механизмы, действующие на популяционном и биоценотическом уровнях.

Лекция 2 Организм

1.1 Водно-солевой обмен у водных и наземных животных.

1.2 Газообмен и дыхание в водной и воздушной среде.

1.3 Теплообмен и терморегуляция, пойкилотермные и гомойотермные животные.

1.1 Водно-солевой обмен у водных и наземных животных. Полный обмен организма со средой включает два противоположных процесса: поступление воды в организм и отдачу ее им во внешнюю среду. Животные получают влагу не только в виде питьевой воды, хотя этот путь для многих форм, даже водных, необходим. Многие виды, особенно обитающие в водной среде, способны получать воду через покровы или специализированные участки тканей, проницаемые для воды (например, жабры). Вода поступает и организм также с пищей; для ряда наземных форм этот путь важнее, чем прием питьевой воды. Значение пищи в водном балансе организма заключается не только в том, что она содержит воду в тканях пищевых объектов. Усиленное питание ведет к накоплению в организме жировых запасов; в процессе окисления жиров и других органических веществ образуется так называемая метаболическая вода. Таким образом, жир в организме животных — не только энергетический запас, но и внутренний источник поступления воды в клетки и ткани. Значительные колебания условий обеспеченности животных водой обусловили возникновение ряда эколого-физиологических адаптаций. Водный обмен теснейшим образом связан с обменом солей. Определенный набор солей (ионов) представляет собой необходимое условие нормальной функции организма, так как соли входят в состав многих тканей, играя важнейшую роль в обменных механизмах клеток. Изменение количества, как воды, так и солей нарушает осмотические процессы и ионное равновесие; в организме животных постоянно идет активное регулирование концентрации и ионного состава жидкостей и тканей тела.

Особо важное значение поддержание водно-солевого обмена имеет для водных животных, у которых осмотические процессы осуществляются не только на суборганизменном уровне, но и с окружающей их водной средой. У первичноводных животных жаберный, кишечный, а иногда и покровный эпителий всегда контактирует с водой, поэтому через их покровы постоянно осмотическим путем проникает вода, если концентрация солей (и других веществ) в организме отличается от таковой окружающей водной среды. Жизнь формировалась в морской среде, что наложило отпечаток на основные физико-химические особенности животного организма. В частности, ионный состав жидкостей тела качественно сходен с составом морской воды даже у наземных животных. Однако количественное содержание различных ионов в теле даже морских животных может отличаться от соотношения их в окружающей среде. Объясняется это способностью организмов избирательно извлекать из среды и задерживать в своем теле определенные соли. Некоторые из них идут на построение скелета, раковин и иных «инертных» образований, другие циркулируют в составе жидкостей тела. Ионы некоторых солей, напротив, активно выводятся из организма. Следует различать ионную регуляцию в организме, связанную с поддержанием состава и количественного соотношения различных ионов в жидкостях тела, и регуляцию осмотического давления, которое не связано с этими показателями, а определяется суммой растворенных частиц. Ионная регуляция свойственна практически всем животным, осмотическая же регуляция может отсутствовать. В этом случае осмотическое давление внутри организма следует за изменениями давления внешней среды; таких животных называют *пойкилоосмотическими (осмоконформерами)*. Животные, способные к активной регуляции осмотического давления, поддерживают относительное постоянство этого параметра внутренней среды независимо от окружающей воды; таких животных называют *гомойоосмотическими (осморегуляторами)*. Первичноводные морские беспозвоночные относятся к первой группе. Осмотическое давление жидкостей их тела практически равно таковому морской воды, изменяясь вместе с изменением ее солёности. Такие животные называются изотоничными. Абсолютная изотоничность свойственна относительно немногим группам (кишечнополостные, иглокожие); у большинства же беспозвоночных отмечается некоторое превышение осмотического давления жидкостей тела (ги-

пертоичность организма), что обеспечивает постоянный приток воды в организм в пределах, легко уравнивающих процессами выделения.

Способность изотоничных животных переносить некоторые изменения солености среды определяется главным образом механизмами клеточной устойчивости к обводнению и дегидратации. Диапазон устойчивости таких организмов обычно не очень велик, поэтому изотонические осмоконформеры распространены, как правило, в морских водоемах с относительно устойчивой соленостью. Беспозвоночные-осморегуляторы могут жить в условиях большего диапазона солености среды. Это обеспечивается механизмами активной регуляции осмотического давления внутренней среды. Эти механизмы включают изменения проницаемости мембран, активный перенос ионов, а также изменения внутриклеточной концентрации свободных аминокислот в направлении, уравнивающем суммарное осмотическое давление в клетке с внешней средой. В организме пресноводных животных концентрация жидкостей внутренней среды обычно несколько ниже, чем у морских форм, но все же выше, чем в окружающей воде. Иными словами, пресноводные животные всегда гипертоничны по отношению к среде. Благодаря этому вода осмотическим путем постоянно поступает внутрь организма. У ряда пресноводных животных различные покровные образования затрудняют проникновение воды через кожу (панцири, чешуя и т. п.). Однако полная изоляция организма от осмотического поступления воды невозможна, поскольку, по меньшей мере, эпителий органов дыхания и слизистой кишечника неизбежно контактирует с водой. Это вызывает необходимость специальных адаптаций, направленных на выведение из организма избытка воды.

В основном такие адаптации связаны с функцией выделительной системы. Наиболее эффективная адаптация к обитанию их в гипотонической среде — образование почки. Почки водных позвоночных с самого начала формировалась не только как орган выделения, но и как орган осморегуляции (тем более что продукты белкового обмена этих животных аммиак и мочевина растворимы в воде и выводятся главным образом внепочечным путем, через жабры). Клубочковая система почки функционирует по фильтрационно-реабсорбционному типу, выделяя гипотоническую мочу, что вполне соответствует принципам осморегуляции в пресной воде. Клубочковая система — главная морфологическая основа интенсивной фильтрации и пресноводные рыбы выводят очень большое количество слабokonцентрированной мочи. Выведение избытка воды еще не гарантирует постоянства осмотического давления внутренней среды. Организм непрерывно теряет часть солей в составе мочи и экскрементов, а также в результате диффузии через кожу. Восстановление необходимых солей происходит с пищей. Кроме того, важную роль в солевом обмене играет жаберный эпителий, специализированные клетки которого способны к активной абсорбции солей (главным образом одновалентных ионов Na^+ и Cl^-) из окружающей воды.

В целом принцип осморегуляции пресноводных рыб сводится к следующему: вода поступает в организм осмотическим путем через жабры и слизистую пищеварительного тракта; избыток ее выводится через почки. Активного питья воды не происходит. Соли поступают с пищей и через жабры; потеря их идет с мочой, экскрементами и частично через кожу. Фильтрационно-реабсорбционная функция почек, так же как и абсорбционная активность жаберного эпителия, зависят от соотношения осмотических давлений воды и жидкостей организма. Это позволяет пресноводным рыбам осваивать водоемы с некоторой степенью осолонения, и таким образом экологические возможности отдельных видов расширяются. Аналогично осуществляется пресноводная осморегуляция и у беспозвоночных животных: у них также основная функция выведения воды принадлежит выделительной системе; при этом изменение солености внешней среды адекватно изменяет уровень выделительной функции. Неизбежные потери солей с мочой и экскрементами и в этом случае компенсируются захватом ионов из окружающей воды. У некоторых животных этот процесс идет через всю поверхность тела, но главную роль играют жабры и аналогичные образования. Показано, в частности, что так называемые «анальные жабры» личинок ряда видов насекомых в первую очередь служат органом осморегуляции, возможно вообще не участвуя в дыхании. Таким образом, в отличие от морских беспозвоночных все пресноводные животные гомеоосмотичны; актив-

ные процессы осморегуляции способствуют поддержанию относительного постоянства солености внутренней среды. Поэтому большинство пресноводных форм может обитать и в солоноватоводных водоемах (соленость 0,5-30%).

Активная осморегуляция обеспечивает не только приспособления принципиального характера (регуляция в пресной или морской воде), но и лабильные адаптивные реакции на изменение градиента солености между организмом и внешней средой. Это в значительной мере расширяет экологические возможности активных осморегуляторов. Интенсивность функций осморегуляторных механизмов стимулируется динамикой осмотического давления внутренней среды; у рыб регуляция этих процессов связана главным образом с нервно-гуморальными механизмами системы гипоталамус — гипофиз — интерреналовая ткань (интерреналовая ткань — гомолог коры надпочечников высших позвоночных, которые у рыб не выражены. Эта ткань состоит из железистых клеток, развивающихся из целомического эпителия боковых пластинок).

Гипоталамус представляет собой центральную структуру головного мозга, в которой сигналы с осморцепторов трансформируются в адаптивные реакции организма. Наиболее прямая форма адаптивного ответа заключается в том, что вырабатываемые в ответ на осмотическую стимуляцию нейросекреты гипоталамуса переносятся по аксонам в заднюю долю гипофиза (нейрогипофиз), откуда в виде гормонов поступают в кровь. Амфибии — первые наземные позвоночные, экологически теснейшим образом связанные с водной (или влажной) средой. Большинство земноводных ведет околотовидный образ жизни, сезонно (на время размножения) обитая непосредственно в водоемах. Многие формы, особенно из отряда хвостатых, вторично перешли к полностью водному образу жизни, обитая в пресных водоемах. Связь амфибий с водой помимо прочих причин обуславливается типом водно-солевого обмена, который у этих животных основывается на тех же морфофункциональных механизмах, что и у пресноводных рыб. Туловищная почка амфибий выполняет главную функцию выведения излишка воды, легко проникающей осмотическим путем через голую кожу. Поступление воды через кожу с избытком обеспечивает потребности организма, поэтому амфибии практически ее не пьют или пьют очень мало. При нахождении амфибий в воде в их почках усиливается клубочковая фильтрация, продуцируя значительное количество гипотонической мочи. Примерно половина фильтрующейся в клубочках воды может при необходимости реабсорбироваться; реабсорбция же ионов натрия и хлоридов практически полная (порядка 99%). При дегидратации реабсорбция воды достигает 94—95%. Кожные покровы амфибий способны к активному транспорту ионов из менее концентрированной водной среды внутрь организма — процесс, идущий с затратой энергии и направленный на компенсацию неизбежных потерь солей с мочой и экскретами. Поскольку большинство видов амфибий пресноводны, такой тип осморегуляции достаточно эффективен в отношении как водного, так и солевого баланса внутренней среды организма. Более того, как и у рыб, изменения уровня фильтрации и способность противостоять некоторому увеличению концентрации ионов в плазме крови обуславливает перенесение земноводными некоторого осолонения среды. Ведущее значение в регуляции водного баланса амфибий имеют нейрогипофизарные гормоны: окситоцин, вазотоцин, аргинин-вазотоцин и мезотоцин. Наиболее активен из них вазотоцин. У большинства исследованных амфибий этот гормон оказывает выраженное антидиуретическое действие, понижая скорость клубочковой фильтрации и (у бесхвостых) повышая проницаемость стенок мочевого пузыря. У рыб вазотоцин усиливает скорость клубочковой фильтрации.

Водный обмен у наземных животных. Освоение воздушной (наземной) среды ставит ряд жестких требований к механизмам регуляции водно-солевого обмена. Низкая влажность воздуха, определяя интенсивную отдачу воды испарением, создает постоянную угрозу обезвоживания организма. В случаях, когда компенсация водных потерь путем питья и потребления влажного корма затрудняется (ситуация, обычная при заселении аридных ландшафтов), возникает биологическая задача максимальной экономии расхода влаги, эффективного использования метаболической воды, а также любых возможностей усиления водного обеспе-

чения организма. Вне водной среды происходит «разделение» водного и солевого обмена: обмен ионов через покровы исключается, минеральные вещества поступают только с пищей и выводятся в составе мочи, фекалий и специальных экскретов. Общность лимитирующих факторов среды и связанных с ними «биологических задач» привела к тому, что принципиальные особенности механизмов водного и солевого обмена у разных групп наземных животных оказались во многом сходны.

Среди беспозвоночных наиболее полно освоили наземную среду насекомые и паукообразные. Обе группы представляют собой первично наземных животных с соответствующим комплексом адаптации: у них плотные, слабопроницаемые для воды покровы, преобразованная выделительная функция и повышенная способность к использованию метаболической воды. Последнее свойство у некоторых групп выражено настолько отчетливо, что ряд видов насекомых нормально живет и размножается в условиях полного отсутствия воды, восполняя все потребности организма только метаболическим путем. Слабая проницаемость покровов в сочетании с трахейным типом дыхания определяют свойственные насекомым низкие величины испарительных потерь влаги; это особенно характерно для видов, живущих в условиях сухости и недостатка питьевой воды. Показано, что проницаемость покровов насекомых не зависит от структуры хитина, а определяется тончайшим восковым слоем, покрывающим его поверхность. Разрушение этого слоя резко повышает испарение воды через покровы. Разницей в выраженности воскового слоя, в частности, объясняется и неодинаковый уровень влагопотерь у экологически отличающихся видов. Ряд видов насекомых и паукообразных способны усваивать влагу из атмосферного воздуха. Установлено, что этот процесс не связан с температурой, но существенно зависит от влажности воздуха, т. е. соответствует эффекту гигроскопичности. Точный механизм этого явления не выяснен; не исключено, что атмосферная влага усваивается не через покровы, как это обычно считают, а через конечный отдел кишечника, который активно переносит влагу из содержимого кишки в организм. Выделительная система насекомых представлена мальпигиевыми трубочками, в которых моча формируется секреторным путем. В задней кишке вода интенсивно абсорбируется, поэтому фекалии и моча, попадающая сюда из мальпигиевых трубочек, выводятся практически в обезвоженном состоянии. Конечный продукт азотистого обмена — мочева кислота, неразтворимость которой открывает возможность, помимо выведения с мочой, депонирования ее в кутикуле и в жировых телах.

Среди позвоночных животных наиболее совершенны адаптации к жизни в воздушной среде у пресмыкающихся, птиц и млекопитающих. Эти три класса объединяют в группу амниот (Amniota), специфические особенности морфологии и физиологии которой целиком связаны с преобразованиями водного обмена, открывающими возможность существования в полном отрыве от водной среды. Помимо приспособлений к размножению вне водоемов, принципиальные преобразования водного обмена у этих животных, как и у наземных беспозвоночных, связаны с использованием метаболической воды и с морфофизиологическими особенностями покровов и выделительной системы.

Солевой обмен у наземных позвоночных. Несмотря на то, что в силу малой проницаемости покровов обмен солей у наземных позвоночных в известной мере «разобщен» с балансом воды, физиологически эти процессы взаимосвязаны. Определяется это, прежде всего тем, что и дегидратация организма, и выведение с питьем и пищей избытка минеральных солей равным образом нарушают осмотическую концентрацию плазмы и тканевых жидкостей, т. е. вызывают вполне аналогичный физиологический эффект. Поэтому для обитателей аридных областей важна не только экономия воды, но и выведение избытка солей, возникающего при водном дефиците. Положение усугубляется тем, что многие пустынные животные пользуются водой из соленых источников. В аналогичном положении оказываются обитатели соленых болот, морских побережий и т. п., регулярно испытывающие солевую нагрузку. У всех наземных позвоночных избыток солей выводится через почки, которые не только контролируют удаление влаги, но и регулируют количество экскретируемых солей. Степень развития этой функции зависит от экологической специфики того или иного вида. У рептилий солевая

нагрузка, как и дегидратация, ограничивает уровень клубочковой фильтрации и таким образом обеспечивает консервацию воды в организме.

Среди птиц наиболее интенсивно выводят соли с мочой пустынные виды и формы, связанные с солеными водоемами. У пресмыкающихся и птиц помимо почек весьма существенную роль в выведении избытка солей играют специальные «солевые железы». Специфическая функция их заключается в продуцировании концентрированного солевого раствора в условиях избыточного поступления электролитов в организм. Эти железы особенно развиты у видов, регулярно подверженных солевой нагрузке (морские формы, обитатели соленых болот, среди рептилий — виды, населяющие безводные пустыни). Для всех этих видов выведение солей через почки часто недостаточно, а подчас и биологически невыгодно, поскольку ренальная экскреция связана с расходом воды.

В природных условиях поддержанию солевого баланса в значительной степени способствуют особенности питания. Известно, что содержание солей в тканях растений зависит от их количества в почве, которое довольно широко варьирует в зависимости от географического положения данного района, сезона, обилия осадков и других факторов. Плотоядные животные в этом отношении более независимы, так как всегда получают с пищей определенное количество солей. Предпочтение растительными видами тех или иных кормов видоспецифично, меняется по сезонам и отражает закономерную реакцию животных на общее количество солей и их состав в различных растительных кормах. Такое кормовое предпочтение в нормальных условиях обеспечивает не только поступление в организм необходимых минеральных веществ, но и соблюдение определенных пропорций между ними.

1.2 Газообмен и дыхание в водной и воздушной среде. Окислительные процессы, обеспечивающие энергией все функции организма животных, связаны с постоянным притоком O_2 и выносом CO_2 , образующегося в результате окисления различных веществ. Различают внутренний и внешний газообмен (внутреннее и внешнее дыхание): в первом случае имеется в виду обмен газов между клетками и кровью, во втором — между кровью и внешней средой. С экологической точки зрения больший интерес представляет внешнее дыхание: именно эта функция в максимальной степени зависит от разнообразия условий среды, влияющих на обеспеченность организма кислородом. Механизм газообмена заключается в диффузии газов по градиенту их концентрации. Это обстоятельство определило принципиальные пути эволюции системы газообмена у животных и механизмы экологических вариаций этой системы в различных условиях существования. В частности, именно это определило формирование специализированных органов внешнего дыхания у достаточно крупных животных. Дыхание поверхностью тела без использования транспортной системы эффективно лишь для мелких организмов. Подсчитано, что при сферической форме тела такой тип дыхания может обеспечить потребность в кислороде лишь тех организмов, диаметр которых составляет всего около 1 мм. Этим условиям отвечают, например, простейшие. Встречаются и более крупные животные, дышащие поверхностью тела. Они либо имеют уплощенное тело, благодаря чему кислород легче диффундирует к центрально расположенным клеткам (плоские черви), либо их поверхность сложно структурирована, открывая доступ кислорода к отдельным клеткам (губки), либо, наконец, живые клетки расположены поверхностно, а основную часть тела составляет инертная масса воды и минеральных веществ (медузы). Все эти формы отличаются очень низким уровнем метаболизма. В большинстве же случаев у многоклеточных животных формировались специализированные участки покровных тканей, через которые осуществляется диффузия O_2 из внешней среды в организм и CO_2 из организма во внешнюю среду; они то и представляют собой органы дыхания. Дыхание такого типа сопряжено с необходимостью транспорта газов между дыхательными органами и тканями; у животных эта функция принадлежит кровеносной системе.

Газообмен в водной среде. Первичноводные животные используют для дыхания кислород, растворенный в воде. Растворимость кислорода невелика: при $15^\circ C$ и давлении сухого газа над водной поверхностью в 1 атм (101,3 кПа) в 1 л воды растворяется около 34 мл O_2 .

Помимо парциального давления кислорода в газовой среде, граничащей с водной поверхностью, на его растворимость, в воде оказывают существенное влияние температура и присутствие других растворенных веществ. На содержание кислорода в воде влияет и ряд экологических факторов. Так, перемешивание воды (быстрое течение, пороги и водопады, шторм, волнение) повышает насыщение воды кислородом, тогда как в штилевую погоду или в замкнутых стоячих водоемах наблюдается противоположная ситуация. Зеленые растения также способствуют увеличению количества кислорода в воде. Сильно обедняются кислородом воды, содержащие большое количество органики (ил, детрит), поскольку расход кислорода на ее разложение может превышать его поступление в водоем. Это явление особенно выражено при высокой температуре и в зимний период, когда водоемы покрыты льдом и поступление кислорода практически приостанавливается. В силу всех этих обстоятельств количество кислорода, растворенного в естественных водах, не только мало, но и очень изменчиво: концентрация порядка 7—11 см³/л характерна для хорошо аэрированных водоемов; нередко эта величина может снижаться до десятых долей кубических сантиметров на 1 л воды.

Перечисленные особенности водной среды обуславливают соответствующее строение и функции дыхательной системы. У позвоночных животных, отличающихся относительно высоким уровнем обмена веществ, простой контакт дыхательной поверхности с водной средой (кожа, пассивно свешивающиеся в воду жабры), свойственный некоторым беспозвоночным, не в состоянии обеспечить необходимую скорость поступления кислорода в организм. У всех рыб жаберный аппарат устроен так, что вода активно прокачивается сквозь систему жаберных лепестков, через поверхность которых происходит газообмен; в менее эффективной форме это выражено у круглоротых. У костных рыб движения ротового и жаберного аппаратов сочетают нагнетательный (ротовая полость) и всасывающий (жаберная полость), принципы, что обеспечивает интенсивное продвижение воды сквозь жабры. У акул благодаря отсутствию жаберной крышки этот механизм выражен слабее; при быстром движении, сопряженном с большими затратами энергии, для прокачивания воды через жабры используется само движение: рыба плывет с открытым ртом, и вода проталкивается через жабры тем интенсивнее, чем выше скорость движения. Такой же «пассивный» тип жаберной вентиляции отмечен и у быстро плавающих костистых. Соотношение дыхательных движений ротовой полости и жаберной крышки таково, что вода прокачивается через жабры практически непрерывно: давление в ротовой полости на протяжении почти всего дыхательного цикла выше, чем в жаберной. Извлечение СО₂ из воды в жабрах костистых рыб усиливается и вследствие того, что направление движения потока воды сквозь жаберные лепестки и тока крови в капиллярах, проходящих по вторичным жаберным пластинкам, противоположны.

Благодаря всем рассмотренным особенностям дыхания некоторые костистые рыбы могут извлекать до 85% О₂, растворенного в омывающей жабры воде. Велика у костистых рыб и степень утилизации О₂, поступившего в кровь: она в 2,5—3 раза выше, чем у млекопитающих. У хрящевых рыб эффективность извлечения О₂ из воды составляет 70—77% (при более быстром протокке 40—50%), что вполне сопоставимо с эффективностью извлечения О₂ у костных рыб.

Газообмен в воздушной среде. Фактором, лимитирующим газообмен в воздушной среде, оказывается сухость воздуха. Процесс непосредственного обмена газов между кровью и внешней средой у наземных животных в принципе не отличается от газообмена у водных: в кровь поступает О₂, предварительно растворенный в тонкой пленке влаги, покрывающей поверхность дыхательного эпителия. Это обстоятельство определяет важную биологическую задачу поддержания дыхательной поверхности во влажном состоянии, что в условиях низкой и изменчивой влажности воздуха не всегда просто. Именно это условие и направило эволюцию строения и функции дыхательных органов наземных животных.

Морфологические принципы газообмена в воздушной среде строятся на том, что поверхность газообмена размещается внутри тела и не граничит непосредственно с окружающим воздухом. Большое число слизистых клеток поддерживает в дыхательной полости высокую влажность; дыхательные пути, связывающие органы дыхания с окружающей средой, также

снабжены слизистым эпителием, что способствует увлажнению воздуха, поступающего в легкие. У позвоночных увлажнение вдыхаемого воздуха начинается уже в носовой полости, стенки которой выстланы слизистым эпителием, и поддерживается большим числом слизистых желез, расположенных в трахее и бронхах. У наземных беспозвоночных строение органов дыхания (их чаще всего тоже называют легкими) также подчинено этому принципу: дыхательная поверхность расположена внутри тела, отграничена от непосредственного соприкосновения с окружающим воздухом и соединена с ним узкими проходами. И у них поддерживается высокая влажность внутренних дыхательных поверхностей в организме.

Строение дыхательной системы у птиц во многом отличается от дыхательной системы других наземных позвоночных. Легкие этих животных не имеют альвеолярного строения и отличаются малой растяжимостью. Их ткань представлена системой воздухоносных трубочек, открытых с обоих концов и потому допускающих возможность однонаправленного потока воздуха и соответственно непрерывного процесса газообмена. Дыхательная система, как и у других амниот, начинается трахеей и бронхами. Первичные бронхи входят в легкие, где дают ряд ответвлений (вторичные и третичные бронхи), и, в конце концов, открываются в воздушные мешки (тонкостенные полые образования, формирующиеся как выросты бронхов и располагающиеся между внутренними органами). Имеется 5 пар воздушных мешков, которые функционально объединяются в две группы: передние (шейные, межключичные, переднегрудные) и задние (заднегрудные, брюшные). Воздушные мешки существенно увеличивают общий дыхательный объем и принимают активное участие в системе «воздушного насоса», прокачивающего воздух через легкие. Газообмен на внутренней поверхности воздушных мешков отсутствует. Дыхательный акт происходит с участием подвижных ребер и грудины и в принципе не отличается от грудного дыхания рептилий и млекопитающих. Прежнее представление о том, что в полете дыхательные движения определяются взмахами крыльев, не соответствует действительности: точные эксперименты показывают, что в большинстве режимов полета синхронизация взмахов крыльев и дыхательных движений не соблюдается.

Газообмен у ныряющих животных. Своеобразные условия газообмена складываются у наземных животных, вторично перешедших к водному образу жизни или экологически связанных с регулярным нырянием либо (как многие птицы) погружением головы в воду. Все эти виды имеют легочный тип дыхания, у всех процесс внешнего газообмена происходит в нормальных атмосферных условиях. Однако во время пребывания под водой резко изменяются условия снабжения тканей кислородом: поступление его в организм прекращается и возникает состояние функциональной асфиксической гипоксии. У наиболее специализированных ныряльщиков остановка дыхания может быть довольно длительной, хотя у подавляющего большинства видов продолжительность пребывания под водой не превышает нескольких минут. Среди рептилий наибольшая (более часа) длительность нахождения под водой регистрируется у водных черепах и морских змей. Среди млекопитающих наиболее длительное пребывание в погруженном состоянии отмечено у вторичноводных форм — китообразных и ластоногих. Продолжительность ныряния у разных видов китов колеблется от 30 мин (финвал *Balaenoptera physalus*, горбатый кит *Megaptera novaeangliae*) до 2 ч (бутылконос *Hyperoodon ampulatus*). Птицы по длительности погружения в большинстве случаев уступают водным млекопитающим. Длительность естественного погружения у них чаще, всего меньше минуты. Ныряние буревестников, некоторых утиных, оляпки длится примерно до 15с., у других утиных, а также у поганок — до 30с

1.3 Пойкилотермные и гомойотермные животные. Теплота — основа кинетики химических реакций, из которых складывается жизнедеятельность организма. Поэтому температурные условия оказываются одним из важнейших экологических факторов, влияющих на интенсивность обменных процессов. Генеральная закономерность воздействия температуры на метаболизм выражается общим для всех химических реакций правилом Вант - Гоффа, согласно которому повышение температуры ведет к пропорциональному возрастанию скорости реакции. Разница заключается в том, что в живом организме химические процессы все-

гда идут с участием сложных ферментных систем, в результате чего увеличивается их скорость и количественно меняется реакция на повышение температуры. Величину температурного ускорения химических реакций удобно выражать коэффициентом Q_{10} , показывающим, во сколько раз увеличивается скорость реакции при возрастании температуры на 10°C : $Q_{10} = K_t + 10/K$, где K — скорость реакции при температуре t .

Коэффициент температурного ускорения Q_{10} , для большинства химических реакций равный 2-3, в реакциях живых систем колеблется в довольно широких пределах даже для одних и тех же процессов, протекающих в разных диапазонах температур. Это объясняется тем, что скорость ферментативных реакций не является линейной функцией температуры. Верхний температурный порог жизни теоретически определяется температурой свертывания белков. Необратимые нарушения структуры белков возникают при температуре порядка 60°C ; обезвоживание организма может повысить этот предел. Именно такова температура «тепловой смерти» у ряда простейших и некоторых низших многоклеточных организмов. Термальные бактерии переносят повышение температуры до 70°C .

У более сложно организованных животных гибель наступает раньше в силу рассогласованности обменных процессов, вызванной разным значением Q_{10} для различных реакций. Большое значение имеют нарушения деятельности нервной системы и ее регуляторных функций. Поэтому у большинства животных тепловая гибель наступает раньше, чем начинают коагулировать белки, при температуре тела порядка $42\text{—}43^{\circ}\text{C}$. Аналогичные нарушения метаболических и регуляторных процессов наступают и при очень низких температурах, нередко определяя собой нижний температурный предел жизни. Кроме того, при низкой температуре появляются структурные изменения в клетках и тканях, из которых очень важное значение имеет замерзание внеклеточной и внутриклеточной жидкости, сопровождающееся образованием кристаллов льда; лед механически повреждает ткани и может служить причиной гибели организма. В живых организмах рассмотренные закономерности отражают зависимость обменных процессов от той температуры, при которой они протекают, т. е. от температуры тела. Последняя в большинстве случаев не идентична температуре среды; она устанавливается в результате баланса притока тепла и отдачи его во внешнюю среду. Положительная составляющая этого баланса включает приток тепла извне и собственную (эндогенную) теплопродукцию, всегда сопровождающую химические реакции в организме. Теплоотдача складывается из потери тепла проведением, конвекцией и радиацией, а также (у наземных животных) связана с испарением влаги поверхностью тела. Относительная роль составляющих теплообмена неодинакова у разных животных. По принципиальным особенностям теплообмена различают две крупные экологические группы животных: пойкилотермные и гомойотермные.

К *пойкилотермным* (от греч. «poikilos» — «изменчивый», «меняющийся») относятся все животные, кроме птиц и млекопитающих. Название подчеркивает одно из наиболее заметных свойств пойкилотермных животных — неустойчивость температуры их тела, меняющейся в довольно широких пределах в зависимости от изменений температуры окружающей среды. Характерная особенность теплообмена пойкилотермных животных заключается в том, что благодаря относительно низкому уровню метаболизма главным источником поступления тепловой энергии у них является внешнее тепло. Именно этим обстоятельством и объясняется прямая зависимость температуры тела пойкилотермных животных от температуры среды, точнее от притока тепла извне, поскольку наземные пойкилотермные животные используют и радиационный обогрев.

К группе *гомойотермных* животных принадлежат птицы и млекопитающие. Принципиальное отличие теплообмена гомойотермных животных от теплообмена пойкилотермных заключается в том, что приспособления к температурным условиям среды у них развивались не по линии пассивной устойчивости к температурным воздействиям, а в направлении поддержания теплового гомеостаза «внутренней среды» при активном участии регулирующих систем на уровне целого организма. Таким образом, гомойотермия представляет собой форму теплообмена, при которой благодаря поддержанию относительного постоянства «внут-

рентней среды» организма биохимические и физиологические процессы всегда протекают в оптимальных температурных условиях. Гомойотермный тип теплообмена определяется, прежде всего, высоким уровнем обмена веществ. Интенсивность метаболизма птиц и млекопитающих на один — два порядка выше, чем у пойкилотермных животных при оптимальных температурах среды. Высокий уровень метаболизма приводит к тому, что у гомойотермных животных в основе теплового баланса лежит использование собственной теплопродукции. По этой причине птиц и млекопитающих относят к эндотермным животным в отличие от эктотермных, к которым относятся все остальные (пойкилотермные) животные. Эндотермия — важное свойство: оно приводит к существенному снижению зависимости энергообмена птиц и млекопитающих от температуры внешней среды. Не менее важная особенность гомойотермных животных - совершенное развитие регуляторных систем организма и в первую очередь центральной нервной системы. Это открывает возможность тонкого регулирования процессов теплопродукции и теплоотдачи в соответствии с условиями внешней среды и функционального состояния организма.

Обратимая гипотермия. Состояние обратимой гипотермии внешне сходно с холодным оцепенением пойкилотермных животных: при определенных условиях животное, в норме эффективно регулирующее температуру тела, снижает ее практически до уровня окружающей температуры и впадает в состояние оцепенения. При этом животное, обычно находящееся в каком-либо укрытии (нора, дупло, берлога и т. п.), лежит неподвижно в «свернутой» позе, не проявляя внешних признаков жизни. Дыхание редкое, часто незаметное при визуальном наблюдении; сердечная деятельность резко подавлена. Уровень метаболизма значительно снижен, животные обычно не выделяют мочи и экскрементов. Метаболические реакции на температуру в состоянии гипотермии сходны с аналогичными реакциями пойкилотермного типа: при изменении внешней температуры уровень обмена и температура тела следуют за этими изменениями. После выхода из оцепенения животные восстанавливают гомойотермный тип реакции. Продолжительность состояния обратимой гипотермии и периодичность возникновения такого состояния варьируют у разных видов млекопитающих и птиц. Обратимая гипотермия выражена в трех основных формах. У ряда видов наблюдается нерегулярное оцепенение, вызванное резкими похолоданиями, дождями, снегопадами, прекращающееся при восстановлении благоприятных условий. Такая форма гипотермии свойственна, например, стригам, ласточкам, некоторым сумчатым, некоторым грызунам. У многих видов существует другая форма обратимой гипотермии: регулярные суточные циклы смены активного состояния и оцепенения. В наиболее четкой форме такой характер ритма нормотермии и гипотермии свойствен многим видам колибри и летучим мышам. При этом суточный ритм у этих групп прямо противоположен: колибри активны днем и впадают в оцепенение ночью, а у рукокрылых, ведущих ночной образ жизни, наблюдается дневная гипотермия. В некоторых случаях регулярное впадение в ночное оцепенение свойственно также стригам *Artis arus*, птицам-мышам *Colitis striatus* и, возможно, некоторым другим видам. Наиболее известно и лучше всего изучено сезонное впадение в состояние обратимой гипотермии в виде зимней (у некоторых видов — и летней) спячки. Зимняя спячка широко распространена среди грызунов (сурки, суслики, хомяки, сони, мышевки) и рукокрылых, но встречается и у однопроходных, сумчатых и насекомоядных (ежи).

Лекция 3

Биологические ритмы и адаптации у животных организмов

- 1.1 Суточные, циркадные, цирканые ритмы.
- 1.2 Регуляция размножения и линьки, сезонные миграции.
- 1.3 Общие принципы адаптации организма, правило оптимума.
- 1.4 Правило минимума и правило двух уровней адаптации.

1.1 Суточные, циркадные, цирканые ритмы. Ритмичность общей жизнедеятельности и отдельных ее форм свойственна всем живым существам и очень хорошо выражена у животных. В основе ее лежит специфика биохимических и физиологических реакций, составляющих сущность жизни и имеющих ритмичный характер. Длительность ритмов отдельных суборганизменных процессов очень различна: от долей секунды (активность нейрона) до нескольких часов (секреторная деятельность желез) и даже более. Функционирование целого организма основано на интеграции отдельных ритмов и согласовании их с временными изменениями внешней среды. Неодинаковость экологических условий в разное время суток, а также свойственная большинству районов земного шара сезонная динамика факторов среды привели к тому, что в процессе эволюции ритмы биологических процессов, интегрированные на уровне целого организма, по временным параметрам оказались соизмеримыми с масштабами суточных и сезонных изменений среды.

Адаптивный смысл явления заключается в том, что при этом открывается возможность совмещения различных форм деятельности с периодом наиболее благоприятных внешних условий. «Двойственный» характер происхождения адаптивных циклов (химико-биологическая природа первичных ритмов и зависимость их от периодических изменений среды) отчетливо отражается на физиологических механизмах, регулирующих суточную и сезонную периодичность жизнедеятельности. По современным представлениям, в основе периодических процессов лежит внутренняя (эндогенная) программа, на которую оказывает дополнительное влияние сложный комплекс внешних условий. Одни из них прямо модифицируют эндогенную программу в соответствии с конкретной экологической ситуацией; другие выступают как «датчики времени», способствующие синхронизации эндогенных циклов с ходом закономерных (суточных, сезонных) изменений внешних условий. Одновременно, давая общую «точку отсчета», эти факторы синхронизируют циклы отдельных особей, обеспечивая, таким образом, единство физиологического состояния и проявления определенных форм деятельности у всех особей популяции. В качестве таких датчиков времени могут быть многие факторы среды, но в эволюции большинства групп основное синхронизирующее значение получил фотопериод (соотношение светлой и темной частей суток). Этот фактор наиболее устойчив в своей динамике, не зависит от других воздействий и имеет четкую суточную (смена дня и ночи) и сезонную (закономерные изменения длины дня) периодичность. Только на экваторе, где продолжительность дня и ночи не изменяется по сезонам, и в некоторых особых экологических условиях (глубины моря, пещеры и т. п.) ведущее значение в регуляции биоритмов приобретают иные факторы. Различные виды животных отличаются по времени проявления активности. Есть формы с дневной или с ночной активностью; у ряда видов активность проявляется спонтанно, вне зависимости от времени суток; некоторые животные имеют сумеречную активность.

Формирование видового стереотипа активности — сложный процесс, отражающий приспособление ко многим факторам среды; при этом условия освещения далеко не всегда имеют прямое отношение к этому процессу. Лишь у форм с ведущим значением зрительной рецепции (например, птицы) дневной тип активности прямо связан со светом как фактором видимости. Но даже в этом случае такие условия, как пищевая конкуренция или специализация к питанию, привели к появлению форм с ночной активностью. В большинстве же случаев общий характер активности в первую очередь определяется такими условиями, как тип питания, взаимоотношения с хищниками и конкурентами, суточные изменения внешних факторов и т. п. Так, среди грызунов виды, поедающие грубые, богатые клетчаткой корма, отличаются, как правило, круглосуточной активностью. Семяноядные же формы, получающие более концентрированную пищу, приурочивают периоды активности к ночному времени, когда менее резко выражен пресс хищников; особенно ярко это выражено у обитателей открытых пространств степей и пустынь.

В настоящее время известно, что в основе суточного ритма лежат наследственно закрепленные эндогенные циклы физиологических процессов с периодом, близким к 24 часам. Циклические процессы такого рода получили название циркадных ритмов. В наиболее «чи-

стом» виде циркадные ритмы выявляются лишь при содержании животных в строго постоянных условиях, т. е. без контроля со стороны меняющихся факторов внешней среды. Выявленные таким образом, они показывают высокую степень автономности; в то же время эти свободно текущие эндогенные ритмы легко синхронизируются какими-либо внешними датчиками времени (изменения освещенности, температуры и пр.). Эндогенные циркадные ритмы обнаружены практически у всех исследованных видов животных, начиная с простейших. Период этих ритмов не совпадает с продолжительностью суток, они не зависят от температуры, но изменения этого фактора могут способствовать синхронизации циклов. Такое же синхронизирующее действие может оказывать единичная вспышка света. Некоторое несоответствие периода циркадных ритмов с полными астрономическими сутками — характерная особенность этих ритмов.

Общие закономерности протекания сезонных ритмов. У большинства животных различные физиологические и биологические процессы проявляются сезонно (размножение, линька, спячка и диапауза, миграции и т. п.). Эволюционно сезонность этих явлений возникла как приспособление к циклическим изменениям климатических условий. Закономерная повторяемость сезонных состояний формируется в результате взаимодействия врожденных эндогенных циклов с информацией о состоянии внешних условий. Это взаимодействие синхронизирует эндогенную программу с периодами благоприятного сочетания факторов среды. Эндогенные биологические циклы с окологодовой периодичностью названы цирканными ритмами (от лат. annus — год). Как и циркадные ритмы, они представляют собой систему свободного отсчета времени, которая в природных условиях находится под контролем внешних факторов-синхронизаторов. У нетропических животных главная роль в контроле цирканного ритма принадлежит фотопериоду. У позвоночных центральным механизмом, регулирующим сезонные состояния в экологически оправданные сроки, является система гипоталамус — гипофиз. В этой системе гипоталамус функционирует как структура, реагирующая на динамику фотопериода изменением активности нейросекреторных клеток. Сезонные процессы могут регулироваться и при непосредственном участии внешних факторов. Соотношение эндогенной и экзогенной форм регуляции неодинаково. Показано, например, что в умеренных широтах у сусликов, питающихся преимущественно семенами (*Spermophilus lateralis*), годовой цикл контролируется преимущественно эндогенным ритмом, тогда как виды, питающиеся суккулентами (*S. beldingi*), не имеют возможности запастись кормом и более подвержены действию внешних стимулов. У зимоспящих арктических млекопитающих основное значение имеет фотопериодическая регуляция годового цикла, определяющая точную приуроченность его активной части к короткому летнему периоду вне зависимости от конкретных условий года. В целом фотопериодическая регуляция сезонных циклов у позвоночных животных основывается на системе фазовых взаимодействий их суточных ритмов. При этом реакция на измененные фотопериоды может быть различной. Некоторые физиологические процессы развиваются немедленно после фотостимуляции. Для других явлений дата эффективного фотопериода служит начальной «точкой отсчета», а сам процесс развивается через определенный интервал после такого воздействия (пример — весеннее миграционное состояние у птиц). Наконец, в период фотопериодической регуляции запускается механизм отсчета времени, на основе которого в определенные сроки включаются очередные сезонные состояния; конкретный момент их реализации может в свою очередь дополнительно корректироваться текущим фотопериодом (послебрачная линька, осеннее миграционное состояние и начало фоторефрактерной фазы у птиц).

1.2 Регуляция размножения и линьки, сезонные миграции. Циклы размножения позвоночных животных контролируются довольно сложной системой взаимодействующих гормонов. Наиболее важное значение в развитии гонад и продукции половых клеток имеют гонадотропные гормоны передней доли гипофиза (гонадотропины): фолликулостимулирующий гормон (ФСГ) и лютеинизирующий гормон (ЛГ). Эти гормоны стимулируют развитие фолликулов в яичниках и семенных трубочек в семенниках (главным образом, ФСГ) и регули-

руют дальнейший ход полового цикла, включая продукцию гормонов самими гонадами (главным образом ЛГ). У рыб обнаружен лишь один гонадотропин, близкий по составу к ЛГ и регулирующий все функции гонад. У рептилий (*Lacerta sicula*) инъекции ЛГ приводили также к развитию вторичных половых признаков. Активные гонады продуцируют группу половых стероидов: эстроген и прогестерон в яичниках, и тестостерон в семенниках. Действие этих гормонов проявляется в развитии сопутствующих репродуктивному периоду вторичных половых признаков, а также в стимуляции специфических форм поведения. В частности, у птиц эстроген стимулирует у самок поведенческие реакции на самца, а совместное действие эстрогена и прогестерона, подкрепляемое видоспецифическими внешними раздражителями,— гнездостроение.

Кроме того, по принципу обратной связи количество половых стероидов регулирует выработку гонадотропинов в аденогипофизе, определяя, таким образом, соответствие секреции самих половых гормонов фазе полового цикла. Сходные по структуре и функции гормоны продуцируются в коре надпочечников под стимулирующим влиянием АКГТ гипофиза. Это кортикальные андрогены и прогестерон. Изменение активности пейросекреторных ядер гипоталамуса обеспечивает сезонный характер секреции гормонов полового цикла, а соответственно и приуроченность сезона размножения к экологически наиболее благоприятному для этого времени года. Эта функция в первую очередь связана с сезонными изменениями длины светового дня.

Влияние весеннего увеличения длины дня на рост гонад и генеративный цикл известно давно. Первые работы в этой области проведены в 1925—1930 гг. американским исследователем В. Роуэном (W. Rowan). Экспериментальным увеличением длины дня этот ученый вызывал «досрочное» развитие половых желез и начало сперматогенеза у самцов овсянки юнко. Позднее аналогичные результаты были получены в опытах со скворцами, воробьями, горлицами и другими птицами. Чередованием длинных и коротких фотопериодов у подопытных птиц удавалось вызвать до пяти полных половых циклов за один год. В настоящее время важнейшая роль светового режима в регуляции роста гонад и наступления половой зрелости не вызывает сомнений и подтверждена опытами на других группах позвоночных животных. Дальнейшие опыты с различными режимами фотостимуляции репродуктивной системы птиц показали, что действие света на развитие гонад и половой цикл не прямое. В опытах с содержанием птиц в постоянных условиях освещения выяснилась способность ряда видов в течение длительного времени (до нескольких лет) сохранять половую цикличность, соизмеримую с годовой, хотя и несколько отличающуюся у разных особей.

Физиология и регуляция линьки у птиц. Периодическая смена покровных образований — линька — свойственна многим группам животных. У птиц и млекопитающих этот процесс имеет четко сезонный характер, что связано с главным адаптивным значением линьки — изменением уровня теплоизоляции в соответствии с сезонным циклом погодных (главным образом, температурных) условий. Помимо этого, у ряда видов линька определяет сезонную смену покровительственной окраски, а у многих птиц — приобретение яркого брачного наряда к началу периода размножения и смену его на более скромный по его окончании.

Сложный комплекс физиологических механизмов, обуславливающих линьку и приуроченность этого процесса к тому или иному сезону, изучен только у птиц. Линька как сезонное состояние не ограничивается оперением. Не говоря о том, что при линьке сменяются и другие роговые образования (ороговевший слой эпителия, чешуи, когти, роговые пластины на клюве), организм птиц испытывает перестройки, затрагивающие многие стороны физиологии, специфические для этого периода. В период линьки существенно изменяется состав тканей и органов: содержание жира в теле резко снижается (до годового минимума), а количество воды увеличивается до максимального в течение годового цикла уровня. Перед линькой уровень белков в теле повышается, в начальный период линьки — уменьшается, а во второй ее половине восстанавливается до исходного. Соответственно этим изменениям не остается постоянной и относительная роль различных веществ в общем энергетическом балансе организма. Во время линьки значение гликогена в энергетике, как и в другие сезоны,

относительно небольшое (примерно 3- 7% ночных энергозатрат). Роль жира, поставляющего в другие сезоны до 90-95% энергии, во время линьки снижается до 30- 70%. Общий уровень энергозатрат в период линьки заметно повышается.

Продолжительность линьки и распределение суммарных энергозатрат во времени неодинаковы у птиц с разной биологией. Так, оседлые виды, как правило, линяют экстенсивно: их линька продолжительнее, но ежесуточные затраты энергии относительно невелики. У перелетных видов линька интенсивная: проходит в короткие сроки, но с большими ежесуточными затратами. Большинству видов птиц свойственна единственная послебрачная линька, в результате которой к началу зимнего периода образуется оперение с высокими теплоизолирующими качествами. У некоторых видов есть еще дополнительная предбрачная линька, чаще всего частичная. Такая линька нередко одновременно используется для формирования брачного оперения или для сезонной смены покровительственной окраски. Линьку, как и другие периодические явления в жизни птиц, регулируют сезонные изменения фотопериода. Этот фактор синхронизирует связанные с линькой физиологические изменения в организме с астрономическим календарем и конкретными условиями в каждом районе. Однако многообразие экологических условий и разные типы линек существенно усложняют характер фотопериодической регуляции линьки и взаимодействия фотопериода с другими формами контроля линьки (гормональный фон в организме, прямое влияние внешних условий и др.). Регуляция предбрачной линьки относительно проста и хорошо изучена. У мигрирующих видов линька начинается перед отлетом и контролируется тем же комплексом физиологических процессов, который определяет активацию гонад и развитие весеннего миграционного состояния (у многих видов — с участием фотопериодической стимуляции). В экспериментах частичную смену оперения, подобную предбрачной линьке, удавалось получать искусственно, действуя на птиц поздней осенью или зимой удлиненным световым днем. Послебрачная линька происходит, как правило, в наиболее благоприятное время года, когда корма достаточно. Фотопериод воздействует на линьку через систему эндокринного контроля. У большинства птиц нормальная послебрачная линька начинается в фазе регрессии гонад и снижения уровня половых гормонов в крови. У птиц, не нашедших пары или потерявших кладку, линька может начаться раньше, чем у нормально размножающихся особей; особи, размножение которых затянулось, линяют позднее, чем основная часть популяции. У некоторых видов продолжительная линька прерывается на время размножения. Щитовидная железа функционально взаимодействует с комплексом гормонов полового цикла. Активность гонад повышается при нормальном уровне функционирования щитовидной железы (у птиц с удаленной щитовидной железой регистрировалась инволюция гонад); введение экзогенного тироксина сексуально неактивным птицам вызывало развитие гонад и вторичных половых признаков. С другой стороны, половые гормоны могут ингибировать активность щитовидной железы; у кастрированных птиц отмечалось усиление продукции тиреотропного гормона аденогипофиза (явление, специфическое для птиц). В некоторой степени активность щитовидной железы регулируется и длительностью фотопериода. Щитовидная железа чувствительна к действию температуры; среды: снижение ее во все сезоны года усиливает секрецию тироксина. Контроль линьки под действием факторов среды имеет особое значение для видов, распространенных в экваториальной зоне, где исключается действие фотопериода. В этих условиях линька часто регулируется четкой эндогенной программой и наступает ежегодно в определенные сроки независимо от хода размножения, если оно определяется непериодическими условиями среды.

В целом линька представляет собой специфическое сезонное состояние, характеризующееся особенностями морфогенеза, метаболизма, гормональной активности и определенным адаптивным значением в общем годовом цикле жизнедеятельности. В основе регуляции линьки лежит четкая эндогенная программа, которая у большинства видов синхронизируется с внешними условиями с помощью фотопериода. Синхронизация происходит один раз в год; в дальнейшем сроки начала и окончания послебрачной линьки отсчитываются автоматически свободным ходом биологических часов. Эта программа дополнительно уточняется после

окончания периода размножения действием длины светового дня, а может быть, и температуры.

Сезонные миграции и физиологический контроль миграционного состояния. Миграциями называют закономерные, направленные перемещения животных в пространстве. В отличие от перемещений иного типа миграции характеризуют следующие особенности:

1. Строгая сезонность, вызывающая необходимость формирования механизмов контроля сроков миграций.

2. Множественная перестройка физиологических систем организма в соответствии со специфическими задачами миграции (ориентация в пространстве, усиление энергозатрат и т.п.). Соответственно в миграцию вовлекаются только особи с определенным физиологическим состоянием. Поэтому миграционное состояние можно представить как одно из циклично сменяющихся сезонных физиологических состояний.

3. Массовость. Мигрируют не отдельные особи, а целые популяции. Массовость миграций обусловлена развитием механизмов, синхронизирующих возникновение миграционного состояния у всех особей популяции.

Годичный цикл рыб в наиболее полном виде включает три типа миграций: нерестовые (миграции в места размножения), нагульные (кормовые) и зимовальные. Не у всех видов эти типы миграций четко выражены: в ряде случаев места нагула и зимовки или размножения и нагула совмещаются, соответственно выпадает одна из форм миграций. По направленности миграции рыб принято делить на анадромные (из моря к берегам и далее вверх по рекам) и катадромные (в обратном направлении). Сезонные миграции птиц — одна из форм приспособления к меняющимся в течение года погодным и кормовым условиям. По внешней выраженности миграции могут быть довольно несходными. У ряда видов протяженность миграций невелика, перемещение осуществляется постепенно, без длительных беспосадочных перелетов. Миграции такого рода похожи на обычные осенне-зимние кочевки, отличаясь от них лишь большей ориентированностью перемещений. У ближних мигрантов такого типа сроки перелетов фиксированы не жестко; при сохранении благоприятных условий погоды и обилии корма осенний отлет может задерживаться, а в отдельных случаях даже не состояться совсем. Таких птиц иногда называют «погодными мигрантами», подчеркивая этим существенную роль конкретных условий в стимуляции перелетов.

По-иному выражены миграции у видов, которым приходится преодолевать на пути обширные пространства морей, пустынь и другие «экологические барьеры». Для этих видов характерны четкие сроки начала миграции (их относят к категории «инстинктивных мигрантов»), длительные беспосадочные полеты, хорошо выраженная способность к ориентации и навигации и ряд других специфических черт. В основе сезонной цикличности миграций лежат циркантные ритмы, синхронизируемые с циклом внешних условий один раз в году при ведущем значении фотопериода, действие которого реализуется через гипоталамо-гипофизарную систему.

1.3 Общие принципы адаптации организма, правило оптимума. Все многообразные экологические факторы принято делить на две большие группы: абиотические и биотические. К абиотическим факторам относятся элементы неживой природы: температура, влажность, химизм среды и т. п. Биотические факторы включают все живые организмы. По характеру воздействия и по приспособительным реакциям со стороны организма эти две категории факторов принципиально различны. Абиотические факторы прямо или косвенно (через изменение других факторов) воздействуют на организм через различные стороны обмена веществ. Некоторые из них играют роль сигнала: не влияя непосредственно на обмен, они закономерно сочетаются с другими воздействиями; поэтому восприятие сигнальных факторов может заранее подготовить организм к изменению состояния среды. Примером может служить сезонная динамика длины дня, определяющая адаптивные перестройки в организме. Во всех случаях абиотические факторы действуют односторонне; организм может к ним приспособиться, но не в состоянии оказать на них обратное влияние. Существуют два типа приспособле-

ний к внешним факторам. Первый заключается в формировании определенной степени устойчивости к данному фактору, способности сохранять функции при изменении силы его действия. Это пассивный путь адаптации (адаптация по принципу толерантности); такой тип приспособления формируется как устойчивое видовое свойство и действует преимущественно на клеточно-тканевом уровне. Второй тип приспособления — активный. С помощью специфических адаптивных механизмов организм компенсирует изменения воздействующего фактора таким образом, что внутренняя среда остается относительно постоянной.

Активные приспособления (адаптация по резистентному типу) поддерживают гомеостаз внутренней среды организма. Пример толерантного типа приспособления — пойкилоосмотические животные, пример резистентного типа — гомойосмотические. Биотические факторы (пища, хищники, возбудители болезней, конкуренты и др.) оказывают совершенно иной эффект: действуя на организм других видов, они в то же время являются объектами влияния с их стороны.

Таким образом, правильнее говорить о биотических взаимодействиях организмов разных видов. При этом устойчивые длительные взаимосвязи осуществляются не между отдельными организмами, а между популяциями различных видов.

Помимо качественной специфики фактора (влияние на те или иные процессы в организме), зависящей от его физико-химической природы, характер воздействия и реакция на него со стороны организма во многом определяются и интенсивностью фактора (его «дозировкой»). Количественное влияние условий среды определяется тем, что такие факторы, как температура, кислород, осадки (влажность воздуха), соленость водной среды и др., в той или иной дозе необходимы для нормального функционирования организма, тогда как недостаток или избыток того же фактора тормозит жизнедеятельность.



Рисунок 1 - Принципиальная схема влияния количественного выражения фактора среды на жизнедеятельность организма: 1 — степень благоприятности данных доз для организма, 2 — величина энергозатрат на адаптацию; схема условная: предполагается, что все остальные факторы действуют в оптимуме.

Количественное выражение («доза») фактора, соответствующее потребностям организма и обеспечивающее наиболее благоприятные условия для его жизни, рассматривают как оптимальное; на шкале количественных изменений фактора (рисунок 1), пределы такого его выражения составляют *зону оптимума*.

Специфические адаптивные механизмы, свойственные виду, дают ему возможность переносить определенный размах отклонений фактора от оптимальных значений без нарушения нормальных функций организма.

Зоны количественного выражения фактора, отклоняющегося от оптимума, но не нарушающего жизнедеятельности, определяются как *зоны нормы*. Таких зон две, соответственно отклонению от оптимума в сторону недостатка дозировки фактора и в сторону ее избытка. Дальнейший сдвиг в сторону недостатка или избытка фактора может снизить эффективность

действия адаптивных механизмов и как следствие нарушить жизнедеятельность организма (замедление или приостановка роста, цикла размножения, неправильное течение линьки и т. п.). На кривой, отражающей влияние данного фактора на организм, это состояние выражено зонами пессимума при крайнем недостатке или избытке фактора.

Наконец, за пределами этих зон количественное выражение фактора таково, что полное напряжение всех приспособительных систем оказывается неэффективным; эти крайние значения ограничивают свойственный виду адаптируемый диапазон изменений фактора, за пределами которого жизнь невозможна. Адаптация к любому фактору связана с затратой энергии. В зоне оптимума адаптивные механизмы отключены, и энергия расходуется только на фундаментальные жизненные процессы. Характерным примером может служить термонейтральная зона, где организм находится в тепловом равновесии со средой. При выходе значения фактора за пределы оптимума включаются адаптивные механизмы, функционирование которых сопряжено с определенными энергозатратами тем большими, чем дальше значение фактора отклоняется от оптимального (кривая 2 на рисунке1). Нарушение энергетического баланса организма наряду с повреждающим действием недостатка или избытка фактора ограничивает диапазон переносимых изменений. Размах переносимых изменений количественного выражения фактора определяется как экологическая валентность вида по данному фактору.

Виды, переносящие большие отклонения фактора от оптимальных величин, обозначаются термином, содержащим название данного фактора с приставкой «эври -». Виды, малоустойчивые к изменениям фактора, обозначаются тем же термином с приставкой «стено -» (рисунок 2,А).

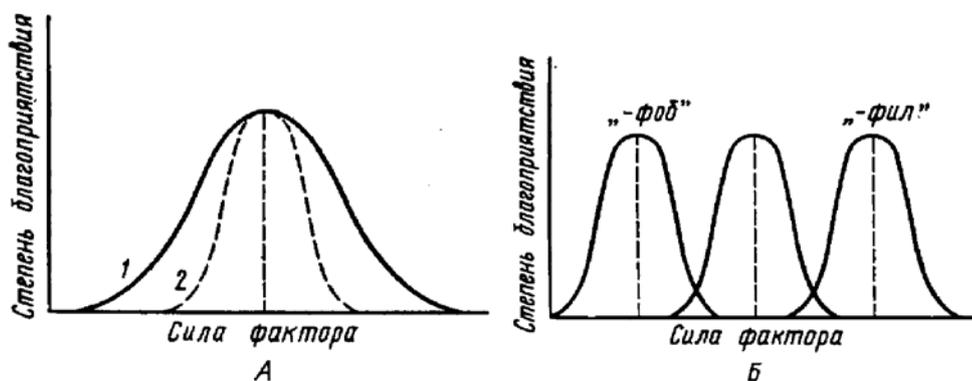


Рисунок 2- Схема вариаций отношения организма к изменениям силы воздействующего фактора. А — эври- (1) и стенобионтные (2) по данному фактору формы; Б — формы с одинаковой экологической валентностью, отличающиеся положением оптимума

Так эвритермные и стенотермные животные — это виды, устойчивые и неустойчивые к колебаниям температуры. Эври - и стеноксобионтные формы так же отличаются реакцией на содержание кислорода. Если имеют в виду устойчивость к изменениям комплекса факторов внешней среды, говорят об эврибионтных и стенобионтных формах. Помимо широты экологической валентности, виды (и популяции одного вида) могут отличаться и местоположением оптимума на шкале количественных изменений фактора (рисунок 2,Б). Виды, приспособленные к высоким дозам данного фактора, терминологически отличаются окончанием «фил» (от греч. *phileo* — люблю): термофилы (теплолюбивые животные), оксифилы (требовательны к высокому содержанию кислорода), гигрофилы (обитатели мест с высокой влажностью) и т. д. Виды, обитающие в противоположных условиях, обозначаются термином с окончанием «фоб» (от греч. «*phobos*» — страх): галофобы—обитатели пресных вод, не переносящие осолонения, хионофобы - виды, избегающие районы с большим количеством снега, и т. п. Иногда такие формы характеризуют «от обратного»: например, виды, не переносящие избыточного увлажнения, чаще называют ксерофильными (сухолобивыми), чем «гигрофобами». Информация об оптимальных значениях фактора и о диапазоне переносимых его колебаний достаточно полно характеризует отношение вида (популяции) к данному фактору. Но следу-

ет иметь в виду, что рассмотренные категории дают лишь общее представление о реакции вида на воздействие отдельных факторов и не имеют объективных количественных критериев.

Комплексное воздействие факторов. Рассмотренные закономерности имеют чисто физиологический характер и проявляются лишь в эксперименте, в котором влияние всех других факторов, кроме исследуемого, устранено или, по крайней мере, выравнено. В естественных условиях организм всегда подвержен влиянию сложного комплекса факторов, каждый из которых выражен в разной степени относительно своего оптимального значения. В природе сочетание всех факторов в их оптимальных значениях — явление, практически невозможное. Это, кстати, означает, что в естественных условиях организм всегда затрачивает какую-то часть энергии на работу адаптивных механизмов. Кроме того, такое положение заставляет по-иному оценивать оптимальность условий существования: экологический оптимум (оптимум ареала, оптимальные местообитания) — это наиболее благоприятное сочетание всех (или хотя бы ведущих) экологических факторов, каждый из которых чаще всего несколько отклоняется от физиологического оптимума. И наоборот, пессимум ареала (пессимальные станции) определяется как территория с наименее «удачным» сочетанием факторов, хотя некоторые из них могут быть выражены в благоприятных дозах. Важно и то, что при комплексном воздействии между отдельными факторами устанавливаются особые взаимоотношения, при которых действие одного фактора в какой-то степени изменяет (усиливает, ослабляет и т. п.) характер воздействия другого.

1.4 Правило минимума и правило двух уровней адаптации. Если совместное воздействие на организм двух факторов расшифровывается относительно легко, то влияние сложного и динамичного комплекса факторов среды на уровне современных знаний пока не поддается объективной оценке с прогностической точностью. Однако для практического представления об условиях существования данного вида важно, что разные факторы имеют неодинаковую значимость. Еще в середине XIX в. немецкий химик Либих, разрабатывая систему применения удобрений, сформулировал «правило минимума», в соответствии с которым возможность существования данного вида в определенном районе и степень его «процветания» зависят от факторов, представленных в наименьшем количестве. Столь общая формулировка, естественно, вызвала критику. Известно, что лимитирующим фактором может оказаться и избыточная доза воздействия, и то, что разные возрастные группы неодинаково реагируют на одни и те же факторы и т. д. Однако в целом принцип Либиха верен. С учетом ряда поправок правило минимума чаще всего приводится в формулировке А. Тинемагана: «Тот из необходимых факторов среды определяет плотность популяции данного вида живых существ... который действует на стадию развития данного организма, имеющую наименьшую экологическую валентность, притом действует в количестве или в интенсивности, наиболее далеких от оптимума».

В природе закономерности, лежащие в основе правила минимума, определяют многие важные моменты экологии, морфологии и физиологии животных. Именно лимитирующие факторы в ряде случаев ограничивают проникновение вида в те или иные типы местообитаний, во многих случаях «экологические барьеры» формируют современные ареалы. Как приспособления к лимитирующим факторам часто формируются особенности поведения животных: пассивность в жаркие часы, солонцевание, водопойные миграции и пр. В эволюции крупных таксонов нередко именно адаптация к лимитирующим факторам определяла наиболее фундаментальные перестройки морфологии и физиологии. Так, при выходе позвоночных на сушу как приспособление к возросшему влиянию силы гравитации формировались конечности рычажного типа, подвижность головы и другие, скоррелированные с этим перестройки опорно-двигательной системы, а как адаптации к низкой и неустойчивой влажности воздушной среды — соответствующие покровы, тип развития, выделительная и дыхательная

системы. Эти же факторы лежали в основе появления крупных экологических параллелизмов и конвергенций.

Адаптивные механизмы можно подразделить на две группы:

1. Механизмы, обеспечивающие адаптивный характер общего уровня стабилизации отдельных функциональных систем и организма в целом по отношению к наиболее генерализованным и устойчивым параметрам среды обитания.

2. Лабильные реакции, поддерживающие относительное постоянство общего уровня путем включения функциональных адаптивных реакций при отклонениях конкретных условий среды от средних характеристик.

Эти две системы (два уровня) адаптации действуют совместно, и их взаимодействие обеспечивает точную «подгонку» функций организма к конкретному состоянию средовых факторов, а, в конечном счете — устойчивое его существование в условиях сложной и динамичной среды.

Лекция 4 Популяция

1.1 Пространственная структура и этологическая структура.

1.2 Регуляция плотности населения, плодовитости, смертности, дисперсии особей в пространстве.

1.3 Механизмы поддержания генетической гетерогенности и её экологическое значение.

1.4 Популяционный гомеостаз.

1.1 Пространственная структура и этологическая структура.

Популяцией называют группировку особей одного вида, заселяющих определенную территорию и характеризующихся общностью морфо-биологического типа и устойчивыми функциональными взаимосвязями. Общность морфо-биологического типа возникает в результате приспособлений к одним и тем же условиям существования; на этой основе выделяют популяции разного масштаба: географические, экологические, элементарные и др. Такая «иерархия» группировок видового населения отражает целостность вида и его пространственную структуру.

Пространственная структура популяций выражается в закономерном размещении особей и их группировок по отношению к определенным элементам ландшафта и друг к другу. Закономерная пространственная структура лежит в основе всех форм нормальной жизнедеятельности популяции. Принципиальные черты ее определяются двумя противоречивыми биологическими задачами: максимальное снижение вероятности конкурентных отношений между особями и в то же время обеспечение необходимого уровня контактов между ними. Первая задача решается либо путем пространственного разобщения особей, либо формированием подвижного (кочевого) образа жизни. Поддержание устойчивых информационных и функциональных контактов обеспечивается групповыми формами поведения и связанными с ними особенностями физиологии, интегрирующими отдельные особи и их группировки в единую функционирующую систему.

Конкретное выражение пространственной структуры у разных видов неодинаково. Особенности питания, биологии размножения (включая различные формы заботы о потомстве), отношение к абиотическим факторам формируют свойственный виду общий характер использования территории и социальных отношений. Это в конечном итоге и определяет видовой тип пространственной структуры популяций, наиболее показательными критериями, которого служат общий характер пригодных для обитания стадий, степень привязанности к территории, наличие и характер агрегаций особей, и степень дисперсности особей (или их агрегаций) в пространстве. Видовой тип пространственной структуры включает и закономерные, периодически повторяющиеся (например, сезонные) изменения перечисленных параметров. При всем многообразии конкретных форм пространственной структуры различных видов можно выделить (по крайней мере, для позвоночных) два наиболее распространенных принципа ее построения, отличающихся способом использования территории. Видам с оседлым образом жизни свойствен интенсивный тип использования пространства, при котором отдельные особи или их группировки длительное время эксплуатируют ресурсы ограниченных территорий, к которым они весьма привязаны. Для видов с кочевым образом жизни характерен экстенсивный тип использования территории, при котором кормовые ресурсы потребляются обычно группами особей (в том числе весьма многочисленными), постоянно перемещающимися в пространстве. Различия в особенностях биологии и в нагрузке на ресурсы среды в этих двух вариантах весьма существенны, что ярко отражается на характере пространственной: структуры популяций.

Существуют и «промежуточные» типы структуры, например различного рода колонии животных. Все сказанное характеризует уже сложившуюся пространственную структуру, фактически же структура формируется и поддерживается в результате сложных и закономерных взаимоотношений: особей. Таким образом, пространственная структура популяций представляет собой не только статическую систему размещения особей по территории, но и динамическую систему взаимоотношений, выражающуюся в многообразных и упорядоченных формах поведения каждого животного в ответ на информацию о местонахождении и поведении других особей. Если топография расположения особей — это «морфологический» аспект пространственной: структуры популяции, то система взаимоотношений («этологическая структура») это функциональный ее аспект. Сочетание двух аспектов составляет биологическую сущность понятия пространственно-этологической структуры популяций и позволяет объективно подойти к вопросу о механизмах, определяющих динамическую устойчивость и адаптивный характер структуры популяций разных, видов животных. Тип пространственной структуры определяется особенностями биологии данного вида и характером использования ресурсов среды.

У животных, ведущих оседлый образ жизни и соответственно этому интенсивно использующих ресурсы среды, пространственная структура популяций представлена в виде системы индивидуальных (или семейных) участков обитания, в пределах которых данная особь находит все необходимые условия для жизни. Участки обитания отдельных особей (семей) в какой-то степени обособлены и охраняются от вторжения других особей того же вида. Такое разделение территории снижает внутривидовую конкуренцию и способствует наиболее эффективному использованию ресурсов среды популяцией в целом. Помимо этого, привязанность к ограниченной территории имеет ряд других биологических преимуществ. В частности, большое значение имеет знакомство животных со своей территорией, ее освоенность. На участке обитания животное перемещается в системе знакомых ориентиров; многие виды прокладывают систему троп, метят пути постоянных перемещений запахом или визуально. В результате повседневные передвижения по участку осуществляются как бы автоматически; особь-резидент кратчайшим образом достигает мест кормежки, отдыха, укрытия от хищников и непогоды и т. п., не затрачивая дополнительного времени и энергии на исследовательское поведение. Многочисленные наблюдения за животными, постоянно обитающими на данном участке, и особями, впервые попавшими на эту территорию, показывают разительные отличия в их поведении. Первые перемещаются по участку быстро, направленно,

при появлении опасности быстро скрываются в ближайшем укрытии. «Новички» передвигаются суетливо, неупорядоченно, часто принимают позы настороженности и ориентировки, убежища находят лишь случайно. Длительное обитание на одном участке обычно сопряжено со строительством разного рода убежищ, формированием системы переходов, кормовых столиков, запасов корма и т. п. Все это повышает эффективность жизнедеятельности при одновременном уменьшении энергозатрат и времени на отдельные ее формы, а также способствует снижению пресса хищников.

Биологические преимущества обитания на постоянном участке могут быть реализованы только при условии «индивидуализации» территории, использования ее только обитающими здесь особью или семьей. Наиболее прямая форма территориальных взаимоотношений представлена генетически детерминированным стереотипом агрессивного поведения, направленного на особей своего вида, проникших на территорию участка. Территориальная агрессия в той или иной форме свойственна всем видам, имеющим участки обитания, в том числе и беспозвоночным (некоторые насекомые, ракообразные и др.). Биологически важно, что при территориальных конфликтах победителем (по крайней мере, у позвоночных) в подавляющем большинстве случаев оказывается особь, на участке которой произошла встреча (особь-резидент, «хозяин» данного участка). Еще более «мягкой» формой индивидуализации территории являются многообразные способы маркирования участков. У видов с хорошо развитым зрением нередко наблюдается визуальное мечение территории. Например, у видов коралловых рыб, занимающих небольшие участки с хорошими условиями видимости, яркая окраска с броским рисунком делает само присутствие рыбы достаточно ощутимым сигналом о занятости территории. В сочетании с демонстрационным поведением такая система маркирования вполне эффективна. У птиц отчетливо выражена акустическая маркировка участков и виде песни и других звуковых сигналов. Установлено, что в песне птиц всегда присутствует оттенок индивидуальности, что позволяет соседям четко определить маркируемые границы смежных участков. В сложном составе песни часто удается вычленить специальную часть, несущую территориальную информацию. У большинства млекопитающих наиболее важное значение в маркировке территории имеют запаховые метки, что соответствует ведущей роли обонятельной рецепции в жизни этих животных. «Носителем» запаха служат моча, экскременты или секреты специализированных желез. Установлено, что запаховая метка несет информацию не только о занятости территории, но и об индивидуальных особенностях данного животного (его пол, возраст, репродуктивная активность и т. д.).

Наблюдается и «комплексная» система маркирования. Так, косули оставляют пахучие метки на стволах и ветвях, но, кроме того, метят свой участок голосом. Бурые медведи не только делают «задиры» и «закусы» на деревьях, но и наносят запаховые метки, потираясь о стволы холкой и головой. Бобры сочетают визуальное и химическое маркирование, устраивая на своих участках систему «запаховых холмиков». Преимущества постоянного обитания на определенном участке реализуются через формирование одиночного (или семейного) образа жизни с разделением территории.

Противоположный тип образа жизни — групповой, при котором животные постоянно или периодически образуют плотные стада или стаи, — имеет свои преимущества. В составе групп животные легче обеспечивают себя кормом и затрачивают меньше энергии на добывание пищи. Велико значение группового образа жизни в защите от хищников. Скопление большого числа особей существенно повышает вероятность раннего обнаружения опасности; свойственная стадным животным система взаимного оповещения делает этот факт достоянием всей группы. Сигналы тревоги подчас обнаруживают адаптивные свойства. Жизнь в группе сопряжена и с другими преимуществами: повышение эффективности активной обороны, более экономный тип энергозатрат (метаболический «эффект группы»), возможность передачи опыта взрослых особей молодым через подражание и прямое обучение и т. п. Вместе с тем скопление большого числа особей одного вида усиливает вероятность конкуренции. Поэтому биологические преимущества группового образа жизни реализуются лишь при определенных условиях, из которых главнейшими оказываются питание массовыми видами

кормов (планктофаги, потребители вегетативной растительной массы, ихтиофаги, поедающие стайных рыб, и т. п.) и экстенсивное использование территории. Последнее связано либо с «отрывом» мест кормления от территории участка обитания (пример — гнездовые колонии птиц), либо с кочующим образом жизни, при котором стадо (стая), все время перемещается в пределах большой территории. В популяциях стадных животных отсутствуют индивидуальные участки у отдельных особей. Элементарная единица популяции — стадо (стая), имеющее собственную структуру как в смысле взаимного расположения особей в пространстве, так и в виде определенных форм взаимоотношений, обеспечивающих сохранение целостности группы при постоянных перемещениях ее в пространстве. Наблюдения и эксперименты показывают, что даже в наиболее просто организованных стаях рыб и птиц расстояние между особями активно регулируется таким образом, что взаимное расположение животных приобретает адаптивный характер. Показано, что в стаях рыб скоординированное расположение особей улучшает гидродинамические условия передвижения, как отдельных особей, так и стаи в целом. Это основывается на взаимодействии вихревых следов, оставляемых отдельными рыбами, при котором часть их кинетической энергии используется соседними особями.

Закономерные формы построения птичьих стай также улучшают аэродинамические условия полета. Конкретный тип построения определяется размерами птиц, особенностями их зрительного аппарата, условиями полета (высота, направление, погода), количеством птиц в стае. Расчеты показывают, что плотный фронтальный строй из 25 крупных птиц и более позволяет снизить мощность, потребляемую для создания подъемной силы, почти в 3 раза. Это происходит путем утилизации соседями зон восходящих потоков воздуха, расположенных сбоку от концов крыльев каждой птицы. В клинообразном строю оптимальный угол зависит от числа птиц в стае; наименьшие аэродинамические преимущества получает птица, летящая в вершине угла. Скученность стаи, занимающей трехмерное пространство, обеспечивает меньшие аэродинамические выгоды, чем расположение птиц в одной плоскости. Однако и в скученных стаях, более свойственных птицам мелких размеров, взаимное расположение особей упорядочено и напоминает таковое в косяках рыб. Помимо улучшения механических условий движения, характер построения стай обычно обеспечивает свободу маневра, как всей стае, так и отдельных особей, что очень важно для группы, находящейся в движении. Определенная структура («строй») стаи поддерживается системой специальных адаптаций. Стайным животным свойствен стереотип поведения, выражающийся в непрерывной ориентации на соседних особей. Этот механизм обеспечивается рядом морфофизиологических приспособлений: контрастными элементами окраски у видов с преимущественно зрительной ориентацией, различными формами локации, ольфакторным восприятием соседей и др.

Этологическая структура. Внутрипопуляционные группировки, помимо упорядочивания пространственного размещения особей, имеют и другое, очень важное биологическое значение: они обеспечивают возможность непосредственных контактов животных, в результате которых формируется закономерная структура взаимоотношений особей. Упорядоченные формы взаимоотношений обычно определяются как этологическая структура, поскольку она реализуется через специфические формы поведения. У оседлых животных на основе перекрывания участков возникает особая форма взаимоотношений, при которой отдельные особи отличаются в различных формах деятельности. Конкретные формы подобного типа отношений широко варьируют у разных видов, но всегда основываются на неравнозначности особей, входящих в состав группы. Такую систему взаимоотношений принято называть иерархической. Действительно, иерархическое соподчинение особей в группе (или отношения, близкие к этому) наблюдается у ряда видов. В этом случае в составе группы выделяются доминирующая особь, особи-субдоминанты, подчиняющиеся доминантам, но господствующие над другими, и подчиненные (субординантные) особи, уступающие всем животным, занимающим более высокие ранги.

Есть и иные варианты внутрипопуляционной иерархии. У отдельных видов наблюдается «деспотическое» доминирование одной особи при относительно равнозначном подчинении

остальных. Это характерно, например, для хомячков, черных крыс, а также для домашних мышей, заселяющих замкнутые пространства построек человека. Отношения типа доминирования — подчинения чаще наблюдаются среди самцов, хотя у некоторых видов они формируются и среди самок, а подчас возникает общая система иерархии. Главное биологическое значение структурированности взаимоотношений заключается в том, что при этом повышается степень организованности и «управляемости» группы, что очень важно при нарастающей по мере совмещения участков вероятности конкуренции. Видимо, поэтому выраженность структуры взаимоотношений тем более отчетлива, чем в большей степени объединяются территории участков отдельных особей. Иерархическая соподчиненность особей в группах определяет различия в их поведении. Особи-доминанты свободно проявляют различные формы деятельности: они неограниченно перемещаются по всей территории, беспрепятственно подходят к корму, используют любое убежище и т. п. Подчиненные особи, напротив, ограничены в своих перемещениях присутствием доминанта. Чаще всего подчиненные избегают контакта с доминантой, но иногда последний активно сдерживает передвижения остальных животных. При встрече с особями более высокого ранга низкоранговые животные принимают особые «позы подчинения», сдерживающие агрессию со стороны партнеров. Подчиненные особи кормятся лишь в отсутствие более высокоранговых. Нередко в результате таких отношений у наиболее низкоранговых животных смещается тип суточной активности: в опытах они перемещаются по клетке и кормятся в периоды, когда доминирующие зверьки неактивны. Структура взаимоотношений особей в стадах и стаях разных групп животных отличается степенью сложности. В стадах эквипотенциального типа вся система взаимоотношений строится на основе уже рассмотренных раздражательных реакций. В таких стадах общую реакцию определяет та группа особей, которая первой реагирует на препятствие, скопление кормовых объектов и т. п. В более сложных случаях структура взаимоотношений в стаде обуславливается неоднородностью особей по морфофизиологическим свойствам и функциям в стаде. В стадах с лидерами подражание более опытным, уверенно реагирующим на новую обстановку особям придает взаимоотношениям элементы организованности и «управляемости». В большинстве случаев в таких стадах существуют различного рода внутростадные группировки животных, более тесно взаимосвязанных между собой, чем с остальными особями в стаде. Такие внутростадные (внутристадные) группировки являются структурной основой управляемости стада, в них молодые особи приобретают жизненный опыт и на основе подражания взрослым формируют стереотипы адаптивного поведения. Можно полагать, что в таких группах старшие особи берут на себя наблюдение за опасностью (а, может быть, и за лидером), выбор пути и т. п.

В определенных ситуациях внутри стад такого типа складываются и отношения доминирования — подчинения. Эти отношения формируются независимо от лидерства, часто лишь по отдельным формам деятельности. На основе внутренней структурированности определяются такие общестадные функции, как наблюдение за опасностью и активная охрана от нападения хищников. В стадах, построенных по принципу лидерства, наравне с широкими миграциями наблюдаются и некоторые формы привязанности к территории. Наиболее сложна структура взаимоотношений в стадах, построенных по доминантно-иерархическому принципу во главе с вожаками. В отличие от лидеров вожаки активно направляют деятельность стада путем специальной сигнализации, а подчас и применяя прямую агрессию. Эти особи выполняют ряд функций общестадного значения и выступают в качестве доминантов в данной группе животных. Стада такого типа наиболее характерны для приматов, но встречаются и у ряда видов копытных, крупных хищников, а в упрощенной форме — у некоторых куриных птиц и китообразных. Иерархическая структура отношений в стаде, помимо присутствия вожака - доминанта, может быть очень различной у разных видов, а иногда даже в одном стаде при меняющихся ситуациях. Становление рангового положения особей в составе популяционных групп — закономерный процесс; этологическая структура детерминруется на основе эколого-физиологической разнокачественности особей в составе популяции.

Более того, подобная разнокачественность представляет собой необходимое условие формирования и функционирования устойчивых внутривидовых группировок.

На уровне популяции в целом индивидуальная разнокачественность дополняется неоднородностью отдельных внутривидовых группировок. Многие из них отличаются по составу входящих в них особей и роли в общепопуляционных процессах. Известно, что у многих видов рыб отдельные стада неодинаковы по возрасту и морфологическим особенностям составляющих их особей. В популяциях копытных обычно представлены смешанные по полу и возрасту стада, стада, состоящие только из самцов (последние в период гона занимают индивидуальные территории), а иногда и стада иного состава (только молодые самцы, только самки и др.). В популяциях оседлых животных часто можно видеть, с одной стороны, группировки, занимающие наиболее благоприятные станции и образующие «ядро» популяции, а с другой — поселения во второстепенных местообитаниях, составляющие ее «периферию». «Ядро» обычно представлено устойчивыми, четко структурированными группировками размножающихся особей. Их главная функция — воспроизведение; именно эти группировки определяют стабильное существование популяции в целом. Особи периферийных групп составляют «резерв» популяции. При благоприятных условиях они также включаются в размножение и таким образом способствуют увеличению численности популяции и расширению занятого ею пространства. Из их состава резервируется пополнение, компенсирующее гибель животных в «ядре» популяции. Нередко периферические группировки менее четко структурированы; при ухудшении условий эта часть популяции погибает в первую очередь, восстанавливаясь при улучшении условий за счет выселяющихся из «ядра» особей. В целом закономерная структура взаимоотношений представляет собой важный механизм гомеостаза, обуславливающий устойчивость популяционных систем на фоне динамичных условий существования. Этологическая (функциональная) структура служит основой лабильных авторегуляционных механизмов, обеспечивающих оптимальную численность и плотность населения.

1.2 Регуляция плотности населения, плодовитости, смертности, дисперсии особей в пространстве. Пространственная структура популяций тесно и противоречиво связана с плотностью населения. Рациональное использование ресурсов среды предусматривает определенное ограничение плотности, закономерную дисперсию особей (групп) в пространстве, тогда как реализация необходимых внутривидовых контактов, напротив, возможна лишь при сохранении пространственной интеграции особей, т. е. необходимой степени насыщения территории представителями данного вида. Из этого следует, что существует некоторый уровень плотности населения, при котором снижение конкуренции и устойчивое, поддержание контактов находятся в оптимальном соотношении.

Поддержание оптимальной плотности населения — важный биологический процесс, осуществляемый на уровне популяции как целостной биологической системы. Понятие «оптимальная плотность» динамично: не говоря о видовых различиях, сезонные и многолетние изменения погоды, биомассы и доступности кормовых объектов и других экологических условий определяют изменчивость конкретных параметров, отвечающих требованиям оптимальной плотности. В силу этого поддержание оптимальной плотности населения представляет собой сложный процесс биологического регулирования, действующий по принципу обратной связи и основывающийся на функционировании специальных информационных систем.

Роль процессов информации. Прямая конкуренция за условия жизни может влиять на изменение численности и плотности населения лишь при явной нехватке ресурсов (пищи, убежищ и пр.); это связано с неизбежной гибелью и оказывает на популяцию скорее ограничивающее, нежели регулирующее действие. Гораздо более эффективная форма регуляции основана на использовании информации о плотности населения и ее изменениях. В этом случае прямая конкуренция за ресурсы среды подменяется «конкуренцией за условные объекты»: борьба за территорию, за партнеров по размножению, за положение в иерархии и т. п.

В результате открывается возможность активного изменения плотности, включающегося раньше реального истощения ресурсов среды.

Неспецифическая информация. Источники информации о плотности населения весьма обширны. Даже «пассивное» существование насыщает среду информацией о пребывании животных того или иного вида (тропы, норы, кормовые столики и т. п.). Интенсивность этой информации пропорциональна плотности населения и именно в этом качестве воспринимается особями того же вида. Различные формы территориального поведения — от агрессии до наиболее «мягких» способов маркировки — одновременно служат действенной и повседневной информацией о численности и плотности населения; более того, территориальное поведение в известной степени прямо регулирует плотность. У животных, ведущих групповой образ жизни, информационная функция территориального поведения замещается специфическими формами групповых реакций, в первую очередь разнообразными способами взаимной сигнализации, которые наряду с поддержанием пространственной структуры групп служат и источником сведений об их численности. То же можно сказать и о других видах внутривидового общения: проявление самых разнообразных по физической природе и биологической функции форм сигнализации и общения может быть исходным звеном в функционировании системы обратной связи, регулирующей плотность населения.

Специфическая информация. В некоторых случаях можно встретить такие формы сигнализации и поведения, которые, вероятно, прямо направлены на информацию о плотности населения. Обзор таких форм поведения сделан В. Винн-Эдвардсом (Wynne-Edwards, 1962). Он, в частности, указывает на информационную функцию «хоров» лягушек, полевых сверчков, цикад. Известно, что у этих животных вокализация не ускоряет образование пар и не служит половой стимуляцией, а также не сигнализирует о занятости территории. Поэтому можно полагать, что «хоровое пение» — источник информации о количестве животных (наряду, вероятно, с функцией привлечения их на определенную территорию). Концентрация огромного числа особей (нередко только самцов) в брачный период свойственна многим животным. Так, для ряда видов насекомых (Ephemeroptera, некоторые Diptera и др.) характерны брачные «воздушные танцы» или подобные им демонстрационные скопления. Участвуют в них чаще всего самцы, а самки присоединяются на очень короткое время для оплодотворения.

Для высших позвоночных более характерны сложные и полифункциональные формы информационных связей. К ним, в частности, можно отнести поведение птиц на току, рев оленей и другие формы «брачных игр», собирающие большое число участников. Все эти явления обычно оценивают с позиций полового отбора, но наряду с этим они, видимо, несут информационную функцию, а иногда выступают как регуляторы плотности населения популяции. Можно полагать, что широкое использование информации, связанной с репродуктивным поведением, биологически оправдано: именно во время размножения открывается возможность «коррекции» величины пополнения популяции в соответствии с отклонениями плотности от оптимального уровня. В настоящее время известно, что изменения плодовитости — один из эффективных путей регулирования этого процесса.

Регуляция плодовитости и смертности. Регуляция плотности населения направлена на поддержание оптимального соотношения численности популяции и ресурсов среды. В простейшем виде можно сказать, что численность зависит от обеспеченности пищей. Роль специфических форм поведения в механизмах популяционной авторегуляции в настоящее время общеизвестна. У многих животных возрастающая при увеличении плотности населения частота прямых контактов особей приводит к каннибализму; интенсивность изреживания популяции в этом случае будет прямой функцией плотности и таким образом может рассматриваться как механизм, регулирующий плотность населения. Каннибализм существует и у высших позвоночных животных, но проявляется у них более сложно. Так, у многих видов птиц более старые птенцы и родители иногда уничтожают часть выводка: поедают или выбрасывают птенцов из гнезда. Явление это коррелирует с плотностью населения, что позволяет видеть в нем определенную форму регуляции темпов динамики популяции. Стимулы

такого поведения неясны; можно предполагать, что при нехватке корма нарушается стереотип согласованного поведения птенцов и родителей, что вызывает отклонения от нормы.

У некоторых птиц частичная гибель заложена в программе родительского поведения. В частности, у ряда видов насиживание начинается с первого яйца, в результате чего выводок состоит из разновозрастных птенцов. При благоприятном соотношении плотности населения и обеспеченности кормом выживают все птенцы; если же корма не хватает, то более слабые младшие птенцы погибают в тем большем количестве, чем острее недостаток пищи. Этот тип регуляции свойствен дневным хищникам, совам, встречается среди цапель, врановых и некоторых других птиц. Как правило, это виды, у которых обеспеченность кормом сильно колеблется в разные годы. Вследствие особенностей структуры взаимоотношений особей во внутривидовых группировках часть из них постоянно испытывает состояние напряжения (стресса). При повышении плотности населения возрастает частота конфликтных ситуаций, что повышает общий уровень стресса в популяции. Это явление неоднократно регистрировалось в уплотненных экспериментальных группировках мелких грызунов; то же прослеживается и в естественных условиях. Влияние стресса на плодовитость и смертность неоднозначно. Известно, что «передозировка» стрессовых гормонов влечет за собой определенные патологические явления, характерные для «стадии истощения» общего адаптационного синдрома (гипогликемия, дегенеративные изменения в печени, судороги, очаги некрозов в отдельных органах и пр.). Большую роль в стимуляции стрессового состояния играет агрессивное поведение. Оно имеет значение не только при установлении структуры взаимоотношений, но и при поддержании ее в условиях изменяющейся плотности населения. В некоторых случаях агрессия может выступать как прямой фактор ограничения численности: случаи гибели животных в результате нападений, особенно при большой скученности, описаны неоднократно. Но более обычное влияние агонистического поведения на динамику популяции заключается в том, что оно выступает в роли мощного стрессора.

Регуляция дисперсии особей в пространстве. Расселение. Выселение особей из состава размножающихся группировок — широко известное явление. По существу, в этом заключается первая реакция популяции на возрастание плотности населения; при этом расширяется занятая популяцией территория, и оптимальная плотность поддерживается без снижения численности. Процессы регуляции плодовитости и смертности начинаются позже, когда ресурсы доступной для расселения территории исчерпаны. Непосредственные причины, стимулирующие рассредоточение популяции в пространстве, многообразны и еще не до конца изучены. У млекопитающих (особенно изучены в этом отношении грызуны), молодые расселяются на основе спонтанного возникновения миграционного инстинкта, нередко без всяких видимых признаков агрессии со стороны взрослых особей или молодых того же выводка. И все же даже такая «автономная» стимуляция расселения контролируется плотностью населения. Показано, что у ряда видов грызунов интенсивность расселения положительно коррелирует с плотностью популяции. Это, в частности, относится и к молодым животным: молодой, рожденный в оптимальных местообитаниях с высокой плотностью взрослых обитателей, расселяется интенсивнее, чем во второстепенных стадиях с пониженной плотностью населения.

У низших позвоночных стимулом к дисперсии (расселение, рассредоточение) может быть накопление в среде метаболитов или специфических феромонов, концентрация которых растет параллельно плотности населения. Нечто подобное прослеживается и у млекопитающих: частота встреч с запаховыми территориальными метками возрастает при увеличении плотности, что может стимулировать миграционную активность. Но у высших позвоночных более обычным механизмом, регулирующим дисперсию, служит весь комплекс территориального поведения, включая прямые формы агрессии. Для многих видов показано, что расселение молодых стимулирует агрессия со стороны их родителей.

У животных со сложной структурой групп своеобразный аналог расселения представлен разделением стад на самостоятельно существующие группы. Когда разросшееся в результате размножения стадо превышает какой-то пороговый уровень численности, закономерные вза-

имоотношения особей нарушаются и стадо теряет «управляемость». В этом случае чаще всего ослабевают связи основной части стада, концентрирующейся вокруг вожака, с его периферическими группировками, и последние отделяются, образуя самостоятельную группу. Это явление наиболее характерно для обезьян. У некоторых видов макак по мере роста стада часть самок с детенышами выходят из-под непосредственного контроля вожака и устанавливают более тесные связи с молодыми самцами на периферии. С возрастом молодые самцы получают возможность повысить свой ранг, статус их теряет стабильность, что, в конце концов, приводит к распаду ранее существовавшей структуры и отделению группы самцов и самок от стада. В целом можно считать, что при всем многообразии внешних проявлений регуляции через дисперсию общее значение ее заключается в поддержании оптимальных условий в основной части популяции. Биологическая специфика такого типа регуляции состоит в том, что «избыточная» часть населения хотя бы временно используется в качестве популяционного резерва, что придает общей системе регуляции плотности населения большую надежность. Не исключено, что расширение общей площади, занятой популяцией при повышении численности, увеличивает возможности межпопуляционных контактов, что важно для обогащения генофонда отдельных популяций.

Популяционную авторегуляцию плотности населения определяют три основные группы эколого-физиологических механизмов:

1. Генетическая обусловленность среднего уровня плодовитости и жизнестойкости, подкрепляемая отбором, действующим в разных направлениях на разных этапах популяционных циклов.

2. Эколого-физиологические механизмы, вызывающие изменения плодовитости и смертности вокруг среднего значения по принципу обратной связи с плотностью населения.

3. Степень дисперсности населения популяции в пространстве, обусловленная территориальным поведением и иерархической системой внутривидовых отношений.

Чаще всего регуляция плотности осуществляется комплексно, с участием всех этих механизмов. Однако биологическое значение каждого из них неоднозначно. Генетические отличия поколений, существующих в условиях разной плотности, определяют адаптивный характер среднего уровня размножения и других параметров динамики популяции. Действуя на этом уровне, лабильные эндокринно-поведенческие механизмы регулируют плодовитость и смертность в соответствии с плотностью населения и состоянием ресурсов среды в каждом конкретном случае. Расселение особей, сохраняя оптимальную структуру в основной части популяции, обеспечивает существование популяционного резерва, одновременно устраняя перенаселение. Регуляторные механизмы функционируют одинаково как в ответ на изменение собственно плотности населения, так и в ответ на изменение внешних по отношению к популяции условий (динамика кормовых ресурсов, изменение защитных свойств биотопов и пр.). Активная регуляция плотности населения как бы трансформирует на уровне популяции влияние внешних по отношению к ней факторов, непрерывно «уравновешивает» популяцию со средой. Вне процессов популяционной авторегуляции влияние внешних факторов на видовое население правильнее трактовать как ограничивающее численность, нежели как регулирующее ее. Таким образом, авторегуляция плотности населения — это особая форма поддержания целостности и устойчивости популяции как самостоятельной биологической системы.

1.3 Механизмы поддержания генетической гетерогенности и её экологическое значение.

Популяция — элементарная единица эволюционного процесса, поэтому ее генетическая структура обычно рассматривается с генетико-эволюционных позиций. В этом аспекте большой интерес представляет видовая специфика генетически детерминированных свойств организмов, их адаптивный характер, преобразование генофонда популяций под действием отбора и некоторых специфических генетических механизмов. Некоторые из этих механизмов непосредственно связаны с особенностями экологии популяций (степень их самостоятельности, наличие и характер популяционных волн численности и др.). Однако специфика и

степень сложности генофонда определяют не только эволюционные процессы, но и «повседневное» существование популяций в разнообразных и динамичных условиях среды. Генофонд популяции включает не только общевидовые свойства, но и особенности, возникшие как приспособления к конкретным условиям обитания. Такие особенности свойственны всем членам популяции, т. е. популяция характеризуется единым морфобиологическим типом составляющих ее особей. Наряду с этим всегда имеет место несхожесть свойств отдельных особей, зависящая от различий в их генотипах. Широкий диапазон индивидуальной изменчивости лежит в основе устойчивости популяций при отклонениях условий среды от средних, типичных характеристик. Чем генетически разнороднее популяция, тем выше ее экологическая пластичность, что биологически выгодно как в эволюционном отношении, так и при повседневном приспособлении к динамичным условиям среды.

Генетическая гетерогенность и экологическая устойчивость популяций. Генетическая гетерогенность популяций может рассматриваться в двух аспектах:

- 1) как сложность общего генофонда популяции, выраженная разнообразием проявления различных свойств (генетический полиморфизм);
- 2) как сложность генома каждой отдельной особи, характеризующаяся степенью гетерозиготности по множеству признаков.

Первое свойство определяет устойчивость популяции к меняющимся условиям среды, второе — поддержание сложности генофонда при избирательной элиминации временно неадаптивных фенотипов. При этом формирование сложного и адаптивного генофонда популяции — явление эволюционного (микроэволюционного) масштаба, тогда как поддержание достаточно высокого уровня гетерозиготности — экологический процесс, постоянно реализующийся на уровне конкретной популяции. В самом общем виде этот процесс может быть представлен как система специфических внутривидовых взаимоотношений, направленных на снижение инбридинга. Гетерозиготная популяция всегда состоит из разных особей, тогда как гомозиготная — из особей с «максимальной приспособленностью». Такое представление сложилось при исследовании модельных объектов в стабильных лабораторных условиях. В природных популяциях стабильность практически отсутствует, поэтому «максимальная приспособленность» должна сопрягаться с лабильным ответом популяции на изменения средних условий. Длительное близкородственное скрещивание снижает уровень изменчивости и таким образом уменьшает устойчивость популяции к колеблющимся условиям среды. Поэтому в природе нормальное, существование популяций с высокой вероятностью инбридинга и сниженным уровнем гетерозиготности регистрируется лишь как исключение, в редких случаях стабильности условий.

Механизмы поддержания гетерогенности. На фоне социально обусловленного ограничения панмиксии в популяциях самых разных животных действуют механизмы, снижающие уровень инбридинга и способствующие поддержанию генетической гетерогенности популяций.

Подвижность и расселение. Расселение молодняка за пределы мест рождения известно для многих видов животных из разных таксонов. Процесс этот может быть пассивным (пример — подвижные личинки прикрепленных форм водных беспозвоночных) или активным, что характерно для многих позвоночных. У последних стимул к эмиграции, видимо, закодирован в генетической программе онтогенеза, но часто усиливается внутрисемейной агрессией, возникающей к моменту возмужания. Приступая к размножению, молодые животные переходят к оседлому образу жизни, оказываясь к этому времени вне пределов территории родителей. Не вызывает больших сомнений то, что стереотип миграционного поведения молодых, если и не формировался в эволюции как специальный механизм поддержания генетической гетерогенности (у расселения есть и иные популяционные функции), тем не менее эффективно способствует этому процессу.

В популяциях мелких грызунов расселение свойственно не только молодым животным, но и взрослым «внутрипопуляционным мигрантам», которые есть в составе популяций. Биологическая роль мигрантов многогранна, но несомненно, что «перемешивание» особей в по-

пуляции и соответствующее снижение вероятности близкородственных скрещиваний - одна из важных сторон их значения в жизни популяции. Многочисленные наблюдения за индивидуально помеченными мышами и полевками показывают, что практически все оседлые особи через какой-то промежуток времени оставляют свои участки и начинают ненаправленные перемещения, вновь оседая в других местах. Физиологические механизмы возникновения стимула к миграции почти не изучены. У стадных животных эквивалентом расселения служат спонтанные перестройки внутренней структуры групп. Помимо смены вожаков, известно и расщепление стад, что по биологическому значению в какой-то степени аналогично «внутрипопуляционным миграциям». У лангуров, например, нападение группы холостяков на стадо может, помимо смещения вожака, закончиться тем, что часть самок присоединится к нападающим самцам и покинет стадо; в последующем один из самцов в группе изгоняет остальных и становится вожаком. Для многих других обезьян характерно выселение из стад молодых самцов, которые либо переходят в другие группы, либо некоторое время кочуют в однополых холостяцких стадах. Характерно, что самцы в течение жизни несколько раз перемещаются из одного стада в другое, но в свою родную группу не возвращаются. Выселение молодых самцов свойственно также некоторым групповым хищникам: львам, гиеновым собакам и др. Нечто подобное наблюдается и в стадах копытных. У держащихся небольшими группами косуль самки по достижении годовалого возраста уходят с территории матери; молодые самцы под давлением территориального поведения доминантов также покидают места рождения.

Половая избирательность. Неслучайность спариваний может определяться не только этологической, но и генетической структурой популяции. Избирательное отношение к потенциальным половым партнерам широко известно в животном мире. Половая избирательность может быть выражена в разных формах и неодинаково представлена у самцов и самок, но при всем многообразии выполняет три главные биологические функции: предотвращает слишком отдаленные (между видами и подвидами), скрещивания, закрепляет адаптивные свойства в пределах данной популяции и снижает уровень близкородственных скрещиваний, уменьшающих генетическую гетерогенность популяции. Первая из этих функций относится к процессам микроэволюции; многообразные специализированные формы полового поведения, препятствующие межвидовым скрещиваниям, особенно четко выражены у симпатрических видов и неоднократно описаны в специальной литературе. Две последние функции имеют чисто экологическое значение: избирательность при выборе полового партнера способствует устойчивости популяции через поддержание оптимального типа ее генетической структуры. В частности, для закрепления генотипов, наиболее адаптивных в условиях существования конкретной популяции, важно, чтобы спаривания осуществлялись преимущественно между особями данной популяции. Этому способствует активная половая избирательность. Несколько лучше известны поведенческие механизмы, направленные на снижение вероятности близкородственных скрещиваний. В многочисленных опытах с разными видами животных (преимущественно грызунов) показано активное избегание спариваний в пределах семьи. Физиологические механизмы половой избирательности основываются, прежде всего, на способности к различению особей с помощью анализаторов. Однако, по крайней мере, у высших животных, наследственная основа полового поведения корректируется индивидуальным опытом каждой особи. Поведенческие реакции внутри семей, сформировавшиеся в раннем возрасте, могут препятствовать близкородственным скрещиваниям и иным путем.

«Возрастной кросс». Считается общепринятым, что разные возрастные категории животных (разные генерации) несколько отличаются по своим генетическим особенностям. Сезонная и многолетняя динамика соотношения различных генотипов в популяции, связанная с изменением ее возрастной структуры, выявлена по многим генетически детерминированным признакам. Отсюда следует, что спаривание особей, принадлежащих к разным возрастным группам, способно существенно разнообразить общий генофонд популяции.

Механизмы, обуславливающие формирование разновозрастных пар, известны. Структура популяции, определяя сексуальное преимущество высокоранговых самцов, имеет и иное значение: производителями становятся в первую очередь самцы, «биологическая ценность» которых апробирована в конкретных условиях. Экологическая адекватность такого механизма формирования генотипа новых поколений несомненна. Однако спариваются эти самцы с самками разных возрастов, что обеспечивает большее разнообразие популяционного генофонда и поддержание высокой степени гетерозиготности особей в потомстве. Разновозрастные пары довольно широко распространены. Показано, например, что зимние стаи синиц (*Parus montanus*, *P. cristatus*) формируются осенью, по окончании кочевок молодых птиц. Последние, переходя к оседлому образу жизни, группируются с взрослыми, генетически неродственными им местными птицами. Если учесть, что размножающиеся пары образуются из состава зимних стай, вероятность появления выводков от разновозрастных родителей оказывается достаточно высокой. В некоторых случаях наблюдается активное предпочтение в качестве полового партнера особей иного возраста. Рассмотренные особенности поведения, вероятно, не исчерпывают всех конкретных форм предупреждения инбридинга и усложнения генетической структуры популяций животных. Однако уже эти данные свидетельствуют об эффективных эколого-физиологических механизмах, направленных на поддержание достаточно высокого уровня обмена генетической информацией в популяции и сохранение разнокачественности ее особей. В результате действия этих механизмов популяция способна поддержать сложившийся адаптивный морфобиологический тип особей при незакономерных отклонениях условий от средних показателей, а также адекватно перестраивать его при направленном их изменении. Иными словами, поддержание генетической гетерогенности особей в составе популяции лежит в основе как чисто экологических реакций, так и микроэволюционных процессов.

1.4 Популяционный гомеостаз. Устойчивость популяции, ее относительная самостоятельность и «индивидуальность» зависят от того, насколько сбалансированы ее взаимоотношения со средой, насколько структура и внутренние свойства популяции сохраняют свои приспособительные черты на фоне изменчивых условий ее существования. Именно в поддержании динамического равновесия со средой и заключается принцип гомеостаза популяции как целостной биологической системы. Отличительные особенности популяционных систем заключаются в том, что составляющие их элементы — организмы (особи) — способны к автономному существованию и не образуют в составе популяции специализированных функциональных систем, подобных таковым в организме. Все формы взаимодействия популяции со средой и осуществления общепопуляционных функций опосредуются через физиологические реакции отдельных особей. Это возможно лишь при определенных формах интеграции деятельности особей, в результате которой физиологические процессы в организмах отдельных животных осуществляются в направлении, адаптивном на уровне популяции в целом. Именно эти процессы и лежат в основе сложных форм внутривидовых отношений, в результате которых общий тип и конкретный характер пространственной структуры, уровень и динамика плотности населения и другие свойства популяций приводятся в соответствие с условиями их существования.

Основа согласованных действий особей в популяции — непрерывный поток информации о состоянии внешней среды и самой популяции. Каждая особь одновременно является и источником и реципиентом информации, на основе которой регистрируются изменения экологической ситуации, а также степень соответствия адаптивного ответа популяции изменившимся условиям. Механизмы, определяющие реакцию особей на информацию, могут быть заложены в самой природе информационного сигнала (например, влияние метаболитов и других химических агентов). Но чаще (особенно у высших животных) полученная информация мотивирует адекватные формы поведения, в свою очередь стимулирующие изменение различных физиологических реакций. Интеграция этих процессов обуславливает общий адаптивный ответ популяции на изменившиеся условия.

Формирование адаптивной реакции на популяционном уровне определяется разнокачественностью особей по основным эколого-физиологическим свойствам, благодаря которой особи и их группировки служат источником неодинаковой информации, по-разному реагируют на одни и те же условия, а общий ответ популяции не представляет собой простой суммы ответов отдельных особей. Пространственная («морфологическая») структура популяции обеспечивает оптимальное осуществление всех этих процессов, но не является непосредственным их «носителем»; поведение и физиология изменяются на уровне отдельных организмов, как ответ на полученную информацию. Поэтому в отличие от организма — морфологически структурированной системы — популяция может рассматриваться как система информационно структурированная. В этой системе особое положение занимают многообразные, подчас весьма сложные реакции поведения. Поведение участвует во всех главных звеньях, поддерживающих популяционный гомеостаз: в передаче информации, ответе на нее, интеграции деятельности особей на основе дифференцированных реакций отдельных групп индивидов на данную экологическую ситуацию. Сложные формы поведения можно рассматривать как специфический механизм адаптации на популяционном уровне.

Следующий уровень организации — биоценотический — в основе своей имеет закономерные отношения, направленные на поддержание биогенного круговорота. В соответствии с этим строятся принципы организации экосистем; биоценоз следует рассматривать как энергетически структурированную систему. Разнообразные реакции поведения по их биологическому значению (и отчасти по физиологическим механизмам) подразделяются на две группы: видовые стереотипы поведения и лабильные поведенческие реакции. Стереотипные комплексы поведения одинаково проявляются у разных особей одного вида в сходной экологической ситуации. Биологическое значение их заключается в том, что генетически запрограммированные стереотипы позволяют адаптироваться быстро и с минимальным расходом энергии. Но такого типа приспособление возможно лишь по отношению к определенному кругу условий: поскольку формирование «поведенческих штампов» — процесс эволюционный, отбор закрепляет лишь такие формы, которые адаптивны по отношению к условиям, многократно повторяющимся на протяжении истории вида. В результате видовые стереотипы поведения оказываются приспособленными к средним, наиболее общим и постоянным особенностям среды. При этом главное значение имеют именно постоянство, повторяемость условий, а не их конкретное количественное выражение. Так, стереотипы поведения птиц в период гнездования отражают приспособления к небольшим, но устойчиво повторяющимся отличиям микроклимата в гнездовых станциях.

Стереотипная поведенческая реакция может формироваться и по отношению к меняющимся условиям, если эти изменения повторяются закономерно; таковы, например, сезонно проявляющиеся комплексы поведения. Видовые стереотипы поведения должны «подстраиваться» к конкретному состоянию среды. Видимо, поэтому поведенческие стереотипы у высших животных не представляют собой только наследственно закрепленные реакции. Врожденные формы поведения составляют лишь основу сложного поведенческого акта, на которую накладываются иные (например, приобретенные путем подражания, обучения и т. п.) его элементы. Но даже с учетом этих особенностей видовой стереотип поведения особей обеспечивает лишь общую адаптацию популяции к средним, типичным условиям ее жизни. Конкретная же ситуация постоянно чем-то отличается от средних характеристик. Адаптивный ответ на такие кратковременные, часто нерегулярные изменения условий не может быть наследственно закреплен на уровне стереотипных реакций. У высших животных видовой стереотип всегда дополняется действующими на его фоне лабильными формами поведения, которые в основном вырабатываются в процессе индивидуального опыта каждого животного. Их экологическое значение заключается в том, что, возникая в ответ на любые нерегулярные, относительно кратковременные изменения условий, они обеспечивают максимально приспособительный характер поведения в целом по отношению к конкретной экологической ситуации. Так, общий стереотип поведения, связанного с маркировкой и защитой участка, наследственно детерминирован на видовом уровне. Конкретные же формы его проявления

— такие, как направленность территориального сигнала на определенную особь, дифференцированное проявление агрессии по отношению к разным индивидам и т. п., — определяются «сиюминутными» условиями на основе лабильных форм поведения.

Таким образом, лабильные поведенческие реакции играют самостоятельную роль в общих комплексах адаптивного поведения. Замечательно, однако, что и в этой группе реакций легко формируются поведенческие «штампы» на повторяющиеся ситуации; наиболее распространенный механизм их возникновения — выработка условных рефлексов. Причина этого заключается в том, что для этих реакций требуется меньше времени и меньшая затрата энергии, чем для более сложных форм поведения, например типа элементарной рассудочной деятельности.

Общие принципы популяционного гомеостаза. Принцип гомеостаза биологических систем приложим не только к отдельным внутривидовым механизмам, но и к свойствам популяции в целом. Самые общие и устойчивые характеристики популяции отражают их приспособленность к средним, длительно сохраняющимся или периодически повторяющимся условиям среды. Так, морфо-биологический тип животных, ритм жизненных явлений и некоторые другие стабильные особенности неодинаковы в разных географических популяциях одного вида. Это объясняется тем, что они складывались как приспособления к различным средним особенностям климата, типа местообитаний, состава сообществ и т. п. Относительная генетическая самостоятельность каждой такой популяции служит основой для закрепления рассмотренных качеств как общего свойства данной популяции в данных условиях. То же можно сказать и о таких особенностях популяций, как средние размеры индивидуальных (или стадных) территорий, степень подвижности животных и т. п.

Сезонная динамика типа пространственной структуры у ряда видов — пример устойчивого приспособления к закономерно повторяющейся смене условий жизни популяции. Характерным свойством популяции может быть и средний уровень плодовитости. Механизмы формирования и закрепления «уровня стабилизации» наиболее генеральных популяционных свойств основываются в первую очередь на генетических (связанных с определенной степенью изоляции) и микроэволюционных процессах. Но условия жизни любой популяции всегда изменчивы, динамичны. Это вызывает формирование лабильных адаптаций, действующих на данном уровне стабилизации популяционных функций и поддерживающих этот уровень. Механизмы таких адаптаций основаны на эколого-физиологических процессах. При всем многообразии конкретных проявлений лабильные адаптации на популяционном уровне действуют по единому принципу обратной связи: в ответ на внешние (или внутривидовые) изменения они вызывают соответствующие сдвиги во внутривидовых отношениях, продолжающиеся до тех пор, пока не восстановятся «уравновешенные» отношения популяции со средой. Именно лабильные авторегуляторные механизмы придают определенную устойчивость популяционным системам на фоне изменчивых условий их жизни. В том случае, когда изменения среды выходят за пределы адаптированного диапазона, биологически выгодным оказывается смена уровней стабилизации системы. В этом случае на основе внутривидовой разнокачественности начинаются процессы отбора, ведущие к перестройке наиболее генерализованных качеств популяции в соответствии с изменившимися средними условиями ее жизни.

Таким образом, гомеостатические механизмы популяционного уровня лежат в основе того, что в относительно стабильных условиях популяция функционирует как устойчивая форма существования вида, а в условиях направленного изменения среды представляет собой исходную единицу эволюционного процесса.

Лекция 5 Биоценоз

- 1.1 Трофическая структура биоценозов.
- 1.2 Принципиальная схема трофических связей.
- 1.3 Экология питания.
- 1.4 Физиология питания.

1.1 Трофическая структура биоценозов.

Биоценоз представляет собой многовидовую биологическую (экологическую) систему. В состав ее входят представители разных групп (даже разных царств) живых организмов, отличающиеся экологическими и физиологическими свойствами и взаимосвязанные по многим формам биотических отношений. Наиболее важные типы взаимоотношений видов в биоценозах — это трофические (питание одних видов другими, конкуренция за пищу и пр.), топические (обитание в однотипных биотопах, конкуренция за убежища и т. п.), средообразующие (создание определенной структуры биотопа, микроклимата и др.) и некоторые другие. Все эти формы взаимоотношений осуществляются не на уровне видов, (виды могут входить в состав многих разных биоценозов) и не на уровне отдельных особей (взаимоотношения между особями конечны — например, отношения конкретного хищника и поедаемой им особи-жертвы). Устойчивые взаимодействия устанавливаются только между популяциями видов, входящих в состав данного биоценоза. Стабильный характер таких отношений представляет собой результат обоюдных адаптаций, выработанных в процессе длительного совместного существования видов в составе сообщества. В итоге их закономерных взаимосвязей осуществляется глобальная функция биоценозов — поддержание биогенного круговорота веществ.

Учитывая перечисленные особенности, биоценоз как биологическую систему можно определить как сообщество разных видов растений, животных и микроорганизмов, заселяющее определенные места обитания, исторически возникшее на основе биогенного круговорота веществ и устойчиво поддерживающее его. Все сложные формы биоценологических взаимоотношений осуществляются в определенных условиях абиотической среды. Рельеф, климат, геологическое строение земной коры, гидрографическая сеть, гидрологические условия водоемов и многие другие факторы оказывают определяющее влияние на состав и биологические особенности видов, формирующих биоценоз, служат источником неорганических веществ, поступающих в круговорот, и аккумулируют продукты жизнедеятельности. Поэтому неорганическая среда - необходимая составляющая биоценоза, обязательное условие его существования. Основная функция биоценозов — поддержание круговорота веществ в биосфере — основана на пищевых взаимоотношениях видов. Именно на этой основе органическое вещество, синтезированное организмами-продуцентами, претерпевает многократные изменения и в конечном итоге возвращается в среду в виде неорганических продуктов жизнедеятельности, вновь вовлекаемых в круговорот. Поэтому при всем многообразии видов, входящих в состав различных сообществ, они обязательно должны включать три главные экологические группы организмов — продуцентов, консументов и редуцентов.

Продуценты—автотрофные организмы, способные синтезировать органическое вещество из неорганических, — в современной биосфере представлены в основном фотосинтезирующими растениями. Организмы-хемосинтетики играют в суммарной продукции органического вещества подчиненную роль. Впрочем, в отдельных случаях роль их может быть весьма существенной. Так, на дне океана, на глубине 1500—2500 м обнаружены особые экоси-

стемы, в которых круговорот веществ основывается на бактериях-хемосинтетиках, использующих химическую энергию соединений, выделяющихся в результате вулканической деятельности (в частности, H_2S). Такие экосистемы обнаружены вблизи Галапагосских островов и у берегов Мексики. Количество органического вещества здесь в 4 раза выше, чем в поверхностных водах, и в 300—500 раз больше, чем в прилежащих участках океана. В природных сообществах продуценты выполняют функцию производителей органического вещества, накапливаемого в тканях этих организмов. Органическое вещество служит и источником энергии для процессов жизнедеятельности организма, тогда как для первичного синтеза используется внешняя энергия - солнечная радиация (фотосинтез) или энергия химических превращений (хемосинтез). Для замкнутого круговорота веществ требуется постоянный приток энергии извне, поэтому экологические системы рассматриваются как энергетически открытые.

Консументы — гетеротрофные организмы, использующие в качестве источника питания готовые органические вещества растительных или животных тканей.

Разлагая пищевые вещества на простые составляющие и вновь синтезируя из них видоспецифичные белки, жиры и углеводы, консументы используют их для построения своего тела и как источник энергии. Так происходит трансформация вещества и энергии. В процессе биохимических реакций энергия переходит из одной формы в другую и частично рассеивается. В этом заключается роль консументов в природных экосистемах. Помимо создания многообразных конкретных форм органических веществ (особенно белков), консументы регулируют численность и биомассу пищевых объектов. Наконец, велика их роль и в миграции живого вещества по планете: большинство консументов — подвижные формы, которые, расселяясь, способствуют проникновению жизни в самые различные участки биосферы.

Редуценты (или деструкторы) — организмы, использующие в пищу мертвые органические вещества и разлагающие их до неорганических. Эти организмы — последнее звено круговорота — возвращают в окружающую среду вещества, готовые к вовлечению в новый биогенный цикл.

1.2 Принципиальная схема трофических связей. В конкретных биоценозах продуценты, консументы и редуценты представлены популяциями многих видов, состав которых специфичен для каждого конкретного сообщества. Функционально же все виды распределяются на несколько групп в зависимости от их места в общей системе круговорота веществ и потока энергии. Функционально равнозначные виды образуют трофический уровень, а взаимоотношения между видами разных уровней — систему трофических цепей. Система трофических цепей в их конкретном выражении, включающем прямые и косвенные взаимоотношения составляющих их видов, формирует трофическую структуру биоценоза (рисунок 3).

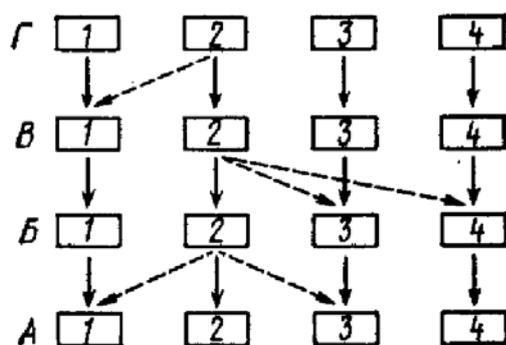


Рисунок 3 - Схема трофической структуры биоценоза. А– продуценты; Б – консументы I порядка (фитофаги), В – консументы II порядка (хищники), Г – консументы III порядка (паразиты); 1-4 — конкретные виды данного трофического уровня; одинаковыми цифрами обозначены отдельные трофические цепи; сплошные стрелки – прямые (трофические) связи, пунктир – косвенные (конкурентные) связи.

Уровень первичной продукции. Группа видов-продуцентов образует трофический уровень, на котором утилизируется внешняя энергия и создается масса органического вещества. Первичные продуценты — основа трофической структуры и всего существования биоценоза. Составлен этот уровень растениями (кроме редких бесхлорофилльных форм) и бактериями-хемосинтетиками. Животные, полностью зависят от первичной продукции и не могут существовать вне трофической связи с продуцентами. В океанических сообществах эта зависимость выражена в пространственной структуре: вся жизнь в глубине океана зависит от деятельности фотосинтезирующих организмов (в основном водорослей), сконцентрированных в относительно тонком (порядка 200 м) слое воды, называемом эуфотической зоной. Обитатели более глубоких слоев питаются проникающими сюда животными, их трупами, фекалиями и другими формами мертвого органического вещества. Потребители первичной продукции — консументы - образуют несколько (обычно немного) трофических уровней.

Консументы I порядка. Этот трофический уровень составлен потребителями первичной продукции, т. е. растительноядными животными (фитофагами). Виды и экологические формы, представляющие этот уровень, весьма разнообразны и приспособлены к питанию разными видами растительного корма. Растительноядный тип питания определяет общие свойства животных-фитофагов.

Консументы II порядка. Этот уровень объединяет животных плотоядным типом питания (зоофагов) и соответствующими приспособлениями в морфологии, физиологии и пищедобывательном поведении. Обычно в этой группе рассматривают всех хищников, поскольку специфические черты их практически не зависят от того, является ли жертва фитофагом или плотоядна. Но, строго говоря, консументами II порядка следует считать только хищников, питающихся растительноядными животными и соответственно представляющих первый этап трансформации органического вещества, синтезированного на уровне продуцентов. При более тщательном подходе уровень консументов II порядка следует разделять на подуровни соответственно порядку потока вещества и энергии. Например, в трофической цепи «злаки - кузнечики - лягушки - змеи - орлы - их паразиты» лягушки, змеи и орлы составляют последовательные подуровни консументов II порядка.

Консументы III порядка. Сюда тоже относят животных с плотоядным типом питания, чаще всего, имея в виду паразитов и «сверхпаразитов», хозяева которых сами относятся к животным – паразитам. Явление сверхпаразитизма побуждает и этот уровень делить на подуровни. Паразитизм – сложная и многообразная форма взаимоотношений. В самом общем виде паразитизм отличается от хищничества тем, что хищник убивает свою жертву, а паразит питается на живом объекте. Гибель животных вследствие паразитизма происходит лишь при массовом и длительном поражении хозяина и, строго говоря, невыгодна для паразита. Деление биоценоза на трофические уровни представляет собой лишь общую схему. Действительные формы взаимоотношений сложнее. Например, существует много видов животных со смешанным питанием; такие виды могут одновременно относиться к разным трофическим уровням.

Трофические цепи, сети питания. Прямые трофические связи типа растение — животное-фитофаг — хищник — паразит объединяют виды в цепи питания (трофические цепи). Поскольку каждый биоценоз состоит из большого количества конкретных видов, общая трофическая структура биоценозов представлена сериями цепей питания. Члены каждой трофической цепи связаны между собой сложными адаптациями, обеспечивающими устойчивое существование каждой видовой популяции. Множественность цепей питания выступает как приспособление к устойчивому существованию экосистемы в целом: «дублирование» потоков вещества и энергии по большому числу параллельных трофических цепей — своего рода «гарантийный механизм», поддерживающий биогенный круговорот при всегда вероятных нарушениях отдельных цепей. Трофические взаимоотношения не ограничиваются прямыми связями. Среди животных редко встречаются строгие монофаги — виды, питающиеся только одним видом пищи. Немногочисленны и олигофаги, набор объектов питания, которых включает небольшое число экологически сходных видов. Большинство животных использует до-

статочное большое количество видов, поэтому ситуация, при которой один вид пищи имеет несколько потребителей, достаточно обычна. На схеме (рисунок 3) это выражено в виде так называемых «горизонтальных» связей (на рисунке — пунктирные линии), объединяющих животных одного трофического уровня. В результате общая трофическая структура биоценоза приобретает вид трофических сетей, в которых горизонтальные связи отражают пищевую конкуренцию между сочленами биоценоза. Сильная пищевая конкуренция невыгодна для биоценоза в целом; в процессе эволюции либо часть видов вытеснялась из состава биоценоза, либо формировались механизмы, ослабляющие конкурентные отношения. При ослабленной силе конкуренции «горизонтальные» связи выгодны для экосистемы: сложная комбинация прямых и косвенных трофических связей объединяет все виды биоценоза в единое функциональное целое. Все животные гетеротрофны и поэтому постоянно нуждаются в притоке органических веществ извне. В общей схеме круговорота веществ в биоценозах животные занимают положение первичных, вторичных или даже третичных консументов. Это значит, что они потребляют либо первичную продукцию биоценоза в виде растений, либо питаются животными (растительноядными или плотоядными). В любом случае они получают с пищей определенное количество энергии, аккумулированной растениями-продуцентами в процессе фотосинтеза, и используют эту энергию в своей жизнедеятельности.

Таким образом, питание — одна из важнейших составляющих общего обмена веществ и энергии организма с окружающей средой. В наиболее общем виде биологическое значение питания можно рассматривать с двух позиций: пища необходима, во-первых, для построения (и возобновления) клеток и тканей, поддержания постоянства их химического состава и для метаболических процессов, а во-вторых, для получения энергии, постоянно затрачиваемой организмом на различные формы деятельности. Процесс питания складывается из двух составляющих: отыскание и добывание пищи (кормление) и ее химическая переработка (пищеварение). Первый процесс — экологический; он связан с разнообразными морфологическими приспособлениями и особенностями поведения, зависящими от обилия, распределения и биологических свойств пищи. Пищеварение — чисто физиологический процесс, сходно протекающий в организме разных животных; относительно небольшие отличия в физиологии пищеварения разных видов зависят в первую очередь от специфики химического состава типичных для вида кормовых объектов.

1. 3 Экология питания. Животные получают необходимые органические вещества, поедая растения, животных или мертвые остатки их организмов в виде трупов, детрита и т. п. Среди позвоночных потребители мертвого органического вещества представлены только трупоядными формами (некрофаги). Примером могут служить грифы, гиены, шакалы и некоторые другие виды. Детритофаги (потребители мертвых полуразложившихся растительных остатков) и копрофаги, питающиеся экскрементами животных, широко представлены среди беспозвоночных животных.

Приспособления фитофагов. Питание растениями связано с рядом специфических адаптаций. Растения прикреплены к субстрату, ткани их часто очень прочны. В связи с этим в эволюции многих растительноядных животных формировался ротовой аппарат грызущего типа, облегчающий отчленение относительно небольших частей от целого растения. Грызущий аппарат свойствен многим беспозвоночным и широко представлен у позвоночных. В этом отношении наиболее специализированы грызуны и зайцеобразные, из которых многие питаются корой и ветвями деревьев и кустарников, т. е. наиболее твердой пищей. Резцы этих животных отличаются большими размерами, постоянным ростом и особым строением, обеспечивающим их «самозатачивание»: эмаль расположена только с передней стороны, а задняя состоит из более мягкой дентина; таким образом, при грызении эти зубы стачиваются неравномерно, всегда сохраняя острый режущий край. Коренные зубы грызунов и копытных имеют бугорчатую или складчатую поверхность, покрытую эмалью, а челюсти могут совершать не только вертикальные, но и горизонтальные движения. Все это способствует перетиранию и измельчению пищи.

Перетирание («пережевывание») пищи существует и у некоторых рыб, но происходит в глотке, где находятся так называемые глоточные зубы. Строение их довольно разнообразно и зависит от характера пищи. У карповых рыб над нижнеглоточными зубами, на нижней стороне мозгового черепа имеется особое образование из рогового эпителия — «жерновок», в сочетании, с которым работают нижнеглоточные зубы. Вертикально направленные «сокрушающие» движения зубов действием системы связок трансформируются в перемалывающие движения, параллельные жевательной поверхности; таким образом, обеспечивается измельчение пищи.

Многие животные питаются семенами, в том числе и заключенными в плотную кожуру. Млекопитающие используют для раскалывания кожуры челюстной аппарат или прогрызают в ней отверстие, зерноядные птицы — клюв, который у таких видов обычно имеет коническую форму. Некоторые животные приспособились к питанию соком растений и нектаром цветков. Эта пища наиболее богата легкоусвояемыми высококалорийными веществами.

У насекомых и некоторых других членистоногих, питающихся клеточным соком, ротовой аппарат устроен в виде трубочки, которой они прокалывают поверхность листа и через которую, сосут сок.

Птицы, питающиеся нектаром, имеют длинный и тонкий, обычно изогнутый клюв; с его помощью можно проникнуть в глубь цветка к нектарникам. Язык у таких видов (колибри, нектарницы и др.) очень подвижен и может сворачиваться в трубочку, через которую засасывается нектар. На время сосания колибри способны «зависать» в воздухе у цветка. Такой тип движений связан с особенностями в строении крыльев. Летучие мыши, питающиеся нектаром, не способны к этому и кормятся, лишь на деревьях, цветки которых обладают прочными цветоножками, выдерживающими их массу. С растительноядным типом питания связаны некоторые особенности биологии, не относящиеся непосредственно к добыванию пищи. Такова, например, сезонная смена кормов. Известно, что многие виды зверей, питающиеся летом травянистыми растениями, зимой едят кору кустарников и деревьев. Таковы лоси, косули, бобры, зайцы, некоторые полевки. Объясняется это тем, что к осени травы засыхают и становятся малопитательными, а в коре деревьев и кустарников накапливаются запасные питательные вещества. Таким образом, сезонные физиологические ритмы растений определяют соответствующие циклы питания животных-фитофагов.

Приспособления зоофагов. Ротовой аппарат плотоядных животных более приспособлен к схватыванию и удержанию живой добычи. Отсюда — особое устройство зубной системы, особенно хорошо выраженное у хищных млекопитающих. Резцы выполняют «подсобную» функцию, зато хорошо выражены клыки, удерживающие и умерщвляющие жертву. Коренные зубы имеют острые режущие вершины, облегчающие расчленение мягких тканей добычи на куски. Хищные птицы свою добычу, особенно крупную, схватывают лапами, снабженными острыми изогнутыми когтями, а умерщвляют и разрывают на части с помощью клюва. Клюв у таких видов мощный, снабженный крючком на надклювье. Форма когтей и строение пальцев соответствуют типу питания. Так, у рыбадных скопы, иглоногой совы и некоторых других видов на нижней поверхности пальцев есть роговые шипы, помогающие удерживать скользкую добычу.

При питании животными, имеющими плотные защитные покровы, развиваются приспособления для их разрушения. Таковы уплощенные зубы («терка») скатов, раздавливающие панцири иглокожих и раковины моллюсков, или снабженные округлыми бугорками широкие коренные зубы каланов *Enhydra lutris*, также питающихся преимущественно морскими ежами. Вороны и крупные чайки иногда, схватив твердую добычу (моллюска, краба и т. п.), взлетают и затем бросают ее на землю: этот прием они повторяют до тех пор, пока раковина или панцирь не расколется. Такое поведение основывается на приобретенном опыте: показано, что молодые чайки затрачивают на раскалывание раковин больше времени, чем взрослые. Возможно, что аналогично поступают некоторые хищные птицы с черепахами (стервятники) или с крупными костями (бородач). Все это случаи проявления сложных форм пищедобывательного поведения.

Пищедобывательное поведение. Поведение играет огромную роль в пищедобывательной деятельности животных-зоофагов. Их пища — подвижные формы со своими особенностями биологии и поведения. Поэтому типы охоты у разных плотоядных животных коррелируют со спецификой биологии жертв. Так, если жертвы многочисленны, не прячутся в убежищах и относительно малоподвижны, характер охоты имеет вид простого собирательства. Питание планктонными животными, образующими в воде большие скопления, представляют собой разные формы фильтрации больших количеств воды через «цедильные аппараты» (густая сеть жаберных тычинок планктоядных рыб, «китовый ус» и пр.). Если добыча многочисленна, но ведет скрытый образ жизни, наблюдается охота типа «широкого поиска», когда животное все время перемещается, обшаривая укрытия, в которых может находиться пища. Так, например, ведут себя кормящиеся стайки синиц и некоторых других насекомоядных видов. При охоте на относительно крупную и немногочисленную добычу характерно подстерегание (чаще всего, если добыча подвижна и имеет определенные пути перемещения) или высматривание жертвы с места, дающего хороший обзор; в обоих случаях собственно охота состоит в преследовании конкретной особи — жертвы. Так добывают пищу некоторые хищные рыбы (например, щука), соколы; среди зверей — гепарды («в угон») и др. В природе встречается и много других типов охотничьего поведения, всегда хорошо отражающих черты экологии потенциальных жертв.

1.4 Физиология питания.

Пищеварение представляет собой совокупность процессов, обеспечивающих ферментативное расщепление (чаще всего путем гидролиза) сложных полимерных пищевых веществ на простые составные части, в основном мономеры. Соответственно этому многообразие форм и особенностей биологии пищевых объектов для процесса пищеварения не играет существенной роли; при переваривании пищи имеет значение лишь ее химический состав. Это обстоятельство, а также чрезвычайная биологическая значимость пищеварения привели к тому, что основные принципы его сформировались в эволюции животных очень рано. В результате общий характер строения пищеварительной системы и ее функций в разных классах позвоночных животных оказался весьма сходным, различаясь лишь в деталях. Что же касается физиологии и биохимии пищеварения, то они еще более сходны: структура и функции ферментов, способствующих расщеплению главных химических компонентов пищи, практически однотипны у всех животных.

Пищеварительная система позвоночных представляет собой своего рода «конвейер»: пища поэтапно претерпевает механические и химические изменения, в результате которых конечные продукты пищеварения проникают сквозь стенку кишечника в кровяное русло. Пища поступает в организм через ротовое отверстие. Ротовой аппарат предназначен для захвата пищи; если пищевые объекты крупные, отчлениваются куски, доступные для проглатывания. Строение ротового аппарата животных соответствует характеру механической обработки пищи. Особенно полно этот процесс выражен у млекопитающих, обладающих специализированной зубной системой и способных к сложным жевательным движениям.

У многих других животных пища частично механически обрабатывается в ротовой полости (раздавливание, расчленение, надрезание). У птиц эта функция осуществляется в мускульном желудке. Измельчение пищи способствует ее более эффективному перевариванию. Расположенные в ротовой полости железы у большинства животных не имеют прямого отношения к пищеварению, но их жидкий, содержащий белковые вещества секрет увлажняет пищевые комки и облегчает их передвижение по пищеводу. Соответственно ротовые железы наиболее характерны для наземных позвоночных, а среди них лучше развиты у форм, питающихся сухими кормами. Лишь у млекопитающих и, по-видимому, у некоторых птиц слюнные железы воздействуют на пищу химически: в их секрете присутствует фермент амилаза, расщепляющий крахмал. У рыб за ротовой полостью следует обширная глотка — передний конец кишечной трубки, пронизанный жаберными щелями. Здесь совмещаются функции дыхания и проведения пищи: вода проходит сквозь жаберные щели наружу, а пища следует в

направлении пищевода. Выносу пищевых частиц наружу препятствует система расположенных на жаберных дугах выростов — тычинок. У наземных позвоночных глотка редуцирована; ей соответствует то место в глубине ротовой полости, где рядом открываются отверстия пищевода и трахеи. Тому, что пища не попадает в дыхательные пути, способствуют особенности строения гортани: при глотании она рефлекторно приподнимается и гортанная щель прикрывается основанием языка (у млекопитающих этой цели служит надгортанник); вслед за этим пища попадает в пищевод. Пищевод представляет собой легко растяжимую трубку, длина которой сильно варьирует у разных видов. Клетки стенок пищевода выделяют слизь, способствующую более легкому перемещению пищевых комков. У ряда видов птиц (например, у сов) пищевод, растягиваясь, может служить местом временного накопления пищи. У других видов (куриные, голуби, дневные хищники, попугаи и др.) имеется расширение пищевода — зоб. Здесь пища временно задерживается и отчасти размягчается под действием слюны и слизи. Стенки зоба у некоторых птиц продуцируют особую жидкость — так называемое зобное молочко, которым они выкармливают птенцов в первые дни после вылупления. Эта функция проявляется только в период выкармливания и регулируется гормоном гипофиза пролактином. Следующий за пищеводом желудок представляет собой первый отдел пищеварительной системы, в котором начинается ферментативное расщепление пищи, в частности расщепление белков в кислой среде. Клетки слизистой оболочки желудка продуцируют фермент пепсин и соляную кислоту, создающую нужную реакцию среды.

Форма и строение желудка довольно сильно различаются в разных группах животных. У некоторых «мирных» рыб желудок вообще морфологически не выражен, хотя функционально существует. У других рыб, а также у амфибий и рептилий он представляет собой заметное, имеющее определенную форму расширение следующего за пищеводом отдела кишечной трубки. У большинства млекопитающих желудок имеет колбообразную форму. Относительно места вхождения пищевода он подразделяется на слепо замкнутый вырост (обычно более широкий) — кардиальный отдел — и прилежащий к кишечнику, обычно более тонкий пилорический отдел. Железы, расположенные в кардиальном отделе желудка, выделяют щелочной секрет, тогда как донные и пилорические железы — кислый (содержащий соляную кислоту). Специфические пищеварительные ферменты (точнее, проферменты) продуцируются двумя последними группами желез. У некоторых животных строение желудка сложнее. У жвачных копытных, например, он подразделен на четыре отдела: рубец, сетку, книжку и сычуг. Пища поступает в рубец, где задерживается и подвергается ферментативному воздействию бактерий-симбионтов. Затем пищевая масса из рубца отрывается, вторично пережевывается и после проглатывания, процеживаясь сквозь сетку и книжку, попадает в сычуг, который и соответствует желудку по своей функции, внутреннему строению и составу сока.

У птиц желудок имеет специфические особенности. Пищевод у них без резкой границы переходит в более толстостенный, легко растяжимый железистый желудок, главная функция которого заключается в секреции желудочного сока. В этом отношении железистый желудок (или преджелудок) птиц вполне аналогичен желудку других позвоночных животных: слизистая оболочка этого отдела содержит железы, секретирующие пепсин и соляную кислоту. В полости железистого желудка начинается переваривание белков, которое затем продолжается в следующем отделе — мускульном желудке. Отсутствие зубов не дает возможности птицам механически измельчать пищу в ротовой полости; компенсирует это мускулистый отдел желудка. Он имеет толстую стенку, состоящую из двух слоев гладких мышечных волокон — внутреннего кольцевого и наружного, более развитого продольного. Внутренняя стенка выстлана плотной рогоподобной оболочкой, которая образуется в результате затвердения секрета трубчатых желез, расположенных в стенках мускульного желудка. Кроме того, в образовании выстилки принимают участие отмирающие и отслаивающиеся клетки эпителия. Часто роговая выстилка имеет бугорчатую или складчатую поверхность, а у некоторых видов даже образует «кутикулярные зубы». Это особенно свойственно видам, питающимся грубыми растительными кормами или животными с жесткими покровами (моллюски, насекомые и др.). Ритмичными сокращениями мускульного желудка пища, смоченная соком, перетирает-

ся и измельчается. Измельчению пищи способствуют и гастролиты - песчинки или камешки, заглатываемые птицами; без них эффективность пищеварения снижается. Из желудка пища поступает в кишечник, подразделяющийся на два отдела: тонкий и толстый. В тонком кишечнике осуществляется ферментативное воздействие на пищу уже при щелочной реакции среды, а также (особенно в его заднем отделе) всасывание конечных продуктов расщепления. Морфологическая дифференциация тонкого кишечника лучше всего выражена у млекопитающих. Начальный отдел тонкого кишечника — двенадцатиперстная кишка — отличается функционально: здесь осуществляются наиболее активные процессы с участием ферментов поджелудочной железы и желчи, попадающей сюда из печени. Железы, расположенные в стенках самой двенадцатиперстной кишки, также выделяют пищеварительные ферменты; аналогичные железы имеются и в остальной части тонкого кишечника. Толстый кишечник несет преимущественно всасывательную функцию, причем в этом отделе интенсивно поглощается вода из состава химуса (в других отделах вода, наоборот, секретруется в просвет кишечной трубки, поддерживая жидкое состояние химуса). Сложный рельеф слизистой оболочки толстой кишки, образуемый ворсинками, пластинками, складками, увеличивает поверхность всасывания. В каудальной части кишечника, у многих животных морфологически выраженной в виде прямой кишки, формируются достаточно обезвоженные фекалии, которые и выделяются в клоаку, а из нее — наружу (у костистых рыб и высших млекопитающих — прямо наружу). На границе тонкого и толстого кишечника располагаются слепые выросты (слепая кишка). Их может быть один (у млекопитающих) или два (у большинства птиц). Степень их развития неодинакова; слепая кишка хорошо выражена у растительноядных форм, играя существенную роль в переваривании клетчатки с помощью симбиотической микрофлоры. У плотоядных животных этот отдел кишечника обычно невелик по размеру и выполняет роль лимфоидного органа. Общая длина кишечника зависит от типа питания: наиболее велика она у видов, поедающих грубую растительную пищу, и относительно мала у плотоядных форм, а также у видов, потребляющих легко усвояемый корм (кровь, нектар и т. п.). Сложный внутренний рельеф кишечника увеличивает поверхность всасывания.

В отличие от позвоночных большинству беспозвоночных животных «конвейерный» тип переваривания пищи не свойствен. У них пищеварение сосредоточено в относительно небольших участках пищеварительной системы, где одновременно секретруется комплекс ферментов, а часто и всасываются конечные продукты расщепления. Лишь в наиболее высоко развитых группах (насекомые, головоногие моллюски) места продуцирования различных ферментов и участки всасывания частично разделяются. Так, у головоногих (осьминоги, кальмары) пищеварительные железы включают две группы, каждая из которых выделяет свои секреты в отдельный участок, так что пища подвергается их воздействию последовательно. При этом у кальмаров (*Loligo*) место абсорбции продуктов пищеварения, по видимому, отделено от области расположения пищеварительных желез. Пищеварение у хищных головоногих идет намного быстрее, чем у других беспозвоночных, и по эффективности приближается к показателям, свойственным позвоночным животным.

При любом типе питания в организм попадают строго определенные группы веществ: вода, минеральные соли и органические вещества, из которых наиболее важны белки, жиры и углеводы. Вода и минеральные соли легко всасываются в пищеварительном тракте и поступают в кровь без какой-либо предварительной перестройки. Белки, жиры и многие углеводы, обладающие крупной и сложной молекулой, не могут непосредственно проникнуть в кровеносные капилляры. Эти вещества предварительно расщепляются на отдельные составные части, которые и попадают в кровяное русло. В этом и заключается химическая сущность процесса пищеварения. Переваривание органических веществ — достаточно сложный процесс, который происходит с участием многих специфических ферментов. Переваривание белков заключается в последовательном расщеплении длинной белковой молекулы до отдельных аминокислот, которые затем всасываются и из которых организм строит собственные видоспецифические белки.

Ферменты, переваривающие белки, называются пептидазами; они обладают свойством разрывать пептидные связи, соединяющие молекулы отдельных аминокислот. Имеются две группы таких ферментов, отличающиеся по месту расположения пептидной связи, на которую они воздействуют: эндопептидазы (действуют на связи, расположенные внутри пептидной цепочки) и экзопептидазы (гидролизуют концевые связи). Эндопептидазы в свою очередь различаются по характеру гидролизуемой пептидной связи. Наиболее распространены из них - пепсин, трипсин и химотрипсин. Пепсин специфически действует на пептидные связи между аминокислотной группой ароматической аминокислоты и карбоксильной группой дикарбоновой аминокислоты. Трипсин гидролизует пептидные связи, образованные карбоксильными группами аминокислот, содержащих две аминокислотные группы. Химотрипсин разрушает связь, прилежащую к карбоксильной группе ароматической аминокислоты, т. е. его действие противоположно действию пепсина. Пепсин вырабатывается железами, расположенными в слизистой оболочке желудка, в неактивной форме (пепсиноген). В кислой среде ($\text{pH} < 6$) пепсиноген превращается в активный пепсин. Этот фермент активен при кислой реакции среды: у млекопитающих оптимум отмечается при pH 1-2. Реакция среды в желудке разных животных самая разнообразная. Так, у костистых рыб значение pH желудочного содержимого колеблется от 1,8 до 6,8 (и даже до 7-8,5 у некоторых видов кефалей). У рыб, лишенных желудка (химеры, двоякодышащие, карповые и др.), соляная кислота вообще не выделяется; отсутствует у них и пепсин. У растительноядных рыб кислотность содержимого желудка коррелирует со способностью к измельчению пищи. У видов, не измельчающих пищу, реакция среды кислая (pH порядка 2—4), что способствует лизису клеточных оболочек. Рыбы, перетирающие пищу, характеризуются сниженной кислотностью, что достигается путем заглатывания углекислого кальция. У разных видов птиц pH желудочного сока составляет 0,7—4,6, причем даже у разных особей одного вида колебания могут быть того же порядка). Трипсин выделяется в составе секрета поджелудочной железы в виде неактивного трипсиногена. Он переходит в активную форму в тонкой кишке под действием фермента энтерокиназы; кроме того, трипсиноген активируется в присутствии трипсина. Последнее обстоятельство приводит к быстрому наращиванию количества фермента после начала пищеварения (явление автокатализа). Трипсин воздействует на пищу, уже вошедшую в тонкий кишечник. Максимум активности этого фермента наблюдается в слабощелочной среде при pH 6,0—8,5. Химотрипсин также продуцируется в поджелудочной железе в виде неактивного химотрипсиногена. Попадая по ее протокам в тонкую кишку, он превращается в активный химотрипсин под действием свободного трипсина. Оптимум активности этого фермента, видимо, сходен с таковым у трипсина. Оставшиеся части белковых молекул подвергаются действию экзопептидаз. Эти ферменты также обладают специфичностью; карбоксипептидаза, секретлируемая в поджелудочной железе, избирательно отщепляет конечную аминокислоту со свободной карбоксильной группой, а аминопептидаза (секретлируется в тонком кишечнике) — аминокислоту со свободной аминокислотной группой.

Многие животные используют в пищу части растений, богатые резервным растительным углеводом — крахмалом. Крахмал — полимер, состоящий из большого количества молекул глюкозы; в пищеварительном тракте он поэтапно расщепляется до моносахаридов. Несмотря на очень слабую растворимость, крахмал легко гидролизует ферментом амилазой. У большинства млекопитающих этот фермент обильно продуцируется слюнными железами, а также входит в состав секрета поджелудочной железы. У других животных амилаза выделяется только в поджелудочной железе, хотя у некоторых птиц регистрируется слабая активность амилазы и в ротовой полости. Животный крахмал гликоген гидролизует с помощью фермента гликогеназы, обнаруживаемого в составе пищеварительных соков двенадцатиперстной кишки (реже в желудочном соке). На этом этапе, образуются молекулы дисахарида мальтозы, которая затем под действием специфического фермента расщепляется на две молекулы глюкозы. В основном же гликоген синтезируется в печени при избыточном поступлении в организм глюкозы и там же гидролизует при снижении уровня сахара в крови.

Намного сложнее обстоит дело с перевариванием клетчатки — сложного полимерного углевода, составляющего основу оболочки растительных клеток. В организме позвоночных не продуцируются ферменты, расщепляющие клетчатку; этот процесс осуществляется симбиотическими бактериями кишечного тракта. Среди млекопитающих переработка клетчатки наиболее специализирована у жвачных копытных. Как уже говорилось, желудок этих животных имеет очень сложное строение. Наиболее объемистый отдел его — рубец — служитместилищем, в котором проглоченный корм перемешивается со слюной и подвергается воздействию ферментов симбиотических бактерий и простейших. Этот процесс идет при слабощелочной реакции (рН около 8,0), поддерживаемой постоянным притоком в рубец слюны. Продукты бактериального сбраживания клетчатки (в основном летучие жирные кислоты — уксусная, янтарная, масляная) всасываются здесь же, в рубце. Оставшаяся часть растительной массы после вторичного пережевывания подвергается воздействию желудочного сока (при кислой реакции) в сычуге и далее следует обычным путем через кишечник, последовательно обрабатываясь ферментами. При таком типе питания в кишечник вместе с растительной массой попадает большое количество бактерий и простейших, клетки которых составляют значительную долю белкового рациона жвачных. К этому еще добавляется то обстоятельство, что симбиотические бактерии рубца способны синтезировать белок из азота аммонийных солей и мочевины. Это имеет немаловажное значение в условиях, когда белковых кормов недостаточно: значительное количество мочевины всасывается из крови через стенки рубца и включается во вторичный цикл использования азота. Аналогичен процесс желудочного пищеварения и у других животных, не относящихся к жвачным, но также имеющих сложный желудок, в котором происходит бактериальное расщепление клетчатки (ламы, некоторые сумчатые и др.).

У других млекопитающих основным местом переработки клетчатки оказывается толстая кишка, особенно ее слепой вырост. Здесь также растительная масса обрабатывается ферментами, выделяемыми симбиотическими бактериями и частично простейшими. Химизм этих процессов сходен с пищеварением в рубце; помимо расщепления клетчатки, в толстой кишке из аммонийных солей и мочевины синтезируются белки. Отмечено, что зайцеобразные и многие грызуны выделяют два вида помета: первичный (более мелкие, мягкие шарики со слизистой консистенцией), который животные заглатывают, и вторичный — более крупный и сухой, представляющий собой собственно экскременты. Поедание помета способствует утилизации белка, содержащегося в нем (включая и бактериальные клетки), а может быть, и «подсеву» регулярно теряемой с экскрементами кишечной флоры. От состава корма существенно зависит скорость пищеварения. Так, мелкие воробьиные переваривают гусениц за 15—30 мин, а насекомых в более плотных хитиновых оболочках за 1—3 ч; прохождение ягод через пищеварительный тракт у славки-черноголовки может закончиться уже через 12—15 мин. Для бактериального переваривания пищи жвачным млекопитающим требуется длительное время: у крупного рогатого скота пища задерживается в рубце в среднем 60 ч, в книжке — 8, а в сычуге — 3 ч, что сравнимо со скоростью желудочного пищеварения; других животных. У пойкилотермных животных пища переваривается значительно медленнее (время прохождения ее через кишечник исчисляется днями); процесс этот в сильной степени зависит от температуры, среды.

Лекция 6

Взаимоотношения видовых популяций в биоценозах

- 1.1 Энергетическая роль животных в экосистемах.
- 1.2 Энергетическая оценка роли животных в экосистемах.
- 1.3 Взаимосвязи популяций смежных трофических уровней.

1.4 Конкуренция и симбиоз.

1.1 Энергетическая роль животных в экосистемах. Структура трофических взаимоотношений обуславливает закономерное распределение биомассы и энергии по трофическим уровням биоценоза. В наиболее общей форме эта закономерность выражается правилом экологических пирамид, сформулированным известным экологом Ч. Элтоном. Сущность его сводится к тому, что биомасса и связанная с ней энергия прогрессивно убывают по мере перехода с одного трофического уровня на другой. Биологический смысл убывания биомассы к вершине пирамиды по своей сущности довольно прост: обилие (биомасса) корма обязательно должно быть больше массы потребителей, поскольку полное выедание кормовых объектов хотя бы в одном звене неизбежно ведет к разрушению всей цепи.

Механизмы же, определяющие соответствие параметров реальных экосистем этому правилу, достаточно сложны. В их основе лежит наследственно закрепленный видовой уровень плодовитости, который формировался в процессе эволюции «с учетом» средней нормы потерь в популяциях, связанных с воздействием видов-потребителей. На базе средней плодовитости действуют более лабильные механизмы, обеспечивающие адаптивный ответ популяции на конкретный уровень изъятия особей в каждый данный период. Столь же закономерное убывание энергии по мере ее потока через восходящие трофические уровни объясняется двумя главными причинами: относительно малой эффективностью использования поступающего потока энергии и рассеиванием ее на каждом уровне в процессе жизнедеятельности организмов. КПД биологических процессов никогда не достигает 100%, поэтому только часть энергии, поступающей в организм в виде пищи (для растений — солнечной энергии), используется для синтеза веществ, составляющих ткани тела; значительное ее количество рассеивается. В процессе жизнедеятельности некоторая доля энергии расходуется на метаболические процессы («дыхание»), выносится с продуктами выделения и рассеивается — опять-таки как «побочный продукт» энергетических процессов. Таким образом, на следующий трофический уровень в составе массы тела животных передается лишь часть (относительно небольшая) энергии, поступившей на нижележащий уровень. Соотношение между потреблением пищи и продукцией, которая может быть использована на следующем трофическом уровне, называется экологической эффективностью. Один из важных результатов закономерного убывания биомассы и энергии по мере перехода с одного трофического уровня на другой — ограниченность длины пищевых цепей, включающих обычно небольшое число звеньев.

Принципы энергетики организма. Энергия, необходимая для обеспечения всех форм жизнедеятельности организма животных, выделяется в результате сложного комплекса химических реакций, протекающих на клеточном уровне и объединяемых под названием клеточного (или промежуточного) метаболизма. Основной путь высвобождения энергии в животном организме — окисление углеводов, жирных кислот и аминокислот; процесс этот сопряжен с постоянным притоком кислорода, поэтому уровень его потребления нередко характеризует интенсивность энергетического обмена организма.

Энергетический обмен и размеры тела. Жиры, белки и углеводы отличаются по ряду показателей метаболизма: при окислении этих веществ количества выделенной энергии, CO_2 и потребляемого O_2 оказываются различными. Соответственно в зависимости от окисляемого субстрата меняется энергетический коэффициент кислорода, а также дыхательный коэффициент, выражающий отношение объема выделенного CO_2 к объему потребленного O_2 . Величина дыхательного коэффициента — косвенный показатель соотношения различных веществ в общем энергетическом обмене организма. Поскольку изменения газообмена служат одним из наиболее часто используемых методов определения общего уровня обмена веществ, различия белков, жиров и углеводов по метаболическим показателям имеют важное значение. Общий уровень энергетического метаболизма зависит от массы тела. Эта зависимость выражается общим уравнением: $M = aW^b$, или в логарифмической форме: $\log M = \log a + b \log W$, где M — уровень метаболизма, а W — масса тела. В этом уравнении коэффициент a отража-

ет положение линии регрессии относительно оси ординат (иными словами, уровень обмена животного с массой тела, равной единице), а коэффициент b определяет угол наклона линии регрессии к оси абсцисс (т. е. изменение обмена на единицу массы). Это уравнение в общем виде применимо ко всем животным, но конкретные значения коэффициентов a и b в разных группах колеблются. В частности, наиболее частые значения коэффициентов 0,67, 0,75 и 0,83 (рисунок 4). Если принять, что зависимость обмена от массы определяется только соотношением теплоотдающей поверхности и теплопродуцирующей массы, то этот коэффициент должен быть равен 0,67, поскольку при увеличении размера тела поверхность возрастает пропорционально квадрату линейного роста, а масса — пропорционально кубу этой величины ($2:3 = 0,67$). Показано, что обменные поверхности (легкие, жабры, кожа, кишечник) определяют снабжение организма энергией именно в этом соотношении ($W^{0,67}$). В то же время мощность, потребная для движения животного, изменяется как $W^{0,83}$; среднее значение коэффициента в оказывается равным 0,75, что и подтверждается наиболее частой встречаемостью такого показателя в уравнениях, выведенных на основе достаточно представительного конкретного материала. Так, у млекопитающих связь энергетического метаболизма с массой тела выражается уравнением. $M = 70,5 W^{0,734}$. В классе птиц эта зависимость различается у воробьиных и представителей всех остальных отрядов. Для воробьиных $M = 129W^{0,724}$, а для неворобьиных (от колибри до страусов) $M = 78,3 W^{0,723}$. Уравнения показывают, что у воробьиных отмечается более высокий уровень обмена при той же зависимости от размеров тела.

Рассмотренные закономерности отражают уровень так называемого базального метаболизма (основного обмена), т. е. обмена веществ у животных, находящихся в полном покое, в термонеutralной зоне и не переваривающих пищу. Величина основного обмена не сопряжена с затратами энергии на терморегуляцию, тогда как у гомойотермных животных вне зоны термической нейтральности уровень обмена возрастает. Обмен животного в покое с учетом терморегуляторных затрат называют стандартным обменом. Различные формы деятельности повышают затраты энергии. Поэтому для характеристики энергетического обмена часто используют величину так называемой энергии существования — количество энергии, которое ежедневно расходуется и усваивается при сохранении нулевого баланса массы тела и отсутствии дополнительных затрат на продуктивные процессы (линька, половая активность и др.).

При отсутствии затрат на терморегуляцию энергия существования представляет собой сумму величин основного обмена и затрат энергии на повседневную активность (в клетке, так как такие опыты возможны только в неволе). Эта величина, как и стандартный обмен, зависит от температуры и рассчитывается обычно при 0 и 30°C. Общий энергетический баланс организма складывается из суммы энергии, полученной с пищей («большая энергия»), и различных форм энергозатрат. Эффективность усвоения пищи никогда не достигает 100% и зависит от состава корма, температуры, сезона и ряда других факторов. Так, у мелких грызунов перевариваемость концентрированных кормов достигала 84-94%; добавление зеленых кормов снижало этот показатель до 81-85%. У питающихся водорослями рыб *Puntius sophore* усваивается примерно 30% энергии, содержащейся в корме; из этого количества только 6% расходуется на рост, остальное используется на поддерживающий обмен. Усвоенная энергия за вычетом энергии, содержащейся в экскрементах (фекалии, моча), составляет метаболизированную энергию. Часть метаболизированной энергии выделяется в виде тепла в процессе переваривания пищи (специфическое динамическое действие пищи) и либо рассеивается, либо используется на терморегуляцию. Оставшаяся энергия подразделяется на энергию существования, которая расходуется немедленно, и продуктивную энергию, которая аккумулируется (хотя бы временно) в организме в виде энергетических запасов, массы нарастающих тканей, половых продуктов и т.п.

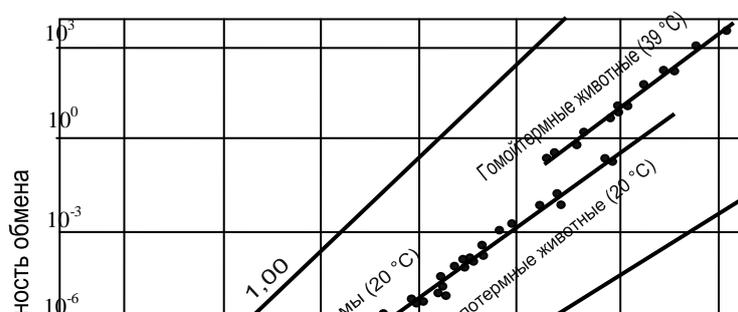


Рисунок 4 - Зависимость уровня метаболизма от массы тела в разных группах животных

Процессы синтеза в организме, связанные с формированием перьев и шерсти при линьке, развитием половых продуктов во время размножения, накоплением жировых резервов перед миграциями и зимовками и т. д., приводят к циклическим сезонным изменениям уровня энергетики животных. Миграции животных связаны с дополнительными затратами энергии на локомоцию. В тех случаях, когда миграция осуществляется «броском», и при этом животные не кормятся, началу миграций предшествует запасание энергии в организме.

У мелких птиц расход энергии на перелет к местам зимовок и обратно соответствует примерно 14 суточным величинам энергии существования на каждый 10° географической широты. Подсчитано, что общие затраты на миграцию сопоставимы с дополнительными расходами на терморегуляцию у оседлых птиц в течение зимы. Таким образом, перелетные и зимующие птицы характеризуются сходным годовым бюджетом энергии. Существенны и энергозатраты на размножение. У большинства других животных расход энергии в период размножения также повышается не только в связи с продукцией половых клеток; значительное ее количество затрачивается на устройство выводковых убежищ и гнезд, специфическое половое поведение, спаривание, уход за потомством и т. д. Подсчитано, что у воробьиных птиц расход энергии на процессы, связанные с размножением, составляет около 20—30% от всей суточной энергии существования в этот период. При насиживании яиц расход энергии увеличивается в зависимости от внешней температуры. Так, у скворцов насиживание при температуре выше 10°C не связано с дополнительными затратами энергии, при снижении ее до 0°C энергозатраты возрастают на 20%, а при -10°C — на 40% от исходного уровня. Выкармливание птенцов связано с повышением активности, а соответственно и энергозатрат.

У млекопитающих расход энергии в репродуктивный период повышается за счет лактации. Так, у мелких хомячков р. *Peromyscus* чистая энергия продукции молока в зависимости от величины помета колеблется от 1000 до 2300 кДж у *P. maniculatus* и от 2000 до 3700 кДж у *P. leucopus*; расход энергии на одного детеныша веред-нем составляет соответственно 336 и 388 кДж. У белых мышей общее количество метаболизированной энергии за время беременности в среднем достигает 346 кДж, а сумма дополнительной энергии за 26 дней лактации — около 1500 кДж. Сходные данные имеются и по другим видам грызунов. Так, у хлопковой крысы *Sigmodon hispidus* за последние 12 суток лактации дополнительные затраты составили 1133 кДж; величина расхода энергии во время беременности у этого вида достигает 25%, а во время лактации — 66% от контроля. У полевки *Microtus arvalis* эти показатели равны соответственно 32 и 133%, у рыжей полевки — 24 и 92%.

1.2 Энергетическая оценка роли животных в экосистемах. Приток энергии в популяцию какого-либо вида представляет собой сумму энергии, содержащейся в пище всех особей популяции, а от суммы их энергозатрат на все виды деятельности зависит количество энергии, которая фиксируется в биомассе и составляет продукцию популяции. То же можно сказать о суммарном потоке энергии через биоценотические системы. Величина продукции биоцено-

зов, скорость наращивания биомассы определяют возможности ее использования человеком. Поэтому в современной экологии расчет энергии, накапливаемой отдельными популяциями и биоценозами, представляет собой одну из важнейших задач.

Животные в составе сообществ либо непосредственно используются человеком (промысловые виды), либо потребляют часть биомассы видов, которые имеют значение для человека (прямо или через промежуточные звенья трофических цепей). В обоих случаях энергетическая оценка наиболее полно отражает все формы активности того или иного вида и может служить отправной точкой при разработке мероприятий по повышению продуктивности сообществ. В самом общем виде поток энергии через популяцию животных определяется суммарной энергией потребленного корма, которая в дальнейшем частично сохраняется в нарастающей биомассе, а частично рассеивается в виде тепла и теряется с мочой и фекалиями. Следует иметь в виду, что экскременты служат источником питания (и энергии) для других сочленов биоценоза, поэтому эту часть энергии нельзя считать утраченной для экосистемы. Составляющие энергообмена популяции могут быть определены только в экспериментальных условиях. Полученные данные экстраполируют, учитывая численность животных в естественных условиях. При этом принимают во внимание как динамику численности на протяжении года, так и затраты времени на разные, отличающиеся по энергоемкости формы активности (опять-таки с учетом особенностей сезонных циклов).

Хронометраж активности для определения общих энергозатрат проведен В. Р. Дольником (1980). Он определил энергетические коэффициенты различных форм поведения птиц. Оказалось, что если принять за единицу уровень основного обмена, то обмен при разных видах активности будет выражаться следующим образом: ночной покой— 1,0; дневной покой— 1,12; готовность к действию, склевывание пищи (без перемещений и обработки), угроза, ритуальное кормление, кормление птенцов, уход за ними, чистка перьев, пение, токование на месте—1,30; перемещение (не полет!), купание, сбор пищи (с перемещениями и обработкой), токование с перемещениями без помощи крыльев—1,60; снижающийся полет, перепархивание, преследование, драки, спаривание — 6,0; дальний горизонтальный полет, токовый полет—12,0; взлет, трепетание на месте, погоня — 16,0. Основываясь на данных популяционной энергетики, можно составить представление об общем потоке энергии в разных биоценозах. При этом необходимо учитывать количественное соотношение видов в сообществе и динамику этого показателя в сезонном и годовом аспектах. Чаще расчеты такого рода проводятся не для всей экосистемы в целом, а для какой-либо группы видов, относящихся к одному трофическому уровню и занимающих сходные экологические ниши. Изучение потока энергии через сообщества птиц североамериканских прерий не только выявило энергетические характеристики популяций отдельных видов, но и позволило проанализировать влияние экологических факторов на суммарную величину потока энергии через сообщество в целом. Оказалось, что наиболее существенное влияние оказывают колебания численности птиц, и изменения коэффициента утилизации пищи. Тотальные (включающие не только животных) энергетические оценки биоценозов делаются обычно на основе наиболее генерализованных данных, без учета тонких аспектов динамики биомассы и энергии. При таком подходе модель потока энергии через экосистему, например лиственного леса, выглядит следующим образом.

В процессе фотосинтеза используется лишь около 1 % солнечной энергии. Растения накапливают в биомассе только половину ассимилированной энергии, остальное рассеивается в процессе дыхания. Растительные животные потребляют порядка 40% энергии фитомассы, из этого количества около 10% идет на формирование зоомассы, остальная часть расходуется в процессе жизнедеятельности. В свою очередь, около 40% энергии, накопленной животными-фитофагами, изымается из их популяций хищниками, в том числе около 20% накапливается в их тканях. Хищники второго порядка потребляют около половины биомассы предыдущего уровня, из которой чуть больше 50% энергии входит в состав нарастающей биомассы. В итоге общий прирост биомассы (и связанной в ней энергии) экосистемы складывается из 60% первичной продукции, примерно такой же доли продукции живот-

ных-фитофагов и около половины прироста биомассы хищников. Примерно 75% этой энергии затрачивается на жизнедеятельность («дыхание»), а оставшиеся 25% в виде мертвого органического вещества используются копро-, некро- и сапрофагами и в дальнейшем минерализуются. Чистая суммарная продукция биосферы по некоторым подсчетам достигает 172-109 т/год, из них 117,5-109 т приходится на сушу, 55-109 т — на море (цифры даны в пересчете на сухое вещество). Отношение фитомассы к первичной продукции составляет: 2—10 для пустынь, 1,5—3 для сообществ многолетних трав, 2 - 12 для кустарников, 10—30 для молодых лесов, 20—25 для спелых лесов.

Пока в области изучения энергетики надорганизменных систем сделаны только первые шаги. Продолжение этих исследований, поиск закономерностей динамики энергопотоков в разных экосистемах - важное направление исследований не только в плане развития общей теории биоэнергетики, но и как научной основы оптимизации эксплуатации природных ресурсов и разработки мероприятий, нацеленных на формирование устойчивых и продуктивных сообществ в условиях современного антропогенного воздействия.

1.3 Взаимосвязи популяций смежных трофических уровней. Взаимоотношения видовых популяций в составе биоценоза не ограничиваются различными формами трофических связей. Все виды сообщества обитают на общей территории, что создает предпосылки для топических связей, как позитивных (типа взаимопомощи), так и негативных (конкуренция за места поселения, убежища и пр.). Все сочлены биоценоза в той или иной степени формируют типичный пространственный облик сообщества, прямо или косвенно создающий условия для жизни особей других видов (например, ярусность растительной ассоциации и пространственное размещение животных) и т. д. Средообразующая деятельность животных заключается и в том, что роющие животные изменяют состав и структуру почвы, режим ее увлажнения и аэрации; многие виды влияют на состав растительности через выедание, вытаптывание, удобрение почвы и т. д.

Характер растительности вместе со средообразующей деятельностью животных создает особый микроклимат. Существуют и другие формы биоценологических связей: использование других видов (живые или мертвые организмы, их части) для различного рода сооружений (фабричные), перемещение в пространстве с помощью особей других видов (форические) и др. Все эти сложные и динамичные формы биоценологических взаимоотношений складывались на протяжении длительной истории биоценозов и в процессе эволюции сопровождалась возникновением комплекса взаимонадаптаций, оптимизирующих устойчивые взаимодействия популяций разных видов. Подобного рода коадаптации подчас выражены морфологически и почти всегда реализуются через особенности поведения и физиологии.

Посредством прямых трофических отношений могут осуществляться и другие функции. Так, питаясь семенами, животные распространяют их; большое число остатков несъеденных частей растений ускоряет биологический круговорот фитомассы; паразитирование часто связано с переносом болезнетворных микроорганизмов и т. п. Длительное сосуществование видов в составе биоценоза приводит к тому, что прямые трофические связи дополняются многообразными формами «вторичных», или косвенных, взаимоотношений и соответствующих адаптаций.

Растения — животные. Уже упомянутая функция распространения семян животными-фитофагами не так проста, как это кажется. При питании семенами формируются «встречные» адаптации животных и тех видов растений, которыми они питаются. Наибольшую роль в расселении играют виды животных, не специализированные по питанию семенами: в их пищеварительном тракте не все проглоченные семена измельчаются и утилизируются; часть их (довольно существенная) выводится непереваренными. Специализируясь на семеноядном типе питания, животные приобретают соответствующие адаптации, и роль их в расселении растений уменьшается. Например, такие типичные зерноядные птицы, как воробьи, переваривают семена клевера полностью, а у более всеядных грачей примерно треть съеденных семян выводится непереваренными. Растения в свою очередь в процессе эволюции реагируют

ли на регулярное потребление семян формированием более плотных оболочек. В ряде случаев адаптация к расселению семян животными зашла так далеко, что у семян, не прошедших через кишечник животных и не подвергшихся воздействию пищеварительных соков, снижена всхожесть. Можно предполагать, что и опыление растений животными имеет в своей основе трофические связи в виде питания пыльцой. Уничтожение большого количества пыльцы «невыгодно» растениям; в то же время эффективное перекрестное опыление играет очень большую роль в их жизни.

Формирование в эволюции высших растений нектарников можно рассматривать как своего рода «компромисс»: животные в основном переключаются на потребление высококалорийного и легкоусвояемого нектара, одновременно осуществляя опыление. Функция опыления свойственна не только насекомым, но и позвоночным животным (птицы и млекопитающие), причем значение их в опылении достаточно велико. Так, в западной Австралии птицы опыляют более 560 видов растений (16% флоры). Известно около 130 родов растений, опыляемых летучими мышами (крыланы в Старом Свете, листоносые летучие мыши в Америке). Даже обезьяны опыляют более десятка видов растений. Животные-опылители отыскивают цветки с помощью зрения и обоняния; этому соответствуют приспособления растений. У хироцерофильных (опыляемых рукокрылыми) растений цветки белые, «выставлены» за пределы кроны, с характерным сильным запахом. Виды-опылители, обладая хорошим зрением и обонянием, почти или даже совсем не способны к ультразвуковой локации. Поскольку летучие мыши питаются не только нектаром, но и пыльцой, немаловажно, что пыльца соответствующих видов растений содержит повышенное количество белка; в его состав входят, в частности, такие аминокислоты (пролин, тирозин), которые не имеют значения для самих растений, но необходимы животным.

У растений, опылители которых активны ночью, цветки раскрываются вечером и закрываются к утру. В свою очередь, опылители «подстраивают» жизненный цикл к ритмам опыляемых растений. Так, юкковая моль *Tegeicula inaculata* не только опыляет цветки юкки, но и откладывает яйца в завязь. На этом основана взаимосвязь репродуктивных циклов обоих видов: моль обеспечивает перекрестное опыление, а ее личинки, выедая часть семян, регулируют их число. В конце сезона самки откладывают яйца не в цветки, а в созревающие плоды: из поздних цветков плоды часто не образуются. Перекрестное опыление и распространение плодов и семян, осуществляемое животными, столь важны, что среди растений появились даже виды-имитаторы. Известно, что споры некоторых грибов (*Phallus* и др.) выделяются вместе со слизью, имеющей характерный гнилостный запах. Этот запах привлекает мух, которые затем переносят прилепившиеся к лапкам споры. Из 9 видов цветковых растений, опыляемых колибри в Аризоне (США) и отличающихся большим сходством окраски, размеров и формы цветков, один вид — *Lobelia cardinalis*, «пользуясь» этим сходством, привлекает колибри, вообще не продуцируя нектара (Brown, Kordic-Brown, 1979). Во взаимоотношениях растений и животных-фитофагов большое значение имеют химические формы связи. Как приспособление, уменьшающее пресс потребителей, ряд видов растений накапливает ядовитые, раздражающие или дурно пахнущие вещества (гликозиды, алкалоиды, терпеновые и феноловые производные, смолы и пр.). В связи с этим у многих растительноядных животных сформировалась избирательность в питании, а в ряде случаев нечувствительность к растительным ядам. Так, ядовитыми мухоморами питаются слизни. Молочай, ядовитый для скота, без вреда поедают полевки. Установлено, что гусеницы молочайного бражника *Deilephia euphorbiae* имеют особые железы, с помощью которых ядовитые вещества, попавшие в кровь из пищи, выделяются на поверхность кутикулы. Животные различают избегаемые и предпочитаемые растения по запаху, чему способствуют специфические выделения растений. Избирательность определяется не только действием соков растения на самих животных. Некоторые ароматические вещества подавляют развитие симбионтов (например, в рубце жвачных); соответственно эти растения не поедаются. У ряда видов животных избирательность питания выражена очень четко: предпочтение может оказываться не только видам растений, но и особям и даже отдельным частям их. Специфические выделения растений имеют отно-

шение и к регуляции репродуктивных циклов животных. Показано, например, что выделения листьев дуба действуют как феромон, способствующий спариванию у дубового шелкопряда. В свою очередь, на экскретах животных развивается более богатая растительность. Это касается не только наземных биоценозов, где влияние экскрементов и мочи на состав и богатство растительности хорошо известно, но и водных сообществ.

Хищники — жертвы. Прямые трофические взаимоотношения лежат в основе и этой формы биоценологических связей. И в этом случае совместная эволюция трофически связанных популяций приводит к выработке противоположно направленных коадаптаций: у жертв они способствуют снижению пресса хищников, у хищников — повышению эффективности охоты даже с учетом противодействующих адаптации жертв.

Приспособления жертв могут быть морфологическими (твердые покровы, шипы, колючки и пр.), поведенческими (затаивание, убежание, активная оборона) или физиологическими (продукция ядовитых или отпугивающих веществ). Последняя форма адаптации для некоторых видов представляет собой главный способ борьбы с хищниками. У асцидий есть защитный механизм — накопление в теле больших количеств ванадия. Экспериментально показано, что пропитка кормов ванадием снижает потребление их рыбами при концентрации примерно 100 мкг/г сырой массы корма. У асцидий же содержание этого элемента доходит до 300 мкг на 1 г сырой массы. Хорошо известна роль ядовитой или вызывающей неприятные ощущения слизи некоторых амфибий в снижении частоты их поедания хищниками. Аналогичный способ защиты известен для многих насекомых, у которых он часто сочетается с «предупреждающим» типом окраски. Хищники используют ядовитые вещества для умерщвления своих жертв. Хорошим примером могут служить ядовитые змеи. Жертва укуса змеи чаще всего умирает не мгновенно, и хищник должен найти погибшее животное. В связи с этим интересно, что бросок на добычу, как это выяснилось при изучении охоты гремучей змеи *Crotalus eнуо*, стимулирует хемосенсорный поиск: после броска и укуса частота высывания языка возрастает, что ускоряет нахождение добычи. Реже ядовитые вещества используются для обездвиживания жертв. Так, установлено, что в составе секрета слюнных желез короткохвостой землеройки *Blarina brevicauda* содержится яд замедленного действия, парализующий насекомых, которые после этого еще 3—5 дней остаются живыми. Благодаря этому землеройка может иметь запас «живых консервов» — явление, сходное с тем, что известно для некоторых ос, парализующих гусениц уколом в нервный ганглий.

Поисковой активности хищников жертвы «противопоставляют» либо стереотип затаивания, либо выработку защитного (покровительственного) типа окраски; часто эти две формы адаптации совмещаются. Покровительственная окраска может определяться разными механизмами. Так, зеленый пигмент многих гусениц представляет собой производное полученного с питанием хлорофилла. Пигмент циркулирует в крови и через куколку может переходить в яйца, так что рождающаяся гусеница имеет защитную окраску, еще не начав кормиться. У других видов зеленый пигмент иного химического строения и не связан с питанием. У взрослых насекомых зеленая окраска либо имеет структурную основу, либо обуславливается взаимодействием микроскульптуры хитина и пигментов (у жуков, например, — сочетанием желтого пигмента, и синей структурной окраски). У амфибий окраска определяется соотношением специализированных клеток, заполненных зернами пигмента. Это меланофоры (черный и бурый пигменты), липофоры (желтый, красный), гуано-форы (белый). У птиц окраска обусловлена сложным сочетанием различных пигментов и микроструктуры поверхности перьев, у млекопитающих — почти исключительно пигментами. Некоторые животные способны менять окраску в зависимости от цвета фона. Медленные изменения окраски свойственны гусеницам ряда видов бабочек, некоторым паукам. Быстрая смена окраски, определяемая перемещением пигментных зерен в хроматофорах (у рыб — изменением числа хроматофоров), свойственна головоногим моллюскам, некоторым ракообразным, рыбам, амфибиям, рептилиям.

Взаимоотношения хищников и их жертв динамичны и взаимообусловлены. Даже возникновение морфологических форм защиты жертв от нападения в некоторых случаях индуциру-

ется самими хищниками. Хорошим примером могут служить некоторые беспозвоночные. Известно, что онтогенез защитных морфологических структур у коловраток *Brachionus* стимулируется какими-то химическими веществами, продуцируемыми их хищниками — коловратками *Asplancha*. Подобное явление хорошо изучено у дафний. Установлено, что у ряда видов этих рачков (*Daphnia magniceps*, *D. wankelatae*, *D. longicephala*, *D. cephalata*) высокий дорзальный гребень, затрудняющий схватывание животного хищниками, развивался только при содержании рачков в присутствии хищников (клоп *Anisops calcareus* из *Notonectidae*). Поскольку эффект проявлялся и тогда, когда хищники были отделены от дафний сеткой, индукция гребня, по-видимому, вызывалась химическим путем через выделение в воду каких-либо метаболитов. Характерно, что голодающий хищник оказывал заметно более слабое действие, чем сытый. У молоди дафний начавшийся рост гребня можно было приостановить изъятием хищника из экспериментального сосуда. Специальные опыты показали, что хищник действительно предпочитает нападать на рачков, не имеющих гребня. У позвоночных животных частый (или длительный) контакт с хищником ведет к существенной перестройке поведения особей в популяциях. В экспериментах Ю. М. Смирин (1980) искусственные группы лесных мышей и рыжих полевок содержали в помещении, где регулярно охотилась сова. Оказалось, что хищник выборочно уничтожает из популяции особей с повышенной подвижностью и мало времени проводящих в укрытиях. Такая особенность поведения зависела не только от индивидуальных свойств животных, но и от положения особи в структуре группы: наиболее подвижны были «новички», еще не знакомые с территорией и не вошедшие в состав группы. Под воздействием регулярных нападений у рыжих полевок и лесных мышей заметно сократилась активность, и изменился ее характер: передвижения стали совершаться быстрыми бросками по прямой от укрытия к укрытию. Грызуны перестали поедать пищу в кормушках, а утаскивали ее в убежища и съедали там. У рыжих полевок перестроился тип взаимоотношений: прекратились контакты вне убежищ, снизилась агрессивность, стала проявляться терпимость к присутствию в убежище других зверьков. Параллельное развитие противоположно направленных адаптации в системе «хищник — жертва» ведет к тому, что ни одно из приспособлений не становится абсолютным, но их взаимодействие определяет поддержание такого уровня изъятия хищниками их жертв, при котором возможно длительное сосуществование обеих популяций в составе сообщества.

Паразиты — хозяева. Формы паразитизма чрезвычайно многообразны; среди них, прежде всего, рассмотрим приспособления, обеспечивающие эти формы связей. Помимо морфологических адаптации к существованию на (или в) организме хозяина (уплощенная форма тела у эктопаразитов, разного рода образования, облегчающие фиксацию в шерсти, кишечнике, тканях хозяина и т. д.), паразитические животные отличаются многими особенностями физиологии. Так, у кровососущих паразитов специальные железы выделяют антикоагулянты, допускающие длительное питание без образования сгустков крови; такая адаптация конвергентно возникала у представителей разных таксонов животного царства.

Кишечные паразиты (представители разных классов червей) имеют упрощенную или даже полностью редуцированную пищеварительную систему: за счет хозяина они получают готовую к усвоению пищу. Столь же характерна для эндопаразитов и редукция нервной системы: сами паразиты обитают в благоприятной, устойчивой среде, а приспособляется к изменчивым внешним условиям организм хозяина. Сложные взаимоотношения с хозяевами, характерные для большинства сложных циклы развития, связанные у многих видов с неоднократной сменой хозяев, повышают вероятность гибели паразитов на разных стадиях онтогенеза. Как приспособление к этому у всех паразитов вырабатывается высокая плодовитость. Например, аскарида *Ascaris lumbricoides* за 5—6 месяцев половой зрелости образует 50—60 млн. яиц. Солитер *Taenia saginata* продуцирует до 600 млн. яиц в год. Заполненная яйцами матка паразитирующей в полости тела шмелей нематоды *Sphaerularia bombi* в 15—20 тыс. раз превышает объем тела самого животного. Успешное осуществление сложных циклов развития паразитов определяется тем, насколько они соответствуют особенностям биологии их хозяев. Для многих эндопаразитов характерно совпадение их жизненных циклов с циклом

хозяев. Например, паразитирующие в мочевом пузыре лягушек сосальщики *Polysomum integritum* продуцируют яйца в период икрометания хозяев. Яйца выводятся наружу вместе с икрой. Личинки, живущие некоторое время свободно, затем прикрепляются к наружным жабрам головастиков. При редукции жабр они попадают в глотку, а оттуда по пищеварительному тракту (по пути превращаясь во взрослое животное) проникают в клоаку и затем в мочевой пузырь. У блох предимагинальные стадии развития проходят вне тела хозяина. Для них вероятность попадания на хозяина увеличивается в зависимости от быстроты прыжка. Прыжок крысиной блохи длится всего 1,2 мс, достигая 140-кратного ускорения. Такой прыжок обеспечивается с помощью сократительного белка резилина, который быстро высвобождает энергию после сжатия (подобно упругой резине). Эффективность его функции очень велика: 90—97% энергии возвращается в виде механической работы. «Прицеливание» осуществляется в основном с помощью обоняния при дополнительном участии зрительных и температурных рецепторов.

1.4 Конкуренция и симбиоз.

Конкуренция - это форма взаимоотношений возникает в тех случаях, когда два вида, (их может быть и больше) используют одни и те же ресурсы среды (пища, убежища и др.). История формирования конкретных биоценозов всегда связана с выработкой приспособлений, снижающих уровень конкуренции; в противном случае менее конкурентоспособный вид из состава сообщества вытесняется. Наиболее прямой путь выхода из конкуренции заключается в непосредственном подавлении одного вида другим. В результате таких отношений сосуществующие в одном биоценозе конкурирующие виды чаще всего пространственно разобщены. Это явление известно под названием принципа конкурентного исключения (принцип Гаузе). В опытах с инфузориями Г. Ф. Гаузе (1934) установил, что в чистых культурах оба исследованных вида туфельки показывают обычную S-образную кривую роста популяции. В смешанных же культурах *Paramecium aurelia* развивается нормально, а *P. caudatum* постепенно элиминируется.

Наиболее ярко принцип конкурентного исключения выражается в явлении антибиоза, при котором метаболиты одного вида (или группы биологически сходных видов) смертельны для другого вида. В природе антибиоз довольно часто встречается у микроорганизмов и растений. У животных антибиоз не наблюдается, хотя близкие к нему формы взаимодействия иногда регистрируются (подавление каких-либо проявлений жизнедеятельности конкурирующего вида). Так, в эксперименте скорость фильтрации у диаптомуса *Diaptomus tytreili* снижается на 60% в присутствии экологически близкого фильтрата - *Epischura nevadensis*; обратного влияния не отмечено. Ингибирующий эффект вызывается химическим путем: он проявлялся и в том случае, когда диаптомусов помещали в сосуд, в котором ранее содержались эпишуры. При этом если эту воду пропускали через тонкий фильтр, эффект подавления исчезал; на этом основании полагают, что ингибирующий агент - какое-то крупномолекулярное соединение. Пространственная разобщенность экологически близких видов нередко наблюдается у водных беспозвоночных. Так, взрослые формы «морского желудя» *Balanus* не поселяются на скалах выше приливной зоны, так как не выдерживают высыхания. Более мелкие *Chthamalus* встречаются только выше этой зоны, хотя личинки их оседают и в зоне поселения *Balanus*. Образованию колоний взрослых особей здесь препятствует конкуренция (подавление со стороны баланусов), а также, вероятно, хищничество. У планктонных кладоцер закономерно изменяется вертикальное распределение разных видов. Показано, например, что в некоторых озерах Италии рачки *Bosmina coregoni*, в начале лета заселяющие верхние (до 20 м) слои воды, по мере нарастания численности дафний *D. hyalina* опускаются на глубину 30—50 м. Во второй половине лета в верхних горизонтах водоема начинают доминировать *Diaphanosoma brachyurum*, а осенью, по мере снижения численности этого вида, здесь снова повышается обилие *Bosmina*. Такие вертикальные перемещения, вероятно, вызваны конкурентными отношениями, поскольку в озерах, где отсутствуют сильные конкуренты, *B. coregoni* в течение всего лета наиболее многочисленны в приповерхностных слоях

воды. У высших животных конкуренция за пространство обычно осуществляется с участием агрессии и иных форм территориального поведения.

Хорошие примеры дают некоторые виды коралловых рыб. Многие из них заселяют однотипные биотопы, питаются практически одинаково, используют сходные убежища и т.д. Территориальное поведение этих рыб направлено не только на особей своего вида, но и на представителей других видов (по крайней мере, имеющих сходные размеры). Не только демонстрация и агрессивность имеют межвидовой характер, но и реакция избегания в ответ на территориальное поведение осуществляется стереотипно, независимо от видовой принадлежности рыб-резидентов. У наиболее близких видов такие взаимоотношения выражены наиболее отчетливо. Например, у двух видов рода *Embiotica* такие отношения ведут к четкому разделению биотопов: более агрессивные *E. lateralis* заселяют мелкие участки, заросшие микрофитами и более богатые кормом; *E. jacksoni* держатся на большей глубине, на участках, плотно покрытых прикрепленными животными и мелкими водорослями и менее кормных. После искусственного изъятия *E. lateralis* с одного из рифов *E. jacksoni* переселились в освобожденные мелководные участки; изъятие же *E. jacksoni* не изменило распределения *E. lateralis*. Эти эксперименты подтвердили, что особенности распространения изученных видов объясняются конкурентными отношениями; в результате агрессии со стороны более сильного конкурента *E. jacksoni* вытесняются в менее благоприятные местообитания.

Среди различных видов грызунов хорошо известно конкурентное вытеснение. В лесных биоценозах конкуренция между лесными мышами и рыжими полевыми мышами ведет к регулярным изменениям биотопического распределения этих видов. В годы с повышенной численностью лесные мыши заселяют разнообразные биотопы, вытесняя рыжих полевок в менее благоприятные места. Полевки при численном превосходстве широко расселяются в стаии, из которых ранее вытеснялись мышами. Эксперименты с совместным содержанием модельных групп этих двух видов дали в принципе сходные результаты. При этом было показано, что механизм конкурентного разделения мест обитания основан на агрессивных взаимодействиях.

Симбиоз. В широком смысле слова этот термин употребляется для обозначения любых форм тесного сожительства организмов разных видов. В более узком смысле (мутуализм) - это формы сожительства, из которых оба вида извлекают пользу. Классические примеры такого типа взаимоотношений - актинии и обитающие в венчике их щупалец рыбки; актинии и раки-отшельники и пр. Более тесные и, вероятно, биологически более значимые формы симбиотических взаимоотношений возникают при так называемом эндосимбиозе - сожительстве, при котором один из видов (обычно микроорганизм) поселяется внутри тела другого. Таков симбиоз высших животных с бактериальной флорой и простейшими в пищеварительном тракте или симбиоз термитов с низшими грибами, обитающими в их кишечнике. Биологический смысл и физиологическая сущность этой формы симбиоза рассматривались выше. Многие животные содержат в своих тканях фотосинтезирующие организмы (главным образом низшие водоросли). Включение в клетки тела хлорелл или зооксантелл известно для ряда инфузорий, радиолярий, губок, кишечнорастворимых, моллюсков и даже позвоночных животных. Однако поселение зеленых водорослей в шерсти ленивцев не связано с взаимными метаболическими отношениями, а рассматривается как своеобразный способ покровительственной окраски. В остальных случаях водоросли-симбионты активно снабжают организм гетеротрофного партнера продуктами фотосинтеза.

Своеобразный симбиоз многих глубоководных рыб с бактериями обуславливает столь важную в абсолютной темноте световую сигнализацию. Светящиеся бактерии, поселяясь в теле рыб, концентрируются в особых участках тканей, формирующих светящиеся органы. Например, у глубоководных удильщиков *Chaenophryne draco* такой орган имеет вид железы, в просвете которой поселяются палочковидные бактерии. Излучаемый ими свет через систему специальных световодов (соединительнотканый стержень, окруженный отражающим и пигментным слоями) испускается узкими пучками (Munk, Bertelsen, 1980). Показано, что ткани светящихся органов обильно снабжаются питательными веществами, необходимыми

для жизни бактерий. Светящиеся бактерии активно проникают в покровы рыб, а по некоторым данным — и в яйцеклетки, передаваясь таким путем потомству.

В процессе установления связи между симбиотическими водорослями и гетеротрофными хозяевами выделяют 4 этапа: контакт клетки с хозяином, включение ее в тело животного, интеграцию регуляторных механизмов и, наконец, возникновение потока питательных веществ между водорослью и ее симбионтом. Первые два этапа неспецифичны; известно, что ткани хозяина могут случайно включать чужеродные элементы. Закономерные взаимосвязи начинаются со взаимной интеграции регуляторных механизмов. В частности гетеротрофный организм в какой-то степени ингибирует деление водорослевых клеток; позднее начинается выделение водорослями в клетки хозяев углеводов и азотистых веществ (в организм хозяина поступает до 70% связанного в процессе фотосинтеза углерода). Такие отношения специфичны: будучи вычлененными из организма-гетеротрофа, водоросли прекращают выделение питательных веществ во внешнюю среду. Между водорослями и их симбионтами устанавливаются какие-то химические механизмы «узнавания», обеспечивающие необходимую частоту контакта.

Подобные сигнальные связи характерны и для других форм симбиоза. Многообразные перекрывающиеся формы взаимосвязей между популяциями разных видов объединяют биocenoz в целостную экологическую систему. Как и другие системы, биocenoz существует в определенных условиях внешней по отношению к нему среды. Среда эта не стабильна, и устойчивое выполнение центральной функции экосистем — поддержание биогенного круговорота — должно обеспечиваться биocenотическими адаптивными механизмами. Эти механизмы действуют как в системе исторически установившихся стабильных взаимоотношений, адаптивных к наиболее общим условиям существования сообщества, так и в системе взаимосвязей, определяющих устойчивое поддержание этих взаимоотношений в колеблющихся условиях конкретной среды. В биocenозах набор видов, состав и сложность трофических цепей и наиболее устойчивые формы взаимодействия между видовыми популяциями отражает приспособленность к средним условиям неорганической среды и направлены на устойчивое поддержание биогенного круговорота в этих условиях. Нарушения в биocenозе, происходящие на фоне неизменных средних характеристик среды, вызывают функциональные адаптации компенсаторного типа, сохраняющие принципиальную структуру биocenоза неизменной.

Таковы многообразные обратимые изменения трофических, топических или паразитарных связей, обусловленные колебаниями численности отдельных видов. При более существенном нарушении состава сообщества возникают неустойчивые, сменяющие друг друга временные сообщества, и, в конце концов, исходный тип биocenоза восстанавливается. Экологические сукцессии такого рода - одно из наиболее ярких выражений действия функциональных адаптации на биocenотическом уровне. При устойчивых (необратимых) изменениях среды происходит направленная смена типов сообществ, которую можно рассматривать как смену уровня стабилизации биогеocenотических систем. Наиболее отчетливо этот процесс прослеживается в геологических масштабах, соответствуя вековым изменениям климата, рельефа и других условий. В последнее время аналогичные явления в возрастающих масштабах вызываются антропогенным воздействием на ландшафты.

Раздел 2. Физиологическая экология человека

Лекция 7

Природные, социально-экономические и геофизические факторы в физиологической экологии человека

1.1 Природные и социально-экономические факторы.

1.2 Геофизические факторы.

1.3 Влияние лунного свечения на жизнедеятельность организмов. Геомагнетизм.

1.1 Природные и социально-экономические факторы. В понятие «природные факторы» включаются рельеф, климат, почвы, воды суши, моря и океаны, растительный и животный мир. Влияние природных факторов на здоровье человека может быть положительным и отрицательным, нарушать его нормальное функционирование и нередко вызывать те или иные заболевания. Природные факторы могут способствовать возникновению и распространению многих болезней человека. Они оказывают большое влияние на географию отдельных болезней, таких, как эндемический зоб, флюороз и др. Флюороз — хроническое заболевание, развивающееся при длительном избыточном поступлении в организм фтора и его соединений. В то же время природные факторы оказывают большое положительное воздействие на организм человека. Общеизвестно, например, благотворное влияние на организм человека солнечной радиации, морских купаний, воздуха высокогорий и т. д. Изучение природных факторов необходимо для разработки механизма акклиматизации человека к тем или иным условиям. Многие противоэпидемиологические мероприятия могут быть успешно проведены только на основе тщательного изучения природных факторов конкретных территорий, например ареалы переносчиков природно-очаговых болезней человека и т.д.

В понятие «социально-экономические факторы» включается комплекс не только различных социально-экономических, но и медико-санитарных элементов. Влияние их на человека, как и природных факторов, может быть различным. Известный римский врач К. Гален писал, что здоровье — это состояние, при котором мы не страдаем от боли и не ограничены в нашей жизнедеятельности. В Большой Медицинской Энциклопедии В. А. Громов в статье «Здоровье» пишет: «Здоровье — естественное состояние организма, характеризующееся его уравновешенностью со средой и отсутствием каких-либо болезненных явлений». Поэтому не случайно ряд болезней рассматривают как защитную реакцию организма, направленную на восстановление его нарушенных функций, возвращение его к норме. «Здоровье, — утверждал академик И.П.Павлов, — это бесценный дар природы, оно дается, увы, не навечно, его надо беречь. Но здоровье человека во многом зависит от него самого, от его образа жизни, условий труда, питания, его привычек». В Уставе Всемирной Организации Здравоохранения записано понятие «здоровье», которое включило в свое содержание все аспекты этого определения и поэтому считается наиболее полным: «Здоровье — состояние полного физического, душевного и социального благополучия, а не только отсутствие физических дефектов или болезней». Во всех приведенных выше определениях речь идет о здоровье отдельного индивидуума, которое формируется на основе его наследственности, образа жизни, определенных природных и социально-экономических условий, т.е. факторов здоровья.

Многочисленные статистические данные по исследованию факторов здоровья человека показывают, что среди них 50 — 52% относятся к образу жизни, 18 — 25% — к наследственности, 10 — 20% — к природным условиям и 10 — 15% к организации здравоохранения. Однако необходимо учитывать следующее: наследственность является фактором здоровья, но не определяет его полностью; богатство природного окружения является могущественным фактором здоровья, но не определяет его окончательно; здоровый образ жизни поддерживает здоровье, но не формирует его целиком; здравоохранение оберегает здоровье человека, но не может полностью отвечать за здоровье населения и каждого человека. В силу того, что природные и социально-экономические факторы, взаимодействуя между собой, могут оказывать на человека как благоприятное, так и неблагоприятное влияние, в медицинской географии сформировалось одно из важных направлений исследования: география болезней — нозогеография, выявляющая общие закономерности географического распространения болезней. Исследования в области нозогеографии посвящены главным образом различным заразным болезням (природно-очаговым, трансмиссивным, гельминтозам). Из других болезней, которые рассматриваются нозогеографией, могут быть названы эндемический зоб, урская болезнь, флюороз и др. Трансмиссивные болезни — заразные болезни человека, возбудители которых передаются кровососущими членистоногими.

В распространении болезней человека выявлена определенная закономерность: некоторые болезни встречаются во всех частях земного шара, другие — только в определенных местах.

Болезни, имеющие повсеместное распространение, называют *повсеместными* или *эврихорными* (от греч. «эврис» — широкий и «хорос» — пространство).

Болезни, характеризующиеся ограниченным ареалом, называют *локальными* или *стенохорными* (от греч. «стенос» — узкий).

Выделяют два основных типа нозоареалов — сплошные и обособленные. Сплошные ареалы охватывают целостные, довольно обширные территории. К болезням, характеризующимся сплошным ареалом, могут быть отнесены многие антропогенные инфекции — грипп, дизентерия и др. Обособленные ареалы представляют собой отдельные ограниченные территории, в пределах которых могут возникать болезни, обусловленные природными факторами: природноочаговые заболевания (клещевой энцефалит, чума и др.), эндемические болезни (эндемический зоб, урвовская болезнь, флюороз и др.).

1.2 Геофизические факторы.

Под *геофизическими факторами* окружающей среды понимают совокупность многих физических явлений, происходящих в околоземном пространстве и внутри Земли. Источником энергии на Земле является Солнце. Это звезда диаметром 1392 тыс. км, что в 109 раз больше диаметра Земли. Солнечное излучение, прежде чем попасть на поверхность Земли, проходит через атмосферу. Проходя через атмосферу, часть солнечной радиации поглощается составляющими атмосферу. Вследствие поглощения, отражения и рассеяния лучистой энергии в мировом пространстве на поверхности Земли солнечный спектр ограничен, особенно в коротковолновой части. Если на границе земной атмосферы ультрафиолетовая часть солнечного спектра составляет 5%, видимая — 52% и инфракрасная — 43%, то у поверхности Земли состав солнечной радиации иной: ультрафиолетовая часть составляет 1%, видимая — 40%, инфракрасная — 59%. Это зависит от степени чистоты атмосферного воздуха, погодных условий, наличия облаков и т.д. Наибольшее значение в поглощении лучей играют водяные пары, слой озона в стратосфере. Вблизи Земли значительное поглощение радиации происходит за счет загрязнения атмосферы пылью, дымом, туманами. Особенно поглощается ультрафиолетовая часть спектра. В крупных промышленных городах с большой задымленностью и загазованностью потери ультрафиолетовой радиации (УФР) достигают 40%, резко снижая общую освещенность. На высоких горных вершинах длина пути солнечных лучей уменьшается. Здесь солнечная радиация богата ультрафиолетовыми (УФ) и инфракрасными (ИФ) лучами. С увеличением высоты на каждые 100 м интенсивность ультрафиолетовой радиации повышается на 3 — 4 %. В связи с этим нужно опасаться ожогов и защищать глаза очками с желто-зелеными стеклами. Величина солнечной радиации, достигающей земной поверхности, зависит также от географической широты местности, сезона года, времени суток и др. Ультрафиолетовая радиация значительно снижается в густой тени, ослабляется при значительной влажности и низкой облачности, поглощается плотной одеждой и уменьшается в присутствии аэрозолей. В чистой воде интенсивность УФР снижается с каждым метром глубины на 14%. По степени интенсивности ультрафиолетового излучения на земном шаре выделяют несколько зон.

Зона дефицита ультрафиолета, которая расположена в северном и южном полушариях, занимая площадь от полюсов до 57,5° северной и южной широты. В этой зоне самая низкая интенсивность ультрафиолетовой радиации. В северном полушарии в пределах этой зоны в октябре — марте отмечают «биологические сумерки», понимая под этим заторможенность протекания многих биологических процессов в живых организмах. В южном полушарии это явление наблюдается в декабре — январе.

Зона ультрафиолетового комфорта также расположена в северном и южном полушариях, занимая площадь от 57,5° до 42,5° северной и южной широты. В северном полушарии в пределах этой зоны уменьшение ультрафиолетовой радиации наблюдается в середине зимы.

В южном полушарии уменьшение ультрафиолетовой радиации почти не происходит, поэтому биологическая активность живых организмов сохраняется в течение всего года.

Зона избыточной ультрафиолетовой радиации расположена от 42,5° северной и южной широты до экватора.

Кроме поглощения, отражения и собственного излучения, электромагнитные элементы солнечной энергии вступают во взаимодействие с компонентами земной атмосферы в виде физических и химических реакций. Влияние солнечной радиации на биосферу, в том числе и на человека, изучал Александр Леонидович Чижевский (1897 — 1964 гг.). Его исследования влияния космических факторов на процессы в биосфере и обоснование положения о зависимости между циклами Солнца и многими явлениями в живой природе заложили основы отечественной космической биологии. Наиболее детально им была исследована связь между солнечной активностью и распространением инфекционных болезней, проявлениями нервно-психических заболеваний и смертностью населения главным образом от острых сердечно-сосудистых заболеваний, частотой неинфекционных заболеваний, травматизма, миграцией животных, размножением патогенных и непатогенных микробов. Им установлено, что до восхода Солнца у человека повышается реакция флюккуляции — осаждение белково-альбуминов в сыворотке крови, что связано с воздействием на кровь потока элементарных частиц. Обнаружена зависимость между солнечными вспышками и относительным увеличением лейкоцитов, что особенно выражено в приполярных областях, увеличением частоты сердечно-сосудистых и сосудисто-мозговых нарушений. Замечено, что повышение солнечной радиации увеличивает процент аварий на транспорте, число первичных проявлений психических заболеваний, ухудшает общее состояние у болеющих людей и т. д.

Наиболее активной в биологическом отношении является ультрафиолетовая часть солнечного спектра. Ультрафиолетовые лучи, попадая на кожу, которая является обширным рецепторным полем, вызывают местные изменения тканевых и клеточных белков, а, воздействуя на рецепторы кожи, рефлекторным путем влияют на весь организм. Под действием ультрафиолетовых лучей, оказывающих фотохимический эффект, образуются биологически активные вещества (гистамин, серотонин и др.). Они стимулируют многие физиологические функции, что проявляется в общеоздоровительном, тонизирующем и профилактическом действии солнечного излучения на организм. Общестимулирующее действие ультрафиолетовых лучей связано с их воздействием на белковый обмен в организме. В результате этого воздействия стимулируется противомикробная защита организма, увеличивается содержание гемоглобина, улучшаются бактерицидные свойства крови и т. д.

Малые дозы ультрафиолетовых лучей улучшают умственную работоспособность, физическую активность, способствуют заживлению ран, усиливая эпителизацию раневой поверхности, а также активизируют ферментативные процессы, повышают основной обмен веществ, устойчивость к инфекциям и т. д. Ультрафиолетовые лучи способствуют образованию витамина D, который участвует в фосфорно-кальциевом обмене, обеспечивая проницаемость слизистой оболочки кишечника для ионов кальция, их всасывание и усвоение. Кальций определяет проницаемость клеточных мембран, принимает участие в свертываемости крови, является необходимым материалом для роста костей. Фосфор входит в состав нуклеиновых кислот, фосфопротеидов, многих клеточных компонентов. Уменьшение витамина D сопровождается нарушениями свертывания крови, слабостью мышечной системы, ломкостью костей, нарушениями процесса окостенения, близорукостью. Велико бактерицидное действие ультрафиолетовых лучей. Происходит раздражение бактерий, утрата способности к многократному воспроизведению вследствие нарушения обмена нуклеиновых кислот, затем происходит коагуляция белков и наступает гибель. Молодые бактерии более чувствительны к ультрафиолетовым лучам. Под их действием погибают стафилококки, стрептококки, вирусы гриппа, холерный вибрион, палочка туберкулеза, грибы и их споры, кишечная палочка. Лучи разрушают токсины, т. е. продукты жизнедеятельности столбняка, дизентерии, брюшного тифа, золотистого стафилококка. Бактерицидный эффект ультрафиолетовых лучей имеет большое общебиологическое значение. Естественное ультрафиолетовое излучение способ-

ствуется санации воздуха, воды и почвы. Этот эффект широко используется в практических целях: с помощью специальных бактерицидных ламп, дающих пучок лучей бактерицидного спектра, saniруется воздух больничных помещений, школьных и дошкольных учреждений, обеззараживаются продукты питания (например, молоко), питьевая вода.

Действие ультрафиолетовых лучей зависит от длины волн. Так, при длине волн от 400 до 320 нм проявляется эритемно — загарное действие. Покраснение возникает и при воздействии инфракрасного излучения (ИКИ). Отличие эритемы, полученной от ультрафиолетовых лучей, от эритемы, полученной от инфракрасного излучения, заключается в строгой очерченности контуров. Как правило, эта эритема через некоторое время переходит в загар. Эритема же, развивающаяся от воздействия инфракрасного излучения, в загар не переходит. Волны с диапазоном от 320 до 275 нм обладают противорахитическим и слабобактерицидным действием. В условиях сильного загрязнения атмосферного воздуха ультрафиолетовое излучение легко рассеивается и поглощается загрязнителями. Поэтому нередко жители промышленных городов могут испытывать ультрафиолетовое голодание. Недостаточность естественного ультрафиолетового излучения наблюдается при работе в темных помещениях, в угольной и горнорудной промышленности, на Крайнем Севере и др. Ультрафиолетовые лучи, длина волны которых от 275 до 180 нм, вызывают повреждения тканей. Чрезмерное солнечное облучение может привести к отрицательным явлениям — к поражениям кожи (их называют фототоксикозы); к поражению органов зрения (возникает так называемая фотооптальмия — воспаление слизистой глаз, слезотечение, светобоязнь). Подобное нарушение органов зрения может возникнуть за счет отражения лучей Солнца от поверхности снега (снеговая слепота).

Инфракрасное излучение — другая часть солнечного спектра. Она представлена коротковолновым диапазоном (760 — 1400 нм) и длинноволновым (1500 — 2500 нм). Чем короче длина волн, тем глубже проникновение их в ткани. Длинноволновый спектр инфракрасных лучей в основном действует на терморепцепторы кожи. При непродолжительном воздействии на ткани инфракрасные лучи вызывают расширение сосудов, ускоряют рост клеток, усиливают их питание. При длительном воздействии этих лучей могут возникнуть ожоги, рак кожи; при воздействии лучей с длиной волны от 1300 — 1700 нм возможно поражение органов зрения, может развиться так называемая тепловая катаракта.

Кроме ультрафиолетового и инфракрасного излучений, солнечный спектр включает мощный поток видимого света (400—760 нм). Он оказывает специфическое действие не только на органы зрения, но и на функциональное состояние центральной нервной системы, на реактивность организма. Наиболее оптимальные условия для работы органов зрения создают длинные волны в диапазоне зеленого и желтого участков спектра, угнетающее действие оказывает сине-фиолетовый участок спектра. Естественное освещение очень важно для создания соответствующих гигиенических условий, как в быту, так и в производственной деятельности человека.

1.3 Влияние лунного свечения на жизнедеятельность организмов. Луна — естественный спутник Земли, светящийся благодаря отражению солнечных лучей. В связи с изменением расположения Луны по отношению к Земле и Солнцу меняются очертания видимой (освещенной) части Луны, определяющие ее фазы. Они повторяются с периодом примерно в 29,5 средних солнечных суток. Смены фаз Луны оказывают влияние на процессы питания и размножения некоторых животных, обитающих в прибрежных районах океана, действуют на некоторых теплокровных животных, ведущих ночной образ жизни, оказывают психическое воздействие на людей — могут учащать эпилептические приступы, усиливают нервно-психические реакции. Отмечена зависимость между фазами Луны и образованием женских яйцеклеток, что соответствует лунным месяцам, установлена зависимость между лунными фазами и количеством новорожденных.

К геофизическим факторам, влияющим на организм человека, относится земной магнетизм — магнитное поле Земли. Его существование обусловлено действием постоянных источни-

ков внутри Земли и переменных источников в магнитосфере и ионосфере. 99% общего геомагнитного поля создают внутренние источники. Они образуют постоянное магнитное поле. На него накладывается переменное магнитное поле, создаваемое переменными источниками — корпускулярными потоками солнечного ветра. В переменном магнитном поле происходят магнитные возмущения, которые различаются по степени интенсивности: от небольших кратковременных до значительных колебаний магнитных элементов.

Особенно сильные возмущения магнитного поля называют магнитными бурями. Магнитные бури вызываются вспышками на Солнце и сопровождающим их проникновением на Землю и в ее атмосферу корпускулярных потоков. Впервые влияние магнитных бурь на организм человека, и особенно на больных сердечно-сосудистыми и другими заболеваниями, было выявлено французскими медиками в 1915 — 1919 гг. Реакция организма человека на магнитные бури зависит от его реактивности, от возраста, пола. Исследования показали, что во время магнитных бурь у лиц пожилого возраста учащается пульс и повышается артериальное давление, обнаружено увеличение в течение суток приступов глаукомы. Влияние магнитных бурь особенно ощутимо больными с нарушениями нервной и сердечно-сосудистой систем. Было отмечено также, что мужчины более подвержены воздействию магнитных бурь, чем женщины. В магнитоактивные дни обширные инфаркты миокарда происходят на 4,5% чаще, чем в магнитоспокойные дни. Эффект влияния магнитных бурь на здоровье людей более выражен в высоких широтах, так как здесь в этот период усиливаются (от десятка до сотен герц) низкочастотные излучения. Известно, что переменное магнитное поле может действовать либо на электрические токи и электрические заряды, либо же на магниты. В биологических системах, в том числе и в организме человека, существует упорядоченное движение электрических зарядов (электронов и ионов), определяющее все основные процессы жизнедеятельности клеток. Кроме электрических токов и электрических зарядов, в живом организме имеются маленькие «магнитики». Это молекулы различных веществ. Прежде всего, молекулы воды, структура которой обладает высокой чувствительностью к магнитному и электрическому полям. Известно, что два магнита взаимодействуют между собой. Именно поэтому переменное магнитное поле заставляет реагировать маленькие «магнитики» в организме, ориентируя их определенным образом. Отклоняясь от нужного направления, они перестают нормально выполнять свои функции, отчего начинает страдать организм в целом. Кровь обладает электромагнитными свойствами, а вся кровеносная система является проводником электрического тока. Из курса физики вам известно, что если проводник двигать в магнитном поле, то в этом проводнике возникает электрический ток. Это значит, что под действием переменного магнитного поля в организме человека возникают дополнительные к существующим в нем биотокам электрические токи, что и нарушает нормальную деятельность организма.

Все ткани живого организма реагируют на переменное поле и статическое электромагнитное поле окружающей среды. Наибольшей чувствительностью обладает нервная система. Поверхность тела в области затылка и позвоночника, т.е. головной и спинной мозг, заряжена положительно, конечности и вся остальная часть тела заряжены отрицательно. Вся система зарядов рассматривается как медленная электромагнитная регуляция организма. Магнитное поле является слабым направляющим раздражителем. Электромагнитные свойства крови имеют существенное значение в движении крови. Если бы кровь не обладала этими свойствами, то нагрузка на сердце значительно бы возросла, и оно должно было бы иметь большие размеры. А. Л. Чижевский считал, что физика может помочь оградить человека от такого рода вредных влияний природной среды. По его мнению, спасителем является металл. Он предлагал помещать больных на период магнитных бурь в экранированные металлические палаты. Однако в реальных условиях больные и здоровые люди в периоды магнитных бурь остаются незащищенными. В этих случаях большое значение имеют заблаговременные прогнозы погоды. Это своего рода охрана здоровья, которая дает положительные результаты, так как многие больные принимают необходимые профилактические меры.

Лекция 8

Метеорологические и геохимические факторы

1.1 Метеорологические факторы

1.2 Геохимические факторы.

1.3 Биогеохимические провинции и связанные с ними эндемические заболевания.

1.1 Метеорологические факторы.

Метеорологические факторы — температура, влажность воздуха, атмосферное давление, скорость и сила ветра — постоянно и по-разному влияют на жизнь и деятельность человека.

Относительное постоянство температуры внутренней среды организма осуществляется за счет системы терморегуляции. Эта система включает центральный отдел (центр терморегуляции в гипоталамусе) и периферическое звено — терморепторы кожи. При раздражении терморепторов сигналы направляются в центр терморегуляции, откуда в обратном направлении поступают сигналы к различным органам и системам, принимающим участие в поддержании температурной константы через механизмы физической и химической терморегуляции.

Химическая терморегуляция — это регуляция теплопроизводства в организме; она связана с регуляцией интенсивности обмена веществ.

Физическая терморегуляция — это отдача тепла в окружающую среду механизмами, посредством которых осуществляется потеря тепла; это теплопроводение, теплоизлучение, отдача тепла при испарении жидкости с поверхности кожи. В нормальных условиях теплоотдача уравнивает теплопроизводство. Обмен веществ в организме идет с выделением тепла, которое используется клетками и тканями, избыток же тепла поступает во внешнюю среду. В отдаче тепла или же в его задержке основную роль играет просвет сосудов кожи: расширились сосуды — отдача тепла увеличивается; сузились — тепло задерживается в организме.

Воздействие высокой температуры на организм может вызвать его перегревание. Перегревание — временное повышение температуры тела в результате нарушения механизмов терморегуляции и несоответствия процессов теплоотдачи и теплообразования. При перегревании организма обмен веществ повышается, усиливается расход белка, увеличивается остаточный азот и мочевины в крови. Повышается частота пульса (с повышением температуры тела на 1°C — на 10 ударов в минуту), увеличивается в 2 — 2,5 раза работа сердца, дыхание учащается. Затруднение отдачи тепла способствует его накоплению в организме и может привести к тепловому удару. Он проявляется в сухости и перегреве кожи, снижении потоотделения, общей мышечной слабости, слабости сердечной мышцы, потере сознания, клинических и тонических судорогах. При этом сгущается кровь, постепенно снижается газообмен. Смерть наступает от паралича дыхательного центра.

По клиническим проявлениям тепловой удар напоминает солнечный удар: так же повышается температура тела, происходит возбуждение нервной системы, нарушение кровообращения и дыхания. Но механизм их разный. Солнечный удар вызван действием тепловых лучей на непокрытую голову, что приводит к нарушению мозгового кровообращения и нарушению функции головного мозга. При местном воздействии высокой температуры возникают ожоги. Различают четыре степени ожогов: первая степень — покраснение кожи (эритема), слабая воспалительная реакция без нарушения целостности кожных покровов; вторая степень — образование пузырей с отслоением эпидермиса; третья степень — частичный некроз (омертвление) кожи и образование язв; четвертая степень — омертвление тканей. Выраженные общие изменения в организме на фоне ожога определяют ожоговую болезнь.

Противоположные реакции вызывает холод. В условиях низких температур уменьшается теплоотдача организма. Сначала сужаются периферические кровеносные сосуды. Это приво-

дит к уменьшению притока крови к открытым участкам кожи. Температура ее понижается. В этом случае разность между температурой кожных покровов и внешней среды уменьшается. Это стадия компенсации. В условиях холода теплоотдача ограничивается не только за счет сужения сосудов, но и за счет уменьшения потоотделения. Одновременно повышается химическая терморегуляция — образование тепла за счет обменных процессов: усиливаются окислительные процессы, разобщаются процессы окисления и фосфорилирования, что способствует экстренному согреванию, сохранению нормальной температуры тела. При длительном воздействии низкой температуры приспособительные реакции снижаются: вследствие паралича сосудосуживающих нервов сосуды расширяются, организм усиленно теряет тепло, снижается обмен веществ, падает температура тела, наступает стадия декомпенсации, или собственно гипотермия. Если температура тела падает ниже 26 — 27 С, наступает стадия угасания жизненных функций. Местное воздействие низких температур вызывает обморожение. Для лиц с заболеваниями сердечно-сосудистой системы переохлаждение наиболее опасно. Больной испытывает дополнительную нагрузку на сердце. Повышается артериальное давление, могут возникнуть сосудистые гипертонические кризы, мозговой инсульт и др.

Ветер влияет на реактивность организма, так как воздействует на систему терморегуляции, а также оказывает на него механическое воздействие. Он усиливает или снижает механизмы физической терморегуляции, т.е. способствует либо отдаче тепла, либо его задержке в организме. Отрицательное воздействие ветра усиливается при резких колебаниях температуры, влажности воздуха, атмосферного давления. При сильном холодном, ветре и резких колебаниях атмосферного давления повышается артериальное давление, что способствует возникновению гипертонических кризов и нарушению мозгового кровообращения. Колебания артериального давления у больных отмечаются также при внезапном изменении направления ветра. На уровне моря человеческое тело испытывает давление 1,033 кг/см², т. е. на человека среднего роста давит около 1 т воздуха. Но он этого не ощущает, так как внутреннее давление организма противодействует давлению воздуха. При резком повышении атмосферного давления возникает различие между давлением внутри тела и давлением окружающего воздуха. В этих случаях человек, особенно больной, может ощущать головную боль, боль в области сердца и других органах, повышается артериальное давление, возникают сосудистые кризы и внутренние кровоизлияния. Резкие колебания атмосферного давления вызывают обострение радикулита и заболеваний седалищного нерва, появляется шум в ушах. Возможны приступы мигрени разной степени. С пониженным атмосферным давлением связано высокое стояние диафрагмы, что приводит к затруднению дыхания и нарушению функции сердечно-сосудистой системы. Особенно реагируют на колебания атмосферного давления больные неврозом, гипертонической болезнью, ишемической болезнью сердца, сосудистыми заболеваниями мозга, легочные больные и др. В реальных условиях на организм человека действует не отдельно взятый погодный фактор, а весь комплекс факторов. Признаки описанных выше недомоганий появляются за несколько часов до прохождения атмосферного фронта. Так, при подходе теплого фронта температура воздуха повышается, а давление быстро падает. С этим фронтом обычно связана пасмурная погода с низкой облачностью. Могут выпасть осадки. При прохождении холодного фронта преобладают кучевые облака. Возникают ливни, грозы. После того как фронт пройдет, давление растет, а температура воздуха резко падает. С холодным фронтом связана погода с неустойчивой облачностью с прояснениями. Почти у всех людей в это время происходят различные биологические изменения. Например, меняются свойства крови. Свертываемость ее повышается перед самым прохождением фронта. Рассасывание кровяных сгустков в сосудах значительно ускоряется при прохождении холодного фронта. Изменяется также содержание в крови сахара, кальция, фосфора, натрия и других веществ. Острые приступы глаукомы, болей в суставах возникают при прохождении холодных фронтов и повышении атмосферного давления.

Влажность воздуха влияет на организм человека в сочетании с другими метеофакторами. Она усиливает их воздействие. Так, человек реагирует на высокую температуру тем больше, чем выше влажность воздуха. При одной и той же температуре влажный воздух теплее сухо-

го. Для организма человека оптимальными считаются условия, при которых относительная влажность воздуха составляет около 60%, а температура — 24⁰С. Различные комбинации температуры и влажности могут вызвать не только различные тепловые ощущения, но и самые разнообразные физиологические реакции: изменения частоты пульса, изменения температуры тела, веса и др. Воздействие на человека повышенной влажности может сопровождаться снижением настроения, болями в конечностях, сердцебиением. Подобные состояния ощущают преимущественно лица с пониженным артериальным давлением. Другие больные, в том числе и гипертонической болезнью, в начале дождя чувствуют себя лучше, жалобы прекращаются или ослабевают. Больные с поражением верхних дыхательных путей ощущают царапанье, сухость, жжение в носоглотке и другие субъективные проявления, иногда тягостные и часто связанные с быстрым уменьшением влажности воздуха. Поэтому больным с заболеваниями верхних дыхательных путей не следует проводить отдых в условиях резких колебаний влажности, особенно сухого климата.

Все виды реакций организма на действие метеорологических факторов называются *метеотропными реакциями*. Они проявляются в изменении клинических, функциональных и лабораторных показателей, как в сторону ухудшения, так и в сторону улучшения. В предупреждении, смягчении отрицательных последствий метеотропных реакций важную роль играет их профилактика.

1.2 Геохимические факторы. В основе функционирования организма лежат различные химические реакции. В частности, обмен веществ происходит в результате таких химических реакций, как растворение, гидролиз, окисление, восстановление. Благодаря им происходит расщепление и синтез молекул, входящих в состав клеток, образование, разрушение и обновление клеточных структур и межклеточного вещества. У человека половина всех тканевых белков расщепляется и строится заново в среднем в течение 80 суток, белки печени и сыворотки крови обновляются каждые 10 суток, отдельные ферменты печени — каждые 2 — 4 часа. Помимо белкового обмена выделяют углеводный, жировой, водносолевой, энергетический, в основе которых лежат химические реакции.

Из 110 химических элементов Периодической системы Менделеева человеческий организм использует далеко не все. Характер физико-химических процессов в тканях определяют макроэлементы: Cl, Na, P, K, Ca, Fe и микроэлементы Mg, Cu, Si, S, J, F, Mn, Cr. Минеральные соли входят в цитоплазму и клеточную жидкость. Если посмотреть химический состав сердечной мышцы — миокарда, то он включает 80% воды, 20% белков, до 3% гликогена. Из минеральных соединений: K — 0,32%, P — 0,25%, Na — 0,8%, Ca — 0,007%, Mg — 0,02%, C — 0,7%. Ряд химических элементов жизненно необходим для организма. Особая роль принадлежит «металлам жизни»: калию, натрию, магнию, кальцию, марганцу, железу, кобальту, меди, цинку, молибдену. Их физиологическая роль хорошо изучена. Ряд из них участвует в транспортировке питательных веществ в организме (калий, натрий), в механизме свертывания крови (кальций), дифференциации клеток, в том числе кроветворной системы (цинк, железо и пр.). Эти элементы входят в состав ферментов, гормонов, витаминов, повышая или понижая при этом их активность.

Согласно биохимической теории академика В. И. Вернадского, существует биогенная миграция атомов по цепочке почва → вода → пища → человек, в результате которой практически все элементы, окружающие человека, в большей или меньшей степени попадают внутрь организма. Поступление летучих и водорастворимых соединений происходит значительно легче. Нелетучие и нерастворимые в воде соединения предварительно проходят стадию мобилизации с участием различных металлоторолерантных бактерий. Например, установлено, что причиной болезни Минамата в Японии является отравление органическими соединениями ртути, действующими на центральную нервную систему, причем переход металлической ртути в водорастворимые метилртутные производные происходит под действием микроорганизмов водной среды. Проникнув в живой организм, химические вещества внедряются в его химические или биохимические циклы. При этом они образуют от 5 до 10 млн. разнообразных комплексных соединений с кислородом, азотом, серосодержащими фрагментами амино-

кислот, белков, нуклеиновых кислот и т.д. Распределение их в организме носит избирательный характер. Так, покровные ткани концентрируют кремний, мышьяк, титан, цинк и др.; ткани мозга — свинец, ртуть, медь, марганец, алюминий, литий и др.

Для нормального функционирования организма важное значение имеет не только количественное содержание того или иного элемента, но и присутствие необходимого количества других элементов. Так, для процесса кроветворения важно не только содержание железа, но и достаточное количество меди и кобальта. При заболевании обмен микроэлементов и их содержание в организме изменяются. Это используется при диагностике: уменьшение содержания цинка указывает на заболевание печени, селезенки, по концентрации марганца, хрома, кобальта можно судить о заболеваниях сердечнососудистой системы и т.д. Миграция химических элементов из почвы и воды в организм животных и растений, а затем в организм человека имеет свои особенности для каждого биогеохимического района и зависит от многих географических условий. Среди них особое внимание отводится почвам. Недостаток или избыток химических элементов в почвах влияет на все звенья пищевых цепей, приводит к недостатку или избытку их в растительных и животных организмах. Разные типы почв содержат различные концентрации химических элементов, которые поглощаются растениями. Поэтому употребление населением сельскохозяйственной продукции, выращенной на той или иной почве, может сказаться на состоянии здоровья.

1.3 Биогеохимические провинции и связанные с ними эндемические заболевания. В.И.Вернадский, а позднее А.П.Виноградов разработали теорию биогеохимических провинций. *Биогеохимическая провинция* — это территория, характеризующаяся повышенным или пониженным содержанием одного или нескольких химических элементов в почве или в воде, а также в организмах обитающих на этой территории животных и растений. На таких территориях могут наблюдаться определенные болезни, непосредственно связанные с недостатком или избытком этих элементов. Они получили название *эндемий*, или эндемических заболеваний. Существуют территории, избыточно насыщенные токсическими элементами (ртуть, кадмий, таллий, уран), и дефицитные регионы по содержанию йода, фтора, селена и других химических элементов.

Территория земного шара по геохимическим особенностям весьма различна. Таежно-лесная нечерноземная зона характеризуется недостатком кальция, фосфора, калия, кобальта, меди, йода, бора, цинка, достаточным количеством магния и относительным избытком стронция, особенно по речным поймам. В лесостепной и степной черноземной зоне наблюдается достаточное количество кальция, кобальта, меди, марганца. Сухостепная, полупустынная и пустынная зоны отличаются повышенным содержанием сульфатов, бора, цинка. В некоторых пустынях наблюдается избыток нитратов и нитритов. В горных зонах биогеохимический характер территорий, лежащих на разных высотах, различается. Отмечается недостаток йода, иногда кобальта, меди, а в некоторых случаях — избыток молибдена, кобальта, меди, свинца, цинка.

В процессе эволюционного развития организм выработал способность к избирательному поглощению определенных химических элементов и их избирательной концентрации в определенных тканях. Такие способности реализуются в процессе обмена веществ с окружающей средой. Обмен осуществляется через биогеохимические пищевые цепи. В эти цепи включаются микроэлементы горных пород, почвы, воздуха и воды, поглощаемые растениями, входящие в состав организмов животных, которые с пищей и питьевой водой поступают в организм человека. Существенное значение для жизни организма имеют пороговые концентрации химических элементов, т. е. те концентрации, за пределами которых происходит срыв регулирующих функций организма, и в результате этого возникают эндемические болезни. Различают начальные пороговые концентрации, от которых начинается недостаток элементов для организма, и верхние — от которых начинается избыток. Следовательно, и недостаток, и избыток может вызвать заболевание организма.

В настоящее время, кроме естественных биогеохимических районов и провинций, выделяют искусственные. Образование их обусловлено поступлением в окружающую среду неочищенных или плохо очищенных сточных вод, твердых отходов, содержащих химические вещества различных классов опасности, пестицидов, минеральных удобрений и т. д. В искусственных биогеохимических провинциях отмечается повышение уровня заболеваемости населения, связанное как с отдаленными последствиями их воздействий, так и с непосредственным их воздействием на организм. Отдаленные последствия проявляются в виде врожденных уродств, аномалий развития, нарушений физического и психического развития детей. Непосредственное воздействие встречается в виде случаев острых и хронических отравлений при проведении сельскохозяйственных работ. Загрязнение почвы фтором за счет промышленных выбросов приводит к накоплению его в растениях, а затем к развитию флюороза у людей, потребляющих культурные растения, выращенные на этой почве. Повышенное содержание фтора неблагоприятно влияет на функцию кроветворения, фосфорно-кальциевый обмен, нарушает функции печени, почек и т. д. Недостаток фтора в воде приводит к нарушению процессов ее самоочищения. Ртуть, поступая в почву, изменяет ее биологические свойства — снижает аммонифицирующую и нитрифицирующую активность. Увеличение ртути в почве населенных мест учащает заболевания нервной и эндокринной систем, мочеполовых органов. Накопление в почве свинца и попадание его с продуктами питания в организм приводит к патологическим изменениям иммунной, кроветворной, репродуктивной систем, органов внутренней секреции, аллергическим заболеваниям. Из микроэлементов, повышенное содержание которых в почве вызывает неблагоприятное воздействие на человека, следует отметить бор, ванадий, таллий, вольфрам и др.

Среди заболеваний, связанных с естественной биогеохимической обстановкой, можно назвать эндемический зоб, обусловленный недостатком йода; анемии, связанные, как и некоторые другие болезни, с дефицитом железа; эндемическую подагру, связанную с избытком молибдена; урскую болезнь, вызываемую совокупным дефицитом кальция, калия, натрия при избытке стронция и бария; уролитиаз (мочекаменная болезнь), развитие которого связывают с жесткостью воды, а именно с повышенным содержанием в ней кальция; врожденный вывих бедра, связанный с недостаточностью многих макро- и микроэлементов.

Эндемический зоб (рисунок 5) внешне проявляется в увеличении размеров щитовидной железы, что связано с разрастанием ее ткани. Развитие этой болезни связывают с недостатком в воде и пище йода, что обуславливает снижение синтеза гормонов щитовидной железы и приводит к стимуляции тиреотропного гормона в гипофизе. Это и вызывает разрастание ткани щитовидной железы; изменяется обмен веществ, замедляется рост, нарушается психика. Эндемический зоб — болезнь распространенная. На земном шаре ею болеют более 200 млн. человек. Особенно тяжело она протекает в горных странах, но наблюдается и на равнинах. Она регистрируется во всех климатических поясах, на материках и островах, на побережьях морей и океанов. Практически болезнь не встречается в пустынях, полупустынях, сухих степях, на большей части лесостепей. На территории Российской Федерации эндемический зоб более часто наблюдается в лесных районах Сибири, Урала; в последние годы зарегистрировано его распространение в европейской части средней полосы России. Наиболее значительные очаги эндемического зоба расположены в Азии — по отрогам Гималаев в Индии и в Западном Китае; в Европе — в Швейцарии и в прилегающих к ней частях стран Центральной и Западной Европы, в Карпатах; в Северной Америке — в некоторых районах США; в Африке — в Эфиопии.



Рисунок 5 - Эндемический зоб

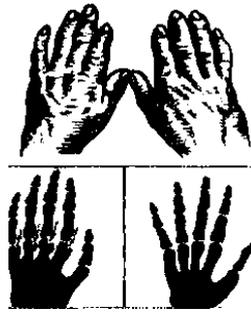


Рисунок 6 - Уровская болезнь

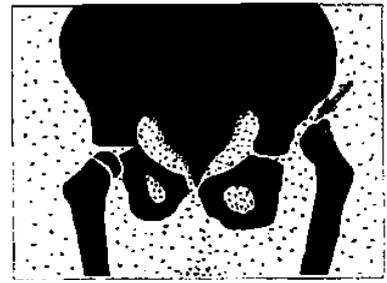


Рисунок 7 - Врожденный вывих бедра

Уровская болезнь (рисунок 6) определена по названию реки Уров, где она была впервые выявлена, иначе именуется болезнью Кашина — Бека, по именам подробно описавших ее врачей. Это заболевание впервые обнаружено в 50-е годы XIX столетия. Болезнь проявляется в ограничении подвижности суставов, изъязвлении хрящей, ограничении роста и деформации костей. С возрастом костно-суставные изменения нарастают и приводят к резко выраженной деформации скелета, в первую очередь конечностей. Заболевание ведет к обезображиванию, к потере трудоспособности. Болезнь встречается в Приангарье, Прибайкалье, в Иркутской области. Отдельные случаи этого заболевания были отмечены в Японии, Китае, Монголии, Швеции. Болезнь распространена отдельными очагами, охватывая общую площадь 180 000 км². В Забайкалье ареал заболевания ограничен на севере рекой Шилкой, на юго-востоке — Аргунью, на западе — устьем реки Онона. Это горно-таежный болотистый район с резко континентальным климатом и развитием вечной мерзлоты. Признаки уровской болезни были обнаружены на костях людей, найденных при раскопках поселений различного возраста: эпохи позднего неолита, эпохи бронзы и в погребениях VIII — X вв. Ее причины — геохимические: недостаток в почвах и водах кальция (может быть, также калия и натрия) и избыток содержания стронция и бария.

В Армении обнаружены биогеохимические провинции с высоким содержанием молибдена и недостатком меди в природных объектах окружающей среды. У населения этих провинций выявляется специфическая патология, связанная с нарушением пуринового обмена, названная молибденовой подагрой.

Врожденный вывих бедра (рисунок 7) отмечается в Италии (долина реки По), во Франции, Болгарии (близ города Плевен), на территории Ямало-Ненецкого, частично Ханты-Мансийского автономных округов, в долине реки Таз и в верховьях рек Пура, Турухан и Вах. В этих районах наблюдается выраженная недостаточность многих макро- и микроэлементов. Анемии большей частью связаны с дефицитом во внешней среде элементов, участвующих в образовании красных кровяных телец. Свыше 10 микроэлементов принимают участие в этом процессе. Но особенно важны железо, кобальт, медь, марганец, никель и цинк. Каждый из этих элементов дополняет другие, действуя на разных этапах кроветворения. Так, марганец влияет на созревание эритроцитов; медь участвует в синтезе гемоглобина; кобальт и никель способствуют утилизации резервного железа и образованию ретикулоцитов (молодых эритроцитов). Очаги анемии распространены в Индии, на Шри-Ланке, Филиппинах, в Малайзии, Финляндии, Ирландии, в южных штатах США, в Таджикистане.

Злокачественные заболевания. Различия в условиях, способствующих развитию злокачественных опухолей разных локализаций, многообразие возможных причин развития этого патологического процесса требуют применения многоаспектного анализа. Однако имеются факты, свидетельствующие о геохимических причинах. Известно, что в среде обитания человека циркулирует свыше 10 тыс. химических соединений и в течение суток они могут попадать в организм человека разными путями в количестве до 3 г. Факторы, способные вызвать превращение нормальной клетки в опухолевую, получили название бластомогенных, или канцерогенных (blastoma — опухоль, cancer — рак). Это могут быть химические, физические и биологические факторы, имеющие одну общую для всех особенность: они воздей-

ствуют на генетический аппарат, нарушая регуляцию клеточного деления и приводя к образованию опухолей.

Из химических канцерогенов наиболее распространены полициклические ароматические углеводороды (ПАУ). Наиболее известные из них — бензопирены. Они широко распространены: находятся в дыме, смоле табака, в пережаренном масле, в выхлопных газах автотранспорта, в копченых продуктах, в продуктах переработки нефти, битуме, асфальте и др. Физические канцерогены — это ионизирующая радиация, ультрафиолетовые лучи, возможно, инфракрасные лучи. В последнее время обнаружены канцерогены биологического происхождения. Это особые грибы, способные синтезировать афлатоксин — вещество, обладающее резко выраженными канцерогенными свойствами. Гриб паразитирует на земляных орехах, кукурузе, рисе, яйцах, в порошковом молоке.

Лекция 9

Адаптация и влияние социально-экономических факторов на организм человека

1.1 Адаптация.

1.2 Акклиматизация.

1.3 Экологическая оценка населения и населенных пунктов.

1.4 Человек и окружающая среда.

1.1 Адаптация.

Адаптация — способность живого организма приспосабливаться к постоянно изменяющимся условиям окружающей среды, выработанная в процессе эволюционного развития. Без адаптации невозможно было бы поддержание нормальной жизнедеятельности организма в постоянно меняющихся погодных условиях, в различном климате, т.к. она позволяет переносить значительные изменения в окружающей среде, активно перестраивая при этом свои физиологические функции. Адаптационные процессы могут происходить на уровне клетки, органа, системы и организма в целом. Примером общей адаптационной реакции является общий адаптационный синдром, или стресс, — реакция, которая осуществляется в организме гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системой, т. е. это нейроэндокринная реакция организма. За счет механизма адаптации поддерживается постоянство внутренней среды организма.

Проблема адаптации имеет огромное практическое значение в настоящее время, когда человек осваивает новые территории, работает на глубине (под землей и под водой), в условиях высокогорья, Космоса, в условиях денатурированной, т. е. измененной, окружающей его среды. Однако и отсутствие раздражителей из окружающей среды приводит к снижению приспособительных механизмов организма. Так, отсутствие светового раздражителя может привести к ослаблению зрения. Отсутствие речевого воздействия (врожденная глухота) делает человека немым. Человек, постоянно находящийся в оптимальных микроклиматических условиях, обеспеченный теплой одеждой, жильем и другими благами цивилизации, защищенный от воздействия раздражающих факторов окружающей среды, попадая в неблагоприятные условия, тяжелее переносит холод и жару и т. д. В связи с урбанизацией, автоматиза-

цией производственных процессов в настоящее время большинство населения мало двигается, что отрицательно влияет на состояние сердечно-сосудистой системы.

Адаптацию человека к новым природным и производственным условиям можно кратко охарактеризовать как совокупность социально-биологических свойств и особенностей, необходимых для устойчивого существования организма в конкретной экологической среде обитания. Индивидуальная (фенотипическая) адаптация формируется в течение жизни человека. В процессе индивидуальной адаптации человек приобретает необходимые навыки, формируется определенная, соизмеримая с окружающей средой его линия поведения, что обеспечивается направляемыми средой морфофункциональными изменениями в организме. Результаты фенотипической адаптации не передаются по наследству.

Процесс адаптации осуществляется в несколько этапов.

I. Фаза «тревоги», или, как ее еще называют, аварийная фаза. Это стадия «опережающего» возбуждения; она носит как бы поисковый характер; это попытка организма адаптироваться к действующему новому фактору за счет оргонных и системных механизмов. Включаются нервно-эндокринная система, система кровообращения, дыхания, идет процесс обеспечения организма нужной ему энергией, в том числе и для будущих затрат.

II. Фаза, переходная к устойчивой адаптации. Общая возбудимость центральной нервной системы уменьшается. Идет формирование функциональных систем, обеспечивающих управление адаптацией к возникшим новым условиям. Постепенно включаются реакции ряда органов и систем, первоначально вовлеченные в приспособительные реакции. Последние постепенно переключаются на глубокий тканевый уровень, уровень клетки.

III. Фаза устойчивой адаптации. Это уже новый уровень деятельности тканевых клеточных мембранных элементов. Основная особенность этой фазы — мобилизация энергетических ресурсов, повышенный синтез структурных и ферментативных белков и мобилизация иммунной системы. Но любая активность в адаптируемом к той или иной ситуации организме обходится дороже, чем в нормальных условиях, так как протекает при определенном напряжении управляющих систем.

IV. Фаза истощения — абсолютная или относительная недостаточность защитноприспособительных реакций. Наличие ее в адаптационном процессе необязательно. Она возникает тогда, когда организм не в состоянии полностью компенсировать нарушения, возникшие при длительном воздействии новых условий среды.

Различают адаптацию полную и неполную. При полной адаптации организм обеспечивает широкий диапазон деятельности, поведенческих реакций, продолжение рода и т.д. При неполной адаптации функциональная активность организма снижается вплоть до возможности лишь поддерживать саму жизнь. Степень адаптации зависит от видовой и индивидуальной чувствительности организма к данному фактору, а также от особенностей действующего фактора, т. е. его силы, временных характеристик. Одни группы людей в большей степени адаптированы к высокогорью (например, боливийцы), другие — к полярному холоду (северные народы), третьи — к жаре и т. д. Сохранение организмом способности к нормальному функционированию, несмотря на продолжающееся воздействие фактора, к которому сформировалась адаптация, называют критерием адаптации. Эволюционно возникший тип организмов, приспособленный к условиям среды, с выраженными изменениями их внешних и внутренних особенностей называют адаптивным типом. Проживание некоторых этнических групп на отдельных территориях из поколения в поколение формирует определенные приспособительные признаки, свои обычаи и привычки, которые закрепляются генетически. Специалисты считают, что результатом ослабления естественного отбора является высокий процент близорукости и дальтонизма среди культурных народов, у которых эти дефекты давно утратили жизненно необходимое значение. У слаборазвитых народов близорукость затрудняла бы охоту и превращала бы охотника в добычу. Карликовость народов тропических лесов Африки, Индии и островов Тихого океана, как выяснилось недавно, возникла в результате наследственной адаптации к недостатку в пище некоторых макро- и микроэлементов.

С характером питания людей специалисты связывают появление ряда болезней, в частности квашиоркора — болезни, возникающей в результате недостатка белка в диете. Этот особый вид тяжелой дистрофии чаще проявляется у детей после отнятия от груди и перевода их на растительную пищу, состоящую в основном из углеводов. Развитию квашиоркора могут способствовать инфекции (туберкулез, малярия, глистные заболевания), тяжелые бытовые условия, низкий жизненный уровень. При квашиоркоре происходит значительное отставание физического развития, кожа становится сухой, шелушащейся, приобретает красноватый оттенок, на ней появляются трещины. Волосы выпадают. Мышцы атрофичны (уменьшение массы и объема), наблюдается кариес зубов. Аппетит снижен, живот вздут, нередки рвоты, поносы. Дети раздражительны, безучастны к окружающему. Квашиоркор широко распространена в Центральной и Южной Африке, Мексике, на островах Вест-Индии и Чили. У жителей Восточной Азии, Южной Америки отмечается острая недостаточность в витамине В₁ из-за употребления преимущественно мучной пищи, что вызывает нарушения функций нервной системы, например полиневрит, астению (слабость). Жители Вьетнама, Таиланда, Мьянмы испытывают острый недостаток йода в пище, что приводит к заболеванию щитовидной железы (зобу). В Европе, Южной Америке и Азии эта недостаточность локализуется лишь в отдельных районах. Одним из результатов приспособления человека к окружающей среде является изменение размеров тела и соответственно веса. Установлено, что средний вес жителей Северной Финляндии равен 69,3 кг; монголов, проживающих в более южных широтах, — 63,9 кг; испанцев — 59,4 кг; берберов в Алжире — 55,8 кг, а коренного населения тропического Вьетнама — 50,4 кг. Рекордсменами малого веса являются бушмены, живущие в пустыне Калахари. У них средний вес мужчин — 40 кг, женщины весят еще меньше. Специалисты считают, что крупному человеку легче бороться с холодом; отношение поверхности его тела к объему и весу в этом случае более выгодное, чем у того, кто имеет малый вес и рост. Ведь чем крупнее организм, тем медленнее происходит его охлаждение, и наоборот.

Адаптивный тип независим от расовой и этнической принадлежности. В одних и тех же природных условиях разные по происхождению популяции обнаруживают сходные адаптивные реакции, а в разных условиях обитания сходные по происхождению популяции обнаруживают различия в адаптивных реакциях в соответствии с воздействием внешних факторов среды. Некоторые специалисты выделяют шесть адаптивных типов человека: тропический, высокогорный, арктический, континентальный, пустынный, умеренного пояса. Адаптация организма к изменяющимся условиям окружающей среды осуществляется и за счет внутренних резервов. В зависимости от силы воздействующего фактора сердце может увеличивать число сокращений в 2 раза, без опасности для жизни организм переносит повышение артериального давления на 30 — 40%, кровь содержит кислорода в 3,5 раза больше, чем это необходимо для нормального уровня обмена веществ, и т.д.

1.2 Акклиматизация. Привыкание живых организмов к новым климатическим условиям, в которые они попадают в результате переселения, называют акклиматизацией.

На первый взгляд это понятие ничем не отличается от понятия «адаптация». Однако разница есть. Адаптация — понятие более широкое. Под ним понимается процесс приспособления живых организмов к комплексу условий. При этом имеются в виду и естественные, и социально-экономические условия, в то время как понятие «акклиматизация» определяет процесс привыкания организма к новым, непривычным для него климатическим условиям. Климаты Земли подразделяются на несколько типов. Каждый из типов климатов отличается количеством солнечной радиации, влажностью, господствующими воздушными массами и т.д. Длительное проживание людей в определенных климатических условиях приводит к привыканию их организма к этому типу климата. Поэтому резко выраженные отклонения от привычных климатических условий могут в первое время вызвать в организме ряд патологических изменений (тепловой удар, горная болезнь и др.). Основную роль в процессе акклиматизации играет перестройка процессов теплообразования и теплоотдачи.

Акклиматизация осуществляется при помощи морфологических, физиологических, биохимических, биофизиологических и поведенческих реакций, которые сочетаются между собой. В целом же это сложный процесс, который зависит не только от климатических, но и от экономических, гигиенических и психологических факторов. Акклиматизация, являясь частным случаем адаптации, может рассматриваться как законченное состояние и как продолжительный процесс привыкания, который наиболее ярко проявляется при резких сменах климатических условий. В первом случае акклиматизация осуществляется без наследственных изменений. При длительной акклиматизации со сменяющимися поколениями не исключено влияние и на генетическом уровне.

Выделяют несколько фаз акклиматизации:

1) Ориентировочная. Для нее характерны общая заторможенность, снижение газообмена, кровообращения, работоспособности при комфортных условиях среды;

2) Высокая реактивность, или стимуляция физиологических функций. Она выражается в нервно-психологической возбудимости, повышении основного обмена, тонуса симпатической нервной системы, активации эндокринной, сердечно-сосудистой и дыхательной систем;

3) Нормализующая фаза. Для нее характерны выраженный газообмен при высоком коэффициенте использования кислорода вдыхаемого воздуха, увеличение минутного объема сердца, увеличение ударного объема, возрастание неспецифической резистентности, выносливости и работоспособности;

4) Полная акклиматизация наступает после длительного воздействия климатических условий.

Рассмотрим отдельные примеры акклиматизации людей к различным климатическим условиям. Вспомните основные особенности климата Крайнего Севера. Вероятно, первое, что вы назовете, будут низкие температуры и сильные ветры. Действие этих метеофакторов вам хорошо известно. Кроме того, полярные ночи, короткое лето, ранняя зима создают очень суровую обстановку. В этом регионе отмечается высокое напряжение геомагнитного поля Земли, эффекты северного сияния, недостаток биологически активных ультрафиолетовых лучей, почти повсеместно отмечается слабая минерализация воды. Все это в целом определяет большие нагрузки на адаптационные возможности человека. Медицинские исследования людей, прибывших в районы Крайнего Севера, позволили выявить следующее. В начальный период адаптации отмечается нарушение сна, повышенная утомляемость, снижение работоспособности. Повышается основной обмен. Повышение сопротивляемости организма к неблагоприятным факторам достигается рациональным питанием, обогащением пищи витаминами, улучшением режима труда и отдыха, планомерным ультрафиолетовым облучением населения. Коренные жители Крайнего Севера используют элементы закаливания: купают в снегу новорожденных, сбрасывают верхнюю одежду в относительно прохладных помещениях, удлиняют время пребывания на морозном воздухе, принимают холодные и прохладные воздушные ванны, носят более легкие одежды в период некрепких морозов, делают холодные обливания, обливания и купания.

А теперь вспомните особенности сухого и жаркого климата. Высокая солнечная радиация определила высокие температуры воздуха в течение пяти — семи месяцев в году. В зоне пустынь и полупустынь часты пыльные бури и суховеи. В таких условиях разница между температурой кожи и температурой воздуха снижается и, хотя сосуды кожи расширены, отдача тепла затруднена. Отмечается интенсивное потоотделение, что приводит к обезвоживанию организма и потере солей. Угнетается функция желудочно-кишечного тракта, так как человек много пьет.

Одним из признаков акклиматизации к жаре является значительное уменьшение концентрации хлоридов в коже. Отмечается повышение минутного объема сердца, снижение мышечной температуры, увеличение потоотделения. Вам уже известно, что в условиях этого типа климата возможны тепловой и солнечный удары. Поэтому акклиматизация к жаркому климату может сопровождаться теми же симптомами, которые характерны для этих патологических состояний. Процессу акклиматизации способствует рациональное питание с увели-

чением в рационе белкового компонента, особый режим труда (перерыв в жаркое время дня) и отдыха, защита от перегрева помещений, озеленение, искусственные водоемы и т. д. Для зоны с умеренным типом климата характерны частые смены циклонов и антициклонов, что вызывает у приезжих людей реакции на перепады атмосферного давления, температуры, влажности, скорости движения воздуха, на чередование солнечных и пасмурных дней с затяжными дождями. Организм этих людей постепенно привыкает к весеннему теплу, летним жарким дням, к похолоданию осенью, когда дуют порывистые северные ветры, а затем к значительному похолоданию зимой и неожиданным оттепелям. Из приведенных примеров вы видите, что акклиматизация к любому типу природных условий вызывает определенные перестройки организма.

Специалисты считают, что акклиматизация наступает тогда, когда воздействие новых климатических условий не выходит за пределы компенсаторных возможностей человека. При этом установлено, что привыкание к жаркому климату осуществляется труднее, чем к холодному. Труднее акклиматизируются переселенцы, поскольку, кроме климата, они вынуждены привыкать к новым условиям жизни. Часто в этих случаях обнаруживается пониженная устойчивость к местным заболеваниям. Целесообразно осуществлять переселение в переходные периоды года, когда менее выражены различия в погодных условиях.

Акклиматизация в горах происходит под влиянием на организм сочетания метеорологических элементов, повышенной космической радиации и низкого атмосферного давления. Одно из осложнений — гипоксия, т.е. кислородное голодание. На организм действует повышенная радиация ультрафиолетовых лучей, повышенная ионизация воздуха, низкие температуры. В этих условиях обычная терморегуляция изменяется. В физической терморегуляции начинают преобладать не спазмы сосудов, а их расширение, сужение периферических сосудов переносится на более высокую степень охлаждения, не повышается, а несколько снижается кровяное давление, выравнивается частота дыхания, сердцебиения, скорость кровотока. В химической терморегуляции сократительное теплообразование мышц уступает место несократительному теплообразованию без дрожи. Перестраиваются различные виды обмена веществ. В результате утолщается и уплотняется поверхностный слой открытых участков кожи, утолщается жировая прослойка, в наиболее охлаждаемых местах откладывается особо бурый высококалорийный жир. Сужение периферических сосудов остается как бы в резерве для более резкого охлаждения. Низкое парциальное давление O_2 во вдыхаемом воздухе может стать непосредственной причиной горной, или высотной, болезни. Это проявляется в усталости, головокружении, одышке, сердцебиении, ослаблении условно-рефлекторной деятельности.

Адаптация к суточным ритмам. Вы знаете, что смена дня и ночи связана с вращением Земли вокруг оси с периодом в 24 часа. Изменения освещенности, температуры, атмосферного давления, влажности, скорости, силы и направления ветра зависят от суточных изменений радиационного баланса при смене дня и ночи. Время дня и ночи отсчитывается по поясному времени, в основе которого лежит условное деление земной поверхности меридианами на 24 пояса. Нумерация поясов ведется с запада на восток от Гринвичского меридиана. Во всех пунктах, лежащих в пределах одного пояса, в каждый момент условно считается одно и то же время. На практике границы часовых поясов устанавливаются не строго по меридианам, а вблизи их по государственным и административным границам, по границам гор, рек и другим объектам. Биологическая значимость смены дня и ночи настолько велика, что может рассматриваться как неотъемлемая часть самих жизненных процессов. Адаптация к смене дня и ночи имеет генетическую основу. Суточный ритм физиологических функций организма наиболее ярко выражен в периодах бодрствования и сна, в необходимости смены периодов активной деятельности и покоя. Во время сна идет восстановление биоэнергетических ресурсов организма, предохраняющих мозг и другие ткани от истощения. Общим показателем интенсивности жизненных процессов в течение суток является состояние обмена веществ и связанная с ним температура тела. У здоровых людей суточные отклонения температуры не превышают $1^{\circ}C$. Полная акклиматизация к смене суточных ритмов у разных лю-

дей наступает неодинаково. Все зависит от того, как часто приходится менять часовые пояса. Те люди, которые длительное время прожили в одних условиях и вдруг неожиданно оказались в другом часовом поясе, да еще и с большой разницей во времени, будут испытывать болезненные ощущения, вызванные нарушением жизненных процессов. Полная адаптация их к новым биологическим ритмам наступит после длительного пребывания в иных условиях смены дня и ночи.

1.3 Экологическая оценка населения и населенных пунктов. Понятие «социально-экономические факторы» включает экономико-географические и медико-санитарные условия. Медико-санитарные условия включают организацию здравоохранения, обеспеченность медицинскими кадрами, статистическую службу по заболеваемости населения и животных (болезни, опасные для человека). Они отражают определенную социально-экономическую сторону жизни общества, но в отличие от природных факторов и экономико-географических условий не являются непосредственной причиной возникновения болезни человека. При оценке населения большое внимание уделяется его географии, а также условиям труда и быта. При этом исходным положением является тот факт, что население какого-либо государства или его отдельного административного района представляет подвижную, непрерывно изменяющуюся в количественном и качественном отношении величину. Для изучения численности, состава, размещения населения и его плотности используются данные переписей, которые периодически проводятся в большинстве государств, статистические данные, публикуемые в демографических ежегодниках ООН, а также в статистических ежегодниках отдельных государств. Сведения о размещении населения и его плотности берутся из специальных карт, атласов, специальной экономико-географической литературы.

Особенности труда, жизни и быта (материальная обеспеченность, жилищные условия, питание и т. д.) оказывают непосредственное влияние на здоровье человека, иногда обуславливая возникновение и распространение многих его болезней. Такими профессиональными болезнями, возникшими при воздействии на организм неблагоприятных факторов производственной среды: различные пневмокониозы (действие пыли), вибрационная болезнь, шумовая болезнь, высотная болезнь и т. д. У лиц, контактирующих по характеру работы с инфекционными больными, зараженными животными, иногда поражаются органы дыхания, печень, нервная, сердечно-сосудистая, кровеносная системы, костно-суставной аппарат, органы зрения и слуха, кожа и др. Особенности труда и быта могут вызвать различные заболевания человека, обусловленные паразитированием в его организме одноклеточных простейших, червей, и насекомых. Наиболее распространенными являются протозоозы (малярия, трипаносомоз, лейшманиоз), гельминтозы и энтомозы (чесотка, миазы, педикулез). Эти же факторы могут способствовать возникновению авитаминозов — заболеваний, развивающихся вследствие длительного качественно неполноценного питания, в котором отсутствуют соответствующие витамины.

Несколько десятилетий назад появился термин «урбанизация». С экологической точки зрения урбанизация — концентрированное выражение форм, способов и принципов организации человеком окружающей его среды, освоение неосвоенного пространства, формирование его в соответствии со своими потребностями. Город — экосистема, созданная человеком. Главная особенность ее невиданная ранее плотность населения и огромная нагрузка на среду обитания человека. Крупным городам сопутствуют скученность, нехватка жилья, дефицит жизненного пространства, загрязнение, шум, высокая степень заболеваемости и травматизма, преступность, терроризм. Крупный город изменяет почти все компоненты природной среды: атмосферу, растительность, воду, рельеф, климат. Изменение одних природных компонентов неизбежно вызывает изменение других. В городах изменены гравитационное, термическое, электрическое, магнитное поле Земли. Влияние города на недра Земли распространяется на глубину от 0,5 до 4 — 8 тыс. м. Иными становятся условия питания подземных вод, их химический состав. По данным американских и английских исследователей, в большом городе на 15% меньше солнечной радиации; на 10% больше дней с осадками в виде до-

ждей, града, снега; на 10% больше облачных дней; на 30% больше шума летом и на 100% — зимой; в сотни раз увеличено содержание химических веществ по сравнению с природным фоном. Город представляет собой центр культуры, образования. В этом плане он очень много может дать человеку в его культурном развитии, выборе профессии, повышении квалификации, обеспечить современными коммунально-бытовыми условиями. Но жизнь в крупных городах имеет и целый ряд отрицательных сторон, отражающихся на жизнедеятельности и здоровье людей, причем характер отрицательного воздействия городской среды — комплексный. Это взаимосвязь факторов физической, химической, биологической и социальной природы. Человек в городе находится в очень трудных условиях существования. Организм его обладает приспособленностью, но темпы и качество приспособительных реакций не успевают за темпом научно-технического прогресса и изменением качества городской среды обитания. Городской житель более терпим к шуму, высокой плотности населения. Но за эту терпимость ему приходится расплачиваться здоровьем, так как защитные свойства организма ослабевают. 80% городских жителей страдают синдромом большого города: подавленное состояние, психическая неуравновешенность, агрессивность. В городах с численностью населения 1 млн. и больше выше заболеваемость раком легких, в 2 раза больше количество сердечно-сосудистых заболеваний; отмечается рост гиподинамии и аллергических заболеваний, заболеваний верхних дыхательных путей, глаз, болезней органов пищеварения, системы крови, онкологических заболеваний.

Шумовой фактор. Исследования последних лет показали, что среди множества природных и социально-экономических факторов, влияющих на состояние здоровья населения, наиболее распространенным и агрессивным является городской шум. Под термином «шум» понимают всякий неприятный или нежелательный звук или совокупность звуков, мешающих восприятию полезных сигналов и оказывающих вредное или раздражающее влияние на организм человека. Ухо человека может слышать только те колебания, частота которых составляет от 16 до 16 000 колебаний в секунду. Колебания с частотой до 16 герц называются инфразвуком, с частотой более 16 000 герц — ультразвуком и ухом человека не воспринимаются. В дальнейшем речь будет идти только о слышимых звуковых колебаниях.

Первые дошедшие до нас жалобы на шум мы находим у римского сатирика Ювенала. По его свидетельству, в столице трудно было заснуть — мешали скрип, громы обозов на узких улицах, брань возниц. «Большая часть больных, — писал Ювенал, — умирает в Риме от бессонницы». Уровень шума измеряется с помощью шумомера в единицах, выражающих степень звукового давления, — децибелах (дБ). Это давление воспринимается слуховым анализатором не беспредельно. Шум в 20 — 30 дБ практически безвреден для человека и составляет естественный звуковой фон, без которого невозможна жизнь. Шум в 130 дБ вызывает у человека болевое ощущение, а, достигнув 150, становится для него непереносимым. Звук в 180 дБ приводит к усталости металла, а, став громче на 10 единиц, разрывает конструкции. Если в 60 — 70-е годы прошлого столетия шум на улицах не превышал 60 дБ, то в настоящее время он достигает 100 и более децибел. На многих оживленных магистралях больших городов даже ночью шум не бывает ниже 70 дБ, в то время как по санитарным нормам он должен ограничиваться 40 дБ. Для сравнения: шум нормального дыхания, шелеста травы составляет 10 дБ, звуки громкой речи — 60 — 70 дБ, уличного транспорта (мотоцикл, автобус, грузовик) — 80 — 100 дБ, шум реактивного самолета при взлете достигает 140 дБ, а космической ракеты — 175 дБ. Очень высок уровень промышленных шумов. На многих производствах он достигает 90 — 110 дБ и более, способствуя увеличению числа ошибок в работе, снижая производительность труда примерно на 10 — 15% и одновременно значительно ухудшая его качество. Источники шума приводят к так называемым шумовым болезням.

В настоящее время воздействие шума на функции организма человека изучает целая отрасль науки — аудиология. Нарушения в организме сразу ярко не выражаются и обнаруживаются не сразу. В этом кроется одна из причин недооценки важности борьбы с шумами. Шум оказывает специфическое и неспецифическое воздействие на организм. Специфическое

воздействие проявляется в повреждении органа слуха, точнее, кортиевого органа, что приводит к развитию тугоухости и даже потере слуха. Неспецифическое воздействие шума проявляется в развитии сердечно-сосудистых заболеваний, гипертонической болезни. Устранение шумового раздражителя способствует нормализации артериального давления у больных гипертонической болезнью. При действии шума наблюдались и другие функциональные нарушения сердечнососудистой системы, в частности изменения в циркуляции крови. Даже несколько громко сказанных слов могут вызывать сокращение сосудов. Рабочие, занятые, например, на клепальных работах, страдают не только потерей слуха, но и довольно часто спазмами сосудов.

Многочисленные исследования показали, что шум оказывает негативное воздействие на деятельность желез внутренней секреции, желудка и кишечника, вызывая обострение, например, язвенной болезни. Шум через проводящие пути звукового анализатора воздействует на различные центры головного мозга, влияя на процессоры высшей нервной деятельности, нарушая равновесие возбуждающих и тормозных процессов. При этом изменяются рефлекторные реакции, выявляются патологические фазовые состояния. Шум вызывает возбуждение вестибулярного анализатора, в результате чего появляется головокружение, нарушается координация движений, а при нарастании шума до 130 дБ наблюдается иллюзорное перемещение предметов в пространстве. Шум оказывает вредное влияние на зрительный анализатор, и чем больше его интенсивность, тем хуже человек видит и реагирует на происходящее. Многие автомобильные катастрофы происходят по той причине, что водитель находится длительное время на шумной магистрали, где уровень шума достигает 95 — 100 дБ. Установлено, что зрительная реакция при шуме в 90 дБ уменьшает зрение на 25%.

Таким образом, шум действует на все жизненно важные органы и системы человека. Воздействие шума на организм человека объединяют в следующие группы: повреждение слуховой функции, вызывающее временную или постоянную потерю слуха; нарушение речевого общения (способности передавать и воспринимать звуки); раздражительность, беспокойство, нарушение сна, отвлечение внимания от обычных занятий; изменение физиологических реакций на стрессовые сигналы, свойственных человеку и не являющихся специфическими для шумового воздействия; влияние на психическое и соматическое здоровье; влияние на производительность физического и особенно умственного труда.

Вибрация. Вибрацией называют механические колебания упругих тел. Человек ощущает вибрацию от долей герца до 800 Гц, вибрация больших частот воспринимается подобно ультразвуковым колебаниям, вызывая тепловое ощущение. Для измерения уровней вибрации используют специальные приборы — виброметры. Многие из перечисленных выше источников шума одновременно являются источниками вибрации. Тем самым оказывают двойное воздействие на организм человека. Многочисленные исследования влияния вибрации на организм человека в условиях производства выявили патологические изменения, получившие название вибрационной болезни. Вибрация от транспорта, проникающая в жилые помещения, в результате круглосуточного длительного воздействия может оказывать также неблагоприятное влияние на жителей городов. Клинико-физиологическое обследование разных групп населения показало, что влияние вибрации носит фазный характер. Так, при непродолжительном действии вибрации (1,5 года) на первый план выступают функциональные нарушения центральной нервной системы в виде астенического, астеновегетативного синдрома и неврастении. В группе населения с более длительным сроком воздействия вибрации (7 лет) чаще регистрируются нарушения деятельности сердечно-сосудистой системы.

Электромагнитные излучения. Электромагнитные волны различных диапазонов, в том числе радиочастотных, в той или иной степени существуют в природе, образуя довольно постоянный естественный фон. Увеличение количества и рост мощностей различных источников электромагнитных излучений создает дополнительное искусственное электромагнитное поле, что при определенных условиях может оказать неблагоприятное влияние на состояние здоровья людей. Основными источниками излучения энергии электромагнитного поля — радиоволн в городах и крупных населенных пунктах являются антенные устройства различ-

ного типа, которые обеспечивают концентрацию энергии и затем осуществляют направленное излучение. Источниками излучения электромагнитной энергии являются также высокочастотные установки промышленного и исследовательского назначения. Действие электромагнитного поля радиочастот зависит от напряженности поля, продолжительности действия, частоты колебания волн. Так, с повышением частоты влияние электромагнитного поля усиливается, т.е. электромагнитные волны высоких и очень высоких частот дают больший биологический эффект, чем длинные. Установлено, что электромагнитные волны миллиметрового частотного диапазона почти полностью поглощаются кожей и действуют на ее рецепторы. Сантиметровые и дециметровые — незначительно поглощаются кожей, в основном проникают глубже и могут воздействовать непосредственно на структуры тканей, в частности мозга. Наиболее изучены электромагнитные волны сантиметрового диапазона. Экспериментально доказано, что они вызывают выраженный биологический эффект, проявляющийся в повышении температуры тела, угнетении центральной нервной системы, необратимых морфологических изменениях в органах, снижении активности окислительно-восстановительных ферментов, генетических нарушениях, уродствах потомства.

Механическое загрязнение городов. Свой вклад в загрязнение городской среды сегодня вносят не только промышленность, строительство, сельское и коммунальное хозяйство, транспорт, но и в полной мере отходы потребления. Речь идет здесь не только о количестве отходов, изменился и их качественный состав: в своем большинстве это вещества, которые не могут быть переработанными природной средой — они искусственные и поэтому чужеродны ей. Масштабность проблемы подтверждается тем, что в среднем на каждого городского жителя приходится от 100 до 400 кг мусора в год. В Москве ежегодно образуется 6 — 7 млн.м³ мусора, в том числе 4 — 5 млн.м³ лишь бытовых отходов. Почти весь бытовой мусор, сельскохозяйственный и часть промышленного в значительной степени состоит из органических веществ, к тому же очень влажных. Свалки всегда грозят превратиться в места зловонного гниения, стать источником инфекций. Поэтому вокруг свалок отводят пустующую зону «санитарного разрыва» шириной в 500 м, и тем самым площадь участка, ежегодно отводимого под свалку, увеличивается примерно до 170 га. В них постоянно возрастает масса полимерных материалов, металлов, стекла, так как в городские свалки чаще выбрасываются промышленные отходы, в том числе такие опасные, как ртутные лампы и условно радиоактивные отходы. Увеличение в отходах полимерных материалов ведет к тому, что процесс сжигания бытовых отходов становится опасным, так как в результате этого процесса образуется диоксин. Кроме специальных крупных полигонов для твердых бытовых отходов, вокруг многих городов расположено много мелких незаконных свалок. Эти свалки не контролируются никакими надзорными органами. Оценить характер и объем таких свалок очень трудно. В подобных свалках чаще всего накапливаются опасные токсиканты — ядовитые вещества и источники повышенной санитарно-эпидемиологической опасности.

1.4 Человек и окружающая среда.

Человек и воздух. В атмосферный воздух современного города с технологическими выбросами промышленных предприятий, тепловых электростанций, с выхлопными газами автомобильного и авиационного транспорта поступает огромное количество пыли, золы, оксидов серы, азота, фенола, тяжелых металлов и других загрязняющих веществ. При сгорании твердого и жидкого топлива в атмосферу выбрасываются оксиды углерода, в результате чего концентрация СО в последнее время возросла с 0,028 до 0,32%. Годовые выбросы продуктов сгорания топлива в районе крупного аэропорта составляют: оксида углерода — 520 т; углеводов — 135 т; оксидов азота — 150 т. Один самолет при трансатлантическом перелете сжигает 56 — 100 т кислорода. Часть соединений серы и азота выпадает из атмосферы в виде аэрозолей и пыли. Другая часть растворяется в водяных каплях и в виде кислотных дождей загрязняет почвы, реки, озера, растения.

Задымление воздуха ведет к ухудшению микроклимата города: увеличению числа туманных дней, уменьшению прозрачности атмосферы и снижению освещенности, ультрафиоле-

товой радиации. Сам по себе туман не опасен для человеческого организма. Он становится вредным, когда чрезвычайно загрязнен токсическими примесями. Загрязнители, попадающие в атмосферу в процессе хозяйственной деятельности человека, разносятся воздушными течениями. Многие из них реагируют с другими загрязнителями, в результате чего образуются различные смеси загрязнителей. В некоторых случаях результат их воздействия на окружающую человека среду и его здоровье намного сильнее, чем действие каждого из загрязнителей в отдельности. Загрязнение атмосферы оказывает неблагоприятное влияние не только на здоровье человека, флору, фауну, почву, но и на сооружения и транспортные средства.

В последнее время в атмосфере значительно увеличилось содержание тяжелых металлов, оказывающих особенно неблагоприятное действие на организм. К тяжелым металлам относятся свинец, ртуть, хром, марганец и др. В их действии на организм есть общее: это яды широкого спектра действия, т. е. они повреждают центральную нервную систему, печень, почки, обладают мутагенным действием, канцерогенным действием и т. д. Наиболее опасен из них свинец. «Поставляют» его в окружающую среду не только промышленные предприятия, но и автотранспорт, так как для улучшения качества бензина к нему добавляется тетраэтилсвинец. Свинец находится в крови в виде фосфорно-кислого и коллоидного свинца, в виде трифосфата откладывается в костях, печени, почках, центральной нервной системе. Повреждаются ферменты, участвующие в энергетическом обмене клетки, рецепторы клеток, воспринимающие гормоны, красная кровь, нарушается обмен веществ. Ртуть также повреждает печень, почки, угнетает иммунитет, половые клетки. Хром обладает канцерогенными свойствами; это его свойство находится в прямой зависимости от его валентности: наиболее опасен шестивалентный хром. Сильно токсичны для организма цинк, медь и ее соединения, марганец. Общим свойством для всех тяжелых металлов является их способность вызывать мутацию клеток организма. Такие примеси в атмосферном воздухе городов, как оксиды серы, азота, различные органические вещества раздражают слизистые оболочки глаз, органов дыхания. Увеличивают случаи бронхиальной астмы, злокачественных и наследственных заболеваний, мертворождаемости и т. д.

С действием атмосферных загрязнителей связаны так называемые токсические туманы, вызывающие заболевания людей. Токсические туманы наблюдаются в периоды неблагоприятных метеорологических условий, сопровождающихся резким увеличением концентраций в атмосферном воздухе сернистого газа и взвешенных веществ. Особенно тяжело протекают заболевания, вызванные токсическими туманами, у тех людей, кто страдает каким-либо легочным или сердечно-сосудистым заболеванием. Непосредственной причиной смерти является сердечно-сосудистая недостаточность. Известны случаи острого воздействия атмосферных загрязнителей, не связанные с устойчивыми неблагоприятными метеорологическими условиями, а являющиеся результатом кратковременного увеличения концентраций или появления специфических загрязнителей. Примером таких случаев являются сезонные вспышки бронхиальной астмы. Они сопровождаются развитием астматических приступов у лиц, никогда не страдавших этим заболеванием. Как оказалось, эти вспышки связаны с загрязнением городского воздуха продуктами сжигания мусорных свалок. Описано немало подобных вспышек приступов бронхиальной астмы, связанных с выбросами нефтеперерабатывающих заводов. Многие аллергические заболевания связаны с загрязнением воздуха такими биологическими продуктами, как белковая пыль. Специалисты выделяют целую группу загрязнителей атмосферы со специфическим сильным действием. Это фтор, бериллий, кадмий. Случаи флюороза распространены среди населения, вдыхающего соединения фтора в результате загрязнения атмосферного воздуха в районах размещения алюминиевых заводов. Известны случаи бериллиоза (легочное заболевание) среди населения, не имевшего профессионального контакта с бериллием. Метилртуть, образующаяся как продукт метилирования неорганических соединений ртути под воздействием микроорганизмов придонного ила и почвы, является причиной болезни Минамата, протекающей по типу церебрального паралича. Болезнь Юшо связана с поступлением в организм новых синтетических соединений — полихлорированных бифенилов. Болезнь проявляется в пигментации кожи, сыпи и воспалении слизистой

оболочки глаз. Большую озабоченность медиков в последние годы вызывает присутствие в воздухе пыли асбеста, вызывающей повреждения в легких. Степень загрязнения атмосферного воздуха сильно колеблется во времени и пространстве.

Человек и вода. Большая часть воды впитывается в грунт, и частицы грязи, детрит и микроорганизмы отфильтровываются от нее по мере того, как она просачивается сквозь почву или пористую породу. При просачивании воды сквозь грунт она растворяет и вымывает некоторые минералы. Подземные воды обладают большими преимуществами перед поверхностными. В засушливых районах запасы их не истощаются столь быстро, как запасы поверхностных, и распространены они более равномерно. Там, где поверхностные водотоки малочисленны или отсутствуют, подземные воды служат единственным источником водоснабжения. Во многих районах подземные воды выходят на поверхность в виде источников.

Как отмечалось выше, вода, просачиваясь через грунт или пористую породу, может растворять некоторые минералы, горные породы. В результате химический состав этих вод может измениться, и они могут стать минеральными. Основным фактором, обусловившим образование минеральных вод, являются метаморфические и вулканические процессы. Минерализация минеральных вод выражается в граммах на 1 л. По минерализации различают слабоминерализованные (1 — 2 г/л), маломинерализованные (2 — 5 г/л), среднеминерализованные (5 — 15 г/л), высокоминерализованные (15 — 30 г/л), минерализованные рассолы (35 — 150 г/л) и крепкорассольные (150 г/л и выше). Особенности состава минеральных вод определяет содержание некоторых элементов (йод, бром, литий, барий, железо и др.), в ряде случаев повышенная температура также придает минеральным водам лечебные свойства. В зависимости от содержания тех или других солей минеральные источники делятся на углекислотные, железистые, сернистые, щелочноземельные, соляные.

Организм человека состоит на 64% из воды. Меньше всего воды в костях и жировой ткани — 25 — 30%; в мышцах и внутренних органах воды около 70 — 80%; в крови — до 90%, а слюна состоит на 99,5% из воды. При утрате 6 — 8% воды человек впадает в полуобморочное состояние, потеря 10% вызывает галлюцинации, нарушает глотательный рефлекс. Если же потери воды превышают 12%, наступает гибель. Однако не менее опасно для здоровья и жизни человека употребление загрязненной воды. Неочищенные стоки промышленного и сельскохозяйственного производства, коммунального хозяйства являются источниками загрязнения вод. Сточные воды несут в себе тяжелые металлы и опасные химические соединения, болезнетворные микроорганизмы, инсектициды и гербициды, биогены, входящие в состав удобрений, мусор, дорожную соль, горючее, машинное масло и другие химические вещества с дорог и автомобильных стоянок, сажу и ядовитые вещества из выхлопных газов транспорта и других загрязнителей воздуха. Этот перечень далеко не полный. Но и он вызывает серьезную тревогу за здоровье и жизнь людей. Достаточно напомнить, что загрязнение воды тяжелыми металлами, в частности соединениями ртути, вызывает тяжелые отравления организма (интоксикацию). Так, в 1956 г. в шести японских городах была зарегистрирована странная болезнь. У заболевших ею поражались нервная и кровеносная системы, почки, отмечался мутагенный эффект. Оказалось, что жители побережья залива Минаматы употребляли в пищу морепродукты, содержащие в больших количествах соединения ртути. Эти соединения попали в воды залива с промышленными стоками одного из химических заводов, расположенных на побережье. По месту возникновения это заболевание получило название болезнь Минаматы. Известны трагические случаи острых отравлений тяжелыми металлами, возникших в результате промышленного загрязнения вод. Массовое отравление кадмием наблюдалось в Японии среди жителей побережья р.Инитсу. Заболело около 200 человек, причем в половине случаев со смертельным исходом. Заболевание выражалось в размягчении костей и множественных переломах. Пострадавшие жаловались на сильные боли. В костях и органах умерших были обнаружены высокие концентрации кадмия, свинца и цинка. Причиной отравления послужили сточные воды кадмиевого рудника, использовавшиеся для орошения рисовых полей. Это заболевание получило название итай-итай.

В питьевых водах ряда городов обнаружены диоксины, которые отличаются особо высокой токсичностью. Ничтожные концентрации их приводят к опасным поражениям тканей, особенно печени, кожи, вызывают генетические нарушения. Диоксины очень стойкие соединения. Время их разложения — более десяти лет. Установить их концентрации исключительно сложно, так как они ничтожны. Один и тот же водоем содержит, как правило, несколько загрязнителей. Так, на поверхность Ладожского и Онежского озер из атмосферы ежедневно выпадает около 25 тыс. т серы, 15 тыс. т аммонийного азота. Воды этих озер загрязнены солями меди и марганца, фенолами, органическими веществами, концентрации которых превышают допустимые нормы. Повсеместно встречаются пестициды, нефтепродукты.

Человек и почва. Почва — особое природное образование, обладающее рядом свойств, присущих живой и неживой природе, сформировавшееся в результате длительного преобразования поверхностных слоев литосферы под совместным воздействием гидросферы, атмосферы и живых организмов. Она является основным элементом биосферы, поддерживающим жизнь на Земле, и основным объектом сельскохозяйственного производства.

Под загрязнением почвы, согласно определению, принятому ООН, следует подразумевать то содержание химических и биологических загрязнителей в ней, которые становятся опасными для здоровья как при прямом контакте человека с загрязненной почвой, так и через контактирующие с почвой среды по экологическим цепям: почва — вода — человек; почва — атмосферный воздух — человек; почва — растение — человек; почва — животное — человек.

Все загрязнители делят на химические (неорганические и органические) и биологические (вирусы, бактерии, простейшие, яйца гельминтов). Главными источниками загрязнения почвы являются тяжелые металлы — отходы металлургического производства и энергетических объектов (угольные и тепловые электростанции), автотранспорт. Весьма опасные загрязнители — промышленные и бытовые свалки, а также районы захоронения высокотоксичных отходов. Эти могильники подобны бомбам замедленного действия. Они таят в себе особо опасные токсические вещества. Однако, кроме действующих известных полигонов, существуют скрытые источники высокотоксичных отходов — это старые их захоронения, о местонахождении которых нет сведений, так как совершались они либо нелегально, либо нигде не фиксировались. Сельскохозяйственное производство также выходит в «лидеры» по загрязнению окружающей среды, используя химические средства защиты растений и минеральные удобрения. За каждой тонной навоза или центнером суперфосфата, потерянными для полей или внесенными максимально высокими дозами, стоят не только впустую потраченные ресурсы, труд людей, деньги, судьба урожая, но и реальный ущерб природе (отравление вод, снижение продуктивности водоемов, загрязнение почв), здоровью людей. Низкая культура животноводческого хозяйства приводит к накоплению вблизи животноводческих ферм огромного количества навоза, что является опасным фактором загрязнения почв и вод. В них накапливается большое количество вредных микроорганизмов, среди которых могут быть возбудители опасных заболеваний — столбняка, бруцеллеза, сибирской язвы, туберкулеза и др.

Столбняк (Tetanus). Наиболее полно болезнь была впервые охарактеризована Гиппократом, возбудитель болезни — *Clostridium tetani*. Источником возбудителей являются животные, преимущественно травоядные (овцы, коровы, лошади и др.), и человек, в кишечнике которых сапрофитируют вегетативные формы, *Cl. tetani*. Споры возбудителя длительное время (до 30 лет) сохраняются в почве. Заражение человека происходит через поврежденные кожу и слизистые оболочки. Прямая передача возбудителей от больного здоровому невозможна. Восприимчивость к столбняку всеобщая. Первым характерным симптомом болезни является судорожное напряжение жевательных мышц, позже появляется напряжение мышц лица с изменением его выражения, приобретающим вид искаженной улыбки. В дальнейшем тонические напряжения захватывают мышцы спины, груди, живота, конечностей, кроме кистей и стоп. Характерны сильные мышечные боли. Возникают судороги, которые следуют

одна за другой. Сознание больного сохраняется. Характерны сильная потливость, резкая тахикардия, особенно во время приступов, удушье, спазм гортани, во время которого больной может умереть от удушья.

Сибирская язва (Anthrax) — зоонозное заболевание, вызываемое спорообразующей бактерией; характеризуется развитием специфического карбункула и реже — сепсиса, с преимущественным поражением легких и кишечника. Возбудитель — *Bacillus anthracis*. В почве сохраняется десятилетиями. Источник болезни для человека — больные животные, чаще всего крупный рогатый скот и овцы. Больные животные выделяют возбудителя в окружающую среду с мочой и испражнениями. Инфицирование человека происходит через поврежденную кожу — ранки, царапины. Возможен также воздушно-пылевой путь заражения при обработке сухого инфицированного сырья животных: кож, шерсти, щетины. Инфекционный процесс начинается с поступления спор по лимфатическим или кровеносным путям в лимфатические узлы. Фагоциты либо уничтожают возбудителя, либо погибают, и тогда освободившиеся вегетативные формы попадают в кровь, вызывая местное поражение тканей (карбункул). Выделяют кожную форму сибирской язвы и сибиреязвенный сепсис, протекающий с преимущественным поражением легких, кишечника. При кожной форме отмечается местный кожный зуд, который быстро переходит в жжение. Эпидемиологические свойства почвы состоят в том, что в ней длительно могут сохраняться жизнеспособными и вирулентными возбудители инфекционных болезней. К ним относятся споры столбнячной палочки, возбудитель газовой гангрены, ботулизма и сибирской язвы.

Кроме того, почва, сильно загрязненная органическими отбросами, служит местом обитания и размножения на ней грызунов, являющихся источниками таких опасных инфекций, как бешенство, чума, туляремия и др. На загрязненной почве размножаются мухи, являющиеся активными переносчиками возбудителей кишечных инфекций и других инфекционных заболеваний. В последние годы повсеместно наблюдается рост концентрации нитратов в продуктах питания, воде и т.д. Одна из причин этого явления — резко возросшее применение азотных удобрений. Еще в 40-х годах прошлого столетия была раскрыта связь содержания нитратов со своеобразным болезненным состоянием людей, выразившимся в синюшности кожи и слизистых оболочек и повышении метагемоглобина в крови, снижающего уровень обменных реакций в организме и приводящего в конечном счете к нарушению кислородного обмена — гемоглобинемии. Фосфорные удобрения менее опасны. Ион фосфата подвижен, прочно закрепляется в почве и практически не токсичен для человека и животных. Специфическая опасность заключается в том, что применение их в больших дозах приводит к накоплению в почве других нежелательных элементов: стабильного стронция, фтора, естественных радиоактивных соединений урана, радия, тория.

Почва обладает способностью накапливать радиоактивные вещества, поступающие в нее с отходами ядерных энергетических реакторов. Радиоактивные вещества включаются в пищевые цепи и поражают живые организмы. Особую опасность представляют генетические поражения, подрывающие здоровье будущих поколений. К числу химических соединений, загрязняющих почву, относятся и канцерогены. Основные источники загрязнения почвы канцерогенными веществами — выхлопные газы самолетов, автотранспорта, выбросы промышленных предприятий, тепловых электростанций и т. д. В почву канцерогены поступают из атмосферы вместе с пылевыми частицами, при утечке нефти или продуктов ее переработки. Канцерогенные вещества обнаруживаются в почве повсеместно, однако интенсивность загрязнения ими колеблется в значительных пределах. Это зависит от мощности источника загрязнения, расстояния от него исследуемой территории, направления ветра и других факторов.

Лекция 10

Понятие о природном очаге болезни и природной очаговости

1.1 Природный очаг болезни.

1.2 Болезни, вызываемые ядовитыми животными и растениями.

1.3 Аллергия.

1.1 Природный очаг болезни.

Природный очаг болезни — это территория определенного ландшафта, где имеются восприимчивые теплокровные позвоночные, возбудитель, переносчики и при наличии благоприятных факторов окружающей среды осуществляется циркуляция возбудителя. Природные очаги существуют независимо от человека. Очаги многих заболеваний были задолго до заселения данной местности людьми. Заболевания людей появляются тогда, когда человек попадает в очаг. При контакте (прямом или опосредованном), нападении зараженного животного или переносчика болезни человек заболевает. Природные очаги всегда территориально ограничены. Элементарным природным очагом чумы, кожного лейшманиоза, клещевого возвратного тифа может служить нора грызунов (песчанки), в которой обитает хозяин и переносчик указанных заболеваний. Существуют диффузные природные очаги, когда животные, переносчики и возбудители заболевания, занимают большие территории. Так, клещевой энцефалит распространен в лесной и лесостепной зоне Сибири, Дальнего Востока и европейской части нашей страны; желтая лихорадка — в тропических лесах Африки и Южной Америки. Чума встречается в степных, полупустынных и пустынных зонах, заселенных сусликами, песчанками, сурками и другими носителями чумы в природе. Размеры ареалов, т. е. территорий, на которых распространены конкретные формы заболеваний, характер их границ зависят от разнообразных природных факторов, тщательное изучение которых необходимо для успешной борьбы с болезнями и их профилактики.

На основании изучения эволюционно сложившегося географического распространения многих болезней Е.Н. Павловский внес большой вклад в учение о природной очаговости. Человека, проживающего временно или постоянно на территории природного очага, заражают возбудители болезней диких животных. Характерная черта болезней с природной очаговостью — наличие природных резервуаров возбудителей среди диких животных (преимущественно грызунов) и птиц. Наиболее выражена природная очаговость трансмиссивных болезней, при которых распространение инфекции происходит при посредстве кровососущих членистоногих (например, клещи, зараженные от больных животных, нападая на здоровых, передают им инфекцию). Таким образом, возбудитель заболевания циркулирует по цепи: животное — переносчик — животное.

Природноочаговые трансмиссивные болезни — это болезни диких животных. Для них характерна эндемичность, так как они существуют в определенных ландшафтах. Поэтому природноочаговые болезни характеризуются строго выраженной сезонностью заболевания, более ограничены, чем антропонозы территориальным распространением и четко выраженной приуроченностью к тому или иному типу ландшафта (например, для тайги Сибири характерен клещевой энцефалит, для пустынь — кожный лейшманиоз, для лесостепи — чума, лихорадка Ку и т. д.). В составе природного очага могут быть и возбудители нескольких болезней, а также разные виды восприимчивых к этим болезням животных.

К природноочаговым болезням, по определению Е. Н. Павловского, относятся чума, туляремия, клещевой и японский энцефалиты, бешенство, кожный лейшманиоз, клещевой возвратный тиф, некоторые гельминтозы. Многие природноочаговые болезни распространяются только потому, что существуют переносчики (комары, клещи, вши, моллюски и др.), которые передают возбудителей от человека к человеку или от животного к человеку. Эта группа болезней называется зоонозами. Они в большей степени зависят от природных факторов. Возбудители попадают в организм человека различными путями. Одни из них проникают

через кожу или слизистые оболочки, другие — непосредственно в кровь (обычно при укусе переносчиков болезни) через пищеварительный тракт. Одни из возбудителей размножаются в коже или в слизистых оболочках. Другие — сначала проникают в глубь тканей и внутренних органов, затем размножаются и иногда разносятся током крови по всему организму.

Антропонозы — группа инфекционных болезней, возбудитель которых способен поражать только человека. Например, брюшной тиф, дизентерия, холера, возвратный и сыпной тиф, малярия и др. Возбудители болезни используют в процессе своей жизнедеятельности ткани человека и питательные вещества. Кроме того, многие возбудители болезней выделяют ядовитые для человека соединения — токсины. Определяются физико-географические особенности ландшафта, видовой состав растений, животных и их паразитов; выясняются условия труда и быта населения, миграционные процессы, демографические показатели и т.д. Это позволяет разрабатывать медико-географические прогнозы последствий человеческой деятельности для здоровья населения на малообжитых, экономически слабоосвоенных территориях. Болезни выделены в основном по географическому признаку. Характеризуются они патологическими состояниями и болезнями обитателей тропической зоны, проживающих в условиях жаркого климата. На обширной территории в условиях жаркого и влажного, жаркого и сухого климатов сформировался своеобразный богатый животный и растительный мир, многочисленные представители которого — ядовитые животные и растения, вирусы, гельминты и др. — не встречаются в странах с умеренным климатом и могут стать причиной болезней.

Другим весьма существенным фактором распространения этих болезней являются социальные условия ряда тропических стран. Это недостаточность питания, низкая санитарная культура населения, слабо развитая медицинская служба, особенности быта (миграции, обычаи, обряды и пр.). В комплексном взаимодействии перечисленные основные природные и социальные факторы определяют особую эпидемиологическую ситуацию в тропиках и их потенциальную опасность для приезжих. Однако в этом взаимодействии в разных условиях один из факторов может преобладать. Так, в сельской местности больше, чем в городах, распространены болезни, передаваемые насекомыми. Медицинское обслуживание лучше организовано в крупных городах, чем в селах. Работающие в джунглях подвержены наибольшему риску поражений ядовитыми животными и растениями.

Своеобразие природы и социально-экономических предпосылок обусловили две основные особенности патологии тропиков по сравнению с патологией умеренного климата: наличие здесь ряда болезней, не развивающихся и не распространенных вне тропиков (так называемые собственно тропические болезни), и выраженное своеобразие клиники тех болезней, которые имеют повсеместное распространение. Низкий уровень санитарной культуры населения, недостаточное питание и развитие медицинской службы, своеобразие жизни и быта усугубляют течение болезней. Тропические болезни у местного населения часто развиваются на фоне белкового голодания, авитаминозов, хронических обменных нарушений паразитарного происхождения и анемий. Характерный для тропиков жаркий климат способствует размножению возбудителей инфекционных тропических болезней, представляющих серьезную угрозу для здоровья в первую очередь населения этого региона. Однако и для приезжего населения опасность представляют не только тропические болезни, но и природные условия этой области. Чем больше отличаются новые климатические условия от тех, в которых ранее проживал прибывший в тропики, тем труднее протекает процесс перестройки функций организма и приспособления к ним. Приспособление человека к необычному климату может протекать незаметно или сопровождаться различными расстройствами. Однако в любом случае организм не безразличен к отрицательному влиянию отдельных компонентов климата (повышенной солнечной радиации, температуре, влажности и т. д.). Вам уже известны особенности их влияния на организм человека (нарушение водно-солевого обмена, изменения центральной нервной системы и т. д.). К тропическим болезням относятся желтая лихорадка, лихорадка Чикунгонья, лихорадка Марбург — Эбола и др. К бактериальным тропическим

заболеваниям относится холера (Индия). Значительно чаще в африканских странах, по сравнению с другими странами, наблюдается менингококковая инфекция.

1.2 Болезни, вызываемые ядовитыми животными и растениями.

К *ядовитым* относятся животные, обладающие специальными токсинообразующими аппаратами, служащими для добычи пищи или защиты от нападения, а также содержащими вещества, которые проявляют токсический эффект при попадании на кожу или внутрь организма. Поражение человека ядовитыми животными — актуальная проблема для населения тропических стран, где обитает наибольшее количество ядовитых кишечнорастных, членистоногих, моллюсков, рыб, амфибий и рептилий. Остановимся кратко на некоторых из них.

Кишечнополостные. Известно около 70 видов кишечнорастных, опасных для человека. Наиболее часто поражения вызывают полипы и медузы, имеющие на щупальцах стрекательные клетки, в которых содержится токсическая жидкость и свернутая в спираль нить. При прикосновении к стрекательным клеткам из них выбрасываются нити, которые вонзаются в тело человека и вводят токсическое вещество, вызывающее выраженную анафилактическую реакцию, а иногда смертельную (например, морские осы у берегов Юго-Восточной Азии). Человек, прикоснувшись в воде к щупальцам медузы, ощущает сильное жжение и боль, вскоре на месте поражения появляются покраснение и отек кожи, иногда пузыри. Через 15 — 20 минут возникает ломота в суставах, поясничной области, озноб, чувство стеснения за грудиной (болевая форма), бронхоспазм (кашель, одышка, удушье) — признаки аллергии. Спустя два-четыре дня при благоприятном исходе признаки аллергии стихают, но еще могут сохраняться признаки дерматита.

Членистоногие. Для человека опасны многие представители членистоногих, причем в тропиках опасность представляют даже те виды, которые в умеренных широтах относительно безвредны. Большинство опасных для человека насекомых являются кровососущими и обладают ранящими кожу приспособлениями. Одни из членистоногих опасны тем, что вооружены ядовитыми железами (скорпион, каракурт, тарантул, сколопендра), а другие тем, что могут быть переносчиками тропических инфекционных заболеваний (блохи, клопы, клещи, комары, москиты, мошки, мухи, слепни). Анафилактическая реакция — одна из форм аллергии. Наиболее типичное проявление ее — анафилактический шок. Местная анафилаксия — резкая воспалительная реакция с отеком и даже омертвением ткани в месте попадания вещества. Известно более 500 видов скорпионов, из которых наиболее опасны для человека тропические виды. На месте укуса возникает резкая нестерпимая боль. Боль сохраняется в течение нескольких часов, распространяясь за пределы зоны укуса. Вскоре развивается отек, иногда появляются пузыри. Быстро развиваются общетоксические проявления: слабость, головокружение, судорожные подергивания мышц, затруднение дыхания и глотания, сердцебиение. Понижается артериальное давление, появляется потливость, гипертермия. В тяжелых случаях развивается коллапс, у детей могут быть смертельные исходы. Очень опасны для человека каракурты. Они широко распространены в районах Средиземноморья, Центральной и Средней Азии, Южной Америки. Укус каракурта крайне болезнен. В месте укуса появляются жжение, гиперемия и отек, иногда чувство онемения в области ранки. Спустя 5 — 30 минут после укуса развиваются и нарастают общетоксические явления: беспокойство и чувство страха, озноб, гипертермия, потливость, психомоторное возбуждение, проявляется тахикардия, одышка и гипотония.

Змеи. Около 270 видов змей относятся к ядовитым. Они обитают в полях, зарослях джунглей, водоемах, но их можно встретить и в деревнях, в крупных городах и даже в жилище людей. Все змеи умеют плавать. Они не агрессивны по отношению к человеку и, будучи потревоженными, обычно ищут убежища. Атакуют человека только в целях самозащиты. Укус наносится ими с большой быстротой, чаще всего в голень, стопу. Некоторые виды кобр с удивительной точностью поражают глаза жертвы выбрасываемой струей яда, который вызывает острую боль и воспаление слизистой оболочки глаз. Отравления змеиным ядом реги-

стрируются ежегодно почти у 500 тыс. человек, из которых 6 — 8% (или 30 — 40 тыс. человек) погибают. Особенно важна эта проблема для населения тропических стран, на которые приходится ежегодно 4/5 всех случаев поражения змеями в мире (более 100 тыс. человек только в Индии). Змеиный яд по составу многокомпонентен.

Выделяют три группы токсических веществ: 1) с преобладанием нейркардиотоксического эффекта (яды аспидов, морских змей, некоторых гремучников); 2) с преобладанием токсических протеаз — геморрагического, некротического и гемокоагулирующего действия (яды гадюк и большинства гремучих змей); 3) яды смешанного состава, содержащие как нейротоксины, так и ферменты геморрагического и гемокоагулирующего действия (токсины ряда австралийских гремучников и тропических змей). Нейротоксины блокируют работу нервно-мышечного и межнейронного синапсов, оказывают угнетающее действие на кору мозга, подкорковые и стволовые центры, вследствие чего могут возникнуть параличи, остановка дыхательного центра. Наиболее мощным нейротоксином обладает яд гремучей змеи. Кардиотоксины нарушают внутрисердечную проводимость и сократительную способность миокарда, что может привести к кардиогенному шоку. Степень выраженности клинических проявлений отравления змеиным ядом определяют ряд факторов — возраст, пол, локализация укуса и др. Наиболее тяжело отравления протекают у детей и женщин, а также при укусе в области головы, шеи или при попадании яда непосредственно в сосуды. На месте укуса видны следы зубов в виде красных точек, иногда на фоне отека и гиперемии. В течение 20 — 30 минут появляются и быстро нарастают признаки нейротоксикоза: резкая слабость и нарушение координации движений, делающих невозможным самостоятельное передвижение больного, ощущение онемения в туловище, лице и конечностях, чувство страха. В течение первых двух часов может развиваться коллапс вследствие выброса большого количества гистамина. В последующие 6—12 часов развиваются периферические параличи конечностей, языка, мышц гортани и глотки с нарушением речи, глотания и дыхания, недержания мочи и кала. В тяжелых случаях может развиваться паралич диафрагмы и асфиксия. При благополучном исходе болезни клинические признаки угасают через 5 — 7 дней.

Миазы — заболевания, вызываемые паразитированием личинок мух и оводов в тканях организма. Различают случайные, факультативные и облигатные миазы. Последние могут протекать в злокачественной и доброкачественной формах. По локализации выделяют тканевые и полостные миазы. Случайные миазы возникают в результате попадания с пищей (кишечные миазы) или через уретру (уринарные миазы) личинок синантропных мух, откладывающих яйца на гниющие продукты или загрязненные мочой или испражнениями предметы. Проявление кишечных миазов характеризуется внезапно возникающими тошнотой, рвотой и болями в кишечнике, поносом. Факультативные миазы возникают в результате попадания на раневую поверхность личинок синантропных мух, чаще комнатной, серой мясной и др. Личинки питаются некротизированными тканями, поэтому не вызывают болей. Однако при заползании в носовые ходы, слуховой проход или на конъюнктиву глаза могут вызвать осложнения. Облигатные миазы вызываются личинками мух, способных к развитию лишь в тканях теплокровных животных и человека. Наиболее тяжело протекают миазы, вызываемые личинками вольфартовой и ряда других мух, распространенных в тропических районах Азии, Северной Африки, Южной Европы. Миаз, вызываемый личинками вольфартовой мухи, протекает в злокачественной форме. Из отложенных на кожу человека яиц мухи выходят личинки, внедряющиеся через слизистую оболочку или поврежденную кожу в подлежащие ткани, где они в течение двух-десяти дней развиваются, разрушая ткани хозяина. В случаях массивного заражения образуются обширные язвенные поверхности, иногда достигающие до костей. Возможно повреждение глазного яблока; проникновение личинок в головной мозг сопровождается развитием энцефалита. Поражение тканей сопровождается мучительными болями. Распознавание миазы не представляет большого труда, так как в язве можно видеть подвижные личинки.

Кордилобиоз (африканский миаз), вызываемый личинкой мухи *Cordylobia anthropophaga*, распространен в сельских районах Африки, склонен к доброкачественному течению. Яйца,

отложенные мухой в песок, превращаются в личинки, которые попадают на кожу при лежании на песке или с бельем, расстилаемым на песок для сушки. В коже личинки развиваются в течение 12 — 15 дней, увеличиваются в размерах и вызывают возникновение отграниченного фурункулообразного инфильтрата. После созревания личинка покидает организм человека и окукливается.

К *ядовитым* растениям относятся такие, которые в процессе своей жизнедеятельности вырабатывают и накапливают токсические вещества и, попав в организм человека или животного, вызывают отравления. Опасность для человека тех или иных растений зависит от характера содержащихся в них ядов (алкалоидов, гликозидов, эфирных масел, органических кислот и др.). В мировой флоре насчитывают 10 тыс. видов ядовитых растений, главным образом в зонах тропического и субтропического климата. Они встречаются среди грибов, хвощей, папоротников, голосеменных, покрытосеменных. Обычно ядовиты все части растения, но разные органы могут отличаться интенсивностью накопления и содержанием ядовитых веществ. Есть примеры, когда некоторые части ядовитых растений неядовиты (семена тиса, клубни картофеля, семена мака снотворного и др.). Некоторые растительные яды в малых дозах используют в качестве лекарственных средств (атромин, морфин, стрихнин и др.).

Отравление человека ядовитыми растениями происходит несколькими путями, наиболее часто при употреблении в пищу отдельных органов ядовитых растений, сходных по своим внешним признакам с неядовитыми растениями. Некоторые растения вызывают сильные ожоги при соприкосновении человека с их корой, цветами, листьями или соком. Иногда отравление может наступить при длительном пребывании около цветущих ядовитых растений, при вдыхании ядовитых веществ. Отравление может наступить при употреблении мяса или молока животных, поедавших ядовитые растения, которые для них безвредны. Отравление может развиваться через несколько минут, часов или дней и даже недель после контакта с ядовитыми растениями или их употребления (например, хвоей тиса). Существуют растения, которые приводят к отравлению при длительном их употреблении при условии недостаточного выведения их из организма. Отравления растительными ядами в большинстве своем вызывают изменения всего организма человека, при этом чаще поражаются отдельные органы и системы. В зависимости от преимущественных эффектов воздействия ядов растений различают ядовитые растения, вызывающие поражения центральной нервной системы (нервные яды), сердца (кардиотоксические яды), печени (гепатотоксические яды) и др.

1.3 Аллергия.

Аллергия — повышенная чувствительность организма к действию тех или иных веществ внешней и внутренней среды. Вещества, способные вызвать состояние аллергии, называют *аллергенами*.

Аллергические реакции организма были известны давно. Гиппократ впервые ввел термин «астма», что в переводе с греческого означает «удушьё». В трудах Гиппократа встречаются указания на то, что астма носит спастический характер, а одной из причин, вызывающих удушье, является сырость и холод. Учение Гиппократа было продолжено в трудах многих врачей. Так, римский врач Галлен пытался экспериментально обосновать причины возникновения затруднения дыхания, и хотя эксперименты его не увенчались успехом, сам факт исследования механизма нарушения дыхания при астме был явлением очень прогрессивным. Первое клиническое описание аллергии — сенной лихорадки — было сделано в 1819 г. в Англии Джоном Боос перед Королевским обществом медиков и хирургов в Лондоне с докладом «Случаи периодического повреждения глаз и грудной клетки». Восток определил эту болезнь как сенную лихорадку, или как летнюю простуду (насморк, непрерывное чихание, слезотечение, головные боли, повторяющиеся каждое лето после нахождения в поле со скошенной травой).

Термин «аллергия» ввел в 1906 г. Клеменс фон Пирке. Прошло много лет, но интерес ученых и практических врачей к веществам, вызывающим аллергию, не только не уменьшился, но и возрос. Спектр аллергических заболеваний очень широк. Это и аллергические

реакции на укусы пчел, вазомоторный ринит, связанный с определенными атмосферными загрязнениями, аллергические дерматиты, бронхиальная астма, поллинозы, медикаментозная аллергия. В перечень аллергических заболеваний входят также экзема, крапивница, сывороточная болезнь и др. Многие из них связаны с аллергенами производственного характера. В связи с ухудшением состояния окружающей человека среды прогнозы специалистов показывают возможное увеличение этой патологии среди населения.

Аллергены. Условно все аллергены делят на две большие группы: аллергены, поступающие в организм извне (экзоаллергены), и аллергены, образующиеся в самом организме (эндоаллергены). Аллергены попадают в организм разными путями: через рот, дыхательные пути, кожу, при инъекциях и т.д. Среди экзоаллергенов выделяют несколько подгрупп. Это бытовые аллергены, к которым, прежде всего, относится домашняя пыль. Если вы рассмотрите домашнюю пыль под микроскопом, то увидите частички тканей одежды, кусочки дерева, металла, волос человека и домашних животных, частички перхоти и т.д. Сильными аллергенами являются перья птиц и пух, которыми набивают подушки, перины, здесь же находят особых клещей (*Dermatophagides pteronyssinus*), которые паразитируют в этом пухе. Продукты их жизнедеятельности и хитин являются сильными аллергенами.

Пыльцевые аллергены — это пыльца цветущих растений: цветов, трав, деревьев и кустарников. Сильным аллергеном является пыльца сорняка амброзии полынно-листной. Эта трава широко распространена в Краснодарском крае. Аллергические заболевания, вызванные пыльцой растений, называются поллинозами.

Пищевыми аллергенами могут быть яйца, молоко, сыр, шоколад, земляника, раки, крабы, икра, мясо, рыба. Но есть и малоаллергенные продукты: творог, вареный картофель, гречневая каша и др.

Аллергенами могут быть и лекарственные препараты — низкомолекулярные химические вещества, которые способны образовывать с белками тканей сложный комплекс, становясь при этом полноценным аллергеном. Аллергия к лекарственным веществам проявляется, наряду с высыпаниями на коже, разнообразными симптомами со стороны внутренних органов и нервной системы, образующих сложный симптокомплекс, называемый лекарственной болезнью. Вещества, содержащиеся в косметических и моющих средствах, нередко обладают аллергенной активностью и могут вызвать бронхиальную астму, воспаление кожи рук, губ, слизистой глаз, сыпь и т. д.

Особый тип аллергии — бактериальная аллергия. Она развивается на фоне хронических гнойных заболеваний. Например, у больных с хроническим гнойным воспалением среднего уха, заболеванием зубов, осложненным абсцессом (нарывом) микробы, вызывающие хронический гнойный процесс в организме, выделяют особые вещества, к которым в организме формируется повышенная чувствительность. Так, у человека с хроническим гнойным воспалением среднего уха может развиваться еще и бронхиальная астма. Поэтому необходимо освобождаться от хронических очагов инфекции, и чем, скорее, тем лучше, так как уменьшается риск заболеть аллергическим заболеванием. Эндоаллергены имеются в самом организме уже в готовом виде. Ткани хрусталика, щитовидной железы, семенников, серое вещество мозга в процессе эволюции оказались изолированными от иммунной системы. Они находятся как бы за особыми барьерами, но если барьеры нарушаются, то эти ткани воспринимаются иммунной системой как чужие. Она реагирует на них выработкой специфических антител, направленных против этих антигенов, что проявляется в виде аллергических воспалений мозга, щитовидной железы, хрусталика и т. д. Аллергические реакции возникают только в сенситивизированном организме, обладающем повышенной чувствительностью к этому аллергену. Состояние повышенной чувствительности формируется на фоне сниженной функции тимуса — центрального органа системы иммунитета. Состояние сенситивизации характеризуется накоплением в организме специфических растворимых белков, гаммоглобулинов, которые называются антителами, или особых клеток, лимфоцитов, имеющих на своей поверхности структуры, комплементарные структурам аллергена. При повторном поступлении аллергена происходит взаимодействие его или с антителами (в жидкостях организма), или с сенситиви-

зированными клетками; в результате образуются биологически активные вещества, вызывающие определенные реакции в организме: падение кровяного давления, уменьшение просвета бронхиол, отеки, нарушения в сердечно-сосудистой системе и т. д. Если реакции протекают в жидкой среде, реакция организма возникает сразу. Такие реакции называют гуморальными или реакциями немедленного типа. К аллергическим реакциям немедленного типа относятся крапивница, бронхиальная астма, сывороточная болезнь и др. Если взаимодействие аллергена с чувствительным к нему клетками происходит в тканях, то реакции называют клеточными. Последствия возникают значительно позже, после поступления аллергена, поэтому их называют реакциями замедленного типа.

Аллергические реакции замедленного типа могут быть вызваны химическими веществами. Если контакт с ними происходит через кожу, развивается контактный дерматит. Он наблюдается при воздействии веществ, содержащихся в красках, смолах, деревьях, резине, при воздействии металлов. Общее развитие аллергических реакции немедленного и замедленного типа заключается в том, что они протекают в три стадии: I — сенсибилизации (иммунологическая); II — патохимическая (накопление биологически активных веществ в крови или в тканях); III — патофизиологическая (нарушение функций). I и III стадии идут одновременно. Распространение некоторых аллергических заболеваний имеет определенную закономерность и зависимость от комплекса природных условий конкретной территории. По данным Всемирной Организации Здравоохранения (ВОЗ), бронхиальная астма по уровню заболеваемости населения в ряде стран (США, Мексике, Англии, Швеции, Дании и др.) превышает такие распространенные заболевания, как злокачественные опухоли, туберкулез органов дыхания, ревматизм. Наиболее высокая смертность от бронхиальной астмы отмечена в США (23,4 случая на 1000 человек), Японии и Германии.

На рост аллергических заболеваний влияют климатические условия, формирующиеся под влиянием морских воздушных масс Атлантического океана, загрязнение окружающей среды в районах промышленного и сельскохозяйственного производства и высокой плотности населения. Самый высокий уровень заболеваемости бронхиальной астмой среди населения Западной Европы отмечается в Нидерландах, Англии, Франции, Скандинавских странах. Географическое положение этих стран, частые туманы и резкие морские ветры способствуют тому, что 6—10% населения страдают бронхиальной астмой и другими хроническими заболеваниями легких. В Англии от этого заболевания ежегодно умирает до 3000 больных, причем в промышленных районах смертность от бронхиальной астмы выше, чем в непромышленных. В США число больных бронхиальной астмой превысило 4 млн. человек. Аллергические заболевания в этой стране стоят на третьем месте после заболеваний сердечно-сосудистой системы и ревматизма. Наиболее распространенные причины аллергических заболеваний в США — пыльца амброзии, споры грибов, бытовая химия. В странах с высоким уровнем развития промышленности до 10% населения страдает аллергическими заболеваниями, что становится серьезной социально-экономической и экологической проблемой. Краевые особенности распространения аллергических заболеваний определяются, прежде всего, климатометеорологическими особенностями, растительностью, особенностями развития сельского хозяйства и промышленности, природоохранными мерами, условиями труда и быта.

Литература

Алексеев, В. П. Адаптация и наследственность [Текст]: учебное пособие для вузов / В.П. Алексеев. — М.: Высшая школа, 1979. — 185 с.

Алексеева, Т.И. Географическая среда и биология человека [Текст]: учебное пособие для вузов / Т.И.Алексеева. — М.: Высшая школа, 1977. — 237 с.

Барбашова, З. И. Акклиматизация к гипоксии и ее физиологические механизмы [Текст]: учебное пособие для вузов / З.И. Барбашова.- М.-Л.:Изд.- во АН СССР, 1960. — 215 с.

- Березин, Ф.Б. Некоторые аспекты психической и психофизиологической адаптации человека [Текст]: учебное пособие для вузов / Ф.Б. Березин. – Владивосток, 1980. -321 с.
- Вернадский, В.И. Биосфера [Текст]: учебное пособие для вузов / В.И. Вернадский.- М.: Высшая школа, 1967 -374 с.
- Вронский, В.А. Прикладная экология [Текст]: учебное пособие для вузов /В.А.Вронский.- Ростов на-Дону: Феникс, 1996 – 512 с.
- Губарева, Л.И. Экология человека [Текст]: практикум для студентов вузов / Л.И. Губарева, О.М. Мизирева, Т.М. Чурилова. - М: Владос,2003 – 112 с.
- Гиляров, М.С. Закономерности приспособления членистоногих к жизни на суше [Текст]: учебное пособие / М.С. Гиляров.- М.: Высшая школа, 1970. -263 с.
- Кучер, Т.В. Медицинская география [Текст]: учебник/ Т.В. Кучер, И.Ф. Колпащикова.- М.: Просвещение,1996.-160 с.
- Матюхин, В.А. Биоритмология перемещений человека [Текст] : учеб. пособие для вузов / В.А. Матюхин, Д.В. Демин, А.В.Евцехевич; под общ. ред. В.А. Матюхина. – Новосибирск, 1976. – 310 .
- Матюхин, В.А. Экологическая физиология человека [Текст] : учеб. пособие для вузов / В.А. Матюхин, А.Н. Разумов. - М.: Гэотар Медицина, 1999. - 435 с.
- Медицинская экология: учебное пособие для студентов медицинских вузов/ под ред. А.А.Королева. – М.:Академия, 2003 -192 с.
- Одум, Ю. Основы экологии [Текст]: учебное пособие для вузов / Ю.Одум. - М.: Мир, 1975. – 740 с.
- Слоним, А.Д. Экологическая физиология животных [Текст]: учебное пособие для вузов / А.Д.Слоним.- М.: Высшая школа, 1971. - 445 с.
- Шилов, И.А.Регуляция теплообмена у птиц [Текст]: учебное пособие для студентов вузов/ И.А. Шилов. - М.: Высшая школа, 1968. – 251 с.
- Шилов, И.А.Физиологическая экология животных [Текст]: учебное пособие для студентов вузов/ И.А. Шилов. - М.: Высшая школа, 1985. – 328 с.
- Шилов, И.А.Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных [Текст]: учебное пособие для студентов вузов/ И.А. Шилов. - М.: Высшая школа, 1977. – 263 с.
- Шмидт – Нельсен, К. Физиология животных. Приспособление и среда [Текст] : [учеб. пособие для вузов] в 2 т / К. Шмидт – Нельсен; под. ред. Е.М. Крепса. – М.: Мир,1982 .
- Т. I- 1982.- 416 с.
- Т. 2 -1982. -384 с.

Учебное издание

Осипнеко Галина Леонидовна

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ

КУРС ЛЕКЦИЙ

для студентов специальности

1 -33 01 02 «Геоэкология»

В авторской редакции

Подписано в печать _____. Формат 60x84 1/16.
Бумага писчая №1. Гарнитура «Таймс». Усл. п. л. _____.
Уч.-изд. л. _____. Тираж 25 экз.

Отпечатано с оригинала-макета на ризографе
учреждения образования
«Гомельский государственный университет
имени Франциска Скорины»
246019, г. Гомель, ул. Советская, 104